



HAL
open science

Identification des paramètres de la végétation favorisant les arthropodes bénéfiques et les fonctions écologiques associées en viticulture : approche corrélative et expérimentale

Léo Rocher

► To cite this version:

Léo Rocher. Identification des paramètres de la végétation favorisant les arthropodes bénéfiques et les fonctions écologiques associées en viticulture : approche corrélative et expérimentale. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2024. Français. NNT : 2024AVIG0375 . tel-04638848

HAL Id: tel-04638848

<https://theses.hal.science/tel-04638848>

Submitted on 8 Jul 2024

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

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



THÈSE DE DOCTORAT D'AVIGNON UNIVERSITÉ

École Doctorale N° 536
Agrosciences & Sciences

Spécialité / Discipline de doctorat :

Biologie

Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie
marine et continentale

Présentée par

Léo Rocher

Identification des paramètres de la végétation favorisant les arthropodes bénéfiques et les fonctions écologiques associées en viticulture : approche corrélative et expérimentale

Soutenue publiquement le 10/04/2024 devant le jury composé de :

Mme Anne-Violette Lavoir, Maître de conférences, ISA UMR UCA, Université Côte d'Azur, **Rapporteuse**

M. Adrien Rusch, Directeur de recherche, UMR Santé et Agroécologie du Vignoble, INRAE Nouvelle-Aquitaine, **Rapporteur**

Mme Claire Lavigne, Directrice de recherche, UR PSH INRAE PACA, **Examinatrice**

M. Joffrey Moiroux, Maître de conférences, UMR IMBE, Avignon Université, **Examineur**

M. Armin Bischoff, Professeur, UMR IMBE, Avignon Université, **Directeur de thèse**

M. Olivier Blight, Maître de conférences, UMR IMBE, Avignon Université, **Co-directeur de thèse**



Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes encadrants, Olivier Blight et Armin Bischoff. Merci à vous de m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette thèse et de m'avoir fait confiance durant ces trois ans. Merci Olivier de m'avoir initié à l'identification de fourmis, de m'avoir reformé aux statistiques, de m'avoir appris à bien épingler sur les cartes de prédatons, et pour toutes les connaissances entomo de manière générale. Merci pour ton temps, tu as toujours été disponible pour la moindre petite question, mais aussi pour des sessions rédactions bien plus longues, et ce fut un réel atout pour améliorer la qualité de ma rédaction. Merci Armin de m'avoir initié à la flore du sud de la France et de m'avoir fait beaucoup progresser en botanique. Merci également pour ton temps, comme pour Olivier tu as toujours été disponible, à toute heure et toute saison. Merci pour tous nos échanges scientifiques toujours très enrichissants de par leur rigueur. Enfin, merci à vous deux de m'avoir laissé beaucoup de liberté dans ma manière de travailler.

Je souhaite remercier les membres de mon jury d'avoir accepté et pris le temps d'évaluer mes travaux de thèse : Anne-Violette Lavoit, Maître de conférences, à l'ISA UMR UCA, Université Côte d'Azur, Adrien Rusch, Directeur de recherche, dans l'UMR Santé et Agroécologie du Vignoble, INRAE Nouvelle-Aquitaine, Claire Lavigne, Directrice de recherche, dans l'UR PSH INRAE PACA et Joffrey Moiroux, Maître de conférences, à l'UMR IMBE, Avignon Université.

Merci à mon comité de pilotage de thèse, Raphaël Gros, Christophe Mazzia, Maxime Jacquot et Pierre Frank. Merci d'avoir élevé mon esprit critique. Nos échanges au cours de ces trois CST ont énormément apporté à la qualité de mon travail, que ce soit sur le plan méthodologique et sur la structure de ma thèse. C'est grâce à ces échanges que j'ai pu facilement optimiser mon planning de ces trois années.

Ensuite je tiens à remercier les différents viticulteurs avec qui j'ai pu échanger tout au long de ma thèse, et ceux chez qui nous avons pu mettre en place notre expérimentation : Romain Dol, Marc Jaubert, Patrick Devaux, Lionel Ravoit, Mathieu Malbec. Ces échanges ont également beaucoup apporté à mon travail, notamment pour cibler les problématiques auxquelles fait face la viticulture dans cette région de la France.

Merci également à la coopérative viticole Marrenon, et plus particulièrement à : Thomas Combes, Fabienne Di-Leo et Julien Moricelly. Votre aide a permis de faciliter les connexions entre nous, chercheurs, et les différents viticulteurs intéressés par ces travaux. Cette aide a été cruciale dans l'avancement de ce projet de thèse. Mes travaux se sont construits dans un cadre « appliqué », ce dialogue entre chercheurs et professionnels viticoles fut ainsi un atout inestimable.

Cette thèse n'aurait pas pu être mise en place sans financements, je tiens donc à remercier l'Europe et son programme LIFE, plus particulièrement le LIFE VineAdapt. Je remercie également l'école doctorale 536 Sciences et Agrosociétés, et Avignon Université pour m'avoir permis de réaliser ces trois années de thèse. Merci à l'institut Méditerranéen et Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE) de m'avoir accueilli au sein de l'équipe EECAR. Je remercie aussi l'équipe pédagogique du département génie biologique de l'IUT d'Avignon pour m'avoir offert l'opportunité de donner des cours en tant que vacataire.

Un grand merci à toutes les personnes avec qui j'ai pu partager mon quotidien à l'IUT pendant ces trois ans. Merci à Élise et Christel de m'avoir fait une place dans votre bureau dans lequel j'ai passé un très chaleureux moment. Merci à tous.tes les doctorant.es, tout.es devenu.es des ami.es proches avec qui j'ai noué beaucoup de complicité. Merci d'abord Romane, depuis ton arrivée comme « ma première stagiaire », jusqu'à maintenant (proche de ta fin de thèse à toi aussi) j'ai adoré passer du temps avec toi. Merci Émile sans qui une grande partie de ces travaux n'auraient jamais pu avancer de cette manière. Un immense merci pour ton aide sur le terrain, pour tous les trajets en voiture, et ton humour au quotidien. Merci Clémentine, merci pour ta bonne humeur constante, merci pour ce terrain que tu m'as fait partager en août 2022 c'était un super moment. Enfin merci Léa, dernière doctorante arrivée actuellement, et pourtant tu m'as déjà énormément apporté personnellement. Merci à tous.tes pour les nombreux colloques partagés avec vous qui ont tous été de superbes moments aussi. Merci Thierry, j'ai beaucoup appris scientifiquement et beaucoup ri avec toi. Merci beaucoup à Aure pour m'avoir encadré en tant que stagiaire dans cette équipe et de m'avoir donné l'envie de poursuivre en thèse. Une grande partie de ces trois années ont été consacrées à de l'analyse de données, je remercie toutes les personnes qui ont pu m'apporter leur aide, Renaud Jaunatre, Olivier, Armin, Élise, Christel. Merci à Virginie pour toute son aide

dans mes démarches administratives, et d'avoir toujours pris le temps de répondre à mes questions.

Cette thèse ne se serait jamais réalisée sans l'aide de toutes les personnes qui sont venues m'aider sur le terrain, merci donc à Hervé Ramone, Élisabeth Berest, Léa Sably, Romane Blaya, Joseph Janiaud, Leopold Fournier, Émile Melloul, Amélie Augier, Quentin Lambert, Thomas Cochenille, Cassandra Faval, Alexis Versino, Moritz Hammerl, Raphaël Gros, Nolwenn Maudieu, Clémentine Mutillod, Nicolas Guillon, Inès Poulmay, Bastien Papinot, Marianne Sarfati, Hugo Cerisier, Pedro Thomas, Gaëlle Younes, Jules Chapot Robert, ainsi que mes encadrants de thèse. Parmi toutes ces personnes, merci Amélie, Moritz, Alexis, Gaëlle et Jules pour votre grande aide lors de votre stage sur ce projet. Un remerciement spécial à Daniel Pavon pour toute l'aide apportée à l'identification de la flore sur le terrain !

Enfin merci à tout.es mes autres ami.es qui m'ont soutenu à distance ou en me rendant visite dans le sud de la France. Merci Anna de m'avoir supporté et d'être toujours présente. Merci énormément à mes amis de La Rochelle (Céline, Greg, Bobin, Simon, David, Solène, Anis, Romain...) et mes amis de Poitiers (Nico, Marianne, Bastien, Caro et Yannique) pour votre présence dès que je prends le temps de monter dans le Nord.

Je terminerai ces remerciements par ma famille qui m'a toujours soutenu en toute circonstance, et qui m'a poussé à continuer mes études jusqu'à cette thèse. Merci vraiment pour tout.

Tables des matières

Remerciements	I
Tables des matières.....	a
Introduction générale.....	1
1. Importance de la biodiversité végétale dans le fonctionnement des écosystèmes	1
2. Relation entre les plantes et les arthropodes	2
3. Importance des relations plantes-arthropodes dans un agroécosystème	6
4. Les cause du déclin de la biodiversité dans les agroécosystèmes	9
5. Quelles pratiques permettent de restaurer les relations entre plantes et arthropodes dans les agroécosystèmes ?	12
6. Gestion des inter-rangs de vigne et des adventices en région méditerranéenne	14
7. Objectifs et questions scientifiques	17
Méthodologie générale.....	23
1. Zone d'étude	23
2. Vignobles étudiés	24
3. Constitution des semis « haute » diversité et spontané	25
4. Relevés botaniques et d'arthropodes	27
5. Protocoles d'échantillonnage.....	28
Transition vers le chapitre 1.....	32
Chapitre 1	35
Abstract	36
Introduction.....	37
Materials and methods	39
1. Study sites.....	39
2. Ant sampling.....	40
3. Floristic surveys	40
4. Ant community assessment	41
5. Data analysis.....	42
Results	43
1. Effect of inter-row tillage	43
2. Effects of vegetation characteristics	46
Discussion	49
Conclusions.....	51
Supplementary materials	53
Transition vers le chapitre 2.....	56

Chapitre 2	59
Abstract	60
Introduction.....	61
Materials and methods	63
1. Study sites.....	63
2. Floristic surveys	64
3. Arthropod sampling.....	65
4. Sentinel cards	65
5. Data analysis.....	66
Results	67
1. Effects of vegetation characteristics on beneficial arthropods.....	67
2. Effects of vegetation characteristics on predation rate	72
Discussion	73
1. The effect of flower cover on arthropod abundance.....	73
2. The effect of plant species richness	74
3. The effect of grass and EFN species cover	75
4. Conclusions and implications for vineyard management	76
Supplementary materials	78
Transition vers le chapitre 3	80
Chapitre 3	83
Abstract	84
Introduction.....	85
Materials and methods	87
1. Study sites.....	87
2. Experimental design	88
3. Vegetation surveys	89
4. Arthropod sampling.....	89
5. Sentinel cards	90
6. Data analysis.....	90
Results	91
1. Effects of treatments on inter-row vegetation	91
2. Effects of treatments on undesirable plant species.....	93
3. Effects of treatments on beneficial arthropods and predation	94
4. Effects of vegetation characteristics on beneficial arthropods.....	97
Discussion	99
1. Undesirable plant species.....	99

2. Beneficial arthropods	100
3. Predation	101
4. Implications for vineyard management	102
Supplementary materials	104
Discussion générale	107
1. Influence des paramètres de la végétation des inter-rangs de vigne sur les arthropodes étudiés	107
a. Les apports de la richesse spécifique végétale.....	107
b. Importance de la flore entomophile	108
c. Plantes pérennes et plantes annuelles	109
d. Quels rôles jouent les graminées dans un enherbement ?.....	110
2. Améliorer les services écosystémiques en viticulture par la gestion de la végétation des inter-rangs	113
a. Amélioration de la régulation des ravageurs	113
b. Influence de la végétation sur la pollinisation	115
c. Utilisation d'un semis pour la régulation des espèces végétales nuisibles	116
3. Perspectives de recherche	117
a. Approche multi-échelle en viticulture pour la conservation de la biodiversité animale	117
b. Quels intérêts agronomiques pour l'enherbement des inter-rangs de vigne ?.....	118
c. L'influence de l'enherbement sur les paramètres chimiques, physiques et biologiques du sol	118
Références bibliographiques	120
Annexes	143
Résumé	144
Abstract	145



Vigne enherbée, Bonnieux (France)

Introduction générale

1. Importance de la biodiversité végétale dans le fonctionnement des écosystèmes

La biodiversité, en particulier la diversité végétale, permet aux écosystèmes d'être plus résilients face aux perturbations comme le changement climatique. Elle est donc cruciale pour les enjeux environnementaux actuels (Standish et al., 2014; Timpane-Padgham et al., 2017). Cette résilience est apportée par la redondance fonctionnelle des organismes qui composent l'écosystème (Biggs et al., 2020; Loreau et al., 2021). La redondance fonctionnelle est définie par les fonctions similaires exercées par différents organismes. Ces fonctions quant à elles sont représentées par des interactions que les organismes ont avec d'autres organismes ou avec l'environnement. Elles définissent alors le fonctionnement de l'écosystème (Chapin et al., 2011). On regroupe ces interactions au sein d'un écosystème en trois catégories : les interactions biotiques, les interactions biotiques/abiotiques et les interactions abiotiques/abiotiques (Chapin et al., 2011). Les interactions biotiques englobent une grande diversité de relations, telles que la prédation, la compétition pour les ressources limitées, ou encore le mutualisme et le parasitisme. L'abondance de ces interactions est directement liée à la diversité et l'abondance d'organismes qui composent l'écosystème. Elles forment des réseaux qui nous permettent d'analyser le fonctionnement d'un écosystème.

À la base de ces réseaux, on retrouve les plantes, des producteurs primaires qui convertissent l'énergie solaire en matière organique via la photosynthèse. Ce sont des organismes cruciaux dans le fonctionnement d'un écosystème. Elles représentent le pivot central des interactions biotiques et abiotiques des écosystèmes terrestres. Les plantes sont à la fois liées aux organismes vivant à la surface du sol et aux organismes vivant dans le sol (Chen et al., 2019; Wardle, 2006; Zak et al., 2003). L'influence des diversités spécifique et fonctionnelle des plantes vasculaires sur les écosystèmes est un domaine de recherche majeur en écologie. Un grand nombre de fonctions écologiques et la survie de nombreux organismes dépendent directement de la diversité spécifique des plantes (Hooper et al., 2005). Pour la stabilité des écosystèmes, la diversité végétale peut aussi prévenir des invasions biologiques par l'effet des « limiting similarity » en occupant de nombreuses niches. Si une espèce envahissante est amenée à s'implanter, son établissement sera plus compliqué si une autre

espèce végétale occupe déjà la même niche écologique (Cutting & Hough-Goldstein, 2013; Rinella et al., 2007). Cette prévention d'espèces végétales envahissantes peut aussi résulter de la complémentarité des niches, augmentée par la diversité végétale. Une communauté végétale diversifiée sera ainsi plus résistante aux invasions biologiques (Hess et al., 2020). La diversité végétale influence également l'environnement abiotique, notamment en modifiant les caractéristiques physico-chimiques du sol et le microclimat (Aussenac, 2000; Eviner et al., 2006; Paterson, 2003). De nombreux organismes dépendent directement des plantes vasculaires et la diversité d'arthropodes est notamment liée à la diversité végétale (Siemann et al., 1999).

2. Relation entre les plantes et les arthropodes

Les plantes, en tant que producteurs primaires occupent une place fondamentale dans les réseaux trophiques des arthropodes, mais également dans les relations non-trophiques comme la création de niches écologiques. Les réseaux trophiques illustrent les transferts d'énergie entre les espèces (Hooper et al., 2005). Ces échanges d'énergie sont essentiels pour maintenir les flux d'énergie et les cycles biogéochimiques au sein des écosystèmes (van der Putten et al., 2009). Le rôle des plantes en tant que fournisseurs de biomasse, de nectar et de pollen est crucial pour assurer la survie des organismes phytophages. Ces interactions multitrophiques sont déterminantes et régissent de nombreux processus des écosystèmes (effet « bottom-up », Figure 1) (Kardol & Wardle, 2010; Power, 1992). Cet effet met en évidence l'importance de la disponibilité et la qualité des ressources primaires, telles que la lumière, l'eau et les nutriments du sol, influençant la croissance et l'abondance des organismes consommateurs à des niveaux trophiques supérieurs, qui peut façonner ensuite la structure et la dynamique des écosystèmes.

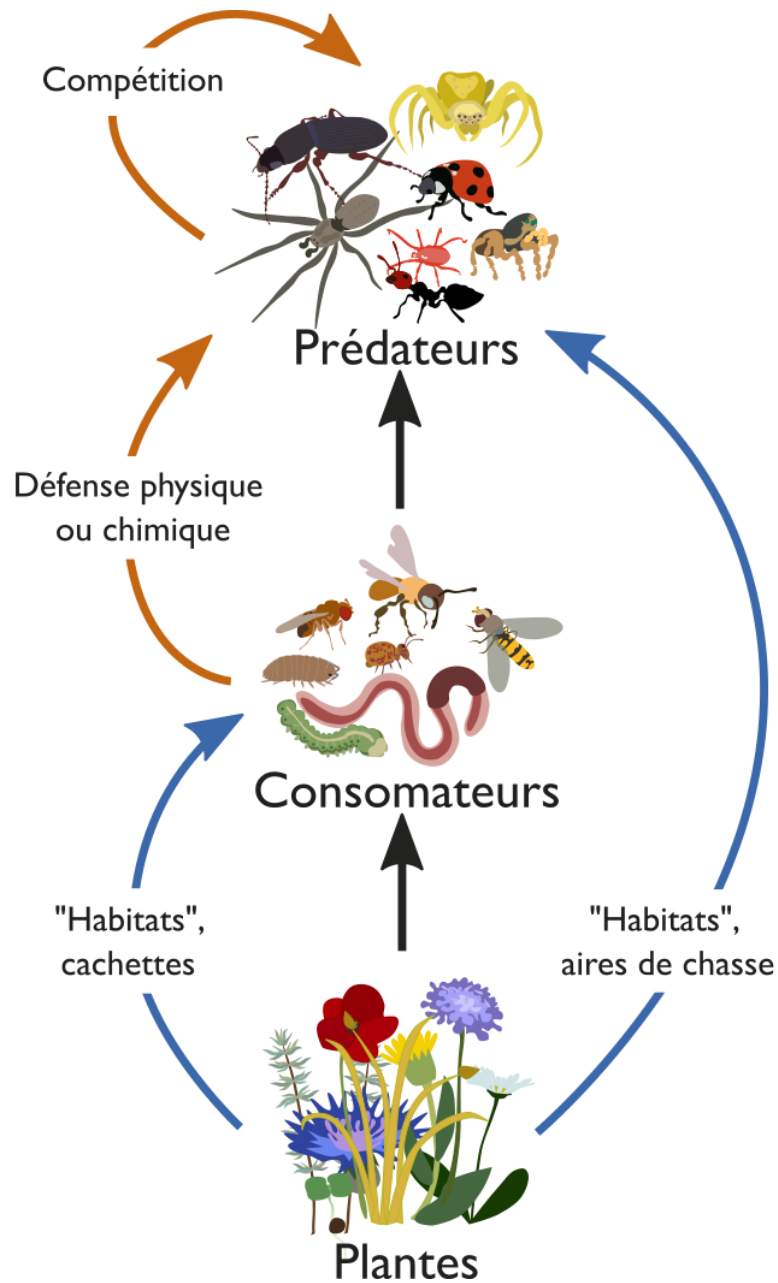


Figure 1 : Représentation schématique des forces modulant l'effet « bottom-up », modifié d'après Power, 1992. Les flèches noires indiquent les relations trophiques, en bleu les relations non-trophiques bénéfiques pour le niveau trophique supérieur, en orange les relations non-trophiques négatives.

La biomasse produite par les plantes constitue une source directe de nourriture pour les arthropodes herbivores, tout comme la production de nectar et de pollen par les plantes représente une ressource cruciale pour les arthropodes nectarivores et pollinivores. Ces derniers dépendent étroitement de ces sources de nourriture pour leur apport énergétique et

leur survie. Chez les plantes qui dépendent de la reproduction sexuée, différentes caractéristiques morphologiques et fonctionnelles sont apparues pour attirer les arthropodes participant à la pollinisation (Figure 2). La production de nectar est une des dépenses énergétiques importantes des plantes à fleurs, destinées à faciliter l'interaction avec les pollinisateurs (Heil, 2011). Cette ressource peut être située à différents emplacements chez les plantes. Le nectar floral est produit par les nectaires situés dans la corolle des fleurs. Son emplacement permet d'attirer directement le pollinisateur au contact des organes sexuels de la plante pour faciliter la pollinisation. Les abeilles sont un des groupes les plus actifs de la pollinisation. On distingue les abeilles domestiques (*Apis mellifera*), qui sont les abeilles élevées les plus abondantes à l'échelle européenne, et les abeilles sauvages, qui regroupent de nombreuses espèces. Le nectar peut également être situé à d'autres emplacements que dans la fleur. On l'appelle alors nectar extrafloral. Son rôle n'est plus de favoriser la pollinisation. Il permet ici de favoriser la présence d'arthropodes pouvant participer à la protection de la plante en repoussant les herbivores (Heil, 2015). Ce nectar extrafloral attirera donc plutôt les guêpes parasitoïdes, les coccinelles ou encore les fourmis (Heil, 2015). Le pollen est également une ressource pour de nombreux arthropodes (He et al., 2021; Isaacs et al., 2009).

Certains arthropodes se nourrissent des graines des plantes à fleurs. Les plantes peuvent bénéficier des arthropodes pour leur dissémination, comme c'est le cas avec les fourmis à travers la myrmécochorie (De Almeida et al., 2020; Lengyel et al., 2009, 2010; Schlick-Steiner et al., 2005). Les arthropodes décomposeurs, représentés par certains coléoptères, isopodes ou acariens, participent activement au processus de décomposition de la matière organique végétale, contribuant ainsi au recyclage des éléments nutritifs dans le sol (Bagyaraj et al., 2016). En décomposant les matières végétales et animales mortes, les arthropodes décomposeurs permettent la restitution des éléments minéraux tels que l'azote, le phosphore et le potassium, qui sont ensuite disponibles pour les plantes, influençant ainsi leur croissance et leur développement. Ces relations mutualistes entre plantes et arthropodes représentent donc des interdépendances vitales au sein des écosystèmes. La disponibilité de ces ressources végétales influence ainsi les dynamiques démographiques des arthropodes qui en dépendent (Pigot & Tobias, 2013).

En plus de ces relations trophiques, les plantes partagent également des relations non-trophiques avec les arthropodes qui sont tout aussi importantes pour l'écosystème. Les plantes

elles-mêmes, ou leurs débris végétaux peuvent constituer des habitats (Figure 2) (Giardina, 2019; Jander & Howe, 2008). Les parois ou l'intérieur des plantes peuvent être utilisés par les arthropodes pour s'abriter des prédateurs ou des intempéries. Pour les insectes sociaux comme les fourmis, le bois des espèces ligneuses peut héberger une colonie (Brian, 1983). Les feuilles ou les fleurs des plantes peuvent être utilisées par les prédateurs comme lieux de chasse ce qui favorise leur chance de croiser des proies herbivores, pollinivores ou nectarivores. La surface de certaines plantes, notamment celles présentant une forte pilosité foliaire, permet de capter l'humidité qui pourra ensuite être prélevée par différents organismes, dont les arthropodes pour leur hydratation (Pan et al., 2016; Seastedt & Crossley, 1984). Enfin, les plantes peuvent servir de lieux de pontes pour les arthropodes, notamment pour ceux dont les larves sont herbivores. Elles pourront alors directement se nourrir de la plante (des feuilles, des racines, de la fleur ou des fruits) une fois les œufs éclos. On nomme plantes hôtes, ces plantes qui sont choisies par les arthropodes pour s'abriter, pondre ou se reproduire. Une forte diversité végétale augmente les chances pour les arthropodes d'avoir accès à une plante hôte, favorisant ainsi l'abondance et la diversité d'arthropodes en retour (Haddad et al., 2011). L'ensemble de ces interactions sont essentielles à la stabilité de l'écosystème. C'est également le cas pour les écosystèmes modifiés par l'homme comme les zones agricoles.

Traits des plantes

Traits associés à des interactions trophiques :

Qualité et quantité des ressources : nectar, pollen, graines, feuilles
Attirance : odeur, goût, taille et couleur des inflorescences, métabolites secondaires
Accessibilité : forme de la fleur
Qualité nutritionnelle : composition du nectar et du pollen, structure des feuilles
Phénologie : période et durée de floraison

Traits associés aux interactions non trophiques :

Fourniture d'habitat : domatie, tige creuse, pilosité
Structure d'habitat : taille, structure, position des feuilles



Traits des arthropodes

Traits associés à des interactions trophiques :

Niveau trophique, régime nécessaire aux différents stades de développement
Préférences alimentaires, ovigénie, morphologie des pièces buccales
Taille du corps, largeur de la tête
Phénologie : voltinisme, période de reproduction, période d'émergence

Traits associés aux interactions non trophiques :

Mobilité, taille du corps, mode de dispersion, stratégie de chasse, caractère social
Préférence d'hivernage, estivation, oviposition

Figure 2 : Présentations des différents traits des plantes et arthropodes intervenants dans leurs interactions trophiques et non trophiques, modifié d'après Gardarin et al., 2018.

3. Importance des relations plantes-arthropodes dans un agroécosystème

Les interactions entre plantes et arthropodes sont essentielles dans les écosystèmes naturels mais également dans les écosystèmes anthropisés, comme les agroécosystèmes. Ces interactions entre plantes et arthropodes sont le support de nombreuses fonctions écologiques et services écosystémiques. La diversité des communautés végétales et la complexité du paysage permettent notamment de favoriser la présence des espèces qui rendent ces services (Estrada-Carmona et al., 2022; Letourneau et al., 2011). Les arthropodes et leur relation avec la flore non-cultivée jouent un rôle essentiel au sein des écosystèmes agricoles, contribuant de manière significative à leur santé et à leur fonctionnement. C'est notamment le cas des services de régulation des ravageurs, de pollinisation ou de protection et fertilisation des sols. La conservation de la végétation et des arthropodes associés est donc un enjeu prioritaire pour tendre vers une agriculture durable (Saunders, 2018).

De par leurs fonctions écologiques, les arthropodes fournissent une grande variété de services écosystémiques. Une fonction écologique représente un rôle que joue un organisme ou un groupe d'organismes dans un écosystème, comme la prédation ou le parasitisme (Hooper et al., 2005; Jax, 2005). On définit les services écosystémiques par les bénéfices que les humains retirent de ces fonctions écologiques. Dans le contexte agronomique, on peut définir les services écosystémiques par les bénéfices que les agriculteurs vont pouvoir tirer de leur agrosystème. La régulation des ravageurs, ou biocontrôle, est un service important dans les agrosystèmes. Certains arthropodes prédateurs peuvent se nourrir d'organismes considérés comme nuisibles. C'est notamment le cas des arachnides, des fourmis et de certains coléoptères comme les Carabidae et les Coccinellidae. De nombreuses études ont déjà démontré l'effet positif de la présence des arachnides et coléoptères dans les agrosystèmes sur la régulation de ravageurs tandis que l'effet des fourmis est moins bien connu et peut aussi être négatif (Albrecht et al. 2017, Bale et al., 2007; Michalko et al., 2019; Offenber, 2015; Symondson et al., 2002). Ces prédateurs seront principalement favorisés par le nombre et la diversité de proies disponibles (Evans et al., 1999; van Rijn et al., 2002). Dans l'agrosystème, on nomme proies alternatives toutes les proies qui ne sont pas considérées comme directement nuisibles pour les cultures. Les arthropodes nuisibles, principalement herbivores, provoquent des dommages aux cultures qui entraînent des pertes financières significatives (Raderschall et al., 2021). Pour favoriser la présence de proies alternatives, et indirectement favoriser la présence de prédateurs, la végétation a une place importante. C'est notamment la solution proposée par le contrôle biologique par conservation (Fiedler et al., 2008). Cette pratique valorise la place de la végétation non-cultivée dans les parcelles ou à proximité pour favoriser la présence de prédateurs naturels (qui n'ont pas été ajoutés par l'Homme dans la culture) (Bischoff et al., 2016; Pollier et al., 2018). Cette végétation pourra alors servir d'abris pour les prédateurs et favoriser la présence de proies alternatives en absence de culture. Plusieurs études ont déjà montré l'intérêt du contrôle biologique par conservation pour favoriser la présence de prédateurs naturels comme les araignées et les coccinelles (Fréchette et al., 2013).

La végétation peut également favoriser la présence d'autres organismes participant à la régulation des ravageurs comme les micro-hyménoptères parasitoïdes (Quicke, 1997). En effet, au stade adulte, le régime alimentaire de nombreux parasitoïdes est composé de ressources florales comme le nectar (Jervis et al., 1993; Wanner et al., 2006). C'est au cours du

cycle de développement des parasitoïdes que ces organismes peuvent participer au biocontrôle. Pour pondre leurs œufs, un hôte est sélectionné pour porter dans son corps la ou les descendances du parasitoïde. La larve dans le corps de l'hôte va alors le consommer pour son propre développement. Leurs hôtes sont variés. Les parasitoïdes sont considérés comme spécialistes et peuvent attaquer les pucerons, les cicadelles ou les diptères. Les parasitoïdes qui ont pour hôtes des organismes considérés comme nuisibles pour l'agrosystème participent donc à la régulation de ces derniers (Wang et al., 2019). La disponibilité en ressources florales augmente la fitness des parasitoïdes en prolongeant leur longévité et en augmentant la fécondité. Elles peuvent ainsi influencer positivement la régulation des nuisibles (Laffon et al., 2024). Le contrôle biologique exercé par les prédateurs et les parasitoïdes peut limiter la prolifération des espèces nuisibles pour les cultures, contribuant ainsi à réduire l'utilisation de pesticides dans les cultures (Pertot et al., 2017; Ratto et al., 2022).

Certains groupes d'arthropodes, tels que les apoïdes (abeilles et bourdons), les diptères (mouches), les coléoptères et les lépidoptères (principalement les papillons de nuit), jouent un rôle fondamental dans le processus de pollinisation au sein des écosystèmes agricoles (Macgregor et al., 2015; Ollerton et al., 2011, 2019; Potts et al., 2016). Cette activité pollinisatrice des arthropodes est cruciale pour de nombreuses cultures, notamment les cultures fruitières (Potts et al., 2016). On estime que près de 80% des plantes à fleurs nécessitent d'être pollinisées pour pouvoir se reproduire (Potts et al., 2016). La présence de ces organismes pollinisateurs dans les parcelles est donc essentielle pour l'agrosystème. Les abeilles sauvages sont aujourd'hui reconnues pour polliniser un grand nombre de végétaux que les abeilles domestiques (*Apis mellifera*) ne pollinisent pas. Cela s'explique par une plus grande diversité morphologique des pièces buccales, leur permettant d'accéder au nectar d'une plus grande diversité de végétaux (Klein et al., 2012, 2018). D'autres arthropodes comme les syrphes, prédateurs au stade larvaire, participent également à la pollinisation au stade adulte. La diversité végétale disponible dans les parcelles ou à proximité favorise la présence de ces auxiliaires de cultures (Isbell et al., 2017). En effet, une plus grande diversité de ressources florales disponibles les rendra accessibles à davantage de pollinisateurs. Enfin, certains arthropodes prédateurs ont des régimes alimentaires pouvant inclure des ressources florales ce qui est notamment le cas pour les coccinelles adultes et leurs larves. Ainsi la production de

pollen et nectar par les plantes à fleurs permet également de directement favoriser la présence de prédateurs en améliorant leur fitness (van Rijn et al., 2002).

D'autres espèces peuvent être qualifiées d'ingénieur de l'écosystème comme c'est le cas pour les fourmis (De Almeida, Mesléard, et al., 2020; Jones et al., 1997). Les fourmis ont un impact sur la structure des écosystèmes par la modification physique, le maintien ou la création d'habitats. Elles agissent alors à la fois sur le filtre abiotique, en modifiant les propriétés physico-chimiques du sol, et le filtre biotique en modifiant les communautés de plantes (De Almeida, Blight, et al., 2020). Certaines espèces de fourmis participent grandement à la prédation (Blaise et al., 2021). La structure et la fertilité du sol sont aussi des éléments fortement influencés par la présence d'arthropodes décomposeurs (Bagyaraj et al., 2016). Certains organismes jouent également un rôle essentiel dans l'aération du sol. C'est le cas des vers de terre qui, en creusant des galeries dans le sol, améliorent sa structure, facilitant ainsi la pénétration de l'air, de l'eau et des nutriments (Culliney, 2013). Ils favorisent la formation d'agrégats du sol, augmentant sa porosité et sa capacité de rétention d'eau (Bottinelli et al., 2010). Les fourmis contribuent aussi à l'aération du sol en creusant des galeries, permettant le mélange des différents horizons du sol (Cammeraat & Risch, 2008; De Almeida et al., 2023, 2020). Ces services sont cruciaux pour une agriculture durable en réduisant la dépendance aux engrais synthétiques et en contribuant à la préservation des sols (Saunders, 2018). Le bon fonctionnement de ces services dépend des organismes présents dans l'agrosystème, or leur diversité et abondance est en déclin dû notamment aux pratiques agricoles (Tscharntke et al., 2005).

4. Les cause du déclin de la biodiversité dans les agroécosystèmes

On constate aujourd'hui un déclin global de la biodiversité et la biomasse d'arthropodes à l'échelle mondiale, avec des pertes de plus de 75% de la richesse spécifique pour certains écosystèmes (Newbold et al., 2015, Hallmann et al. 2017). L'essor de l'agriculture moderne du XIX siècle s'est accompagné par une perte de biodiversité dans les agrosystèmes, directement liés à une plus faible abondance de niches disponibles. Les raisons de cette diminution de niches sont les destructions des structures semi-naturelles et une utilisation plus massive d'intrants, notamment des herbicides et des insecticides. L'ensemble de ces pratiques agricoles sont l'une

des causes principales du déclin de la biodiversité et de l'abondance des arthropodes (Figure 3) (Attwood et al., 2008; Seibold et al., 2019).

L'intensification de l'agriculture a impliqué une utilisation plus massive d'intrants dans les parcelles pour gérer les problèmes de nuisibles et augmenter la fertilité des sols. Les pesticides utilisés, souvent généralistes, ont été, et sont encore pour quelques-uns, néfastes pour certains arthropodes (Sánchez-Bayo, 2021). Les insecticides généralistes ont un spectre d'action large. Ils éliminent une grande partie des arthropodes qui entrent en contact avec le produit. Ils impactent non seulement les ravageurs des cultures mais aussi les ennemis naturels des ravageurs, des pollinisateurs ou des organismes décomposeurs. L'élimination des populations d'insectes prédateurs de nuisibles peut entraîner une prolifération de ces dites espèces, ce qui, à son tour, peut conduire à une augmentation de l'utilisation de pesticides pour les contrôler (Bommarco et al., 2011; Sánchez-Bayo, 2021). Certains produits phytosanitaires comme les néonicotinoïdes sont notamment reconnus pour avoir des effets létaux chez les arthropodes auxiliaires comme les abeilles (Rundlöf et al., 2015; Whitehorn et al., 2012; Woodcock et al., 2017). Les herbicides peuvent également impacter négativement les communautés d'arthropodes par un effet indirect en détruisant les habitats de ces derniers (Sánchez-Bayo, 2021; Taylor et al., 2006). Les résidus continuent à affecter les arthropodes et d'autres organismes même après l'application initiale du produit phytosanitaire, contribuant ainsi à une exposition chronique et à des effets à long terme sur les populations d'arthropodes (Damalas & Eleftherohorinos, 2011).

En parallèle, la perte de structures naturelles et semi-naturelles à l'extérieur des parcelles entraîne la fragmentation des habitats pour la faune. Une structure semi-naturelle dans ce contexte fait référence à un élément ou aménagement, introduit ou laissé en place, dans le paysage agricole (Holland et al., 2016). Ces pertes nettes d'habitats et la fragmentation sont néfastes pour l'ensemble de l'écosystème y compris les arthropodes (Benítez-Malvido et al., 2016; Martinson & Fagan, 2014). Avec la généralisation des monocultures, elles entraînent une diminution de la diversité végétale dans le paysage agricole (Dainese et al., 2019). La diversité végétale est en relation étroite avec la disponibilité de niches écologiques (Hector et al., 1999). Une forte diversité végétale permet une plus grande complémentarité de niches et cela peut se traduire par une meilleure productivité pour l'agroécosystème (Hector et al., 1999; Weigelt et al., 2010). La perte de diversité affecte de manière plus globale l'entièreté de

l'écosystème, altérant sa résilience et sa capacité à fournir des services écosystémiques (Cardinale et al., 2012). Quand la diversité d'arthropodes diminue, cela influence négativement également ceux participant aux services de régulation des ravageurs et de pollinisation. Cet impact négatif sur la régulation peut entraîner des pertes de rendement dans les cultures (Dainese et al., 2019).

On observe également une perte d'habitat à l'intérieur des parcelles avec l'expansion des monocultures et la suppression des plantes non-cultivées. La gestion des plantes indésirables peut être réalisée avec des herbicides ou avec le travail du sol. Les herbicides sont souvent des agents chimiques à spectre large qui impactent une grande partie de la végétation. Le nombre d'habitats diminue donc fortement en supprimant la végétation non-cultivée des parcelles. La principale alternative aux herbicides est le travail des sols plus fréquent. Il permet en effet de contrôler les espèces végétales nuisibles en détruisant les systèmes racinaires et en enfouissant les parties aériennes (Kuipers, 1991). Cette technique vise également à préparer le sol pour les cultures suivantes en retournant les couches supérieures du sol et en enfouissant les résidus de cultures précédentes. Cependant, en plus de la destruction de la flore, cette pratique est directement néfaste pour les arthropodes. Le labour profond entraîne une perturbation importante du sol, affectant directement les habitats des arthropodes vivant dans les couches supérieures de celui-ci (Holland & Reynolds, 2003; Nunes et al., 2020; Thorbek & Bilde, 2004). Les fourmis, qui participent à améliorer la structure du sol, peuvent directement être impactées par le labour détruisant leurs abris et leurs sites de reproduction (Culliney, 2013; De Almeida, Mesléard, et al., 2020).

La destruction de la flore non-cultivée dans les parcelles laisse les sols sans ou avec de faibles couverts végétaux sur de longues périodes en attendant la prochaine culture. Cette réduction de couverture végétale a des conséquences négatives pour l'entomofaune, réduisant les habitats disponibles pour de nombreux arthropodes (Blaise et al., 2022; Winter et al., 2018). Associé à la perte des structures semi-naturelles à l'extérieur des parcelles, c'est l'ensemble du paysage agricole qui subit une baisse de diversité végétale. La diminution de la diversité végétale engendre une modification des interactions trophiques (Haddad et al., 2009), notamment entre arthropodes. Par l'effet « bottom-up », la disparition de la végétation va entraîner la disparition des espèces phytophages et ainsi avoir des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs (Power, 1992). De nombreuses plantes présentes en bordures ou au sein

des parcelles sont également des hôtes pour les arthropodes. Leur disparition impacte négativement les communautés d'arthropodes qui en dépendent. De manière générale, la diversité et l'abondance d'habitats sont grandement réduites en l'absence de couvert végétal. Enfin, cette absence du couvert expose le sol à l'érosion éolienne et hydrique, qui affecte la structure du sol et réduit sa capacité à maintenir les communautés d'arthropodes dans les couches supérieures du sol (Chen et al., 2021; Winter et al., 2018).

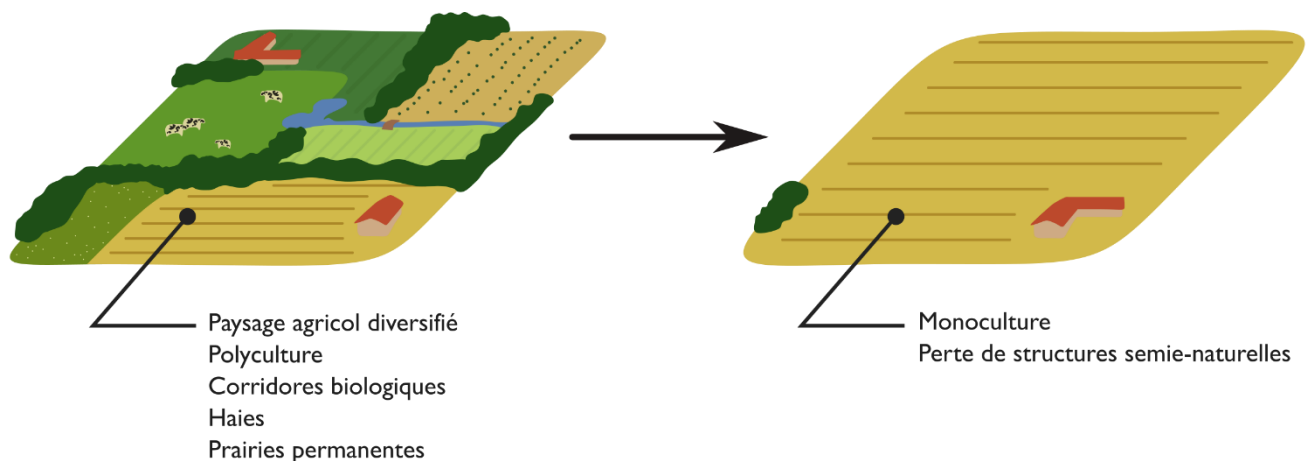


Figure 3 : Illustration d'une évolution du paysage agricole à la suite de la révolution verte en France.

