



**HAL**  
open science

# Modélisation de la dynamique du contrôle biologique des pucerons des céréales par les auxiliaires de culture

Éric Stell

► **To cite this version:**

Éric Stell. Modélisation de la dynamique du contrôle biologique des pucerons des céréales par les auxiliaires de culture. Agronomie. Université de Lorraine, 2023. Français. NNT : 2023LORR0275 . tel-04680147

**HAL Id: tel-04680147**

**<https://theses.hal.science/tel-04680147v1>**

Submitted on 28 Aug 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.



**UNIVERSITÉ  
DE LORRAINE**

**BIBLIOTHÈQUES  
UNIVERSITAIRES**

## AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact bibliothèque : [ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr](mailto:ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr)  
*(Cette adresse ne permet pas de contacter les auteurs)*

## LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

[http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg\\_droi.php](http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php)

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



UNIVERSITÉ  
DE LORRAINE

Laboratoire Agronomie  
Environnement

## Thèse

Présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du titre de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LORRAINE**

**Mention : Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes**

Par **Eric Stell**

Sous la direction de **Olivier Therond**, Ingénieur de recherche  
le co-encadrement de **Helmut Meiss**, Enseignant-chercheur  
et le co-encadrement de **Françoise Lasserre-Joulin**, Enseignant-chercheur

## **Modélisation de la dynamique du contrôle biologique des pucerons des céréales par les auxiliaires de culture**

**7 Novembre 2023**

### **Membres du jury :**

<b>Présidente du jury et Rapporteur :</b>	<b>Sandrine PETIT- MICHAUT</b>	Directrice de recherche, INRAE, Dijon
<b>Rapporteur :</b>	<b>Muriel VALANTIN- MORISON</b>	Directrice de recherche, INRAE, Université Paris-Saclay
<b>Examineurs :</b>	<b>Aude VIALATTE</b>	Directrice de recherche, INRAE Toulouse
	<b>Benoit RICCI</b>	Chargé de recherche, INRAE Montpellier
<b>Directeur de thèse :</b>	<b>Olivier THEROND</b>	Ingénieur de recherche, INRAE Colmar
<b>Co-encadrants :</b>	<b>Helmut MEISS</b>	Enseignant-chercheur, Université de Lorraine
	<b>Françoise LASSERRE- JOULIN</b>	Enseignant-chercheur, Université de Lorraine



## Résumé de la thèse :

Le contrôle biologique par conservation (CBC) vise à favoriser, puis laisser opérer naturellement les relations de prédation et de parasitisme qui limitent la prolifération et l'activité des ravageurs. Les pucerons sont parmi les principaux ravageurs et vecteurs de virus des plantes cultivées. Le développement d'outils de prédiction des dynamiques de population des pucerons, sous influence des auxiliaires, permettrait de prendre en compte ces régulations biologiques dans les stratégies de traitement phytosanitaire. Pouvoir prédire les interactions au sein de ces réseaux trophiques offrirait ainsi des opportunités pour réduire l'utilisation d'insecticides. Cependant peu de travaux expérimentaux se sont intéressés à la dynamique temporelle des insectes ravageurs et à leur régulation biologique. De même, il existe également peu de modèles prédictifs des régulations biologiques et la plupart des travaux sont centrés sur l'effet de facteurs isolés.

Cette thèse, structurée en trois grandes étapes, vise à comprendre les principaux déterminants de la dynamique du service de régulation des pucerons pour tenter de développer un modèle de prédiction de ces régulations. Dans un premier temps, j'ai réalisé une revue de littérature des travaux expérimentaux et de modélisation portant sur la dynamique des pucerons et de leurs interactions avec les auxiliaires. Ma revue de littérature montre i) que la présence de puceron favorise l'abondance d'ennemis naturels, ii) les effets du paysage ne sont que très peu représentés dans les modèles et il n'y a pas de consensus quant à leurs effets sur les dynamiques des pucerons et/ou des ennemis naturels, et iii) les communautés de chercheurs conduisant les expérimentations et les travaux de modélisation sont distinctes.

Dans un deuxième temps, j'ai réalisé des enquêtes auprès de conseillers agricoles afin de déterminer leurs attentes quant aux modèles de prédiction des régulations des pucerons. J'ai alors rédigé un cahier des charges d'un modèle prédictif qui répondrait à ces attentes et j'ai sélectionné un modèle existant présentant un bon potentiel pour le développement de ce modèle. Le modèle sélectionné, développé par Curtsdotter *et al.* (2019), simule la dynamique d'une population de pucerons soumise à l'action de la température et de la prédation au sein d'une parcelle agricole. Les interactions de prédation au sein du réseau trophique sont basées sur l'hypothèse allométrique c.-à-d. les rapports de masses corporelles prédateur-proie.

Dans un troisième temps, j'ai mobilisé une base de données comportant 54 parcelles dans 6 régions de France (CASDAR ARENA) pour évaluer le potentiel prédictif du modèle. Pour cela, j'ai développé une nouvelle méthode de calibration visant à améliorer sa généricité et robustesse. J'ai également testé les effets de l'introduction de la représentation de trois nouveaux processus dans le modèle : le parasitisme, la capacité de chargement maximale du milieu, et l'effet des températures extrêmes. L'utilisation de la nouvelle méthode de calibration montre que l'augmentation de la généricité conduit à une baisse du pouvoir prédictif du modèle. Par ailleurs, l'ajout de trois fonctions a légèrement réduit les performances du modèle.

Dans la discussion, je développe les forces et faiblesses d'autres alternatives de modèles et outils de simulation des dynamiques de populations. Je présente les méthodes clefs pour mieux définir les interactions au sein de réseaux trophiques. Considérant le compromis entre réalisme et généricité des modèles, je pointe le potentiel d'une approche par archétypes de chaîne trophique et je propose de nouvelles pistes d'amélioration des modèles. Enfin, je discute également des limites de l'hypothèse ainsi que du potentiel des modèles d'apprentissage automatique comme solution à court terme dans la prédiction des dynamiques d'abondances d'arthropodes dans les parcelles agricoles.

## Abstract :

Conservation Biological Control (CBC) aims to promote, and then allow to operate naturally, predation and parasitism relationships that limit the proliferation and activity of pests. Aphids are among the main pests and virus vectors of cultivated plants. The development of tools for predicting aphid population dynamics, under the influence of natural enemies, would enable these biological regulations to be taken into account in phytosanitary treatment strategies. Being able to predict the interactions within these trophic networks would thus offer opportunities to reduce the use of pesticides. However, few experimental studies have focused on the temporal dynamics of insect pests and their biological regulation. Similarly, there are few predictive models of biological regulation, and most work focuses on the effect of isolated factors.

This thesis, structured in three main steps, aims to understand the main determinants of the dynamics of the aphid regulation service in an attempt to develop a model for predicting these regulations. Firstly, I carried out a literature review of experimental and modelling work on the dynamics of aphids and their interactions with beneficials. My literature review shows that i) the presence of aphids favors the abundance of natural enemies, ii) landscape effects are only minimally represented in models and there is no consensus as to their effects on aphid and/or natural enemy dynamics, and iii) the research communities conducting experimental and modeling work are distinct.

Secondly, I surveyed agricultural advisors to determine their expectations of aphid regulation prediction models. I then drafted a specification for a predictive model that would meet these expectations, and selected an existing model with good potential for development. The selected model, developed by Curtsdotter *et al.* (2019), simulates the dynamics of an aphid population subjected to the action of temperature and predation within an agricultural plot. Predation interactions within the food web are based on the allometric hypothesis, i.e. predator-prey body mass ratios.

Thirdly, I used a database comprising 54 plots in 6 regions of France (CASDAR ARENA) to assess the model's predictive potential. To do this, I developed a new calibration method aimed at improving its genericity and robustness. I also tested the effects of introducing the representation of three new processes in the model: parasitism, the carrying capacity of the environment, and the effect of extreme temperatures. The use of the new calibration method shows that increasing genericity leads to a decrease in the model's predictive power. Plus, the addition of three functions slightly reduced the model's performance.

In the discussion, I elaborate on the strengths and weaknesses of alternative models and tools for simulating population dynamics. I present key methods for better defining interactions within food webs. Considering the trade-off between model realism and genericity, I point out the potential of an archetypal food web approach and propose new avenues for model improvement. Finally, I also discuss the limitations of the hypothesis and the potential of machine learning models as a short-term solution for predicting arthropod abundance dynamics in agricultural plots.





## ***Remerciements***

*“During the journey, on your own, find the light. Let your mind be an eagle and your body, out of sight.”*

Je voudrai tout d’abord remercier mes trois encadrants qui m’ont accompagné durant cette thèse : Olivier Therond, Helmut Meiss et Françoise Lasserre Joulin. Merci d’avoir cru en moi et de m’avoir donné l’opportunité de travailler avec vous. Avoir trois soutiens pour un travail aussi conséquent qu’une thèse est pour sûr un point fort, et pouvoir partager nos différents points de vue sur mon travail m’a toujours permis d’avancer. Merci à Olivier pour ton efficacité, tes conseils et tes discours motivants dans les moments nécessaires. Merci à Helmut pour tes remarques avisées, ta bonne humeur et pour nos discussions, parfois longues, au téléphone. Merci à Françoise pour ton appui sur les connaissances entomologiques, ta bienveillance, tes remarques pertinentes et tes encouragements inconditionnels. C’est grâce à ce trio et nos réunions fréquentes que cette thèse a pu voir le jour.

Je tenais ensuite à remercier les membres de mon comité de suivi de thèse : Elsa Canard, Antoine Gardarin, Manuel Plantegenest, Benoit Ricci, Adrien Rusch et Aude Vialatte, qui ont su nous aiguiller aux bons moments sur des choix à faire, en portant un regard critique et bienveillant sur mon travail.

Je remercie également les membres de mon jury : Muriel Valantin-Morison, Sandrine Petit-Michaud, Benoit Ricci et Aude Vialatte pour l’intérêt porté à mes travaux de thèse et pour avoir accepté de faire partie de mon jury.

Je tenais ensuite également à remercier les personnes qui ont pu participer de près ou de loin à mes travaux de thèse.

Un grand merci à Riccardo Bommarco, Mattias Jonsson et Tomas Jonsson pour m’avoir accueilli à Uppsala, pour leurs regards d’écologues sur mon travail, et pour cette belle collaboration. Merci également à tous les docs et postdocs du SLU qui m’ont accueilli à bras ouverts durant ce court séjour, je pense notamment à Janina, Svenja, Fabian, Rafaëlle, Pablo, Tarquin, Matteo, Alessio, Guille, Quentin... Ce séjour dans le nord de l’Europe a été un grand bol d’air frais durant cette thèse.

Un grand merci également à Amanda Laubmeier, qui m’a apporté son expertise dans le développement du modèle et m’a aidé dans les méandres de la programmation et de ses mystères.

Merci également à Véronique Tosser pour l'accès aux données du Casdar ARENA, me permettant de calibrer mon modèle.

Un très grand merci à Hélène Lirot, pour son travail d'enquêtes durant son stage, dont ses résultats sont valorisés dans cette thèse. Merci à toi pour ta bonne humeur et ton assiduité malgré le fait d'avoir ton tuteur de stage perdu dans le nord de l'Europe pendant la moitié du stage.

Merci aux doctorants et postdocs du LAE-Nancy : Alexandre, Andy, Camille, Florent, Komla, Omar et Stéphane pour ce magnifique projet de JJC autour du houblon. Quelle aventure ! qui aura permis de nous rencontrer et de travailler ensemble malgré la distance qui nous séparait. Ce n'était pas gagné !

Merci aux membres du LAE-Nancy pour leur accueil chaleureux dès que j'y passais. En particulier, merci à Christophe pour nos échanges bienveillants. Merci également à Thamara pour ton efficacité et le soutien apporté à la réalisation des tâches administratives. Enfin merci à Alain, Alan, Abdelhak, Jean, Gael, Nadia, Alice, Frédéric pour les discussions enrichissantes que nous avons pu avoir durant ces quelques années.

Un immense merci à mes collègues du LAE-Colmar pour leur accueil depuis mon stage jusqu'à la fin de cette thèse. C'était avec joie que je me déplaçais au bureau et ce fut toujours un plaisir de partager un repas, un café ou bien tout simplement une discussion avec vous. Je pense évidemment à Nathalie, Christian, Chantal, Julie, Marie et Christophe mais également aux nombreux doctorants, postdocs et stagiaires que j'ai pu voir passer durant ces années.

Je tiens à saluer particulièrement ces collègues qui sont devenus de véritables amis. Merci à Renaud et Marine pour la relecture complète de ce manuscrit. Merci à Renaud, mon tuteur à mon arrivée à l'INRA Colmar, compagnon d'escalade et professionnel de culture alsacienne. Merci à Emma, collègue des premières heures, d'avoir partagé mon bureau pendant ces quelques années, pour nos discussions autour de nos hauts et nos bas, tu as été beau soutien, plus que nécessaire (sans parler des kouign aman...). Merci à Floriane également de m'avoir supporté, pour ton amour des dinosaures et tes photos de chiens. Merci à Marine pour nos pauses café bien trop longues mais toujours plaisantes. Merci à Manon D. pour ta bonne humeur rayonnante. Merci à Manon L. pour nos échanges sur la vie, c'était un plaisir de retrouver une amie en tant que collègue presque 10 ans plus tard. Merci à Gaëlle pour nos discussions très Aphidoidea-centrées.

Merci également à Laurène, ancienne collègue et proche amie, pour tes conseils, ton soutien, nos randonnées et mes évasions en pays angevin.

Comment ne pas citer également mes colocataires qui m'ont d'une façon ou d'un autre permis de garder le cap, de sortir la tête du guidon, de rencontrer de belles personnes, de partager de beaux repas. Ces moments étaient toujours forts, bienveillants, chaleureux. C'était un vrai petit cocon. Donc merci à Chloé, Myriam, Thomas, Laura, Ewald, Mathilde et Maria, mes colocs successifs sur ces différentes années. En particulier un grand merci à Ewald qui m'a accompagné durant le premier confinement en tout début de thèse, pour tes questions, parfois naïves, sur le monde de la recherche et ses logiques, et qui m'a permis de prendre de nouvelles perspectives.

Aussi, il m'était impossible de ne pas remercier vous mes chers amis, qui me supportent depuis des années, et qui ont continué dans cette épreuve qu'est la thèse. Je pense à Juliette, Perrine, Axel et Marie, à nos soirées jeux, nos après-midi piscine, nos sorties, qu'il est bon d'avoir un groupe d'amis comme vous. Je pense à Clément, Agathe, Mael et Rémi, à nos mardis soir jeux de rôle, à nos week-ends ensemble et notre amour pour la bonne nourriture. Je pense également à Clémence, et nos pauses goûters - bureau de plaintes. Je pense à Mathilde, amie de toujours, qui m'a toujours soutenu dans tout ce que je pouvais faire. Je pense à Mariette et son amour de la science, à nos discussions et nos escapades. Je pense également à Nicolas et Arthur, compagnons d'aventures virtuelles, qui m'ont permis de décompresser tous les jours. A vous tous, sachez simplement que je vous aime.

Enfin un grand merci à mon frère, ma mère et mon père et mes deux grands-mères qui m'ont toujours soutenu peu importe la voie que je souhaitais prendre dans ma vie. J'ai pu réaliser à quel point j'ai pu grandir dans un cocon ouvert et bienveillant et je ne vous remercierai jamais assez pour cela.



---

# *Table des matières*

---

<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>7</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES .....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUCTION GÉNÉRALE .....</b>	<b>15</b>
1. Les enjeux de la lutte biologique.....	17
2. Ravageurs de culture et contrôle biologique .....	20
3. Les pucerons : un ravageur majeur des (grandes) cultures et un modèle et étudié .....	24
4. Les ennemis naturels des pucerons .....	26
5. L'écologie du paysage pour comprendre le contrôle biologique .....	27
6. Les dynamiques des réseaux trophiques impliquant les pucerons .....	28
7. Réseau trophique et diversité fonctionnelle .....	30
8. L'hypothèse allométrique sur les relations entre diversité fonctionnelle et régulation biologique.....	33
9. Prédire les contrôles biologiques et leurs dynamiques.....	35
10. La modélisation, un outil de recherche incontournable .....	36
11. La modélisation des régulations biologiques, laboratoire numérique pour simuler les dynamiques d'interactions d'un réseau trophique.....	38
11.1. Les différents types de modèles .....	38
11.2. Les différents formalismes des modèles de régulation biologique .....	40
12. Questions et stratégies de recherche et démarche générale.....	42
<b>CHAPITRE I : ETAT DE L'ART SUR LES DYNAMIQUES DE RÉGULATION DES PUCERONS DES CÉRÉALES.....</b>	<b>47</b>
1. Simple Summary: .....	52
2. Abstract: .....	52
3. Introduction .....	53
4. Materials and Methods .....	55
4.1. Literature Search .....	55
4.2. Analysis and Data Assimilation .....	57
5. Results .....	58
5.1. Overview of Selected Publications .....	58
5.2. Relationships between Predictor and Response Indicators .....	60
5.3. Ecological Hypotheses .....	64
6. Discussion .....	66
6.1. The Need for Crossover between Empirical and Modeling Studies .....	66

6.2. A Diversity of Models but a Lack of Integration of Key Drivers .....	66
6.3. Key Drivers of Aphid Dynamics and Research Issues .....	68
7. Conclusions .....	71
8. Supplementary Materials: .....	73
8.1. Additional figures.....	73
8.2. Additional tables .....	76
8.3. Additional references cited in Supplementary Materials .....	82
<b>CHAPITRE II : CONCEPTION D'UN MODÈLE PRÉDICTIF DES DYNAMIQUES DE POPULATION DE PUCERONS.....</b>	<b>89</b>
1. Attentes des conseillers agricoles et personnels d'instituts techniques.....	93
1.1. Méthode et sélection des personnes à enquêter.....	94
1.2. Résultats .....	96
2. Cahier des charges du modèle prédictif .....	100
3. Sélection du modèle, évaluation des points forts et points faibles.....	103
4. Forces et faiblesses du modèle .....	110
5. Points d'améliorations et incertitudes identifiées.....	111
5.1. Fonctions biologiques .....	111
5.2. Eviter les minima locaux et le surapprentissage, gagner en généricité, structure logicielle et calibration .....	114
5.3. Constantes allométriques et manque de données dans la littérature .....	115
6. Application du modèle aux jeux de données français : méthodes.....	116
<b>CHAPITRE III : VERS UN MODÈLE GÉNÉRIQUE PRÉDICTIF DES RÉGULATIONS NATURELLES DES PUCERONS .....</b>	<b>123</b>
1. Introduction .....	129
2. Methods .....	130
2.1. Dynamic food web model description .....	130
2.2. Model evaluation.....	138
2.3. Analysis of factors potentially impacting model performances.....	139
3. Results .....	140
3.1. Observed aphid dynamics and food webs .....	140
3.2. Field-specific calibrations .....	141
3.3. Multi-field model calibration .....	143
4. Discussion .....	146
4.1. Balancing model genericity, reliability, and relevance .....	146
4.2. Strategies for model improvements.....	148
5. Conclusions .....	150
6. Supplementary materials .....	151
6.1. Original model.....	151

6.2. Pitfall traps bias correction.....	153
6.3. Mean body mass calculations.....	154
6.4. Designing the food web matrix .....	158
6.5. Statistical results.....	159
6.6. Comments on French datasets.....	164
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>167</b>
1. D'autres modèles à potentiel identifiés .....	169
1.1. GETLAUS01.....	169
1.2. RHAPSODY .....	171
1.3. Tiko'n.....	173
1.4. Comparaison entre les différents modèles .....	175
2. Les besoins en termes de modélisation .....	176
2.1. Les dynamiques d'interactions.....	176
2.2. Définition et représentation des réseaux trophiques .....	179
2.3. Compromis entre réalisme et généricité des modèles .....	182
3. Quelles pistes d'amélioration pour mon modèle ?.....	183
3.1. Dynamique de la qualité des plantes hôtes.....	183
3.2. Vers une sortie du focus parcellaire pour un lien avec l'écologie du paysage.....	184
3.3. Intégration des itinéraires techniques .....	185
4. Les limites intrinsèques de l'utilisation de l'allométrie .....	187
5. Intégrer de nouveaux traits : lesquels, comment ? .....	189
6. Quel type de modèle pour quel type d'utilisateur ? .....	191
7. Conclusion générale .....	193
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>197</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>237</b>
8. Annexe 1 : Grille d'entretien – Enquêtes conseillers agricole – Hélène Lirot 2022.....	239
9. Annexe 2 : Grille d'entretien – Enquêtes personnels des instituts techniques – Hélène Lirot – 2022.....	245



---

# *Introduction générale*

---



## 1. Les enjeux de la lutte biologique

Depuis l'apparition de l'agriculture, les humains sont en concurrence avec d'autres organismes incluant les pathogènes et insectes herbivores pour profiter des bénéfices des plantes cultivées (Stukenbrock et al., 2007). Les méthodes de protection des plantes sont référencées depuis la Rome Antique (Caton l'Ancien, env 160 av JC, dans Fauvergue et al., 2020) et on les voit émerger à l'époque contemporaine avec l'apparition de la protection des cultures contre l'émergence de bioagresseurs majeurs (oïdium, mildiou, phylloxéra) en lien avec les débuts de l'intensification de l'agriculture au XIX<sup>ème</sup> siècle (Fauvergue et al., 2020). Au XX<sup>ème</sup> siècle, en France, et plus particulièrement après la Seconde Guerre mondiale, le besoin de nourrir la population et l'arrivée de nouvelles technologies ont conduit à une intensification de l'utilisation des intrants, dont les engrais azotés synthétiques, et à une accélération de la mécanisation dans les exploitations agricoles. Dans les pays occidentaux, les politiques publiques, la modernisation et l'industrialisation des différentes filières agricoles, ainsi que le développement de la recherche en agronomie ont conduit à une augmentation rapide des rendements. Par exemple, la France a atteint l'autosuffisance alimentaire dans les années 1970, notamment via une forte utilisation d'intrants de synthèse, d'énergies fossiles et de la standardisation et la simplification des systèmes de culture et des paysages agricoles (Therond et al., 2017; Weiner, 2003). Depuis cette période, en France, la production agricole représente un des premiers excédents commerciaux. En 2022, le secteur agricole était classé en 3<sup>e</sup> position derrière le secteur aéronautique et spatial et le secteur des produits chimiques et cosmétiques (Résultats du Commerce extérieur 2022). Cette dynamique d'intensification a donc permis d'atteindre les objectifs d'autosuffisance alimentaire mais aussi d'améliorer la balance commerciale du pays, plus particulièrement grâce aux produits transformés par les filières agro-alimentaires (88,3 % de l'excédent commercial, contre 11,7 % pour les produits agricoles bruts en 2019) (Fauvergue et al., 2020).

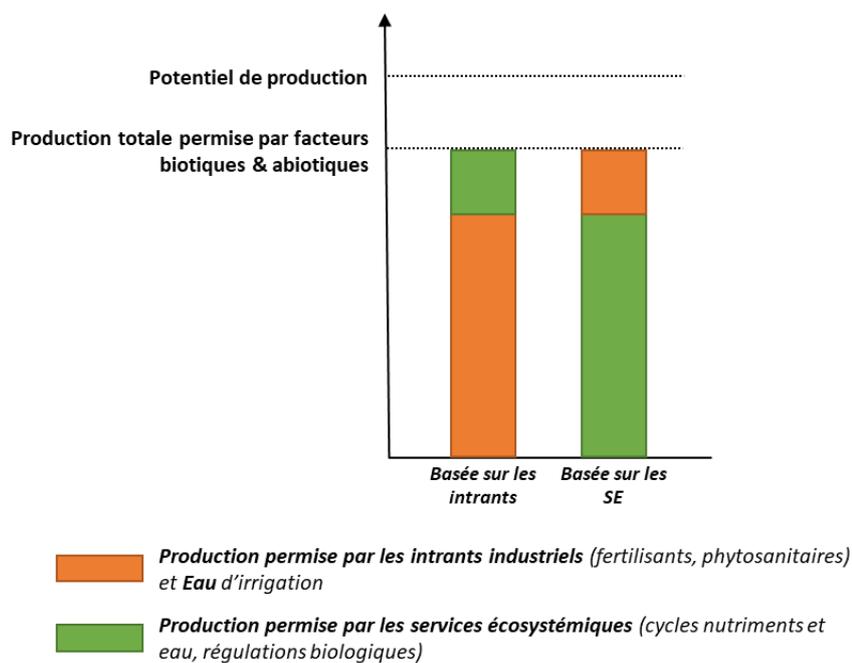
Cependant, cette stratégie d'intensification a également engendré des faiblesses dans notre façon de cultiver vis-à-vis des bioagresseurs (ravageurs), les maladies et les adventices. En effet, des plantes de la même espèce (et variété), plantées à haute densité, au sein de paysages uniformes et de grandes parcelles, sont beaucoup plus vulnérables face à la prolifération de ces bioagresseurs (Oerke, 2006). En outre, de nombreux cas de résistances aux pesticides chez les bioagresseurs ciblés sont apparus (Hawkins et al., 2019). Par ailleurs, au fur et à mesure des études, les impacts négatifs des pesticides sur l'environnement et sur la santé humaine (cancers, empoisonnements, ...), à la fois des agriculteurs qui les utilisent, mais également sur la

population entière, ont été révélés (Bonnefoy, 2012; Whitby et al., 2020). L'observation d'une baisse rapide et massive de la biodiversité à l'échelle globale est un des signes évidents et alarmants d'une nouvelle ère appelée « anthropocène » (Ceballos et al., 2015; Dirzo et al., 2014; IPBES, 2019).

Depuis les années 1960 et 1970, de nombreux scientifiques, politiques et citoyens alertent sur les impacts environnementaux et sanitaires liés à l'agriculture intensive. En parallèle de la montée progressive des consciences, les pouvoirs publics ont interdit ou limité l'usage de certaines substances jugées trop dangereuses, avec une volonté d'uniformiser les règles à l'échelle européenne. Il s'agit, par exemple, de l'interdiction des néonicotinoïdes (règlement d'exécution n°485/2013) ou de la directive européenne 2009/128/CE, demandant aux pays membres de réduire l'utilisation des pesticides pour limiter leurs impacts sur l'environnement. En France, cela s'est traduit par la mise en œuvre de trois plans Ecophyto successifs qui visaient à réduire l'utilisation des pesticides tout en gardant une agriculture compétitive et économiquement performante (Guichard et al., 2017). On peut également noter un changement du côté des consommateurs dans divers pays autour du globe, qui aspirent de plus en plus à acheter des produits sans pesticides (Aigelsperger & Hauser, 2010; Buzby & Skees, 1994; Cranfield & Magnusson, 2003).

C'est dans ce contexte qu'au niveau international et en France se sont développés, depuis plusieurs décennies, les concepts d'agriculture durable, puis d'agroécologie. L'agriculture durable vise à être à la fois respectueuse de l'environnement, socialement équitable et économiquement bénéfique. Elle dérive directement de la réflexion sur le développement durable initiée par le rapport Brundtland en 1987 (Brundtland, 1987). L'agroécologie est un concept complexe, qui a émergé en Amérique Latine dans les années 1980. C'est à la fois (Wezel et al., 2014) : (1) un ensemble de pratiques agricoles qui visent à favoriser des services écosystémiques, à réduire la dépendance aux intrants et à être plus respectueuses de la nature et des hommes, (2) un mouvement social paysan, revendiquant des droits pour les paysans agriculteurs (pauvres), né en Amérique Latine, aujourd'hui représenté au niveau mondial par la Via Campesina et (3) une discipline scientifique à part entière basée sur les concepts de l'agronomie et de l'écologie (Wezel et al., 2014). L'agroécologie (*sensu* pratiques agricoles) vise à concevoir des systèmes de production agricole basés sur des services écosystémiques, c.-à-d. les processus écologiques qui sous-tendent la production, et ainsi réduire fortement l'utilisation des intrants (fertilisants, pesticides, eau d'irrigation). Les services en jeu ici sont principalement ceux qui améliorent la fertilité des sols (structuration des sols, stockage et

restitution de l'eau et fourniture de nutriments aux plantes cultivées) et les régulations biologiques naturelles (pollinisation, contrôle biologique des ravageurs, et adventices) (Bommarco et al., 2013; Duru et al., 2015; Therond et al., 2017). L'agroécologie vise ainsi, également, à diminuer les différentes pressions sur l'environnement (réduire les émissions de CO<sub>2</sub> et d'autres gaz à effet de serre, réduire l'utilisation de produits phytosanitaires) et à préserver les ressources naturelles. Le but est d'utiliser les relations écologiques et biophysiques à leur plein potentiel pour soutenir la production tout en assurant la pérennité des ressources, en utilisant, entre autres, le contrôle biologique des bioagresseurs (Figure 1) (Khan & Pickett, 2004; Landis et al., 2000), l'agroforesterie (Buck et al., 1998; Rigueiro-Rodriguez et al., 2008) ou bien la meilleure gestion des éléments semi-naturels présents dans le paysage (Östman et al., 2001; Thies et al., 2003). Cette transition du paradigme d'une agriculture basée sur les intrants de synthèse vers une agriculture agroécologique nécessite une reconception profonde des systèmes de production et a donc besoin d'être accompagnée. Ce processus en est encore à ses prémices, beaucoup reste à imaginer et à construire (Duru et al., 2015).



Adapté de Duru, Therond et al., 2015; Bommarco et al., 2012

Figure 1: Représentation conceptuelle de deux systèmes de production opposés entre un basé sur les intrants et l'autre basé sur l'utilisation des services écosystémiques (Etude Inra « EFESE – écosystèmes agricoles » 2017).

## 2. Ravageurs de culture et contrôle biologique

En agriculture, on qualifie de « ravageur de culture » tout organisme animal entraînant des pertes de rendement. Ils peuvent appartenir à différents types d'animaux (insectes, acariens, nématodes, vertébrés, etc.) et peuvent entraîner des dégâts biologiques et des dommages économiques sous la forme de perte de rendement et/ou de qualité des récoltes. On observe aussi bien des dégâts directs dus à la consommation de différentes parties des cultures, qu'indirects suite à l'inoculation de pathogènes dans la plante, comme dans le cas des pucerons transmettant des virus (Harris, 1977). En moyenne, on estime que 20,5 % du blé, 27,2 % du riz et 20,7 % du maïs produits mondialement seraient ainsi directement ou indirectement perdus du fait des dommages engendrés par les ravageurs (Oerke, 2006). Dans un contexte de changement climatique, ces dommages pourraient augmenter de 10 % à 25 % par degré Celsius de réchauffement, avec un impact plus important dans les régions tempérées (Deutsch et al., 2018). Enfin, malgré une utilisation croissante des pesticides, les pertes de rendement dues aux insectes ravageurs ont presque doublé en quelques décennies (Culliney, 2014). Elles sont le résultat à la fois d'une efficacité réduite des insecticides, de l'émergence de nouveaux ravageurs et des conséquences collatérales des insecticides sur les auxiliaires de culture. En effet, l'utilisation généralisée d'insecticides a entraîné une résistance à ces derniers chez plus de 400 espèces d'insectes (Kunz et al., 2011) et a favorisé la nuisibilité de plus de 50 % des ravageurs agricoles modernes, auparavant contrôlés par les auxiliaires (Culliney, 2014).