5. Quelles pratiques permettent de restaurer les relations entre plantes et arthropodes dans les agroécosystèmes ?

Dans un contexte écologique, des démarches sont mises en place pour la conservation des arthropodes des agrosystèmes, notamment par l'implantation de structures semi-naturelles dans le paysage agricole (Diekötter & Crist, 2013; Duelli et al., 1990). Ces structures sont représentées par des haies, des bandes fleuries, des lisières boisées, des bosquets, des corridors écologiques ou encore des couverts végétaux permanents à l'intérieur des parcelles agricoles. Leur présence apporte des avantages multiples pour l'agrosystème, tels que la création d'abris pour la faune sauvage, la protection contre l'érosion, l'amélioration de la

qualité du sol, la régulation des températures, la promotion de la pollinisation et l'amélioration du contrôle biologique.

Les haies sont des rangées d'arbres, d'arbustes ou de plantes ligneuses qui sont souvent installées autour des champs ou entre les parcelles. Elles peuvent constituer des corridors biologiques et augmentent la biodiversité dans des paysages agricoles (Aguilera et al., 2020; Graham et al., 2018). Elles servent également de zones tampons en réduisant l'érosion et en protégeant les cultures des vents violents (Bilbro & Fryrear, 1994). Les bandes fleuries consistent en des zones semées de plantes à fleurs en bordure des parcelles spécifiquement sélectionnées pour attirer les pollinisateurs et autres insectes bénéfiques. Ces bandes fournissent du nectar et du pollen ce qui favorise la présence des arthropodes qui dépendent de ces ressources (Jönsson et al., 2015; Pollier et al., 2019). Elles peuvent également agir comme des zones refuges pour les espèces menacées ou en déclin.

Les structures semi-naturelles peuvent aussi être installées à l'intérieur des parcelles. C'est notamment le cas des couverts permanents dans les cultures pérennes comme la viticulture (Winter et al., 2018). Elles favorisent ainsi la présence dans les parcelles des arthropodes qui se déplacent sur des courtes distances. Ces structures sont essentielles pour restaurer des habitats au sein des parcelles. La proximité de la végétation non-cultivée avec la culture permet de réduire l'effet de « bordure », alors la dilution de l'effet positif vers l'intérieur des parcelles agricoles. Ainsi, les services rendus par les arthropodes bénéfiques s'abritant dans la végétation non-cultivée seront améliorés. Ces structures participent également à enrichir la diversité végétale du paysage agricole permettant ainsi d'augmenter le nombre de niches écologiques disponibles. Elles favorisent ainsi la présence d'arthropodes bénéfiques (Winter et al., 2018). De plus, tel qu'abordé en amont, en occupant de nombreuses niches, la diversité végétale peut prévenir des invasions biologiques et limiter ainsi la prolifération d'espèces végétales nuisibles (Hess et al., 2020). Les couvertures permanentes du sol à l'intérieur des parcelles agricoles impliquent le maintien d'une végétation vivante sur le sol tout au long de l'année. Le sol n'est alors pas travaillé pour éviter la suppression de la végétation en place. Cela aide à protéger le sol de l'érosion, à améliorer sa structure et sa fertilité, et à fournir un habitat stable pour de nombreux arthropodes du sol, tels que les vers de terre et les insectes décomposeurs (Fernández et al., 2008; Muhammad et al., 2021; Shackelford et al., 2019). Certaines de ces structures sont davantage adaptées à un type de culture. C'est notamment le

cas pour les couverts permanents qui peuvent facilement s'implanter en inter-rang de vigne pour favoriser la diversité d'arthropodes bénéfiques (de Pedro et al., 2020; Silva et al., 2010; Wan et al., 2014).

6. Gestion des inter-rangs de vigne et des adventices en région méditerranéenne

La viticulture, en tant que culture permanente, permet d'établir des structures semi-naturelles à l'intérieur des parcelles, dans les inter-rangs. La proximité de ces structures semi-naturelles avec la culture favorise grandement les interactions biotiques. Cependant, en région méditerranéenne française, les vignobles sont souvent dépourvus de végétation dans les inter-rangs. Une gestion supprimant la végétation des inter-rangs de vigne est notamment pratiquée pour pallier la sécheresse estivale. Les viticulteurs travaillent les inter-rangs pour réduire la compétition hydrique entre la vigne et la végétation des inter-rangs (Celette et al., 2008). Cette compétition hydrique est encore débattue dans la littérature scientifique (Celette et al., 2008). car les racines de la vigne sont plus profondes que celles de la végétation des inter-rangs. L'eau ne devrait donc pas être puisée dans les mêmes couches du sol.

La végétation des inter-rangs est également retirée pour éviter la prolifération de certaines espèces végétales spontanées considérées comme nuisibles par les viticulteurs. Deux espèces sont majoritairement citées par les viticulteurs de notre zone d'étude : *Erigeron sumatrensis* et *Cynodon dactylon*. Ces deux espèces sont considérées comme invasives en France (Bajwa et al., 2016; Holm et al., 1977). L'Érigéron est présent dans la région avec plusieurs espèces morphologiquement similaires (*E. candensis*, *E. sumatrensis*, *E. bonariensis*) dont *E. sumatrensis* domine dans notre zone d'étude. Par sa grande taille, il pose des problèmes lors de la gestion de la vigne, pendant la taille des ceps, ainsi que lors des vendanges (Figure : 4). C'est une espèce annuelle qui se multiplie principalement par voie sexuée en produisant des quantités importantes de graines chaque année (Bajwa et al., 2016). La banque de graines du sol est donc importante, ce qui rend son élimination difficile. Cette plante est également caractérisée par une forte pilosité sur ces feuilles, lui conférant une résistance supérieure aux produits phytosanitaires glyphosés (Bajwa et al., 2016). Le *Cynodon dactylon* (chiendant pied-de-poule) est une Poacée vivace se propageant par croissance végétative via rhizomes et peut recouvrir de grandes surfaces (Holm et al., 1977). La densité de son système racinaire et sa

capacité à repousser à partir des rhizomes compliquent son élimination. Adaptée aux sécheresses modérées, cette espèce représente potentiellement une concurrence pour l'eau face à la vigne et plus particulièrement aux jeunes pieds de vigne. Les inter-rangs des vignobles sont donc régulièrement labourés et fauchés pour limiter la présence de ces deux espèces.



Figure 4 : Photos d'*Erigeron sumatrensis* poussant dans les inter-rangs

Comme nous avons déjà pu l'aborder, l'absence de végétation a un impact négatif important sur la biodiversité et le sol, et notamment dans les vignobles. En effet, la végétation des inter-rangs de vigne, qu'elle soit spontanée ou semée, favorise la présence de nombreux animaux, dont les arthropodes (Abad et al., 2021; Blaise et al., 2022; Paiola et al., 2020; Winter et al., 2018). La vigne pourrait ainsi profiter davantage de l'amélioration de la régulation des ravageurs influencée par la végétation des inter-rangs, que par l'effet d'une autre structure semi-naturelle qui ne serait pas à l'intérieur de la parcelle. Sans végétation dans les inter-rangs, les sols des vignobles sont également plus sensibles à l'érosion (Abad et al., 2021; Kaspar & Singer, 2011; Morvan et al., 2014; Ruiz-Colmenero et al., 2011). En effet, les systèmes racinaires de la végétation présents dans les inter-rangs permettent de maintenir le sol et de le rendre plus résilient face aux intempéries climatiques. La végétation en inter-rang facilite également

la circulation des engins agricoles dans les parcelles par rapport à un sol nu. La compaction du sol augmente en roulant sur un sol sans végétation.

Pour ces raisons, un nombre croissant de viticulteurs optent pour laisser la végétation un inter-rang sur deux (Blaise et al. 2021). Cette végétation peut être spontanée ou bien semée. Les mélanges de graines pour couvert permanent les plus répandus dans le Luberon sont majoritairement des mélanges de graminées, principalement fétuques, ray-grass et pâturin. Ces espèces sont cependant peu adaptées au climat méditerranéen et nécessitent un apport en eau important pour permettre un développement optimal. Les graminées sont moins attractives pour les pollinisateurs que les plantes produisant du nectar (Klinkhamer & de Jong, 1993). Ces mélanges commerciaux de graines ne semblent donc pas être les plus optimaux, à la fois pour le développement des plantes en zone méditerranéenne, mais aussi pour conserver et développer la biodiversité.

Un mélange de graines constitué d'espèces locales sélectionnées suivant des critères permettant de favoriser la présence d'arthropodes serait donc une solution innovante dans une approche de viticulture plus durable. Différentes études ont pu montrer l'intérêt de la végétation dans les inter-rangs de vigne pour favoriser la présence d'arthropodes (Beaumelle et al., 2021; Blaise et al., 2022; Eckert et al., 2020; Paiola et al., 2020; Winter et al., 2018). Dans les projets de restauration écologique, une grande attention est portée à la provenance des espèces végétales, car la restauration d'une flore locale permet d'attirer plus efficacement la faune initialement présente (Durbecq et al., 2020; Isaacs et al., 2009; Slodowicz et al., 2023). La richesse végétale est également un point clef dans la constitution d'un mélange favorable à la biodiversité. Cette richesse produira à son tour de nombreuses niches pour la faune. L'influence positive de la richesse végétale sur l'entomofaune a fait l'objet de nombreuses recherches ces dernières années (Beaumelle et al., 2021; Blaise et al., 2022; Haddad et al., 2009; Isaacs et al., 2009). Elle pourra également limiter le nombre de niches disponibles pour les espèces végétales nuisibles. Ces deux critères semblent donc être essentiels pour la conception d'un semis efficace dans les vignobles. Il manque cependant des informations précises sur les communautés végétales qui pourraient favoriser les arthropodes bénéfiques en viticulture.

7. Objectifs et questions scientifiques

Jusqu'à présent, les études menées sur les arthropodes bénéfiques en viticulture se sont majoritairement focalisées sur le rôle du paysage, ou de la gestion des parcelles comme la comparaison entre agriculture biologique et conventionnelle (Beaumelle et al., 2023; Gonçalves et al., 2018; Sentenac et al., 2018; Shapira et al., 2018). Ainsi peu d'études se sont intéressées aux interactions entre plantes et arthropodes à des échelles plus fines. Travailler à l'échelle de l'inter-rang permet d'appréhender les questions sur les interactions multitrophiques entre végétation et arthropodes bénéfiques avec plus de précision. La proximité entre l'enherbement des inter-rangs et la vigne renforce l'intérêt d'étudier les interactions à cette échelle. En effet, on observe souvent un effet de dilution sur les services apportés par ces structures avec la distance qui sépare la culture des structures semi-naturelles (Pollier et al., 2019). Cette échelle permet également d'observer plus en détail comment des semis réalisés en inter-rang peuvent maintenir ou restaurer la biodiversité des arthropodes et notamment des arthropodes bénéfiques.

L'enjeu particulier de restaurer la végétation des inter-rangs de vigne en région méditerranéenne est de trouver une composition spécifique et gestion adaptées au climat. Ce climat est soumis à une sécheresse estivale marquée avec des pics de chaleur réguliers, qui induisent une gestion de l'eau et de la végétation particulière pour éviter le stress hydrique. L'intensité et durée de la sécheresse estivale de plus en plus marquée impacte la quantité et la qualité des raisins en région méditerranéenne. Les besoins en eau, en lumière et en nutriments de la vigne requiert une attention particulière pour produire des raisins de qualité (Martínez-Lüscher et al., 2016). La gestion de la végétation et le choix des espèces en inter-rang doivent prendre en compte cet enjeu sous ce climat pour ne pas être contraignant vis-à-vis de la culture.

Ce projet de thèse a pour objectif de trouver des solutions basées sur la végétation pour favoriser la présence d'arthropodes bénéfiques en viticulture, et ainsi restaurer les services écosystémiques de l'agrosystème tels que la régulation des ravageurs ou la pollinisation (Figure 2). Ces deux services ne seront pas directement évalués dans ces travaux, mais nous nous intéresserons aux abondances de groupes fonctionnels d'arthropodes dont celui des pollinisateurs, des prédateurs et des parasitoïdes, et nous évaluerons la fonction de prédation. En étudiant ces différentes composantes, cela nous permettra d'apporter des éléments de

réponses quant à l'amélioration de ces services écosystémiques. Les arthropodes bénéfiques et la fonction de prédation seront mis en relation avec la gestion de l'enherbement et la composition des espèces végétales au sein des inter-rangs de vignes en région méditerranéenne. C'est par une approche combinant des études corrélatives et expérimentales que ces interactions seront étudiées. Mon projet de thèse est structuré en deux axes, représentés par ces deux types d'études menées.

Dans le premier axe de cette thèse, nous nous intéressons aux relations entre arthropodes bénéfiques et végétation dans des parcelles enherbées spontanément sans semis récents. Parmi les arthropodes bénéfiques, nous nous sommes plus particulièrement intéressés aux fourmis, récemment décrites comme les principaux prédateurs dans les vignes du Luberon (Blaise et al., 2021) (Chapitre 1), et à des groupes d'arthropodes bénéfiques plus couramment étudiés : syrphes, parasitoïdes, araignées, coccinelles et abeilles sauvages (chapitre 2). Tous ces groupes d'arthropodes ne dépendent pas de la même manière de la végétation (lieu de chasse, ressources, habitat). Cette approche multi-taxon nous permet donc d'obtenir une meilleure image du rôle de la végétation dans les agrosystèmes.

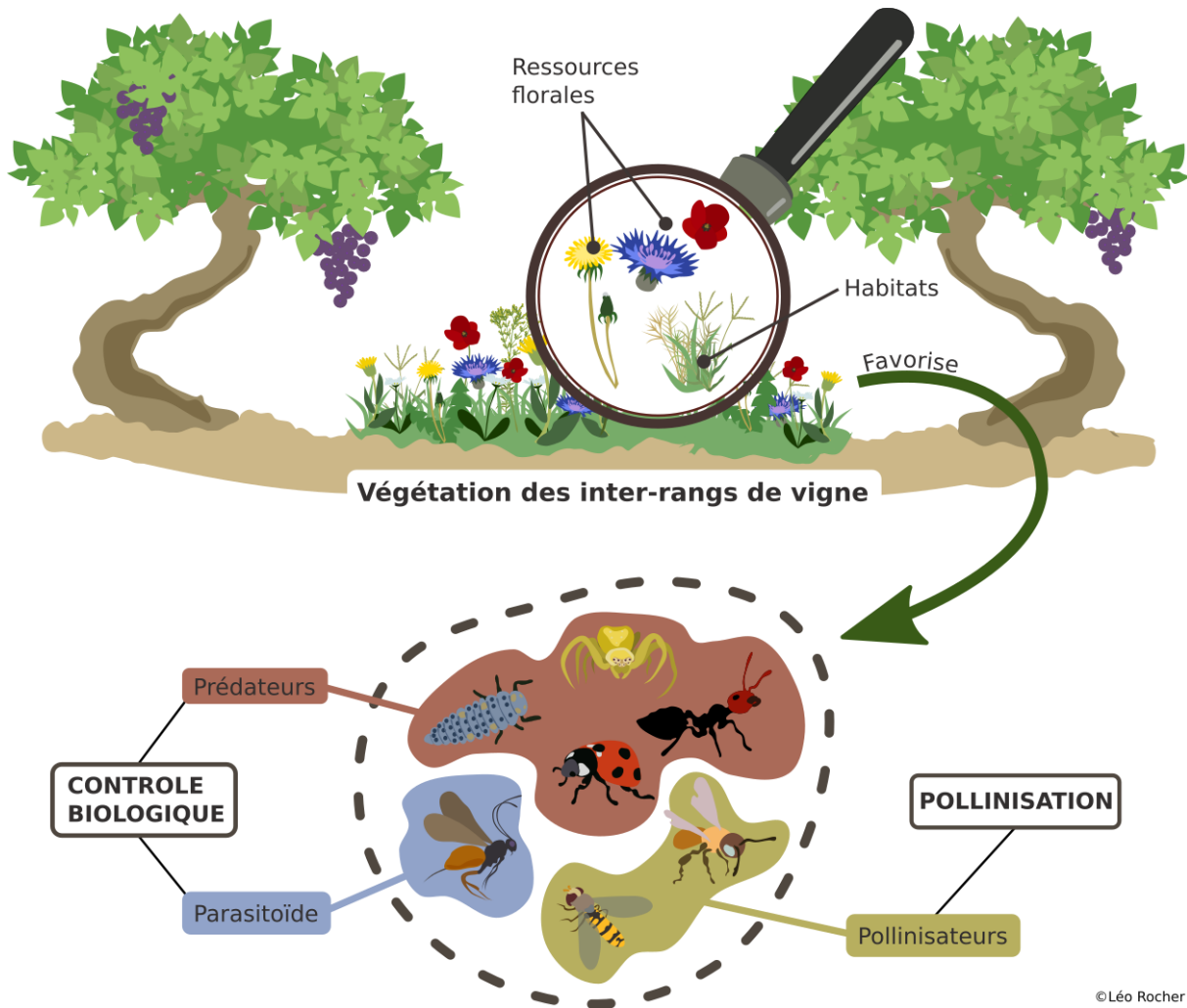


Figure 5 : Schéma représentant les principales interactions étudiées dans ces travaux de thèse.

1 - La présence de l'enherbement et sa composition floristique influencent-elles la présence des fourmis, actrices importantes de la fonction de prédation dans les vignes ?

Pour mieux comprendre les interactions entre les fourmis et la végétation des inter-rangs de vigne, nous avons réalisé une étude sur 23 vignobles enherbés en conduite biologique. Nous avons émis les hypothèses suivantes : (1) les fourmis prédatrices bénéficient d'une augmentation des proies associées à la présence de végétation dans les inter-rangs ; (2) les espèces granivores sont directement favorisées par les ressources fournies par la végétation des inter-rangs, comme les graines ; (3) les fourmis nichant au sol sont négativement affectées par le travail du sol, réduisant ainsi la richesse spécifique et fonctionnelle des fourmis.

2 - Quels groupes fonctionnels de la végétation sont reliés à l'abondance des arthropodes prédateurs et pollinisateurs ainsi que la fonction de prédation ?

Dans le but d'identifier les traits végétaux permettant de favoriser la présence d'un large ensemble d'arthropodes bénéfiques, nous avons mené une étude sur 37 vignobles où la végétation spontanée est maintenue dans au moins la moitié des inter-rangs. Nous avons émis les hypothèses suivantes : (1) les arthropodes prédateurs et pollinisateurs sont favorisés par la végétation, notamment par le recouvrement floral et la diversité végétale fournissant de nombreuses ressources essentielles à leur survie; (2) l'abondance des arthropodes bénéfiques est influencée négativement par une proportion élevée de plantes qui ne produisent pas de nectar, telle que les graminées ; (3) la prédation est favorisée par les caractéristiques de la végétation bénéficiant aux prédateurs.

Dans le second axe, porté par l'approche expérimentale, nous comparons trois modalités de végétation dans les inter-rangs de vigne (Chapitre 3). Grâce aux résultats des analyses précédentes et la littérature scientifique existante sur ce sujet, nous avons pu par la suite élaborer un mélange expérimental de graine à semer dans les vignobles. Pour pallier le problème d'acclimatation des graines à la zone méditerranéenne, les graines ont été sélectionnées parmi la flore spontanée de la zone d'étude portant le label « végétal local » (Malaval et al., 2015). Dans cette approche expérimentale, ce semis diversifié et local est comparé à la végétation spontanée et au sol travaillé avec un recouvrement végétal très réduit dans les inter-rangs de vigne. Une troisième problématique est donc soulevée avec cette approche expérimentale :

3 - Est-ce qu'un enherbement diversifié et local augmente la présence d'arthropodes bénéfiques, améliore la fonction de prédation et limite l'installation des espèces végétales problématiques ?

Afin de déterminer expérimentalement le type de végétation en inter-rang qui permet de réduire la présence d'espèces végétales nuisibles, d'améliorer la fonction de prédation et de favoriser la présence d'arthropodes bénéfiques, 15 vignobles ont été étudiés. Sur cinq vignobles, un mélange de haute diversité floristique a été semé, sur cinq autres la végétation spontanée s'exprime, sur les cinq derniers le sol est retourné en surface pour supprimer la

végétation. Nous avons formulé les hypothèses suivantes : (1) semer une riche diversité d'espèces végétales indigènes à notre zone d'étude réduit le recouvrement des espèces végétales nuisibles dans les inter-rangs ; (2) les inter-rangs avec végétation favorisent la présence d'arthropodes bénéfiques et cet effet positif est renforcé dans les inter-rangs semés avec le mélange de haute diversité floristique par rapport à la végétation spontanée ; et (3) cette plus grande abondance d'arthropodes bénéfiques dans les inter-rangs semés avec le mélange haute diversité conduirait à une augmentation de la prédation des proies sentinelles.



Lièvre dans un vignoble, Bonnieux (France)

Méthodologie générale

1. Zone d'étude

Notre zone d'étude est située dans le massif du Luberon, un massif de moyenne altitude entre les Alpes-de-Haute-Provence et le Vaucluse. Les vignobles sélectionnés pour ces travaux de thèse sont situés sur une zone qui s'étend du nord-ouest du Luberon, aux alentours de la commune de Bonnieux, au sud-est du Luberon, proche de la commune de Grambois (Figure 6). Outre les vignes, on retrouve dans le paysage agricole de cette région d'autres cultures pérennes telles que des vergers de cerisiers, de pommiers et de lavandins.

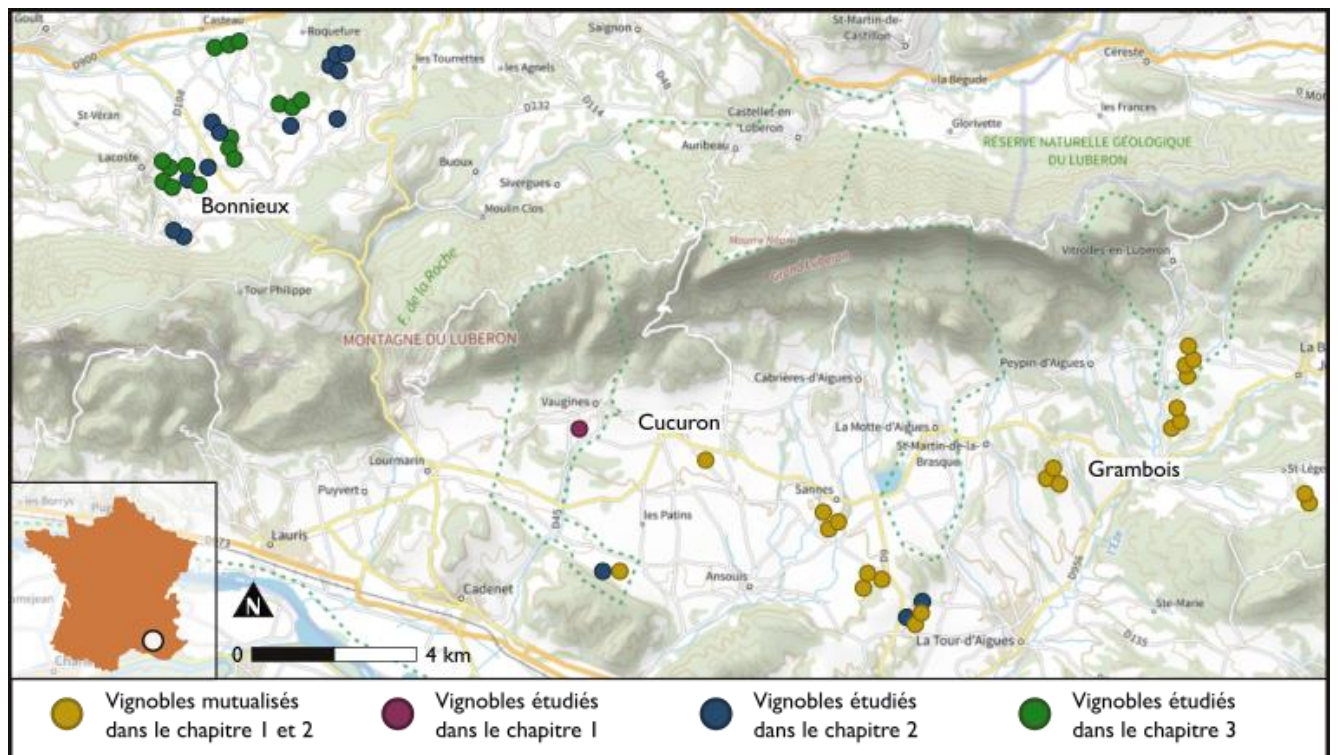


Figure 6 : Carte représentant les emplacements des différents vignobles étudiés dans les trois chapitres de cette thèse.

Ce massif est caractérisé par un climat de type méditerranéen, marqué par des étés chauds et secs, et des hivers relativement doux. Les précipitations maximales arrivent au printemps et en automne, totalisant environ 700 mm par an selon les données de la station

météorologique de Pertuis entre 1991 et 2020. Ce climat offre des conditions favorables à la culture de la vigne tout en imposant des défis tels que la gestion de l'eau pendant les périodes sèches. Les variations climatiques peuvent avoir un impact important sur la vigne en affectant la maturation des raisins (Edwards et al., 2017; Martínez-Lüscher et al., 2016; Salazar Parra et al., 2010). Des épisodes de sécheresse imposent aujourd'hui de plus en plus le recours à un système d'irrigation. Les principales variétés de vignes cultivées sont le Grenache et le Syrah. Les vignobles sont généralement travaillés un rang sur deux ou entièrement pour contrôler les espèces végétales nuisibles. La végétation entre les rangs est gérée par la fauche ou par labour. Dans ces travaux de thèse, un total de 53 vignobles a été étudié (Figure 6). L'ensemble des vignobles étudiés sont situés sur des terrains plats ou de faibles pentes, à une altitude comprise entre 200 et 350 mètres. La végétation spontanée sur ces parcelles est caractérisée par des communautés végétales à l'intermédiaire entre *Stellarietea mediae* (EUNIS habitat code I1.5) et *Festuco-Brometalia* (Sous-habitats Eunis code 6210). Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont : *Astragalus amosus*, *Avena sterilis*, *Bromus hordeaceus*, *Chondrilla juncea*, *Hordeum murinum* et *Medicago minima*.

2. Vignobles étudiés

Dans le chapitre 1 nous avons étudié 23 vignobles (Figure 6), situés dans le sud du Luberon, entre Cucuron et Grambois. Tous ces vignobles sont menés en agriculture biologique. Les relevés floristiques et d'arthropodes ont été réalisés en mai et juin 2018 pour cette première étude. Les vignobles ont été sélectionnés suivant trois modes de gestion de l'enherbement : des vignobles sans végétation, des vignobles dont un rang sur deux est enherbé et des vignobles entièrement enherbés (figure 7). La végétation de ces enherbements est dominée par la flore spontanée.



Figure 7 : Illustration des trois traitements de gestion de l'enherbement étudiés dans le chapitre 1. A : parcelle sans végétation dans les inter-rangs ; B : végétation présente un inter-rang sur deux ; C : végétation présente dans tous les inter-rangs.

Pour le chapitre 2 nous avons étudié 37 vignobles répartis entre Bonnieux et Grambois. Vingt-neuf de ces vignobles sont menés en agriculture biologique (Figure 6). Les relevés de cette deuxième étude ont été réalisés en mai et juin 2021. Comme pour le chapitre 1, l'enherbement présent dans les parcelles est issu de la flore spontanée.

Enfin, dans le chapitre 3, 15 parcelles de vigne ont été sélectionnées (Figure 6). Ces parcelles ont accueilli l'expérimentation de semis qui ont été réalisés en octobre 2021 (Figure 8). Trois traitements ont été mis en place sur cinq parcelles : (1) préparation du lit de semence et semis d'un mélange "haute diversité"; (2) préparation du lit de semence et semis d'un mélange standard constitué de deux graminées ; (3) inter-rangs labourés avec une couverture végétale largement réduite sans changement de gestion. Le troisième traitement implique quand même un enherbement un inter-rang sur deux. L'ensemble des parcelles est donc végétalisé un inter-rang sur deux. Les semis ont été réalisés dans les inter-rangs déjà végétalisés.

3. Constitution des semis « haute » diversité et spontané

L'étude de la végétation spontanée du chapitre 2 nous a permis de sélectionner les espèces qui ont été incluses dans le mélange "haute diversité" (traitement 1). Nous avons donc constitué un mélange de 22 espèces dont la plupart sont considérées comme entomophiles

(Figure 9). Le chapitre 3 détaille davantage la sélection des espèces de ce mélange. Le traitement 2 correspond à un mélange de graines commerciales standard et comprend deux espèces de graminées (*Festuca rubra*, *Lolium perenne*). Il est couramment semé par les viticulteurs pour obtenir une couverture végétale permanente. Cependant, ce mélange a montré une faible germination, résultant en une couverture végétale très faible des espèces semées (moins de 5% du recouvrement total). Nous utilisons donc le terme "végétation spontanée" pour caractériser ce traitement par la suite. Le traitement 3 correspond aux inter-rangs avec un recouvrement de la végétation largement réduit. Cette végétation est retirée fréquemment par un travail du sol à la herse. Tous les vignobles sont en agriculture conventionnelle et sont irrigués à l'aide d'un système d'irrigation en goutte-à-goutte. Tous les relevés botaniques et d'arthropodes ont été réalisés en mai 2022 et mai 2023.



Figure 8 : Illustration des semis réalisés en octobre 2021. A : Semoir utilisé pour les semis en inter-rang ; B : Inter-rang après semis.



Figure 9 : Photos de quelques espèces caractéristiques du mélange Haute diversité. A : *Cyanus segetum* (Bleuet); B : *Bupleurum rotundifolium* (Buplèvre à feuilles rondes); C : *Papaver rhoeas* (Coquelicot); D : *Anthyllis vulneraria* (Anthyllide vulnéraire); *Sanguisorba minor* (Petite pimprenelle); *Vicia pannonica* (Vesce de Hongrie).

4. Relevés botaniques et d'arthropodes

Les relevés botaniques ont été réalisés grâce à une estimation du pourcentage du recouvrement de toutes les espèces de plantes vasculaires à l'intérieur des quadrats. De plus, la présence/absence de fleurs et le recouvrement total de fleurs entomophiles (excluant des espèces anémophiles telles que les Poaceae, les Chenopodiaceae, les Polygonaceae et les *Plantago sp*) ont été mesurées. Les quadrats ont tous été placés au milieu de l'inter-rang, au nombre de quatre par parcelles (figure 10).

5. Protocoles d'échantillonnage

Durant ces travaux de thèse, différents types de relevés pour les arthropodes ont été utilisés. Dans le chapitre 1, toutes les fourmis ont été récoltées à l'aide de piège Barber. Dans les chapitres 2 et 3, les arthropodes ont été récoltés par deux techniques de chasse différentes et complémentaires. Nous avons utilisé la chasse à vue pour dénombrer les syrphes, coccinelles et abeilles sauvages (Figure 10). Cette technique consiste à observer et dénombrer tous les arthropodes pendant 2 minutes et 30 secondes dans le quadrat utilisé pour les relevés botaniques. Nous utilisons ensuite la chasse au filet pour les micro-hyménoptère parasitoïdes, les larves de coccinelles et les thomisidae (araignées-crabes) (Figure 10). Cette technique consiste à passer 4 coups de filet fauchoir à l'intérieur du quadrat pour capturer les arthropodes et pouvoir ensuite les identifier et dénombrer en laboratoire. En plus des différents arthropodes listés précédemment, une grande diversité a pu être observée pendant ces campagnes de terrain. Un aperçu de cette diversité d'arthropode est présenté sur la figure 11. Enfin, nous avons utilisé des cartes de prédation avec des proies sentinelles pour évaluer la fonction de prédation dans les vignobles dans les chapitres 2 et 3 (Figure 10). Les détails de ces différentes techniques sont présents dans les chapitres correspondants.



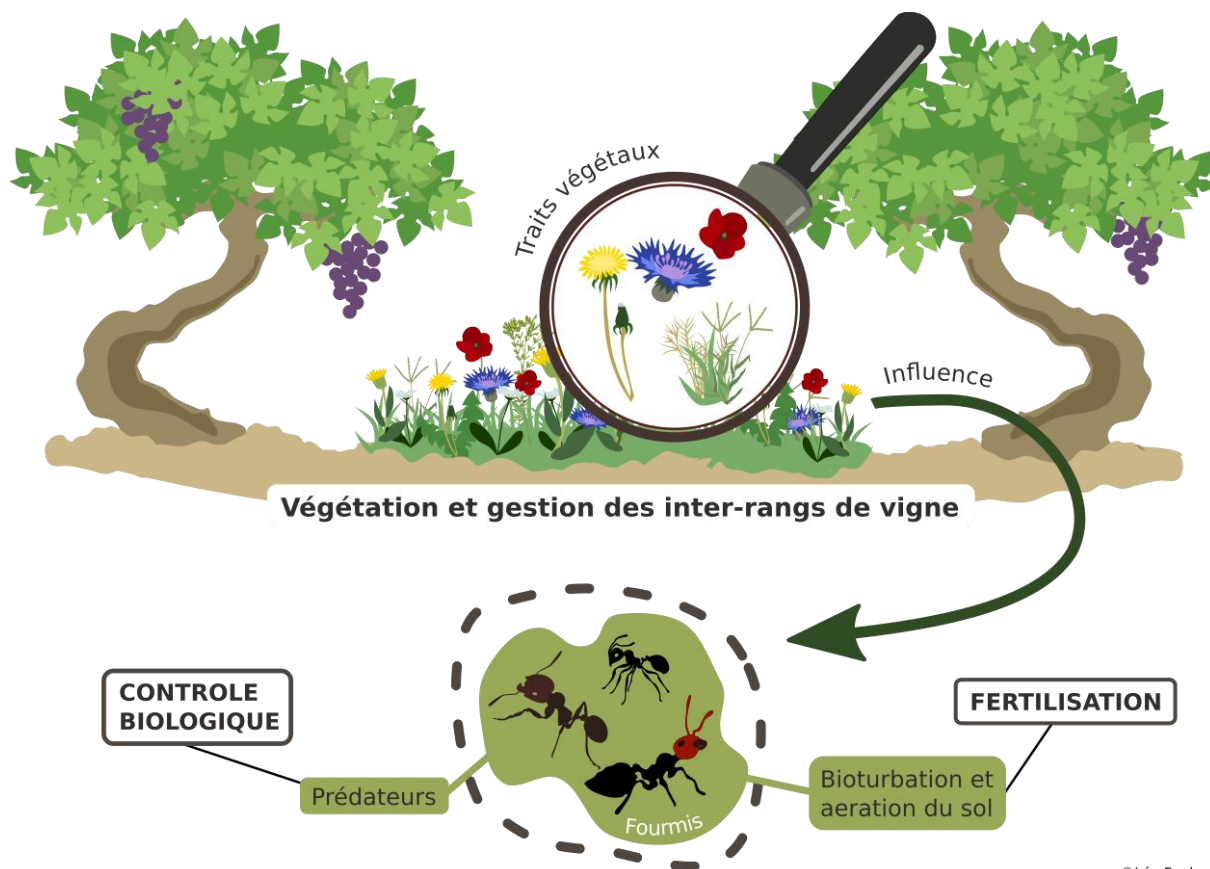
Figure 10 : Illustration des différents relevés réalisés. A : Relevés botaniques ; B : Chasse à vue ; C : Chasse au filet ; D : Cartes de prédation



Figure 11 : Exemple d'arthropodes rencontrés dans les vignobles. A : *Ephippiger ephippiger* (Éphippigère des vignes) ; B : *Coreus marginatus* (Punaise des bois) ; C : Micro-hyménoptère ; D : *Bombylius major* (Grand bombyle) ; E : *Empusa pennata* (Diablotin) ; F : *Coccinella septempunctata* (Coccinelle) ; G : Julidae (lule) ; H : *Heriaeus hirtus* (Thomise hirsute) ; I : *Camponotus vagus* (Fourmis) ; J : *Saga pedo* (Magicienne dentelée) ; K : *Synema globosum* (Araignées Napoléon) ; L : *Coccinella septempunctata* (Larve de coccinelle)

Transition vers le chapitre 1

Dans ce premier chapitre, nous nous intéressons à l'influence de l'enherbement et sa gestion en inter-rangs sur les fourmis et leur diversité dans les vignobles (Figure 12). Les fourmis ont été choisies comme modèle d'étude car elles ont été identifiées comme principales prédatrices diurnes dans les vignobles de notre zone d'étude (Blaise et al., 2021). Elles sont également reconnues comme ingénieurs de l'écosystème (De Almeida et al., 2023). Leur présence est donc bénéfique à différents niveaux pour l'agrosystème. Elles peuvent à la fois participer à la régulation des ravageurs (Offenberg, 2015), à la fertilisation du sol (De Almeida, Blight, et al., 2020), ainsi qu'à la dispersion des graines de la végétation des inter-rangs. Il a été montré à plusieurs reprises que la végétation des inter-rangs de vignes avait un effet positif sur la biodiversité d'arthropodes, nous nous sommes donc demandé si elle pouvait également favoriser la présence et la diversité de fourmis.



© Léo Rocher

Figure 12 : Schéma représentant les interactions étudiées dans le chapitre 1.



Ornithogalum umbellatum, Bonnieux (France)

Chapitre 1

Species and functional responses of ants to inter-row tillage and vegetation in organic
Mediterranean vineyards

Léo Rocher^a, Romane Blaya^a, Chloé Blaise^b, Armin Bischoff^a & Olivier Blight^a

Published in Basic and Applied Ecology, 2023



^aAvignon Université, Aix Marseille Université, CNRS, IRD, IMBE, Avignon, France

^bAix Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE, Aix-en-Provence, France

Abstract

Ants are arthropods providing crucial ecosystem services such as soil structuring, nutrient cycling, seed dispersal and pest predation. Thus, their abundance and diversity need to be considered in approaches to improve sustainability of land use such as Mediterranean viticulture. In our study, we tested whether (1) inter-row vegetation and the absence of tillage increase the species richness and/or functional diversity of ants in vineyards and (2) ground cover vegetation drives ant species composition. We included 23 Mediterranean organic vineyards in our analyses and distinguished three types of inter-row management: all inter-rows tilled, half of the inter-rows tilled, and all inter-rows are untilled and covered by vegetation. The occurrence of ant species was analysed in six pitfall traps per vineyard. Around each trap, the floristic composition of inter-row vegetation was analysed in 2x2 m² plots. We found that inter-row tillage significantly affected ant species richness, being higher in partially than in fully tilled vineyards whereas untilled vineyards were not different from the other tillage types. Grass cover and the perennial/annual rate were positively correlated with ant species richness. Ant functional diversity and the frequency of most predatory ants were not correlated neither with plant functional groups nor with tillage type. In conclusion, ant communities benefit from inter-row vegetation and/or absence of soil disturbance but partial inter-row tillage of vineyards may be tolerated and even benefit several species. In particular, grasses and perennial plant species favour ants in our system and need to be considered in inter-row sowing.

Keywords

Ants, Agroecology, Community Ecology, Functional traits

Introduction

Agricultural intensification has resulted in a loss of biodiversity and related ecosystem services. This loss of ecosystem services is often compensated by an increased use of agrochemicals such as pesticides. Approaches to improve the sustainability of agriculture need thus to consider biodiversity and ecosystem services (Tscharntke et al., 2012). Invertebrates are key organisms that provide services in agroecosystems (Saunders, 2018). They contribute to the decomposition of organic matter (Bagyaraj et al., 2016), to the improvement of soil porosity, mineralisation and aeration (Culliney, 2013), to pollination (Ollerton et al., 2011) and to biological pest control (Flint et al., 1998). The restoration of invertebrate habitats in field margins and/or within fields is increasingly advocated as a measure to improve ecosystem services (Cahenzli et al., 2019).

In perennial crops such as vineyards, the restoration or creation of inter-row vegetation may contribute to the improvement of invertebrate habitats (Blaise et al., 2022; Carpio et al., 2019). Inter-row vegetation is known to provide habitat functions to pollinators and predators of pest insects and to improve soil structure (Holland, 2004; Klein et al., 2012; Pollier et al., 2018). Furthermore, non-crop vegetation of inter-rows may attract alternative prey required to maintain pest predator populations in agroecosystems (Bischoff et al., 2016; Griffiths et al., 2008). Flowering plants are key components of non-crop habitats providing resources (pollen and nectar) to several arthropod groups (Blaise et al., 2022; Puig-Montserrat et al., 2017; Rusch et al., 2021). Inter-row vegetation also reduces soil erosion, the impact of agricultural machinery, and may be beneficial to ground- and canopy-dwelling arthropods (Blaise et al., 2022; J. Chen et al., 2021; Winter et al., 2018). Despite these multiple services provided by inter-row vegetation, winegrowers in the French Mediterranean are still reluctant to adopt this practice because of competition for water. However, in contrast to annual crops, in which crop plants are in strong competition with non-crop species (Schenk & Jackson, 2002), grapevine may tolerate inter-row vegetation due to its deeper root system (Winter et al., 2018).

Ants are arthropods that benefit from both resources of inter-row vegetation and the absence of soil tillage (Blaise et al., 2021). They participate in soil structuring (Cammeraat & Risch, 2008) and nutrient recycling (De Almeida, Mesléard, et al., 2020) by nest building and

caring. A high diversity of ant species may improve soil porosity because different ant species build their nests in soil layers of different depth. By foraging, ants also contribute to the dispersal of plant species (Arnan et al., 2012). This is particularly true for granivorous ants that have been recently described as ecosystem engineers with major effects on soil chemistry, above- and below-ground fauna and vegetation (De Almeida et al. 2020). Granivorous ants improve soil fertility, increase and diversify the soil seed bank and increase plant biomass, species richness and spatial heterogeneity (De Almeida et al. 2020). These activities may be important in maintaining a stable level of floristic diversity and thus enhance the stability of ecological niches. Ants further participate in the control of pest insects (Offenberg, 2015). Although often considered as pests due to their mutualistic relationship with aphids (Albert et al., 2017) or by reducing the efficiency of biocontrol against mealybugs (Mansour et al., 2012), there is increasing evidence that ants can also contribute to pest regulation, particularly in Mediterranean vineyards (Blaise et al., 2021; Reiff et al., 2021).

As many insects, ants are affected by farming practices. Pesticides were found to have a strong negative effect on alpha and beta diversity of ant communities in Italian vineyards, with a greater ant diversity in organic vineyards (Masoni et al., 2017). Soil mechanical disturbance such as tillage may destroy nests and reduce population densities (Santos et al., 2018). Predatory ants involved in pest insect regulation do not directly use plant resources but may still depend on vegetation providing alternative prey, while granivorous species of the *Messor* genus, known as key ecosystem engineers in open Mediterranean habitats, may directly benefit from seeds produced by inter-row vegetation. Ants may also benefit from the floral nectar as a nutritional resource (Haber et al., 1981). Floral resources further indirectly influence ants by favouring prey or honeydew production of aphids often colonising inflorescences (Bischoff & Trémulot, 2011; Goggin, 2007). However, vegetation characteristics do not always affect ant communities, and vegetation effects may be the result of habitat openness effects (Andersen, 2019). Thus, the specific and functional responses of ant communities to soil tillage and inter-row vegetation characteristics in vineyards are still not well known (Chong et al., 2011; Mugnai et al., 2021).

Using Mediterranean vineyards of the Luberon region as a model system, we analysed interactions between ant communities and inter-row vegetation in addressing the following research questions for the whole ant community and more specifically for ant species that may

deliver ecosystem services to the grapevine (predatory and granivorous ants): (1) Do inter-row vegetation and the absence of soil tillage increase the species richness and/or functional diversity of ants in vineyards? (2) Do vegetation characteristics (plant functional groups, diversity, cover) drive ant species composition? We hypothesise that predatory ant species benefit from an increase in prey associated with inter-row vegetation, that granivorous species are directly favoured by resources provided by inter-row vegetation (seeds), and that tillage negatively affects the specific and functional richness of ants.

Materials and methods

1. Study sites

We analysed 23 organic vineyards in the southern Luberon Mountains, in south-eastern France (Appendix C: Figure 1). The study area is characterised by a Mediterranean climate, hot and dry summers, mild winters and maximum rainfall in spring and autumn (700 mm per year, 1991-2020, Pertuis meteorological station). Grapevine varieties were Grenache or Syrah. Many vineyards are still under soil tillage to control weeds that are considered strong competitors for water. Partial tillage (half of the inter-rows) is also common whereas no-tillage is rare. Usually, tillage is shallow to 10 cm depth using rotary tillers or harrows. In order to represent the major management types of the study area, we included three types of inter-row tillage in our study: (i) all inter-rows tilled (N = 7); (ii) half of the inter-rows tilled, the other half with vegetation cover (N= 8); (iii) no tillage and all inter-rows covered by vegetation (N= 8). Average tillage frequency of (i) and (ii) was 4 to 5 times a year. The selected vineyards had an average size of $7,008 \pm 746 \text{ m}^2$ representative of the study region and were dispersed over an area of 20x6 km². The landscape is dominated by vineyards with a low proportion of other crops such as orchards (cherry, apple, olives), durum wheat and lavender as well as small-sized semi-natural habitats such as herbaceous margin vegetation and woodlands.

2. Ant sampling

Six pitfall traps per vineyard were placed in May 2018 and June 2018 to capture ants in the inter-rows of the central part of each vineyard. They were buried up to the rim and filled with propylene glycol to a quarter of the depth. The six traps were assigned to two inter-rows in the centre of each vineyard (Fig. 1). In 1/2 tilled vineyards, three traps were placed in tilled and three traps in untilled inter-rows. The distance between traps was 5 m. All ants were identified to genus and most of them to species level using the key of Blatrix et al. (2013). According to Blaise et al (2021), *Camponotus vagus*, *Cataglyphis cursor*, *Crematogaster scutellaris*, *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum* complex were considered as predatory ant species. They were all identified as main predators in vineyards. *Messor structor* was the only strictly granivorous ant. Because abundance in traps may be biased by distance from a nest or ant trail, we instead considered the frequency of occurrence of ant species (Gotelli et al., 2011; Greenslade, 1973).

3. Floristic surveys

The floristic composition of the vegetation was analysed in 2x2 m² quadrats. The quadrats were placed at the sampling points of pitfall traps resulting in six quadrats per vineyard and a total of 138 traps (Fig. 1). In each quadrat, all vascular plant species were identified. The cover of each species was visually estimated, and it was recorded whether a species was flowering. Plant cover was estimated as the vertical projection of above-ground plant organs on the ground. Additionally, total flower cover of nectariferous species was estimated in each quadrat.

Using these floristic surveys, we were able to select different characteristics of the vegetation that are important for ants such as: (i) total cover in order to analyse whether vegetation in general provides resources that benefit ants, (ii) flower cover to analyse specific effects of floral resources, (iii) plant species richness to evaluate the role of resource diversity, (iv) proportion of Poaceae (grass cover) often dominating in vineyard inter-rows, (v) proportion of Fabaceae increasing nitrogen availability and productivity and thus often used in seed mixtures sown by winegrowers, (vi) Bray-Curtis dissimilarity index (at vineyards scale) to analyse

the role of habitat diversity, and (vii) the ratio of perennial to annual plants as a long-term soil disturbance indicator with high values indicating low disturbance.

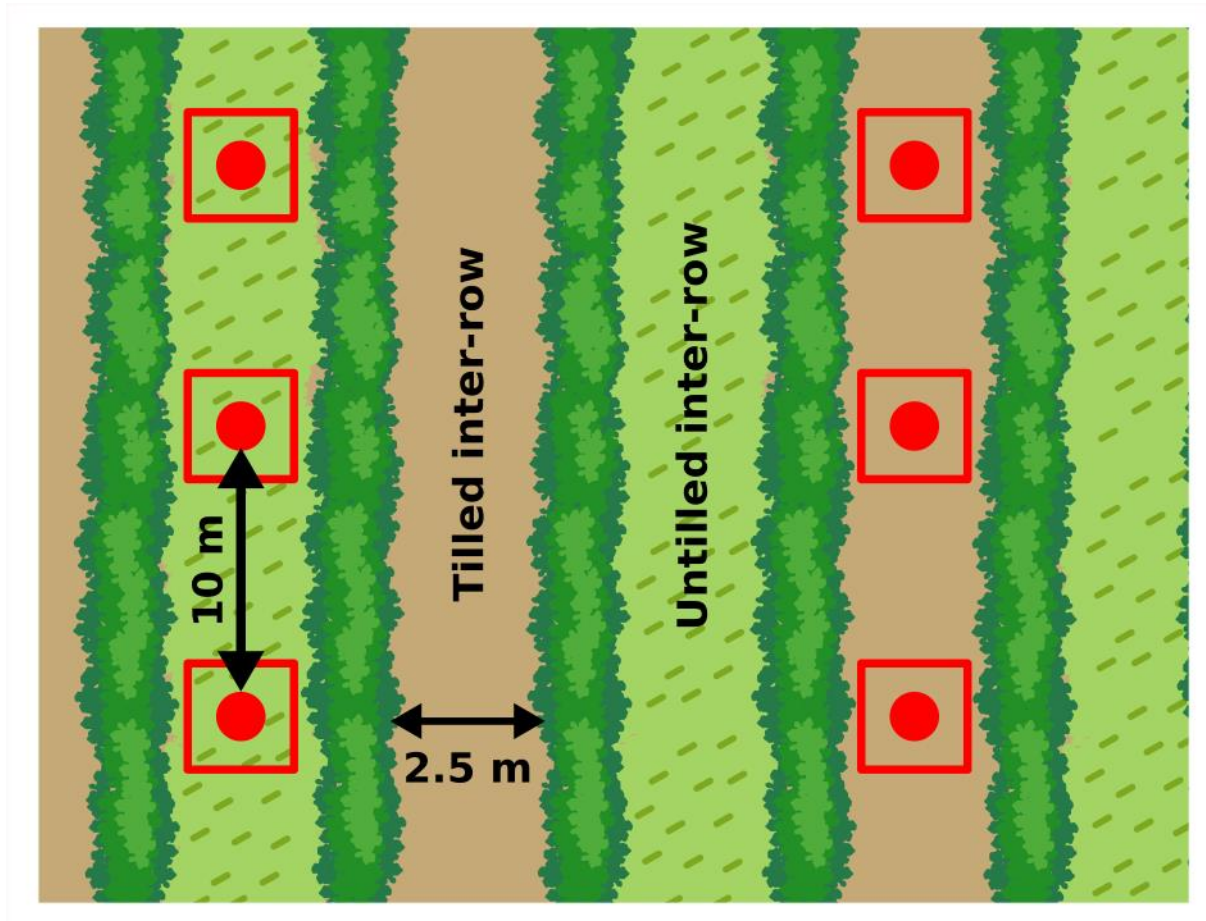


Fig. 1. Experimental design: position of pitfall traps (red spots) and vegetation quadrats (red squares) in a vineyard tilled in one out of two rows (1/2).

4. Ant community assessment

Six response variables were selected to characterise ant communities: (i) ant species richness per trap, (ii) frequency of occurrence (hereafter briefly “occurrence”) of the eight most common species (*Cataglyphis cursor*, *Crematogaster scutellaris*, *Messor structor*, *Pheidole pallidula*, *Plagiolepis pygmaea*, *Tapinoma nigerrimum* complex, *Tapinoma madeirense* and *Solenopsis sp.*), (iii) occurrence of predatory species across all vineyards, (iv) functional richness index (FRic), (v) average colony size and (vi) average worker size. Occurrence and species

richness were calculated at trap level in order to establish a direct link with the vegetation survey conducted around each sample (Fig. 1).

Functional traits of ant species to characterise the functional response of ant communities and predatory ants were obtained from the database “matrix sppx traits” (Arnan et al., 2014). We considered the following traits: worker size, worker polymorphism, colony size, nutrition (seed, insect, liquid food), independent colony foundation, polygyny (two or more queens contribute to egg-laying), polydomy (ant colony occupies two or more spatially separated nests), strictly diurnal, dominant, foraging type (individual or collective), nest location (dead wood, soil or mixed). These traits were used to calculate three functional indexes: (i) the functional richness (calculated using R “FD” package, (Laliberté et al., 2014)), (ii) the average colony size in each trap and (iii) the average body size of the different worker species found in each trap. Colony sizes were log-transformed prior to analysis to avoid bias generated by large colonies. The same set of explanatory variables and the same model structure were applied as in the analysis of the six response variables above.

5. Data analysis

Generalized linear mixed-effects models (GLMMs) were computed using R (version 4.1.1, R Development Core Team, 2011) to explore the effects of tillage and vegetation characteristics on the six response variables mentioned above. The effects of the three tillage management types and the seven vegetation characteristics were tested in different models. To check the correlations between vegetation characteristics, a correlation matrix was calculated and a threshold of $R=0.5$ was established to eliminate correlated variables. A Poisson distribution with log link function was applied to response variables not showing over-dispersion. A negative binomial error distribution was used for over-dispersed data. Occurrence at trap level was coded binary and binomial distribution with logit link function was fitted to occurrence data. No overdispersion was detected in these binary coded data. In order to avoid over-parametrisation in tests including vegetation characteristics, we selected the best fitting model using the stepwise backward procedure of the dredge function (R package: MuMIn). Starting from a full model, the dredge function eliminates in each step the one explanatory variable that provides the highest AIC (Akaike Information Criterion) when fitted to the model.

In the case of a significant tillage management type effect, post-hoc Tukey tests were performed to compare the three treatment levels.

Two multivariate analyses were performed: (i) NMDS (non-metric multidimensional scaling) based on Bray-Curtis dissimilarity was carried out to analyse links between ant community composition and inter-row tillage. Non-parametric permutational multivariate analysis (R function Anosim, R package: Vegan) was used to detect differences in ant community composition; (ii) Redundancy analysis (RDA) was applied in order to analyse the influence of vegetation on ant community composition. Both RDA and NMDS were run at vineyard level using the sum of occurrences for each species across the two trapping campaigns (N = 12 traps). Permutational multivariate analysis was used to detect differences in ant community composition. To characterise the vegetation, we used the seven vegetation characteristics mentioned above as explanatory variables. Explanatory Variables were log-transformed to homogenise variances and to obtain similar scales. NMDS and RDA analyses were performed using the R package “vegan” (Oksanen et al., 2016).

Results

In total, we found 26 ant species belonging to 14 genera and four subfamilies (Appendix A: Table 1) with an average of five species per vineyard. We identified 181 vascular plants with an average species richness of 17 per quadrat of 4m².

1. Effect of inter-row tillage

Inter-row tillage of vineyards significantly influenced ant specific richness ($p = 0.012$). We found more species in the 1/2 tilled vineyards than in fully tilled vineyards, whereas the difference between untilled and fully tilled vineyards was not significant (Fig. 2A, Table 1). On average species richness was 25% higher in 1/2 tilled vineyards than in fully tilled vineyards. Ant community composition did not show any response to inter-row tillage (NMDS, ANOSIM: $p = 0.081$, stress: 0.195; Appendix D: Fig. 1). Functional richness, worker and colony size, and the global occurrence of predatory ants were also not affected by inter-row tillage ($p = 0.535$, Table 2).

Within the predatory ant group, only the occurrence of *Crematogaster scutellaris* was affected by inter-row tillage being highest in 1/2 tilled vineyards ($p = 0.015$, Fig. 2B). The omnivorous *Tapinoma madeirense* followed the same pattern ($p = 0.037$, Fig. 2D). On the contrary, the omnivorous *Solenopsis sp.* was more frequent in fully vegetated vineyards ($p = 0.052$, Fig. 2C). All other ant species including the granivorous ant *Messor structor* did not show any significant response to inter-row tillage (Table 1).

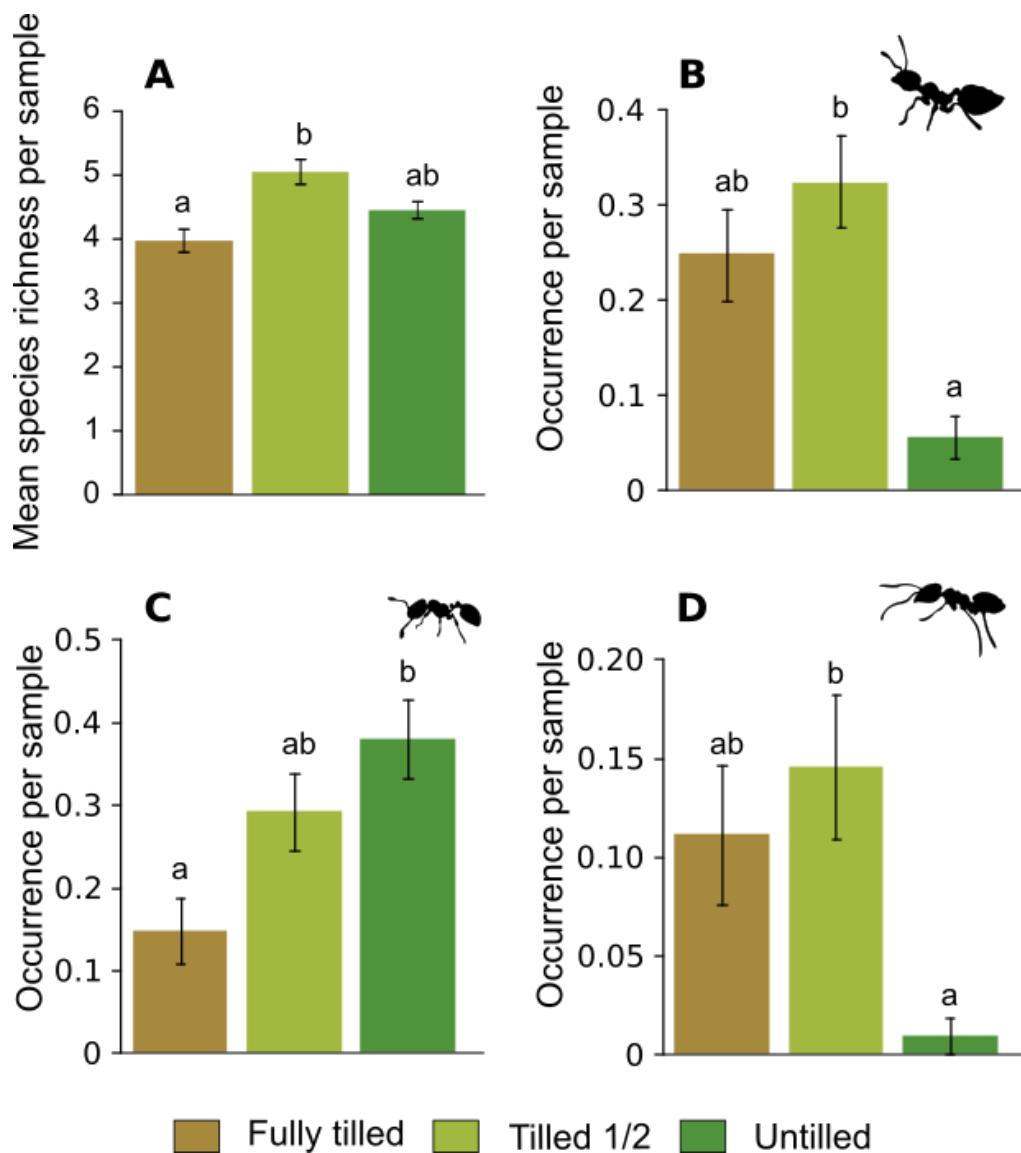


Fig. 2: Effect of inter-row tillage on (A) mean ant species richness per trap (+/- SE), (B, C, D) the occurrence per trap of the three ant species that respond significantly to tillage (means \pm SE). (B) *Crematogaster scutellaris*; (C) *Solenopsis sp.*; (D) *Tapinoma madeirense*. Letters indicate significant differences between management types ($P < 0.05$).

1 Table 1. Effect of inter-row tillage and vegetation characteristics on total ant richness and occurrence of the eight most common ant species.
 2 Estimates (\pm SE) and significance of variables selected by the "dredge" function. Differences between inter-row tillage were evaluated using post-
 3 hoc Tukey tests. Significant effects are indicated: . = $P < 0.1$; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.005$.

4

Dependent variables	Inter-row management			Vegetation cover	Plant richness	Flower cover	Bray-curtis dissimilarity	Fabacae cover	Grass cover	Perennials/Annuals
	0/2 - 1/2	0/2 - 2/2	1/2 - 2/2							
Species richness	-0.25 \pm 0.09*	-0.12 \pm 0.09	0.13 \pm 0.08	-	-	-	-	-	4e-3 \pm 2e-2*	0.16 \pm 0.06*
<i>C. cursor</i>	0.16 \pm 0.24	-0.27 \pm 0.22	-0.44 \pm 0.22	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. scutellaris</i>	0.35 \pm 0.057	1.59 \pm 0.70 .	1.94 \pm 0.68*	-	-	-	-	-	0.02 \pm 0.01	-
<i>M. structor</i>	-0.46 \pm 0.23	-0.37 \pm 0.22	0.13 \pm 0.20	-	-	-	-	-	0.02 \pm 0.01	-
<i>P. pallidula</i>	0.02 \pm 0.17	-0.17 \pm 0.16	-0.19 \pm 0.15	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. pygmaea</i>	-0.49 \pm 0.27	-0.38 \pm 0.27	0.11 \pm 0.24	-	-	-	-	0.03 \pm 0.02*	0.03 \pm 0.01*	2.54 \pm 0.63***
<i>T. madeirense</i>	-0.29 \pm 0.53	2.48 \pm 1.10 .	2.77 \pm 1.10*	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. grp. nig.</i>	-0.38 \pm 0.47	0.44 \pm 0.50	0.82 \pm 0.47	-	-	-0.23 \pm 0.12 .	-	-	0.03 \pm 0.01**	-
<i>Solenopsis sp.</i>	-0.66 \pm 0.41	-0.96 \pm 0.39*	-0.30 \pm 0.33	-	-	-	-	-	-	-

5

2. Effects of vegetation characteristics

Grass cover and the ratio of perennial to annual plants were positively correlated with ant species richness (Fig. 3; Table 1). The redundancy analysis did not reveal significant relationships between vegetation and ant community composition (PERMANOVA: $p = 0.105$; Appendix E: Fig. 2), and the RDA axis explained a very small proportion of total variance (only 10% for the first axis and 9 % for the second).

The global occurrence of predatory ants was not affected by vegetation characteristics. Among functional indexes, the size of colonies was positively influenced (marginally significant) by the Bray-Curtis dissimilarity index of plant species composition (Table 2). Functional richness of ants was not related to plant functional groups (Table 2).

Within the predatory ant group, only the occurrence of the *Tapinoma nigerrinum* complex was positively correlated to grass cover but was negatively correlated to flower cover (Table 1). The occurrence of *Plagiolepis pygmaea* was positively correlated to the cover of both legumes (Fabaceae) and grasses, as well as to the ratio of perennial to annual plants.

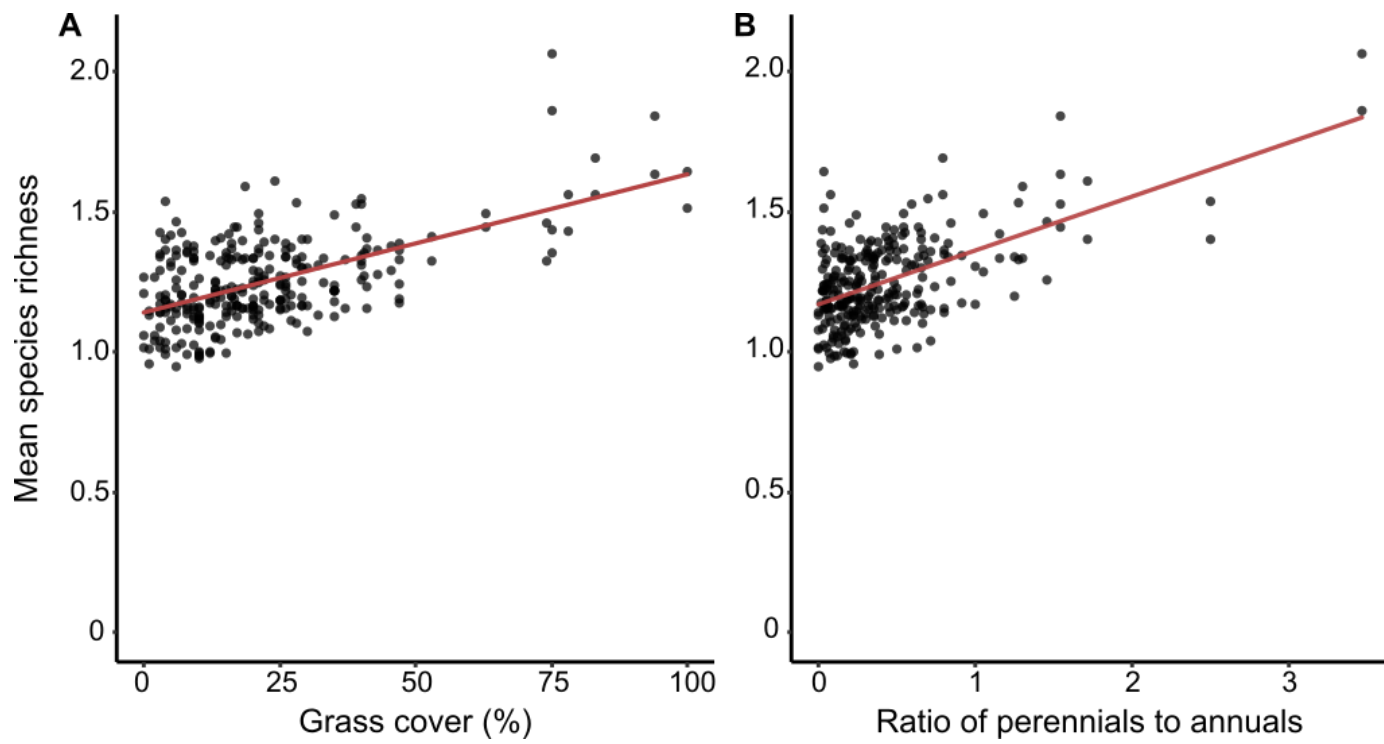


Fig. 3: Relationship between ant species richness (fitted values) and (A) grass cover per trap ($r^2=0.34$), (B) the ratio of perennials to annuals ($r^2=0.33$). For estimates and p-values, see table 1.

Table 2. Effect of inter-row tillage and vegetation characteristics on (i) ant species size; (ii) colony size and (iii) the occurrence of five predatory species (*Camponotus vagus*, *Cataglyphis cursor*, *Crematogaster scutellaris*, *Pheidole pallidula* and *T. nigerrimum* complex). Estimates (\pm SE) and p-values of the variables selected by the "dredge" function. Differences between inter-row tillage were evaluated using post-hoc Tukey tests.

Dependent variables	Inter-row management			Vegetation cover	Plant richness	Flower cover	Bray-curtis dissimilarity	Fabaceae cover	Grass cover	Perennials/Annuals
	0/2 - 1/2	0/2 - 2/2	1/2 - 2/2							
Functional richness	0.19 \pm 0.25	-0.08 \pm 0.23	-0.27 \pm 0.25	-	-	-	-	-	-	-
Worker size	0.26 \pm 0.29	0.19 \pm 0.28	-0.08 \pm 0.27	-	-	-	-0.64 \pm 0.92	-	-	-
Colony size	0.04 \pm 0.05	-0.01 \pm 0.05	-0.05 \pm 0.05	-	-	-	-	-	-	-

Discussion

Tillage negatively affects ground-dwelling arthropods including ants through soil disturbance and destruction of vegetation (Blaise et al., 2022; Holland, 2004; Santos et al., 2018). In our study, however, such a negative tillage effect was only apparent on the occurrence of one species. Interestingly, ant species richness and the occurrence of two abundant species were highest in 1/2 tilled vineyards whereas differences between fully and untilled vineyards were not significant. The global occurrence of predatory ants was not negatively affected by tillage, and *Crematogaster scutellaris* showed an even positive response to 1/2 tillage compared with untilled vineyards. Inter-row vegetation, in particular grasses and the ratio of perennials to annuals had a positive influence on ant diversity and the frequency of several species whereas flowering nectariferous species had no effect. We did not detect a significant influence of inter-row tillage and vegetation on ant functional traits or community composition.

The particularly positive effect of 1/2 tillage on ant diversity may be explained by a higher habitat diversity allowing species of bare soil and vegetated habitats to co-exist in the same vineyard. Habitat heterogeneity has already been identified as an important factor driving ant diversity (Gaston, 2000). Sites with heterogeneous habitats provide a higher number of niches resulting in a higher ant species richness (Lassau & Hochuli, 2004).

The response of different ant species to inter-row tillage was heterogeneous. The differences in ant response to inter-row management may be explained by differences in their ecology. The two species particularly favoured by 1/2 tillage, the predatory *Crematogaster scutellaris* and the omnivorous *Tapinoma madeirense*, are known to maintain their populations in disturbed habitats (Blatrix et al., 2013), but disturbance level of our fully tilled vineyards may have been too high. In contrast, species of the genus *Solenopsis* live in nests close to the soil surface which may explain their higher vulnerability to tillage. The granivorous species, *M. structor* that is known for its contribution to soil structuring and seed dispersal (Schlick-Steiner et al., 2005) and the other predatory ants were not affected by tillage. These species build deep nests in the soil, which may allow them to escape tillage. The sampling method used might also explain some of the differences we recorded between species. Indeed, habitat complexity may

affect the probability of capture, often decreasing with increasing vegetation cover (Melbourne, 1999). Therefore, the method may have underestimated the positive effect of fully vegetated inter-row on the presence of certain species, in particular on those ants that feed on plants such as *Crematogaster scutellaris*, or *Camponotus* and *Tapinoma* species.

The effects of tillage on the frequency of different ant species were not strong enough to result in significant effects in ant species and trait composition. The most abundant ant species are widespread generalists that tolerate disturbance but also occur in undisturbed habitats resulting in weak tillage effects. *Pheidole pallidula* is for example one of the most common species in disturbed areas of the Mediterranean region (Carpintero & Reyes-López, 2014). Similarly, *M. structor* colonises disturbed open habitats as well as the desert ant *C. cursor* (Blatrix et al., 2013). Several ant species build their nests in great soil depth, sometimes several meters, avoiding tillage effects (MacKay, 1981). This avoidance strategy of frequent ant species including predatory ants may explain why the tillage effect was less strong than in a previous study on ground-dwelling arthropods including the same vineyards (Blaise et al., 2022). In a study on *Lucilia* sp. (Diptera) larvae predation, the same authors found that ant predation decreases with disturbance by tillage (Blaise et al., 2021). Soil disturbance may thus affect ecosystem services without affecting ant species composition (Andersen, 2019) by reducing for example the number of colonies per species.

In several studies, plant species composition had only a small influence on ant communities and such vegetation effects were finally mediated by habitat openness (Andersen, 2019). Habitat openness is a key driver of variation in the composition of ant communities along gradients from open habitats (e.g. grasslands, savannahs) to forests (Dalle Laste et al., 2019; Solar et al., 2016). In our study, we still identified two plant functional groups affecting ant species richness and frequency, grass cover and the perennial to annual ratio. Grass cover is well known to favour ground-dwelling arthropods (Al Hassan et al., 2013; Collins et al., 2002; Marshall & Moonen, 2002). Grasses often represent a large part of total vegetation cover directly related to habitat openness, improve protection against natural enemies and may provide food resources. Although the specific effect of grasses on Mediterranean ant species is less well-known similar functions of grass cover can be assumed. The perennial to annual ratio may be an indicator of long-term disturbance. Annual plant species are adapted to higher soil disturbance because they survive as seeds in the soil whereas above- and belowground plant

organs of perennials are mostly destroyed by soil tillage (Nabe-Nielsen et al., 2021). Thus, annual plant species are usually replaced by perennials in the course of plant succession following disturbance (Bischoff, 2002; Kiehl et al., 2010). Although we did not find a strong negative tillage effect on ant communities, the correlation with the perennial to annual ratio still suggests a sensitivity of ants to soil disturbance in our vineyards. The perennial to annual ratio may better reflect past disturbance intensity than the current inter-row tillage. Increasing the abundance of floral resources (nectar, pollen) was found to be favourable to several arthropod groups even to those that do not directly depend on nectar (Griffiths et al., 2008; Pollier et al., 2018). The effect on ant diversity and frequency was, however, not significant or even negative in our study, suggesting that ants of our Mediterranean vineyards do not use floral resources and do not feed on prey that depend on floral resources.

Conclusions

Tillage effects on ant communities in Mediterranean vineyards of our study zone were smaller than expected. Interestingly, 1/2 tilled vineyards showed the highest richness and occurrence of one predatory species (*C. scutellaris*) indicating that full vegetation cover may not be required to protect ant species and related ecosystem services. Intensive use of tillage is not desirable for the establishment of ants but removing inter-row vegetation in a part of the vineyards may even be beneficial. Two vegetation traits or functional groups were identified that favour ant species. Grasses and perennial species were positively related to ant richness and frequency of several species. Whereas perennial plant abundance may be an indicator of long-term disturbance level, grasses provide important habitat functions (Collins et al., 2002). Approaches to improve ecosystem services of inter-row vegetation by sowing should thus not only focus on flowering nectariferous species but also include grasses.

Author contribution statement

L. Rocher: Validation, Ant identifications, Formal analysis, Writing - original draft. R. Blaya: Ant identifications, Writing - review & editing. C. Blaise: Conceptualization, Validation. A. Bischoff:

Conceptualization, Validation, Writing - review & editing. O. Blight: Conceptualization, Validation, Investigation, Formal analysis, Writing - original draft, Writing - review & editing.

Declaration of competing interest

The authors have no conflict of interest to declare.

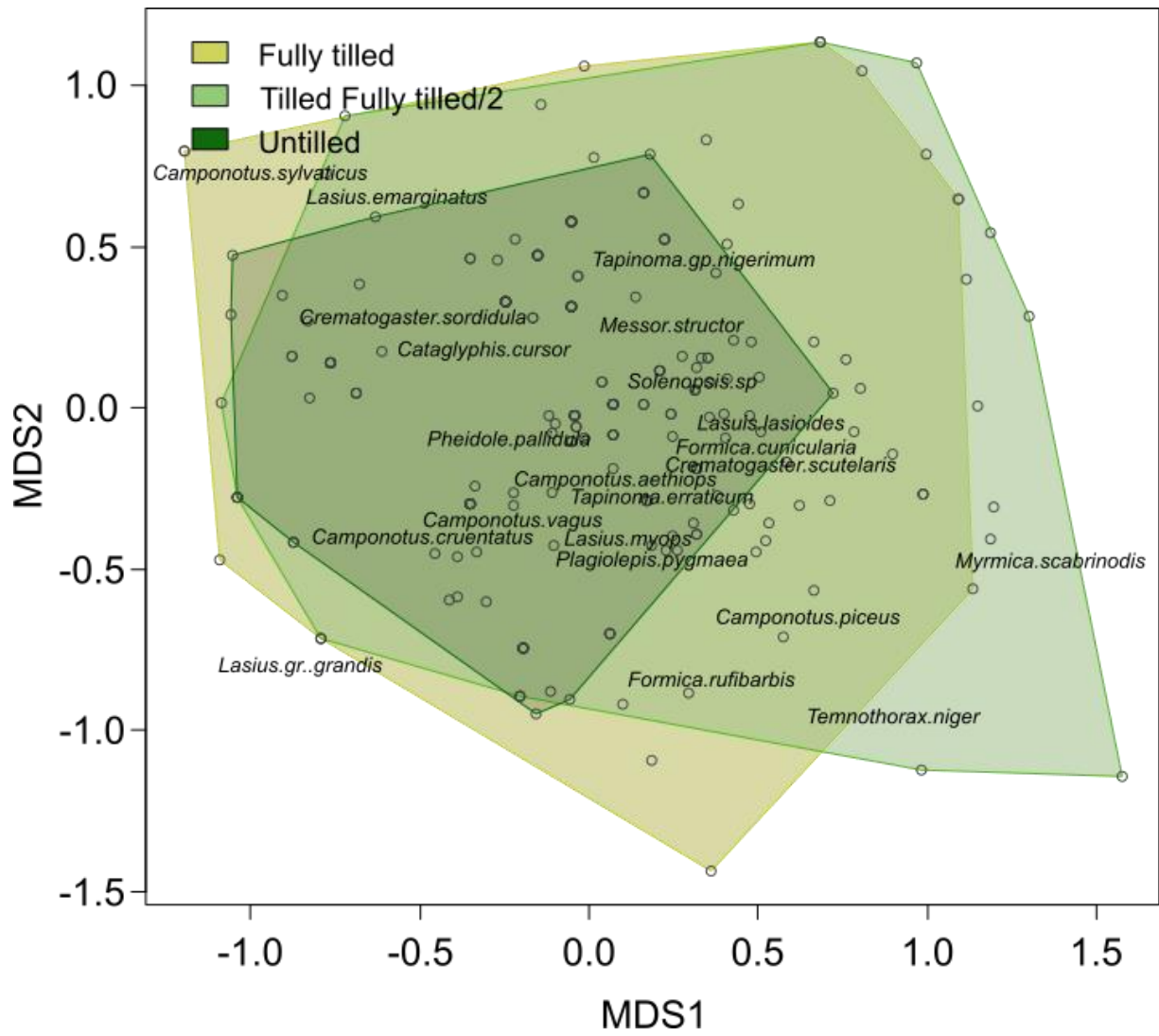
Acknowledgements

We are grateful to Tania De Almedia and Daniel Pavon for help in the identification of ant and plant species, respectively. We also thank the wine growers and the cooperative of Marennon for collaboration and the permission to work on their vineyards. This study was funded by the French Ministry of Higher Education and the EU LIFE project “VineAdapt” (LIFE-19-CCA-DE-001224).

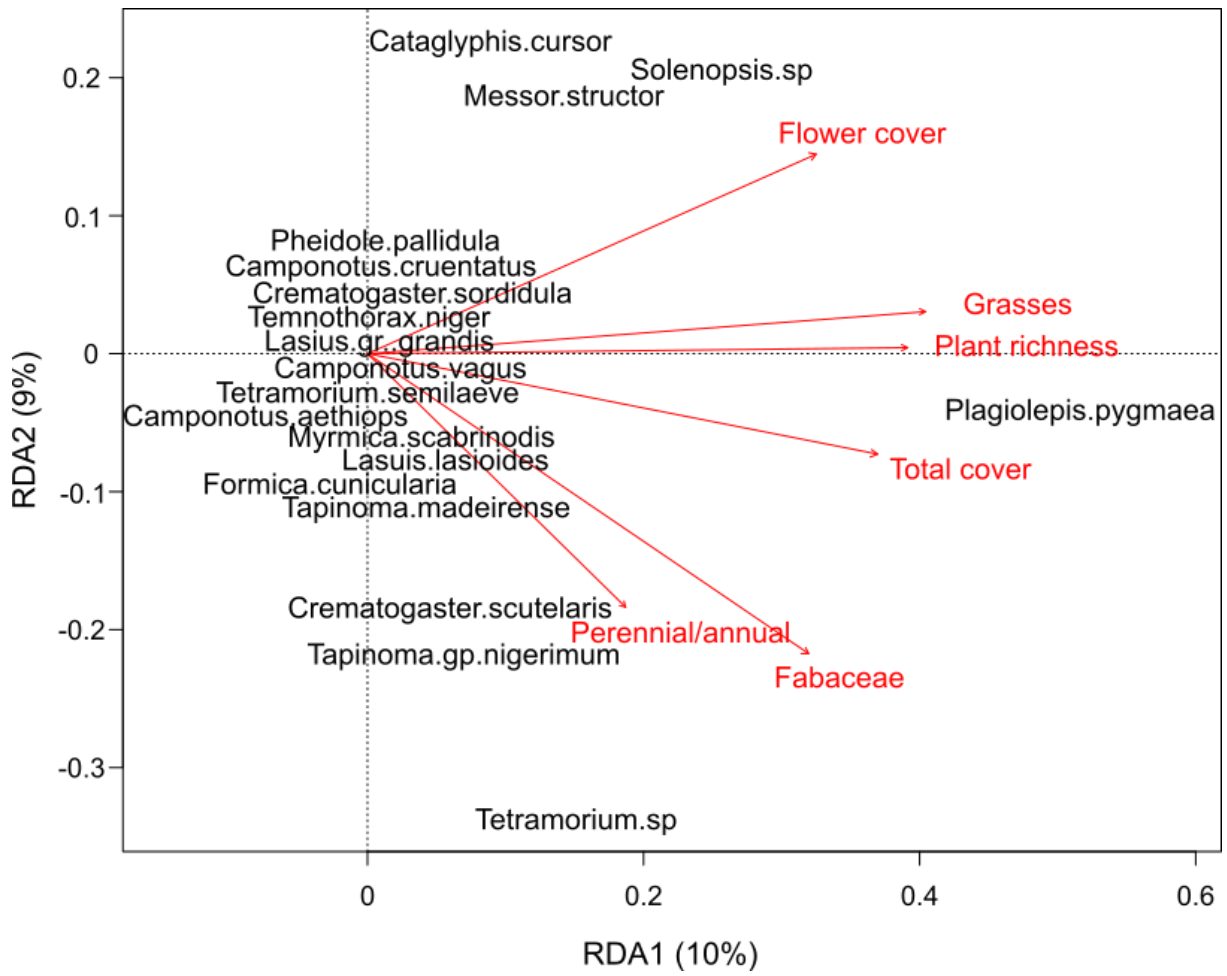
Supplementary materials

Appendix A. Table 1. Ant species list

Subfamily	Species
Dolichoderinae	<i>Tapinoma erraticum</i> (Latreille, 1798) <i>Tapinoma nigerrimum</i> complex (Nylander, 1856) <i>Tapinoma madeirense</i> (Forel, 1895)
Formicinae	<i>Camponotus aethiops</i> (Latreille, 1798) <i>Camponotus cruentatus</i> (Latreille, 1802) <i>Camponotus piceus</i> (Leach, 1825) <i>Camponotus sylvaticus</i> (Olivier, 1792) <i>Camponotus vagus</i> (Scopoli, 1763) <i>Cataglyphis cursor</i> (Fonscolombe, 1846) <i>Formica cunicularia</i> (Latreille, 1798) <i>Formica rufibarbis</i> (Fabricius, 1793) <i>Lasius emarginatus</i> (Olivier, 1792) <i>Lasius lasioides</i> (Emery, 1869) <i>Lasius myops</i> (Forel, 1894) <i>Lasius niger</i> var. <i>grandis</i> (Forel, 1909) <i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latreille, 1798)
Myrmicinae	<i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier, 1792) <i>Crematogaster sordidula</i> (Nylander, 1849) <i>Messor structor</i> (Latreille, 1798) <i>Myrmica scabrinodis</i> (Nylander, 1846) <i>Pheidole pallidula</i> (Nylander, 1849) <i>Solenopsis</i> sp. <i>Temnothorax niger</i> (Forel, 1894) <i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus, 1758) <i>Tetramorium semilaeve</i> (André, 1883)
Ponerinae	<i>Hypoponera punctatissima</i> (Roger, 1859)



Appendix B. Supplementary data. Figure 1: NMDS (Non-metric multidimensional scaling) on ant community composition under different inter-row management



Appendix C. Supplementary data. Figure 2: Redundancy analysis (RDA) of the relationship between ant species and vegetation characteristics.