### **Encadré 1 : Lutte intégrée selon la directive européenne de 2009**

*« La prise en considération attentive de toutes les méthodes de protection des plantes disponibles et, par conséquent, l'intégration des mesures appropriées qui découragent le développement des populations d'organismes nuisibles et maintiennent le recours aux produits phytopharmaceutiques et à d'autres types d'interventions à des niveaux justifiés des points de vue économique et environnemental, et réduisent ou limitent au maximum les risques pour la santé humaine et l'environnement. La lutte intégrée contre les ennemis des cultures privilégie la croissance de cultures saines en veillant à perturber le moins possible les agro-écosystèmes et encourage les mécanismes naturels de lutte contre les ennemis des cultures » (Directive 2009/128/CE du Parlement Européen et du Conseil du 21 octobre 2009).*

Dans le contexte de la lutte intégrée (Encadré 1) et plus récemment de la transition agroécologique, différents moyens de lutte alternatifs aux insecticides sont développés pour réduire l'impact des ravageurs et permettre de diminuer, voire supprimer, l'utilisation des insecticides de synthèse. Ces alternatives peuvent être réunies sous le concept de contrôle biologique (Stenberg et al., 2021) (Encadré 2).

### **Encadré 2 : Définition**

Selon Stenberg et al. (2021), le **contrôle biologique** est « *l'utilisation d'agents vivants (incluant également les virus) pour lutter contre des organismes nuisibles et/ou envahisseurs (ravageurs et pathogènes), de manière directe ou indirecte, pour le bien humain. Le contrôle biologique doit toujours impliquer 3 différents acteurs :*

*1) un agent de contrôle biologique,*

*2) un ravageur, et*

*3) un acteur humain bénéficiant du service de lutte contre le ravageur fourni par l'agent de contrôle biologique »*

De nombreux mécanismes peuvent être associés au contrôle biologique, notamment certaines interactions antagonistes entre microorganismes (Stenberg et al., 2021).

Il faut donc différencier le contrôle biologique, faisant référence à la régulation des ravageurs par des ennemis naturels (auxiliaires ou virus) aussi qualifié de « *top-down* » des processus de régulation qualifiés de *bottom-up* » (Aghnoum et al., 2017; Rusch et al., 2010) (Encadré 3). Les processus *bottom-up* sont liés à la structure spatiale et/ou temporelle des peuplements ou communautés végétales telles que les cultures associées, les rotations de cultures, les couverts intermédiaires (Figure 2).

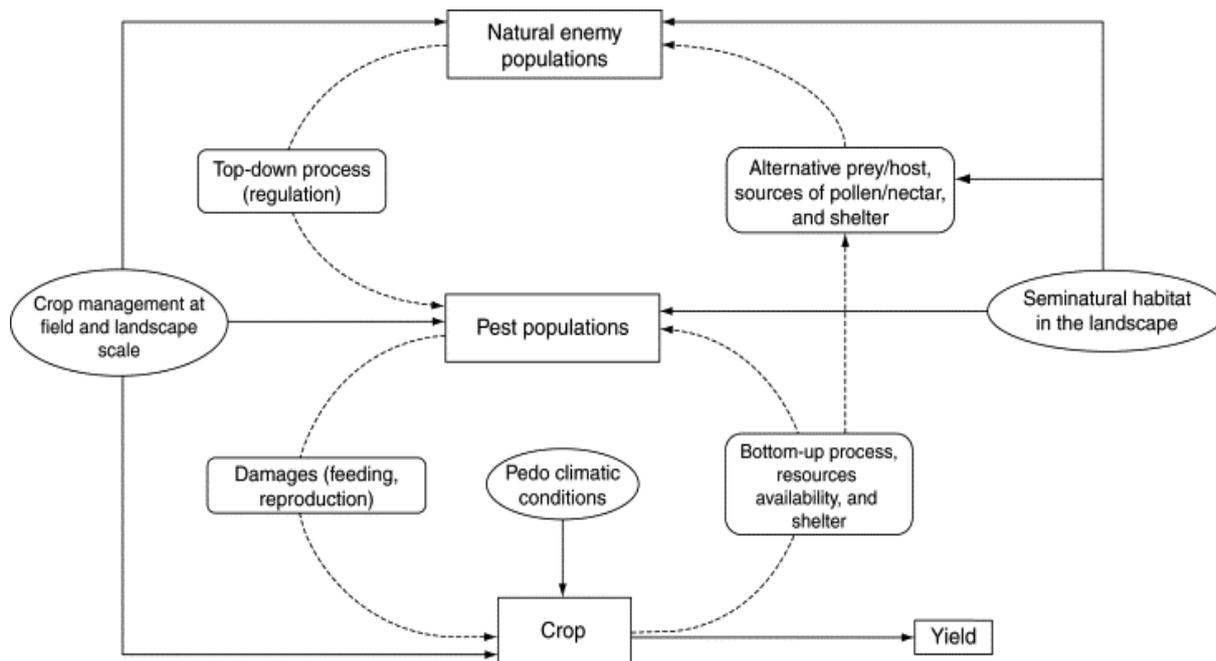


Figure 2 : Schéma conceptuel d'un réseau tritrophique et des effets potentiels de la gestion des cultures et des espaces semi-naturels sur chaque niveau de la chaîne tritrophique. On y retrouve les régulations top-down et bottom-up (Rusch et al., 2010).

Dans le cadre de cette thèse, nous nous focaliserons sur le contrôle biologique « *top-down* » lié aux interactions entre arthropodes, sachant que des organismes vertébrés peuvent également consommer des ravageurs des cultures (par exemple : des chiroptères consommant des lépidoptères dont pyrales, diptères, orthoptères, coléoptères, hémiptères, etc.) (Whitby et al., 2020). Dans ce contexte, on peut noter l'existence de plusieurs types de contrôles biologiques :

- Le **contrôle biologique par introduction ou acclimatation**, consiste à identifier un auxiliaire animal, de préférence endémique mais généralement exotique, puis à l'introduire dans la zone (la culture) à protéger (Leblanc & Brodeur, 2018a; van Lenteren, 2012). Il est qualifié de « classique » car c'est la méthode la plus utilisée depuis la seconde moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle (Stenberg et al., 2021). C'est une méthode utilisée pour réguler les bioagresseurs d'origine exogène, introduits accidentellement dans l'écosystème (Fauvergue et al., 2020).
- Le **contrôle biologique par augmentation** (inondation, inoculation) est basé sur la production industrielle d'un macroorganisme prédateur ou parasitoïde d'un ravageur qui va ensuite être relâché en masse dans la zone à protéger, afin d'obtenir un effet immédiat et temporaire (Lacey et al., 2015). Cette méthode est notamment utilisée régulièrement dans les environnements de cultures sous abris à forte valeur ajoutée :

après la récolte, tous les organismes de contrôle biologique vont mourir par manque de ressources, à cause de conditions environnementales sous-optimales ou bien par désinfection (Stenberg et al., 2021).

- Le *contrôle biologique naturel* (CBN) représente la régulation des ravageurs via leurs ennemis naturels dans le paysage et s'opère sans intervention anthropique volontaire (Stenberg et al., 2021). C'est un terme utilisé notamment dans le domaine de l'entomologie (Jonsson et al., 2008).
- Le *contrôle biologique par conservation* (CBC) quant à lui consiste à, de part des interventions humaines ciblées explicitement, conserver et soutenir les populations des ennemis naturels naturellement présents dans le paysage et leur efficacité en tant que prédateur, parasitoïdes ou pathogène (Begg et al., 2017; Stenberg et al., 2021). Ces interventions recouvrent, par exemple, l'implantation et la gestion de bandes fleuries qui pourvoient pollen, nectar et abri aux ennemis naturels (Jonsson et al., 2008), la réduction de l'utilisation des pesticides pour favoriser la croissance des populations d'auxiliaires de cultures (Bell et al., 2016), la conservation ou restauration des habitats semi-naturels dans le paysage (Begg et al., 2017).

Dans la suite de ce manuscrit, **nous parlerons uniquement de CBC**, sans chercher à distinguer le CBN et le CBC puisque cette distinction n'est pas un enjeu dans les travaux présentés ci-après qui se concentrent sur les régulations *top-down* des pucerons au sein des parcelles sans considération des actions menées ou non pour favoriser l'abondance ou l'activité de leurs ennemis naturels.

Stenberg et al. (2021) proposent le terme de « *bioprotection* » pour toutes les méthodes naturelles visant à contrôler les insectes ravageurs qui ne rentrent pas dans les critères de définition du contrôle biologique, c'est-à-dire les substances non-vivantes naturelles. Il faut cependant noter qu'en français, le mot « **biocontrôle** » renvoie quant à lui à un ensemble de méthodes de lutte contre les bioagresseurs des cultures s'appuyant sur l'utilisation de mécanismes naturels (organismes vivants ou substances issues du vivant). Le biocontrôle inclue donc les quatre types de contrôles biologique cités plus haut mais son utilisation récente renvoie souvent aux applications de substances d'origine naturelle ou de micro-organismes produits à l'échelle industrielle. Ce concept est associé à une définition officielle (article L. 253-6 du Code rural et de la pêche maritime, modifié par l'article 50 de la loi n°2014-1170) qui permet de

classer les produits de biocontrôle en quatre catégories : substances naturelles, médiateurs chimiques, micro-organismes et macro-organismes.

**Encadré 3 :**

On parle de **régulation** « *bottom-up* » lorsque la prolifération des ravageurs est limitée par la structure spatio-temporelle des peuplements végétaux dans ou autour de la parcelle via, par exemple, la limitation des ressources en végétaux hôtes des ravageurs (ex. en augmentant la diversité végétale), entraînant une compétition pour la ressource, la création de barrière physique, visuelle ou sensorielle, ou bien encore par l'utilisation de plantations pièges aux abords des parcelles (*trap crops*), qui vont freiner le ravageur sur sa colonisation de la parcelle. On peut également utiliser des variétés résistantes aux attaques des ravageurs, ou aux pathogènes transmis par ces derniers, ou encore modifier l'itinéraire technique afin de semer plus tardivement les cultures, permettant notamment de limiter les coïncidences phénologiques entre stades sensibles des plantes et pics d'attaque des ravageurs (Aghnoum et al., 2017).

On parle de **régulation** « *top-down* » lorsque la prolifération des ravageurs est limitée par l'activité des ennemis naturels des ravageurs. Dans cette approche, on part du principe que c'est la quantité et l'efficacité du/des prédateur(s) ou parasitoïdes dans le réseau trophique qui va influencer la dynamique de population des niveaux trophiques inférieurs, dont les ravageurs herbivores des cultures (Srivastava et al., 2009). Via une « cascade trophique », les interactions proie-prédateur affectent l'abondance, ou la masse corporelle du niveau trophique inférieur (*i.e.* le ravageur), ce qui aura pour effet de limiter l'effet du ravageur sur le prochain niveau trophique inférieur *i.e.* la plante (Rusch et al., 2010).

### 3. Les pucerons : un ravageur majeur des (grandes) cultures et un modèle et étudié

Les pucerons sont une super-famille d'insectes appelé Aphidoidea qui fait partie de l'ordre des Hemiptera, et du sous-ordre des Sternorrhyncha. La super-famille Aphidoidea comporte environ 4 000 espèces au niveau mondial, et environ 600 en France (Dedryver et al., 2010). Tous les pucerons se nourrissent de la sève en perçant les jeunes tissus des plantes grâce à leurs pièces buccales (stylets). Cela peut causer des dégâts physiques directs que les plantes tolèrent plus ou moins bien, mais aussi la transmission de virus végétaux vers les plantes (dégâts

indirects). Pour ces deux raisons, plusieurs espèces de pucerons sont considérées comme des ravageurs des cultures et des plantes ornementales. Dans les régions tempérées, ils colonisent 25 % des espèces de plantes (Dedryver et al., 2010; Dixon et al., 1987). Environ 450 espèces de pucerons se nourrissent de plantes cultivées, dont le blé, le soja ou le maïs. Cependant, seulement 100 espèces de pucerons (approximativement 2 % des 4 000 espèces mondiales) ont réussi à exploiter pleinement l'environnement agricole au point de représenter une menace économique (Blackman & Estop, 2007). A la fin des années 1980, Hill (1987) estimait que les pucerons représentaient 26 % des 45 espèces ravageurs majeures des cultures alimentaires (maïs, blé, pomme de terre, betterave, orge et tomate) dans les régions tempérées. Les pucerons provoquent près de 50 % des transmissions de virus par les insectes aux plantes cultivées (Katis et al., 2007; Nault, 1997). Ces dommages indirects sont souvent supérieurs à l'impact direct de l'insecte sur la plante (Dedryver et al., 2010). *Rhopalosiphum padi*, (le puceron bicolore des céréales ou puceron vert de l'avoine) est dans 90 % des cas responsable de la transmission du Barley yellow dwarf virus (BYDV), causant ainsi la Jaunisse Nanisante de l'Orge (Baaren et al., 2010), une maladie des Poacées (céréales cultivés et graminées adventices) répandue dans le monde entier. Cette maladie atrophie la plante et entraîne des baisses de rendement de 20 % en moyenne, pouvant aller de 0 à 80 % (Dedryver et al., 2010). Actuellement, l'usage de produits phytosanitaire constitue l'unique moyen de lutte contre le puceron vecteur du BYDV. L'utilisation d'insecticides (en pulvérisation ou en enrobage de semences) est la méthode la plus répandue. Comme nous avons pu le voir dans les premières parties de ce manuscrit, suite aux trois plans Ecophyto et conformément aux objectifs de réduction de l'usage des pesticides (« produits phytopharmaceutiques »), il est nécessaire de trouver des solutions alternatives moins impactantes pour l'environnement.

Grâce à leur cycle de vie court, les pucerons peuvent réaliser jusqu'à 20 générations par an, avec une variabilité en fonction des contextes climatiques et des espèces. Les pucerons sont remarquables par leur polymorphisme : ils peuvent présenter des cycles de vie complexes, avec une ou plusieurs plantes hôtes (pucerons dits diœciques ou hétéroœciques, respectivement, Hullé et al., 2020), avoir des populations d'individus aptères et ailés, des individus sexués (où les femelles sont ovipares), ou bien des femelles parthénogénétiques vivipares qui vont donner naissance à des individus génétiquement extrêmement proches de la mère (« clones »), avec des temps de génération encore plus courts (Dixon & Kindlmann, 1998). Ces différentes formes biologiques peuvent être présentes pour la même espèce de puceron, aux mêmes moments (ou non) durant leur cycle annuel. Les pucerons présentent un taux de fécondité élevé. La vitesse

de croissance des individus et leur taux de reproduction sont positivement liés à la température, jusqu'à une valeur optimum (Dean, 1974; Plantegenest et al., 1996). L'apparition d'individus ailés dans une colonie est dépendante de la densité d'individus (un phénomène « densité-dépendant ») ainsi qu'à la quantité de ressources disponibles pour la colonie. La présence d'individus ailés permet une dispersion plus lointaine, ce qui augmente la probabilité de trouver des habitats plus riches en ressources (Müller et al., 2001). Les pucerons, armés d'une grande capacité reproductive et d'une bonne capacité de dispersion, peuvent coloniser rapidement des parcelles agricoles entières (dispersion locale). Ils sont également capables de se disperser dans le paysage (migration sur de plus grandes distances), donnant naissance à de nouvelles colonies sur des plantes hôtes. Ces vols sont dits « de dissémination » et peuvent être actifs ou passifs. En termes de dynamiques, les colonies de pucerons se caractérisent souvent par une augmentation rapide de la population durant la période de végétation, suivie d'une diminution drastique liée à une réaction densité-dépendante de production d'individus migrants (Dixon, 1998). Il existe à grande échelle une multitude de populations de pucerons, que l'on peut considérer comme des patches, associés à des patches de plantes hôtes de bonne qualité (Kareiva, 1990).

#### 4. Les ennemis naturels des pucerons

Les prédateurs et les parasitoïdes sont les deux groupes d'ennemis naturels des pucerons les plus connus. Il existe d'autres phénomènes biologiques, telles que des maladies fongiques attaquant les pucerons (champignons entomopathogènes), qui peuvent affecter les populations de pucerons mais ceux-ci ne sont pas traités dans le cadre de cette thèse. Les ennemis naturels ont développé des stratégies évolutives capables de répondre à la forte variation en termes de qualité et de quantité, à la fois temporelle et spatiale, de leurs ressources. Aussi, de manière générale, l'ennemi naturel adulte « idéal » des pucerons est un insecte ailé, qui peut se déplacer aisément entre les différentes colonies afin de trouver les meilleures ressources (Messing & Brodeur, 2018). Les larves de ces prédateurs sont peu mobiles. Elles dépendent de la qualité et la quantité de la ressource en proies présentent localement, ce qui peut entraîner des mortalités de type famine, cannibalisme, ou prédation intragilde (Hironori & Katsuhiko, 1997; Osawa, 1993). La présence des prédateurs et des parasitoïdes est conditionnée par celle de leurs proies et de leurs hôtes. Théoriquement, il serait dans l'intérêt des prédateurs de conserver les populations de proies afin d'assurer leur propre survie, mais également la survie de leur descendance (Berryman & Kindlmann, 2022). On note cependant l'existence de prédateurs dits

« généralistes », qui peuvent survivre en absence de pucerons, en consommant d'autres espèces de proies.

On retrouve parmi les prédateurs plus ou moins spécialistes des pucerons les larves et individus adultes de coccinelles (*Coccinellidae*) (Iperti, 1999), les larves de syrphes (*Syrphidae*) (Raymond et al., 2014) ; ou bien les larves de chrysopes (*Chrysopidae*) (Villenave-Chasset, 2006). Ces différents groupes vivent dans les parties aériennes des plantes et leur régime alimentaire est en grande partie constitué de pucerons. On retrouve également de la prédation de pucerons chez des arthropodes qui se déplacent au niveau du sol (ou dans la végétation) tels que les araignées (*Araneae*), même si de nombreuses espèces sont présentes dans la végétation, les carabes (*Carabidae*), les faucheurs (*Opiliones*) ou bien encore les staphylins (*Staphylinae*) (Helenius, 1990). Cependant, ces prédateurs sont principalement généralistes et incluent les pucerons dans leur régime alimentaire de manière opportuniste, profitant de chutes de pucerons depuis les strates plus hautes de la végétation, suite à l'arrivée de prédateurs dans la végétation (Thies et al., 2011). Les araignées qui tissent des toiles peuvent attraper les pucerons dans leur piège et d'autres espèces d'araignées sans toile peuvent les chasser sur la végétation ou sur le sol (Birkhofer et al., 2008).

On retrouve également parmi les plus importants auxiliaires de régulation de pucerons les parasitoïdes de l'ordre des hyménoptères (microguêpes), de la famille des *Braconidae* (van Emden et al., 2008). La plupart des individus adultes des espèces d'hyménoptères parasitoïdes étudiées sont consommateurs de pollen et de nectar, mais certains sont aussi prédateurs. Cependant, ils réalisent une partie de leur cycle de vie en tant que parasitoïde au sein d'un autre organisme « hôte », tels que les pucerons, qui se transforment *in fine*, après leur mort, en « momies », preuve visible du parasitisme.

## 5. L'écologie du paysage pour comprendre le contrôle biologique

Un paysage est un niveau d'organisation écologique supérieur à l'écosystème. L'écologie du paysage permet d'étudier les liens entre patrons d'organisation du paysage et différents processus écologiques (Turner et al., 2006), dont le contrôle biologique. Le principe de l'écologie du paysage est de considérer que ces derniers sont variés et hétérogènes en termes d'occupation des sols, et que cette diversité va impacter grandement la dynamique de la biodiversité ou des processus écologiques associés à ces paysages. Les dynamiques de population, de distribution spatio-temporelle des espèces et des communautés d'insectes

peuvent s'expliquer par les structures spatiales (complexité du paysage : hétérogénéité de composition et de configuration) et temporelles des paysages (rotation des cultures, itinéraires techniques (ITK)) (Fahrig et al., 2011; Jonsson et al., 2014). La majorité des études menées sur les relations entre le fonctionnement des paysages, leurs structures spatio-temporelles et la biodiversité a adopté une approche « horizontale » du problème, ne considérant que la diversité des espèces au sein d'un même niveau trophique, sans considérer les interactions au sein des chaînes trophiques. Il existe pourtant des méta-analyses démontrant la relation entre composition et configuration du paysage sur le contrôle biologique dans différents agroécosystèmes (Chaplin-Kramer & Kremen, 2012; Veres et al., 2013), suggérant que plus un paysage sera hétérogène, plus il favorisera la présence d'ennemis naturels et plus les taux de prédation et de parasitisme seront élevés. Ces conclusions sont néanmoins remises en question par une étude globale démontrant que le contrôle biologique et les populations de ravageurs et d'ennemis naturels réagissent de manière très variable selon les contextes d'études (Karp et al., 2018; Tschardt et al., 2016).

## 6. Les dynamiques des réseaux trophiques impliquant les pucerons

### **Encadré 4 :**

Dans ce manuscrit, nous parlons de « dynamique » comme l'évolution dans le temps d'un phénomène. Ainsi, lorsque nous évoquons des « dynamiques de populations », nous parlons des variations du nombre d'individus d'une population au cours du temps.

Nous ne considérons pas l'aspect spatio-temporelle, sauf si spécifié.

Bien que l'efficacité de la régulation des populations de pucerons par de nombreux groupes de prédateurs cités précédemment ait été étudiée et démontrée (Holland et al., 2004a; Östman et al., 2001; Tenhumberg & Poehling, 1995), il est important de mentionner que peu d'études se sont intéressées aux actions conjointes de plusieurs de ces auxiliaires, de leurs potentielles interactions et de leurs effets positifs ou négatifs sur l'efficacité de la régulation (Cardinale et al., 2003). En outre, il est reconnu que la dynamique conjointe des populations de ravageurs et d'auxiliaires est un facteur clé de l'efficacité des régulations biologiques, mais son rôle est encore trop peu étudié (Raymond et al., 2015; Welch & Harwood, 2014). La grande majorité des travaux mesurant les contrôles biologiques par conservation utilisent des approches « statiques », souvent basées sur des observations ponctuelles à une seule date par an (ou par

saison), souvent pour des raisons logistiques. En conséquence, plusieurs travaux de revues et de (méta-)analyses de grands jeux de données internationaux, cherchant à déterminer les facteurs déterminant l'efficacité du CBC, soulignent la nécessité de prendre davantage en compte ces dynamiques temporelles et spatio-temporelles (Iuliano & Gratton, 2020; Karp et al., 2018; Ratsimba et al., 2022; Schellhorn et al., 2015). De plus, dans le contexte de changements climatiques, il devient primordial de se concentrer sur la dynamique temporelle du contrôle biologique, car cela peut affecter la phénologie des plantes et des insectes herbivores et carnivores et perturber la synchronicité spatiale et temporelle de ces derniers, modifiant ainsi leurs interactions (Schmitz & Barton, 2014; Thomson et al., 2010).

La structure et la dynamique des réseaux trophiques et donc des régulations naturelles est le résultat de nombreuses autres dynamiques telles que celles de la météo, des cultures, des couverts végétaux et des pratiques agricoles sur la parcelle et dans le paysage environnant. Différents facteurs biotiques et abiotiques liés au réseau d'interactions trophiques peuvent augmenter (ou diminuer) la variabilité temporelle des processus du contrôle biologique. En effet, des changements biotiques et abiotiques auront des effets sur les dynamiques des populations du ravageur, et/ou des ennemis naturels et donc des interactions possibles (Raymond et al., 2015). Un simple décalage des périodes de présence des ennemis naturels et des proies peut engendrer soit une explosion de la population de ravageurs, soit une régulation voire une suppression complète de la population de ravageurs, (Figure 3) (Welch & Harwood, 2014).

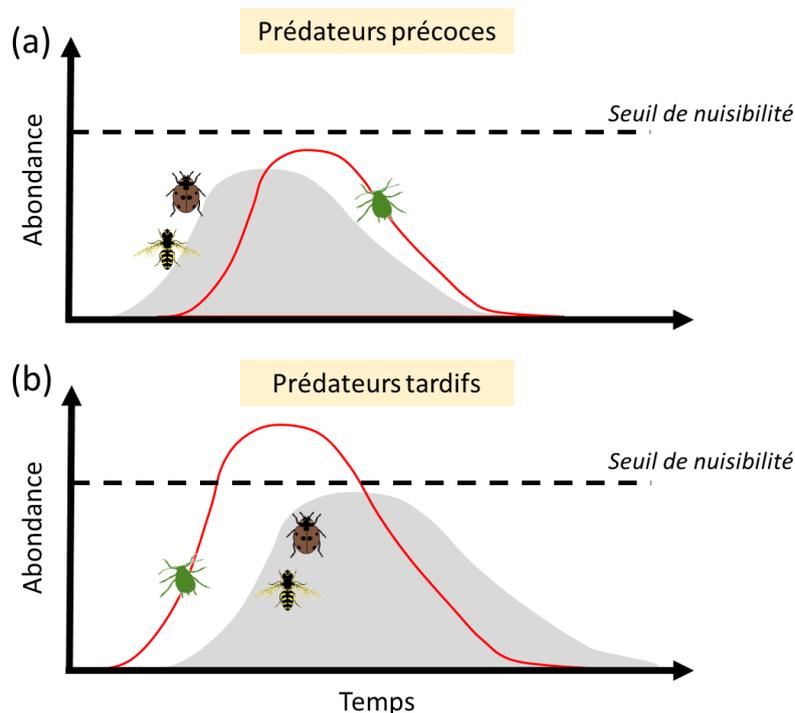


Figure 3: Représentation schématique de l'effet de la temporalité des pics d'ennemis naturels (courbe avec surface grise) par rapport à celle du ravageur (lignes rouges pleines). Cet effet est un des principaux déterminants de la régulation. Dans le cas (a), une arrivée précoce des ennemis naturels lorsque la population de ravageurs est encore faible va permettre de réduire la vitesse de croissance de la population du ravageur et de le maintenir en dessous du seuil de dégâts économiques (lignes pointillées horizontaux). Dans le cas (b), une arrivée plus tardive des populations d'ennemis naturels ne va pas exercer une régulation assez forte sur une population de pucerons déjà largement établie dans la parcelle (adapté de Welch & Harwood, 2014 et de Raymond et al., 2015)

Que ce soit pour la prédation ou le parasitisme, il est souvent considéré que le contrôle biologique serait plus efficace s'il avait lieu tôt dans la saison culturale, par exemple au début du printemps, avant la phase de croissance exponentielle des ravageurs (Ekbohm et al., 1992; Kindlmann et al., 2010; Raymond et al., 2015; Werf, 1995). À cette période, on observe plutôt des prédateurs généralistes, les auxiliaires spécialistes arrivant souvent une fois que les cultures sont assez développées et que leurs ressources hôtes (les pucerons) sont présentes en nombres suffisants (Diehl et al., 2013).

## 7. Réseau trophique et diversité fonctionnelle

Les agroécosystèmes sont des systèmes complexes où de nombreuses espèces peuvent interagir de différentes manières (compétition, prédation, parasitisme, intimidation, mutualisme, commensalisme, etc.) et sur des échelles spatiales et temporelles variées. De plus, de fortes interactions existent entre ces processus biologiques et les différentes pratiques

agricoles (travail du sol, choix des cultures, application de pesticides et de fertilisants, récolte, etc.), qui opèrent également sur différentes échelles spatiales et temporelles (Mulder et al., 2013; Welch & Harwood, 2014). Toutes ces interactions peuvent être regroupées dans un cadre théorique général nommé « réseau d'interactions » (Figure 4), qui permet notamment de répondre aux questions liées aux problématiques des réseaux trophiques (Bohan et al., 2013; Welch & Harwood, 2014).

Dans le cadre du CBC, les études se concentrent le plus souvent sur une chaîne tritrophique unique comprenant la culture végétale, un ravageur (herbivore) et souvent un seul ennemi naturel (carnivore), représenté par la cadre orange sur la figure 4 (Ratsimba et al., 2022). Cependant, d'autres études notent l'importance de considérer également ce qu'on appelle la « diversité verticale » au sein des réseaux trophiques : une diversité d'ennemis naturels et de proies, avec différents traits fonctionnels. Cette diversité verticale va impacter fortement les assemblages d'espèces et le fonctionnement des écosystèmes (Duffy et al., 2007; Soliveres et al., 2016; Thébault & Loreau, 2003; Wang & Brose, 2018). Un des enjeux actuels est donc de prendre en compte l'ensemble du réseau trophique (*food-web*) (Rooney & McCann, 2012), c'est-à-dire les différents arthropodes en interaction pouvant faire office de proies alternatives. Il faut aussi inclure la diversité des ressources végétales (dans la parcelle et dans le paysage alentours) pouvant servir de support (habitat, ressource) à la fois aux ravageurs mais aussi aux ennemis naturels et proies alternatives, et/ou fournissant par exemple des ressources en nectar et pollen aux parasitoïdes (Figure 4) (Gardarin et al., 2018). Les interactions complexes entre plantes cultivées et non cultivées (adventices, bandes enherbées ou fleuries, prairies, arbres et d'autres structures dans le paysage), ravageurs et ennemis naturels, liées à leurs propres dynamiques intrinsèques, sont à l'origine de la forte variabilité des régulations naturelles observées. Pour cela, les approches de CBC basées sur l'augmentation de la diversité des habitats naturels dans les paysages agricoles montrent des résultats variables (Karp et al., 2018; Tscharrntke et al., 2016).

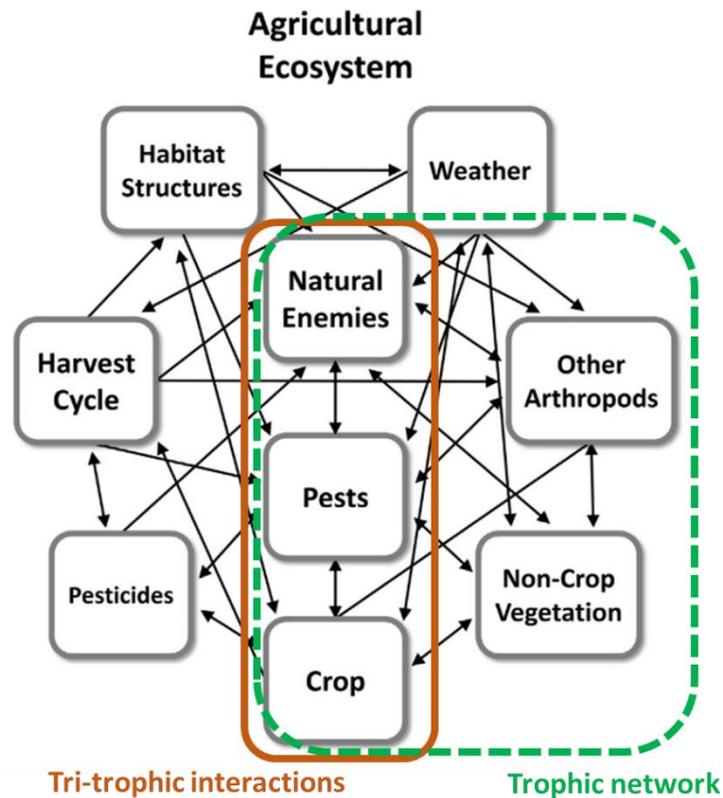


Figure 4: Réseau d'interactions biotiques et abiotiques d'un réseau trophique (cadre en vert pointillé) dans un agroécosystème (modifié depuis Welch & Harwood, 2014).

Cette approche par réseau d'interactions au sein des agroécosystèmes peut fournir de nouvelles connaissances quant à l'influence des différentes communautés d'arthropodes les unes sur les autres et des services de régulation qui peuvent en découler, et ce, à différentes échelles spatiales (parcelle, exploitation, paysage) et à différents niveaux d'organisation (espèces, communauté ou écosystème) (Tixier et al., 2013).