Transition vers le chapitre 2

Dans le premier chapitre consacré aux fourmis nous avons montré que la végétation et la gestion des inter-rangs affecte significativement la richesse des espèces de fourmis. Nous avons observé une richesse plus élevée dans les vignobles partiellement enherbés, que dans ceux entièrement labourés. La richesse des fourmis des vignobles totalement enherbés ne diffère pas des autres types gestion. Deux paramètres de la végétation, le recouvrement en graminée ainsi que le ratio plantes pérenne/annuel, sont positivement corrélés avec la richesse des espèces de fourmis. Les graminées et les espèces végétales pérennes favorisent donc les fourmis dans ces vignobles et pourraient être prises en compte dans l'élaboration d'un semis pour inter-rangs.

Cette première étude nous a amenés à nous demander si d'autres arthropodes bénéfiques répondent de la même manière à la végétation des inter-rangs de vigne. En plus, nous analysons plus en détail l'influence des groupes fonctionnels de la végétation sur les arthropodes bénéfiques et la prédation. Cette deuxième étude s'intéresse donc à la fois à un ensemble plus large de taxon d'arthropodes présent dans les vignobles et au rôle plus spécifique de la composition floristique des inter-rangs (Figure 13). L'approche multi-taxon devait nous permettre d'identifier les espèces d'arthropodes les plus abondantes, d'analyser leurs interactions avec la végétation, pour déterminer les principaux facteurs qui influencent leur présence.

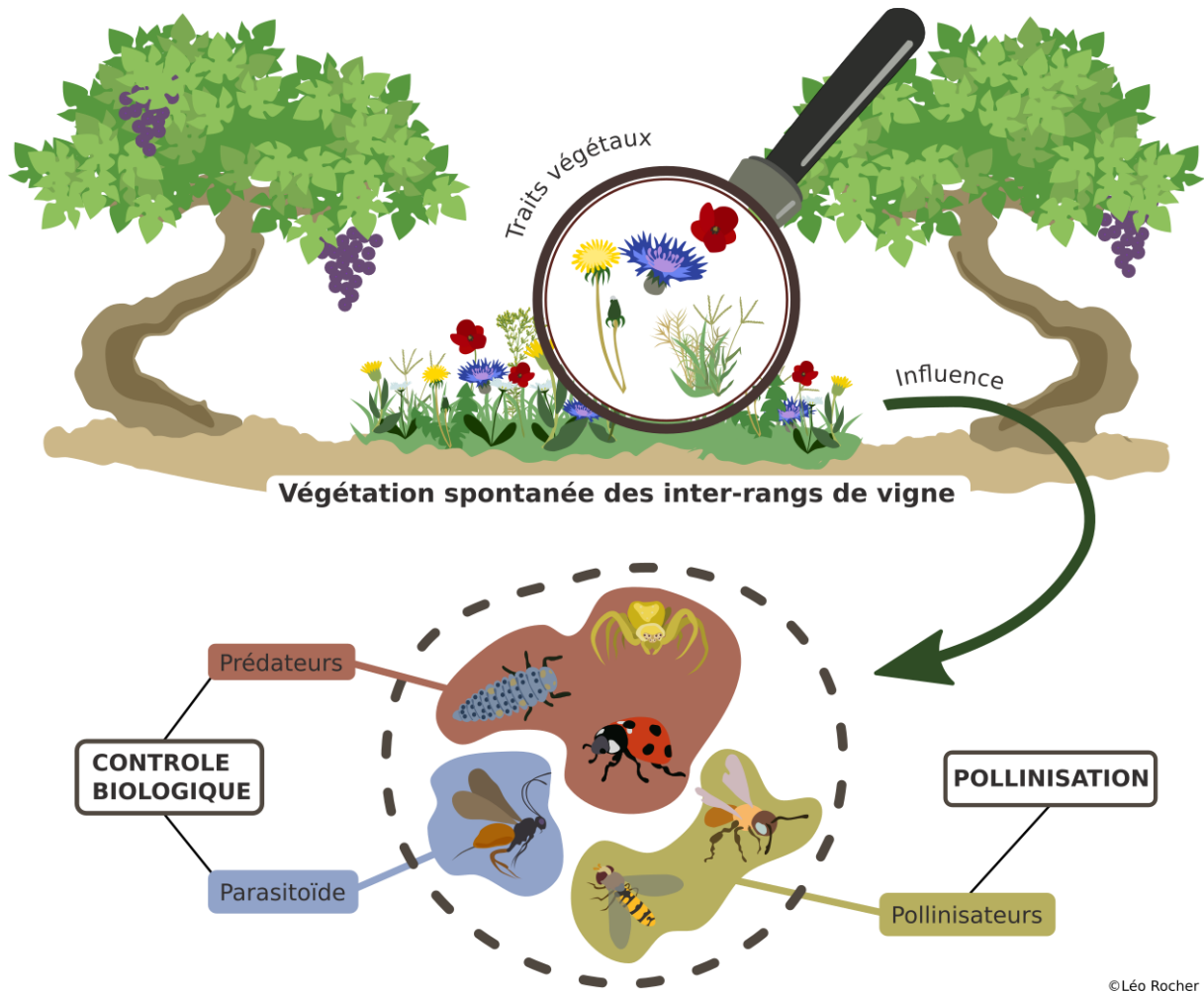


Figure 13 : Schéma représentant les interactions étudiées dans le chapitre 2.



Vignoble, Bonnieux (France)

Chapitre 2

Effect of spontaneous vegetation on beneficial arthropods in Mediterranean vineyards

Léo Rocher^a, Emile Melloul^a, Olivier Blight^a & Armin Bischoff^a

Published in *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2024



^aAvignon Université, Aix Marseille Université, CNRS, IRD, IMBE, Avignon, France

Abstract

Habitat destruction and land use intensification are major causes of arthropod decline in agroecosystems. Arthropods are key organisms that are linked to many ecosystem functions and sustainability of agriculture. Using 37 vineyards in Southern France as a model system, we analysed which characteristics of spontaneous inter-row vegetation positively influence beneficial arthropods and pest insect predation. We specifically studied the effects of flower cover, grass cover, the ratio of perennials to annuals, plant species richness and extrafloral nectar on beneficial arthropod communities in vineyards. We used direct observation and net hunting to evaluate arthropod abundance. Sentinel cards with *Lucilia* sp. larvae were placed on grapevine plants to analyse caterpillar predation. We found that most groups of tested beneficial arthropods were positively influenced by flower cover and plant species richness. In particular, the abundance of predators such as ladybirds (adults and larvae) and crab spiders and the abundance of parasitic wasps were positively correlated to flower cover in vineyard inter-row vegetation. The abundance of ladybirds, hoverflies and crab spiders was also positively related to plant species richness. Our results demonstrated the importance of floral resources and plant diversity for beneficial arthropods and caterpillar predation confirming their key role in biological control of pest insects.

Keywords

Sustainable viticulture; Invertebrates; Cover crop; Ecosystem services

Introduction

The fragmentation and destruction of habitats resulting from land use intensification is one of the major causes of the decline of arthropods in agroecosystems (Bianchi et al., 2006; Landis, 2017; Tschardt et al., 2005). The restoration or creation of semi-natural habitats in field margins is increasingly studied and applied to re-establish arthropod diversity (Bischoff et al., 2022; Pollier et al., 2019; Tschumi et al., 2016). Planting hedgerows and sowing wildflower strips outside crop fields have already been shown to attract a great variety of arthropod species (Haan et al., 2021; Holland et al., 2017; Lichtenberg et al., 2017; Pollier et al., 2018), including those involved in biological control (Bianchi et al., 2006; Gurr et al., 2017; Holland et al., 2016) and pollination (Haan et al., 2021; Lowe et al., 2021).

Whereas annual crops are in direct competition with vegetation inside fields, perennial crops such as grapevine may tolerate non-crop plant cover between crop rows (Winter et al., 2018). Grapevine plants are arranged in rows with large space in between allowing the establishment of inter-row vegetation. This vegetation has long been considered problematic in terms of competition for water and nutrients. In the Mediterranean region, tilled inter-rows are a common management practice to reduce in particular water competition during the hot and dry summers. However, recent studies have demonstrated the agronomic benefits of inter-row vegetation for winegrowers, including erosion prevention and preservation of the soil structure, that is frequently degraded by agricultural machinery (J. Chen et al., 2021; García-Ruiz, 2010). Additionally, inter-row vegetation was found to increase vineyard biodiversity including arthropods (Blaise et al., 2022; Rocher et al., 2022). Under extensive management, such vegetated inter-rows can be considered semi-natural habitats.

Arthropods are key organisms of agroecosystems that depend on such semi-natural habitats. They provide many ecosystem services such as biological control or pollination (Bagyaraj et al., 2016; Cahenzli et al., 2019; Saunders, 2018; Tschardt et al., 2005). The biocontrol service is mainly related to arthropod predators that are efficient natural enemies of pest insects (Bale et al., 2007; Snyder, 2019). The pollination service does not directly affect the wind-pollinated grapevine but many other crops in the surroundings (Ollerton et al., 2011).

The abundance and diversity of arthropods in vineyards depend, in part, on the vegetation of inter-rows (Blaise et al., 2022; García-Ruiz, 2010; Winter et al., 2018). Plants producing floral nectar are attractive to many arthropods including the prey of important predators and parasitic wasps (Lu et al., 2014; Serée et al., 2022). Although spider abundance is not directly linked to inter-row vegetation (Costello & Daane, 2003), crab spiders are, for example, predators specialised in hunting flower visiting arthropods and may thus depend on flower cover (Su et al., 2020). Grasses (Poaceae) may be less attractive to arthropods because they do not produce nectar (Del-Claro et al., 2016; Heil, 2015). However, they provide pollen as well as shelter and overwintering habitats for generalist predators that are involved in biological control such as ground and rove beetles (Bischoff et al., 2016; Collins et al., 2003; Möth et al., 2021; Pollier et al., 2018). The shelter function may also be related to the proportion of perennial plants since they are indicators of low soil disturbance (Blaise et al., 2022; Hall et al., 2020; Rocher et al., 2022). The proportion of annual plants in inter-rows has already been shown to have a negative influence on abundances of ground beetles and predatory wasps (Uzman et al., 2020). Finally, extrafloral nectar (EFN) may be particularly beneficial to parasitic wasps and hoverflies that have limited access to floral nectar due to their small mouth parts (van Rijn & Wäckers, 2016).

Plant composition and richness are also important factors that need to be taken into account in a sustainable agriculture approach. Plant species richness, in particular native plant species richness (Isaacs et al., 2009), has also a positive effect on arthropod communities (Beaumelle et al., 2021; Blaise et al., 2022). A higher diversity of habitats related to a higher plant diversity usually increases arthropod diversity and thus the probability to include beneficial arthropods. Spontaneous vegetation is well adapted to local environmental conditions and may thus be a cost-efficient alternative to sowing (Bischoff et al. 2016, Pollier et al. 2018). A better knowledge of such interactions between above mentioned plant functional groups (nectar producing plants, grasses, perennials, extrafloral nectar), plant diversity and arthropods is needed to identify plant species or groups that can be sown to improve ecosystem services such as natural pest regulation.

Using southern French vineyards as a model system, we aimed to determine which vegetation characteristics positively influence the abundance of beneficial arthropods and pest insect predation. Our study considers flower cover, grass cover, the ratio of perennials to

annuals, plant species richness and extrafloral nectar as explanatory variables potentially affecting beneficial arthropods. We specifically studied the response of natural enemies including obligate predators and insects that change nutrition from predation to nectar consumption such as parasitic wasps and hoverflies, and of pollinators such as wild bees. We further used sentinel cards with *Lucilia* sp. larvae, in order to obtain information on generalist predation level. In contrast to many other agroecological studies, we analysed relationships between non-crop vegetation and beneficial arthropods within fields at inter-row level and not in surrounding field margins. We addressed the following research questions: (1) Which vegetation characteristics favour predators, parasitic wasps and pollinators? (2) Are there plant functional groups that negatively affect beneficial arthropods? (3) Which vegetation characteristics influence overall predation of caterpillars, simulated by *Lucilia* sp. larvae (sentinel prey)? We hypothesised, that arthropod predators and pollinators benefit directly from floral resources such as pollen and nectar (hoverflies, parasitic wasps, ladybirds, bees) or indirectly from traits that attract alternative prey (El-Nabawy et al., 2015). We further hypothesised, that the abundance of beneficial arthropods is negatively affected by a high proportion of plants that are not producing nectar such as grasses. Finally, we expect that overall predation is favoured by vegetation characteristics benefitting predators (Rayl et al., 2018; Williams III & Hendrix, 2008).

Materials and methods

1. Study sites

The vineyards were located in the Luberon mountains, in south-eastern France (Appendix A: Figure 1). The study area is characterised by a Mediterranean climate, hot and dry summers, mild winters and maximum rainfall in spring and autumn (700 mm per year, 1991-2020, Pertuis meteorological station). We analysed 37 vineyards managed by ten different winegrowers. We limited our choice to the prevailing grapevine varieties Grenach or Syrah grapevine and to vineyards that were not sown for at least two years. No further selection criteria were used and selection was random among winegrowers that accepted to participate

in the study. Inter-row vegetation was managed by mowing or shallow tillage. Mowing frequency was once per month from late March to late June. Rotary harrow or cultivator were used once or twice in March (and May) in tilled vineyards. Differences in inter-row vegetation management resulted in a gradient from full vegetation cover to cover values below 10%. One third of the vineyards was only tilled in one out of two inter-rows, one third was fully covered with inter-row vegetation and one third was entirely tilled. Most of these vineyards were sown with species-poor seed mixtures of grasses or grass-legume combinations that quickly disappear and could not be detected more than two years after sowing. The study included organic (n=25) and conventional (n=12) vineyards. Conventional winegrowers used glyphosate for weed control underneath grapevine plants but not in inter-rows. No insecticides were applied during the study period. Most of the vineyards were not irrigated (n=25) and irrigated vineyards used drip irrigation limited to grapevine plants. Vineyards were located on flat land or shallow slopes. The altitude of vineyards varies between 200 and 350 m above sea level and slopes were shallow or absent. The landscape was dominated by vineyards with a low proportion of other crops such as orchards (cherry, apple, olives), durum wheat and lavender as well as small-sized semi-natural habitats such as herbaceous field margins and woodlands.

2. Floristic surveys

The vegetation was analysed in four 2m x 2m plots per vineyard (two plots per inter-row in two inter-rows) between late May and early June 2021. There was a space of two inter-rows between the two sampled inter-rows and the distance between plots within inter-rows was 10m. All plots were placed at least 5 m from the vineyard borders to avoid edge effects. In vineyards with alternating tillage and vegetated inter-rows, plots were placed in one inter-row of each type. The percentage cover of all vascular plant species, was estimated as vertical projection of above-ground plant organs. We further recorded for each species the presence/absence of open flowers and estimated the total flower cover of nectariferous plant species excluding anemophilous species such as Poaceae, Chenopodiaceae and *Plantago* sp.. Apart from nectariferous flower cover, we included the cover of annuals, perennials, grasses and extrafloral nectar producing plants in the analyses using the database Bioflor (Klotz et al., 2002).

3. Arthropod sampling

Arthropods were sampled or observed in the same plots and at the same period as plant species to relate arthropod abundance to vegetation characteristics. First, arthropods were directly observed from outside the plot for 2.5 min by two observers. Direct observation was used to quantify mobile arthropods such as hoverflies, wild bees, and ladybirds that can be easily identified from outside the plots. We then used net hunting to collect less mobile arthropods on the vegetation such as crab spiders, ladybird larvae and parasitic wasps. The net was swiped four times over the same vegetation sampling plots. All sampled arthropods were stored in a 70% ethanol solution for identification in the laboratory.

The focal arthropods were sorted by sub-order, infra-order, super-family or family, to obtain the following groups: Araneomorphae, Syrphidae, Anthophila, Terebrantia, Coccinellidae. Since crab spiders were the most frequently caught spiders in the Araneomorphae group, we considered only this group in the analysis. The observed Syrphidae were hoverflies feeding on nectar at the adult stage, and predating other arthropods at the larval stage, in particular aphids. We kept only adult hoverflies for analysis because larvae were too rare. In the Anthophila, we limited the analysis to wild bees since the abundance of domestic bees was biased by beekeeping close to several vineyards. In the Terebrantia, we kept parasitic wasps.

4. Sentinel cards

We used sentinel cards to estimate overall predation in vineyards at the end of May. Dipteran *Lucilia* sp. Larvae of 1 cm were pinned on white cards (2 × 2 cm) and attached to the grapevine trunk at canopy level (Blaise et al., 2021). In each vineyard, ten cards were placed 5m from another along the four plots used for vegetation and arthropod analyses (five cards per inter-row). *Lucilia* sp. larvae predation was used as an indicator of generalist predation level. The larvae are commonly used for fishing and were obtained in a fishery shop. We placed ten cards in each vineyard for 11 hours at daytime (from 8am to 7pm) and another ten cards during the night (from 8pm to 7am). Larvae damage or absence of larvae were considered as predation events.

5. Data analysis

Generalized linear mixed-effects models (GLMMs, R package: glmmTMB) were computed using R (version 4.1.1, R Development Core Team, 2011) to analyse the effects of vegetation characteristics on the abundance of beneficial arthropods (spiders, parasitic wasps, hoverflies, wild bees, ladybird adults and larvae) and predation rate. Models were run separately for each arthropod group. EFN cover, nectariferous flower cover, grass cover, the ratio of perennials to annuals and plant species richness were fitted as fixed effects. Spatial autocorrelation occurred due to a higher similarity of vineyards within three subzones (Appendix A: Figure 1). We thus included vineyard ID nested within these three subzones as random effect resulting in non-significant autocorrelation (P-values of Moran's I, Appendix G: Table 6). Correlations between explanatory variables were tested prior to analyses. A variance inflation factor (VIF) analysis was performed using a threshold of 2.0 to eliminate correlated variables (Appendix C: Table 2). A Poisson distribution with log-link function was applied to arthropod abundances not showing over-dispersion. A negative binomial error distribution with log-link function was used for over-dispersed data. Predation rate at vineyard level was coded binary (0 if no predation on larva, 1 if predation) and a binomial distribution with logit-link function was fitted.

In order to avoid over-parametrisation, we selected the best fitting model using the stepwise backward procedure of the dredge function (R package: MuMIn). Starting from a full model, the dredge function eliminates in each step the explanatory variable that provides the highest model AICc (small-sample corrected Akaike Information Criterion) when included. The differences between the AICc of the chosen model and the null model (delta values) are indicated in the appendix F: Table 5. If delta AICc values were lower than two, we kept the most parsimonious model.

A redundancy analysis (RDA) was performed to analyse links between groups of beneficial arthropods and the studied vegetation characteristics. The RDA was run at observation vineyard level (N = 37). Vineyard coordinates were used as a conditional variable to account for potential spatial autocorrelation. A permutational analysis of variance (PERMANOVA) was used to detect effects of vegetation characteristics on all measured response variables (R function `anova.cca`, R package: `Vegan`). RDA analyses were performed using the R package "vegan" (Oksanen et al., 2016).

Results

We identified 196 vascular plants with an average species richness of 18 species per 4 m² plot. The flower cover varied between 0 - 30% with a mean value of 3%. The cover of plants producing extrafloral nectar (EFN cover) varied between 0% to 60% with a mean value of 3%. Dominant species were Poaceae with *Lolium rigidum*, *Avena sterilis* and *Aegilops ovata*. Among flowering species, the most abundant were *Medicago minima*, *Crepis foetida* and *Medicago rigidula*. We recorded 11 EFN producing plant species of which the most abundant was *Vicia villosa*. We recorded 734 beneficial arthropods by direct observation and captured 816 by net hunting (Appendix B: Table 1). The three main arthropod groups were spiders, parasitic wasps and ladybirds (Appendix B: Table 1).

1. Effects of vegetation characteristics on beneficial arthropods

Nectariferous flower cover and plant species richness were the main vegetation variables that influenced arthropod abundances (Table 1). Flower cover was positively related to crab spider, ladybird (adults and larvae) and parasitic wasp abundances (Fig. 1). Hoverfly, crab spider, ladybird adult and parasitic wasp abundances were positively related to plant species richness (Fig. 2). Wild bees (marginally significant), parasitic wasps and ladybird larvae (marginally significant) showed a negative relationship to grass cover (Table 1). The cover of extrafloral nectar-producing plants and the ratio of perennial to annual plants did not show any significant relationship with the abundance of sampled arthropods (Table 1).

Table 1. Effect of vegetation characteristics on the abundance of six beneficial arthropod groups. Estimates (\pm SE) of the variables were selected by the "dredge" function. EFN cover corresponds to plant producing extrafloral nectar. Significant effects are indicated in bold. . = $P < 0.1$; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.005$.

Dependent variables	EFN cover	Flower cover	Grass cover	Perennials/ Annuals	Plant species richness
Direct observation					
Hoverflies	-	-	-	-	0.10 \pm 0.04 **
Ladybirds	-	0.05 \pm 0.02 *	-	-	0.06 \pm 0.02 **
Wild bees	-	-	-0.02 \pm 0.01 .	-	0.05 \pm 0.03 .
Net hunting					
Parasitic wasps	-	0.06 \pm 0.03 *	-0.02 \pm 0.01 **	-	0.09 \pm 0.03 ***
Ladybird larvae	-	0.14 \pm 0.06 *	-0.01 \pm 0.01 .	-	-
Crab spiders	-0,02 \pm 0,01	0.06 \pm 0.02 **	-	-	0.07 \pm 0.02 ***

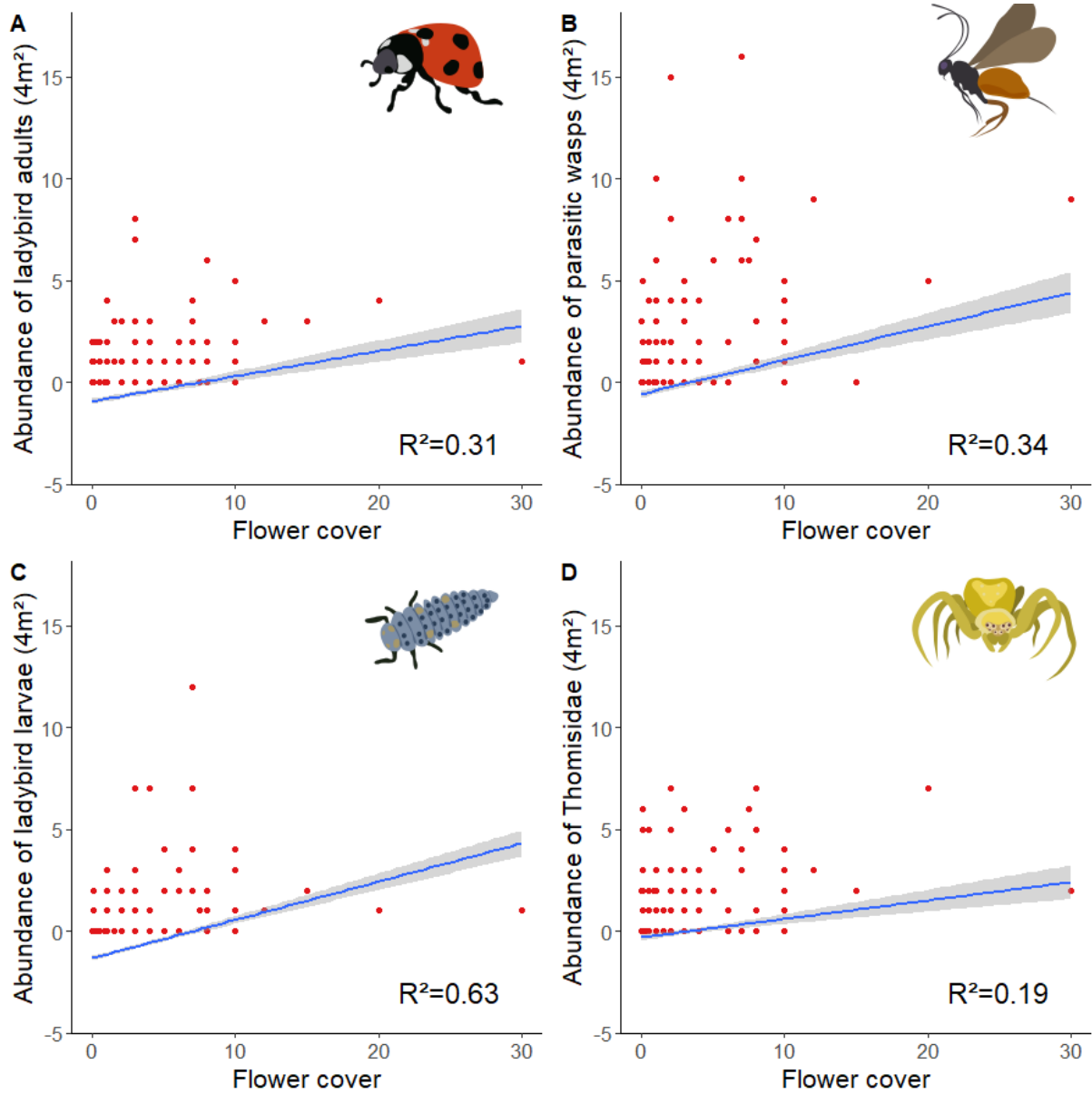


Fig. 1. Relationship between flower cover and abundance of (A) ladybird adults; (B) parasitic wasps; (C) ladybird larvae; (D) crab spiders. The red data points represent original values and regression lines are based on model-fitted values. The grey areas indicated the 95% confidence intervals of the regression lines.

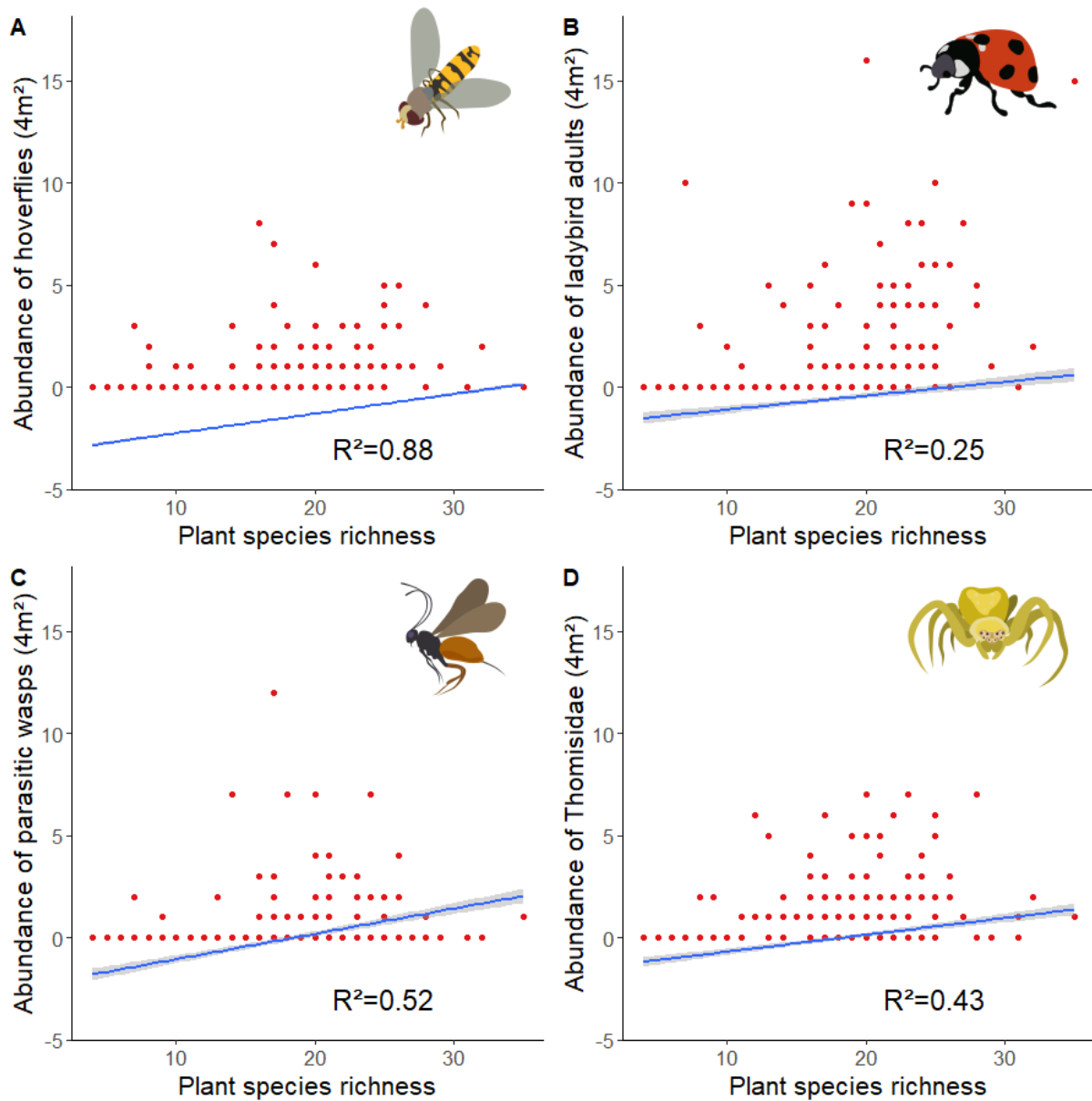


Fig. 2. Relationship between plant species richness and abundance of (A) hoverflies; (B) ladybird adults; (C) parasitic wasps; (D) crab spiders. The red data points represent original values and regression lines are based on model-fitted values. The grey areas indicate the 95% confidence intervals of the regression lines.

The RDA discriminated explanatory and response variables along the first axis (27% of constrained inertia; $p = 0.002$; Fig.3) whereas the second axis explained only 6% of constrained inertia ($p = 0.386$). The first axis was mainly explained by plant species richness, flower cover and grass cover confirming the results of the univariate analyses. All response variables, except for hoverflies and wild bees, showed a positive relationship to nectariferous flower cover (F-value: 3.83; p-value: 0.015; Appendix D: Table 3).

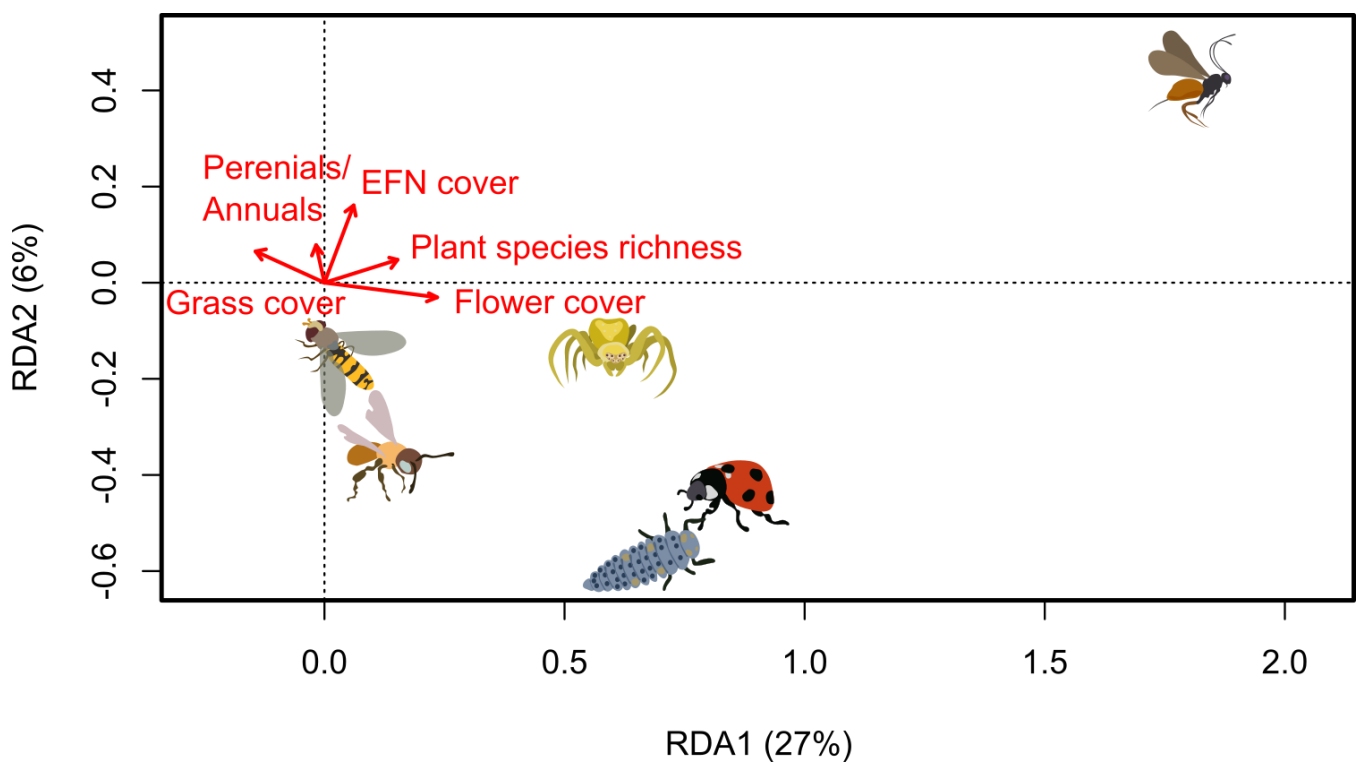


Fig. 3. Redundancy analysis (RDA) of vegetation effects on six groups of beneficial arthropods (N=37 vineyards) (PERMANOVA: model $p = 0.002$).

2. Effects of vegetation characteristics on predation rate

Cumulative day and night predation were positively correlated to plant species richness and negatively to EFN cover (Table 2). Night predation of sentinel cards was negatively correlated to the cover of extrafloral nectar producing plants whereas daytime predation was not affected by any of the tested vegetation characteristics (Table 2).

Table 2. Effect of vegetation characteristics on predation rate at daytime, night and cumulative values of both periods. EFN cover corresponds to plant producing extrafloral nectar. Estimates (\pm SE) of the variables were selected by the "dredge" function. Significant effects are indicated in bold. Code: . = $P < 0.1$; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.005$.

Dependent variables	EFN cover	Flower cover	Grass cover	Perennials/Annuals	Plant species richness
Predation					
Day	-	-	-	-	-
Night	-0.14 \pm 0.04 ***	-	-	-	0.02 \pm 0.01
Sum	-0.07 \pm 0.03 *	-	-	-	0.07 \pm 0.03 *

Discussion

The aim of our study was to determine the effect of inter-row vegetation characteristics on natural enemy and pollinator abundances. We found that the abundance of beneficial arthropods was positively influenced by flower cover and plant species richness. In particular, the abundance of predators such as ladybirds (adults and larvae) and crab spiders, as well as parasitic wasp abundances were positively correlated with flower cover in vineyard inter-row vegetation confirming the importance of floral resources or alternative prey attracted by flowers. The abundance of ladybirds, hoverflies and crab spiders was additionally correlated to plant species richness suggesting that resource diversification also contributed to beneficial arthropod performance and attraction. This finding was confirmed by the positive effect of plant species richness on *Lucilia* sp. predation.

1. The effect of flower cover on arthropod abundance

Floral nectar is a resource provided by many vascular plant species to favour cross pollination and thus to increase plant fitness and genetic diversity (Heil, 2015). In our study, the abundance of most of the studied beneficial arthropods was positively correlated to flower cover. Several other studies have already shown the positive relationship between the availability of floral resources and the abundance of beneficial arthropods in agroecosystems including vineyards (Fiedler et al., 2008; Fitzgerald & Solomon, 2004; Sáenz-Romo et al., 2019). Some beneficial arthropods directly depend on floral resources such as hoverflies and hymenopteran parasitic wasps. While we did not find an effect of flower cover on hoverflies, parasitic wasps responded positively. Adult parasitic wasps feed on nectar (Bianchi & Wäckers, 2008; Jervis et al., 1993), which probably explains the positive effect of flower cover on these insects. Ladybirds are mainly aphidiphagous, but adults feed on floral resources (pollen and nectar) as well as on fungal spores (Lundgren, 2009). The use of nectar and pollen as complementary food resources may explain the positive effect of high flower cover on this group of insects. Even usually carnivorous ladybird larvae showed an increased fitness when additionally feeding on pollen (Lundgren, 2009). A positive effect of flower cover on predators was also observed for arthropods not depending on floral resources. This positive effect may

have been mediated by prey species feeding on nectar and pollen (Haddad et al., 2011). Crab spiders are for example ambush predators hiding in flowers or inflorescences to hunt prey attracted by flowers. A high flower cover thus increases the number of hiding places for these spiders and the abundance of available prey. Crab spiders mainly attack pollinators when they land on flowers, without reducing plant fitness (Dukas & Morse, 2005; Marrero et al., 2013). Some species may even increase attractiveness of flowers by UV reflection of their bodies (Brechtbühl et al., 2010; Telles et al., 2019). In contrast to our expectations, we did not find a significant effect of flower cover on wild bees and hoverflies. This may be explained by competition with honeybees, as winegrowers sometimes set up hives close to their vineyards. However, the positive relationships between flower cover and other flower visiting arthropods such as parasitic wasps and, to a lesser degree ladybirds, does not support the hypothesis of competition with honeybees. Furthermore, wild bees and hoverflies are more mobile than the other tested beneficial arthropods. Very local vegetation characteristics may thus be less important since more distant floral resources are accessible, example outside vineyards. High landscape diversity has shown to increase the abundance of wild bees in vineyards (Kratschmer et al., 2019), where vegetation density in vineyard may not have a direct impact (Bosco et al., 2023). Including field and landscape scale analyses of vegetation characteristics and the abundance of these two groups may be more straightforward to detect existing relationships.