De manière générale, il existe souvent une relation positive entre la diversité biologique (niveaux génétiques, taxonomiques ou fonctionnels) en présence, et la stabilité spatio-temporelle des services écosystémiques (Cardinale et al., 2012). Ce lien positif entre diversité et services écosystémiques peut s'expliquer (a) par des mécanismes de complémentarité entre espèces exploitant des ressources différentes, (b) par des interactions positives entre espèces telles que la facilitation et (c) par l'effet d'échantillonnage (*sampling effect*), un plus grand nombre d'espèces va augmenter les chances d'avoir une espèce « clé » capable de réaliser efficacement la fonction recherchée (Huston, 1997; Rouabah et al., 2022; Tilman, 1996). C'est ce qui est nommé « effet d'assurance » (*Insurance Effect*) ou « effet de moyenne » (*Averaging*

*Effect*), et qui permet à un écosystème présentant une forte biodiversité d'être plus à même de répondre aux perturbations car cette diversité des espèces limitera l'impact des perturbations du milieu (Doak et al., 2013; Naeem & Li, 1997).

Cependant, il existe des cas où l'augmentation de la diversité biologique conduit à un effet neutre, voir négatif sur le fonctionnement d'un écosystème (Cardinale et al., 2006; Hooper et al., 2005), qui peut s'expliquer par la présence d'espèces utilisant les mêmes ressources et stratégies écologiques et ainsi entrer en compétition ou perturber leur comportement (Hooper et al., 2005). La caractérisation fonctionnelle des espèces, c'est-à-dire de leurs traits morphologiques, physiologiques, phénologiques ou de comportement au sein des communautés (processus de recherche de la proie par exemple), permet une explication plus mécaniste des liens entre composition des communautés, changement environnementaux et fonctionnement des écosystèmes (et de leurs dynamiques). Ces caractéristiques fonctionnelles permettent de formuler des explications sur le fonctionnement des écosystèmes (Cardinale et al., 2012; Gagic et al., 2015). L'utilisation d'une approche basée sur la caractérisation fonctionnelle des espèces (vs. une approche taxonomique) permet ainsi de simplifier la complexité apparente de la diversité biologique (Garnier & Navas, 2012).

Au sein des agroécosystèmes, on a donc des interactions trophiques qui impliquent une diversité biologique et fonctionnelle « verticale » du réseau qui va impacter le fonctionnement de cet écosystème (Poisot et al., 2013). Les changements environnementaux (biotiques et abiotiques) ne vont pas avoir un effet uniquement sur un seul organisme mais vont se propager dans la dimension verticale et horizontale au sein des réseaux trophiques et vont ainsi impacter le fonctionnement de l'écosystème et sa dynamique (Tylianakis et al., 2008).

## 8. L'hypothèse allométrique sur les relations entre diversité fonctionnelle et régulation biologique

Comme souligné dans la partie précédente, une approche par la biodiversité fonctionnelle est importante pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes, et peut être prometteuse pour prédire les interactions entre espèces (Bartomeus et al., 2016; Eklöf et al., 2013). Dans le cadre des études liées au CBC et aux interactions entre prédateurs et proies, l'importance des traits comme la masse corporelle ou la taille des corps des espèces est soulignée (Brose et al., 2019; Rusch et al., 2015; Schneider et al., 2012). Les prédateurs ont tendance à mieux exploiter les proies d'un à deux ordres de grandeur plus petit qu'eux, avec une force de prédation

décroissante pour les proies plus petites et plus grandes (Figure 5) (Brose, 2010). Aussi, les rapports de masses corporelles entre prédateurs et proies sont considérés particulièrement importants pour prédire les forces d'interactions au sein du réseau trophique (Curtsdotter et al., 2019; Jonsson et al., 2018; Rusch et al., 2015). Il en résulte une relation en forme de cloche (Figure 5) entre les taux de prédation *per capita* et le rapport de masses corporelles prédateur – proie (Brose et al., 2008).

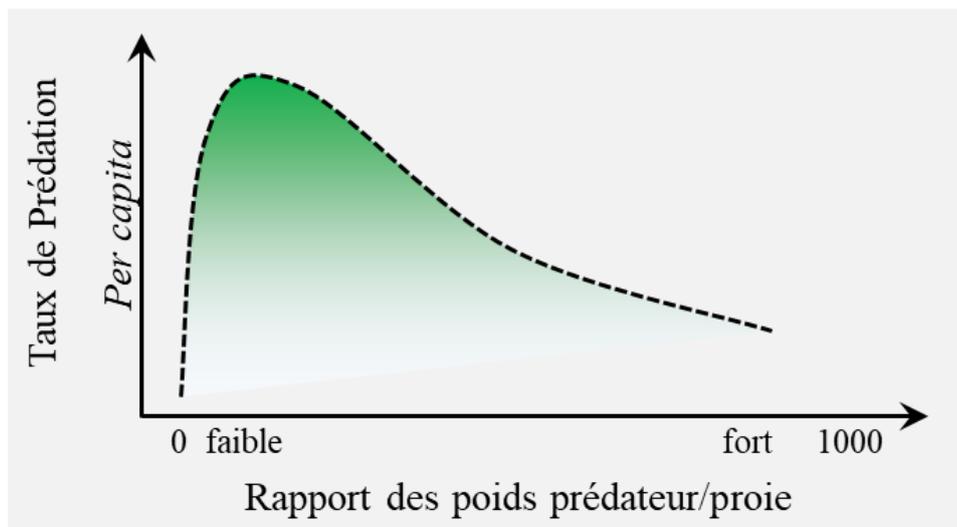


Figure 5: Relation entre le rapport des masses corporelles prédateur – proie le taux de prédation *per capita* (adapté de Brose et al., 2008). Si les masses corporelles des deux espèces (ou de deux individus de la même espèce) sont trop similaires voire inversées (à gauche), les interactions de prédation deviennent physiquement impossibles. En revanche, si les proies sont de très petite taille par rapport aux prédateurs (à droite), le gain énergétique pour le prédateur par rapport au temps de recherche, de capture et d'ingestion des proies devient de plus en plus faible. La théorie de la stratégie optimale de recherche de nourriture (optimal foraging, Macarthur and Pianka, 1966) prédit que les prédateurs auraient un intérêt à éviter de trop petites proies. Entre ces deux extrêmes se trouverait donc un rapport de masses corporelles optimale. Cependant, la valeur de ce rapport idéal et la forme exacte de la courbe unimodale (symétrique vs. asymétrique, mais aussi étroite vs. large) ne sont pas connues et doivent être déterminées empiriquement (Curtsdotter et al., 2019 ; Schneider et al., 2012).

La masse corporelle d'un organisme peut également être corrélée à d'autres caractéristiques telles que ses besoins énergétiques, ses taux d'attaques ou temps de manipulations et de digestion des proies ou encore, sa mobilité (Brown et al., 2004). Aussi, selon l'hypothèse allométrique, il existe une relation entre la masse corporelle d'un organisme et son comportement trophique (*ibid*), et donc une relation entre les masses corporelles et les forces d'interactions trophiques (Schneider et al., 2012). La caractérisation allométrique des relations trophiques est donc une voie prometteuse dans le développement de modèles de prédiction de ces relations (Curtsdotter et al., 2019; Wootton et al., 2021).

## 9. Prédire les contrôles biologiques et leurs dynamiques

Il est nécessaire de fournir aux agriculteurs des alternatives aux pesticides via le contrôle biologique, tout en assurant un modèle économique viable de leurs exploitations (Jacquet et al., 2022). Pour développer de telles solutions, il est important de connaître, dans le système agricole ciblé, ce qui va favoriser ou limiter la nuisibilité du ravageur, et comment le contrôle biologique pourra réduire ses dommages sur la culture (Jacquet et al., 2022). Pour cela, la surveillance des parcelles, couplée à des outils de prédiction qui prendraient en compte les différents déterminants biotiques et abiotiques des régulations biologiques, permettrait de venir en appui des prises de décisions des agriculteurs (Giles et al., 2017). Il est donc nécessaire d'améliorer la surveillance épidémiologique des parcelles, que ce soit pour mesurer la menace du ravageur ou pour évaluer le potentiel de régulation par les ennemis naturels.

En France, la prévision des risques liés aux maladies et ravageurs des cultures, incluant les pucerons, est réalisée via un réseau de parcelles de référence distribuées sur tout le territoire. Des experts, travaillant pour des instituts techniques, chambres d'agriculture, coopératives agricoles, entreprises de conseil, y effectuent des observations régulières, le plus souvent hebdomadaires, sur la base de protocoles standardisés couvrant les principaux bioagresseurs des grandes cultures. Les résultats sont synthétisés et publiés régulièrement (pour chaque région et chaque culture) dans les « bulletins de santé du végétal » (BSV, <https://agriculture.gouv.fr/bulletins-de-sante-du-vegetal>), qui sont gratuitement mis à disposition des agriculteurs, conseillers agricoles et chercheurs via les sites internet des chambres régionales d'agriculture et des DRAAF. Ces bulletins informent uniquement sur les niveaux de populations de bioagresseurs (ravageurs, maladies), mais ne contiennent pas d'informations sur les présences ou absences d'auxiliaires, ou le cas échéant, des informations seulement qualitatives. En plus, les BSV ne produisent pas de prédictions sur les dynamiques de population de pucerons attendues les jours ou semaines à venir. Ils sont actuellement très utiles pour alerter des agriculteurs d'une présence régionale (et donc potentiellement locale) de ravageurs dont celle des pucerons. Cependant, dénués d'observations d'auxiliaires ainsi que de modèles de prédictions des populations de ravageurs, de tels bulletins ne peuvent pas être mobilisés pour juger de l'évolution de ces populations sous les effets de régulations naturelles de type *top-down* par des auxiliaires, ou *bottom-up* par les caractéristiques de la végétation. L'intégration de telles observations et prévisions pourrait permettre aux agriculteurs de reculer la date, voire de faire des impasses sur des traitements insecticides malgré la présence (régionale ou locale) d'un ravageur (Bonato et al., 2023).

Mieux connaître les leviers des dynamiques de populations d'insectes et de leurs interactions au sein d'un réseau trophique nous permettrait de faire un pas de plus vers une prédiction des régulations naturelles (Tixier et al., 2013). Cela constituerait une avancée majeure en termes de sensibilisation des acteurs de la protection des cultures (agriculteurs, conseillers) à l'efficacité des régulations biologiques dans différentes situations. Ces prédictions constitueraient donc un atout majeur pour accompagner la réduction d'utilisation de pesticides, mais également pour déterminer les cas où les cultures seraient réellement menacées du fait d'un CBC insuffisant et où une intervention pour protéger la culture s'avèrerait indispensable. L'enjeu serait donc de développer des outils d'aide à la décision, basés sur des modèles de prédiction des régulations, qui permettraient d'estimer le potentiel de régulation biologique durant le cycle des cultures (Ratsimba et al., 2022). Une attention particulière serait portée dès le début de la saison culturale, période où l'efficacité des ennemis naturels est la plus attendue afin de ralentir la phase initiale de croissance des populations du ravageur, et ce, jusqu'au stade de sensibilité maximale de la culture (Figure 3) (Raymond et al., 2015).

#### 10. La modélisation, un outil de recherche incontournable

La modélisation consiste à développer une représentation simplifiée (*i.e.* un modèle) d'un phénomène et/ou d'un système/objet réel, afin de pouvoir l'étudier et mieux comprendre, voire prédire son évolution ou comportement. Minsky (1965) explique que :

*« Pour un observateur B, un sujet A\* est un modèle d'un objet A si B peut utiliser A\* pour répondre à des questions qui l'intéressent sur A »*

La création d'un modèle a pour objectif de répondre à une (liste d') interrogation(s) posée(s) sur un objet ou un phénomène donné. Ce cadre de besoins guide le modélisateur (a) à définir les phénomènes et les objets à représenter dans le modèle, et (b) à identifier les observations à faire sur ce modèle pour répondre aux questions posées. La création du modèle introduit une notion de compromis quant aux nombres et précisions de phénomènes, processus ou entités à représenter, tout en considérant les hypothèses du modélisateur sur leurs importances relatives afin de pouvoir répondre aux questions posées. Ces objectifs peuvent être l'étude d'un processus biologique spécifique ou la représentation d'un système entier plus ou moins complexe, par exemple dans le but de produire un outil d'aide à la décision (OAD) en agriculture.

Les modèles qui vont nous intéresser dans le cadre de cette thèse sont les modèles numériques, c'est-à-dire des algorithmes codés dans un langage informatique. Il existe également des modèles dits « analogiques » : des modèles physiques réduits, avec des constituants caractérisés par des propriétés identiques/proches de ce que l'on souhaite représenter, tels que les modèles décrivant les subductions ou de collisions de plaques tectoniques utilisés en recherche géologique (Graveleau et al., 2012).

Une fois le modèle créé, la simulation de ce dernier vise à permettre d'apporter les éléments de réponse aux questions posées à sa création. L'action de simuler un modèle dit « dynamique » a pour but d'observer le comportement de ce dernier au fil du temps. Ce comportement peut varier, entre autres, en fonction de son état initial, de son état à l'itération précédente, de paramètres d'entrées ou du nombre d'itérations. Il est nécessaire de faire varier les paramètres du modèle et de lancer plusieurs simulations pour avoir un aperçu plus complet du comportement, du potentiel, et des limites du modèle (Siebert, 2011).

La modélisation numérique offre la possibilité de manipuler des représentations des objets étudiés. Cette manipulation serait impossible d'un point de vue expérimental ou nécessiterait des investissements temporels et financiers trop élevés. La modélisation permet de vérifier des hypothèses afin de répondre aux questions soulevées par des expérimentations empiriques, et peut, à son tour, permettre de formuler de nouvelles hypothèses, et guider la création de nouveaux protocoles expérimentaux (Théron, 2019).

Les chercheurs et chercheuses en agroécologie ont largement adopté la modélisation pour traiter les questions des dynamiques d'interaction des populations d'insectes (Alexandridis et al., 2021; Deguine et al., 2021; Jacquet et al., 2022). On retrouve ainsi dans le document d'orientation générale INRA #2025 (<https://hal.science/hal-01607768/document>) :

*« Les technologies numériques prennent une place centrale dans la collecte, l'organisation, le traitement et l'exploitation de l'information et des connaissances. Ce contexte offre un cadre naturel au développement de représentations formelles, à la modélisation des systèmes et à leur exploration par la simulation pour poser en retour de nouvelles questions à la biologie et susciter de nouvelles expérimentations » (page 31).*

*« La dynamique de populations et de communautés à l'échelle d'un agroécosystème et son impact en termes de performances, de services écosystémiques et de durabilité :*

- *Les représentations formelles, dynamiques et multi-échelle, des entités et des agents structurant les agroécosystèmes dans un paysage ou un réseau d'échange*
- *La modélisation des interactions biotiques et abiotiques dans l'espace, couplant dynamique et génétique des populations y compris les processus évolutifs, et la*

*quantification des incertitudes et de la variabilité dans cette modélisation* » (page 31).

Le travail mené durant ce projet de thèse est partie intégrante de l'enjeu de développer et d'utiliser des modèles représentant *des interactions biotiques supports des régulations biologiques* ([INRAE 2025](#)) afin de faire progresser les connaissances sur ces phénomènes et d'accompagner la transition agroécologique.

11. La modélisation des régulations biologiques, laboratoire numérique pour simuler les dynamiques d'interactions d'un réseau trophique

11.1. Les différents types de modèles

Comme mentionné précédemment, la disponibilité d'outils prédictifs profiterait grandement à la promotion et l'amélioration du CBC, et ainsi au développement de systèmes agroécologiques moins consommateur de pesticides. Ces outils seraient d'autant plus appréciés s'ils étaient utilisables sur une large diversité d'agroécosystèmes (Kleijn et al., 2019).

Il existe deux grands types de modèles traitant du contrôle biologique par les invertébrés (Alexandridis et al., 2021). D'un côté les modèles dits « **corrélatifs** », basés sur les relations statistiques entre les caractéristiques d'un système, telles que la composition ou configuration du paysage et l'abondances d'insectes, sans prendre explicitement en compte des mécanismes et des variables intermédiaires décrivant les processus et interactions. Ils peuvent prendre des formes diverses comme des régressions multiples (e.g. Downie et al., 1999), des modèles linéaires à effets mixtes (LMM, e.g. Clough et al., 2005), des modèles linéaires généralisés (GLM, e.g. Dong et al., 2015) ou des modèles additifs généralisés (GAM, e.g. Cotes et al., 2018). D'un autre côté, on trouve des modèles dits « **mécanistes** », qui visent à représenter explicitement les processus écologiques sous-tendant les dynamiques, voire les interactions, entre les agents d'un système, ici des plantes, ravageurs, et/ou prédateurs/parasites. Ce type de modèle inclut un grand nombre de processus et nécessite souvent une quantité conséquente de données d'entrée (Alexandridis et al., 2021).

Cette dichotomie cache en fait un continuum de modèles (Dormann et al., 2012). En pratique, les modèles sont souvent des combinaisons des deux catégories. Les modèles bayésiens sont par exemple basés sur des modèles corrélatifs mais permettent d'introduire des variables intermédiaires qui correspondent à la description de processus intermédiaires. Des modèles dits « autorégressifs », dans lesquels la série temporelle est expliquée par ses valeurs

passées plutôt que par d'autres variables, comme celui utilisé par Bommarco et al. (2007) permettent d'analyser la dépendance du taux de croissance des pucerons à la densité des populations de ces derniers, en introduisant des informations mécanistes dans un modèle corrélatif. Les modèles d'équations structurelles (*structural equation models, SEM*) se situent également entre des modèles corrélatifs et mécanistes et permettent d'étudier par exemple les réseaux d'interactions (Alexandridis et al., 2021; Diekötter et al., 2007).

Chaque type de modèle présente ses forces et ses faiblesses. Néanmoins, la littérature est largement dominée par des publications portant sur des modèles corrélatifs (Dormann et al., 2012 ; Alexandridis et al., 2021). Ces derniers, sont généralement difficilement transposables hors de la situation particulière pour laquelle ils ont été développés (Karp et al., 2018; Martin et al., 2019; Perennes et al., 2023). Un modèle mécaniste offre, en théorie, un plus grand potentiel de transposabilité puisque qu'il est moins contingent de relations statistiques propres à la situation étudiée. Les modèles mécanistes permettent généralement des interprétations plus aisées de leurs résultats considérant le caractère explicite des hypothèses qui les sous-tendent (Cuddington et al., 2013). Les modèles mécanistes présenteraient donc un potentiel plus intéressant pour la compréhension, voire la prédiction, des dynamiques de régulations biologiques et pour aider à formuler de nouvelles hypothèses quant aux mécanismes complexes étant à l'origine des variations de ces régulations (Martin et al., 2019).

En modélisation, notamment lors du développement de modèles mécanistes, Levins (1966) observe qu'il est souvent nécessaire de trouver un compromis entre trois objectifs divergents : la précision, le réalisme et la généralité du modèle (Figure 6). Dans le cadre de la modélisation des interactions trophiques et des dynamiques de population, entre autres, il est souvent nécessaire de faire un sacrifice sur un des trois objectifs pour être pertinent sur les deux autres (Levins, 1966). En fonction des compromis réalisés, trois grands types de modèles sont développés (Figure 6) ; des modèles

- **Spécifiques** qui représentent, de manière réaliste et précise, un réseau tritrophique particulier mais manquent de généralité (pas applicables à d'autres réseaux composés d'autres espèces).
- **Théoriques** qui se focalisent sur les caractéristiques essentielles qui sont à l'origine des comportements observés en contrôle biologique dans les différents systèmes. Ils sont supposés généraux mais peu réalistes et ne visent pas la prédiction.

- **Conceptuels** qui représentent des relations de causalité qui peuvent s'appliquer à plusieurs systèmes, sans les qualifier. C'est également une approche plutôt générique, mais incapable de générer des prédictions précises pour un réseau en particulier.

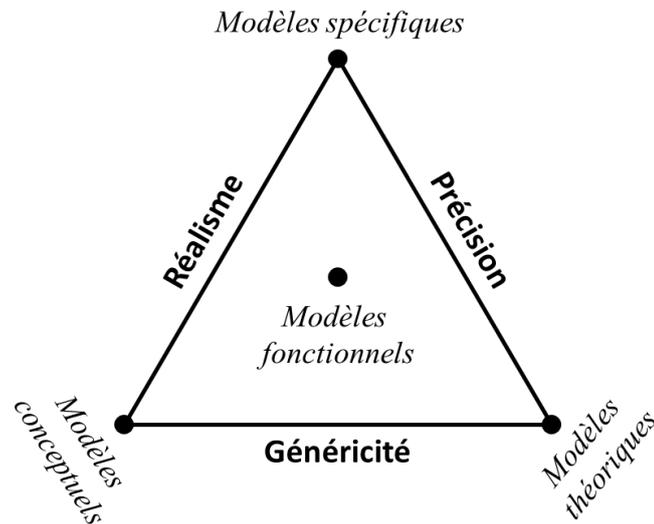


Figure 6: Les trois stratégies de conceptualisation d'un modèle selon Levins (1966). On est souvent obligé de sacrifier une propriété d'un modèle aux bénéfices des deux autres. Les modèles fonctionnels introduits par Barandiaran et Moreno (2006) tentent de trouver un compromis et combiner des éléments de généralité, réalisme et précision (Adapté de Bullock 2014).

On peut noter que Barandiaran & Moreno (2006), en reprenant les idées de Levins, ajoutent un quatrième type de modèle, occupant le centre du tripode proposé par ce dernier (Figure 6). Cette nouvelle catégorie est nommée « modèles fonctionnels » et est une tentative de compromis entre les trois stratégies proposées par Levins (1966).

## 11.2. Les différents formalismes des modèles de régulation biologique

Historiquement, le formalisme de modèle à système d'équations différentielles connu sous le nom de Lotka-Volterra (Lotka, 1920; Volterra, 1927) a été utilisé pour représenter les interactions proie-prédateur. Ce type de modèle mathématique a servi de base à de nombreux autres modèles pour représenter des interactions dynamiques au sein de chaînes trophiques (Malard et al., 2020; Tixier et al., 2013). Cependant, il a été démontré que ce type de modèle n'est pas pertinent pour modéliser les dynamiques de population de pucerons s'inscrivant au sein d'un réseau d'interactions trophiques, pour lesquelles les modèles de réseaux trophiques structurés semblent préférables (Kindlmann & Dixon, 1993, 2001).

Depuis, de nombreux autres types d'algorithmes ont vu le jour afin de représenter les relations trophiques entre ravageurs et ennemis naturels. On y trouve des modèles décrivant la dynamique de populations de pucerons modélisées au travers d'une seule équation de croissance incluant quelques paramètres comme le taux intrinsèque de croissance des populations, l'effet de la température sur ce taux de croissance, le taux de mortalité issue de différentes origines (prédation, parasitisme), ou bien la capacité de charge du milieu (Bianchi et al., 2007; Bianchi & Van Der Werf, 2003; Plantegenest et al., 2001a). En complément de ce type de modèles relativement simples, on trouve des modèles très explicites, décrivant en détail les différents stades de croissance des organismes du réseau (pucerons, ennemis naturels et plantes) et des processus associés (croissance, prédation/parasitisme, émigration/immigration, hibernation, etc.) (Bahlai et al., 2013; Vinatier et al., 2012). Ces modèles complexes requièrent des connaissances fines sur les divers paramètres régissant le cycle de vie des stades des organismes représentés, par exemple :

- le temps passé à chaque stade ;
- les différents déclencheurs de passage aux stades suivants (températures seuils, sommes de degré-jours seuils, etc.) ;
- les taux de mortalité de chaque stade causés par divers processus tels que la prédation et le parasitisme ;
- les taux d'émigration et d'immigration depuis des patchs voisins ;
- les distances de dispersion possibles entre patchs en fonction du vent, du paysage, etc.

Enfin, d'autres modèles se basent sur les traits fonctionnels des organismes, comme leur taille ou leur masse corporelle, simplifiant alors la représentation des interactions trophiques en les basant sur les hypothèses allométriques (voir partie 8 de l'introduction), les faisant dépendre du ratio de masses corporelles entre prédateur et proie, limitant le nombre de paramètres à estimer (Schneider et al., 2012 ; Curtsdotter et al., 2019 ; Wootton et al., 2021). Cette représentation a l'avantage de pouvoir modéliser l'ensemble d'un réseau trophique, contrairement aux modèles descriptifs qui vont se limiter à une seule ou quelques espèces, du fait du trop grand nombre de paramètres à estimer pour chaque organisme modélisé.

## 12. Questions et stratégies de recherche et démarche générale

Ce travail de thèse vise à identifier les déterminants des dynamiques de populations de pucerons sous influence des régulations par leurs ennemis naturels au sein des parcelles de grandes cultures pour ensuite développer un modèle de simulation de ces dynamiques. À terme, ce modèle pourrait être utilisé pour le développement d'un OAD permettant de prendre en compte ces régulations dans la stratégie de protection des cultures et ainsi limiter l'utilisation de produits phytopharmaceutiques. Dans mon travail de thèse, j'ai considéré :

- a) que les utilisateurs potentiels d'un OAD de prédiction des régulations des pucerons seraient avant tout des conseillers agricoles ;
- b) que l'hypothèse allométrique semble être une voie prometteuse pour la simplification et la paramétrisation des modèles de réseau trophique.

Via une approche de modélisation, ma thèse vise à répondre à la question suivante :

**Est-il possible de prédire les dynamiques intra-annuelles des populations de pucerons des grandes cultures sous l'influence des relations d'un réseau trophique (prédation et parasitisme), du climat à l'échelle de la parcelle agricole ?**

Afin de répondre à cette question, je me suis intéressé à la fois à l'état des connaissances sur les déterminants des dynamiques des populations de pucerons au sein des parcelles de grandes cultures et à la manière dont ces connaissances sont intégrées dans les modèles. J'ai ensuite cherché à développer un modèle de prédiction de ces dynamiques. À partir de ces éléments, la question initiale peut être déclinée en deux sous questions :

- i. Quelles sont les connaissances sur les déterminants biotiques et abiotiques des dynamiques des populations d'arthropodes dans le paysage agricole ?
- ii. Comment intégrer ces connaissances dans un modèle de simulation de populations de pucerons sous l'influence des facteurs climatiques et des ennemis naturels ?

Afin de répondre à ces deux questions, j'ai structuré mon travail en trois étapes :

- ❖ Réalisation d'une revue exhaustive des connaissances disponibles sur les déterminants des dynamiques de populations de pucerons, de leurs ennemis naturels (prédateurs, parasitoïdes) et de leurs interactions dans les grandes cultures en région tempérée. De

manière originale, cette revue de la littérature synthétise à la fois les connaissances issues d'expérimentation et celles formalisées dans les modèles. Cette revue a donné lieu à un article publié en 2022.

- ❖ Réalisation d'enquêtes auprès des conseillers agricoles et d'instituts techniques afin de déterminer leurs attentes en matière de modèle prédictif des populations de pucerons. Grâce aux résultats de ces enquêtes et de la revue de la littérature, nous avons formulé un cahier des charges d'un modèle « idéal » répondant aux attentes des conseillers. Le travail de revue de littérature a notamment permis d'identifier un modèle existant qui a servi de base au développement de ce modèle « idéal ».
- ❖ Calibration et adaptation du modèle candidat via (i) son application sur un jeu de données de pucerons et d'ennemis naturels issu du programme CASDAR ARENA et (ii) l'intégration de trois nouvelles fonctions biologiques : le parasitisme, la capacité de charge du milieu et la prise en compte de l'effet des hautes températures sur les populations de pucerons. J'ai développé une nouvelle approche de paramétrisation du modèle afin de tendre vers plus de généricité dans le but d'obtenir un modèle prédictif applicable sur une large gamme de parcelles. Ce travail de modélisation a été réalisé en collaboration avec Riccardo Bommarco et son équipe du Sveriges Lantbruksuniversitet à Uppsala en Suède et Amanda Laubmeier du Texas Tech University aux Etats-Unis. Cette collaboration a donné lieu à un séjour de trois mois dans les locaux d'Uppsala afin de travailler sur le développement du modèle et la soumission d'un article présentant ce nouveau modèle et son application.

Cette dernière étape de travail m'a conduit à instruire des questions supplémentaires en termes de méthodologie de modélisation :

- iii. Quelles sont les limites de l'hypothèse allométrique dans la prédiction des populations de pucerons sous l'effet de la prédation de différents arthropodes au sein d'un réseau trophique ?
- iv. Comment et avec quel niveau de précision est-il nécessaire de définir un réseau trophique pour prédire les dynamiques de population de pucerons ?
- v. Est-il possible d'atteindre un modèle à la fois précis localement, et applicable dans de nombreux contextes ?

Ce manuscrit est divisé en trois chapitres, à l'image de la stratégie de recherche décrite ci-dessus.

Le **premier chapitre**, présente la revue de littérature (publiée chez *Insects*) visant à produire une synthèse sur les connaissances disponibles sur les déterminants des dynamiques des populations de pucerons et de leurs ennemis naturels dans les grandes cultures annuelles. Que ces connaissances soient issues d'études empiriques ou formalisées dans des modèles, il était important de rassembler ces acquis pour identifier les concensus, les contradictions et également les manques de connaissances et pour proposer un agenda de recherches.

Dans le **deuxième chapitre**, je présente la démarche d'enquête auprès des conseillers agricoles, les résultats obtenus et le cahier des charges d'un modèle de prédiction des dynamiques de populations de pucerons dans des parcelles en France qui pourrait servir de base pour un futur développement d'un OAD pour ces conseillers. Je présente ensuite les forces et faiblesses du modèle de Curtsdotter et al. (2019) que nous avons sélectionné et qui a servi de socle au développement de notre propre modèle. Ce modèle permet, à l'échelle d'une parcelle, l'étude des interactions au sein d'un réseau trophique centré sur le puceron des céréales. Cette représentation du réseau trophique est basée sur l'hypothèse allométrique. Je présente également les différentes modifications que nous souhaitons intégrer à ce modèle pour répondre à notre cahier des charges :

- l'augmentation de la généricité du modèle ;
- l'intégration de connaissances sur la biologie et les interactions des organismes ;
- les traitements algorithmiques.

Le **troisième chapitre** présente ma démarche de paramétrisation, évaluation et adaptation du modèle de Curtsdotter *et al.* (2019) basée sur son application à un grand jeu de données français issu du CASDAR ARENA (article sous révision chez *Journal of Animal Ecology*). Dans le but de développer un modèle prédictif et générique, je présente notamment une nouvelle méthode de calibration multi-parcelles des constantes allométriques.

Dans le **quatrième et dernier chapitre**, je discute les forces et les faiblesses d'autres modèles de simulation des dynamiques de populations, les besoins concernant la modélisation de ces

processus et des pistes d'amélioration de notre modèle. Je présente également les contraintes et méthodes possibles pour la représentation des réseaux trophiques dans les modèles et les limites de l'utilisation de l'hypothèse allométrique pour prédire les interactions au sein du réseau trophique. Pour chaque élément discuté dans ce chapitre, je propose un agenda de recherche.



---

*Chapitre I : Etat de l'art sur  
les dynamiques de régulation  
des pucerons des céréales*

---



## Résumé de chapitre I – Etat de l’art sur les dynamiques des régulations des pucerons des céréales

### Contexte

Le contrôle biologique par conservation (CBC) consiste à conserver et augmenter les populations et/ou l’efficacité des ennemis naturels naturellement présents dans le paysage afin de lutter contre les populations de ravageurs. Les facteurs biotiques et abiotiques agissant sur les populations d’insectes peuvent avoir un effet sur l’efficacité du CBC en changeant les dynamiques des différents organismes et de leurs interactions. On s’attend par exemple à ce que la prédation et le parasitisme aient plus d’effet sur les populations de pucerons s’ils interviennent dès l’arrivée des pucerons. Bien que la plupart des études s’intéressant au CBC soient basées sur des analyses statiques des facteurs de régulation des ravageurs, il est souligné dans des travaux récents qu’il est urgent de se concentrer davantage sur la dynamique temporelle de ces interactions. Comprendre comment les ravageurs et leurs ennemis naturels interagissent de manière dynamique et quels sont les facteurs qui agissent sur ces interactions permettra de développer des stratégies efficaces de lutte contre les ravageurs.

### Questions de recherche

- Quelles sont les connaissances sur les déterminants biotiques et abiotiques agissant sur les dynamiques d’interactions entre pucerons et auxiliaires de cultures, et quelle est leur importance ?
- Quels sont les modèles développés pour simuler les dynamiques de population de pucerons et d’auxiliaires ainsi que de leurs interactions?
- Est-ce que les connaissances expérimentales acquises sur ces dynamiques sont bien intégrées dans les modèles ?

### Matériels et méthodes mobilisés

Nous avons réalisé une revue de la littérature via la base de données Web of Science entre 1975 et 2020 (45 ans) qui nous a permis d’identifier 1580 publications. Nous les avons triées à plusieurs niveaux (titre, résumé, texte complet) selon plusieurs critères de sélection. Au final, cette revue analyse 87 articles, répartis entre études expérimentales et de modélisation. Nous avons extrait de ces articles des informations concernant : (i) les espèces de pucerons et d’ennemis naturels étudiés, (ii) les indicateurs-prédicteurs et indicateurs-réponses, ainsi que le sens des relations étudiées dans ces articles (positives ou négatives), (iii) les hypothèses écologiques testées.

### Résumé des résultats

Ce premier chapitre révèle que les principaux indicateurs réponses étudiés sont **les dynamiques des populations de pucerons et d'ennemis naturels**, ainsi que **le taux de croissance des populations de pucerons**. Les indicateurs prédicteurs les plus étudiés sont l'abondance de pucerons et d'ennemis naturels. Nous mettons en évidence qu'il existe une disparité entre les connaissances expérimentales et celles intégrées dans les modèles. Les forces de prédation et de parasitisme ne sont que peu étudiées de manière expérimentale, mais sont pourtant très présentes dans les modèles. A l'inverse, la phénologie de la plante, supposée comme étant un facteur important dans la dynamique des populations de puceron, n'est que très peu représentée dans les modèles. Nous appelons à ce que les communautés de chercheurs en modélisation et en expérimentation collaborent davantage afin de construire des modèles plus robustes. Ces derniers pourront faire émerger de nouvelles hypothèses écologiques pouvant guider de nouveaux projets d'expérimentations, afin, à terme, de développer de meilleures stratégies de CBC.

### Portée des résultats pour la thèse

L'étude de l'importance des différents indicateurs prédicteurs des dynamiques de populations de pucerons a permis de (i) guider la rédaction du cahier des charges pour le développement d'un modèle de prédiction des régulations naturelles des pucerons des céréales (Chapitre 2) et (ii) identifier les processus biologiques à implémenter dans ce modèle. De plus, un des modèles analysés dans cette revue a été sélectionné comme base de travail pour le développement de ce modèle prédictif (Chapitre 3).

### Productions scientifiques

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *Insects* (Stell et al. 2022) ainsi que d'une présentation orale lors du SFE<sup>2</sup> GfÖ EEF Joint meeting en 2022.

# **Towards Predictions of Interaction Dynamics between Cereal Aphids and Their Natural Enemies: A Review**

Eric Stell <sup>1,2,\*</sup>, Helmut Meiss <sup>2</sup>, Françoise Lasserre-Joulin <sup>2</sup> and Olivier Therond <sup>1</sup>

<sup>1</sup> LAE, Université de Lorraine, INRAE, F-68000 Colmar, France;

olivier.therond@inrae.fr (O.T.)

<sup>2</sup> LAE, Université de Lorraine, INRAE, F-54050 VandoeuvreNancy, France;

helmut.meiss@univ-lorraine.fr (H.M.); francoise.lasserre@univ-lorraine.fr (F.L.J.)

\* Correspondence: [eric.stell@univ-lorraine.fr](mailto:eric.stell@univ-lorraine.fr)

Published in *Insects*, 13(5), 479 (2022)

<https://doi.org/10.3390/insects13050479>

## 1. Simple Summary:

Understanding how pests and their natural enemies interact dynamically during the growing season and what drivers act on those interactions will help to develop efficient pest control strategies. We reviewed empirical and modeling publications on the drivers influencing the aphids–natural enemy dynamics. We found disparities between what is known empirically and what is used as main drivers in the models. Predation and parasitism are rarely measured empirically but are often represented in models, while plant phenology is supposed to be a strong driver of aphids' dynamics while it is rarely used in models. Since modelers and empirical scientists do not share a lot of publications, we incite more crossover works between both communities to elaborate (i) new empirical settings based on simulation results and (ii) build more accurate and robust models integrating more key drivers of the aphid dynamics. These models could be integrated into decision support systems to help advisors and farmers to design more effective integrated pest management systems.

## 2. Abstract:

(1) Although most past studies are based on static analyses of the pest regulation drivers, evidence shows that a greater focus on the temporal dynamics of these interactions is urgently required to develop more efficient strategies. (2) Focusing on aphids, we systematically reviewed (i) empirical knowledge on the drivers influencing the dynamics of aphid–natural enemy interactions and (ii) models developed to simulate temporal or spatio-temporal aphid dynamics. (3) Reviewed studies mainly focus on the abundance dynamics of aphids and their natural enemies, and on aphid population growth rates. The dynamics of parasitism and predation are rarely measured empirically, although it is often represented in models. Temperature is mostly positively correlated with aphid population growth rates. Plant phenology and landscape effects are poorly represented in models. (4) We propose a research agenda to progress towards models and empirical knowledge usable to design effective CBC strategies. We claim that crossover works between empirical and modeling community will help design new empirical settings based on simulation results and build more accurate and robust models integrating more key drivers of aphid dynamics. Such models, turned into decision support systems, are urgently needed by farmers and advisors in order to design effective integrated pest management.

**Keywords:** agricultural pests; aphids; conservation biological control; models; parasitoids; population dynamics; predator–prey interactions; agroecology

### 3. Introduction

Integrated pest management practices aim to limit chemical pesticides by using complementary tillage and crop management practices (e.g., seed density, planting period) and by promoting conservation biological control (CBC) (Fauvergue et al., 2020). CBC consists of spatio-temporally configuring crop and non-crop habitats and adapting agricultural practices to support populations of crop pests' natural enemies and promote their effectiveness as predators or parasitoids (Begg et al., 2017; Duru et al., 2015). As with integrated pest management practices in general, CBC aims to maintain pest populations below economic thresholds.

Recent studies have increasingly acknowledged the need to account for the dynamic aspects of climate, agricultural landscapes and crop fields when developing CBC strategies (Welch & Harwood, 2014). Crop phenology and sequences are strong drivers of insect abundance, diversity, and activity because they determine the spatio-temporal continuity of insects' resources, both intra- and interannually (Jeanneret et al., 2021; Rusch et al., 2013; Rusch et al., 2016; Schellhorn et al., 2015). The English grain aphid *Sitobion avenae*, for example, can complete its life cycle by dispersing from ripe maize to wheat in autumn (Vialatte, 2006). The timing of agricultural practices, e.g., seeding and the application of pesticides, also affect insect dynamics and activities (Lundgren et al., 2013), as well as the day-to-day climate (Meisner et al., 2014; Welch & Harwood, 2014). These biotic and abiotic drivers of insect populations can lead to unstable effects of CBC by changing the dynamics of pest populations, of their natural enemies, and/or pest–natural enemy interactions (Raymond et al., 2015). Notions of resonance in the pest–enemy dynamics, such as cyclical oscillations or temporal overlap (synchrony/asynchrony), are crucial to CBC (Raymond et al., 2015; Welch & Harwood, 2014). Indeed, for efficient CBC, natural enemies must be present at the same time as the pests they prey upon. Even a small shift in the temporal overlap of the two populations could result in massive growth of the pest population (negative time-delay) or complete pest suppression, hindering the persistence of specialist enemy populations (positive time delay) (Schellhorn et al., 2015). Predation and parasitism are expected to have stronger effects if they occur early in the growing season, as demonstrated by theoretical predator–prey models (Ekbohm et al., 1992; Kindlmann et al., 2010; Werf, 1995). Therefore, whereas most studies focus on static CBC approaches, a greater focus on the temporal dynamics of (conservation) biological control is urgently required through empirical and modeling studies (Welch and Harwood, 2014), see also (Chaplin-Kramer et al., 2011; Karp et al., 2018; Ratsimba et al., 2022).

A better understanding of how different biotic and abiotic factors dynamically affect CBC would allow improved predictions of pest population dynamics. Integrating knowledge about these dynamics into models may allow the development of decision support systems for farmers and/or their advisors, for designing effective CBC strategies under the current or future climates (Petit et al., 2020; Poggi et al., 2018; Tixier et al., 2013). Furthermore, such models could assess whether pest populations might rise above economic thresholds or not, helping to limit insecticide treatments to strictly necessary situations (Hallett et al., 2014; Ro & Long, 1999).

To further our knowledge on the drivers of CBC dynamics and models supporting adapted CBC strategies, we performed an exhaustive review of the literature dealing with these issues. Due to trophic chain idiosyncrasies (Ratsimba et al., 2022), we focused our review on crop aphids and their natural enemies in temperate climates. Aphididae are arthropods that act both as phloem-feeders and as a pathogen vectors, transmitting close to 50% of insect-borne viruses to crop plants (Katis et al., 2007; Nault, 1997). Aphids include around 5000 species, and about 450 of them are feeding on crop plants, including wheat, soybean, and maize, especially in temperate regions where they are colonizing 25% of plant species (Blackman & Eastop, 2007; Dedryver et al., 2010). Nevertheless, only about 100 species (2%) have exploited the agricultural environment successfully to represent important economic threats (Blackman & Eastop, 2007). Hill (1987) reported that aphids represent today 26% of the 45 major insect pests of the main temperate food crops (maize, wheat, potatoes, sugar beets, barley and tomatoes).

Aphids have a variety of enemies naturally occurring in the ecosystems, including various parasitoid wasps (Hymenoptera-Apocrita), and a variety of predators including coccinellids (Figure I-1), lacewings and hover flies but also more generalist natural enemies such as carabids or spiders (Brodeur et al., 2017). Furthermore, aphids are one of the most studied crop pests (Alexandridis et al., 2021; Ratsimba et al., 2022). However, only a fraction of all those studies includes the effects of natural enemies. Most of them use only static approaches of these interactions, while temporal or spatio-temporal study are more costly and therefore rarer. We therefore postulated that available studies on biotic and abiotic drivers of aphid–natural enemy interaction dynamics are sufficient to provide added value through their synthesis.

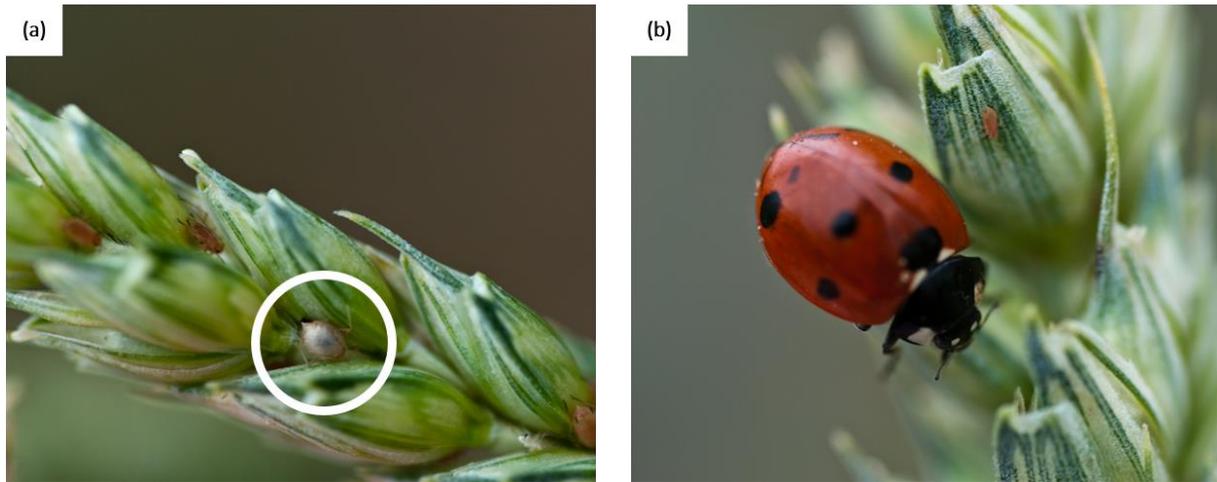


Figure I-1 : Aphids (here *Sitobion avenae*) are one of the most studied pests of cereal crops. Their population dynamics are potentially reduced by their natural enemies: (a) aphids mummies (white ring) are the result of parasitism, and (b) coccinellids are one of the most important aphid's predators. Photos by Véronique Tosser.

Our goal in this literature review was to identify (i) the abiotic and biotic drivers influencing aphid–natural enemy interaction dynamics and their relative importance (weights); and (ii) the available models to simulate these dynamics that could be used for developing decision support systems. Accordingly, we considered both empirical and numerical modeling studies and discuss the hypotheses used and the knowledge obtained from both corpora. Finally, based on the outcomes of our review, we propose a research agenda to progress towards models and empirical knowledge usable to de-sign effective CBC strategies.

#### 4. Materials and Methods

##### 4.1. Literature Search

We performed a literature search on the Web of Science Core Collection, considering the 45-year period from 1975 to 20 May 2020, and including only peer-reviewed, English-language articles. We used the wildcard search option (\*) to select multiple word endings or plurals. Our final search terms were:

TS=(

((tempora\* OR spati\* OR population) NEAR/2 (dynamic\* OR variabilit\* OR vari-ati\*)) OR resilien\* OR stabl\* OR stabilit\* OR robustness) AND (“pest management” OR “biological regulation” OR “biological control” OR biocontrol OR “pest control”) AND (field\* OR crop\* OR farm\* OR agric\* OR agro\* OR landscape\$ OR rotation\*) AND (aphid\* OR trophic\* OR insect\$ OR herbivor\* OR pest\$ OR “natural enem\*” OR para-sit\* OR predat\* OR prey\*)

NOT (

(resistance AND (expression OR gen\*)) OR genom\* OR genet\* OR \*qtl\* OR anti-bio\* OR vitamin\* OR \*marker OR antigen\* OR “in vitro” OR recombin\* OR bird\* OR “house fl\*” OR “fruit fl\*” OR vineyard\* OR orchard\* OR “forest management” OR “tropical forest” OR tree\* OR ((forest\* OR tree\*) AND fire\*) OR forestry OR “temper-ate forest\*” OR “forest pest”))

Our search returned 1580 publications. All search results were first reviewed at the title level and then at the abstract level to ensure they met the following inclusion criteria:

- the studied organisms (pests and natural enemies) must be invertebrates;
- studies must consider annual field crops in temperate climates, and;
- studies must report temporal and/or spatio-temporal population dynamics (of pests and/or their natural enemies) or pest–natural enemy interaction dynamics (predation, parasitism).

After this two-step manual selection, 343 publications were selected for further consideration. We then focused our literature research on aphids, i.e., as hypothesized, the most frequently studied crop pest group (Supplementary Materials Figure I-S1). Of the 343 selected publications, 107 concerned aphids and were retained for our full analysis, in which we distinguish between empirical and modeling studies.

After reading, we made a final selection based on the same inclusion criteria mentioned above. Our final selection yielded 64 empirical publications and 17 modeling publications. Finally, we included six additional modeling studies that were not re-turned by our Web of Science search, but which we consider to be important, bringing the final modeling corpus to 23 publications. All the literature references used for the review are presented in Supplementary Materials. We describe the full conception process of our corpus in Figure I-2.

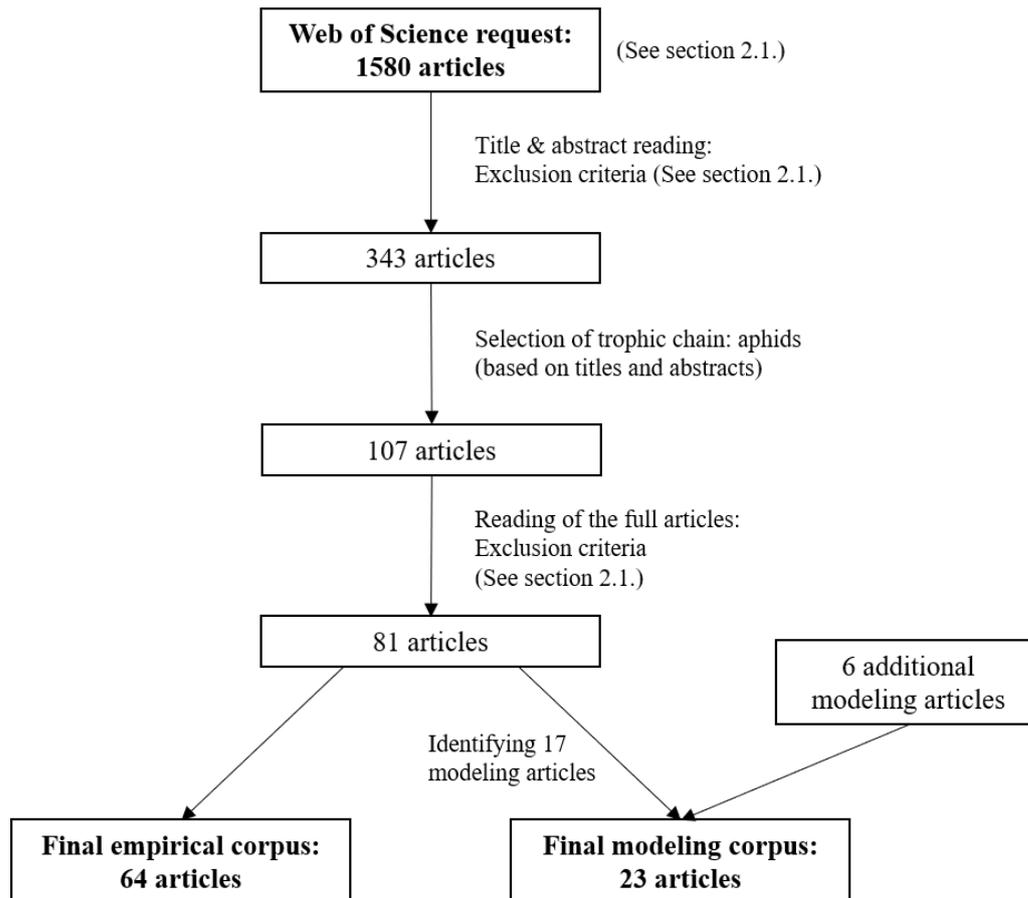


Figure I-2 : Flow diagram of the corpus conception from the request in WebOfSciences to the final corpus.

#### 4.2. Analysis and Data Assimilation

To perform our analysis, we extracted detailed information from each publication into empirical and modeling databases. For each empirical study, we recorded the country in which the study was performed, the crop considered, the aphid and natural enemy species, the temporal and spatial extents and resolutions, the frequencies of insect sampling, the time steps between samplings and the spatial sampling units. For each modeling study, we recorded the ecological processes included in the models and all the input and output variables.

Moreover, we recorded all explicitly enounced ecological hypotheses and also reported when empirical or modeling studies implicitly tested a pre-identified hypothesis through their results analysis (Supplementary Materials Table I-S5).

In both corpora, we recorded all biotic and abiotic predictors and response indicators studied and all studied relationships between them. All these indicators provide information on temporal or spatio-temporal dynamics, i.e., are indicators of dynamics (vs. static state). When analyzing the relationships between the predictor and response indicators, we indicated a positive relationship when the statistical results of the study showed a significant positive

relationship between the predictor and response indicators over time. A negative relationship indicates a significant negative relationship in the study between the predictor and response indicators over time. To reduce ambiguity arising from the vocabulary used in the selected publications, we followed the recommendations of Ratsimba et al. (2021) and aggregated indicators (predictors and responses) into clear indicator names (e.g., ‘aphid abundance’ or ‘temperature’); the ecological hypotheses tested in each study were treated in the same way. Following Ratsimba et al. (2021), hereafter, the term ‘relationship’ describes a studied relation between a predictor indicator and a response indicator. A relationship may have been measured once or multiple times in one or more studies. Still following Ratsimba et al. (2021), ‘Measurement’ describes a single measurement of a predictor–response relationship performed in one study. In both the empirical and modeling corpora, we counted every measurement and the observed sign of the relationship (positive, negative, or nonsignificant).

Furthermore, we counted the number of publications analyzing more than one predictor for the same response indicator. Then, from those publications, we systematically extracted data ranking the explicative power of the investigated predictors. Based on this relative ranking information, we attempted to order the predictors from the most to the least explicative.

## 5. Results

### 5.1. Overview of Selected Publications

The (spatio-)temporal dynamics of aphids, their natural enemies, and/or their interactions were rarely studied between 1975 and 2003, with no WoS registered publications before 1995 and only about one publication per year between 1995 and 2003. Since then, the number of publications has increased, fluctuating between three and eight publications per year. Of the 87 relevant publications reviewed here, there were many more empirical ( $n = 64$ ) than modeling (23) studies (see Supplementary Materials Figure I-S2).

The reviewed publications were performed in 22 countries distributed over six continents, with most coming from the United States ( $n = 27$ ), followed by China (11) and the United Kingdom (9). Studies on aphid–natural enemy dynamics were performed on a large array of crop types, but predominantly wheat ( $n = 31$ ) and soybean (20). Of the various aphid species studied, the three most studied were *Sitobion avenae* ( $n = 23$ ), *Aphis glycines* (20), and *Rhopalosiphum padi*; this is unsurprising because *S. avenae* and *R. padi* are major wheat pests and *A. glycines* are very frequent on soybean plants. Two groups of aphid natural enemies

dominate the literature, coccinellid ( $n = 36$ ) and parasitoid wasps (34), whereas other predator groups featured in fewer than 15 publications (see Supplementary Materials Figure I-S3).

The entire corpus of 87 articles includes 242 individual authors. Many of these scientists authored only empirical articles (71%), 20% only modeling studies, and only 9% published both types of studies (Figure I-3a). About half of the modeling publications ( $n = 11$ ) focused only on aphid dynamics, whereas the rest (10) dealt with aphid inter-actions with parasitoids (4), predators (5), or both (1; Figure I-3b). In contrast, empirical studies focused more on interactions between aphids and their natural enemies ( $n = 55$ ) than on aphids alone (8; Figure I-3b).

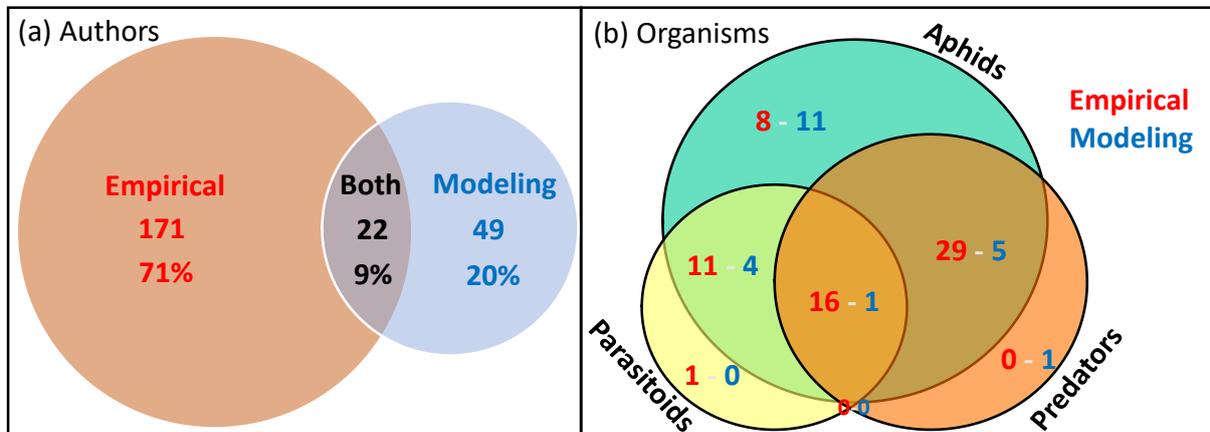


Figure I-3: (a) Number of authors (scientists) in the entire corpus that co-authored the 64 empirical and/or the 23 modeling studies. Only 22 scientists (9%) are authors of both types of studies. (b) Numbers of empirical and modeling publications studying aphids, predators, or parasitoids alone, as well as 2- or 3-way combinations. For example, 16 empirical studies but only one modeling study conjointly analyzed all three functional groups of organisms.

To study the dynamics of aphids and their natural enemies, empirical studies were most often based on weekly time sampling/observation intervals ( $n = 29$ ), followed by bi-weekly (10), semiweekly (8), and daily (6) intervals; monthly (1) or annually (2) sampling intervals were rarely used (Figure I-4). The total number of samplings also showed high variability but tended to increase with decreasing sampling interval. Surprisingly, five publications claiming to study insect dynamics were based on only one or two samplings, which seems to be too infrequent to characterize any dynamic trends. Nine publications did not mention their sampling frequency, and 15 did not report their total number of samplings per year.

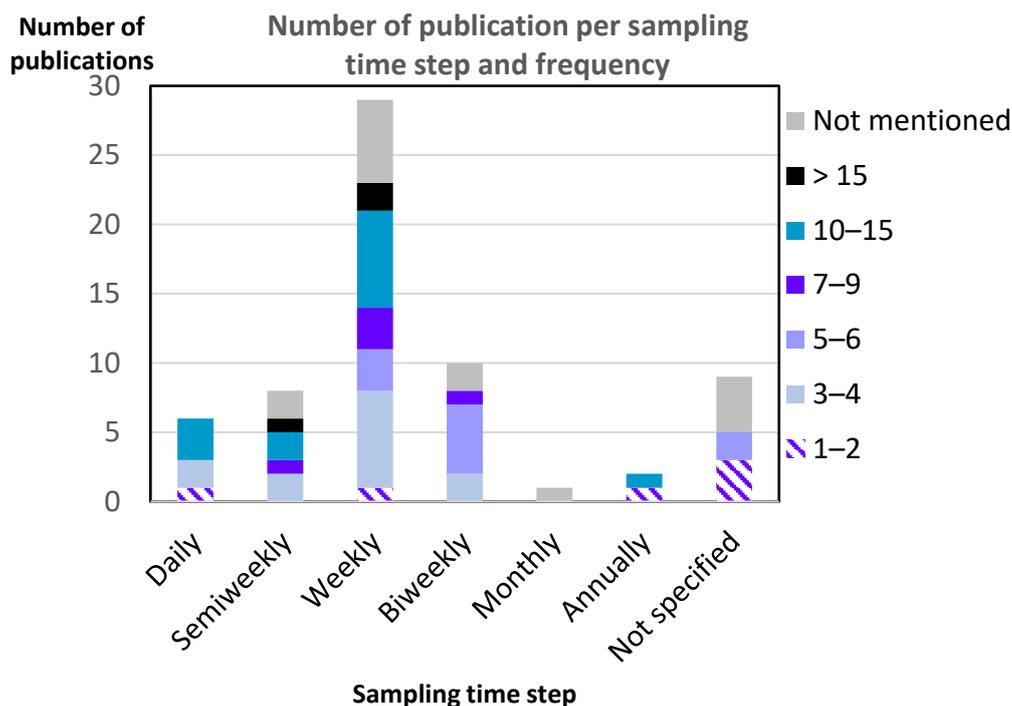


Figure I-4: Sampling frequency (time between successive samplings, x-axis) and the total number of annual samplings (colors) in the 64 empirical studies.

## 5.2. Relationships between Predictor and Response Indicators

### 5.2.1. Quantification in Empirical and Modeling Studies

We identified 252 single measurements of predictor–response relationships reported in the 87 reviewed publications (Table I-1). The three most studied response indicators were (i) abundance dynamics of aphids ( $n = 61$ ) (ii) abundance dynamics of their natural enemies (59), and (iii) aphid population growth rates (53). Other key response indicators studied were linked to aphid control over time: parasitism ( $n = 12$ ), predation (11), pest suppression (7), and biocontrol (1). Some relationships also measured the effects on insect migration ( $n = 12$ ), community diversity (9), intraguild predation among natural enemies (2), and populations spatio-temporal stability (7).

Table I-1 : Numbers of measurements of predictor–response relationships, sorted by response indicators (first column) and the functional group concerned by the response indicator (natural enemies, aphids, or neither), in the 87 selected empirical and modeling studies. Response indicators are always considered through their evolution in time.

Response Indicators	Natural Enemies		Aphids		Crop Outcomes	Total
	Empirical	Modeling	Empirical	Modeling	Empirical	
Abundance	54	5	52	9	-	120
Population growth rate	7	6	44	9	-	66
Migration/flux	1	-	8	3	-	12
Parasitism	-	-	10	2	-	12

Predation	-	-	8	3	-	11
Community diversity	7	-	2	-	-	9
Agricultural results *	-	-	2	-	6	8
Pest suppression	-	2	4	-	-	6
Spatio-temporal stability	3	-	2	-	-	5
Intraguild predation	-	-	-	2	-	2
Biocontrol	-	-	-	-	1	1
<b>Total</b>	<b>74</b>	<b>13</b>	<b>132</b>	<b>26</b>	<b>7</b>	<b>252</b>

\* Agricultural results: crop damage (n = 2), yield (5), and field above economical threshold (1).

In the following two subsections, we analyze in detail the relationships between predictors and the three most often studied response indicators (Table I-1): the abundance dynamics of aphids, those of their natural enemies, and aphid population growth rate. Results on other response indicators (predation, parasitism, migration/flux) were not common enough (fewer than five measurements) to draw sound conclusions; we include those results in Supplementary Materials Table S1.

### 5.2.2. Drivers of Aphid Abundance and Population Growth Rates and Their Natural Enemies Abundance Dynamics

We registered 32 different predictor indicators for the three most frequently investigated responses (aphid abundance dynamics, natural enemy abundance dynamics, and aphid population growth rates) and a total of 173 measurements concerning 64 unique predictor–response relationships. Table I-2 summarizes these relationships and their number of measurements, distinguishing empirical from modeling studies.

Table I-2 : The number of published positive (Pos), negative (Neg), and nonsignificant (NS) measurements between predictor variables (rows) and three response variables (three main columns). Results are sorted by predictor variable category and distinguish between empirical (E) and modeling studies (M). SNH = Semi natural habitat.

Predictor Variable	Response Variable												TOT						
	Aphids Abundance Dynamics						Aphids Growth Rate Dynamics							Enemy Abundance Dynamics					
	Pos		NS		Neg		Pos		NS		Neg			Pos		NS		Neg	
E	M	E	M	E	M	E	M	E	M	E	M	E	M	E	M	E	M		
Insecticide use	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	4	-	-	-	1	-	2	-	9
Fertilizer use	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	3
Tillage	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	3
Sowing date	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Insecticide delay	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Temperature	1	-	-	-	1	1	6	5	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	18
Precipitation	1	-	1	-	1	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
Humidity	-	-	-	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
Atmospheric CO <sub>2</sub>	-	1	-	-	-	2	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	5
Wind speed	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

% intercropping	1	-	-	-	4	-	-	-	-	1	-	4	-	-	-	2	-	12
Intensification	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	1	-	6
Crop type	1	1	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	5
Agroforestry	-	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	4
% natural borders	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Irrigation	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Aphid abundance	2	-	-	-	-	-	-	2	-	3	-	9	1	6	-	-	-	23
Enemy abundance	-	-	2	-	6	1	-	-	1	-	10	-	-	-	-	-	-	20
Alternative resources	-	-	-	-	2	-	1	-	-	-	-	2	-	2	-	1	-	8
Enemy diversity	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Predation	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Migration / flux	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Parasitism	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Aphid growth rate	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Landscape complexity	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3	-	2	-	10
% SNH	2	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	7
% grassland	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
% crop	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
SNH proximity	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Timing in season	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	3
Plant stage	2	-	-	-	1	-	1	-	1	-	2	1	-	-	-	-	-	8
Plant morphology	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
TOTAL =					61												59	173

Aphid abundance dynamics were studied through 61 measurements using 25 different predictor indicators, aphid growth rate through 53 measurements using 18 predictor indicators, and natural enemy abundance dynamics through 59 measurements using 21 predictor indicators.