2. The effect of plant species richness

The abundance of several beneficial arthropods such as hoverflies, ladybirds, parasitic wasps and crab spiders was positively correlated to the plant species richness of vineyard inter-rows. We also observed that the predation rate of *Lucilia* sp. larvae was positively correlated with plant species richness. High plant species richness increases the number of available niches and extends the time period of resource availability, which supports the stability of animal foodweb dynamics (Haddad et al., 2011). Accordingly, positive interactions between plant species richness and arthropod abundance have already been found in previous studies (Blaise et al., 2022; Haddad et al., 2011). Ladybird species for example largely vary in feeding behaviour, some of which feeding either on pollen or nectar or on both. A greater diversity of plant species may thus provide a higher diversity in floral resources increasing the probability

to attract more and different ladybird species (Nemec et al., 2014; Sushko, 2018). The same type of relationship to plant diversity can also be assumed for hoverflies and parasitic wasps, as the adults depend on floral resources for nutrition. Accordingly, a broader spectrum of food resources promoted by high plant species richness may be beneficial to these organisms (Brunbjerg et al., 2018). Bosco *et al.*, (2019) showed a positive effect of plant species richness on the woodlark *Lullula arborea*, in particular by promoting prey availability in vineyards. In agreement with the positive effect of plant species richness on different predator groups, the predation of *Lucilia* sp. larvae was also higher in vineyards with higher plant species richness. Similarly, Blaise *et al.* (2021) found a positive relationship between plant species richness and predation on sentinel cards during day and night in vineyards of southern France.

3. The effect of grass and EFN species cover

We found a negative relationship between grass cover and the number of beneficial arthropods. Grass (Poaceae) species produce little or no nectar (Givnish et al., 2010). They are often very competitive and hamper the development of nectariferous plants thus limiting nectar availability. Consequently, the negative effect of grassy vegetation observed here was probably an indirect effect mediated by a negative correlation with flower cover of nectar producing plant species.

We did not find a significant effect of extrafloral nectar (EFN) producing plants on beneficial arthropods. Extrafloral nectar particularly benefits parasitic wasps that have small mouth parts preventing them from accessing floral nectar of many plant species (Leatemia et al., 1995). However, EFN contributed on average to only 3% of the total vegetation cover per plot. EFN plant cover significantly affected *Lucilia* sp. larvae predation but in contrast to our expectations this influence was negative. *Lucilia* sp. predators may have been more attracted by EFN than by *Lucilia* sp. prey preventing them from hunting in the grapevine canopy. The negative effect of EFN plant cover was limited to night predation whereas the effect on day predation was not significant. Predatory arthropod communities in Mediterranean vineyards are different during the daytime and at night (Blaise et al., 2021). Blaise *et al.* (2021) identified ants as the main daytime predators whereas ground beetles and spiders are also active at night.

4. Conclusions and implications for vineyard management

Our study demonstrated the key role of floral resources and plant diversity for beneficial arthropods in vineyards. Most flowering plant species found in vineyard inter-rows were not sown by winegrowers highlighting the importance of spontaneous inter-row vegetation as arthropod habitat. The positive relationship between floral resources in inter-row vegetation and predators or parasitoids was expected to translate in an improved regulation of pest insects. A higher abundance of parasitoids was for example found to increase parasitism of pest insects (Balmer et al., 2013). However, we did not find an improved predation using *Lucilia* sp. sentinel cards. In our study region, *Lucilia* sp. larvae are particularly attacked by ants not benefitting from floral nectar (Blaise et al., 2021). Further studies are required to evaluate whether the predation of pest insects attacked by crab spiders, ladybirds and parasitoids increases with flower cover.

Vineyard vegetation is strongly affected by management practices (Fried et al., 2019). Our study suggests that vineyard management favouring species-rich inter-row vegetation with a high cover of nectariferous plants improves the ecosystem service of biological control since major predators and parasitoids of pest insects are attracted by these plant species. A low mowing frequency reduces inflorescence cutting or damage and can thus be recommended to increase flower cover, plant species richness and related beneficial arthropod abundance. The design of specific seed mixtures that comprise a high number of nectariferous plant species may be a complementary management strategy to improve ecosystem services provided by beneficial arthropods (Gardarin et al., 2018; Pollier et al., 2019). While sowing of such mixtures to field margins of annual crops has already been shown to increase beneficial arthropod abundance and biocontrol service (Pollier et al., 2019; Tschumi et al., 2015), research is still needed to evaluate the efficiency of sown inter-row vegetation in vineyards.

Credit authorship contribution statement

L. Rocher: Validation, Formal analysis, Writing - original draft. E. Melloul: Arthropod identifications, Writing - review & editing. O. Blight: Conceptualization, Validation, Formal analysis, Writing - review & editing. A. Bischoff: Conceptualization, Validation, Investigation, Formal analysis, Writing - review & editing.

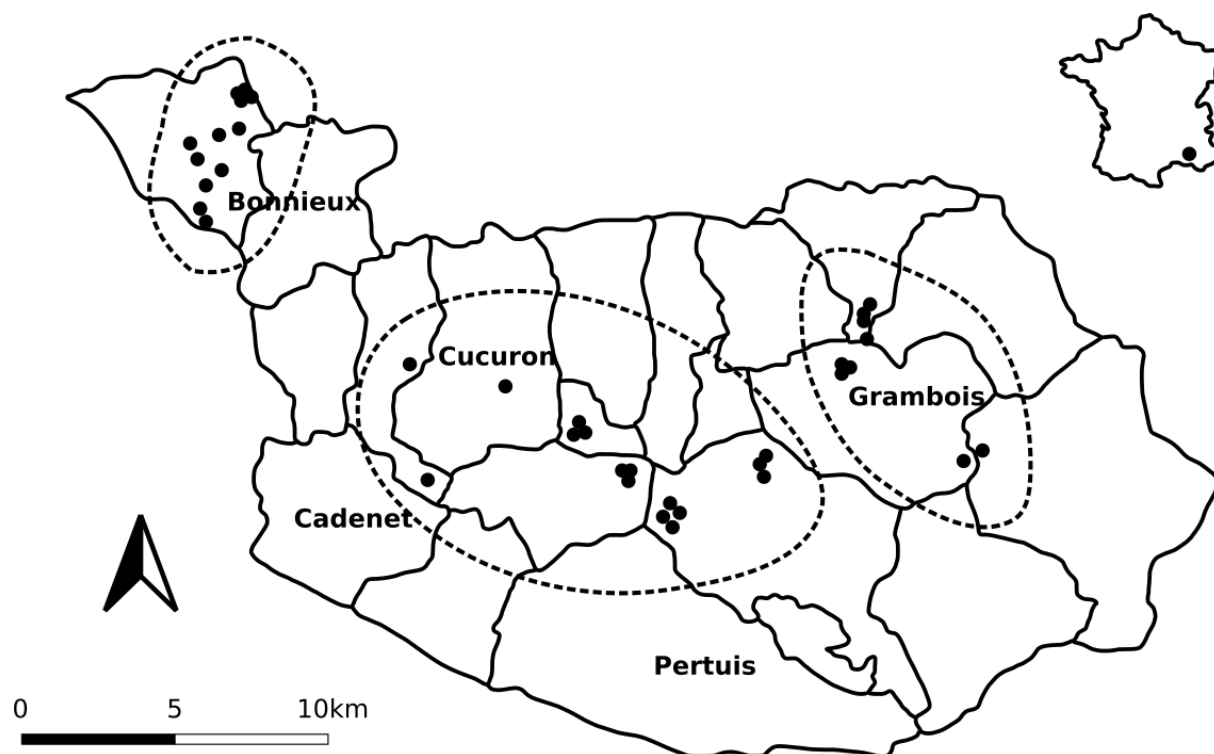
Declaration of competing interest

The authors have no conflict of interest to declare.

Acknowledgements

We are grateful to Daniel Pavon for help in the identification of plant species and to Amélie Augier, Romane Blaya, Thomas Cochenille, Cassandra Faval, Leopold Fournier, Joseph Janiaud, Quentin Lambert, Hervé Ramone and Léa Saby for field assistance. We also thank the wine growers and the cooperative of Marennon for collaboration and the permission to work on their vineyards. This study was funded by the French Ministry of Higher Education and the EU LIFE project “VineAdapt” (LIFE-19-CCA-DE-001224).

Supplementary materials



Appendix A: Figure 1: Geographical position of the 37 studied vineyards in the Luberon region (south-eastern France). The three clusters indicate the three subzones included as random effects to limit spatial autocorrelation.

Appendix B: Table 1. Total number of arthropods using direct observation (DO) or net hunting (NH).

Arthropods	Number of captures
Hoverflies (DO)	46
Parasitic wasps (NH)	260
Ladybirds (DO)	134
Ladybird larvae (NH)	117
Crab spiders (NH)	203
Wild bees (DO)	136

Appendix C: Table 2. Variance Inflation Factor (VIF) of explanatory variables.

Explanatory variables	Crab spider	Hoverflies	Wild bees	Ladybird adults	Ladybird larvae	Parasitic wasps
EFN cover	1.08	1.05	1.08	1.07	1.09	1.08
Flower cover	1.3	1.27	1.29	1.26	1.29	1.23
Grass cover	1.26	1.23	1.26	1.22	1.19	1.23
Perennials/Annuals	1.04	1.03	1.06	1.04	1.08	1.06
Plant species richness	1.1	1.08	1.1	1.08	1.12	1.05

Appendix D: Table 3. Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA) of vegetation effects on observed arthropod groups (RDA).

Explanatory variables	DF	F	P-val
EFN cover	1	2.11	0.081
Flower cover	1	3.83	0.015
Grass cover	1	0.37	0.837
Perennials/Annuals	1	0.35	0.781
Plant species richness	1	1.10	0.320

Appendix F: Table 5. Delta AICc values between chosen model and null model.

Arthropods	Delta AICc
Crab spiders	26.75
Hoverflies	4.25
Wild bees	4.46
Ladybird adults	12.19
Ladybird larvae	12.2
Parasitic wasps	35.63

Appendix G: Table 6. P-values of Moran's I on residuals after adding subzone to the model.

Arthropods	P-values
Crab spiders	0.16
Hoverflies	0.18
Wild bees	0.15
Ladybird adults	0.24
Ladybird larvae	0.30
Parasitic wasps	0.86

Transition vers le chapitre 3

Dans ces deux premiers chapitres, nous avons pu analyser spécifiquement l'influence de la végétation spontanée déjà en place dans les vignobles sur différents groupes d'arthropodes. Nous avons pu observer que différents paramètres de la végétation des inter-rangs de vigne favorisent la présence d'arthropodes bénéfiques. Nous avons donc mis en place une expérimentation de semis afin de contrôler ces différents paramètres favorisant les arthropodes. Pour élaborer ce semis permanent, nous avons tout d'abord privilégié les espèces pérennes. Ces espèces apportent plus de résilience à l'enherbement car elles peuvent plus facilement résister à des fauchages fréquents. La présence des espèces pérennes permet de maintenir le couvert plusieurs années et ne demande pas de ressemer chaque année. Le second critère sélectionné est la production de nectar floral. Pour favoriser le pouvoir d'attraction des arthropodes par les plantes, la production de nectar est un critère important (Hogg et al., 2011). Suivant ces critères, nous avons sélectionné le maximum d'espèces présentes dans la flore spontanée de notre zone d'étude, avec comme objectif final de produire un semi riche en espèces locales.

Les semences sont certifiées « végétales locales » (Malaval et al., 2015). Bénéficier d'espèces indigènes à notre zone d'étude nous permet de travailler dans le cadre de restauration de l'écosystème (Suding, 2011). Ainsi, nous essayons de promouvoir les interactions initialement présentes pour accélérer la restauration des services écosystémiques détériorés par l'agriculture. Une fois le semis en place, nous avons demandé aux différents viticulteur.rices et technicien.nes de cave de réaliser un fauchage tardif la première année pour assurer une meilleure survie du semis.

Un deuxième semis, constitué de graminée, a été réalisé sur la même période. Malheureusement, il ne s'est pas exprimé dû à la forte période de sécheresse qui a suivi le semis. Seule la végétation spontanée s'est exprimée sur les parcelles semées avec ce deuxième mélange. Ce chapitre est donc consacré à l'influence du semis haute-diversité, que nous venons de présenter, sur les arthropodes étudiés dans le deuxième chapitre (Figure 14). Il est également comparé à la végétation spontanée ainsi qu'aux inter-rangs sans végétation.

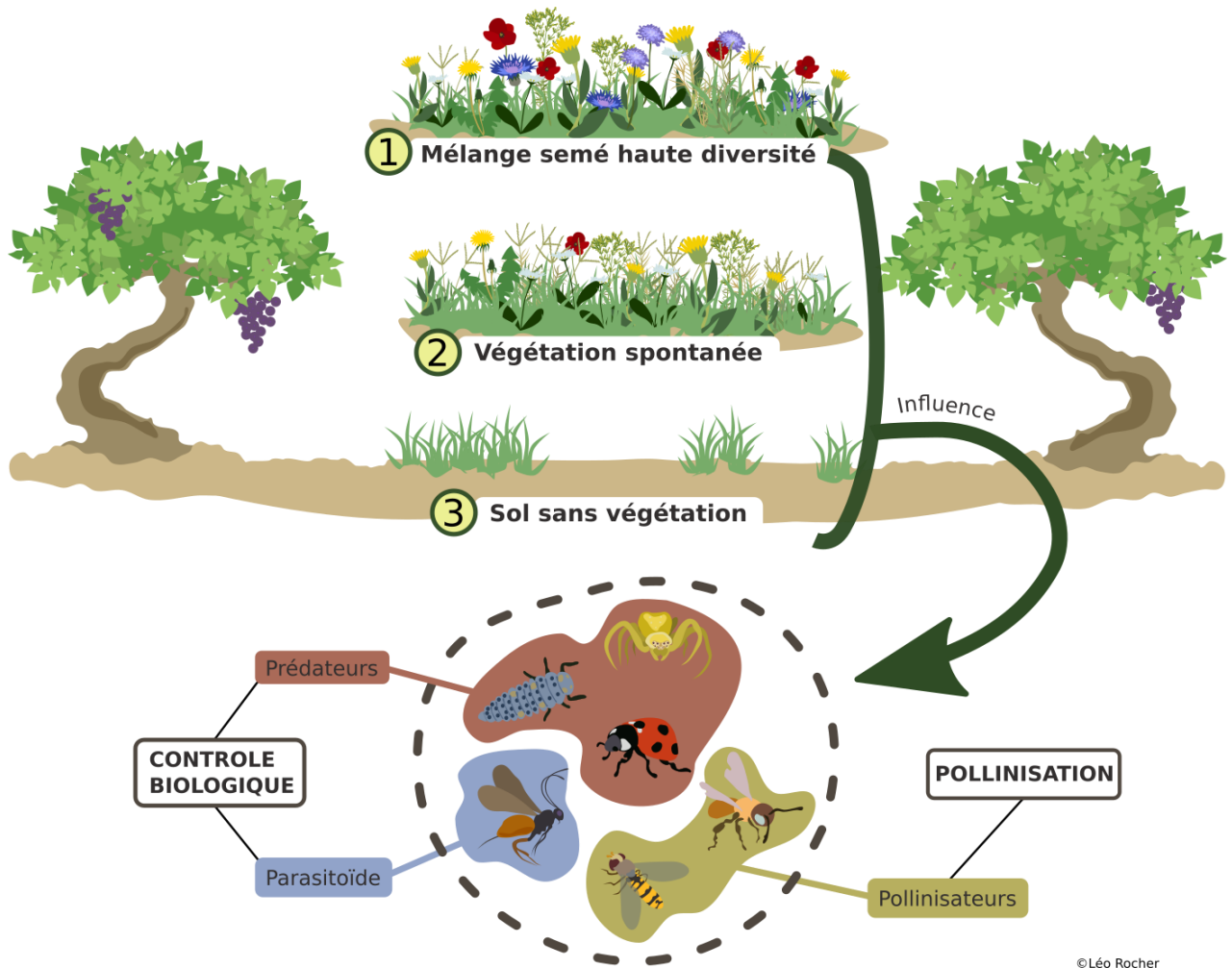


Figure 14 : Schéma représentant les interactions étudiées dans le chapitre 3.



Saga pedo, Bonnieux (France)

Chapitre 3

Effects of sown and spontaneous inter-row vegetation on weeds and beneficial arthropods in vineyards

Léo Rocher^a, Emile Melloul^a, Olivier Blight^a & Armin Bischoff^a

Soumis à Basic and Applied Ecology



^aAvignon Université, Aix Marseille Université, CNRS, IRD, IMBE, Avignon, France

Abstract

Intensive agricultural practices have led to the decline of biodiversity through habitat loss, fragmentation and degradation. Semi-natural structures within agricultural landscapes such as hedges, grasslands or herbaceous field margins, provide resources and refuge to beneficial arthropods. In vineyards, extensively used inter-row vegetation may be functionally equivalent to such semi-natural habitats and sowing of plant species rich in floral resources may improve habitat functions. In this study, three types of vineyard inter-row vegetation treatments were compared: (1) sowing a high-diversity seed mixture (HD) with a high number of nectariferous species, (2) spontaneous vegetation, and (3) tilled inter-rows. We monitored the suppression of undesirable plant species, the abundance of beneficial arthropods, and the predation of sentinel prey. Problematic weed species were best controlled in tilled inter-rows. The invasive weedy grass species *Cynodon dactylon* showed a lower cover in HD inter-rows than in spontaneous vegetation, whereas no differences were found for the invasive herb *Erigeron sumatrensis*. Beneficial arthropods were less abundant in tilled than in spontaneously vegetated and sown inter-rows. Day predation was higher in HD inter-rows than in spontaneous vegetation although no significant differences were found for observed predators. Over all treatments, plant species richness, flower and grass cover had a positive influence on several beneficial arthropod groups. Our results highlight the positive effects of species-rich inter-row vegetation on weed control, beneficial arthropod abundance and predation but also showed that further research is needed to improve the efficiency beyond services already provided by spontaneous vegetation.

Key words:

Sustainable viticulture, Arthropods, Cover crop; Predation, Undesirable species

Introduction

Intensive management of arable fields has strongly contributed to the decline of animal and plant diversity by causing habitat loss and ecosystem degradation (Bianchi et al., 2006; Tscharntke et al., 2012). The destruction of semi-natural structures and chemical pest control are the main drivers of biodiversity decline (Landis, 2017). However, the biodiversity of agroecosystems is crucial for ecosystem functioning and the associated ecosystem services (Díaz et al., 2006; Snyder, 2019). Important ecosystem services mediated by biodiversity are pest predation, pollination, recycling of organic matter and weed control. In order to increase biodiversity and to improve related ecosystem services, the restoration of semi-natural habitats and their appropriate management is receiving growing interest in the scientific community and among stakeholders (Bischoff et al., 2022; Tschumi et al., 2016).

Semi-natural habitats are usually located outside crop fields, such as hedges, grasslands, flower strips but equivalent habitats can be found within fields (Holland et al., 2016). Such habitats are managed extensively and are usually not used for agricultural production allowing a near-natural ecosystem dynamics. The beneficial effects of semi-natural habitats on biodiversity and ecosystem services are well supported by scientific literature (Holland et al., 2016, 2017; Shi et al., 2021). Semi-natural habitats provide nutritional resources such as plants or arthropod herbivores feeding on plants but also shelter and overwintering sites for beneficial arthropods.

Permanent crops such as orchards and vineyards are ideal agroecosystems for the establishment of such structures within fields. The space between the rows allows the growth of permanent vegetation that can be considered as semi-natural habitats (Winter et al., 2018). In the Mediterranean region, most vineyards are tilled, largely reducing vegetation cover of the inter-rows in order to reduce water competition. Additionally, spontaneous vegetation may include problematic weed species growing for example higher than the grapevine plants. In our study region, the high-growing invasive herb *Erigeron sumatrensis* increases light, water and nutrient competition and may hamper harvest or other management practices (Bajwa et al., 2016). *Cynodon dactylon*, an invasive grass species, shows a rapid vegetative spread in vineyards, and a high resprouting capacity complicates mechanical weed control (Holm et al.,

1977). However, inter-row vegetation also reduces erosion and increases the resistance of the soil structure to the impact of machinery (J. Chen et al., 2021; García-Ruiz, 2010). In order to benefit from the advantages of inter-row vegetation, while avoiding undesirable species, many winegrowers are using seed mixtures rather than allowing spontaneous vegetation to develop (Miglécz et al., 2015). The most commonly used seed mixtures in Mediterranean vineyards include two or three grass species only. These species are cultivars not well adapted to Mediterranean climate and usually disappear after a couple of years (Rocher et al. 2022).

Many arthropods are beneficial to agriculture, such as pollinators or natural enemies of crop pests. Although grapevine is anemophilous, pollinators play a crucial role in surrounding crops. Important pollinator-dependent crops in the study region are for example lavender and in particular cherry trees (Demir et al., 2023; Valchev et al., 2022). Furthermore, pollinators are needed to maintain vineyard inter-row vegetation. Major pollinators are wild bees, honeybees and hoverflies but also hymenopteran parasitoids (Ollerton et al., 2011, 2019). Several pollinators are additionally natural enemies such as hoverflies and parasitoids with larvae preying or parasitizing pest insects. Other predators of pest insects that may depend on vegetation are ladybugs, spiders or harvestmen (Pollier et al., 2018; Rocher et al., 2024). Mediterranean vineyards are particularly attacked by the grapevine leafhopper (*Scaphoideus titanus*), caterpillars such as *Lobesia botrana* and different fly species such as *Ceratitis capitata* (Abouassaf, 2013). Predators and parasitoids may thus contribute to pest regulation leading to reduced pesticide use.

In our study, we tested a mixture of local plant species that potentially favors arthropods beneficial to the agroecosystem (Blaise et al., 2022; Rocher et al., 2024) and that may reduce the cover of problematic weeds. We particularly included entomophilous, nectar producing species that benefit pollinators and natural enemies depending on nectar. Our study aimed at comparing the effects of a high diversity plant mixture designed for high floral resource production and persistence under Mediterranean climate with spontaneous inter-row vegetation and inter-row tillage largely reducing vegetation cover. We analyzed the cover of problematic weed species, the abundance of beneficial insects and sentinel prey predation to address the following questions: (1) Does sowing of a high-diversity mixture adapted to local climate and soil conditions allows controlling problematic weed species? (2) Does inter-row vegetation favor beneficial arthropods and is sowing a high diversity mixture more beneficial

than spontaneous vegetation cover? (3) Do inter-row vegetation and high diversity mixture sowing affect predation of sentinel prey. We hypothesized that sowing a rich diversity of native plant species from our study area reduces the cover of problematic weeds compared with spontaneous vegetation. We expected that inter-row vegetation has a positive influence on beneficial arthropods (Blaise et al., 2022; Burgio et al., 2016; Rocher et al., 2024) and that the positive effect is stronger when sowing a high diversity mixture to the inter-rows. We further hypothesized that the higher abundance of beneficial arthropods in high-diversity vineyards results in a higher predation of sentinel prey.

Materials and methods

1. Study sites

Located in the Luberon mountains of South-eastern France, our vineyards are part of the Mediterranean climate zone (Appendix A: Figure 1). Typical hot and dry summers are followed by mild winters, and highest precipitation occurs in spring and autumn. Average annual temperature and precipitation are 13.4°C and 700 mm, respectively (1991-2020, Pertuis meteorological station).

We selected five wine-growing zones with three vineyards each corresponding to our three inter-row treatments (Appendix A: Figure 1, see 2.2). We limited our choice to the dominant grapevine varieties Syrah and Grenache. Half of the inter-rows were regularly tilled and the other half were not and thus covered with vegetation. The vineyards were located on flat land or shallow slopes, with an altitude ranging from 200 to 350 meters above sea level. The growing zones were dominated by vineyards with a low proportion of other crops such as orchards (cherry, apple, olives), durum wheat, and lavender, as well as small-sized semi-natural habitats such as herbaceous field margins and woodlands.

2. Experimental design

In the three vineyards of each growing zone, we established one treatment per vineyard: (1) seed bed preparation and sowing of a "high diversity" seed mixture without further tillage; (2) seed bed preparation and sowing a standard grass mixture (see below) without further tillage; (3) no change in management and all measurements were taken in the tilled inter-rows with largely reduced vegetation cover. The treatments 1 and 2 were established in the vegetated inter-rows to keep the ½ inter-row management type.

A previous study on spontaneous vegetation (Rocher et al., 2024) allowed us to select the candidate species that were included in the "high diversity" mixture (treatment 1). We selected 22 species within plant functional groups that were associated with the abundance of beneficial arthropods (Appendix B: Table 1). We particularly included plant species that produce nectar and are thus pollinated by arthropods. We further included grasses and other wind-pollinated species to obtain sufficient vegetation cover and to provide resources for beneficial arthropods that do not depend on nectar. All selected species were native to our study area and most of them were labelled "vegetal local" indicating local origin of source populations (Malaval et al., 2015). More than half of these species were perennial to obtain long-lasting vegetation cover without annual re-sowing. The seed mixture was sown in October 2021.

Treatment 2 was sown at the same time with a commercial seed mixture as standard cover ("control"). The mixture included two grass species (*Festuca rubra*, *Lolium perenne*), and is commonly sown by winegrowers to obtain permanent vegetation cover. However, the treatment 2 mixture showed low germination and seedling recruitment resulting in very low cover of sown species (5%) compared with spontaneously emerging plants (60%). We therefore use "spontaneous vegetation" as the treatment name hereafter.

Treatment 3 was managed using a rotary harrow or cultivator once or twice during the growing season in March and May. The vegetation in treatments 1 and 2 was mown once a month from late March to late June. All vineyards were conventional and irrigated using drip irrigation underneath grapevine plants. A combination of herbicide (glyphosate) and mechanical treatments was used to control weeds under grapevine plants. No insecticides were applied during the study period.

3. Vegetation surveys

The vegetation was analyzed in the first (2022) and the second growing season (2023) after sowing. One 1m x 4m plot in each of four inter-rows per vineyard was surveyed in late May resulting in a total of 60 plots. All plots were at least 20 m from the vineyard borders to avoid edge effects. The percentage cover of all vascular plant species was estimated as the vertical projection of above-ground plant organs. The presence/absence of open flowers was recorded for each species, and the total flower cover of nectariferous plant species was estimated excluding anemophilous species such as Poaceae, Chenopodiaceae, and *Plantago* sp.. *Erigeron canadensis* and *Erigeron sumatrensis* are late-flowering species and could not be separated in the vegetation analyses since difficult to distinguish at the survey date. A verification at the flowering stage revealed that *E. sumatrensis* is dominant in the study zone and we merged both species under this taxon.

4. Arthropod sampling

Arthropods were surveyed in the same plots and at the same period as plant species to relate arthropod abundance to vegetation characteristics. The focal arthropods were spiders, hoverflies, wild bees, ladybird adults and larvae, and parasitic wasps. To quantify mobile arthropods such as hoverflies, wild bees, and ladybirds that can be easily identified, we used direct observation from outside the plot for 2.5 min by two observers. Less mobile arthropods such as crab spiders, ladybird larvae, and parasitic wasps were collected using net hunting. The net was swiped four times over the same vegetation sampling plots, and all sampled arthropods were stored in a 70% ethanol solution for identification in the laboratory. We identified spiders at the family level. The observed Syrphidae were hoverflies feeding on nectar at the adult stage and preying other arthropods at the larval stage, in particular aphids. Only adult hoverflies and ladybirds were kept for analysis because larvae were too rare. The analysis was limited to wild bees since the abundance of domestic bees was biased by beekeeping close to several vineyards.

5. Sentinel cards

We used sentinel cards to estimate overall predation levels in vineyards at the end of May of both growing seasons. Larvae of *Lucilia* sp. (Diptera) of 1 cm length obtained from a fishery shop, were pinned on white cards (2 × 2 cm) and attached to the grapevine trunk at canopy level. In each sampled inter-row, five cards were placed 5m apart from another resulting in twenty cards per vineyard and 300 in total. The predation of *Lucilia* sp. larvae was used as an indicator of generalist predation level. To distinguish day and night predation a full set of cards was placed for 11 hours during the daytime (from 8 am to 7 pm) and another full set during the night (from 8 pm to 7 am). Larvae were considered predated if damaged or absent. As the predation cards were placed on the grapevine trunks, predation was influenced by both adjacent inter-rows. Since tilled vineyards in both tilled and spontaneous vegetation treatment were neighboured by one tilled and one spontaneously vegetated inter-row, we cannot separate effects of these treatments on predation. We thus did not place predation cards in the "tilled" treatment.

6. Data analysis

Generalized linear mixed-effects models (GLMMs, R package: glmmTMB) were computed using R (version 4.1.1, R Development Core Team, 2011) to analyse the effects of vegetation treatments on the abundance of beneficial arthropods (spiders, parasitic wasps, hoverflies, wild bees and ladybird adults and larvae) and predation rate. Models were run separately for each arthropod group. Inter-row vegetation treatment was fitted as fixed effect. Growing zone and sampling plot within treatment were included as random effects. For response variables measured in both years, year was additionally included as a random factor. A Poisson distribution with log-link function was applied to arthropod abundances not showing over-dispersion. A negative binomial error distribution with log-link function was used for over-dispersed data. Predation rate at vineyard level was coded binary (0 if no predation on larva, 1 if predation) and a binomial distribution with logit-link function was fitted. Differences between the three factor levels were analysed using a Tukey post-hoc-Test if the vegetation treatment effect was significant (emmeans function in emmeans package (Lenth et al., 2023)).

A second model was used to analyse relationships between plant functional groups and beneficial arthropod abundance. Nectariferous flower cover, grass cover, the ratio of perennials to annuals and plant species richness were fitted as fixed effects. Again, year and plot within vineyard zone were included as random effects, and the same distribution and link functions were used as in the previous model. Correlations between explanatory variables were tested prior to analyses. A variance inflation factor (VIF) analysis was performed using a threshold of 2.0 to eliminate correlated variables (Appendix C: Table 2). In order to avoid over-parametrisation, we selected the best fitting model using the stepwise backward procedure of the dredge function (R package: MuMIn). Starting from a full model, the dredge function eliminates in each step the explanatory variable that provides the highest model AIC (Akaike Information Criterion) when included. The differences between the AICc of the chosen model and the null model (delta values) are indicated in the appendix D: Table 3.

Results

We identified 171 vascular plants with an average species richness of 26 species per 4 m² plot in high diversity inter-rows, of 20 species in inter-rows with spontaneous vegetation and of four species in tilled inter-rows. The flower cover varied between 0% and 9% with a mean value of 1.5%. Dominant species were non-sown Poaceae such as *Hordeum murinum*, *Bromus hordeaceus* and *Avena sterilis*. Among flowering species, the most abundant were *Chondrilla juncea*, *Medicago minima* and *Astragalus amosus* (all non-sown). We recorded 193 beneficial arthropods by direct observation in 2022 and 230 in 2023, and captured 152 by net hunting in 2022 and 165 in 2023. The main arthropod groups were spiders, parasitic wasps and ladybirds.

1. Effects of treatments on inter-row vegetation

The entomophilous flower cover and plant species richness were two characteristics of inter-row vegetation positively influenced by the "high diversity" treatment (Table 1). There were more plant species in the HD inter-rows compared to the other two treatments.

Furthermore, more plant species were found in the inter-rows with spontaneous vegetation than in the tilled inter-rows (Table 1; Figure 1). Similarly, entomophilous flower cover was higher in the HD inter-rows than in the other two treatments and higher in spontaneous vegetation than in tilled inter-rows (Table 1; Figure 1). The grass cover was significantly higher in the inter-rows with vegetation than in the tilled inter-rows (Table 1). As expected, the sown species showed a largely higher cover in the HD inter-rows but they also occurred spontaneously in the other treatments (Table 1).

Table 1. Effect of inter-row treatments on characteristics of inter-row vegetation. Results of GLMM and post-hoc Tukey test (estimates). HD: high-diversity seed mixture; SV: spontaneous vegetation; Tilled: tilled inter-rows. HD plant cover corresponds to cover of HD plants excluding spontaneous vegetation. Significant effects are indicated in bold. . = $P < 0.1$; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.005$.

Dependant variables	Df	Chisq	P-value	type of vegetation cover		
				HD-SV	HD-Tilled	SV-Tilled
Plant species richness	2	497.72	<0.001	0.26***	1.93***	1.67***
Grass cover	2	369.66	<0.001	-0.16	4.17***	4.33***
HD plant cover	2	317.82	<0.001	1.30***	4.76***	3.45***
Flower cover	2	27.65	<0.001	0.55**	5.26***	4.71**
<i>C. dactylon</i> cover	2	87.35	<0.001	-1.08***	1.43**	2.48***
<i>E. sumatrensis</i> cover	2	3.66	0.16	-	-	-

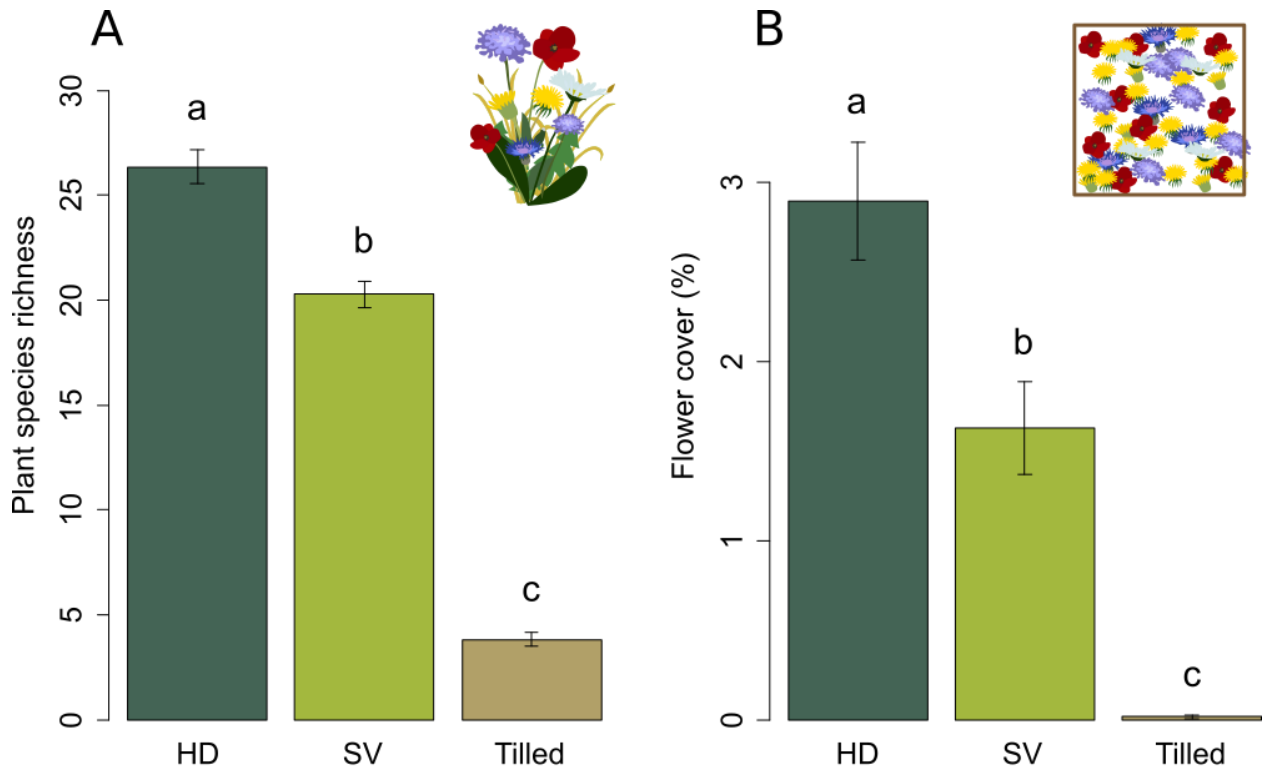


Figure 1: Effect of inter-row treatment on (A) plant species richness per plot, and (B) entomophilous flower cover (means \pm SE); HD = High diversity inter-rows; SV = spontaneous vegetation; Tilled = tilled inter-rows. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

2. Effects of treatments on undesirable plant species

The two spontaneously occurring undesirable plant species, *Cynodon dactylon* and *Erigeron sumatrensis*, were significantly affected by the treatments (Table 1; Figure 2). The cover of *Cynodon dactylon* was higher in the inter-rows with spontaneous vegetation than in the other two treatments. The treatment effect was also significant for *Erigeron sumatrensis* (Table 1). However, no difference was found between the high diversity and spontaneously vegetated inter-rows (Figure 2).

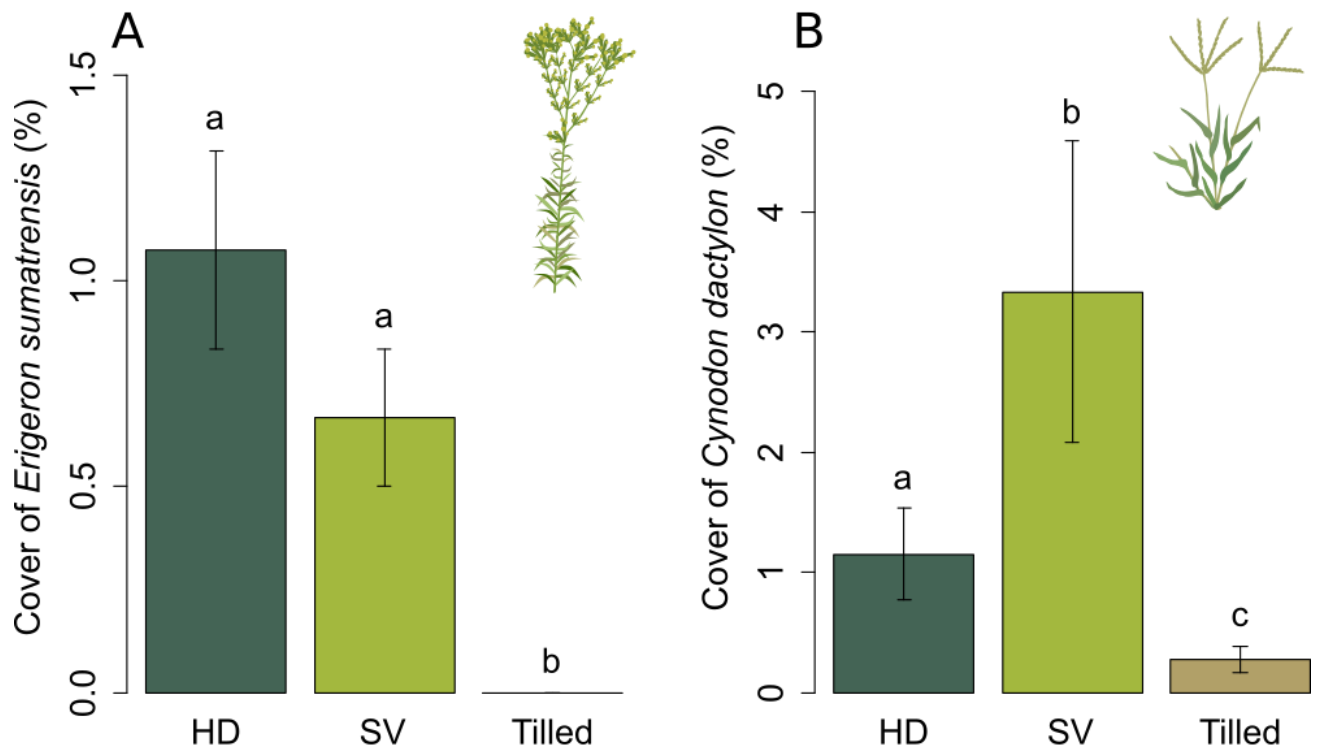


Figure 2: Effect of inter-row treatment on (A) cover of *Erigeron sumatrensis*, and (B) cover of *Cynodon dactylon* (means \pm SE). HD = High diversity inter-rows; SV = spontaneous vegetation; Tilled = tilled inter-rows. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

3. Effects of treatments on beneficial arthropods and predation

All tested groups of arthropods were significantly more abundant in the treatments with inter-row vegetation than in the tilled inter-rows (Table 2; Figure 3). We found no significant difference between high diversity and spontaneously vegetated inter-rows (Table 2; Figure 3). Daytime predation was significantly higher in HD than in spontaneously vegetated inter-rows ($P = 0.001$) whereas the difference was marginally significant for night predation ($P = 0.07$, Fig. 4).

Table 2. Effect of inter-row treatments on the abundance of beneficial arthropod groups. Results of GLMM and post-hoc Tukey test (estimates). Crab spider, parasitic wasp and wild bee abundances were pooled for the two years. Hoverflies and ladybird adults were too rare in the first year and are thus limited to second year data. Significant effects are indicated in bold. . = $P < 0.1$; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.005$.