Natural enemy abundance was the most frequently studied predictor of aphid abundance dynamics ( $n = 9$ ) and the second most studied predictor of aphid growth rate (11; after temperature, see below). Seven measurements (six empirical, one modeling) showed this predictor to be negatively correlated with aphid abundance dynamics (at daily or weekly scales), whereas two measurements were nonsignificant at a weekly scale. The same trend was observed when natural enemy abundances were used to predict aphid growth rates, with all (but one) negative measurements at all different time scales. Conversely, aphid abundance was the most frequently studied predictor of natural enemy abundance dynamics, with a majority of positive reported measurements ( $n = 10$  on 16) and no negative one, at daily and weekly scales.

Intercropping was the second most often studied predictor of aphid abundance dynamics ( $n = 5$ ), with four negative reported measurements and only one positive. This intercropping effect was always analyzed at weekly timesteps. This predictor was also the second most

important for natural enemy abundance dynamics; four measurements showed positive correlations (weekly samplings, 3 to 11 sampling dates) and two showed negative correlations (weekly sampling, 5 to 12 sampling dates).

Concerning climatic factors, temperature was the most often studied predictor of aphid growth rates; the vast majority of reported measurements were positive ( $n = 11$ , including both empirical and modeling studies), except three nonsignificant empirical measurements, and this was independent of the sampling frequency. The effect of temperature on aphid abundance dynamics is less clear, with only two negative and one nonsignificant reported measurement. In the case of precipitation, only three empirical studies investigated their impact on weekly aphid abundance dynamics with no clear trend over the long period (annual). Two studies found that precipitation does not significantly impact aphid population growth rate.

Landscape complexity often had nonsignificant effects on aphid abundance dynamics ( $n = 3$ ) or natural enemy abundance dynamics (3), either when considering daily or yearly time steps. The percentage of semi-natural habitat in the landscape was reported to positively ( $n = 2$ ) or negatively (2) affect aphid abundance, but was only shown to positively affect natural enemy abundance (3, weekly sampling through sea-son or between years). None of the reviewed studies have analyzed the direct or indirect effects of landscape structure on aphid population growth rates.

Alternative resources for natural enemies (alternative prey or floral resources) do not show a clear trend with natural enemy abundance dynamics; two positive, one negative, and two nonsignificant measurements have been reported.

### *5.2.3. Relative Rankings of Predictor Indicators in Conjoint Analyses*

Of the 39, 33, and 27 publications investigating predictors of aphid abundance dynamics, natural enemy abundance dynamics, and aphid population growth rate, respectively, we found 15, 19, and 12 studies, respectively, which conjointly analyzed the effects of multiple predictor indicators. However, only 11, 15, and 5 of those publications provided information regarding the explicative power (relative importance) of those indicators. This can provide a first step to a ranking of the main drivers of the three investigated response indicators (Supplementary Materials Tables I-S2–S4).

Regarding aphid abundance dynamics, relative humidity had higher explicative power than other climatic indicators (precipitations, temperature) (Fidelis et al., 2019; Kataria & Kumar, 2017). Natural enemy abundance was more predictive of aphid abundance dynamics than aphid

density (Costamagna & Landis, 2011), but less important than crop type (Dahlin et al., 2018) or climatic indicators (Fidelis et al., 2019). The percentage of semi-natural habitat was found to be less explicative of aphid abundance than precipitation (Whitney et al., 2016) or predation (Costamagna et al., 2015) but more explicative than crop type (Alhmedi et al., 2009) (or landscape complexity, Zhao & Reddy, 2019).

Concerning aphid population growth rates, the time within the season was more explicative than natural enemy abundance (Raymond et al., 2015), which, in turn, was more explicative than aphid abundance (Elliott & Kieckhefer, 2000) or agricultural intensification (Costamagna & Landis, 2006). Bommarco et al. (2007) found aphid abundance to be more explicative of population growth rates than precipitation or temperature, whereas Chen & Hopper, (1997) found no significant effects of these three predictors.

Relating to natural enemy abundance, we identified three groups of studies: Chaplin-Kramer & Kremen (2012) and Raymond et al. (2015) studied the effects of landscape complexity on multiple natural enemies; Elliott and Kieckhefer (2000), Hesler (2014) and Rhainds et al. (2010) investigated the effects of aphid abundance on coccinellids, *Orius* (minute pirate bugs), and other natural enemies; Evans (1996) and Yoo & O'Neil (2009) compared the effects of aphid abundance and natural enemies' alternative resources on natural enemy abundance. All other predictor comparisons were unique. Predictor rankings must be described according to the different natural enemies present and/or their growth stages, confirming the hypothesis that trophic chain idiosyncrasies dominate pest population dynamics. For example, aphid abundance had a superior impact on coccinellid larvae than on adults, and a lesser impact on syrphids. Except for *Orius*, natural enemies' alternative resources were less important than aphid abundance for predicting natural enemy abundance. Relative humidity is better than aphid abundance, precipitation, or temperature for predicting coccinellid abundance. The amount of semi-natural habitat in the landscape is more important than landscape complexity for all investigated natural enemies; more precisely, landscape complexity is a good predictor of coccinellid abundance, but not syrphid or carabid abundances. The occurrence of harvesting (agricultural practice) explains well the dynamics of coccinellids but not carabids.

### 5.3. Ecological Hypotheses

Three hypotheses were most often tested regarding the interactions between aphids and their natural enemies. Ten empirical studies validated the hypothesis that the density of natural enemies strongly influences aphid dynamics throughout the growing season (Hesler, 2014;

Karley et al., 2003; Winder et al., 2005). The hypothesis that biocontrol is enhanced when natural enemies establish populations earlier in the season, so they can stop or significantly reduce aphid colony growth before it became too large, was validated by ten empirical studies (Rhainds *et al.*, 2010; Bortolotto et al., 2015; Leblanc & Brodeur, 2018), whereas only one study showed variable results (Rutledge & O’Neil, 2005). This hypothesis was also included for the development of models in three modeling studies. The hypothesis that natural enemy populations respond spatio-temporally to variations in aphid population density, by following the dynamics of prey patches in the field, was confirmed by eight empirical studies but rejected by three others. Two publications state that there is a synchrony between the peaks of aphid populations and predators’ voracity.

The importance of alternative resources (flowers, alternative preys) as a positive factor to enhance natural enemy populations in early seasons was validated by three studies but rejected by one. Alternative resources can be useful to sustain natural enemy populations and to attract them closer to or into the fields, when aphids, their main diet, will start to colonize it.

Among abiotic factors, four empirical studies validated the temperature as a main factor driving aphid–natural enemy interactions by changing the intrinsic species biological parameters and the synchrony of the different species dynamics, allowing them to interact, whereas two others rejected this hypothesis.

Concerning landscape effects, six publications tested and validated the hypotheses that semi-natural habitats are sources of both natural enemies and aphids and their proximity to field crops leads to a better aphid colonization, but also to an easier natural enemy dispersal and thus an enhanced biocontrol. Two studies worked on the effects of complex landscapes on an earlier effectiveness of aphid predators, but there was no consensus on the results. Four studies also confirmed the hypothesis that aphid population dynamics are temporally linked to plant phenology throughout the growing season because aphid fitness strongly depends on their host plants’ quality for feeding and reproduction.

Finally, four studies validated the hypothesis that aphid population densities early in the season are important for aphid population growth rates throughout the rest of the season, as predators cannot impact aphid colony growth once the population is already too large.

## 6. Discussion

By synthesizing information on peer-reviewed empirical and modeling studies, our review clarified how agronomists, entomologists, ecologists, and modelers are assessing aphid–natural enemy interaction dynamics and the main outcomes of their studies. We identified some consensus concerning the effects of predictor indicators on response indicators and associated ecological hypotheses. We also noted some conflicting results, and overall, a great dispersion among the predictor indicators studied.

### 6.1. The Need for Crossover between Empirical and Modeling Studies

Modeling studies often focused on the aphid life cycle and population dynamics (10 of 22 publications), and only a few evaluated interactions between aphids and their natural enemies leading to aphid CBC. In contrast, many empirical studies analyzed aphid–natural enemy interaction dynamics, e.g., by using exclusion cages. Nonetheless, only a few directly measured the action of aphid regulation by their natural enemies (predation, parasitism). Most empirical studies underlined a negative correlation between aphid population dynamics and those of their natural enemies.

These particularities between the two types of studies led us to assume that the outcomes of empirical studies of aphid–natural enemy interaction dynamics have, as yet, rarely been directly used in modeling studies. Moreover, very few publishing scientists span both communities (Figure 3a). These results, as also noted by Donatelli et al., 2017 and Petit et al., (2020), clearly highlight the need for crossover studies to produce efficient and realistic models that integrate empirical findings to predict aphids' and other pests' population dynamics based on the influence of their naturally occurring enemies. Such crossover studies would also promote the design of empirical studies to test modeling results, and vice versa (Lasso et al., 2021; Petit et al., 2020). As an example, model simulations can help to formulate hypotheses that could then be tested experimentally, in turn providing data necessary to calibrate, validate, and improve the models. Bridging the empirical and modeling communities might be promoted by the development of facilitating tools. Malard et al. (2020) developed a generic platform to facilitate the development of modular and predictive food-web models, even for users that are not familiar with numerical simulations and/or coding.

### 6.2. A Diversity of Models but a Lack of Integration of Key Drivers

We found a diversity of models in our corpus. On the one hand, Bahlai et al., (2013) presented a purely mechanistic model (with many functions and parameters) depicting the

detailed stages of the population dynamics of aphids and their natural enemies, but also of the crop plants. In their model, transitions between developmental stages are triggered by parameter thresholds (e.g., temperature, degree-days, chronological time). Such detailed models integrate a large panel of information on the trophic chains. On the other hand, simplified models describe aphid dynamics throughout the cultural season with simple population logistic growth equations that include only a few parameters such as aphid population growth rate, temperature, mortality sources (predation, parasitism), or crop carrying capacity (Plantegenest et al., 2001; Bianchi & Van der Werf, 2003; Bianchi et al., 2007). Curtsdotter et al. (2021) developed a research-oriented food-web model that can integrate an unlimited number of predators and alternative prey species in the food-web. By using an allometric hypothesis for predator–prey interactions, this model drastically reduces the number of parameters to estimate, making it easier to instantiate.

The aphid life cycle during the crop season (including reproduction and mortality) appears to be well-known, and is, and has been for a long time, frequently integrated in models (Plantegenest et al., 1996). In contrast, processes occurring outside of the crop season are less well known and poorly represented in models. Only two of the 23 reviewed modeling studies integrated aphid overwintering or diapause. Similarly, spatial aphid dispersal processes (immigration and emigration) were only represented in three models. Although the effects of landscape characteristics are frequently emphasized in the overall CBC literature (see Introduction), there seems to be a scarcity of models simulating spatio-temporal aphid movements across agricultural landscapes during the growing season and from year to year.

Surprisingly, predation and/or parasitism processes are not often investigated in the empirical corpus but are often represented in models. Many models represent predation or parasitism dynamics as Type-II or Type-III functional responses (Bianchi & Van der Werf, 2003; Miksanek & Heimpel, 2019). Other works recognize the scarcity of available information on certain parameters, such as parasitoid attack rates on aphids, and use their models to explore those parameters' influences on aphid dynamics by varying their value over realistic ranges (Preedy et al., 2020).

In general, the temporal phenology of the host plant is poorly represented in models while it can be a strong driver of aphid arrival and population (de-)growth (Bahlai et al., 2013; Curtsdotter et al., 2019). In addition, the importance of alternative prey and alternative plant resources for natural enemies is a well-supported ecological hypothesis. It has been shown to

strongly affect the dynamics of natural enemies, as well as indirectly influencing aphid abundance and population growth rates (Desneux & O’Neil, 2008; Jacometti et al., 2010). Unfortunately, no modeling publication in our corpus integrated alternative plant resources to explore their effects on aphid and natural enemy populations, and only Curtsdotter et al. (2019) integrated alternative prey and intraguild predation in their food-web model. This may be due to the difficulty in representing alternative resources and their interaction dynamics with natural enemies. Therefore, most models represent only aphid dynamics.

The influences of landscape structure on aphid and natural enemy dynamics are now well-known to be highly contextual (Karp et al., 2018). Indeed, in our corpus, we obtained inconsistent responses for all landscape predictors. The effects of landscape structure on aphid regulation dynamics were only investigated by (Bianchi et al., 2007), who modeled the effects of semi-natural habitats on natural enemy abundance. As with alternative resources, using models to explore the effects of landscape structure on aphid and natural enemy dynamics should be a major objective in agroecological research. Such modeling studies might help to decipher how landscape structures drive spatio-temporal insect dispersal from field to field, crop to crop, alternative hosts, or overwintering sites (Schellhorn et al., 2015).

Finally, although aphid damage to plants, pest harmfulness thresholds and the temporal variation of plant sensitivity are key factors that should be taken into account to design low- or no-pesticide cropping systems, we found no dynamic models dealing with them.

Many models of our corpus were intended to explore only one driver of aphid population dynamics and no model integrated all the key parameters identified in this review. Integrating more drivers and more complex food webs comes with the need for estimating more input parameters. This trade-off was alleviated by Curtsdotter et al. (2019) who integrated a large number of food-web interactions including, alternative prey and intraguild predation by proposing an allometric modeling approach, reducing the number of parameters describing the feeding interactions from 294 to only five. Empirical knowledge on landscape complexity effect on aphid and natural enemy dynamics (Raymond et al., 2015) should be integrated in models, and static models such as the one by Jonsson et al. (2014) might be transformed to dynamic models.

### 6.3. Key Drivers of Aphid Dynamics and Research Issues

Our study provides a first step in the attempt to rank the different drivers of the dynamics of the abundances of aphids and their natural enemies. This ranking is based on separate

publications that conjointly analyzed different drivers and may not be generalizable as contexts may be different. However, it does provide a first list of key factors that should be jointly investigated in future experiments to decipher their relative importance.

Empirical and modeling studies on the dynamics of parasitism or predation processes itself and the factors driving their dynamics remain scarce, reflecting the difficulty in measuring and discriminating the various causes of aphid mortality. Nevertheless, development of new emerging technologies, such as Next Generation Sequencing (NGS) or DNA-based molecular gut content analyses in predators' guts (Ortiz-Martínez et al., 2020; Roubinet et al., 2018), will improve our understanding of food-web structures and trophic interactions. However, the use of those methods remains complex and expensive. Despite these difficulties, some strong relationships have emerged from our analysis of both empirical and modeling corpora. Studies agree that high natural enemy abundances reduce aphid abundance dynamics and population growth rates. This relationship constitutes a robust consensus in our corpus. Additionally, ten publications validated the hypothesis that natural enemies influence aphid dynamics over the growing season. Thus, by extension, we can assume that the abundance of natural enemies constitutes a good proxy of aphid CBC over the season (Costamagna & Landis, 2011; Hesler, 2014; Winder et al., 2005), although the natural enemy species or even functional group differ between situations. However, it is important to note that climatic factors (Fidelis et al., 2019) or crop type (Dahlin et al., 2018) are often more important drivers of aphid population dynamics when directly compared to natural enemy abundance dynamics.

Whereas ten publications supported the hypothesis that the early establishment of natural enemies enhances aphid CBC, temporal indicators describing the emergence or arrival of natural enemies and aphids are rarely used. These indicators are very important and should be standardized for future studies. We also suggest that early-season measurements of natural enemy and aphid emergence or arrivals and early population dynamics should be a more systematic target for future CBC studies. Several studies (Bommarco et al., 2007; Donaldson et al., 2007; Jonsson & Sigvald, 2016; Rhainds et al., 2010) validated the hypothesis that initial aphid population size is a good predictor of aphid population dynamics during the crop growth cycle, affecting aphid population growth. The initial conditions of the pest–natural enemy system thus appear to be strong drivers of population dynamics and should be systematically and precisely investigated using standardized indicators, which still need to be defined.

In accordance with the reviews of Letourneau et al. 2011 and Petit et al. (2020), our review confirms that intercropping may have a major positive impact on CBC as all relevant publications in our corpus validated this ecological hypothesis. Intercropping may offer supplementary trophic resources and shelters to natural enemies, promoting their populations (top-down aphid control) (Jacometti et al., 2010). It could also act as a resource (host plant) dilution that reduces pest infestation or as a physical or chemical disturbance for herbivores (bottom-up control) (Petit et al., 2020); for instance, garlic volatiles have been shown to repulse aphids (Zhou et al., 2013).

Many studies have observed positive correlations between air temperatures and aphid growth rates through the season (Plantegenest et al., 1996), with only a few reporting nonsignificant relations (Amini et al., 2012; Bommarco et al., 2007; Chen & Hopper, 1997). Temperature was also the most frequently included variable in modeling studies (10 of 22 publications). Temperature is either included in the population growth equation (Bianchi & Van der Werf, 2003) or as a threshold parameter conditioning the evolution of a modeled population (Bahlai et al., 2013). High temperature can also have a negative effect on aphid dynamics, leading to suboptimal growth. While the temperature effect is more often studied, the ranking of predictors suggests that humidity affects aphid and coccinellid dynamics even more strongly than temperature, but this finding is only based on two studies (Fidelis et al., 2019; Kataria & Kumar, 2017). Nonetheless, the combined effects of relative humidity, precipitation, and temperature should be investigated further.

In their review, Ratsimba et al. (2021) stated that most relationships between landscape drivers and CBC have only been investigated by one or very few studies due to the high variability of predictor and response indicators used in the research community. The same conclusion can be drawn in our study regarding the investigated relationships and ecological hypotheses, strongly limiting the possibility of drawing general conclusions. Landscape ecological hypotheses such as “the proximity between fields and SNH enhance biocontrol” or “in complex landscapes, predators are more effective in the early season” were only tested in three and two studies, respectively, with variable results, while the usefulness of SNH and complex landscapes in enhancing biocontrol is often validated by static studies (Alignier et al., 2014; Holland et al., 2017; Rusch et al., 2016; Thies et al., 2005), but see Tschardt et al. (2016) and Karp et al. (2018). Surprisingly, very few landscape predictors have been investigated in the studies in our corpora. The few studies show rather weak or nonsignificant correlations, sometimes in opposite directions, that have never been ranked as important

predictors. In contrast, several studies have validated the effects of semi-natural habitats on aphid colonization rate (Gilabert et al., 2017; Jonsson & Sigvald, 2016; Whitney et al., 2016). To clarify these effects, as highlighted by Ratsimba et al. (2021) and Holland et al. (2020), future studies should investigate the effects of different semi-natural habitats according to the specific trophic chain studied.

## 7. Conclusions

Identifying robust drivers of the spatio-temporal aphid dynamics is the most promising way to build actionable knowledge, such as model-based decision support systems, to develop efficient conservation biological control programs against aphids, one of the most important crop pests in temperate climates. Through this review, we participate to identify and synthesize knowledge on these drivers and highlight the need for further research focusing on the dynamics of the studied system rather than describing only static relationships as classically done.

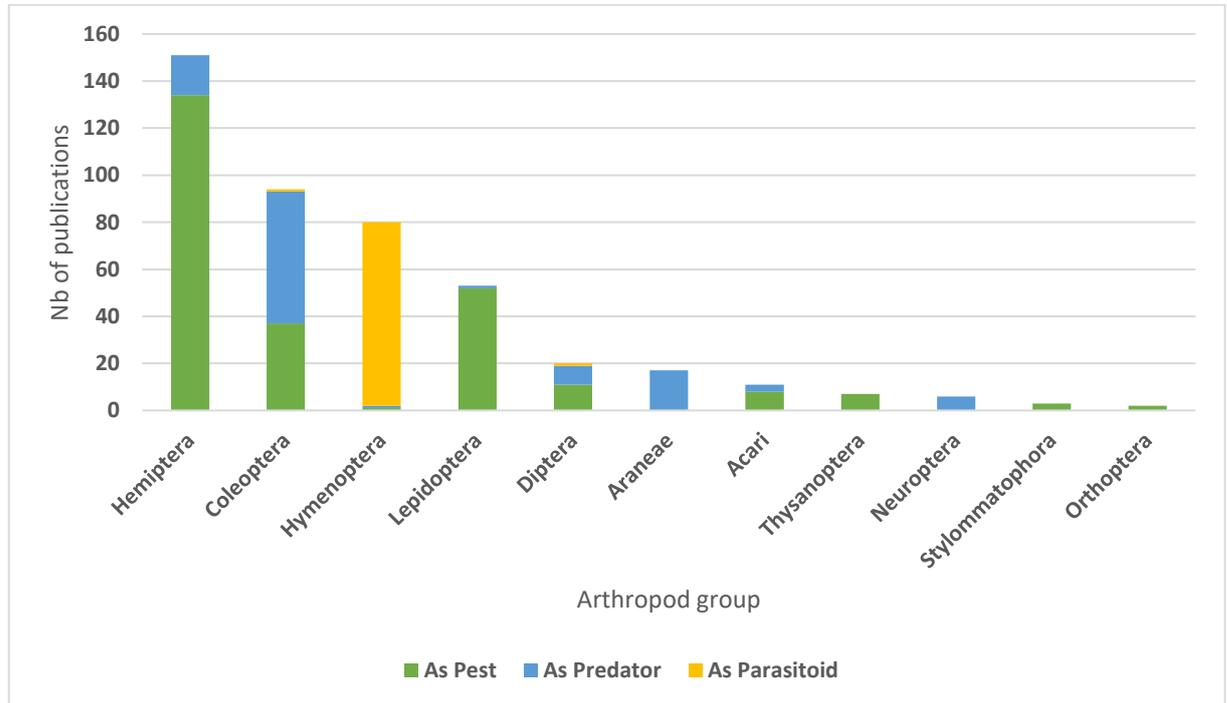
By systematically reviewing both empirical and modeling studies of the population dynamics of aphids and their natural enemies, we highlighted existing consensuses and controversies in both research communities. Existing studies focused on three key components of CBC: aphid abundance dynamics, aphid population growth rates, and their natural enemies' abundance dynamics. We synthesized information on the identified drivers (predictor indicators) of these dynamics and, when possible, their relative importance. Reviewed studies mostly validated three key ecological hypotheses concerning aphid–natural enemy relationships. Natural enemy abundance is a robust negative predictor of aphid abundance dynamics, and, conversely, aphid abundance is a robust positive predictor of natural enemy abundance dynamics. However, humidity and temperature seem to be even more important predictors of aphid abundance dynamics.

Among the research reviewed here, only few publications and few authors bridge the empirical and modeling communities. We encourage crossover studies that may facilitate (a) the development of more realistic models and (b) the design of experimental settings based on testable hypotheses issued from simulations. We highlighted the main strengths, weaknesses and missing points of existing models and identified key modeling strategies for their improvements such as non-modeler-oriented modeling architectures or allometric hypothesis-based models strongly reducing the number of required parameters. These latter may allow to adapt these models to different situations with variable insect communities. This is necessary to provide agricultural actors with operational decision support systems that they can be used

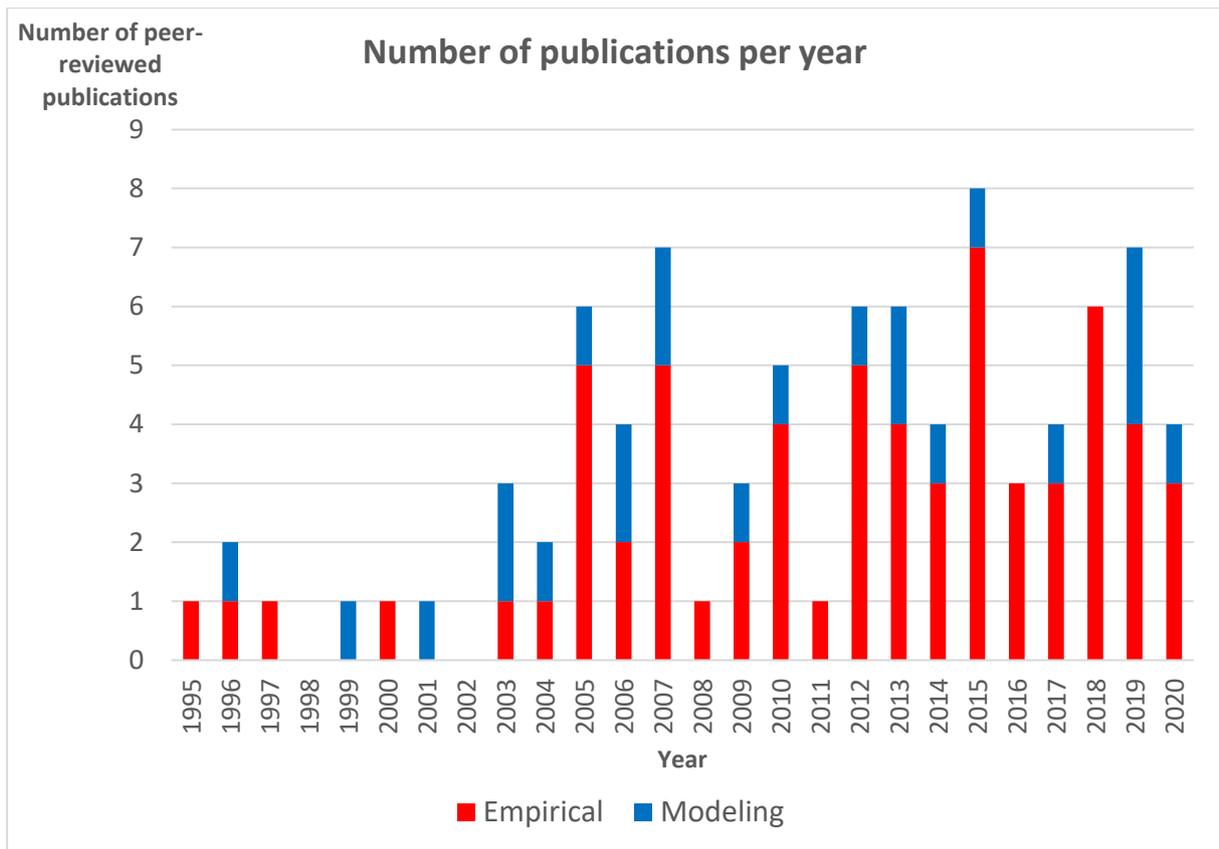
to design effective integrated pest management based on ecosystem services. Predicting natural regulation could make it possible to partially dispense with systematic and very costly field observations.

## 8. Supplementary Materials:

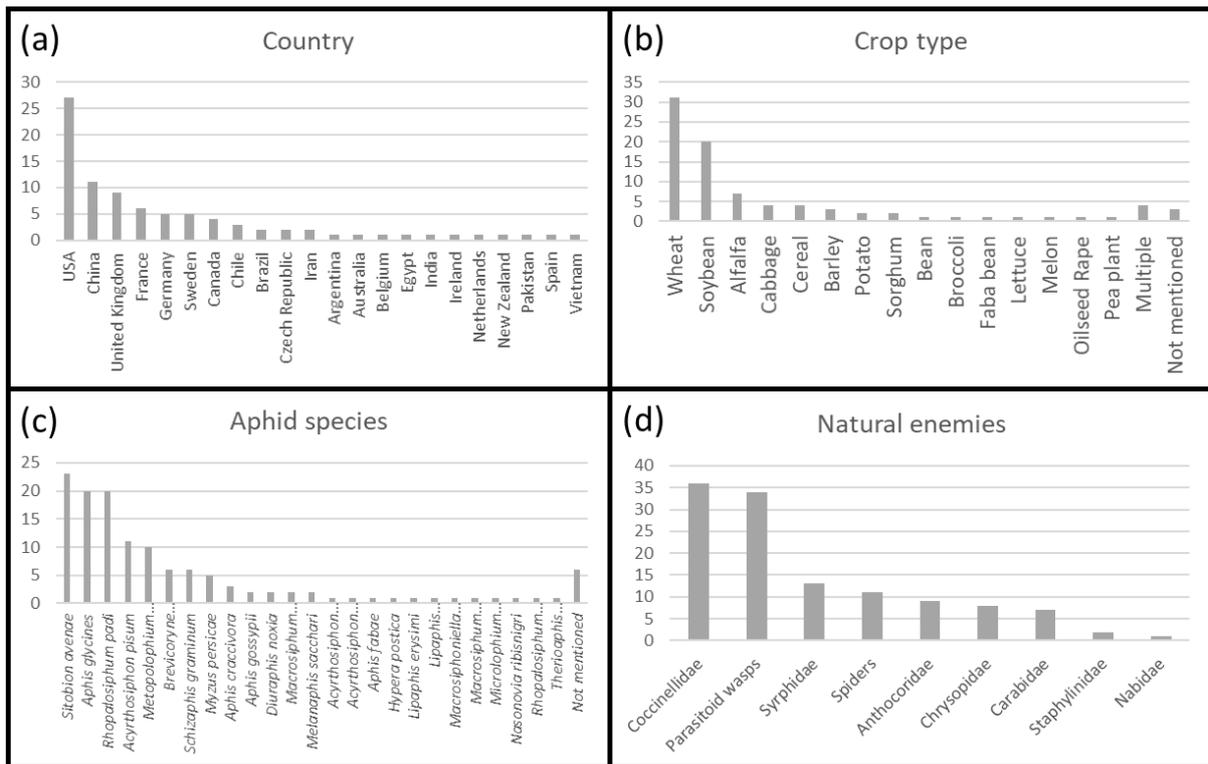
### 8.1. Additional figures



**Figure I-S1.** Number of publications for each type of ecological role after the second selection (343 publications). Hemiptera are the most studied pest, which motivated our choice to focus our review on aphids.



**Figure I-S2.** Number of peer-reviewed empirical and modeling publications per year that studied the dynamics of aphids, their natural enemies, and/or their interactions per year.



**Figure I-S3.** Characteristics of the 87 selected publications analyzing the dynamics of aphids, their natural enemies, and/or their interactions: (a) number of publications per country; (b) crop types studied; (c) aphid species studied; (d) natural enemy groups studied.

8.2. Additional tables

**Table I-S1.** Measurements and references for predictor indicators of aphid abundance.

Category	Predictor variable	Response variable															TOTAL
		Predation					Parasitism					Migration and flux					
		Pos		NS		Neg	Pos		NS		Neg	Pos		NS		Neg	
	Emp	Mod	Emp	Emp	Mod	Emp	Mod	Emp	Emp	Mod	Emp	Mod	Emp	Emp	Mod		
Climate	Temperature					1					1						2
Farming system type	Agroforestry					1										1	2
	% intercropping										1						1
	Agricultural intensification															1	1
	Crop type															1	1
	% natural borders										1						1
Insect	Aphid abundance																7
	Enemy alternative resources					1					1					1	3
	Enemy abundance															1	2
	Enemy arrival time					1											1
	Aphid competition															1	1
	Aphid growth rate															1	1
Landscape structure	Landscape complexity					1					1					1	3
	Landscape heterogeneity										1						1
	% grassland															1	1
	% maize															1	1
	Semi-natural habitat proximity					1											1
Period or Season	Timing in season					1					1					1	4
Plant phenology	Plant stage															1	1
	TOTAL =					11					12					12	35

**Table I-S2.** Ranking of predictor indicators in publications studying the effects of multiple predictors on aphid abundance. In each row, the predictors are ranked from level 1, the most important, to nonsignificant, the least important predictor in the study. We then tried to regroup publications studying the same predictor indicators (here as a to j).

Publication	Ranking				group
	1	2	3	Nonsignificant	
Alhmedi et al. (2009)	%SNH	Crop_type			a
Costamagna et al. (2011)	NE abundance	Aphids abundance			b
Costamagna et al. (2015)	Predation	%SNH	%grassland		c
Dahlin et al. (2018)	Crop_type			NE abundance	d
Fidelis et al. (2019)	Humidity; plant stage	Precipitation; Temperature	NE abundance		e
Kataria et al. (2017)	Humidity	Temperature	Precipitation		e
Merrill et al. (2012)	Crop_type	Precipitation			f
Roschewitz et al. (2005)	Agricultural Intensification			Landscape complexity	g
Seiter et al. (2019)	Insecticide Use	Planting date			h
Whitney et al. (2016)	Precipitation	%SNH			i
Zhao et al. (2019)	%SNH	Landscape complexity			j

**Table I-S3.** Ranking of predictor indicators in publications studying the effects of multiple predictors on aphids' natural enemies' abundances. In each row, the predictors are ranked from level 1, the most important, to nonsignificant, the least important predictor in the study. We then tried to regroup publications studying the same predictor indicators (here as a to k).

Publication	Ranking				group
	1	2	3	Nonsignificant	
Bianchi et al. (2007)	Fertilizer use	%SNH; Aphids abundance			a
Chaplin-Kramer et al. (2012)	Landscape complexity			Landscape complexity (syrphidae)	b
Raymond et al. (2015)	Landscape complexity (Coccinellidae)			Landscape complexity (Carabidae)	b
Elliott et al. (2000)	Aphids abundance (Coccillidae, larvae)	Aphids abundance (Coccillidae, adults)		Aphids abundance (NE)	c
Hesler et al. (2014)	Aphids abundance (Coccillidae)	Aphids abundance (NE in plants)		Aphids abundance (O. insidiosus)	c
Rhains et al. (2010)	Aphids abundance (Coccillidae)			Aphids abundance (Orius)	c
Evans et al. (2007)	Aphids abundance			NE Alternative Resources	d
Yoo et al. (2009)	NE Alternative Resources (Orius)			Aphids abundance (Orius)	d
Fidelis et al. (2019)	Humidity (Coccinellidae)	Aphids abundance (Syrphidae)	Humidity (spiders)		e
Gagic et al. (2012)	Agriculture Intensification (A. rhopalosiphi)	Agriculture intensification (E. plagiator)			f
Ghahramani et al. (2019)	Mechanical Practices (Coccinellidae)			Mechanical Practices (Carabidae)	g
Jacometti et al. (2010)	NE Alternative Resources (All NE)			NE Alternative Resources (Parasitoids)	h
Kataria et al. (2017)	Humidity (Coccinellidae)	Precipitation (Coccinellidae)	Temperature (Coccinellidae)		i
Lundgren et al. (2013)	Insecticide use (foliar-dwelling predators)			Insecticide use (soil surface dwelling predators)	j
Zhao et al. (2019)	%SNH	Landscape complexity			k

**Table I-S4.** Ranking of predictor indicators in publications studying the effects of multiple predictors on aphid population growth rate. In each row, the predictors are ranked from level 1, the most important, to nonsignificant, the least important predictor in the study. We then tried to regroup publications studying the same predictor indicators (here as a to d).

Publication	Rank			group
	1	2	Nonsignificant	
Bommarco et al. (2007)	Aphids abundance		Precipitation; Temperature	a
Chen et al. (1997)	Predator abundance		Parasitoids abundance; aphids abundance; plant stage; temperature; precipitation	a,c
Costamagna et al. (2006)	Predator abundance		Agricultural intensification	b
Elliott et al. (2000)	Predator abundance		Aphids abundance	c
Raymond et al. (2015)	Time in season	Predator abundance		d

**Table I-S5.** Studies testing ecological hypotheses concerning the effects of abiotic factors, agricultural practices, landscape, and biodiversity descriptors. These hypotheses were directly enunciated in the publications or deduced from their results and/or discussions.

Hypothesis theme	Ecological Hypothesis	Hypothesis tested in empirical studies			Hypothesis included in a modeling study
		Validated	Not validated	Variable conclusions	
Agricultural system	Intercropping influence on the dynamic of pest-natural enemy interactions	Amini et al. (2012), Arshad et al. (2018), Dahlin et al. (2018), Liu et al. (2017), Lundgren et al. (2013), Zhou, Chen, Chen et al. (2013), Zhou, Chen, Liu et al. (2013) (n = 7)			
	Farming system influence on the dynamic of pest-natural enemy interactions (Org vs. Conv; Fertilizer use; crop rotations; insecticides/plant extract)	Ali et al. (2018), Gagic et al. (2012), Rusch et al. (2013), Tran et al. (2016), Wang et al. (2015), Zumoffen et al. (2012) (n = 6)	Costamagna et al. (2006), Roschewitz et al. (2005), Rusch et al. (2013) (n = 3)		
Land use, landscape effect	Proximity between fields and semi-natural habitats; enhanced biocontrol; easier natural enemy dispersal; natural enemy reservoir	Ahlmedi et al. (2009), Arshad et al. (2018), Costamagna et al. (2015) (n = 3)			Bianchi et al. (2007), Bianchi et al. (2003) (n = 2)
	Aphid colonization rate correlated to abundance and distance to aphid source (forests, some crops...)	Gilbert et al. (2017), Jonsson et al. (2016), Whitney et al. (2016) (n = 3)			
	Predators are more effective earlier in the season in complex landscapes	Raymond et al. (2015) (n = 1)	Roschewitz et al. (2005) (n = 1)		
	Increasing landscape heterogeneities increase the stability of biotic interactions	Zhao et al. (2015) (n = 1)			
Aphids-only	Initial aphid density in the early season helps to predict aphid population throughout the season	Donaldson et al. (2007), Jonsson et al. (2016), Rhainds et al. (2010), Bommarco et al. (2007) (n = 4)		Costamagna et al. (2011) (n = 1)	

	Aphid spatial dispersion is driven by intrinsic reproductive rate				Paulson et al. (2009) (n = 1)
	Pest population dynamics are characterized by catastrophe behavior				Piyaratne et al. (2013), Wu et al. (2014) (n = 2)
	Aphid peak population occurs without seasonality	Fidelis et al. (2019) (n = 1)			
Natural enemies' impact on aphids	Enemy density is a major factor influencing aphid dynamics	Ali et al. (2018), Chen et al. (1997), Donaldson et al. (2007), Hesler et al. (2014), Karley et al. (2003), Miao et al. (2007), Amini et al. (2012), Costamagna et al. (2011), Gross et al. (2005), Winder et al. (2005) (n = 10)			Bahlai et al. (2013), Cursdotter et al. (2019) (n = 2)
	Predator effectiveness depends on initial aphid population	Rutledge et al. (2005) (n = 1)			
Timing of regulation	Earlier establishment of natural enemies in crops enhances biocontrol	Ali et al. (2018), Bortolotto et al. (2015), Costamagna et al. (2006), Costamagna et al. (2015), Fox et al. (2005), Leblanc et al. (2018), Raymond et al. (2015), Rhainds et al. (2010), Tenhumberg et al. (1995), Yoo et al. (2009) (n = 10)		Rutledge et al. (2005) (n = 1)	Gebauer et al. (2015), Miksanek and Heimpel (2019), Ro and Long (1999) (n = 3)
	Generalist natural enemies are more efficient in the early season when specialists are scarce	Fox et al. (2005), Ortiz-Martinez et al. (2020) (n = 2)	Khodeir et al. (2020) (n = 1)		
	There is a synchrony between aphids' population peak and predators' voracity peak	Tenhumberg et al. (1995), Rhainds et al. (2010) (n = 2)			

Spatial association between aphids and natural enemies	Natural enemies respond spatially to aphid population density in field	Donaldson et al. (2007), Elliott et al. (2000), Evans et al. (2007), Fidelis et al. (2019), Holland et al. (2004), Liu et al. (2017) Perez-Rodriguez et al. (2015), Winder et al. (2005) (n = 8)	Chen et al. (1997), Holland et al. (2004), Gross et al. (2005) (n = 3)		
Resource abundance	Alternative resources (flowers, prey) positively impact natural enemies' populations early in the season	Desneux et al. (2008), Evans et al. (2007), Jacometti et al. (2010) (n = 3)	Evans et al. (2007) (n = 1)	Desneux et al. (2008) (n = 1)	Vollhardt et al. (2010) (n = 1)
Plant phenology	Aphid population dynamics are linked to plant phenology throughout the cultural season (plant growth, plant quality)	Chen et al. (1997), Costamagna et al. (2007), Karley et al. (2003), Seiter et al. (2019) (n = 4)			Bahlai et al. (2013), Newman et al. (2003), Newman (2005), Wang et al. (2019) (n = 4)
Weather	Temperature is a main driver of pest-natural enemy interactions (by changing intrinsic species parameters and synchrony of interactions)	Bortolotto et al. (2015), Meisner et al. (2014), Whitney et al. (2016), Wang et al. (2015) (n = 4)	Bommarco et al. (2007), Perez-Rodriguez et al. (2015) (n = 2)		Bianchi et al. (2003), Cursdotter et al. (2019), Gebauer et al. (2015), Newman (2004), Newman (2005), Newman (2006), Merrill and Peairs (2012), Plantegenest et al. (1996), Preedy et al. (2020), Wu et al. (2014) (n = 10)

### 8.3. Additional references cited in Supplementary Materials

Ali, A., Desneux, N., Lu, Y., & Wu, K. (2018). Key aphid natural enemies showing positive effects on wheat yield through biocontrol services in northern China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 266(July), 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.07.012>

Arshad, M., Ahmad, S., Sufyan, M., Abdin, Z. ul, & Maqsood, S. (2018). Population dynamics of aphids and their natural enemies associated with strip-intercropping in wheat crop. *Pakistan Journal of Zoology*, 50(4), 1225–1230. <https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2018.50.4.1225.1230>

Bahlai, C. A., Werf, W. Vander, O'Neal, M., Hemerik, L., & Landis, D. A. (2015). Shifts in dynamic regime of an invasive lady beetle are linked to the invasion and insecticidal

management of its prey. *Ecological Applications*, 25(7), 1807–1818.  
<https://doi.org/10.1890/14-2022.1>

Cardinale, B. J., Weis, J. J., Forbes, A. E., Tilmon, K. J., & Ives, A. R. (2006). Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: A study of reciprocal causality in a predator-prey system. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 497–505.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01070.x>

Costamagna, A. C., Van Der Werf, W., Bianchi, F. J. J. A., & Landis, D. A. (2007). An exponential growth model with decreasing *r* captures bottom-up effects on the population growth of *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera: Aphididae). *Agricultural and Forest Entomology*, 9(4), 297–305. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00348.x>

Dai, H., Wang, Y., Du, Y., & Ding, J. (2010). Effects of plant trichomes on herbivores and predators on soybeans. *Insect Science*, 17(5), 406–413. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2009.01305.x>

Díaz, B. M., Legarrea, S., Marcos-García, M. Á., & Fereres, A. (2010). The spatio-temporal relationships among aphids, the entomophthoran fungus, *Pandora neoaphidis*, and aphidophagous hoverflies in outdoor lettuce. *Biological Control*, 53(3), 304–311.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.12.002>

Duffy, C., Fealy, R., & Fealy, R. M. (2017). An improved simulation model to describe the temperature-dependent population dynamics of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Ecological Modelling*, 354, 140–171. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.011>

Evans, E. W., & Toler, T. R. (2007). Aggregation of polyphagous predators in response to multiple prey: Ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) foraging in alfalfa. *Population Ecology*, 49(1), 29–36. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0022-4>

Fox, T. B., Landis, D. A., Cardoso, F. F., & Difonzo, C. D. (2005). Impact of predation on establishment of the soybean aphid, *Aphis glycines* in soybean, *Glycine max*. *BioControl*, 50(4), 545–563. <https://doi.org/10.1007/s10526-004-6592-1>

Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž., & Tschardtke, T. (2012). Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: Network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia*, 170(4), 1099–1109.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2366-0>

Gardiner, M. M., & Landis, D. A. (2007). Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *Biological Control*, 40(3), 386–395. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.11.005>

Gebauer, K., Hemerik, L., & Meyhöfer, R. (2015). Effects of climate change on pest-parasitoid dynamics: Development of a simulation model and first results. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 122(1), 28–35. <https://doi.org/10.1007/BF03356527>

Ghahramani, M., Karimzadeh, R., Iranipour, S., & Sciarretta, A. (2019). Does harvesting affect the spatio-temporal signature of pests and natural enemies in alfalfa fields? *Agronomy*, 9(9). <https://doi.org/10.3390/agronomy9090532>

Gross, K., Ives, A. R., & Nordheim, E. V. (2005). Estimating fluctuating vital rates from time-series data: A case study of aphid biocontrol. *Ecology*, 86(3), 740–752. <https://doi.org/10.1890/03-4085>

Holland, J. M., Winder, L., Woolley, C., Alexander, C. J., & Perry, J. N. (2004). The spatial dynamics of crop and ground active predatory arthropods and their aphid prey in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research*, 94(5), 419–431. <https://doi.org/10.1079/ber2004323>

Imbert, C., Papaix, J., Husson, L., Warlop, F., & Lavigne, C. (2020). Estimating population dynamics parameters of cabbage pests in temperate mixed apple tree-cabbage plots compared to control vegetable plots. *Crop Protection*, 129(November 2019). <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.105037>

Khodeir, I. A., Khattab, M. A., Rakha, O. M., Sharabash, A. S., Ueno, T., & Mousa, K. M. (2020). Population densities of pest aphids and their associated natural enemies on faba bean in Kafr el-Sheikh, Egypt. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 65(1), 97–102.

Kindlmann, P., & Houdková, K. (2006). Intraguild predation: fiction or reality? *Population Ecology*, 48(4), 317–322. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0006-4>

Liu, J., Yan, Y., Ali, A., Wang, N., Zhao, Z., & Yu, M. (2017). Effects of wheat-maize intercropping on population dynamics of wheat aphids and their natural enemies. *Sustainability (Switzerland)*, 9(8). <https://doi.org/10.3390/su9081390>

Merrill, S. C., & Peairs, F. B. (2013). Quantifying Russian Wheat Aphid Pest Intensity Across the Great Plains. *Environmental Entomology*, 41(6), 1505–1515. <https://doi.org/10.1603/en12172>

Miao, J., Wu, K., Hopper, K. R., & Li, G. (2007). Population dynamics of *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae) and impact of natural enemies in Northern China. *Environmental Entomology*, 36(4), 840–848. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[840:PDOAGH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[840:PDOAGH]2.0.CO;2)

Newman, J. A. (2005). Climate change and the fate of cereal aphids in Southern Britain. *Global Change Biology*, 11(6), 940–944. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00946.x>

Newman, J. A., Gibson, D. J., Parsons, A. J., & Thornley, J. H. M. (2003). How predictable are aphid population re-sponses to elevated CO<sub>2</sub>? *Journal of Animal Ecology*, 72(4), 556–566. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00725.x>

Newman, J. A. (2004). Climate change and cereal aphids: The relative effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on aphid population dynamics. *Global Change Biology*, 10(1), 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00709.x>

Newman, J. A. (2006). Using the output from global circulation models to predict changes in the distribution and abundance of cereal aphids in Canada: A mechanistic modeling approach. *Global Change Biology*, 12(9), 1634–1642. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01192.x>

Ong, T. W. Y., Allen, D., & Vandermeer, J. (2018). Huffaker revisited: spatial heterogeneity and the coupling of ineffective agents in biological control. *Ecosphere*, 9(7). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2299>

Ortiz-Martínez, S. A., & Lavandero, B. (2018). The effect of landscape context on the biological control of *Sitobion avenae*: temporal partitioning response of natural enemy guilds. *Journal of Pest Science*, 91(1), 41–53. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0855-y>

Paulson, M. D., Houston, A. I., McNamara, J. M., & Payne, R. J. H. (2009). Seasonal dispersal of pests: One surge or two? *Journal of Evolutionary Biology*, 22(6), 1193–1202. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01730.x>

Pérez-Rodríguez, J., Shortall, C. R., & Bell, J. R. (2015). Large-scale migration synchrony between parasitoids and their host. *Ecological Entomology*, 40(5), 654–659. <https://doi.org/10.1111/een.12241>

Piyaratne, M. K. D. K., Zhao, H., & Meng, Q. (2013). APHIDSim: A population dynamics model for wheat aphids based on swallowtail catastrophe theory. *Ecological Modelling*, 253, 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.12.032>

Seiter, N. J., Miskelley, A. D., Lorenz, G. M., Joshi, N. K., Studebaker, G. E., & Kelley, J. P. (2019). Impact of Planting Date on *Melanaphis sacchari* (Hemiptera: Aphididae) Population Dynamics and Grain Sorghum Yield. *Journal of Economic Entomology*, 112(6), 2731–2736. <https://doi.org/10.1093/jee/toz230>

Smits, N., Dupraz, C., & Dufour, L. (2012). Unexpected lack of influence of tree rows on the dynamics of wheat aphids and their natural enemies in a temperate agroforestry system. *Agroforestry Systems*, 85(1), 153–164. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9473-5>

Tenhumberg, B., & Poehling, H. (1995). Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: Aspects of their bi-ology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 39–43.

Tran, D. H., Khac, P. Le, Thi, T., Dong, H., & Ueno, T. (2016). Control efficacy of pongam ( *Pongamia pinnata* L .) leaf extract against the turnip aphid *Lipaphis pseudobrassicae* ( Davis ) ( Hemiptera : Aphididae ). (February).

Vollhardt, I. M. G., Bianchi, F. J. J. A., Wäckers, F. L., Thies, C., & Tscharnkte, T. (2010). Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biological Control*, 53(2), 204–213. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.12.011>

Wang, H. H., Grant, W. E., Elliott, N. C., Brewer, M. J., Koralewski, T. E., Westbrook, J. K., ... Sword, G. A. (2019). Integrated modelling of the life cycle and aeroecology of wind-borne pests in temporally-variable spatially-heterogeneous environment. *Ecological Modelling*, 399, 23–38. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.02.014>

Wang, L., Hui, C., Sandhu, H. S., Li, Z., & Zhao, Z. (2015). Population dynamics and associated factors of cereal aphids and armyworms under global change. *Scientific Reports*, 5(July), 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep18801>

Wu, W., Piyaratne, M. K. D. K., Zhao, H., Li, C., Hu, Z., & Hu, X. (2014). Butterfly catastrophe model for wheat aphid population dynamics: Construction, analysis and application. *Ecological Modelling*, 288, 55–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.05.017>

Zhao, Z. H., Hui, C., Li, Z. H., & Li, B. L. (2015). Habitat heterogeneity stabilizes the spatial and temporal interactions between cereal aphids and parasitic wasps. *Basic and Applied Ecology*, 16(6), 510–518. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.06.002>

Zhou, H., Chen, L., Chen, J., Francis, F., Haubruge, E., Liu, Y., ... Cheng, D. (2013). Adaptation of wheat-pea inter-cropping pattern in china to reduce sitobion avenae (Hemiptera: Aphididae) occurrence by promoting natural enemies. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 37(9), 1001–1016. <https://doi.org/10.1080/21683565.2013.763887>

Zumoffen, L., Salto, C., & Salvo, A. (2012). Preliminary study on parasitism of aphids (Hemiptera: Aphididae) in relation to characteristics of alfalfa fields (*Medicago sativa* L.) in the Argentine Pampas. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 159, 49–54. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.019>



---

*Chapitre II : Conception d'un  
modèle prédictif des  
dynamiques de population de  
pucerons*

---



## Résumé de chapitre II – Conception d'un modèle prédictif des dynamiques de population de pucerons

### Contexte et objectifs

Dans le chapitre précédent, nous avons identifié quels étaient les différents déterminants biotiques et abiotiques des dynamiques de populations de pucerons et de leurs ennemis naturels ainsi que les différents modèles de dynamiques de populations et d'interactions entre insectes ravageurs et auxiliaires de cultures. Dans ce chapitre, sur la base d'enquêtes réalisées auprès de conseillers agricoles et des résultats du premier chapitre, nous présentons le cahier des charges d'un modèle qui répondrait aux attentes des conseillers. Nous présentons ensuite le modèle, identifié via la revue de littérature, que nous avons sélectionné et comment le transformer pour qu'il réponde à notre cahier des charges.

### Questions de recherche

- Quelles sont les attentes des conseillers agricoles en termes de modèles prédictifs et d'outils d'aide à la décision sur le contrôle biologique des pucerons ?
- Comment adapter un modèle descriptif développé dans un contexte suédois à un modèle prédictif pour un contexte français ?

### Matériels et méthodes mobilisés

Des enquêtes semi-directives ont été menées auprès de 20 conseillers agricoles. Les questions concernaient leurs connaissances sur l'évaluation du contrôle biologique, les insectes relevés lors de leurs observations et le type d'outil souhaité pour prédire les dynamiques de population de pucerons. Les résultats de ces enquêtes ont été utilisés pour rédiger le cahier des charges du modèle prédictif à construire dans le cadre de cette thèse. Nous décrivons ensuite les forces et les faiblesses du modèle existant sélectionné pour répondre au cahier des charges et les adaptations nécessaires. Nous présentons les données du projet ARENA, utilisées pour calibrer et valider ce modèle. Elles décrivent les séries temporelles printanières des abondances de pucerons et de sept familles d'ennemis naturels présents dans 54 parcelles de blé de six régions en France métropolitaine. Nous présentons plusieurs transformations de ces données afin d'obtenir des densités de populations d'insectes, compatible avec le format des entrées du modèle.

### Résumé des résultats

Les résultats d'enquête montrent un réel besoin des conseillers pour des outils de prédiction des dynamiques de population des pucerons, mais la plupart des conseillers interrogés n'ont pas connaissance de l'existence de tels outils. Les facteurs importants à prendre en compte selon les conseillers sont la structure du paysage, les conditions météorologiques, les itinéraires techniques et les caractéristiques des espèces de pucerons. Le cahier des charges traduit notre volonté de modéliser de manière parcimonieuse les dynamiques journalières des populations de pucerons soumises à l'action de population d'ennemis naturels. Le modèle sélectionné pour répondre au mieux à ce cahier des charges est celui de Curtsdotter et al. (2019). C'est un modèle dynamique de réseau trophique, permettant l'étude des interactions entre pucerons, prédateurs et proies alternatives à l'échelle de la parcelle. L'avantage de ce modèle est le faible nombre de paramètres à estimer, du fait que les relations trophiques entre arthropodes sont régies par la théorie allométrique, i.e. les rapports de masses corporelles entre prédateur et proie déterminent la force de prédation. Les améliorations à réaliser sont l'intégration (i) du parasitisme exercé par les parasitoïdes, (ii) d'une capacité de charge du milieu, et (iii) de l'effet de températures extrêmes sur les pucerons. Nous présentons également une nouvelle méthode de calibration afin d'éviter les minimas locaux. Enfin nous (i) transformons les données d'abondance en France en données de densité d'individus au mètre carré, (ii) conceptualisons le réseau trophique de nos parcelles, (iii) établissons les masses corporelles des différents insectes du réseau.

### Portée des résultats pour la thèse

Ce deuxième chapitre de thèse présente la démarche de sélection et conceptualisation sous tendant le développement du modèle utilisé dans le chapitre suivant de cette thèse. Il présente les faiblesses du modèle auxquelles nous tenterons de remédier ainsi que les difficultés rencontrées dans l'adaptation du jeu de données au modèle.

### Stage

Le travail d'enquêtes restitué dans ce chapitre a été mené par Hélène Lirot, étudiante stagiaire en Master 2 AETPF (février-juillet 2022), sous mon encadrement.

## **Avant-propos**

Dans la section précédente, nous avons vu qu'il existe différents modèles simulant les dynamiques de populations de pucerons. Ces modèles sont centrés sur le ravageur ou sur l'interaction de ce dernier avec ses différents ennemis naturels. Le travail de cette thèse mène à estimer s'il est possible de prédire les dynamiques de populations des pucerons dans les parcelles de grande culture. Pour ce faire, après avoir identifié plusieurs modèles de recherche, nous souhaitons savoir comment formuler le cahier des charges du développement de notre modèle. Tout d'abord, nous avons mené une enquête auprès de conseillers agricoles afin de connaître les demandes du terrain. Nous énonçons ensuite ce cahier des charges, associé à un modèle de recherche publié, qui sera notre socle de travail de modélisation. Enfin nous présentons dans ce chapitre les différents travaux de modification à envisager pour que le modèle corresponde au mieux à notre cahier des charges.

### 1. Attentes des conseillers agricoles et personnels d'instituts techniques

Les informations présentées dans cette partie constituent les résultats du stage d'Hélène Lirot, étudiante en 2022 en master 2 AETPF de AgroParisTech à l'ENSAIA de Nancy que j'ai pu encadrer durant une période de 6 mois. Un de ses objectifs de stage était de mettre en lumière les attentes des conseillers agricoles et employés d'instituts techniques quant au besoin d'outils prédictifs des dynamiques de régulations naturelles des pucerons dans les cultures de céréales. L'intérêt d'une telle enquête était d'identifier les manques en termes d'outils sur le terrain et ainsi établir un cahier des charges pour le développement de notre modèle prédictif des régulations biologiques des pucerons sur les cultures de céréales.

L'objectif de cette enquête était de répondre aux questions suivantes :

- i)** Quels sont les différents moyens utilisés actuellement par les conseillers agricoles pour définir les stratégies de lutte alternatives contre les pucerons ?
- ii)** Quels sont les besoins et les intérêts des conseillers agricoles pour un outil de modélisation des dynamiques de population de pucerons ?
- iii)** Comment pourraient-ils souhaiter utiliser un tel outil, et quelles questions pourraient-ils chercher à instruire avec ce dernier ?
- iv)** Quel est leur avis sur le modèle sélectionné, et sur l'outil de prédiction qui peut en découler ?

Les personnels d'instituts techniques ont été également questionnés avec un questionnaire légèrement modifié et plus orienté sur les différents modèles et outils pouvant exister et étant déjà mis en place dans le cadre de prédictions des dynamiques de pucerons, mais également ceux qui pourraient être en développement, ou encore le type d'outil qu'il reste à développer.

#### 1.1. Méthode et sélection des personnes à enquêter

Les entretiens ont été menés de manière semi-directive, sur la base d'un guide d'entretien comportant des questions fermées et ouvertes. Les entretiens semi-directifs sont guidés par l'enquêteur, mais l'orientation et la portée de l'entretien peuvent suivre la logique du discours de l'interviewé (Huntington, 1998). L'entretien semi-directif permet également de laisser aux personnes interrogées une liberté d'expliquer leurs pensées et de mettre en évidence les domaines d'intérêt particuliers à chacun ainsi que leur expertise (Horton et al., 2004).

Le questionnaire a été développé dans une première version et se voulait évolutif avec ajout ou modification de questions en fonction des retours des premières personnes enquêtées. Une grille d'entretien a été réalisée pour faciliter les prises de notes lors des échanges (Annexes 1 et 2).

Les personnes ayant participé à cette enquête ont toutes donné leur autorisation par écrit dans un document de consentement (RGPD) pour que le contenu des échanges puisse être utilisé de manière anonyme pour la production scientifique.

Les personnes ciblées pour cette enquête sont des conseillers agricoles travaillant en grandes cultures soit sur la santé des plantes (avec des compétences sur la biodiversité), soit sur la biodiversité (avec des compétences en santé des plantes). Les enquêtés travaillent principalement pour des chambres d'agriculture, mais aussi pour des coopératives agricoles. Effectivement, la loi « EGalim » (*LOI n° 2018-938*, 2018) indique une séparation entre les activités de vente et de conseil en produits phytopharmaceutiques et que très peu de coopératives ont choisi l'activité de conseil.

La population de conseillers enquêtés était également et volontairement évolutive. En première partie, notre choix s'est orienté sur les conseillers en grandes cultures dans les départements français avec le plus de superficie de culture de céréales à paille identifiés via l'analyse des statistiques agricoles Agreste (2022). Les contacts des conseillers des 25 départements possédant le plus d'hectares de céréales ont été collectés via les sites web des chambres départementales et régionales d'agriculture.

Ensuite, dans le cadre d'un processus dit « boule de neige » l'échantillonnage a été complété lors des entretiens semi-directifs, où il était demandé si des personnes intéressées dans leurs réseaux étaient susceptibles de vouloir répondre à nos questions. Au total, sur une centaine de conseillers contactés, 20 personnes ont accepté de répondre à notre questionnaire soit un taux de réponse de 20 %. Concernant les personnels d'instituts techniques, 5 personnes ont pu être interrogées. Il faut noter qu'étant donné l'aspect évolutif du questionnaire et des entretiens semi-directifs, certaines questions n'ont pas pu être posées à l'intégralité de l'échantillon. Ainsi, certaines réponses sont sur un total de 20, 16 ou 15 personnes.

Le questionnaire final se présente sous la forme de 5 grandes sections (Annexe 1 et 2) :

- Qui êtes-vous ?

Cette section permet de connaître la personne enquêtée : sa formation, son métier, son ancienneté, ses missions. Elle vise aussi à mieux connaître les avis et habitudes de la personne sur le rôle de la biodiversité dans la santé des plantes, l'importance des pesticides dans la régulation des pucerons, ainsi que leurs préoccupations sanitaires actuelles quant à la santé des grandes cultures.

- Observations de terrain

Cette partie permet d'appréhender les méthodes utilisées par l'enquêté pour faire ses conseils aux agriculteurs. Nous cherchons à savoir quelles sont les observations de terrains réalisées (pucerons et auxiliaires) sur lesquelles le conseiller va se baser pour concevoir ses conseils, ainsi que les difficultés qu'il rencontre dans les suivis des insectes.

- Outils de prévision des régulations biologiques

Avec cette section, l'enquête cherche à identifier les besoins des conseillers en termes d'outils pour améliorer leurs diagnostics et conseils. Également, nous souhaitons savoir s'ils sont intéressés par des outils de prédiction des dynamiques de pucerons et/ou des régulations naturelles, et dans le cas où ils en connaîtraient et en utiliseraient déjà, s'ils sont satisfaits des outils existants. Enfin cette section sert à imaginer l'outil parfait, les sorties, résultats attendus par un tel outil, et les fonctionnalités que cet outil pourrait avoir.

- Notre outil

Après avoir expliqué aux enquêtés le projet de développement d'un modèle prédictif des régulations naturelles des pucerons en grandes cultures de céréales (voir Chapitre II, partie 2),

nous leur avons posé des questions sur ce dernier. Nous souhaitons recueillir leurs avis sur le modèle en lui-même, s'il leur semble complet au niveau des processus représentés, mais également sur les difficultés qui pourraient se présenter à l'utilisation d'un pareil modèle.

Le but de cette partie était également d'imaginer avec eux les cas d'usages du modèle, et les scénarios qu'ils pourraient trouver intéressants à explorer pour observer leurs effets sur les dynamiques de pucerons dans les parcelles de céréales à paille.

Enfin, nous avons questionné la faisabilité de la mise en place d'un tel modèle à vocation à devenir un OAD. Nous voulions connaître quelles étaient les observations que les conseillers seraient prêts à réaliser sur le terrain pour renseigner le modèle, et sur quelle période temporelle la prédiction pouvait être la plus pertinente. Aussi, nous étions intéressés de savoir comment ils imaginaient les conditions d'utilisation d'un tel outil, s'ils étaient prêts à investir beaucoup de temps ou non à son apprentissage et comment ils l'intégreraient dans le diagnostic réalisé habituellement.

- Conclusion

Cette dernière section permet d'ajouter des commentaires hors questionnaire, et de compléter le répertoire des personnes éventuellement intéressées pour répondre à nos questions.