Dependant variables	type of vegetation cover					
	Df	Chisq	P-value	HD-SV	HD-Tilled	SV-Tilled
Crab spiders	2	10.21	0.001	0.01	22.70***	22.70***
Parasitic wasps	2	17.95	0.001	0.28	4.11***	3.83***
Wild bees	2	16.65	0.001	0.29	3.18**	2.89*
Hoverflies	2	9.95	0.006	-0.08	1.85*	1.93**
Ladybird adults	2	10.98	0.004	0.22	4.38**	4.07**

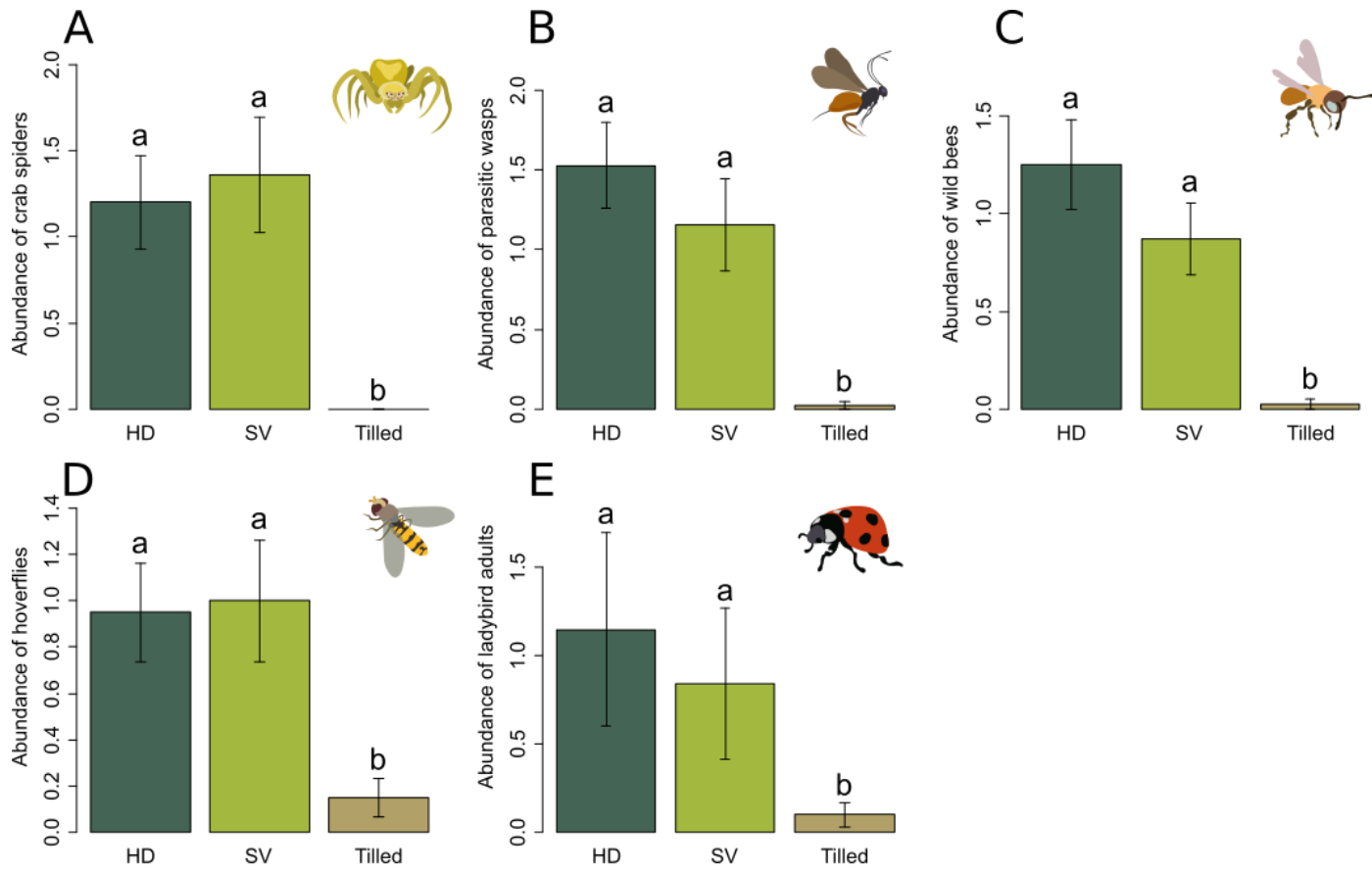


Figure 3: Effect of inter-row treatment on the abundance ($4m^{-2}$) of (A) crab spiders, (B) parasitic wasps, (C) wild bees, (D) hoverflies and (D) ladybird adults (means \pm SE). HD = High diversity inter-rows; SV = spontaneous vegetation inter-rows; Tilled = tilled inter-rows. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

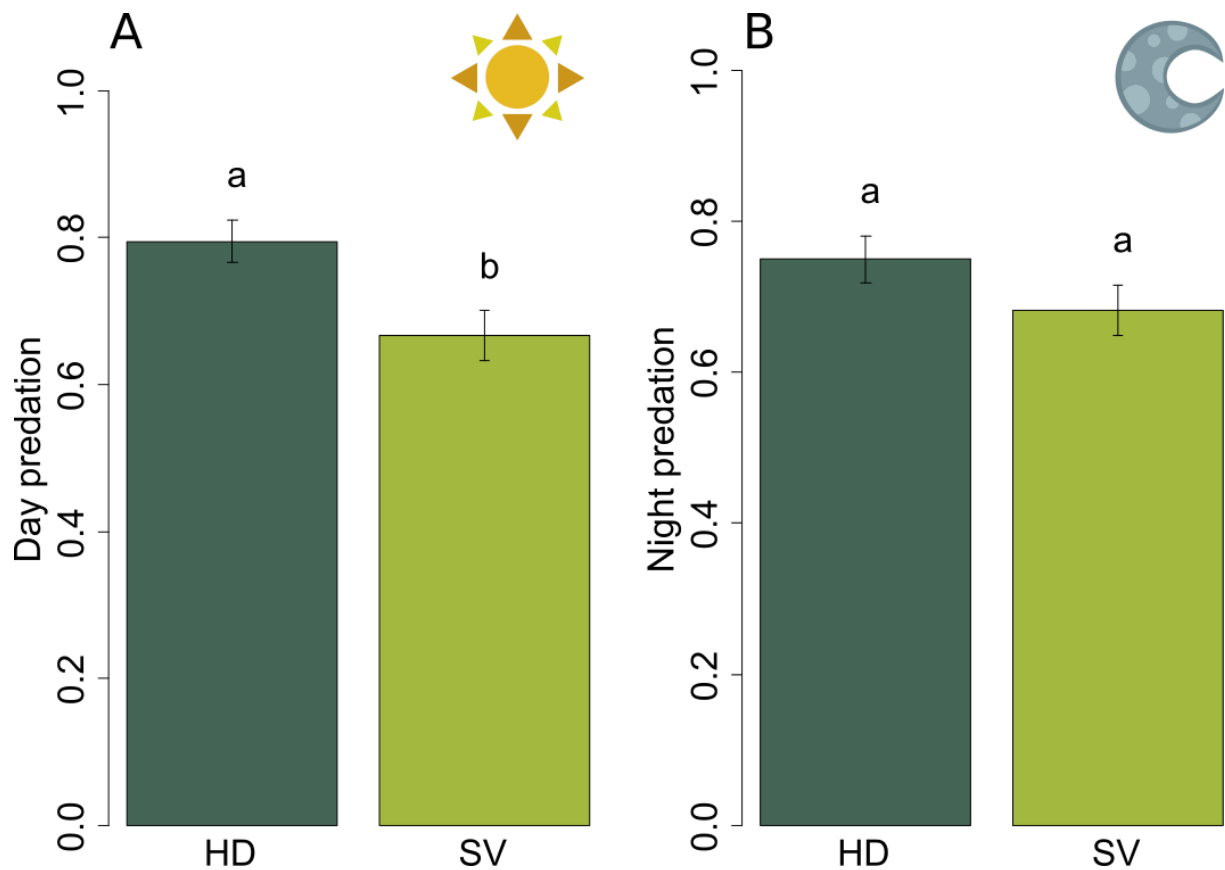


Figure 4: Effect of inter-row treatment on (A) day predation and (B) night predation (means \pm SE). HD = High diversity inter-rows; SV = spontaneous vegetation inter-rows. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

4. Effects of vegetation characteristics on beneficial arthropods

The abundance of all studied groups of beneficial arthropods was positively correlated with plant species richness (Table 3). Additionally, parasitoid wasp and adult ladybird abundance were positively correlated with nectariferous flower cover (Table 3). Crab spiders and parasitoid wasps showed a significant positive correlation with grass cover (Table 3).

Table 3. Effect of vegetation characteristics on the abundance of beneficial arthropod groups. Variables were selected by the "dredge" function. Crab spider, parasitic wasp and wild bee abundances were pooled for the two years. Hoverflies and ladybird adults were too rare in the first year and analysis is thus based on second year data. Values are estimates and significant effects are indicated in bold. . = $P < 0.1$; * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.005$.

Dependant variables	Flower cover	Grass cover	Annuals/Perennials	Plant species richness
Crab spiders	-	0.03***	-	0.06**
Parasitic wasps	0.27**	0.02***	-	0.05*
Wild bees	-	-	-0.58	0.09***
Hoverflies	-	-	-	0.05***
Ladybird adults	0.02.	-	-	0.05**

Discussion

The aim of our study was to analyse effects of vineyard inter-row vegetation on the cover of undesirable plant species, the abundance of beneficial arthropods, and predation of sentinel prey as a proxy of pest regulation. We found that the HD treatment reduced the cover of the undesired grass species *Cynodon dactylon* compared to the SV treatment, but *Erigeron sumatrensis*, the second tested weed species, was only affected by tillage. Beneficial arthropods were more abundant in inter-rows with vegetation (HD and SV) than in tilled inter-rows, but there was no difference between HD treatment and spontaneous inter-row vegetation. However, predation, in particular day predation, was higher close to HD inter-rows than close to SV inter-rows. In an analysis on plant traits potentially favouring beneficial arthropods, we found that grass cover, entomophilous flower cover and plant species richness had a significantly positive influence on several beneficial arthropod groups.

1. Undesirable plant species

Cynodon dactylon is an invasive species showing rapid growth and may become dominant in disturbed grasslands (Holm et al., 1977). The species is favoured by trampling or machinery used to manage vineyard inter-rows and resists Mediterranean summer drought (Huang et al., 2018). Consequently, it easily establishes in Mediterranean vineyards and may attain high cover values (Holm et al., 1977; Recasens et al., 2023). According to collaborating winegrowers of the study area, *C. dactylon* is highly competitive and may thus increase water stress, particularly in young grapevine plants. Resprouting capacity from rhizomes is high complicating mechanical control (Klimešová & Martínková, 2022) whereas high plant diversity often limits the spread of invasive species by occupying a high proportion of available niches (Hess et al., 2019, 2020). Accordingly, we found a lower *C. dactylon* cover in vineyards sown with a high diversity mixture compared with spontaneous vegetation or tilled vineyards. Recasens et al., (2023) also showed that inter-row sowing limits the cover of *C. dactylon*.

The difference between high diversity sowing and spontaneous inter-row vegetation was, however, not significant for the second tested undesirable species *Erigeron sumatrensis*. The cover was only reduced in tilled inter-rows. *Erigeron sumatrensis* leaves are densely hairy which contributes to glyphosate resistance and complicates chemical weed control (Bajwa et

al., 2016). High seed production allows a rapid spread of the species in vineyards. *Erigeron sumatrensis* is a tall-growing annual species increasing light, nutrient and water competition but also hampering grapevine pruning and harvest (Bajwa et al., 2016). Thus, high-diversity mixtures may not be competitive enough in the first and second year to limit recruitment and growth. Long-term surveys are required to evaluate whether the species is finally better controlled in a high diversity mixture. Additionally, *E. sumatrensis* is particularly problematic within the grapevine rows not sown in our study. Baumgartner et al. (2008) demonstrated the effectiveness of inter-row sowing to limit the abundance and cover of undesirable plant species in inter-rows, but also showed that inter-row sowing had no influence on the vegetation in grapevine rows. Thus, the spread and high seed production of *E. sumatrense* within rows cannot entirely be controlled by sowing and represents a constant source of contamination.

2. Beneficial arthropods

Beneficial arthropods were favoured by inter-row vegetation confirming the generally positive effect of inter-row vegetation on arthropod abundance and diversity in the study region (Blaise et al. 2021; Rocher et al. 2023). The positive effect of vineyard inter-row vegetation has also been shown for other European regions (García-Ruiz, 2010; Winter et al., 2018). Plants producing nectar attract various arthropods including both prey for predators and hosts for parasitic wasps (Serée et al., 2022). Furthermore, crab spiders specialized in hunting flower-visiting arthropods, depend on flowering plants of the inter-row vegetation (Su et al., 2020).

The absence of significant differences between high-diversity sowing and spontaneous inter-row vegetation may be partly explained by the relatively low magnitude of the effect of high-diversity sowing on plant species richness and nectariferous flower cover. Spontaneous vegetation is already quite species-rich in our study region (Blaise et al., 2022; Griffiths-Lee et al., 2023; Rocher et al., 2024) and it may thus be difficult to increase diversity and the cover of key functional groups by sowing. However, exceptional spring drought also limited seedling recruitment and may have favoured resprouting species of the spontaneous vegetation (Parra & Moreno, 2018).

Additional correlative analyses testing relationships between plant functional groups and beneficial arthropods, and accounting for the intra-treatment variation in inter-row vegetation still demonstrated the importance of plant species composition for arthropods. Parasitoid wasps and adult ladybirds were favored by entomophilous flower cover. These flowers provide nectar and pollen as nutritional resources that are essential for many arthropods such as parasitoid wasps (Idris & Grafius, 1995). Adult ladybirds can feed on these resources, although it is not their exclusive diet (Sushko, 2018). Entomophilous flowers may also attract alternative prey such as aphids, which may indirectly favor adult ladybugs. Crab spiders and parasitoid wasps were favored by grass cover. In our surveys, the most prevalent grasses (i.e. *Hordeum murinum*, *Bromus hordeaceus*, and *Avena sterilis*) were all at flowering or fruiting stage. Grasses do not provide nectar but pollen as floral resources that may benefit arthropods. However, mouth parts of parasitoids are too small limiting pollen consumption (Berndt et al., 2006). Parasitoids may be attracted by hosts feeding on pollen or inflorescences. Reproductive organs of grasses may also be used by crab spiders to hunt their prey explaining the positive relationship.

All studied arthropods are also favored by plant species richness. Similarly, recent other studies showed a positive effect plant diversity in vineyard inter-rows on arthropods (Blaise et al., 2022; Haddad et al., 2011; Rocher et al., 2024). Higher plant richness is related to a higher number of available ecological niches by diversifying nutritional resources and habitat types (Haddad et al., 2011).

3. Predation

We found a higher day predation in grapevine trunks close to HD inter-rows than close to inter-rows with spontaneous vegetation, whereas differences in night predation were only marginally significant. Ants, spiders and ground beetles are the main generalist predators in agroecosystems, particularly in viticulture (Blaise et al., 2022; Sáenz-Romo et al., 2019), with ants accounting for over 90% of sentinel prey predation during the day (Blaise et al., 2021). Blaise et al. (2022) found that species-rich inter-row vegetation favoured several beneficial arthropods as predator groups compared with tilled vineyards. This was not observed for ant frequency in a correlative study of 23 Mediterranean vineyards, but grass cover and the ratio

of annuals to perennials had a significant effect (Rocher et al. 2022). Some ants are known to feed on plants producing extrafloral nectar such as *Crematogaster scutellaris* (Grasso et al., 2015), one of the most common ant species preying on sentinel prey in our study region (Blaise et al. 2021). Extrafloral nectar producing *Vicia pannonica* was included in our HD mixture which may explain the positive effect of the mixture on day predation. However, further studies are needed to evaluate the mechanisms of the positive effect of sown inter-rows on predation of sentinel prey in grapevine trunks.

4. Implications for vineyard management

Our study showed a positive effect of a high-diversity seed mixture sown to vineyard inter-rows in limiting the spread of the problematic weed species *Cynodon dactylon*. The effect on beneficial arthropod abundance was only significant compared to tilled vineyards but not compared to vineyards with spontaneous vegetation. However, a correlative analysis considering within-treatment variation in inter-row vegetation composition, showed significant effects of plant diversity and particular functional groups such as nectariferous species and grasses flowering at survey date. This finding highlights the possibility of improving related ecosystem services by specifically targeting these functional groups in selecting plant species and by improving the conditions of vegetation establishment. Further research is needed to improve the efficiency of seed mixtures in Mediterranean vineyards and to increase establishment rates in adapting inter-row vineyard management.

Declaration of competing interest

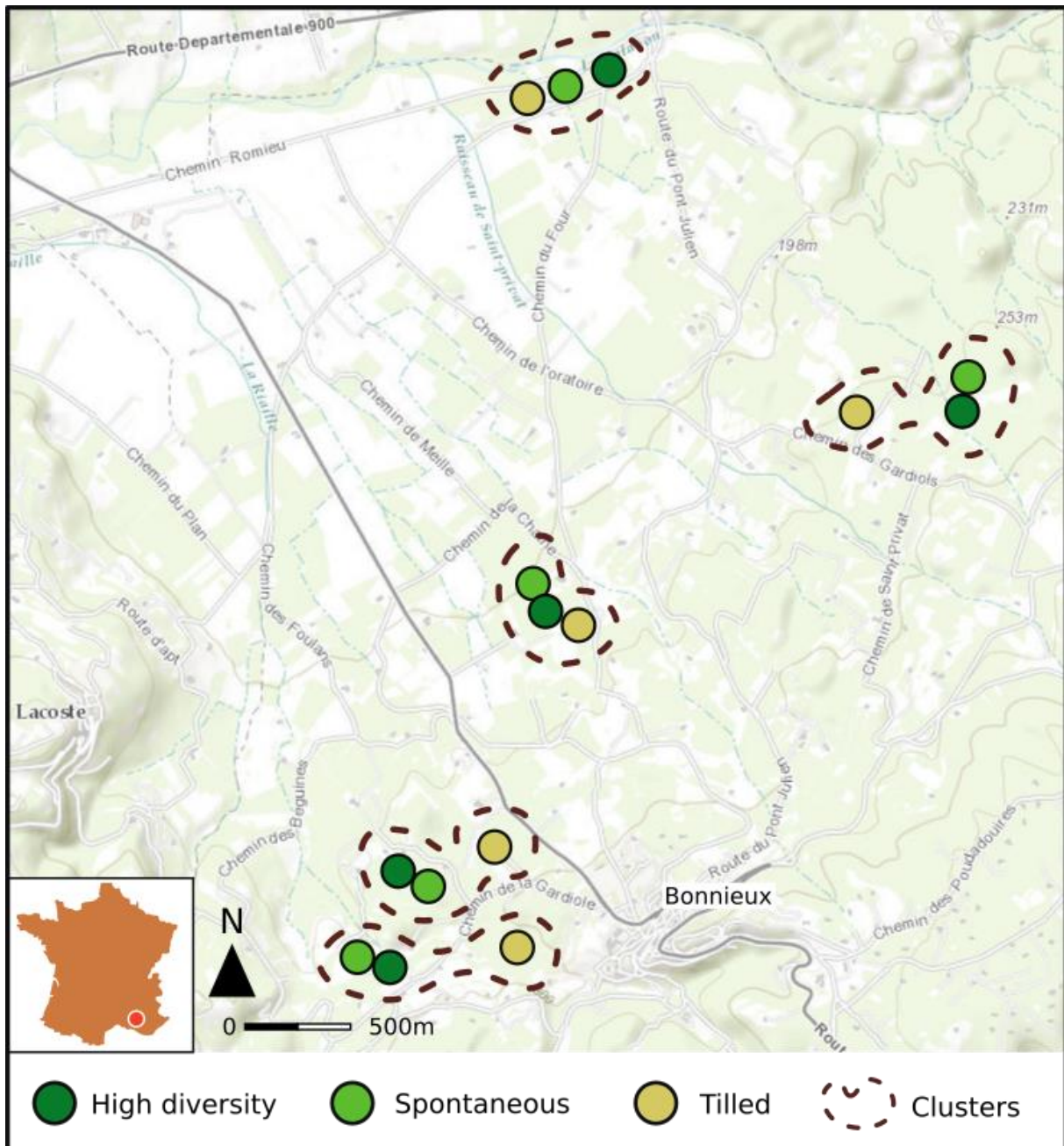
The authors have no conflict of interest to declare.

Acknowledgements

We are grateful to Daniel Pavon for help in the identification of plant species and to Romane Blaya, Quentin Lambert, Hervé Ramone, Gaele Younes, Jules Chapot-Robert, Moritz Hammerl, Alexis Versino, Clémentine Mutillod and Léa Saby for field assistance. We also thank

wine growers and the cooperative of Marennon for collaboration and the permission to work on their vineyards. This study was funded by the French Ministry of Higher Education and the EU LIFE project “VineAdapt” (LIFE-19-CCA-DE-001224).

Supplementary materials



Appendix A: Figure 1: Geographical position of the 15 studied vineyards in the Luberon region (south-eastern France). The five clusters indicate the five growing zones included as random effect to limit spatial autocorrelation.

Appendix B: Table 1: List of sown species in the High Diversity mixture (HD)

Sown species in the High Diversity mixture (HD)

Achillea millefolium
Anthemis arvensis
Anthyllis vulneraria
Bromus erectus
Bupleurum rotundifolium
Calendula arvensis
Cyanus segetum
Centranthus ruber
Daucus carota
Hypericum perforatum
Malva sylvestris
Melica ciliata
Papaver rhoeas
Plantago coronopus
Plantago lanceolata
Sanguisorba minor
Scabiosa atropurpurea
Silene latifolia alba
Silene vulgaris
Trifolium campestre
Verbena officinalis
Vicia pannonica

Appendix C: Table 2. Variance Inflation Factor (VIF) of explanatory variables.

Explanatory variables	Crab spider	Hoverflies	Wild bees	Ladybird adults	Parasitic wasps
Flower cover	1.33	1.25	1.36	1.11	1.45
Grass cover	1.79	1.18	1.43	1.15	1.60
Annuals/Perennials	1.63	1.06	1.21	1.04	1.40
Plant species richness	1.33	1.38	1.51	1.16	1.41

Appendix D: Table 3. Delta AICc values between chosen model and null model.

Arthropods	Delta AICc
Crab spiders	75.46
Hoverflies	10.33
Wild bees	46.73
Ladybird adults	14.72
Parasitic wasps	76.59



Vignoble, Bonnieux (France)

Discussion générale

1. Influence des paramètres de la végétation des inter-rangs de vigne sur les arthropodes étudiés

L'ensemble de ces travaux de thèse reflète le rôle majeur de la végétation dans le fonctionnement de l'agrosystème. En effet, la végétation des inter-rangs de vignes a montré un effet global positif sur les communautés d'arthropodes étudiées. Cet effet positif de la végétation en inter-rang a également été observé dans une étude précédente dans la même région (Blaise et al., 2022) ainsi que dans d'autres régions européennes (García-Ruiz, 2010; Winter et al., 2018). Notre approche multi-taxons nous a permis d'identifier et quantifier les groupes d'arthropodes auxiliaires les plus abondants et d'analyser leurs interactions avec la végétation, pour déterminer les principaux facteurs de la végétation qui influencent leur présence (Figure 15). Ces différents paramètres sont discutés dans les sections suivantes.

a. Les apports de la richesse spécifique végétale

À travers ces trois chapitres, l'importance de la richesse végétale dans les enherbements en inter-rang de vigne a pu être étudiée de manière approfondie. Nous avons pu souligner l'importance de ce paramètre de la végétation pour différentes guildes écologiques d'arthropodes de l'agrosystème. Nos observations montrent des corrélations positives entre la richesse en espèces végétales et l'abondance de tous les groupes d'arthropodes bénéfiques étudiés. Seules les fourmis n'étaient pas influencées par cette caractéristique de l'enherbement dans notre étude (chapitre 1). En favorisant différents groupes d'arthropodes aux fonctions écologiques variés, la richesse végétale contribue à une meilleure résilience de l'écosystème, un aspect essentiel pour les agrosystèmes qui subissent des perturbations anthropiques régulières (Hooper et al., 2005).

Comme nous l'avons vu au travers des différents chapitres, la richesse végétale a un effet positif sur le fonctionnement de l'écosystème. Notamment, elle permet la création d'un plus grand nombre de niches écologiques, offrant des habitats variés et favorisant la diversité d'arthropodes (Beaumelle et al., 2021; Blaise et al., 2022; Isaacs et al., 2009). La diversité des

plantes peut également augmenter la diversité des ressources alimentaires et leur disponibilité dans le temps (Brunbjerg et al., 2018; Haddad et al., 2011), notamment en termes de ressources florales pour les arthropodes adultes tels que les syrphes et les parasitoïdes (chapitre 2 et 3). Une plus longue disponibilité de ressources peut avoir un impact positif sur la fonction de prédation en maintenant les populations de prédateurs sur de plus longues périodes, comme cela a été observé pour la corrélation positive avec la prédation des larves de *Lucilia sp* (Chapitre 2). Les syrphes se nourrissent de ressources florales au stade adulte tandis que leurs larves sont prédatrices. Favoriser leur présence au stade adulte pourrait amener à une plus grande abondance de leurs larves si les zones de fourragement et de reproduction sont proches. En favorisant la diversité d'arthropodes, la diversité végétale engendre davantage de redondance fonctionnelle chez ses derniers, améliorant ainsi la résilience de l'agrosystème. La diversité végétale participe également à l'amélioration de la productivité des agrosystèmes notamment par la complémentarité des niches (Hector et al., 1999; Weigelt et al., 2010).

b. Importance de la flore entomophile

Nous avons également confirmé l'influence positive de la flore entomophile, via le recouvrement en fleurs nectarifères, sur les arthropodes étudiés. Ces travaux de thèse ont permis de confirmer en partie nos hypothèses préliminaires sur les apports du recouvrement en fleurs nectarifères. Dans le chapitre 1, le recouvrement en fleurs ne montre aucune corrélation avec les fourmis, en termes de richesse spécifique ou fonctionnelle. Même si les régimes alimentaires de ces organismes peuvent contenir des ressources florales, les grandes distances pour le fourragement que peuvent parcourir les fourmis ont pu diluer l'effet positif attendu. En revanche, les chapitres 2 et 3 mettent en lumière l'importance de cette caractéristique de l'enherbement sur l'abondance d'autres arthropodes bénéfiques. Le chapitre 2 confirme son importance par son influence positive sur toutes les différentes populations d'arthropodes étudiées. De manière cohérente avec le chapitre 2, le chapitre 3 souligne également une corrélation positive entre l'abondance des guêpes parasitoïdes et des coccinelles adultes avec le recouvrement des plantes nectarifères en fleur. Les fleurs nectarifères offrent des ressources nutritives essentielles, telles que le nectar et le pollen, permettant ainsi de favoriser la présence des arthropodes qui en dépendent (Blaauw & Isaacs,

2014). Il pourrait aussi être intéressant d'étudier la diversité de cette flore entomophile pour analyser son influence sur les arthropodes bénéfiques (Perner et al., 2005, Bischoff et al. 2016).

Nous avons pu observer que les coccinelles, considérées comme prédateurs, sont aussi favorisées par cette caractéristique de l'enherbement (chapitre 2 et 3). Certains arthropodes prédateurs ont des régimes alimentaires pouvant inclure des ressources florales. C'est notamment le cas pour les coccinelles qui se nourrissent principalement de pucerons mais peuvent compléter leur alimentation par des ressources florales (van Rijn et al., 2002). Le recouvrement en fleurs favorise également d'autres prédateurs comme les thomises en augmentant le nombre de lieux de chasse disponibles, facilitant la prédation de proies attirées par les fleurs. Les fleurs entomophiles peuvent attirer des proies alternatives ce qui peut indirectement favoriser certains prédateurs (El-Nabawy et al., 2015). Ces ressources améliorent donc la fitness des prédateurs en allongeant leur longévité et leur fécondité (He et al., 2021). La disponibilité en nectar favorise également la présence d'autres organismes participant à la régulation des ravageurs comme les micro-hyménoptères parasitoïdes (Quicke, 1997). En effet, au stade adulte, le régime alimentaire de nombreux parasitoïdes est composé de ressources florales comme le nectar (Jervis et al., 1993). Cet effet indirect sur les arthropodes prédateurs illustre l'effet « bottom-up », la disponibilité des ressources primaires de l'écosystème influence la présence de tous les organismes impliqués dans le réseau trophique de l'agrosystème (Power, 1992).

Enfin, contrairement aux prévisions de nos hypothèses, la disponibilité des ressources florales n'a pas eu d'influence sur la présence de syrphes et d'abeilles sauvages qui dépendent pourtant du nectar floral pour leur alimentation. Ces arthropodes volants se déplacent sur de grandes distances. Leur présence pourrait donc être influencée par d'autres structures semi-naturels proches des vignobles mettant à disposition davantage de ressources ce qui peut rendre l'effet de la végétation inter-rang à proximité moins important (Ferreira et al., 2013; Martin et al., 2019).

c. Plantes pérennes et plantes annuelles

Les résultats des trois chapitres divergent quant à l'impact des plantes pérennes sur la biodiversité des arthropodes dans les vignobles. Bien que le ratio de plantes

pérennes/annuelles montre une corrélation positive avec la richesse en espèces de fourmis, son absence de relation significative avec l'abondance des autres arthropodes bénéfiques suggère une dépendance spécifique de ce ratio vis-à-vis des différentes communautés d'arthropodes. Pour les fourmis, il est possible que ce ratio reflète davantage l'intensité de perturbation du sol entre les rangs de vigne plutôt qu'un effet direct de la végétation. En effet, la théorie de la succession écologique propose qu'un fort ratio de plantes pérennes indique un écosystème qui se stabilise, et donc indirectement un sol peu perturbé (Odum, 1969). Il est donc cohérent que pour de nombreuses espèces de fourmis dont le sol est l'habitat, une perturbation moins fréquente du sol soit bénéfique pour la diversité d'espèces pouvant s'installer. L'absence de corrélation pour les autres arthropodes étudiés pourrait indiquer que leur présence est moins liée aux perturbations du sol dans les inter-rangs.

Pour la résilience de l'écosystème, les espèces pérennes sont importantes (Asbjornsen et al., 2014; Islam & Ashilenje, 2018). Elles permettent de maintenir une stabilité dans le couvert végétal du fait de leur pérennité, là où les espèces annuelles peuvent plus facilement disparaître si les conditions environnementales ne leur permettent pas de se reproduire. De plus, leur système racinaire est généralement plus profond que celui des plantes annuelles, favorisant ainsi la rétention d'eau et réduisant l'érosion (Beggy & Fehmi, 2016). Dans les écosystèmes méditerranéens, les plantes pérennes apportent une meilleure résilience face aux événements climatiques extrêmes comme les fortes sécheresses ou les feux (Volaire et al., 2009). Pour ces raisons, il reste donc intéressant de prendre en compte ce critère dans l'élaboration d'un semis permanent, bien que nos résultats soient plus mitigés quant à son apport sur l'abondance arthropodes à court terme.

d. Quels rôles jouent les graminées dans un enherbement ?

L'influence des graminées dans l'enherbement des inter-rangs de vigne sur les arthropodes bénéfiques est complexe. Nos hypothèses initiales proposaient que ces plantes n'attirent que peu d'arthropodes bénéfiques et que leurs présences soient négativement corrélées à l'entomofaune. Ces hypothèses soulignent le fait que ces plantes ne produisent pas ou très peu de nectar. Comme ce sont des plantes anémogames, aucune stratégie évolutive ne s'est mise en place pour attirer des pollinisateurs (Givnish et al., 2010). De plus, leur présence

occupe les niches écologiques que d'autres plantes entomophiles pourraient occuper. Elles produisent néanmoins du pollen en grande quantité, ainsi que des graines, qui sont des ressources essentielles à la survie de certains arthropodes (van Rijn et al., 2002). Les résultats des chapitres 1 et 3 soulignent l'importance significative des graminées dans l'enherbement des inter-rangs de vigne et leur impact sur la biodiversité des arthropodes. Dans le premier chapitre, la présence de graminées est positivement corrélée globalement à la richesse des espèces de fourmis, et aux abondances d'espèces comme *Tapinoma nigerrinum* (une espèce omnivore) et *Plagiolepis pygmaea*. Le troisième chapitre montre une corrélation positive significative entre la présence de thomises et de guêpes parasitoïdes avec la couverture en graminées. À l'inverse, nous avons observé une relation négative entre la couverture en graminées et certaines espèces bénéfiques telles que les guêpes parasitoïdes, et marginalement significative pour les abeilles sauvages et les larves de coccinelles.

Cette couverture de graminée offre un abri et des ressources aux arthropodes. Nous avons pu voir dans le chapitre 2 que la présence des parasitoïdes étaient négativement corrélées à la couverture en graminées, alors que dans le chapitre 3 nous avons observé l'inverse. Cette variabilité dans la réponse des parasitoïdes pourrait indiquer l'existence d'une forte diversité au sein des graminées retrouvées dans notre zone d'étude. Nous recommandons donc pour les futures analyses sur cette famille d'explorer les liens à une échelle taxonomique plus fine. En effet, il existe une très grande diversité d'espèces dans la famille des Poaceae. Il est donc complexe de déterminer un effet global de ces plantes sur les arthropodes étudiés.

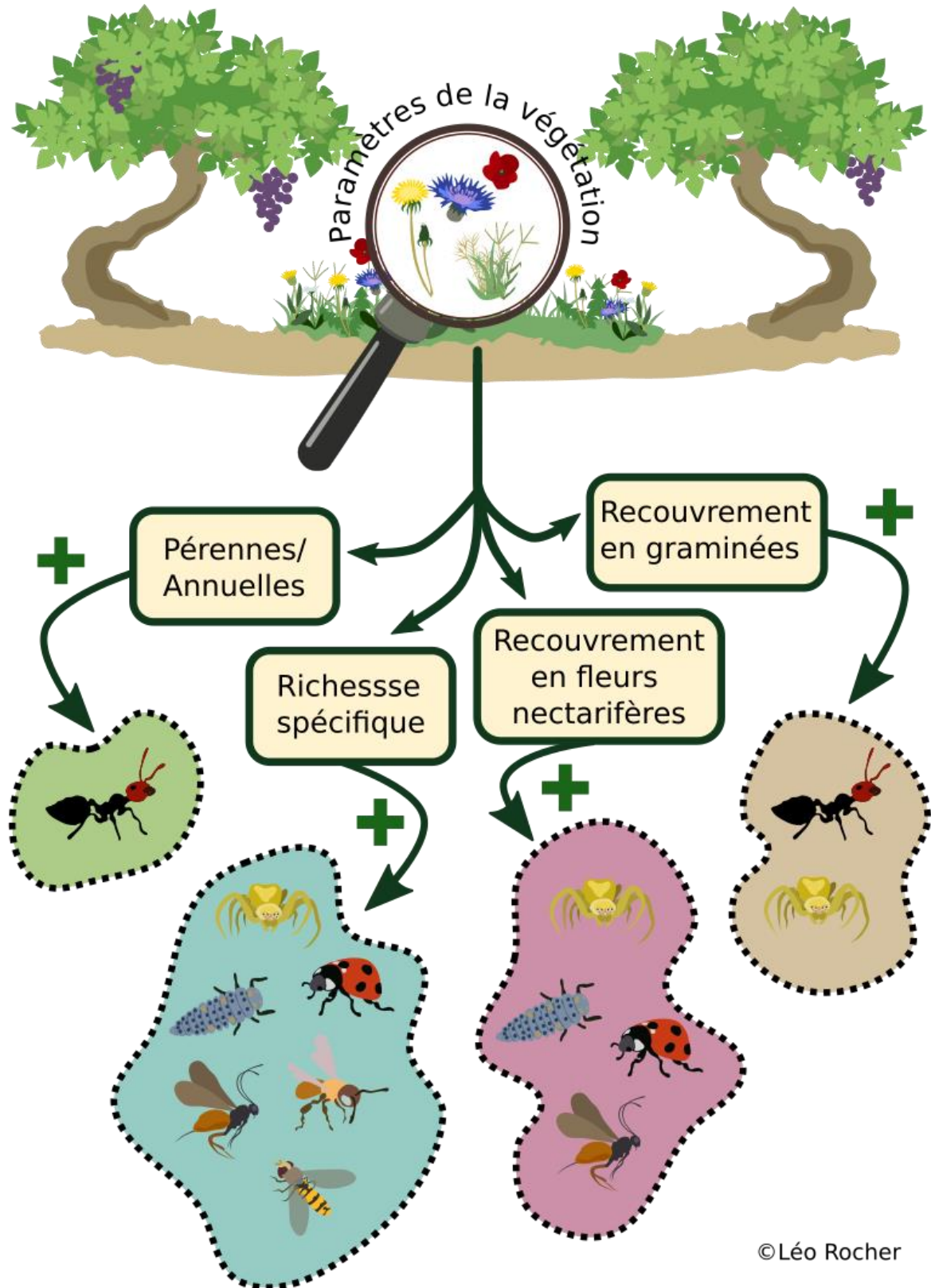


Figure 15 : Schéma résumant les résultats obtenus dans les trois chapitres sur les différentes réponses positives des paramètres de la végétation sur la présence des arthropodes étudiés.

2. Améliorer les services écosystémiques en viticulture par la gestion de la végétation des inter-rangs

La partie précédente a pu mettre en valeur l'importance de différents paramètres de la végétation des inter-rangs de vigne comme la richesse végétale, le recouvrement en fleurs nectarifères, en plantes pérennes ou encore le recouvrement en graminées pour favoriser la présence d'arthropodes. Ces différents paramètres doivent donc être pris en considération lors de l'élaboration de semis pour favoriser la biodiversité d'arthropodes en viticulture. En effet, nos résultats montrent une abondance générale d'arthropodes supérieure en présence de végétation dans les inter-rangs. L'effet positif global de la végétation sur l'abondance et la diversité d'arthropodes a déjà été observé à différentes reprises dans les vignobles (Blaise et al., 2021; Eckert et al., 2020; Paiola et al., 2020; Winter et al., 2018). Ces études soutiennent l'hypothèse que la végétation intra-parcelle, par un effet « bottom-up », permet d'améliorer le service de conservation de la biodiversité animale. Nos résultats nous ont conduits à nous demander si cette végétation peut améliorer certains services écosystémiques. En utilisant l'abondance des arthropodes bénéfiques et l'évaluation de la fonction de prédation comme proxy, nous avons pu indirectement étudier l'impact de la végétation sur les services de régulation des ravageurs et de pollinisation.

a. Amélioration de la régulation des ravageurs

Nos résultats des chapitres 2 et 3 nous montrent des effets positifs de plusieurs traits de la végétation sur la présence de prédateurs. Nous avons pu voir que la richesse végétale, le recouvrement en fleurs nectarifères et le recouvrement en graminées influencent positivement la présence de prédateurs comme les thomisés, les coccinelles adultes et larves, mais aussi les parasitoïdes. Une espèce de fourmis prédatrices est également favorisée par la végétation. Les vignobles enherbés un inter-rang sur deux montrent notamment une plus forte occurrence de l'espèce prédatrice *Crematogaster scutellaris* que sur les vignobles sans végétation (chapitre 1). Globalement, ces résultats convergent et soulignent l'importance de la végétation et particulièrement de la diversité végétale dans les vignobles non seulement pour la stabilité des réseaux alimentaires, mais aussi pour augmenter la prédation, contribuant ainsi à l'équilibre écologique des agrosystèmes (Blaise et al., 2021; Hertzog et al., 2017).

La fonction de prédation a également été évaluée dans les chapitres 2 et 3. Les résultats convergent et soulignent l'intérêt de la richesse végétale dans l'amélioration de la fonction de prédation. La diversité florale augmente la probabilité d'attirer des prédateurs ou rend plus actifs ceux déjà présents. Vogelweith et Thiéry (2017) ont montré que les couverts végétaux dans les vignobles augmentent l'abondance d'arthropodes bénéfiques tout en réduisant le nombre d'arthropodes nuisibles. À la lumière de ces résultats, ces travaux suggèrent ainsi un effet bénéfique de la végétation en inter-rang sur le contrôle biologique dans la parcelle.

Cependant, des expérimentations supplémentaires seraient nécessaires pour confirmer le lien entre végétation, fonction de prédation et service de régulation dans les parcelles. Une comparaison entre parcelles avec végétation et sans végétation pourrait apporter davantage d'éléments de réponses. Une comparaison entre parcelles avec végétation et sans végétation a déjà été réalisée dans notre zone d'étude et a montré que la présence de végétation dans les inter-rangs augmentait la fréquence de prédation des larves de *Lucilia sp.* par rapport aux vignobles sans végétation (Blaise et al., 2022). Un élément important n'a cependant pas été évalué, à savoir les réponses directe et indirecte des populations de ravageurs.