Lors de l'analyse des entretiens, nous avons cherché à identifier les grandes tendances émergeant de ces discussions. Nous avons analysé les questions fermées via comptage. Pour les questions ouvertes, nous avons catégorisé les réponses afin de pouvoir décrire les données et extraire les grandes tendances résultant des entretiens. Les réponses aux questions ont été analysées indépendamment les unes des autres via un tri à plat. Les tableaux croisés dynamiques effectués sous Excel ont permis de prendre en compte de façon conjointe plusieurs critères d'analyse.

## 1.2. Résultats

Un premier jeu de questions permettait de déterminer le profil des personnes interrogées. Quatre-vingts pour cent des conseillers interviennent principalement dans des missions de conseil phytosanitaire (16/20). Les autres conseillers sont principalement sur des missions de conseil en biodiversité (4/20). Ils réalisent du conseil sur le risque pucerons auprès des agriculteurs soit directement (12/20), soit indirectement via des messageries techniques, « flashs infos » ou vidéos (7/20). Les conseils sur les risques liés aux pucerons se basent sur

des observations visuelles (14/20), sur le bulletin de santé du végétal (5/20) ou sur des tours de plaine (2/20).

Un quart des conseillers (5/20), pensent qu'il n'est actuellement pas possible de se passer de produits phytosanitaires dans la lutte contre les pucerons en grande culture. Parmi les autres, 8 (40%) pensent qu'il est possible de s'en passer, et 7 (35%) pensent que la mise en place d'un contrôle biologique par conservation (CBC) est trop dépendante de facteurs tels que la météo, la saison ou bien l'intensité de l'invasion pour être aussi efficace que les produits phytosanitaires. Malgré cela, 80 % des interrogés considéraient que les auxiliaires de cultures représentent un potentiel de régulation (contrôle) des populations de ces ravageurs.

En termes de cultures menacées par le risque puceron, les enquêtés ont mentionné le colza (12/16), le pois fourrager (9/16), les céréales à paille (6/16), la betterave (6/16), le tournesol (5/16), la féverole (3/16), le maïs (2/16) et la pomme de terre (1/16). Les propos quant à la gravité de la menace puceron sont nuancés : un conseiller a mentionné les pucerons comme « un ravageur parmi d'autres », quand un autre précisera que « les pucerons sont un des premiers ravageurs ».

À la suite de l'interdiction des néonicotinoïdes, huit conseillers (8/15) ont vu des pertes plus importantes, et deux n'ont pas vu de changement en termes de pertes de rendement. Sept (7/15) personnes nous ont affirmé que le traitement de semences avait été remplacé par un traitement foliaire systématique, renouvelé plusieurs fois durant la saison. Enfin, selon six (6/15) conseillers, il est encore trop tôt pour savoir si ces pertes de rendements sont l'effet de l'arrêt de l'utilisation des néonicotinoïdes car « ils peuvent avoir laissé un bruit de fond même après l'arrêt du traitement », demandant possiblement plusieurs années avant « un retour à la normale ». Un autre conseiller mentionne qu'« il est difficile de savoir si cela est dû au réchauffement climatique ou à l'arrêt des néonicotinoïdes », alors que deux autres conseillers ont mentionné que l'effet a été variable selon les années. Différents leviers pour lutter contre les pucerons ont été évoqués par les 15 conseillers (Figure II-).



Figure II-1 : Nuage de mots représentant des leviers de lutte contre les pucerons. La taille des mots est proportionnelle au nombre de personnes ayant évoqué ce levier. (Phytosanitaire : 9, date de semis : 4, variété résistante et gestion des bordures : 2, analyse de virus et biodiversité des cultures : 1)

Considérant les observations réalisées sur le terrain par les différents conseillers, la pression de pucerons était diagnostiquée par 90 % des conseillers ; 19 d’entre eux réalisaient des observations visuelles avec comptages de pucerons. Dix-sept (17/20) conseillers utilisent également des plaques jaunes engluées pour repérer la présence de pucerons sur les parcelles. Certains des conseillers des chambres d’agriculture ont relevé que repérer les pucerons et les compter n’est pas une tâche facile car ce sont des organismes de petite taille (5/20), et cela nécessite beaucoup de temps (4/20). La recherche systématique d’ennemis naturels n’était réalisée que par 8 conseillers sur 20 (40 %) en plus des observations de pucerons. D’autres (9/20, 45 %) ne s’y intéressaient que lorsque ces ennemis naturels étaient présents durant l’observation des pucerons. Les observations des ennemis naturels des pucerons sont réalisées de différentes manières suivant les conseillers : observations visuelles (16/20), cuvettes jaunes (3/20), pots barber (1/20), filet fauchoir (3/20). Les difficultés mentionnées en ce qui concerne le relevé des auxiliaires étaient l’absence de formation pour apprendre à les identifier (7/20), le manque de temps sur le terrain (4/20) et la difficulté d’observer certains organismes très mobiles (2/20).

Les groupes d’ennemis naturels observés sur le terrain sont les coccinelles larves (17/20) et adultes (18/20), les syrphes larves (15/20) et adultes (12/20), les chrysopes (14/20) et les effets visibles des hyménoptères parasitoïdes par l’observation de pucerons momifiés dans les plantes (11/20). Les conseillers ont mentionné entre 3 à 8 groupes d’auxiliaires différents au cours de leur entretien.

Un besoin d’outils de prédiction des dynamiques de population de pucerons et du potentiel de régulation par les auxiliaires a été relevé par 70 % des conseillers. Cinq d’entre eux ont souligné le besoin de seuils de traitement adaptés aux densités d’auxiliaires présents dans la parcelle. Sept conseillers ont mentionné le besoin d’outils permettant de mieux connaître la dynamique des populations de pucerons, savoir quelles sont les conditions jugées favorables à

leur prolifération, pouvoir connaître leurs dates d'arrivée dans les parcelles, et savoir s'ils sont porteurs de virus. Six conseillers étaient également fortement intéressés par les mêmes informations pour les auxiliaires, en plus d'avoir la possibilité de connaître leur potentiel de régulation pour savoir si ceux-ci seront assez efficaces pour contenir le risque puceron.

Une grande majorité (17/18) pense qu'il est pertinent d'avoir des outils de prédiction du risque puceron, mais 14 enquêtés ont affirmé ne pas connaître l'existence de tels outils. Les 3 autres ont renvoyé à deux outils développés par le projet CASDAR ARENA (Encadré 3).

### **Encadré 3 : Les outils issus du projet CASDAR ARENA**

(1) **I-ARENA**, qui est un indicateur estimant les niveaux de régulation naturelle des pucerons par les parasitoïdes et prédateurs. Il fonctionne à partir de modèles statistiques classiques (modèles linéaires) et de fouille de données (arbre de régression et forêts aléatoires). Il permet notamment de souligner les variables les plus prédictives des abondances de pucerons ou des taux de parasitisme des pucerons (Tosser et al., 2022).

(2) **DEXi-ARENA**, qui est un outil d'arbre d'évaluation multicritère du potentiel d'accueil des auxiliaires volants prédateurs et parasitoïdes de pucerons de printemps. DEXi est un logiciel permettant de construire des systèmes experts dans le but d'évaluer et d'analyser différents scénarios définis par un ensemble de critères qualitatifs. L'outil DEXi-ARENA va noter les parcelles de « défavorable » à « très favorable » quant à leur potentiel d'accueil d'auxiliaires. Les résultats de l'outil montrent dans les parcelles ARENA une corrélation négative entre systèmes de culture et aménagements favorables aux agriculteurs et populations de pucerons. Le modèle souligne également des notes « favorables » pour les parcelles corrélées négativement avec une grande partie des auxiliaires, démontrant bien le lien entre population de pucerons et d'auxiliaires (ibid).

Ces deux modèles présentent l'intérêt de sensibiliser à l'impact de certaines pratiques et aux caractéristiques de l'environnement paysager des parcelles, ainsi qu'à l'importance de préserver certains auxiliaires. Cependant, ce ne sont pas des modèles dynamiques. Ils ne permettent donc pas de prédire l'évolution des populations de ravageurs sur la période de sensibilité de la culture.

Concernant notre projet de développement de modèle, 80 % des conseillers y ont porté un grand intérêt. Ils ont proposé de prendre en compte différents facteurs jugés importants :

- La structure du paysage environnant la parcelle (parcellaire, bandes enherbées, haies) (10/20)
- Les conditions météorologiques (température, vent, ensoleillement, pluie) (12/20)
- Les itinéraires techniques qui peuvent avoir un effet sur les dates d'arrivée des insectes (date de semis, précédant cultural) (12/20)
- Les différentes caractéristiques des pucerons (dynamique de vol, virulence, différentes espèces) (6/20)

Plus de la moitié des conseillers ont rencontré des difficultés à décrire des potentiels cas d'usage du modèle. Ils mentionnaient que « cela paraît très complexe et ambitieux de créer un tel modèle » et « du point de vue biologie et environnement, le phénomène paraît trop complexe ». Cependant, les principaux cas d'usage envisagés sont de tester les effets du changement climatique (16/20) et les effets des aménagements paysagers (6/20).

Concernant les conditions d'utilisation d'un tel modèle, les conseillers souhaiteraient pouvoir acquérir les données d'entrée via des observations visuelles (16/20) et par l'utilisation de pièges s'il existe des pièges « généralistes », pouvant capturer pucerons et auxiliaires (5/20). Les mesures se feraient idéalement toutes les semaines (90 %), ce qui correspond à l'échelle de temps du BSV, et avec un besoin d'augmenter potentiellement le nombre de mesures lors des périodes d'invasion importante. La prédiction de la dynamique de population de pucerons pourrait s'étendre de 7 à 15 jours, cette limite étant majoritairement définie par la fiabilité des données de prédiction de température.

En termes d'outils d'aide à la décision qui peuvent en découler, les conseillers sont intéressés par les applications smartphone afin de permettre une utilisation facilitée sur le terrain (12/20), et, dans une moindre mesure, un logiciel à utiliser en bureau (8/20).

## 2. Cahier des charges du modèle prédictif

Sur la base des réponses aux entretiens présentés dans la section précédente et des résultats de la revue de littérature (Chapitre I) nous avons défini le cahier des charges du modèle de prédiction des régulations naturelles des pucerons des céréales à paille à développer dans le cadre de cette thèse.

Dans un souci d'aider les agriculteurs et conseillers agricoles dans leurs tactiques de gestion des ravageurs des cultures, tout en répondant à la volonté d'une transition

agroécologique, nous avons choisi de développer un modèle pour simuler et prédire les dynamiques des pucerons dans les céréales à pailles, sous l'influence de divers facteurs biotiques et abiotiques au fil de la saison culturale. En d'autres termes, le modèle doit pouvoir, à une date donnée  $t$  et à partir de différentes données d'entrées (par exemple : abondance initiale de pucerons et d'auxiliaires, observations et prédictions météo, stade la culture, etc.), estimer la dynamique de population des pucerons sous l'influence des régulation naturelles pendant une période relativement courte, c'est-à-dire entre 1 à 4 semaines.

Pour cela, nous avons identifié différents objectifs pour notre modèle (caractéristiques souhaitées), mais aussi des interrogations, ou des choix laissés encore ouverts au moment de la rédaction du cahier des charges. La construction du modèle est encadrée par une stratégie de développement que nous avons défini.

En ce qui concerne les **objectifs** visés, le modèle doit permettre de prédire quotidiennement les dynamiques des pucerons dans les parcelles de céréales à paille dans un contexte français, sous l'effet des régulations naturelles des différents prédateurs et parasitoïdes présents dans la parcelle, ainsi que l'effet de la météo et du stade de la culture. Ce modèle permettrait *in fine* la construction d'un OAD, développé pour alerter les acteurs de terrain sur l'efficacité potentielle des régulations naturelles, c'est-à-dire pouvoir estimer si la prédation et le parasitisme présents dans la parcelle seraient assez efficaces pour empêcher la population de pucerons de dépasser le seuil de nuisibilité à la culture, et donc nécessiter l'utilisation de produits phytosanitaires.

Nous avons défini plusieurs caractéristiques recherchées pour le modèle.

En ce qui concerne la **temporalité** visée, notre modèle serait utilisé pour prédire les dynamiques de population de pucerons **pendant la période critique de la saison culturale**, sur la base de données d'abondance de pucerons et d'auxiliaires de culture et cela sur un **pas de temps journalier**, afin de pouvoir apprécier la vitesse de croissance de population pouvant être très élevée et hautement variable de jour en jour. L'étendue temporelle de la période d'utilisation du modèle serait la période de sensibilité de la plante aux colonisations par différentes espèces de pucerons, c'est-à-dire du début du printemps, jusqu'à la fin d'appétence forte de la culture pour le puceron (Stade BBCH 71 du blé).

Le modèle **ne serait pas spatialement explicite**, nous nous intéressons uniquement aux variations de population dans **une parcelle cible** de la prédiction.

La communauté de pucerons sera décrite dans son ensemble, sans distinction d'espèces ni de stades, mais en tenant compte des proportions des différentes espèces au sein de la communauté globale. Effectivement, une parcelle de grandes cultures est souvent infestée par une seule espèce de puceron majeure et les observateurs ne distinguent pas différentes espèces lors des observations de routine. Dans le document de thèse et dans les articles, nous allons alors parler de « populations de pucerons » (et pas de communautés), alors qu'il n'est pas exclu que plusieurs espèces de pucerons coexistent en même temps sur une parcelle.

**Les dynamiques de population des nombreux/nombreuses groupes/guildes d'auxiliaires (prédateurs et parasitoïdes des pucerons) ne seront pas simulées.** Cela représenterait un défi trop conséquent au vu des connaissances disponibles et des autres fronts de modélisation à relever durant la thèse. Chaque auxiliaire ayant ses propres dynamiques intrinsèques, relevant de conditions abiotiques et d'interactions biotiques (avec sa proie/hôte, ressources complémentaires ou alternatives), collecter et formaliser les informations relevant de chaque groupe d'auxiliaire serait un travail trop conséquent dans le cadre de cette thèse. Enfin, nous avons décidé de développer ce modèle dans une **logique de parcimonie**, c'est-à-dire que nous resterons dans un formalisme le plus simple possible pour ce que nous souhaitons représenter, en commençant par les effets climatiques (température moyenne) et les facteurs trophiques (prédation et parasitisme).

Les discussions avec les professionnels du monde agricole durant les enquêtes ont permis de relever l'importance de considérer le risque puceron et donc leurs dynamiques pas seulement au printemps, mais également à l'automne, où ils sont notamment vecteurs de virus. Nous nous sommes posé la question s'il était envisageable de produire un modèle sur cette période et de cibler sur la période de sensibilité de la plante, lors de l'inoculation du virus. Considérant les incertitudes sur la possibilité de développer un modèle représentant les dynamiques des régulations naturelles au printemps et la difficulté du défi que cela représente, nous avons préféré nous concentrer uniquement sur la période printanière. Nous nous sommes également interrogés sur la possibilité d'utiliser les observations d'auxiliaires sur le terrain ou des données simulées d'auxiliaires. L'objectif des simulations des auxiliaires était d'offrir la possibilité de réduire les coûts d'acquisition de données sur ces taxons sur le terrain. Cependant, considérant que très peu d'études modélisent les dynamiques de population des auxiliaires (cf. Chapitre I) nous n'avons pas retenu cette possibilité.

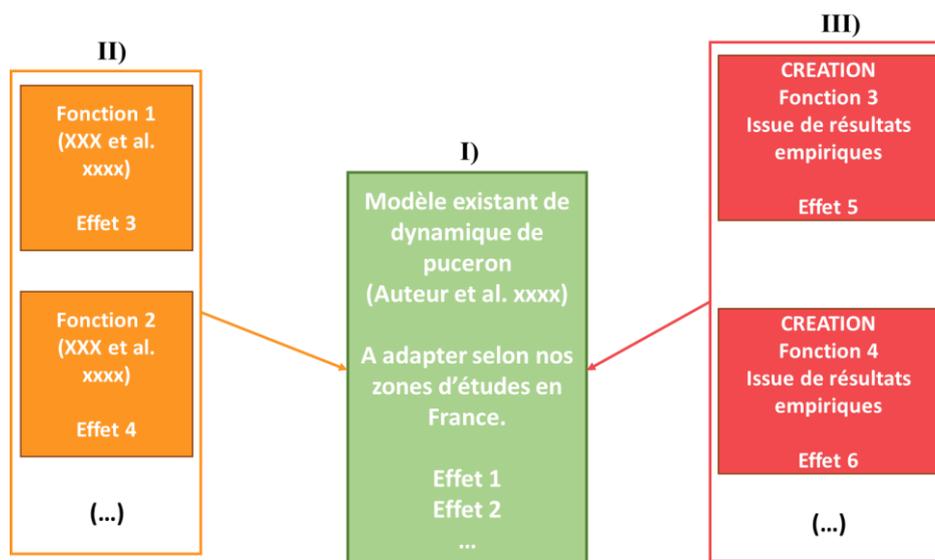


Figure II-2 : Stratégie de modification et d'amélioration d'un modèle existant afin qu'il puisse correspondre à notre cahier des charges. Nous allons développer notre modèle à partir d'un modèle publié (I) de dynamique temporelle des populations de pucerons sous l'effet d'un à plusieurs facteurs biotiques et abiotiques. Ensuite, nous ajouterons de nouvelles fonctions afin d'adapter le modèle à nos attentes, ces fonctions sont soit formalisées dans d'autres modèles et nous avons simplement à l'implémenter dans la structure du modèle dans lequel nous travaillons (II), soit il s'agit de résultats expérimentaux à formaliser dans notre modèle (III).

Une fois le cahier des charges établi, nous avons défini une stratégie de développement du modèle prédictif de la dynamique de population des pucerons dans les parcelles de céréales à pailles. Deux stratégies possibles s'offraient à nous :

1. Identifier un modèle déjà publié dans la littérature scientifique, qui répond déjà partiellement ou le plus possible à notre cahier des charges. L'idée ici était d'adapter un modèle à notre demande, en l'amendant via l'ajout de nouvelles fonctions manquantes, que nous pourrions trouver dans d'autres modèles existants, ou bien de créer de nouvelles fonctions issues de résultats expérimentaux afin de représenter un effet manquant nous intéressant (Figure II-2) ;
2. Sinon, construire un nouveau modèle de bout en bout, qui répond au mieux à notre cahier des charges, en rassemblant les informations issues de la littérature concernant les organismes présents dans les réseaux trophiques que nous souhaitons représenter, leurs interactions mais également l'effet de l'environnement (température, ...) sur l'ensemble du réseau.

### 3. Sélection du modèle, évaluation des points forts et points faibles

Suite au travail de revue de littérature des modèles traitant des dynamiques de population de pucerons (cf. Chapitre I), et en complétant avec d'autres recherches, j'ai pu identifier un

modèle candidat pour répondre à la 1<sup>ère</sup> stratégie énoncée dans la partie précédente. Ce modèle répond en partie à nos attentes exprimées dans notre cahier des charges. Il est présenté dans l'article suivant :

Curtsdotter, A. *et al.* (2019) 'Ecosystem function in predator–prey food webs—confronting dynamic models with empirical data', *Journal of Animal Ecology*, 88(2), pp. 196–210. doi: 10.1111/1365-2656.12892.

Il s'agit d'un modèle permettant de simuler la dynamique de population de pucerons observées sur le terrain considérant l'effet de la prédation par différents groupes ou espèces auxiliaires présents dans la parcelle. De manière originale, ce modèle intègre une représentation explicite du réseau trophique comportant les arthropodes interagissant avec les pucerons sur la base de l'hypothèse allométrique, c'est-à-dire que les relations trophiques sont fonctions des rapports de masses corporelles entre chaque couple proie-prédateur (voir Introduction, partie 8). La dynamique de population des pucerons de ce modèle dépend explicitement des interactions trophiques. Le modèle, développé sous MatLab (R2014b), va s'articuler en plusieurs fonctions imbriquées (Figure II-3). La fonction principale (1) permet l'appel des données, la définition des variables, l'appel des fonctions d'interpolation de données, et la fonction de minimisation de l'erreur entre données observées et simulées (2). Cette dernière, grâce à l'utilisation d'une fonction de résolution d'équation différentielle ordinaire (3), fait enfin appel à la fonction qui définit notre modèle (4) (voir Eq. 1 ci-dessous).

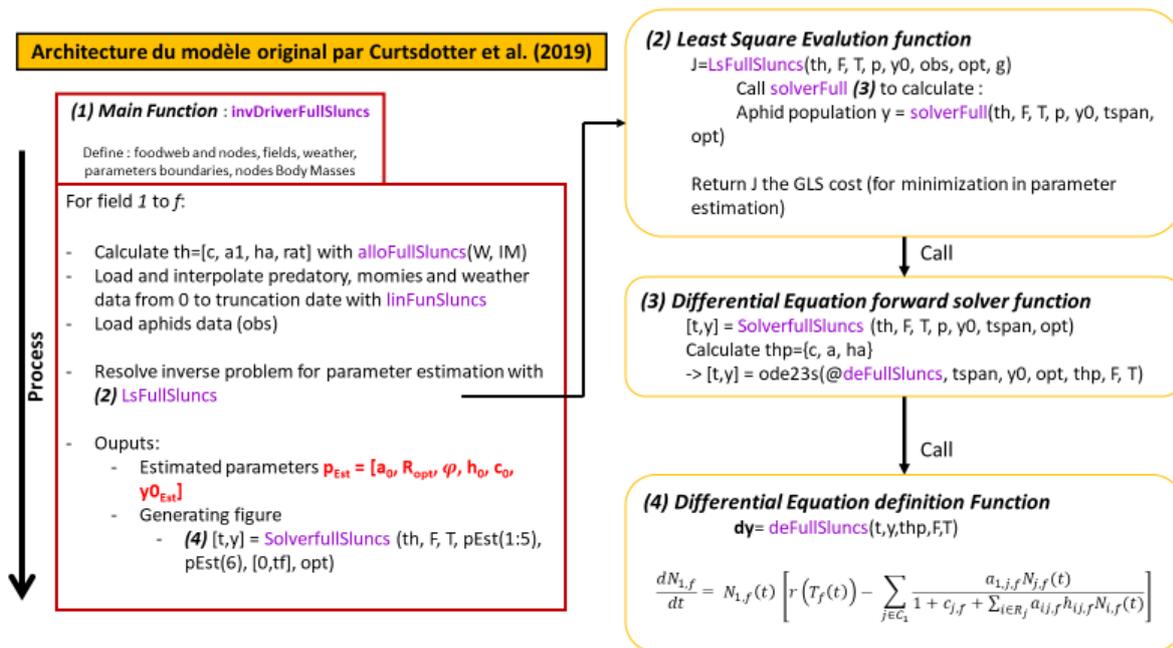


Figure II-3 : Architecture du modèle original, d'après Curtsdotter et al. (2019). On y distingue la fonction principale à gauche (1), faisant appel aux différentes autres fonctions imbriquées permettant la calibration du modèle par l'estimation des paramètres  $P_{est}$ .

Ce modèle a été développé en s'inspirant du modèle allométrique de Schneider et al. (2012), dans le but de reproduire et d'explorer les dynamiques de population du puceron *Rhopalosiphum padi* en Suède. Il a été testé sur dix parcelles d'orge de la province d'Uppland. Les données d'entrées sont :

- Les données observées tout au long de l'étude (5 à 6 points sur 6 semaines) de densité (individu/m<sup>2</sup>) d'arthropodes (pucerons et ennemis naturels) présents sur chaque parcelle. Ces données sont contenues dans des fichiers CSV correspondant aux différents nœuds du réseau trophique. Il y a donc 15 fichiers d'insectes par parcelle dans le modèle initial.
- Un fichier contenant la matrice d'interaction équivalente au réseau trophique établi dans le jeu de données. Les interactions observées sur le terrain, via analyse de contenu stomacaux et d'autres données issues de la littérature permettent d'établir le réseau de relations trophiques possibles entre les 15 groupes ou espèces d'arthropodes (15 nœuds du réseau trophique, Figure II-4), qui est valable pour toutes les parcelles étudiées, même si chaque parcelle n'héberge qu'une sous-partie des groupes.
- Un fichier par parcelle contenant les masses corporelles des différents nœuds du réseau trophique. Les masses corporelles des nœuds ont été attribuées pour certains

individuellement pour chaque parcelle selon leur composition spécifique dans la parcelle, et globalement pour d'autres. Ensuite, les masses corporelles ont été calculées grâce à des bases de données issues de la littérature, des estimations corrélatives des masses corporelles à partir d'autres traits tels que la longueur de membres ou du corps ou encore de références bibliographiques (voir le *Technical Report*, Banks et al., 2016).

- Un fichier par parcelle contenant les données météo qui correspondent aux valeurs moyennes des températures journalières pour chaque parcelle.

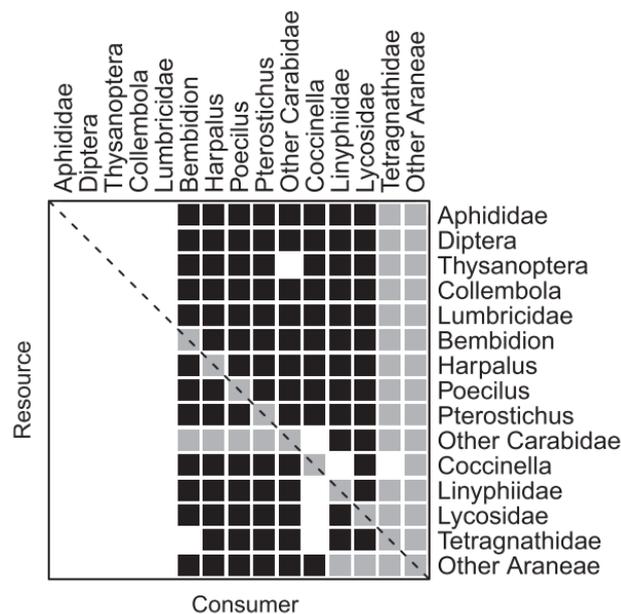


Figure II-4 : Structure du réseau trophique utilisé dans le modèle de Curtsdotter et al. (2019) appliqué à 10 parcelles d'orge en Suède. Ces relations de prédation sont issues des observations de terrain (carrés noirs) et des connaissances issues de la littérature (carrés gris). Les carrés vides signifient que le groupe n'est pas une ressource possible pour l'organisme (consumer) en question. La ligne en pointillés représente les interactions de cannibalisme ou de prédation intraguildes. Il y a 15 nœuds dans le réseau et 142 relations de prédation possibles sur les 225 (15\*15) croisements au total.

L'évolution dans le temps de la population de puceron est décrite par une équation différentielle (Eq. 1) où le taux de croissance journalier intrinsèque de la population est dépendant (a) de la température moyenne journalière et (b) freinée par les effets de prédation par les différents prédateurs du réseau. L'indice  $f$  indique que le paramètre est spécifique à la parcelle étudiée.

$$\begin{array}{c}
\text{Taux de croissance dépendant de} \\
\text{la température} \\
\frac{dN_{1,f}}{dt} = N_{1,f}(t) \left[ r(T_f(t)) - \sum_{j \in C_1} \frac{a_{1,j,f} N_{j,f}(t)}{1 + c_{j,f} + \sum_{i \in R_j} a_{i,j,f} h_{i,j,f} N_{i,f}(t)} \right] \quad (\text{Eq. 1}) \\
\begin{array}{cc}
\text{Densité de puceron dans la} & \text{Relation de prédation dépendante} \\
\text{parcelle à l'instant } t & \text{de facteurs allométriques}
\end{array}
\end{array}$$

Comme introduite précédemment, la force de prédation est basée sur l'hypothèse allométrique. Plutôt que d'estimer les paramètres des 142 relations possibles du réseau trophique (voir Figure 14), l'hypothèse allométrique va permettre de réduire drastiquement le nombre de paramètres à estimer. Dans l'équation 1, les relations de prédation dans ce réseau trophique sont décrites au travers de plusieurs variables :

$a_{i,j}$  le taux d'attaque (*attack rate*) du prédateur  $j$  sur la proie  $i$ . Cette variable représente les rencontres entre prédateur et proie menant à la capture de cette dernière. Il s'exprime en [ $\text{m}^2 * \text{prédateur}^{-1} * \text{jour}^{-1}$ ]. Il est décrit dans l'équation 2. On y distingue un taux de rencontre (première partie) et la probabilité qu'une rencontre soit couronnée de succès par le prédateur (deuxième partie) :

$$a_{i,j,f} = a_{0,f} W_{i,f}^{0.25} W_{j,f}^{0.25} * \left( \frac{W_{j,f}/W_{i,f}}{R_{opt,f}} e^{1 - \frac{W_{j,f}/W_{i,f}}{R_{opt,f}}} \right)^{\varphi_f} \quad (\text{Eq. 2})$$

Le taux de rencontre dépend de  $W_{i,f}$  [ $\text{mg ind}_i^{-1}$ ] et  $W_{j,f}$  [ $\text{mg ind}_j^{-1}$ ], qui sont les masses corporelles des proies  $i$  et des prédateurs  $j$ , respectivement, ainsi que de la constante de normalisation  $a_0$  [ $\text{m}^2 \text{jour}^{-1} \text{mg}^{-0.5} \text{ind}_i^{0.25} \text{ind}_j^{-0.75}$ ].  $a_0$  évalue la fréquence des attaques lorsque les espèces se rencontrent, les valeurs plus élevées de  $a_0$  indiquant des attaques plus fréquentes. La probabilité de succès est une description de l'incapacité du prédateur à soumettre une proie relativement plus petite ou grande. Cette fonction de probabilité est maximisée à la valeur de 1 si le rapport entre les masses corporelles du prédateur et de la proie atteignent la valeur optimale du rapport prédateur-proie  $R_{opt}$  [ $\text{ind}_i \text{ind}_j^{-1}$ ].  $R_{opt} \gg 1$  ou  $R_{opt} \ll 1$  indique que le prédateur a plus de succès à s'attaquer à une proie beaucoup plus petite ou beaucoup plus grosse que lui, respectivement. La largeur de la courbe est déterminée par  $\varphi_f$  ( $\varphi_f \geq 0$ ) qui est un paramètre sans unité, établissant la sensibilité du succès de l'attaque à la taille de la proie (Figure II-5). Si

$\varphi_f = 0$  le taux d'attaque est indépendant de la taille de la proie, alors qu'une valeur plus haute de  $\varphi_f$  indique que les taux de prédation sont plus forts proche de  $R_{opt}$ , et vont décroître en s'éloignant de cette valeur.

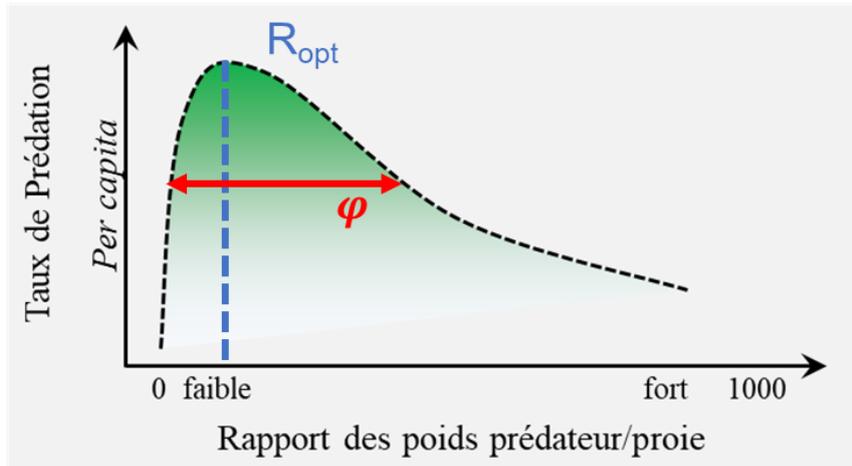


Figure II-5: Représentation graphique du rapport optimal de masses corporelles prédateur proie  $R_{opt}$  et de  $\varphi$ , représentant la sensibilité du succès à la taille de la proie (Adapté de Brose et al., 2008).