Notre méthodologie soulève également plusieurs questions, notamment sur l'effet de débordement des arthropodes présents dans l'inter-rang sur la vigne elle-même. Le manque d'études scientifiques sur cette problématique ne nous permet pas de confirmer si ce transfert existe (Fountain, 2022). Cependant, les résultats de Blaise et al. (2021) qui ont montré un effet positif de l'enherbement sur la prédation dans la canopée des vignes suggèrent un effet de débordement. De plus, la pertinence d'utiliser des larves de *Lucilia sp.* comme proxy pour étudier le biocontrôle peut être discutée. En effet, peu de nuisibles de la vigne dans le sud de la France sont des larves de diptères. On retrouve les cécidomyies de la vigne qui sont une famille de diptères regroupant différentes espèces de larves de mouches nuisibles comme les *Contarinia sp.*. Cependant, ces diptères ne figurent pas parmi les principales préoccupations de nuisibles dans notre zone d'étude. Il n'est pas non plus assuré que les prédateurs que nous étudions se nourrissent des nuisibles de la vigne. Les thomisés par exemple chassent essentiellement les visiteurs des fleurs présentes dans les inter-rangs. Leur rôle en tant que prédateurs de nuisibles sur la vigne n'est pas assez étudié. Les coccinelles adultes et larves se nourrissent principalement de pucerons, qui ne sont pas considérés comme nuisibles de la vigne (Reineke & Thiéry, 2016). Enfin, il existe une grande diversité d'espèces identifiées

comme micro-hyménoptères parasitoïdes et nos identifications ne nous ont pas permis de différencier ces espèces. Cependant, certains parasitoïdes généralistes sont reconnus pour participer à la régulation de ravageurs de la vigne tels que la tordeuse ou les cicadelles (Di Giovanni et al., 2022; Doult & Nakata, 1973). Enfin, la présence de ces prédateurs et parasitoïdes reste essentielle pour maintenir le réseau trophique au sein du vignoble. Elle permet davantage d'interactions écologiques, et participe ainsi à la stabilité et résilience de l'agroécosystème (Biggs et al., 2020).

b. Influence de la végétation sur la pollinisation

Bien que la vigne ne nécessite pas de pollinisation par les arthropodes pour pouvoir être fécondée, la présence de pollinisateurs dans l'agrosystème reste importante pour son bon fonctionnement. En effet, les cultures proches des vignobles, les structures semi-naturelles tout comme l'enherbement des inter-rangs de vigne sont potentiellement composées d'espèces végétales entomogames nécessitant donc la présence de pollinisateurs. Une abondance plus importante de pollinisateurs pourrait indirectement être profitable à l'ensemble du paysage agricole. Les syrphes et les abeilles sauvages, deux groupes d'arthropodes que nous avons étudiés participant à la pollinisation, ont été favorisés par la diversité végétale de la végétation comme nous l'avons vu précédemment. Cependant, contrairement à nos attentes, le recouvrement en fleurs nectarifères n'a pas favorisé la présence de ces organismes dans les vignobles. Une première hypothèse proposée pour expliquer cette absence d'effet est le faible recouvrement en fleurs observé dans les inter-rangs des vignobles. Le gradient de recouvrement, peu marqué entre les parcelles les plus fleuries et les moins fleuries, ne nous a pas permis d'obtenir un effet fort pour ce paramètre. Une des autres explications pourrait être la compétition avec les abeilles domestiques. En effet, certains viticulteurs dans notre zone d'étude disposent également de ruches, mettant ainsi en concurrence ces pollinisateurs avec leurs abeilles domestiques (Ropars et al., 2022; Steffan-Dewenter & Tschardtke, 2000). Cette concurrence pourrait diminuer la présence d'autres pollinisateurs. Bien que l'utilisation raisonnée d'insecticides en viticulture dans notre zone d'étude ne soit pas un fort enjeu environnemental, elle pourrait tout de même participer à diminuer la présence de pollinisateurs (Woodcock et al., 2017). Aucune différence sur

l'abondance de ces pollinisateurs n'a été observée entre notre semis haute-diversité et la végétation spontanée. Cette absence de différences significatives peut s'expliquer en partie par l'effet relativement faible du semis haute-diversité sur la richesse spécifique et le recouvrement de la flore nectarifère. La végétation spontanée étant assez riche dans notre région d'étude, la différence de richesse végétale avec notre semis haute diversité est moins prononcée que ce qui était initialement prévu. De plus, la fauche printanière et les périodes de sécheresse prolongées n'ont pas permis à l'ensemble des espèces semées de s'exprimer de façon optimale.

c. Utilisation d'un semis pour la régulation des espèces végétales nuisibles

L'enherbement dans les vignobles pourrait également être un moyen de lutte efficace et non polluant contre les espèces végétales nuisibles. Nous avons effectivement pu constater que la végétation semée dans les inter-rangs avait un effet positif sur la réduction du couvert d'espèces végétales nuisibles (Chapitre 3). C'est notamment le cas pour le chiendent (*Cynodon dactylon*) dont le recouvrement s'est révélé plus faible dans des parcelles semées avec le mélange haute diversité que dans des parcelles avec la végétation spontanée. L'effet positif de l'enherbement haute diversité sur le recouvrement de cette graminée invasive peut résulter d'un effet de priorité des espèces semées (Hess et al., 2019; Young et al., 2017). En effet, après la destruction du couvert végétal préexistant avant semis, certaines espèces semées ont pu bénéficier d'un établissement plus rapide. Ainsi, ces espèces moins compétitrices peuvent bénéficier d'un effet de priorité sur le *Cynodon dactylon* et limiter son recouvrement. Par la complémentarité des niches, résultante de la forte diversité végétale dans les inter-rangs, les espèces invasives ont ensuite plus de difficulté à s'installer et dominer la végétation (Hess et al., 2019, 2020). Ainsi, la synergie entre la diversité végétale et l'effet de priorité se propose comme une solution pertinente pour lutter contre les espèces végétales nuisibles en viticulture sur le long terme. De plus, *Erigeron sumatrensis* étant une plante annuelle, un couvert végétal dense sur une longue période de l'année serait nécessaire pour limiter à la fois sa présence mais aussi son émergence depuis la banque de graine du sol. Pour mettre en place cette solution dans des vignobles connaissant des problèmes d'espèces nuisibles, on peut envisager la destruction du couvert végétal existant suivie d'un semis diversifié et local pour son

acclimatation rapide. Néanmoins, des études supplémentaires sur cette problématique sont nécessaires pour confirmer l'effet sur *Cynodon dactylon* et pour vérifier si *Erigeron sumatrensis* peut être contrôlé par l'installation d'un couvert pérenne limitant l'installation des espèces annuelles à partir de graines.

3. Perspectives de recherche

a. Approche multi-échelle en viticulture pour la conservation de la biodiversité animale

Une des originalités de ces travaux de thèse sur la biodiversité dans les vignobles est l'échelle à laquelle nous avons réalisé nos analyses. Nous avons fait le choix de travailler à l'échelle de l'inter-rang, du micro-habitat pour les arthropodes. Cette approche nous a permis d'observer plus spécifiquement les interactions entre la flore et les arthropodes sensibles à leur habitat immédiat. De plus, nous avons privilégié une approche multi-taxons nous permettant d'appréhender une partie de la diversité des relations entre les arthropodes et la végétation des vignobles. Cette approche nous permet d'expliquer davantage les assemblages locaux d'arthropodes. Bien qu'intéressante pour identifier ces interactions biotiques, cette approche reste néanmoins peu utilisée dans ce domaine de recherche. Les échelles privilégiées pour les recherches en écologie sur les vignobles sont celles de la parcelle et celles du paysage (Paiola et al., 2020). Isaia et al., (2006) ont par exemple montré que l'hétérogénéité du paysage autour des vignobles était favorable aux araignées piégeant en embuscade. De nombreuses autres études ont également pu montrer cet effet positif sur les araignées, mais aussi les carabes ou encore les guêpes prédatrices (Gaigher & Samways, 2014; Pfingstmann et al., 2019; Schirmel et al., 2022; Uzman et al., 2020). Une méta-analyse met en avant l'hétérogénéité du paysage avoisinant les vignobles comme un élément clé pour la biodiversité et le maintien de nombreux services écosystémiques (Paiola et al., 2020). Il a aussi été montré que les haies, les vieux murs et les rangées d'arbres autour des vignobles favorisent l'avifaune qui est essentielle pour le maintien de nombreux services écosystémiques dans les vignes comme la régulation de ravageurs (Assandri et al., 2017). Une approche multi-taxons, combinée à une approche multi-échelle, associant à la fois le contexte paysager et les inter-rangs de vigne comme micro-

habitat, pourrait donc être pertinente. Elle permettrait d'étudier à la fois les groupes d'arthropodes sensibles à leur environnement immédiat, donc à ce qui se passe dans la parcelle, mais aussi à ceux plutôt influencés par le contexte paysager.

b. Quels intérêts agronomiques pour l'enherbement des inter-rangs de vigne ?

En supplément des bénéfices apportés par l'enherbement sur l'amélioration des services écosystémiques discutés précédemment, l'enherbement pourrait aussi avoir des répercussions sur la production du raisin. Durant les deux années qui ont suivi notre expérimentation de semis, nous avons analysé la production de raisins sur les différentes parcelles suivies. Le nombre total de grappes a été compté sur huit ceps sur chacune des parcelles, et sur chacun de ces huit ceps une grappe a été pesée. À partir de ces informations, nous pouvons estimer un taux de production de raisin, par ceps et par parcelles. Ces résultats nous montrent que la présence d'un couvert semé (le mélange « Haute diversité ») ou d'un couvert spontané n'influence pas la production de raisin sur les parcelles (Annexe A : Figure 1). À partir de notre plan expérimental, nous n'avons cependant pas pu tester si la simple présence de végétation dans les inter-rangs avait un impact sur la production de raisin. En effet, comme toutes les parcelles étudiées dans le chapitre trois sont enherbées un rang sur deux, nous n'avons pas pu comparer la production de raisin avec des parcelles sans végétation. Raffa et al., (2022) ont observé un effet positif de certains enherbements sur la production de raisins. Ils ont également pu montrer que le stress hydrique induit par l'enherbement était modéré et temporaire dans leur zone d'étude. Une analyse sur plus long terme sur les parcelles accueillant l'expérimentation de ces travaux de thèse pourrait être intéressante pour récolter des données complémentaires. Un dernier atout agronomique de l'enherbement est la fertilisation naturelle des sols accompagnée d'un bon fonctionnement de la fonction de dégradation de la matière organique.

c. L'influence de l'enherbement sur les paramètres chimiques, physiques et biologiques du sol

En parallèle des différentes analyses présentées dans ces travaux, des analyses supplémentaires ont pu être réalisées sans qu'elles n'aient pu encore être traitées. C'est

notamment le cas pour des analyses sur le compartiment du sol : analyse des paramètres physico-chimiques du sol, étude de la décomposition de la matière organique dans le sol (méthode des sachets de thé (Wagner et al., 2017)), analyse de la diversité et abondance d'acariens et collemboles (échantillonnage avec pièges Berlèses (Garcia et al., 1982)) (Younes, 2023). Dans la continuité des travaux de thèse, ces différents paramètres seront mis en relation avec les inter-rangs en végétation spontanée, le semis haute-diversité, les inter-rangs sans enherbement et les différents paramètres de la végétation abordés. Il sera ainsi possible de vérifier si l'enherbement influence la décomposition de la matière organique dans le sol et d'observer les interactions entre la végétation et une partie des microarthropodes du sol (acariens et collemboles). Les acariens et collemboles sont reconnus pour être des bio-indicateurs de la qualité des sols (Lakshmi & Joseph, 2017). Les collemboles sont essentiellement détritivores et se nourrissent de bactéries et champignons qui se développent sur la végétation en décomposition (Neher & Barbercheck, 1998) tandis que les acariens présentent une grande diversité alimentaire. Par leur action de prédation sur les bactéries et champignons (Neher & Barbercheck, 1998), ces deux groupes jouent un rôle crucial dans le fonctionnement de l'écosystème en participant à la décomposition et la redistribution de la matière organique dans le sol (Arboláez et al., 2023; Filser, 2002). En raison de leur sensibilité aux conditions environnementales, ces microarthropodes sont fréquemment étudiés pour évaluer les effets de différentes pratiques de gestion dans les agrosystèmes (Giffard et al., 2022; Lakshmi & Joseph, 2017). L'objectif pour la suite de ces travaux sera donc d'analyser l'influence de la végétation des inter-rangs de vigne sur le sol et ses différents compartiments.

Références bibliographiques

- Abad, J., Mendoza, I. H. de, Marín, D., Orcaray, L., & Santesteban, L. G. (2021). Cover crops in viticulture. A systematic review (1):
Implications on soil characteristics and biodiversity in vineyard. *OENO One*, *55*(1), 1. <https://doi.org/10.20870/oeno-one.2021.55.1.3599>
- Abouassaf, H. (2013, January 2). *Studies on Lobesia botrana and Scaphoideus titanus for their successful management in organic and conventional viticulture*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Studies-on-Lobesia-botrana-and-Scaphoideus-titanus-Abouassaf/bfc668fbb8839de2448a1468af2de982b7df219f>
- Aguilera, G., Roslin, T., Miller, K., Tamburini, G., Birkhofer, K., Caballero-Lopez, B., Lindström, S. A.-M., Öckinger, E., Rundlöf, M., Rusch, A., Smith, H. G., & Bommarco, R. (2020). Crop diversity benefits carabid and pollinator communities in landscapes with semi-natural habitats. *Journal of Applied Ecology*, *57*(11), 2170–2179. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13712>
- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., & Butet, A. (2013). Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agricultural and Forest Entomology*, *15*, 24–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x>
- 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. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx054>
- Andersen, A. N. (2019). Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology*, *88*, 350–362. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12907>
- Arboláez, H. P. H., Hu, J., Orozco, Y. N., Gebremikael, M. T., Alcantara, E. A., Sleutel, S., Höfte, M., & De Neve, S. (2023). Mesofauna as effective indicators of soil quality differences in the agricultural systems of central Cuba. *Applied Soil Ecology*, *182*, 104688. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104688>
- Arnan, X., Cerdá, X., & Retana, J. (2014). Ant functional responses along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, *83*, 1398–1408. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12227>
- Arnan, X., Molowny-Horas, R., Rodrigo, A., & Retana, J. (2012). Uncoupling the Effects of Seed Predation and Seed Dispersal by Granivorous Ants on Plant Population Dynamics. *PLOS ONE*, *7*, e42869. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042869>
- Asbjornsen, H., Hernandez-Santana, V., Liebman, M., Bayala, J., Chen, J., Helmers, M., Ong, C. K., & Schulte, L. A. (2014). Targeting perennial vegetation in agricultural landscapes for enhancing ecosystem services. *Renewable Agriculture and Food Systems*, *29*(2), 101–125. <https://doi.org/10.1017/S1742170512000385>
- Assandri, G., Bogliani, G., Pedrini, P., & Brambilla, M. (2017). Assessing common birds' ecological

- requirements to address nature conservation in permanent crops: Lessons from Italian vineyards. *Journal of Environmental Management*, 191, 145–154.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.071>
- Attwood, S. J., Maron, M., House, A. P. N., & Zammit, C. (2008). Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, 17(5), 585–599.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00399.x>
- Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science*, 57(3), 287–301.
<https://doi.org/10.1051/forest:2000119>
- Bagyaraj, D. J., Nethravathi, C. J., & Nitin, K. S. (2016). Soil Biodiversity and Arthropods: Role in Soil Fertility. In A. K. Chakravarthy & S. Sridhara (Eds.), *Economic and Ecological Significance of Arthropods in Diversified Ecosystems: Sustaining Regulatory Mechanisms* (pp. 17–51). Springer Singapore.
https://doi.org/10.1007/978-981-10-1524-3_2
- Bajwa, A. A., Sadia, S., Ali, H. H., Jabran, K., Peerzada, A. M., & Chauhan, B. S. (2016). Biology and management of two important Conyza weeds: a global review. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(24), 24694–24710.
<https://doi.org/10.1007/s11356-016-7794-7>
- Bale, J. s., van Lenteren, J. c., & Bigler, F. (2007). Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 761–776.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2182>
- 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.
<https://doi.org/10.1002/ece3.658>
- Beaumelle, L., Auriol, A., Grasset, M., Pavy, A., Thiéry, D., & Rusch, A. (2021). Benefits of increased cover crop diversity for predators and biological pest control depend on the landscape context. *Ecological Solutions and Evidence*, 2, e12086.
<https://doi.org/10.1002/2688-8319.12086>
- Beaumelle, L., Giffard, B., Tolle, P., Winter, S., Entling, M. H., Benítez, E., Zaller, J. G., Auriol, A., Bonnard, O., Charbonnier, Y., Fabreguettes, O., Joubard, B., Kolb, S., Ostandie, N., Reiff, J. M., Richart-Cervera, S., & Rusch, A. (2023). Biodiversity conservation, ecosystem services and organic viticulture: A glass half-full. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 351, 108474.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108474>
- Beggy, H. M., & Fehmi, J. S. (2016). Effect of surface roughness and mulch on semi-arid revegetation success, soil chemistry and soil movement. *CATENA*, 143, 215–220.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.04.011>
- Benítez-Malvido, J., Dáttilo, W., Martínez-Falcón, A. P., Durán-Barrón, C., Valenzuela, J., López, S., & Lombera, R. (2016). The Multiple Impacts of Tropical Forest Fragmentation on Arthropod Biodiversity and on their Patterns of Interactions with Host Plants. *PLOS ONE*, 11(1), e0146461.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146461>

- Berndt, L. A., Wratten, S. D., & Scarratt, S. L. (2006). The influence of floral resource subsidies on parasitism rates of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand vineyards. *Biological Control*, *37*, 50–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.12.005>
- Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. j. h., & Tscharrntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*, 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Bianchi, F. J. J. A., & Wäckers, F. L. (2008). Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control*, *46*, 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.04.010>
- Biggs, C. R., Yeager, L. A., Bolser, D. G., Bonsell, C., Dichiera, A. M., Hou, Z., Keyser, S. R., Khursigara, A. J., Lu, K., Muth, A. F., Negrete Jr., B., & Erisman, B. E. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, *11*(7), e03184. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
- Bilbro, J. D., & Fryrear, D. W. (1994). Wind Erosion Losses as Related to Plant Silhouette and Soil Cover. *Agronomy Journal*, *86*(3), 550–553. <https://doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600030017x>
- Bischoff, A. (2002). Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biological Conservation*, *104*, 25–33. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00151-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00151-3)
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.029>
- Bischoff, A., Pollier, A., Tricault, Y., Plantegenest, M., Chauvel, B., Franck, P., & Gardarin, A. (2022). A multi-site experiment to test biocontrol effects of wildflower strips in different French climate zones. *Basic and Applied Ecology*, *62*, 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.04.003>
- Bischoff, A., & Trémulot, S. (2011). Differentiation and adaptation in Brassica nigra populations: interactions with related herbivores. *Oecologia*, *165*, 971–981. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1798-7>
- Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2014). Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *Journal of Applied Ecology*, *51*(4), 890–898. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12257>
- Blaise, C., Mazzia, C., Bischoff, A., Millon, A., Ponel, P., & Blight, O. (2021). The key role of inter-row vegetation and ants on predation in Mediterranean organic vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *311*, 107327. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107327>
- Blaise, C., Mazzia, C., Bischoff, A., Millon, A., Ponel, P., & Blight, O. (2022). Vegetation increases abundances of ground and canopy arthropods in Mediterranean vineyards. *Scientific Reports*, *12*, 3680. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07529-1>

- Blatrix, R., Galkowski, C., Lebas, C., & Wegnez, P. (2013). *Fourmis de France* (Delachaux & Niestle). *Methods in Ecology and Evolution*, *9*, 2372–2382. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13087>
- Bommarco, R., Miranda, F., Bylund, H., & Björkman, C. (2011). Insecticides Suppress Natural Enemies and Increase Pest Damage in Cabbage. *Journal of Economic Entomology*, *104*(3), 782–791. <https://doi.org/10.1603/EC10444>
- Bosco, L., Moser, V., Jones, M. M., Opedal, Ø., Ovaskainen, O., Sonja, G., Van Klink, R., Cushman, S. A., Arlettaz, R., & Jacot, A. (2023). Habitat area and local habitat conditions outweigh fragmentation effects on insect communities in vineyards. *Ecological Solutions and Evidence*, *4*(1). <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12193>
- Bottinelli, N., Henry-des-Tureaux, T., Hallaire, V., Mathieu, J., Benard, Y., Duc Tran, T., & Jouquet, P. (2010). Earthworms accelerate soil porosity turnover under watering conditions. *Geoderma*, *156*(1), 43–47. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.01.006>
- Brechbühl, R., Kropf, C., & Bacher, S. (2010). Impact of flower-dwelling crab spiders on plant-pollinator mutualisms. *Basic and Applied Ecology*, *11*, 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.07.001>
- Brian, M. V. (1983). Cavity nests and soil mounds. In M. V. Brian (Ed.), *Social Insects: Ecology and Behavioural Biology* (pp. 74–93). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5915-6_5
- Brunbjerg, A. K., Bruun, H. H., Dalby, L., Fløjgaard, C., Frøslev, T. G., Høye, T. T., Goldberg, I., Læssøe, T., Hansen, M. D. D., Brøndum, L., Skipper, L., Fog, K., & Ejrnæs, R. (2018). Vascular plant species richness and bioindication predict multi-taxon species richness. *Methods in Ecology and Evolution*, *9*, 2372–2382. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13087>
- Burgio, G., Marchesini, E., Reggiani, N., Montepaone, G., Schiatti, P., & Sommaggio, D. (2016). Habitat management of organic vineyard in Northern Italy: the role of cover plants management on arthropod functional biodiversity. *Bulletin of Entomological Research*, *106*(6), 759–768. <https://doi.org/10.1017/S0007485316000493>
- Cahenzli, F., Sigsgaard, L., Daniel, C., Herz, A., Jamar, L., Kelderer, M., Jacobsen, S. K., Kruczyńska, D., Matray, S., Porcel, M., Sekrecka, M., Świergiel, W., Tasin, M., Telfser, J., & Pfiffner, L. (2019). Perennial flower strips for pest control in organic apple orchards - A pan-European study. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *278*, 43–53. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.03.011>
- Cammeraat, E. L. H., & Risch, A. C. (2008). The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *Journal of Applied Entomology*, *132*, 285–294. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01281.x>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*(7401), 7401. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carpintero, S., & Reyes-López, J. (2014). Effect of park age, size, shape and isolation on ant assemblages in two cities of Southern Spain. *Entomological Science*, *17*, 41–51. <https://doi.org/10.1111/ens.12027>

- Carpio, A. J., Castro, J., & Tortosa, F. S. (2019). Arthropod biodiversity in olive groves under two soil management systems: presence versus absence of herbaceous cover crop. *Agricultural and Forest Entomology*, *21*, 58–68. <https://doi.org/10.1111/afe.12303>
- Celette, F., Gaudin, R., & Gary, C. (2008). Spatial and temporal changes to the water regime of a Mediterranean vineyard due to the adoption of cover cropping. *European Journal of Agronomy*, *29*, 153–162. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.04.007>
- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). The Ecosystem Concept. In F. S. Chapin, P. A. Matson, & P. M. Vitousek (Eds.), *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (pp. 3–22). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9_1
- Chen, C., Chen, H. Y. H., Chen, X., & Huang, Z. (2019). Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration. *Nature Communications*, *10*(1), 1332. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09258-y>
- Chen, J., Li, Z., Xiao, H., Ning, K., & Tang, C. (2021). Effects of land use and land cover on soil erosion control in southern China: Implications from a systematic quantitative review. *Journal of Environmental Management*, *282*, 111924. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111924>
- Chong, C.-S., Thomson, L. J., & Hoffmann, A. A. (2011). High diversity of ants in Australian vineyards: Ant diversity in vineyards. *Australian Journal of Entomology*, *50*, 7–21. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2010.00777.x>
- Collins, K. L., Boatman, N. D., Wilcox, A., & Holland, J. M. (2003). Effects of different grass treatments used to create overwintering habitat for predatory arthropods on arable farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *96*, 59–67. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00032-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00032-X)
- Collins, K. L., Boatman, N. D., Wilcox, A., Holland, J. M., & Chaney, K. (2002). Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *93*, 337–350. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00340-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00340-1)
- Costello, M. J., & Daane, K. M. (2003). Spider and Leafhopper (*Erythroneura* spp.) Response to Vineyard Ground Cover. *Environmental Entomology*, *32*(5), 1085–1098. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.5.1085>
- Culliney, T. W. (2013). Role of Arthropods in Maintaining Soil Fertility. *Agriculture*, *3*, 629–659. <https://doi.org/10.3390/agriculture3040629>
- Cutting, K. J., & Hough-Goldstein, J. (2013). Integration of Biological Control and Native Seeding to Restore Invaded Plant Communities. *Restoration Ecology*, *21*(5), 648–655. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00936.x>
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M. A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L. G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L. A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D. S., Kennedy, C. M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D. A., Letourneau, D. K., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science Advances*, *5*(10), eaax0121. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax0121>

- Dalle Laste, K. C., Durigan, G., & Andersen, A. N. (2019). Biodiversity responses to land-use and restoration in a global biodiversity hotspot: Ant communities in Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, *44*, 313–326. <https://doi.org/10.1111/aec.12676>
- Damalas, C. A., & Eleftherohorinos, I. G. (2011). Pesticide Exposure, Safety Issues, and Risk Assessment Indicators. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *8*(5), 1402–1419. <https://doi.org/10.3390/ijerph8051402>
- De Almeida, T., Arnan, X., Capowiez, Y., Hedde, M., Mesléard, F., Dutoit, T., & Blight, O. (2023). Ants in restoration ecology: Why, what's and the way forward. *Land Degradation and Development*. <https://doi.org/10.1002/ldr.5006>
- De Almeida, T., Blight, O., Mesléard, F., Bulot, A., Provost, E., & Dutoit, T. (2020). Harvester ants as ecological engineers for Mediterranean grassland restoration: Impacts on soil and vegetation. *Biological Conservation*, *245*, 108547. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108547>
- De Almeida, T., Mesléard, F., Santonja, M., Gros, R., Dutoit, T., & Blight, O. (2020). Above- and below-ground effects of an ecosystem engineer ant in Mediterranean dry grasslands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *287*, 20201840. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1840>
- de Pedro, L., Perera-Fernández, L. G., López-Gallego, E., Pérez-Marcos, M., & Sanchez, J. A. (2020). The Effect of Cover Crops on the Biodiversity and Abundance of Ground-Dwelling Arthropods in a Mediterranean Pear Orchard. *Agronomy*, *10*(4), 580. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040580>
- Del-Claro, K., Rico-Gray, V., Torezan-Silingardi, H. M., Alves-Silva, E., Fagundes, R., Lange, D., Dáttilo, W., Vilela, A. A., Aguirre, A., & Rodriguez-Morales, D. (2016). Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux*, *63*, 207–221. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0466-2>
- Demir, E. G., Morkoyunlu, A., Kuvanc, A., Demir, E. G., Morkoyunlu, A., & Kuvanc, A. (2023). Importance of honey bee in cherry species pollination (Kocaeli/Turkey). *GSC Biological and Pharmaceutical Sciences*, *22*(2), 040–048. <https://doi.org/10.30574/gscbps.2023.22.2.0054>
- Di Giovanni, F., Ricciardi, R., Loni, A., Scaramozzino, P. L., Benelli, G., & Lucchi, A. (2022). Back to the Wild: The Parasitoid Community of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) in a Grapevine-Free Natural Environment. *Insects*, *13*(7), 7. <https://doi.org/10.3390/insects13070627>
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology*, *4*(8), e277. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Diekötter, T., & Crist, T. O. (2013). Quantifying habitat-specific contributions to insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, *6*(5), 607–618. <https://doi.org/10.1111/icad.12015>
- Doutt, R. L., & Nakata, J. (1973). The *Rubus* Leafhopper1 and its Egg Parasitoid2: An Endemic Biotic System Useful in Grape-Pest Management. *Environmental Entomology*, *2*(3), 381–386. <https://doi.org/10.1093/ee/2.3.381>

- Duelli, P., Studer, M., Marchand, I., & Jakob, S. (1990). Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation*, *54*(3), 193–207. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90051-P](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90051-P)
- Dukas, R., & Morse, D. H. (2005). Crab spiders show mixed effects on flower-visiting bees and no effect on plant fitness components. *Écoscience*, *12*, 244–247. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-2-244.1>
- Durbecq, A., Jaunatre, R., Buisson, E., Cluchier, A., & Bischoff, A. (2020). Identifying reference communities in ecological restoration: the use of environmental conditions driving vegetation composition. *Restoration Ecology*, *28*(6), 1445–1453. <https://doi.org/10.1111/rec.13232>
- Eckert, M., Mathulwe, L. L., Gaigher, R., Joubert-van der Merwe, L., & Pryke, J. S. (2020). Native cover crops enhance arthropod diversity in vineyards of the Cape Floristic Region. *Journal of Insect Conservation*, *24*, 133–149. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00196-0>
- El-Nabawy, E. M., Tsuda, K., & Sakamaki, Y. (2015). Attractiveness of Spiders and Insect Predators and Parasitoids to Flowering Plants. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, *25*, 245–250.
- Estrada-Carmona, N., Sánchez, A. C., Remans, R., & Jones, S. K. (2022). Complex agricultural landscapes host more biodiversity than simple ones: A global meta-analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(38), e2203385119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2203385119>
- Evans, E. W., Stevenson, A. T., & Richards, D. R. (1999). Essential versus alternative foods of insect predators: benefits of a mixed diet. *Oecologia*, *121*(1), 107–112. <https://doi.org/10.1007/s004420050911>
- Eviner, V. T., Chapin, F. S., III, & Vaughn, C. E. (2006). Seasonal Variations in Plant Species Effects on Soil N and P Dynamics. *Ecology*, *87*(4), 974–986. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[974:SVIPSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[974:SVIPSE]2.0.CO;2)
- Fernández, D. E., Cichón, L. I., Sánchez, E. E., Garrido, S. A., & Gittins, C. (2008). Effect of Different Cover Crops on the Presence of Arthropods in an Organic Apple (*Malus domestica* Borkh) Orchard. *Journal of Sustainable Agriculture*, *32*(2), 197–211. <https://doi.org/10.1080/10440040802170624>
- Ferreira, P. A., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2013). What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks? *Ecological Indicators*, *31*, 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.025>
- Fiedler, A. K., Landis, D. A., & Wratten, S. D. (2008). Maximizing ecosystem services from conservation biological control: The role of habitat management. *Biological Control*, *45*, 254–271. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.12.009>
- Filser, J. (2002). The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil: Proceedings of the Xth international Colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000: Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. *Pedobiologia*, *46*(3), 234–245. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00130>
- Fitzgerald, J. D., & Solomon, M. G. (2004). Can Flowering Plants Enhance Numbers of Beneficial Arthropods in UK Apple and Pear Orchards? *Biocontrol Science and Technology*, *14*(3), 291–300. <https://doi.org/10.1080/0958315041001665178>

- Flint, M. L., Dreistadt, S. H., Clark, J. K., & University of California Integrated Pest Management Program. (1998). *Natural enemies handbook: the illustrated guide to biological pest control*. UC Division of Agriculture and Natural Sciences ; University of California Press.
- Fountain, M. T. (2022). Impacts of Wildflower Interventions on Beneficial Insects in Fruit Crops: A Review. *Insects*, *13*(3), 304.
<https://doi.org/10.3390/insects13030304>
- Fréchette, B., Cormier, D., Chouinard, G., Vanoosthuysse, F., & Lucas, É. (2013). Apple aphid, *Aphis* spp. (Hemiptera: Aphididae), and predator populations in an apple orchard at the non-bearing stage: The impact of ground cover and cultivar. *EJE*, *105*(3), 521–529.
<https://doi.org/10.14411/eje.2008.069>
- Fried, G., Cordeau, S., Metay, A., & Kazakou, E. (2019). Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *275*, 1–13.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.006>
- Gaigher, R., & Samways, M. J. (2014). Landscape mosaic attributes for maintaining ground-living spider diversity in a biodiversity hotspot. *Insect Conservation and Diversity*, *7*(5), 470–479.
<https://doi.org/10.1111/icad.12070>
- Garcia, A., González, D., & Leigh, T. F. (1982). Three Methods for Sampling Arthropod Numbers on California Cotton. *Environmental Entomology*, *11*(3), 565–572.
<https://doi.org/10.1093/ee/11.3.565>
- García-Ruiz, J. M. (2010). The effects of land uses on soil erosion in Spain: A review. *CATENA*, *81*, 1–11.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2010.01.001>
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., & Valantin-Morison, M. (2018). Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *Journal of Pest Science*, *91*, 943–955.
<https://doi.org/10.1007/s10340-018-0958-0>
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, *405*, 220–227.
<https://doi.org/10.1038/35012228>
- Giardina, C. P. (2019). Advancing Our Understanding of Woody Debris in Tropical Forests. *Ecosystems*, *22*(6), 1173–1175.
<https://doi.org/10.1007/s10021-019-00381-x>
- Giffard, B., Winter, S., Guidoni, S., Nicolai, A., Castaldini, M., Cluzeau, D., Coll, P., Cortet, J., Le Cadre-Barthélemy, E., D’errico, G., Forneck, A., Gagnarli, E., Griesser, M., Guernion, M., Lagomarsino, A., Landi, S., Le Bissonnais, Y., Mania, E., Mocali, S., ... Leyer, I. (2022). Vineyard Management and Its Impacts on Soil Biodiversity, Functions, and Ecosystem Services. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2022.850272>
- Givnish, T. J., Ames, M., McNeal, J. R., McKain, M. R., Steele, P. R., dePamphilis, C. W., Graham, S. W., Pires, J. C., Stevenson, D. W., Zomlefer, W. B., Briggs, B. G., Duvall, M. R., Moore, M. J., Heaney, J. M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Thiele, K., & Leebens-Mack, J. H. (2010). Assembling the Tree of the Monocotyledons: Plastome Sequence Phylogeny and Evolution of Poales1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *97*, 584–616.
<https://doi.org/10.3417/2010023>

- Goggin, F. L. (2007). Plant–aphid interactions: molecular and ecological perspectives. *Current Opinion in Plant Biology*, *10*, 399–408. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.06.004>
- Gonçalves, F., Carlos, C., Aranha, J., & Torres, L. (2018). Does habitat heterogeneity affect the diversity of epigeic arthropods in vineyards? *Agricultural and Forest Entomology*, *20*(3), 366–379. <https://doi.org/10.1111/afe.12270>
- Gotelli, N. J., Ellison, A. M., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2011). Counting Ants (Hymenoptera: Formicidae): Biodiversity Sampling and Statistical Analysis for Myrmecologists. *Myrmecological News*. <https://dash.harvard.edu/handle/1/4645910>
- Graham, L., Gaulton, R., Gerard, F., & Staley, J. T. (2018). The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes. *Biological Conservation*, *220*, 122–131. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.017>
- Grasso, D. A., Pandolfi, C., Bazihizina, N., Nocentini, D., Nepi, M., & Mancuso, S. (2015). Extrafloral-nectar-based partner manipulation in plant–ant relationships. *AoB PLANTS*, *7*, plv002. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv002>
- Greenslade, P. J. M. (1973). Sampling ants with pitfall traps: Digging-in effects. *Insectes Sociaux*, *20*, 343–353. <https://doi.org/10.1007/BF02226087>
- Griffiths, G. J. K., Holland, J. M., Bailey, A., & Thomas, M. B. (2008). Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biological Control*, *45*, 200–209. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.002>
- Griffiths-Lee, J., Davenport, B., Foster, B., Nicholls, E., & Goulson, D. (2023). Sown wildflowers between vines increase beneficial insect abundance and richness in a British vineyard. *Agricultural and Forest Entomology*, *25*(1), 139–151. <https://doi.org/10.1111/afe.12538>
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., Landis, D. A., & You, M. (2017). Habitat Management to Suppress Pest Populations: Progress and Prospects. *Annual Review of Entomology*, *62*, 91–109. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035050>
- Haan, N. L., Iuliano, B. G., Gratton, C., & Landis, D. A. (2021). Chapter Five - Designing agricultural landscapes for arthropod-based ecosystem services in North America. In D. A. Bohan & A. J. Vanbergen (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 64, pp. 191–250). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2021.01.003>
- Haber, W. A., Frankie, G. W., Baker, H. G., Baker, I., & Koptur, S. (1981). Ants Like Flower Nectar. *Biotropica*, *13*, 211–214. <https://doi.org/10.2307/2388126>
- Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J. M. H., & Tilman, D. (2009). Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, *12*(10), 1029–1039. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01356.x>
- Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., & Tilman, D. (2011). Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters*, *14*, 42–46. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01548.x>
- Hall, R. M., Penke, N., Kriechbaum, M., Kratschmer, S., Jung, V., Chollet, S., Guernion, M., Nicolai, A., Burel, F., Fertil, A., Lora, Á., Sánchez-Cuesta, R., Guzmán, G., Gómez, J., Popescu, D.,

- Hoble, A., Bunea, C.-I., Zaller, J. G., & Winter, S. (2020). Vegetation management intensity and landscape diversity alter plant species richness, functional traits and community composition across European vineyards. *Agricultural Systems*, *177*, 102706.
<https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102706>
- He, X., Kiær, L. P., Jensen, P. M., & Sigsgaard, L. (2021). The effect of floral resources on predator longevity and fecundity: A systematic review and meta-analysis. *Biological Control*, *153*, 104476.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104476>
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., ... Lawton, J. H. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, *286*(5442), 1123–1127.
<https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>
- Heil, M. (2011). Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*, *16*(4), 191–200.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.01.003>
- 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.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020753>
- Hertzog, L. R., Ebeling, A., Weisser, W. W., & Meyer, S. T. (2017). Plant diversity increases predation by ground-dwelling invertebrate predators. *Ecosphere*, *8*(11), e01990.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.1990>
- Hess, M. C. M., Buisson, E., Jaunatre, R., & Mesléard, F. (2020). Using limiting similarity to enhance invasion resistance: Theoretical and practical concerns. *Journal of Applied Ecology*, *57*(3), 559–565.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13552>
- Hess, M. C. M., Mesléard, F., & Buisson, E. (2019). Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering*, *127*, 48–57.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.11.011>
- Hogg, B. N., Bugg, R. L., & Daane, K. M. (2011). Attractiveness of common insectary and harvestable floral resources to beneficial insects. *Biological Control*, *56*(1), 76–84.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.09.007>
- Holland, J. M. (2004). The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *103*, 1–25.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2003.12.018>
- Holland, J. M., Bianchi, F. J., Entling, M. H., Moonen, A.-C., Smith, B. M., & Jeanneret, P. (2016). Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest Management Science*, *72*, 1638–1651.
<https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holland, J. M., Bianchi, F. J. J. A., Entling, M. H., Moonen, A.-C., Smith, B. M., & Jeanneret, P. (2016). Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest Management Science*, *72*(9), 1638–1651.
<https://doi.org/10.1002/ps.4318>
<https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>

- Holland, J. M., & Reynolds, C. J. M. (2003). The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia*, *47*, 181–191. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00181>
- Holm, L. G., Plucknett, D. L., Pancho, J. V., & Herberger, J. P. (1977). The world's worst weeds. Distribution and biology. *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19782319336>
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, *75*(1), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Huang, S., Wang, C., & Liang, J. (2018). Genetic resources and genetic transformation in bermudagrass – a review. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, *32*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1080/13102818.2017.1398051>
- Idris, A. B., & Grafius, E. (1995). Wildflowers as Nectar Sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a Parasitoid of Diamondback Moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology*, *24*(6), 1726–1735. <https://doi.org/10.1093/ee/24.6.1726>
- Isaacs, R., Tuell, J., Fiedler, A., Gardiner, M., & Landis, D. (2009). Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *7*, 196–203. <https://doi.org/10.1890/080035>
- Isaia, M., Bona, F., & Badino, G. (2006). Influence of Landscape Diversity and Agricultural Practices on Spider Assemblage in Italian Vineyards of Langa Astigiana (Northwest Italy). *Environmental Entomology*, *35*(2), 297–307. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.2.297>
- Isbell, F., Adler, P. R., Eisenhauer, N., Fornara, D., Kimmel, K., Kremen, C., Letourneau, D. K., Liebman, M., Polley, H. W., Quijas, S., & Scherer-Lorenzen, M. (2017). Benefits of increasing plant diversity in sustainable agroecosystems. *Journal of Ecology*, *105*(4), 871–879. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12789>
- Islam, M. A., & Ashilenje, D. S. (2018). Diversified Forage Cropping Systems and Their Implications on Resilience and Productivity. *Sustainability*, *10*(11), 11. <https://doi.org/10.3390/su10113920>
- Jander, G., & Howe, G. (2008). Plant Interactions with Arthropod Herbivores: State of the Field. *Plant Physiology*, *146*(3), 801–803. <https://doi.org/10.1104/pp.104.900247>
- Jax, K. (2005). Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos*, *111*(3), 641–648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2005.13851.x>
- Jervis, M. A., Kidd, N. A. C., Fitton, M. G., Huddleston, T., & Dawah, H. A. (1993). Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History*, *27*, 67–105. <https://doi.org/10.1080/00222939300770051>
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and Negative Effects of Organisms as Physical Ecosystem Engineers. *Ecology*, *78*(7), 1946–1957. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1946:PAEEOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1946:PAEEOO]2.0.CO;2)

- Jönsson, A. M., Ekroos, J., Dänhardt, J., Andersson, G. K. S., Olsson, O., & Smith, H. G. (2015). Sown flower strips in southern Sweden increase abundances of wild bees and hoverflies in the wider landscape. *Biological Conservation*, *184*, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.027>
- Kardol, P., & Wardle, D. A. (2010). How understanding aboveground–belowground linkages can assist restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(11), 670–679. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.001>
- Kaspar, T. c., & Singer, J. w. (2011). The Use of Cover Crops to Manage Soil. In *Soil Management: Building a Stable Base for Agriculture* (pp. 321–337). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.2136/2011.soilmanagement.c21>
- Kiehl, K., Kirmer, A., Donath, T. W., Rasran, L., & Hölzel, N. (2010). Species introduction in restoration projects – Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology*, *11*, 285–299. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.004>
- Klein, A.-M., Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A.-C., & Pufal, G. (2018). Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science*, *26*, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.011>
- Klein, A.-M., Brittain, C., Hendrix, S. D., Thorp, R., Williams, N., & Kremen, C. (2012). Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat: Wild pollination services to California almond. *Journal of Applied Ecology*, no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02144.x>
- Klimešová, J., & Martínková, J. (2022). Clonal Growth, Resprouting, and Vegetative Propagation of Weeds. In *Persistence Strategies of Weeds* (pp. 200–218). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119525622.ch11>
- Klinkhamer, P. G. L., & de Jong, T. J. (1993). Attractiveness to Pollinators: A Plant's Dilemma. *Oikos*, *66*(1), 180–184. <https://doi.org/10.2307/3545212>
- Klotz, S., Kühn, I., Durka, W., Deutschland Bundesamt für Naturschutz, & Briemle, G. (2002). *BIOLFLORE - eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland*. BfN-Schriftenvertrieb im Landwirtschaftsverl. [Vertrieb].
- Kratschmer, S., Pachinger, B., Schwantzer, M., Paredes, D., Guzmán, G., Gómez, J. A., Entrenas, J. A., Guernion, M., Burel, F., Nicolai, A., Fertil, A., Popescu, D., Macavei, L., Hoble, A., Bunea, C., Kriechbaum, M., Zaller, J. G., & Winter, S. (2019). Response of wild bee diversity, abundance, and functional traits to vineyard inter-row management intensity and landscape diversity across Europe. *Ecology and Evolution*, *9*(7), 4103–4115. <https://doi.org/10.1002/ece3.5039>
- Kuipers, H. (1991). Agronomic aspects of ploughing and non-ploughing. *Soil and Tillage Research*, *21*(1), 167–176. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(91\)90016-Q](https://doi.org/10.1016/0167-1987(91)90016-Q)
- Laffon, L., Bischoff, A., Blaya, R., Lescourret, F., & Franck, P. (2024). Spontaneous flowering vegetation favours hoverflies and parasitoid wasps in apple orchards but has low cascading effects on biological pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *359*, 108766. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108766>
- Lakshmi, G., & Joseph, A. (2017). Soil microarthropods as indicators of soil

- quality of tropical home gardens in a village in Kerala, India. *Agroforestry Systems*, 91(3), 439–450.
<https://doi.org/10.1007/s10457-016-9941-z>
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). *FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*.
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, 18, 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.07.005>
- Lassau, S. A., & Hochuli, D. F. (2004). Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, 27, 157–164.
<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03675.x>
- Leatemia, J. A., Laing, J. E., & Corrigan, J. E. (1995). Effects of adult nutrition on longevity, fecundity, and offspring sex ratio of *trichogramma minutum riley* (hymenoptera: trichogrammatidae). *The Canadian Entomologist*, 127, 245–254.
<https://doi.org/10.4039/Ent127245-2>
- Lengyel, S., Gove, A. D., Latimer, A. M., Majer, J. D., & Dunn, R. R. (2009). Ants Sow the Seeds of Global Diversification in Flowering Plants. *PLOS ONE*, 4(5), e5480.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005480>
- Lengyel, S., Gove, A. D., Latimer, A. M., Majer, J. D., & Dunn, R. R. (2010). Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(1), 43–55.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.08.001>
- Lenth, R. V., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., & Singmann, H. (2023). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means* (Version 1.8.9). <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S. D., Mejía, J. L., Rangel, A. M. A., Rangel, J. H., Rivera, L., Saavedra, C. A., Torres, A. M., & Trujillo, A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, 21(1), 9–21.
<https://doi.org/10.1890/09-2026.1>
- Lichtenberg, E. M., Kennedy, C. M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N. A., Carvalheiro, L. G., Snyder, W. E., Williams, N. M., Winfree, R., Klatt, B. K., Åström, S., Benjamin, F., Brittain, C., Chaplin-Kramer, R., Clough, Y., Danforth, B., Diekötter, T., ... Crowder, D. W. (2017). A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology*, 23, 4946–4957.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13714>
- Loreau, M., Barbier, M., Filotas, E., Gravel, D., Isbell, F., Miller, S. J., Montoya, J. M., Wang, S., Aussenac, R., Germain, R., Thompson, P. L., Gonzalez, A., & Dee, L. E. (2021). Biodiversity as insurance: from concept to measurement and application. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 96(5), 2333–2354.
<https://doi.org/10.1111/brv.12756>
- Lowe, E. B., Groves, R., & Gratton, C. (2021). Impacts of field-edge flower plantings on pollinator conservation and ecosystem service delivery – A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 310, 107290.

- <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107290>
- 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. (2014). Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture. *Insect Science*, *21*, 1–12. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12000>
- Lundgren, J. G. (2009). Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biological Control*, *51*, 294–305. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.016>
- Macgregor, C. J., Pocock, M. J. O., Fox, R., & Evans, D. M. (2015). Pollination by nocturnal Lepidoptera, and the effects of light pollution: a review. *Ecological Entomology*, *40*(3), 187–198. <https://doi.org/10.1111/een.12174>
- MacKay, W. P. (1981). A Comparison of the Nest Phenologies of Three Species of Pogonomyrmex Harvester Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, *88*, 25–74. <https://doi.org/10.1155/1981/78635>
- Malaval, S., Bischoff, A., Hédont, M., Damien D, P., Boutaud, M., Jérôme, D., Bardin, P., Dixon, L., & Jérôme, M. (2015). VÉGÉTAL LOCAL: UNE MARQUE FRANÇAISE POUR LA CONSERVATION DE LA FLORE INDIGÈNE. *Eurogard VII The Seventh European Botanic Gardens Congress*. (hal-01778344)
- Mansour, R., Suma, P., Mazzeo, G., La Pergola, A., Pappalardo, V., Grissa Lebdi, K., & Russo, A. (2012). Interactions between the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera: Formicidae) and the main natural enemies of the vine and citrus mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae). *Biocontrol Science and Technology*, *22*, 527–537. <https://doi.org/10.1080/09583157.2012.665832>
- Marrero, H. J., Torretta, J. P., & Pompozzi, G. (2013). Triple interaction network among flowers, flower visitors and crab spiders in a grassland ecosystem. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *48*, 153–164. <https://doi.org/10.1080/01650521.2013.869125>
- Marshall, E. J. P., & Moonen, A. C. (2002). Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *89*, 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M. P. D., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S. G., Smith, H. G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G. K. S., Asís, J. D., Aviron, S., Balzan, M. V., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*, *22*(7), 1083–1094. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- Martínez-Lüscher, J., Kizildeniz, T., Vučetić, V., Dai, Z., Luedeling, E., van Leeuwen, C., Gomès, E., Pascual, I., Irigoyen, J. J., Morales, F., & Delrot, S. (2016). Sensitivity of Grapevine Phenology to Water Availability, Temperature and CO2 Concentration. *Frontiers in Environmental Science*, *4*. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fenvs.2016.00048>
- Martinson, H. M., & Fagan, W. F. (2014). Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology Letters*, *17*(9), 1178–1189. <https://doi.org/10.1111/ele.12305>
- Masoni, A., Frizzi, F., Brühl, C., Zocchi, N., Palchetti, E., Chelazzi, G., & Santini, G.

- (2017). Management matters: A comparison of ant assemblages in organic and conventional vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 175–183. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.036>
- Melbourne, B. A. (1999). Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: An experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology*, 24, 228–239. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00967.x>
- Michalko, R., Pekár, S., & Entling, M. H. (2019). An updated perspective on spiders as generalist predators in biological control. *Oecologia*, 189(1), 21–36. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4313-1>
- Migléczy, T., Valkó, O., Török, P., Deák, B., Kelemen, A., Donkó, Á., Drexler, D., & Tóthmérész, B. (2015). Establishment of three cover crop mixtures in vineyards. *Scientia Horticulturae*, 197, 117–123. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.017>
- Morvan, X., Naisse, C., Malam Issa, O., Desprats, J. F., Combaud, A., & Cerdan, O. (2014). Effect of ground-cover type on surface runoff and subsequent soil erosion in Champagne vineyards in France. *Soil Use and Management*, 30(3), 372–381. <https://doi.org/10.1111/sum.12129>
- Möth, S., Walzer, A., Redl, M., Petrović, B., Hoffmann, C., & Winter, S. (2021). Unexpected Effects of Local Management and Landscape Composition on Predatory Mites and Their Food Resources in Vineyards. *Insects*, 12(2), 180. <https://doi.org/10.3390/insects12020180>
- Mugnai, M., Wendt, C. F., Balzani, P., Ferretti, G., Cin, M. D., Masoni, A., Frizzi, F., Santini, G., Viciani, D., Foggi, B., & Lazzaro, L. (2021). Small-scale drivers on plant and ant diversity in a grassland habitat through a multifaceted approach. *PeerJ*, 9, e12517. <https://doi.org/10.7717/peerj.12517>
- Muhammad, I., Wang, J., Sainju, U. M., Zhang, S., Zhao, F., & Khan, A. (2021). Cover cropping enhances soil microbial biomass and affects microbial community structure: A meta-analysis. *Geoderma*, 381, 114696. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114696>
- Nabe-Nielsen, L. I., Reddersen, J., & Nabe-Nielsen, J. (2021). Impacts of soil disturbance on plant diversity in a dry grassland. *Plant Ecology*, 222, 1051–1063. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01160-2>
- Neher, D., & Barbercheck, M. (1998). *Diversity and Function of Soil Mesofauna*. <https://doi.org/10.1201/9781420049244.ch3>
- Nemec, K. T., Allen, C. R., Danielson, S. D., & Helzer, C. J. (2014). Responses of predatory invertebrates to seeding density and plant species richness in experimental tallgrass prairie restorations. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 183, 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.024>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nunes, M. R., Karlen, D. L., Veum, K. S., Moorman, T. B., & Cambardella, C. A. (2020). Biological soil health indicators respond to tillage intensity: A US

- meta-analysis. *Geoderma*, 369, 114335.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114335>
- Odum, E. P. (1969). The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164(3877), 262–270.
<https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Offenberg, J. (2015). REVIEW: Ants as tools in sustainable agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1197–1205.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12496>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, B., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, H., & Wagner, H. (2016). *vegan Community Ecology Package Version 2.3-3*. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>.
- Ollerton, J., Liede-Schumann, S., Endress, M. E., Meve, U., Rech, A. R., Shuttleworth, A., Keller, H. A., Fishbein, M., Alvarado-Cárdenas, L. O., Amorim, F. W., Bernhardt, P., Celep, F., Chirango, Y., Chiriboga-Arroyo, F., Civeyrel, L., Cocucci, A., Cranmer, L., da Silva-Batista, I. C., de Jager, L., ... Quirino, Z. (2019). The diversity and evolution of pollination systems in large plant clades: Apocynaceae as a case study. *Annals of Botany*, 123(2), 311–325.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy127>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Paiola, A., Assandri, G., Brambilla, M., Zottini, M., Pedrini, P., & Nascimbene, J. (2020). Exploring the potential of vineyards for biodiversity conservation and delivery of biodiversity-mediated ecosystem services: A global-scale systematic review. *Science of The Total Environment*, 706, 135839.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135839>
- Pan, Z., Pitt, W. G., Zhang, Y., Wu, N., Tao, Y., & Truscott, T. T. (2016). The upside-down water collection system of *Syntrichia caninervis*. *Nature Plants*, 2(7), 1–5.
<https://doi.org/10.1038/nplants.2016.76>
- Parra, A., & Moreno, J. M. (2018). Drought differentially affects the post-fire dynamics of seeders and resprouters in a Mediterranean shrubland. *Science of The Total Environment*, 626, 1219–1229.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.174>
- Paterson, E. (2003). Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *European Journal of Soil Science*, 54(4), 741–750.
<https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0557.x>
- Perner, J., Wytrykush, C., Kahmen, A., Buchmann, N., Egerer, I., Creutzburg, S., Odat, N., Audorff, V., & Weisser, W. W. (2005). Effects of plant diversity, plant productivity and habitat parameters on arthropod abundance in montane European grasslands. *Ecography*, 28(4), 429–442.
<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04119.x>
- Pertot, I., Caffi, T., Rossi, V., Mugnai, L., Hoffmann, C., Grando, M. S., Gary, C., Lafond, D., Duso, C., Thiery, D., Mazzoni, V., & Anfora, G. (2017). A critical review of plant protection tools for reducing pesticide use on grapevine and new perspectives for the implementation of IPM in viticulture. *Crop Protection*, 97, 70–84.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.025>

- Pfingstmann, A., Paredes, D., Buchholz, J., Querner, P., Bauer, T., Strauss, P., Kratschmer, S., Winter, S., & Zaller, J. (2019). Contrasting Effects of Tillage and Landscape Structure on Spiders and Springtails in Vineyards. *Sustainability*, *11*(7), 2095. <https://doi.org/10.3390/su11072095>
- Pigot, A. L., & Tobias, J. A. (2013). Species interactions constrain geographic range expansion over evolutionary time. *Ecology Letters*, *16*(3), 330–338. <https://doi.org/10.1111/ele.12043>
- Pollier, A., Guillomo, L., Tricault, Y., Plantegenest, M., & Bischoff, A. (2018). Effects of spontaneous field margin vegetation on the regulation of herbivores in two winter crops. *Basic and Applied Ecology*, *27*, 71–82. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.02.004>
- Pollier, A., Tricault, Y., Plantegenest, M., & Bischoff, A. (2019). Sowing of margin strips rich in floral resources improves herbivore control in adjacent crop fields. *Agricultural and Forest Entomology*, *21*, 119–129. <https://doi.org/10.1111/afe.12318>
- Potts, S. G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H. T., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., Dicks, L. V., Garibaldi, L. A., Hill, R., Settele, J., & Vanbergen, A. J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, *540*(7632), 220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>
- Power, M. E. (1992). Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy. *Ecology*, *73*(3), 733–746. <https://doi.org/10.2307/1940153>
- Puig-Montserrat, X., Stefanescu, C., Torre, I., Palet, J., Fàbregas, E., Dantart, J., Arrizabalaga, A., & Flaquer, C. (2017). Effects of organic and conventional crop management on vineyard biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *243*, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.04.005>
- Quicke, D. L. J. (1997). Parasitic wasps. *Parasitic Wasps*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/199711110139>
- Raderschall, C. A., Vico, G., Lundin, O., Taylor, A. R., & Bommarco, R. (2021). Water stress and insect herbivory interactively reduce crop yield while the insect pollination benefit is conserved. *Global Change Biology*, *27*(1), 71–83. <https://doi.org/10.1111/gcb.15386>
- Raffa, D. W., Antichi, D., Carlesi, S., Puig-Sirera, À., Rallo, G., & Bàrberi, P. (2022). Ground vegetation covers increase grape yield and must quality in Mediterranean organic vineyards despite variable effects on vine water deficit and nitrogen status. *European Journal of Agronomy*, *136*, 126483. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2022.126483>
- Ratto, F., Bruce, T., Chipabika, G., Mwamakamba, S., Mkandawire, R., Khan, Z., Mkindi, A., Pittchar, J., Sallu, S. M., Whitfield, S., Wilson, K., & Sait, S. M. (2022). Biological control interventions reduce pest abundance and crop damage while maintaining natural enemies in sub-Saharan Africa: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *289*(1988), 20221695. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1695>
- Rayl, R. J., Shields, M. W., Tiwari, S., & Wratten, S. D. (2018). Conservation Biological Control of Insect Pests. In S. Gaba, B. Smith, & E. Lichtfouse (Eds.), *Sustainable Agriculture Reviews 28: Ecology for Agriculture* (pp. 103–124). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90309-5_3
- Recasens, J., Valencia-Gredilla, F., Cabrera-Pérez, C., Baraibar, B., & Royo-Esnal,

- A. (2023). Dynamics of *Cynodon dactylon* and weed community composition in different cover crops in a vineyard. *Weed Research*, 63(4), 261–269.
<https://doi.org/10.1111/wre.12588>
- Reiff, J. M., Kolb, S., Entling, M. H., Herndl, T., Möth, S., Walzer, A., Kropf, M., Hoffmann, C., & Winter, S. (2021). Organic Farming and Cover-Crop Management Reduce Pest Predation in Austrian Vineyards. *Insects*, 12, 220.
<https://doi.org/10.3390/insects12030220>
- Reineke, A., & Thiéry, D. (2016). Grapevine insect pests and their natural enemies in the age of global warming. *Journal of Pest Science*, 89, 313–328.
<https://doi.org/10.1007/s10340-016-0761-8>
- Rinella, M. J., Pokorny, M. L., & Rekaya, R. (2007). Grassland Invader Responses to Realistic Changes in Native Species Richness. *Ecological Applications*, 17(6), 1824–1831.
<https://doi.org/10.1890/06-1881.1>
- Rocher, L., Blaya, R., Blaise, C., Bischoff, A., & Blight, O. (2022). Species And Functional Responses Of Ants To Inter-Row Tillage And Vegetation In Organic Mediterranean Vineyards. *Basic and Applied Ecology*.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.11.009>
- Rocher, L., Melloul, E., Blight, O., & Bischoff, A. (2024). Effect of spontaneous vegetation on beneficial arthropods in Mediterranean vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 359, 108740.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108740>
- Ropars, L., Affre, L., Thébault, É., & Geslin, B. (2022). Seasonal dynamics of competition between honey bees and wild bees in a protected Mediterranean scrubland. *Oikos*, 2022(4), e08915.
<https://doi.org/10.1111/oik.08915>
- Ruiz-Colmenero, M., Bienes, R., & Marques, M. J. (2011). Soil and water conservation dilemmas associated with the use of green cover in steep vineyards. *Soil and Tillage Research*, 117, 211–223.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2011.10.004>
- Rundlöf, M., Andersson, G. K. S., Bommarco, R., Fries, I., Hederström, V., Herbertsson, L., Jonsson, O., Klatt, B. K., Pedersen, T. R., Yourstone, J., & Smith, H. G. (2015). Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature*, 521(7550), 77–80.
<https://doi.org/10.1038/nature14420>
- Rusch, A., Beaumelle, L., Giffard, B., & Alonso Ugaglia, A. (2021). Chapter Seven - Harnessing biodiversity and ecosystem services to safeguard multifunctional vineyard landscapes in a global change context. In D. A. Bohan, A. J. Dumbrell, & A. J. Vanbergen (Eds.), *Advances in Ecological Research* (Vol. 65, pp. 305–335). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2021.10.001>
- Sáenz-Romo, M. G., Veas-Bernal, A., Martínez-García, H., Ibáñez-Pascual, S., Martínez-Villar, E., Campos-Herrera, R., Marco-Mancebón, V. S., & Pérez-Moreno, I. (2019). Effects of Ground Cover Management on Insect Predators and Pests in a Mediterranean Vineyard. *Insects*, 10(12), 12.
<https://doi.org/10.3390/insects10120421>
- Sánchez-Bayo, F. (2021). Indirect Effect of Pesticides on Insects and Other Arthropods. *Toxics*, 9(8), 177.
<https://doi.org/10.3390/toxics9080177>

- Santos, L. A. O., Bischoff, A., & Fernandes, O. A. (2018). The effect of forest fragments on abundance, diversity and species composition of predatory ants in sugarcane fields. *Basic and Applied Ecology*, 33, 58–65. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.08.009>
- Saunders, M. (2018). *Ecosystem services in agriculture: understanding the multifunctional role of invertebrates*. 20, 298–300. <https://doi.org/10.1111/afe.12248>
- Schenk, H. J., & Jackson, R. B. (2002). Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90, 480–494. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00682.x>
- Schirmel, J., Petschner, S., Rösch, V., & Entling, M. H. (2022). Positive effects of organic viticulture on carabid beetles depend on landscape and local habitat conditions. *Annals of Applied Biology*, 181(2), 192–200. <https://doi.org/10.1111/aab.12771>
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Stauffer, C., & Buschinger, A. (2005). Life history traits of a European Messor harvester ant. *Insectes Sociaux*, 52(4), 360–365. <https://doi.org/10.1007/s00040-005-0819-8>
- Seastedt, T. R., & Crossley, D. A., Jr. (1984). The Influence of Arthropods on Ecosystems. *BioScience*, 34(3), 157–161. <https://doi.org/10.2307/1309750>
- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarli, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671–674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>
- Sentenac, G., Rusch, A., Kreiter, S., Bouvier, J.-C., J., -Thiery, Delbac, L., Thiery, D., Lavigne, C., Madejski, M., Guilbault, P., Guisset, M., & Tixier, M.-S. M.-S. (2018). Biodiversité fonctionnelle : effet de l’environnement paysager d’une parcelle de vigne sur la régulation de ses ravageurs (BIOCONTROL). *Innovations Agronomiques*, 63, 139. <https://doi.org/10.15454/1.5191158122927905E12>
- Serée, L., Chiron, F., Valantin-Morison, M., Barbottin, A., & Gardarin, A. (2022). Flower strips, crop management and landscape composition effects on two aphid species and their natural enemies in faba bean. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 331, 107902. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107902>
- Shackelford, G. E., Kelsey, R., & Dicks, L. V. (2019). Effects of cover crops on multiple ecosystem services: Ten meta-analyses of data from arable farmland in California and the Mediterranean. *Land Use Policy*, 88, 104204. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2019.104204>
- Shapira, I., Gavish-Regev, E., Sharon, R., Harari, A. R., Kishinevsky, M., & Keasar, T. (2018). Habitat use by crop pests and natural enemies in a Mediterranean vineyard agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 267, 109–118. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.012>
- Shi, X., Xiao, H., Luo, S., Hodgson, J. A., Bianchi, F. J. J. A., He, H., van der Werf, W., & Zou, Y. (2021). Can landscape level semi-natural habitat compensate for pollinator biodiversity

- loss due to farmland consolidation?
Agriculture, Ecosystems & Environment, 319, 107519.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107519>
- Siemann, E., Haarstad, J., & Tilman, D. (1999). Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography*, 22(4), 406–414.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00577.x>
- Silva, E. B., Franco, J. C., Vasconcelos, T., & Branco, M. (2010). Effect of ground cover vegetation on the abundance and diversity of beneficial arthropods in citrus orchards. *Bulletin of Entomological Research*, 100(4), 489–499.
<https://doi.org/10.1017/S000748530990526>
- Slodowicz, D., Durbecq, A., Ladouceur, E., Eschen, R., Humbert, J.-Y., & Arlettaz, R. (2023). The relative effectiveness of different grassland restoration methods: A systematic literature search and meta-analysis. *Ecological Solutions and Evidence*, 4(2), e12221.
<https://doi.org/10.1002/2688-8319.12221>
- Snyder, W. E. (2019). Give predators a complement: Conserving natural enemy biodiversity to improve biocontrol. *Biological Control*, 135, 73–82.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>
- Solar, R. R. de C., Barlow, J., Andersen, A. N., Schoereder, J. H., Berenguer, E., Ferreira, J. N., & Gardner, T. A. (2016). Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biological Conservation*, 197, 98–107.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.005>
- Standish, R. J., Hobbs, R. J., Mayfield, M. M., Bestelmeyer, B. T., Suding, K. N., Battaglia, L. L., Eviner, V., Hawkes, C. V., Temperton, V. M., Cramer, V. A., Harris, J. A., Funk, J. L., & Thomas, P. A. (2014). Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation*, 177, 43–51.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.06.008>
- Steffan-Dewenter, I., & Tschamtker, T. (2000). Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia*, 122(2), 288–296.
<https://doi.org/10.1007/s004420050034>
- Su, Q., Qi, L., Yun, Y., Zhang, W., & Peng, Y. (2020). Visual preference of flower-visiting crab spiders (*Ebrechtella tricuspidata*) for host flowers. *Ecological Entomology*, 45, 626–634.
<https://doi.org/10.1111/een.12835>
- Suding, K. N. (2011). Toward an Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Opportunities Ahead. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 465–487.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145115>
- Sushko, G. G. (2018). Effect of vegetation cover on the abundance and diversity of ladybirds (Coccinellidae) assemblages in a peat bog. *Biologia*, 73, 371–377.
<https://doi.org/10.2478/s11756-018-0045-2>
- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can Generalist Predators be Effective Biocontrol Agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561–594.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240>
- Taylor, R. L., Maxwell, B. D., & Boik, R. J. (2006). Indirect effects of herbicides on bird food resources and beneficial arthropods. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 116(3), 157–164.

- <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.01.012>
- Telles, F. J., González, F. G., Rodríguez-Gironés, M. A., & Freitas, L. (2019). The effect of a flower-dwelling predator on a specialized pollination system. *Biological Journal of the Linnean Society*, *126*, 521–532. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly184>
- Thorbek, P., & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, *41*(3), 526–538. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00913.x>
- Timpane-Padgham, B. L., Beechie, T., & Klinger, T. (2017). A systematic review of ecological attributes that confer resilience to climate change in environmental restoration. *PLOS ONE*, *12*(3), e0173812. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173812>
- Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T. C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., & Whitbread, A. (2012). Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation*, *151*, 53–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.068>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, *8*, 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsky, V., Entling, M. H., Najar-Rodriguez, A. J., & Jacot, K. (2016). Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *Journal of Applied Ecology*, *53*, 1169–1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12653>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Entling, M. H., & Jacot, K. (2015). High effectiveness of tailored flower strips in reducing pests and crop plant damage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*, 20151369. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1369>
- Uzman, D., Entling, M. H., Leyer, I., & Reineke, A. (2020). Mutual and Opposing Responses of Carabid Beetles and Predatory Wasps to Local and Landscape Factors in Vineyards. *Insects*, *11*(11), 746. <https://doi.org/10.3390/insects11110746>
- Valchev, H., Kolev, Z., Stoykova, B., & Kozuharova, E. (2022). Pollinators of *Lavandula angustifolia* Mill., an important factor for optimal production of lavender essential oil. *BioRisk*, *17*, 297–307. <https://doi.org/10.3897/biorisk.17.77364>
- van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., de Ruiter, P. C., Hol, W. H. G., Meyer, K. M., Bezemer, T. M., Bradford, M. A., Christensen, S., Eppinga, M. B., Fukami, T., Hemerik, L., Molofsky, J., Schädler, M., Scherber, C., Strauss, S. Y., Vos, M., & Wardle, D. A. (2009). Empirical and theoretical challenges in aboveground–belowground ecology. *Oecologia*, *161*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1351-8>
- van Rijn, P. C. J., van Houten, Y. M., & Sabelis, M. W. (2002). How Plants Benefit from Providing Food to Predators Even When It Is Also Edible to Herbivores. *Ecology*, *83*(10), 2664–2679. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2664:HPBFPP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2664:HPBFPP]2.0.CO;2)
- van Rijn, P. C. J., & Wäckers, F. L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance

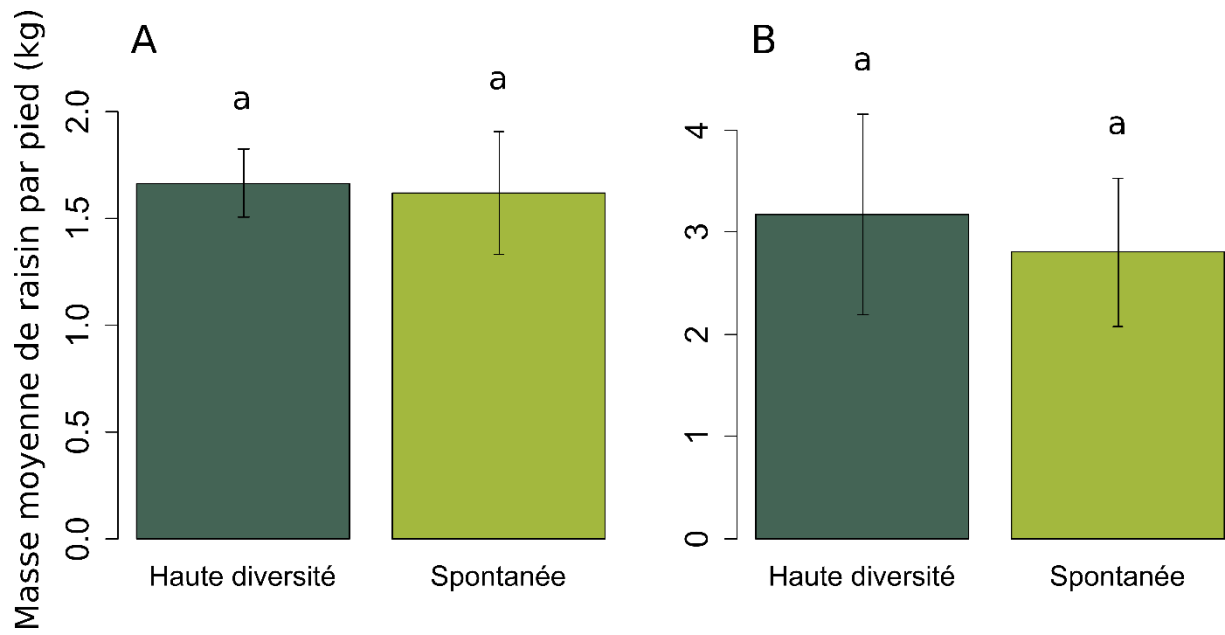
- of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, *53*, 925–933.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12605>
- Vogelweith, F., & Thiéry, D. (2017). Cover crop differentially affects arthropods, but not diseases, occurring on grape leaves in vineyards: Cover crop effect on grapevine leaf communities. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, *23*, 426–431.
<https://doi.org/10.1111/ajgw.12290>
- Volaire, F., Norton, M. R., & Lelièvre, F. (2009). Summer Drought Survival Strategies and Sustainability of Perennial Temperate Forage Grasses in Mediterranean Areas. *Crop Science*, *49*(6), 2386–2392.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2009.06.0317>
- Wagner, M., Ahrends, B., & Meesenburg, H. (2017). *Die Teebeutel-Methode als Instrument globaler, standardisierter Streuabbauversuche*.
- Wan, N.-F., Gu, X.-J., Ji, X.-Y., Jiang, J.-X., Wu, J.-H., & Li, B. (2014). Ecological engineering of ground cover vegetation enhances the diversity and stability of peach orchard canopy arthropod communities. *Ecological Engineering*, *70*, 175–182.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.05.010>
- Wang, Z., Liu, Y., Shi, M., Huang, J., & Chen, X. (2019). Parasitoid wasps as effective biological control agents. *Journal of Integrative Agriculture*, *18*(4), 705–715. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62078-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62078-7)
- Wanner, H., Gu, H., Hattendorf, B., Günther, D., & Dorn, S. (2006). Using the stable isotope marker ⁴⁴Ca to study dispersal and host-foraging activity in parasitoids. *Journal of Applied Ecology*, *43*(5), 1031–1039.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01212.x>
- Wardle, D. A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, *9*(7), 870–886.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00931.x>
- Weigelt, A., Marquard, E., Temperton, V. M., Roscher, C., Scherber, C., Mwangi, P. N., Felten, S., Buchmann, N., Schmid, B., Schulze, E.-D., & Weisser, W. W. (2010). The Jena Experiment: six years of data from a grassland biodiversity experiment. *Ecology*, *91*(3), 930–931.
<https://doi.org/10.1890/09-0863.1>
- Whitehorn, P. R., O’Connor, S., Wackers, F. L., & Goulson, D. (2012). Neonicotinoid Pesticide Reduces Bumble Bee Colony Growth and Queen Production. *Science*, *336*(6079), 351–352.
<https://doi.org/10.1126/science.1215025>
- Williams III, L., & Hendrix, D. L. (2008). Comparing different floral resources on the longevity of a parasitic wasp. *Agricultural and Forest Entomology*, *10*, 23–28.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00355.x>
- Winter, S., Bauer, T., Strauss, P., Kratschmer, S., Paredes, D., Popescu, D., Landa, B., Guzmán, G., Gómez, J. A., Guernion, M., Zaller, J. G., & Batáry, P. (2018). Effects of vegetation management intensity on biodiversity and ecosystem services in vineyards: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *55*(5), 2484–2495.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13124>
- Woodcock, B. A., Bullock, J. M., Shore, R. F., Heard, M. S., Pereira, M. G., Redhead, J., Ridding, L., Dean, H., Sleep, D., Henrys, P., Peyton, J., Hulmes, S., Hulmes, L., Sárospataki, M., Saure, C., Edwards, M., Genersch, E., Knäbe, S., & Pywell, R. F. (2017). Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science*, *356*(6345), 1393–1395.

<https://doi.org/10.1126/science.aaa1190>

Young, T. P., Stuble, K. L., Balachowski, J. A., & Werner, C. M. (2017). Using priority effects to manipulate competitive relationships in restoration. *Restoration Ecology*, 25(S2), S114–S123.
<https://doi.org/10.1111/rec.12384>

Zak, D. R., Holmes, W. E., White, D. C., Peacock, A. D., & Tilman, D. (2003). Plant Diversity, Soil Microbial Communities, and Ecosystem Function: Are There Any Links? *Ecology*, 84(8), 2042–2050.
<https://doi.org/10.1890/02-0433>

Annexes



Annexe A : Figure 1 : Masse moyenne de raisin par pied en fonction du type d'enherbement.

A : 2022 ; B : 2023.

Résumé

Le déclin de la biodiversité dans les agroécosystèmes est largement attribué à l'essor de l'agriculture moderne. Les principales causes sont la destruction des structures semi-naturelles, l'extension de la taille des parcelles agricoles et l'utilisation intensive d'intrants. Les arthropodes jouent un rôle important dans l'amélioration de services écosystémiques essentiels tels que la régulation des ravageurs et la pollinisation. Pour favoriser leur présence, la végétation est un facteur primordial. En effet, les plantes fournissent des ressources alimentaires cruciales et permettent la création d'habitats pour les arthropodes. Pour favoriser ces organismes dans les agroécosystèmes et restaurer les fonctions écologiques associées, des pratiques telles que l'introduction de structures semi-naturelles sont pertinentes. Dans des cultures permanentes comme les vignobles, de telles structures peuvent être implantées à l'intérieur des parcelles. En région méditerranéenne, la gestion des inter-rangs de vigne implique souvent l'élimination de la végétation non-cultivée pour des raisons de compétition hydrique et pour contrôler les espèces végétales considérées comme nuisibles.

Ces travaux de thèse visent à mieux comprendre comment la végétation des inter-rangs peut favoriser la présence d'arthropodes bénéfiques et la fonction de prédation mais limiter la prolifération des espèces végétales nuisibles en viticulture méditerranéenne (Luberon, France). Trois questions principales de recherche se sont posées : (1) La présence de l'enherbement et sa composition floristique influencent-elles la présence des fourmis, actrices importantes de la fonction de prédation dans les vignes ? (2) Quels groupes fonctionnels de la végétation sont reliés à l'abondance des arthropodes prédateurs et pollinisateurs ainsi que la fonction de prédation ? (3) Est-ce qu'un enherbement diversifié et local augmente la présence d'arthropodes bénéfiques, améliore la fonction de prédation et limite l'installation des espèces végétales problématiques ?

Dans un premier chapitre nous avons étudié la réponse des fourmis à l'enherbement dans 23 vignobles. Les fourmis jouent un rôle crucial dans la prédation des vignobles méditerranéens (Luberon, France). Nous avons testé l'effet de trois modes de gestion de la végétation sur la diversité et fréquence des fourmis : des inter-rangs enherbés, partiellement enherbés et non enherbés. Nous avons montré que les vignobles partiellement enherbés présentaient une plus grande richesse de fourmis comparé à ceux non-enherbés. Le recouvrement en graminées et la présence de plantes pérennes ont influencé positivement la richesse de fourmis, suggérant l'importance de prendre en compte ces facteurs dans la gestion de la végétation. Dans le second chapitre, nous avons examiné quelles caractéristiques de la végétation spontanée influencent les arthropodes bénéfiques et la fonction de prédation sur 37 vignobles. Nous avons constaté que le recouvrement en fleurs nectarifères et la richesse en espèces végétales favorisaient la plupart des groupes d'arthropodes bénéfiques, ainsi que la fonction de prédation. Ces résultats soulignent l'importance des ressources florales et de la diversité végétale pour favoriser la présence des arthropodes étudiés. Enfin, le dernier chapitre est consacré à une expérimentation de semis et de son suivi sur deux ans. Trois types d'enherbements sont comparés : un semis haute diversité, la végétation spontanée et des inter-rangs sans végétation. En accord avec le deuxième chapitre, nos résultats soulignent les effets positifs de la richesse végétale et du recouvrement en fleurs sur le contrôle des mauvaises herbes, l'abondance des arthropodes bénéfiques et la fonction de prédation. L'ensemble des résultats de ces travaux de thèse convergent et mettent en lumière l'importance de considérer différents paramètres de la végétation pour favoriser les arthropodes bénéfiques en viticulture.

Mots-clés : Fourmis, Agroécologie, Écologie des communautés, Viticulture durable, Habitats semi-naturels, Services écosystémiques, Arthropodes, Prédation, Espèces indésirables

Abstract

Biodiversity decline within agroecosystems is mainly attributed to modern agriculture. The main causes include the destruction of semi-natural structures, the increase in field size and the high use of agrochemicals for fertilisation and pest control. Arthropods contribute significantly to the key ecosystem services such as pest control and pollination. They largely depend on the vegetation within fields and in the surroundings. Plants provide food resources and other habitat functions that are crucial for the survival and reproduction of arthropods. Semi-natural structures are important to maintain species-rich vegetation, and thus arthropods with associated ecological functions. In permanent crops such as vineyards, semi-natural structures can be established in inter-rows within fields. However, in the French Mediterranean, inter-rows are often tilled to remove non-crop vegetation since winegrowers are afraid of water competition and the spread of undesirable weeds.

This thesis aims to better understand how inter-row vegetation promotes beneficial arthropods and predation of pest insects while limiting the spread of undesirable plant species in Mediterranean vineyards of South-Eastern France (Luberon). The present thesis addresses three major research questions: (1) Do inter-row vegetation cover and its floristic composition affect ant species and diversity, that were found to be vineyard predators? (2) Which functional groups of the vegetation are related to the abundance of predators, parasitoids, pollinators and predation sentinel prey? (3) Does species-rich inter-row vegetation increase the abundance of such beneficial arthropods, improve predation of sentinel prey and limit the spread of undesirable plant species?

In the first chapter, we studied the ant response to inter-row vegetation in 23 vineyards. We tested the effects of three types of inter-row vegetation management on ant diversity and frequency: fully, partially, and non-vegetated vineyards. We showed that partially vegetated vineyards had greater ant species richness compared to non-vegetated ones. Grass and perennial plant cover positively influenced ant species richness, demonstrating the importance of inter-row vegetation and its management. In the second chapter, we examined which characteristics of spontaneous vegetation affect beneficial arthropods and sentinel prey predation in 37 vineyards. We found that nectariferous flower cover and plant species richness favoured most groups of beneficial arthropods, as well as predation. These results underline the importance of floral resources and plant diversity in promoting the studied beneficial arthropods. The last chapter focuses on a sowing experiment that was analysed for two years. Three types of inter-row vegetation were compared: high diversity sowing, spontaneous vegetation, and inter-rows without vegetation. In agreement with the second chapter, our results highlight the positive effects of plant species richness and flower cover on weed control, beneficial arthropod abundance, and predation of sentinel prey. The overall results of the different studies conducted in this thesis converge and highlight the importance of considering vegetation characteristics to promote beneficial arthropods in vineyard ecosystems.

Keywords: Ants, Agroecology, Community Ecology, Sustainable Viticulture, Semi-natural Habitats, Ecosystem Services, Arthropods, Predation, Undesirable Species