$h_{i,j}$  le temps de traitement (*handling time*) d'un individu prédateur  $j$  pour traiter un individu proie  $i$ . Il représente le temps nécessaire au prédateur pour capturer, manger et digérer une proie. Il s'exprime en [jour \* proie \* prédateur<sup>-1</sup>]. Il est décrit dans l'équation 3 :

$$h_{i,j,f} = h_{0,f} (W_{j,f}/W_{i,f})^{-0.25} \quad (\text{Eq. 3})$$

$h_{i,j}$  va dépendre du rapport de masses corporelles entre prédateur et proie et de sa constante de normalisation  $h_0$  [jour ind<sub>*i*</sub><sup>-0.75</sup> ind<sub>*j*</sub><sup>-0.75</sup>].  $h_0$  évalue le temps passé à manipuler les proies, une valeur élevée de  $h_0$  indique donc plus de temps passé à manipuler la proie, ce qui se traduit par un taux de prédation plus faible.

Enfin,  $c_j$  le coefficient d'interférence intraspécifique du prédateur  $j$ , traduit un ratio prédateur/proie élevé, et donc une baisse de la condition de la population de prédateur en raison de la rareté de la nourriture. Il représente le temps perdu par le prédateur dû à la rencontre d'autres individus de la même espèce. Il s'exprime en [m<sup>2</sup> \* prédateur<sup>-1</sup>]. Il est décrit dans l'équation 4 :

$$c_{j,f} = c_{0,f} W_{j,f}^{0.25} W_{j,f}^{0.25} = c_{0,f} W_{j,f}^{0.5} \quad (\text{Eq. 4})$$

Il dépend des masses corporelles des deux prédateurs à la puissance 0.25, résultant en un exposant 0.5, et de la constante de normalisation  $c_0$  [ $\text{m}^2 \text{mg}^{-0.5} \text{ind}_j^{-0.5}$ ].  $c_0$  représente la force d'interférence entre prédateur. Une valeur faible de  $c_0$  va indiquer que le taux de prédation est indépendant des densités de prédateurs.

Cette équation est donc basée sur cinq paramètres allométriques  $R_{opt}$ ,  $\varphi$ ,  $a_0$ ,  $h_0$  et  $c_0$  :

- $R_{opt}$ , le rapport de poids prédateur – proie optimal pour que le taux d'attaque atteigne la valeur de 1 ;
- $\varphi_f$ , un paramètre sans unité décrivant la largeur de la courbe du taux prédation, et qui détermine la sensibilité de la réussite des attaques à la taille de la proie ;
- $a_0$  donne le taux d'attaque lorsque  $W_{i,f}^{0.25} W_{j,f}^{0.25}$  est égal à 1 ;
- $h_0$  donne le temps de manipulation de la proie lorsque  $(W_{j,f}/W_{i,f})^{-0.25}$  est égal à 1 ;
- $c_0$  donne le coefficient d'interférence lorsque  $W_{j,f}^{0.25} W_{j,f}^{0.25}$  est égal à 1.

Dans le modèle développé par Curtsdotter et al., les valeurs des 5 paramètres allométriques de normalisation ne sont pas donnés a priori mais calibrées sur un réseau trophique à l'échelle d'une parcelle. Aussi, Curtsdotter et al. calibrent ces constantes pour chacune des 10 parcelle étudiée. En revanche, elles ne varient pas entre taxons.

Pour estimer les valeurs de ces constantes pour chaque parcelle, le modèle utilise une méthode de « problème inverse ». Elle permet d'estimer simultanément ces 5 constantes allométriques en recherchant dans l'espace des paramètres la combinaison des valeurs qui optimise l'adéquation entre les résultats du modèle mathématique et les données empiriques de dynamique de population de pucerons, et cela indépendamment pour chaque parcelle. Cette méthode permet, entre autres, une recherche de paramètres dans un vaste espace de paramètres, lorsque l'approche plus conventionnelle par « méthode directe » est impossible à mettre en œuvre (Tarantola, 2004). Mais cette méthode apporte aussi ses limites quand le problème est trop complexe et que le nombre de données observées est limité. Aussi, l'exploration de l'espace des paramètres réalisée avec la méthode du problème inverse peut amener à plusieurs résultats, car plusieurs combinaisons de paramètres peuvent permettre de créer des simulations proches des données observées. L'algorithme de recherche peut s'arrêter à des « minimas locaux » sans trouver la meilleure solution

#### 4. Forces et faiblesses du modèle

Le modèle présenté dans Curtsdotter et al. (2019) peut sembler a priori être un bon point de départ pour notre développement, si on fait l'hypothèse que les dynamiques temporelles des populations de puceron dans nos systèmes sont principalement la résultante de l'effet de la température et des forces de régulation des prédateurs en présence. Considérant le cahier des charges énoncé précédemment dans la partie 2 de ce chapitre, ce modèle présente de nombreux points forts, mais également des points faibles identifiés.

En termes de **points forts**, il s'agit bien d'un modèle de dynamique de population d'une espèce de puceron en fonction de la température et limité par une mortalité due à la prédation par plusieurs groupes de prédateurs, qui peuvent aussi interagir entre elles, la prédation de proies alternatives peut ainsi diminuer la pression de prédation sur les pucerons. L'intégration d'un réseau trophique et la simplification des relations de prédation grâce à l'hypothèse allométrique nous permettra de modifier ce réseau trophique à notre guise afin qu'il corresponde aux groupes de prédateurs observés dans nos parcelles, tout en gardant un faible nombre de paramètres à estimer (5). De plus, la prise en compte d'autres effets comme la compétition intraspécifique entre groupes de prédateurs et la consommation de proies alternatives peut nous permettre d'atteindre un modèle plus réaliste et détaillé que celui initialement envisagé. En outre, le modèle permet de décrire correctement la dynamique des pucerons dans 5 parcelles sur 10 en Suède, avec des résultats plus mitigés sur les 5 autres, ce qui est assez prometteur en matière de pouvoir prédictif. Enfin, un point non négligeable a été la disponibilité du code sous MatLab, permettant un accès direct au code pour le comprendre et adapter son fonctionnement.

Ce modèle présente cependant aussi plusieurs **faiblesses** au regard de notre cahier des charges. Le point majeur est le fait qu'il s'agit d'un modèle à caractère plutôt descriptif, développé pour retracer les dynamiques des populations observées sur une parcelle, estimer ces constantes allométriques séparément pour chaque parcelle, et comprendre les forces de prédation dans le système étudié. Il comporte une description mécaniste de certains processus et une simulation dynamique de la population, il n'est donc pas du tout un modèle corrélatif. Cependant, il n'a pas été développé dans une logique de modèle prédictif, car les paramètres doivent être estimés à partir des données observées sur chaque parcelle. Un autre point faible du modèle est son besoin de données sur les dynamiques de tous les groupes d'auxiliaires, qui sont coûteuses à collecter. Ce modèle ne prend pas en compte l'effet du parasitisme qui peut jouer un rôle significatif dans la régulation des pucerons. Dans l'étude de Curtsdotter et al.

(2019), cette absence est justifiée par la faible population de guêpes parasitoïdes en Suède. Ensuite, un point nous a interrogé par rapport à la manière de paramétrer le modèle : pourquoi calibrer les constantes allométriques en les supposant variables entre les parcelles, mais constantes entre les (groupes d’) espèces écologiquement très variables. La résolution du problème inverse parcelle par parcelle, conduit Curtsdotter et al. à des résultats de constantes allométriques qui varient énormément, de plusieurs ordres de magnitudes pour certains, d’une parcelle à l’autre. En partant de l’hypothèse allométrique, il est légitime de penser que ces constantes devraient avoir des valeurs similaires entre les parcelles, notamment si on considère que ces parcelles étudiées sont géographiquement et temporellement très proches, et donc possèdent à priori des contextes biophysiques similaires.

## 5. Points d’améliorations et incertitudes identifiées

### 5.1. Fonctions biologiques

L’équation 5 ci-dessous présente la modification de l’équation 1 suite aux propositions énoncées dans cette partie :

$$\frac{dN_{1,f}}{dt} = N_{1,f}(t) \left[ r(T_f(t)) \left( 1 - \frac{N_{1,f}(t)}{K} \right) - r_{p,t} - \sum_{j \in C_1} \frac{a_{1,j,f} N_{j,f}(t)}{1 + c_{j,f} + \sum_{i \in R_j} [a_{i,j,f} h_{i,j,f} N_{i,f}(t)]} \right], \quad (5)$$

Où nous avons ajouté :

- $r_p$  le taux de parasitisme;
- $K$  [individu.m<sup>-2</sup>] la capacité de chargement du milieu, fixée à 5 000 pucerons/m<sup>2</sup>.

#### 5.1.1. Effets des parasitoïdes

Dans l’objectif d’appliquer ce modèle dans un contexte français, il nous semblait important d’ajouter à ce modèle une fonction de parasitisme en complément de l’action des prédateurs. En effet, le parasitisme via les parasitoïdes, qui tuent leur proie au plus tard à la fin de leur propre développement larvaire, est un facteur de régulation des pucerons important en France (Schmidt et al., 2003). Le taux de parasitisme dépend lui-même du niveau de spécialisation des parasitoïdes par rapport aux espèces de pucerons hôtes (Raymond et al., 2016). Bien qu’il existe des relations allométriques entre taille de l’hôte et taille du parasitoïde (Cohen et al., 2005), les modèles de réseaux trophiques basés sur les ratios de taille sont plus pertinents à appliquer sur

les réseaux proie-prédateur que sur les réseaux insecte hôte-parasitoïde. En effet, la relation entre la taille du corps et l'utilisation d'hôte semble moins directe dans les interactions hôte-parasitoïde (Henri & Veen, 2011). Nous avons donc décidé de ne pas utiliser l'hypothèse allométrique pour représenter le parasitisme.

Les momies de pucerons sont considérées comme l'expression d'un taux de parasitisme passé. Le développement de la larve de parasitoïde va dépendre de la température, et peut prendre entre 5 à 10 jours (Sigsgaard, 2000). Pour des raisons de simplification, nous avons fixé le temps de développement des momies à 8 jours. Ainsi, nous avons estimé un taux de parasitisme au temps  $t$  comme une fonction de la densité de pucerons au temps  $t$  et de la densité de momies au temps  $t+8$ . Ce taux de parasitisme  $r_p$  est ensuite appliqué dans l'équation générale (Eq. 5) du modèle comme un taux de mortalité réduisant la population de pucerons via un effet additif sur le taux de croissance des pucerons, sans interaction avec les autres termes.

#### 5.1.2. Capacité de chargement du milieu

Par ailleurs, il me semblait important d'apporter du réalisme au modèle en ajoutant à l'équation de dynamique de population de pucerons une fonction de capacité  $K$  porteuse (chargement) du milieu (*carrying capacity*), c'est-à-dire une quantité maximale de population de puceron (individu/m<sup>2</sup>) que le milieu peut supporter, au-delà de laquelle des phénomènes d'auto-régulation de la densité apparaissent, tels que une forte mortalité ou l'émigration (Bianchi & Van Der Werf, 2003, 2004; Sunderland & Vickerman, 1980; Trumper & Holt, 1998). Cet ajout permettra d'éviter de simuler des explosions de population à des niveaux irréalistes, par exemple en cas d'absence d'ennemis naturels sur certaines périodes étudiées. Par un effet multiplicatif, il va ralentir la croissance de la population au fur et à mesure de l'approche de cette valeur seuil (Eq. 5). Au-delà de cette valeur, la croissance de la population de pucerons sera négative.

#### 5.1.3. Effet délétère des hautes températures

Les différentes espèces de pucerons observées sur les parcelles de blés en France (*Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum* et *Sitobion avenae*) présentent des valeurs seuils de température après lesquelles la croissance n'est plus optimale et va être freinée voire s'arrêter Dean (1974). Cette fonction n'était pas présente dans le modèle initial, développé pour des parcelles en Suède, probablement dû à la rareté d'observation de telles conditions

météorologiques dans ce pays. Elle est néanmoins nécessaire en France. Ainsi, au-delà de 25 °C de température moyenne journalière, le taux de croissance des pucerons  $r(T)$  change, diminue selon les études faites en laboratoire par Dean (1974) sur ces trois espèces de pucerons. Ainsi dans Eq. 5,  $r(T)$  prendra une nouvelle valeur si  $T > 25$  °C telle que :

$$r(T) = -0.1T + 3. \quad (6)$$

#### 5.1.4. Concernant l'absence de prédiction des dynamiques d'ennemis naturels

Le modèle nécessite des données d'entrée décrivant la météorologie (température moyenne journalière) et les densités d'ennemis naturels au fil de la période de simulation. Il existe plusieurs services de prédictions météorologiques sur 10 à 15 jours, par exemple la base de données climatique SAFRAN (Maury et al., 2021), fournie par Météo-France. En revanche, prédire les dynamiques des ennemis naturels est un véritable défi et ce d'autant plus quand le réseau trophique est composé d'une quinzaine d'espèces. Il faudrait pour cela avoir les informations sur les dynamiques des populations des différents nœuds du réseau et l'influence des facteurs liés au paysage (configuration, composition) environnant, à l'environnement local (ex. haies, bandes enherbées ou fleuries, routes) et aux pratiques agricoles de chaque parcelle. Des études récentes soulignent que les effets de la structure du paysage est dépendante de la chaîne trophique étudiée (Ratsimba et al., 2022; Tschardt et al., 2016) et qu'il est donc très difficile d'utiliser des règles générales sur ces relations. Par ailleurs, très peu de travaux de modélisation prennent en compte la dynamique des ennemis naturels (Stell et al., 2022). Des recherches plus récentes comme Perennes et al. (2023) tentent d'utiliser un modèle paysager pour évaluer comment différents facteurs climatiques et biotiques, à différentes échelles, peuvent influencer la distribution d'ennemis naturels dans le paysage, mais ils n'arrivent pas à évaluer les abondances d'ennemis naturels ainsi que les synchronicités temporelles entre pucerons et ennemis naturels. Aussi, considérant ces fortes incertitudes sur la dynamique des ennemis naturels nous avons décidé de ne pas modéliser celles-ci et donc, de conserver l'approche initiale développée par Curtsdotter et al. (2019) qui consiste à utiliser les relevés de terrain (observations visuelles et pots Barber) et réaliser une interpolation linéaire entre chaque relevé pour avoir des données journalières.

## 5.2. Eviter les minima locaux et le surapprentissage, gagner en généralité, structure logicielle et calibration

Concernant la structure logicielle du modèle, j'ai voulu palier au problème de surapprentissage (*overfitting*) du modèle. La méthode du problème inverse estime les 5 paramètres allométriques à partir de 5 ou 6 points d'observations successives réalisées sur une parcelle. Un tel ratio entre le nombre de points d'observation et le nombre de paramètres à estimer n'est pas suffisant. On peut faire l'hypothèse que plusieurs jeux de valeurs de paramètres différents donnent des résultats aussi satisfaisants d'un point de vue de la réduction de l'erreur entre les valeurs simulées et observées, sans pour autant représenter une réalité écologique. Comme ce risque de surapprentissage est plus faible si le nombre de données est grand par rapport au nombre de paramètres à estimer, nous avons supposé qu'estimer les constantes allométriques de normalisation à une plus grande échelle permettrait de les estimer de manière plus robuste et générique et ainsi fournir une base plus solide pour la prédiction appliquée à des parcelles sur lesquelles le modèle n'a pas été calibré. C'est pourquoi, dans un souci de recherche de généralité, de capacité à prédire, et de logique biologique, j'ai réalisé plusieurs modifications algorithmiques afin de permettre aux constantes allométriques de ne plus varier ni entre taxons, ni entre parcelles, c'est-à-dire en les considérant comme des constantes générales à estimer pour un ensemble de parcelles (approche qualifiée ci-après de « multi-field »). Via cette nouvelle méthode de calibration, nous allons rechercher **un seul et unique** jeu des 5 paramètres allométriques, jugé comme étant celui qui va réduire le plus les écarts entre les dynamiques observées et simulées dans plusieurs parcelles en même temps. Ces groupes de parcelles peuvent aussi bien correspondre à un regroupement par région que par année, mais peuvent aussi correspondre à l'ensemble de notre jeu de données. Nous faisons ainsi l'hypothèse que nous pourrions approcher des valeurs plus génériques de ces constantes, qui pourraient ainsi être appliquées dans d'autres systèmes, et donc permettre une généralité de l'utilisation de ce type de modèle. Une telle démarche me permettra d'identifier potentiellement un jeu de paramètres offrant des résultats satisfaisants et pouvant être mobilisés pour ensuite réaliser des prédictions.

Par ailleurs, les résultats de minimisation via le problème inverse peuvent facilement tomber dans un « minimum local », c'est-à-dire un résultat offrant une bonne minimisation des erreurs, alors que d'autres jeux de valeurs de paramètres dans les intervalles de recherche peuvent présenter des résultats similaires, voir meilleurs. Pour pallier ce problème, j'ai développé, avec l'appui de Amanda Laubmeier, chercheuse modélisatrice au sein de *Texas Tech*

*University*, et co-auteur de Curtsdotter et al. (2019), un algorithme résolvant le problème inverse à plusieurs reprises, en sélectionnant à chaque itération un jeu de paramètres de départ aléatoirement choisi au sein des intervalles de recherches fixés. Le résultat final sera la plus petite erreur parmi toutes les itérations, réduisant ainsi le risque de tomber dans des minimums locaux.

### 5.3. Constantes allométriques et manque de données dans la littérature

La difficulté dans l'utilisation d'un modèle trophique allométrique pour la prédiction du contrôle biologique relève de l'incertitude encore conséquente qui entoure la théorie allométrique. En effet, il est généralement admis que les relations allométriques peuvent être utilisées sur une large variété d'espèces et de communautés (Boit et al., 2012; Schneider et al., 2012; Yodzis & Innes, 1992), Cette théorie a été fondée sur des relations entre la masse corporelle des individus et leur métabolisme, la densité de population, la vitesse de déplacement, etc., observées sur de larges gradients de masses corporelles, au sein d'écosystèmes différents.

Malgré de nombreuses études permettant de bien établir ces relations théoriques, certains travaux observent de nombreuses variations notamment à l'échelle de l'espèce ou du groupe fonctionnel. Par exemple, il a été observé une variation sur le temps de traitement de la proie par le prédateur (*handling time*) entre 2 espèces de coccinelles (*H. axyridis* et *H. convergens*), car leurs méthodes d'alimentation diffèrent : la première passe moins de temps à se nettoyer ses pièces buccales avec ses pattes antérieures, augmentant le temps disponible pour la chasse (Crookes et al., 2019). Les différentes manières de consommer les proies, avec des digestions qui peuvent être internes ou externes par exemple, peut grandement faire varier le rapport de masses corporelles optimale ( $R_{opt}$ ), la sensibilité de déviation de ce rapport optimal ( $\phi$ ) ou le temps de traitement de la proie (Wootton et al., 2022). Les taux d'attaque ( $a$ ) et d'interférence entre prédateurs ( $c$ ) peuvent aussi fortement varier entre un prédateur possédant une méthode de chasse active, et un prédateur fonctionnant par une méthode d'attente de piège, ce que font particulièrement certaines espèces d'araignées. L'état des connaissances à ce sujet est encore incertain quant à quel moment il est nécessaire d'estimer les constantes allométriques par taxon ou famille, ou au contraire, s'il est possible de réaliser une approximation de ces constantes à l'échelle de tout un réseau trophique comme nous le proposons avec la nouvelle méthode de calibration présentée précédemment.

## 6. Application du modèle aux jeux de données français : méthodes

Nous avons donc sélectionné un modèle issu de la littérature comme base de travail afin de répondre à notre cahier des charges. Nous avons comme socle de départ un modèle développé et testé avec des données récoltées dans des parcelles d'orge, également en Suède. Ce modèle cherche uniquement à décrire la dynamique de population observée, et non pas à prédire des nouvelles situations. De plus, sa méthode de calibration, parcelle par parcelle, peut questionner, notamment par rapport à la grande variabilité d'estimation de paramètres obtenus entre les parcelles, pourtant géographiquement très proche. La question à se poser est donc : **comment passe-t-on de ce modèle descriptif de situations suédoises à un modèle prédictif de situations françaises ?** Quelles sont les difficultés que cela peut engendrer ?

Lorsque l'on teste un modèle par rapport à des données de terrain issues d'un écosystème donné, les sorties et conclusions obtenues sont conditionnées aux spécificités de l'écosystème étudié. Si l'on souhaite acquérir une compréhension plus générale des fonctions qui soutiennent le système étudié, ici un réseau trophique de contrôle biologique des pucerons des céréales, il est important de confronter le modèle à des jeux de données indépendants provenant d'autres écosystèmes. A contrario, la singularité d'un écosystème a le mérite de permettre l'identification de l'applicabilité locale d'une théorie générale, et de souligner les éventuels besoins d'adaptation ou de changement de ces théories afin de pouvoir s'appliquer au contexte spécifique de l'écosystème étudié (Curtsdotter et al., 2019).

Pour évaluer les capacités descriptives et prédictives du modèle appliqué à des parcelles françaises nous avons utilisé les données d'observation collectées dans le cadre du projet CASDAR ARENA (Tosser et al., 2022). De manière originale, nous avons ainsi testé l'application de ce modèle sur un large jeu de données indépendant, composé de 54 parcelles se trouvant dans 6 régions de France. Appliquer ce modèle à ce jeu de données nécessite au préalable l'adaptation de ce dernier. Ainsi, il a fallu transformer nos données d'abondance (individus) en données de densité de population (individus par m<sup>2</sup>). Pour ce faire, les données d'abondance ont été divisées par les surfaces échantillonnées. Les données sur les arthropodes sont soit issues d'observations visuelles sur 100 talles de blés choisis au hasard au centre de la parcelle, soit de capture par pots barber pour les insectes se déplaçant au sol. Nous avons supposé une densité de blé de 500 talles par mètre carré (Carton, 2014), nous avons donc

multiplié par 5 les valeurs des observations visuelles pour obtenir des données de densité d'individus par m<sup>2</sup>.

Aussi, pour les pucerons, étant donné qu'il n'y a pas de simulation d'arrivée d'individus dans la parcelle au cours du temps dans le modèle, il était nécessaire que le point de départ des simulations, c'est-à-dire la 1<sup>ère</sup> date d'observation, ne soit jamais égal à 0, afin que la croissance de la population puisse démarrer. Nous avons donc choisi d'augmenter toutes les densités observées par une constante de 5 pucerons/m<sup>2</sup>, correspondant à la détection de la quantité minimale d'un puceron sur les 100 talles observés.

Concernant les données issues des pièges barber (*pitfall traps*), la transformation était légèrement plus compliquée étant donné que les captures présentent un biais lié à la masses corporelles des insectes capturés. En effet, les théories allométriques prédisent aussi que les plus grosses espèces ont tendance à avoir plus de mobilité que les plus petites, engendrant plus de captures dans les pièges barber (Spence & Niemelä, 1994). On peut décrire ce biais de capture en supposant que les abondances d'espèces à l'échelle locale suivent une relation négative avec les masses corporelles (Arneberg & Andersen, 2003; White et al., 2007). On suppose alors que les données d'abondance  $\tilde{n}_i^j$ , obtenues au temps  $t_j$  pour l'espèce  $i$  doivent suivre la relation allométrique suivante :

$$\tilde{n}_i^j = C \exp\left[-\frac{3}{4} (m_i - M)\right] \text{ (Eq. 5)}$$

Pour  $m_i$  les masses corporelles des espèces et  $M$  la moyenne des masses corporelles sur toutes les espèces. Après utilisation d'une régression logarithmique linéaire sur toutes les espèces  $i$  et sur toutes les dates de relevés, on obtient un ajustement aux données ne suivant pas la règle de  $-\frac{3}{4}$  attendue:

$$\tilde{n}_i^j = C \exp[f (m_i - M) + \epsilon_i^j] \text{ (Eq. 6)}$$

On obtient alors une erreur,  $\epsilon_i^j$ , qui est l'erreur d'observation,  $C$  et  $f$  sont des constantes obtenues par régression sur les données. Enfin, nous utilisons la constante  $C$  et les erreurs  $\epsilon_i^j$  afin d'obtenir les abondances non biaisées  $n_i^j$  qui suivent bien la relation allométrique  $-\frac{3}{4}$ .

$$n_i^j = C \exp\left[-\frac{3}{4} (m_i - M) + \epsilon_i^j\right] \text{ (Eq. 7)}$$

Enfin, après avoir corrigé ce biais des données d'abondance des pièges barber, nous devons les convertir en données de densité au m<sup>2</sup>. Pour ce faire, nous avons calculé pour chaque parcelle et chaque relevé, la capture moyenne journalière, c'est-à-dire le nombre total d'individus divisé par le nombre de jours entre deux relevés du piège, que nous divisons par la surface de capture journalière d'un piège estimée selon Zhao et al. (2013) à  $\pi * 1.5^2 \text{ m}^2 = 7.06 \text{ m}^2$ .

Afin de constituer notre réseau trophique, j'ai consulté les insectes en présence dans la base de données du Casdar ARENA, présentes sur les parcelles de blé et d'orge que nous utiliserons dans le cadre de cette étude. La résolution taxonomique de la plupart des observations n'étant pas à l'échelle de l'espèce, nous avons été contraints d'agréger les données pour en faire des nœuds à résolution taxonomique moins fine. Ainsi nous retrouvons par exemple dans le réseau trophique le nœud « araignées » (*spiders*) qui est un très grand groupe comprenant des araignées de différentes familles (Lycosidae, Linyphiidae, ...) et de très nombreuses espèces avec des différences énormes concernant des méthodes d'attaque des proies (capture par piège ou toile, chasse). Seul le groupe des carabes, identifiés à l'espèce, a permis une agrégation plus fine dépendante de la taille des individus (4 catégories : < 5 mm ; 5 à 9 mm ; 10 à 13 mm et > 13 mm, Figure II-6).

Ressource	Consommateur													
	Aphid	Chrysomelidae	Curculionidae	Nitidulidae	Spiders	Carabidae <5mm	Carabidae 5-9 mm	Carabidae 10-13mm	Carabidae >13mm	Lacewings (larvae)	Coccinellidae	Opiliones	Staphylinidae	Syrphidae (larvae)
Aphid	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Chrysomelidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Curculionidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
Nitidulidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Spiders	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Carabidae <5mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Carabidae 5-9 mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Carabidae 10-13mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Carabidae >13mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Lacewings (larvae)	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Coccinellidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Opiliones	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Staphylinidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Syrphidae (larvae)	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Figure II-6 : Réseau trophique identifié pour les données du Casdar ARENA. Les relations sont issues de la littérature et confirmées par des experts. Les 1 correspondent à une relation de prédation, les 0 à l'absence de prédation. La ligne en tiret représente les relations de cannibalisme.

Les insectes observés et donc le réseau trophique présent dans nos parcelles est évidemment différent de celui utilisé pour représenter pour les parcelles suédoises. N'ayant pas de données concernant des contenus stomachaux, il m'était impossible de connaître via ces données les liens trophiques entre les espèces. Il a donc fallu estimer les relations trophiques afin de définir le réseau trophique. Pour cela, nous avons supposé que tous les prédateurs en présence consomment des pucerons. Par ailleurs, pour la prédation intragilde, nous avons identifié des relations dans la littérature (Belluire & Michaud, 2001; Cook et al., 2013; Currie & Spence, 1996; Davey et al., 2013; Dinter, 1998; Duelli, 1981; Hindayana et al., 2001; Ingels & de Clercq, 2011; Michalko et al., 2021; Michaud & Grant, 2003; Miller & Williams, 1983; Powell et al., 2021; Saqib et al., 2021; Sheppard et al., 2005; Smith & Gardiner, 2013; Yasuda & Kimura, 2001), validées ensuite par des experts suédois et français. Toutes les relations prédateur-proie ont été validées à partir du moment où une relation de prédation entre deux espèces comprises dans les deux groupes des nœuds du réseau a été identifiée dans la littérature.

Le modèle allométrique étant basé sur les masses corporelles des différents insectes en présence, il était nécessaire également d'estimer pour notre réseau trophique les masses

corporelles associées à chaque nœud du réseau. Ceci a également été fait à partir des données issues de la littérature. Le jeu de données du CASDAR ARENA ne précisant pas les espèces observées mais seulement des niveaux taxonomiques supérieurs, il n'a pas été possible de passer par ce niveau taxonomique pour associer une masse corporelle à chaque nœud du réseau trophique. Aussi, à contrario de l'étude menée en Suède, l'absence de mesures de masses corporelles sur le terrain n'a pas permis d'estimer les valeurs moyennes de ces dernières pour les différents nœuds du réseau en fonction des espèces en présence dans chaque parcelle. Ainsi, j'ai décidé de fixer une seule valeur de masse corporelle par nœud, valable sur toutes les parcelles françaises utilisées dans l'étude, qui est la moyenne des masses corporelles, estimées via la littérature, d'espèces contenues dans les différents nœuds (voir ci-dessous).

Pour estimer si ne pas considérer la variabilité des masses corporelles pour un même nœud entre différentes parcelles pouvait entraîner des conséquences sur les résultats de simulation, j'ai créé un jeu de masses corporelles fixes pour les nœuds du réseau trophique de l'étude suédoise basés sur les valeurs moyennes. Les résultats de simulations menées avec ces données de masses corporelles fixes sur les données en Suède sont similaires à ceux publiés dans Curtsdotter et al. (2019), réalisés avec un jeu de masses corporelles différenciées entre les parcelles en fonction des espèces en présence.

Le Tableau II-1 décrit les différentes masses corporelles retrouvées dans la littérature pour des espèces contenues dans les nœuds de notre réseau trophique. Dans les cas où il était impossible de trouver des données de masse corporelle, je me suis orienté sur des articles décrivant en détail l'apparence des espèces afin de rechercher des informations sur les longueurs de corps. J'ai ensuite utilisé les clés de conversion entre les tailles de certaines parties du corps et celle du poids sec proposées par Hóðar (1997). Ces valeurs de poids secs pour les différentes espèces contenues dans nos nœuds ont été ensuite multipliées par 2,3 afin d'obtenir les valeurs de poids frais (Banks et al., 2016). Ensuite, pour obtenir la valeur finale de chaque nœud, j'ai moyenné les masses corporelles calculées des exemples d'espèces contenues dans chaque nœud.

Tableau II-1 : Masses corporelles et références utilisées pour le calcul des de leurs valeurs moyennes de chaque nœud du réseau trophique.

	Famille ou espèce	Stade concerné	Partie du corps utilisée avec Hodar 1997	Biomasse	Référence(s)
<b>Araignée</b>	Linyphiidae	/	largeur du pronotum ou promosa;	1.0 - 1.6	
	Lycosidae	/		4.8 - 16.5	
	Autres araignées	/	longueur de la chélicère	3.9 - 31.9	
<b>Névroptère</b>	Chrysoperla carnea	3ème étape larvaire		4.75	El-Taeif et al., 2008
	Chrysoperla carnea	3ème étape larvaire		13	Nedved et al., 2013
	Chrysoperla carnea	3ème étape larvaire		8	Sattar et al., 2007
	Chrysoperla carnea	3ème étape larvaire		9.3	Hameed et al., 2013
	Chrysoperla carnea	3ème étape larvaire		3.5	Jokar and Zarabi, 2012
	Chrysoperla carnea	3ème étape larvaire		3	Dutton et al., 2003
<b>Coccinellidae</b>	C. septempunctata	Adulte		32.995	Barron and Wilson, 1997
<b>Opilion</b>	Leiobunum townsendi	Adulte		86	Lighton, 2002
	Leiobunum rotundum	Adulte		25.3	Höfer et al., 2000
	Nemastoma lugubre	Adulte		3.8	Höfer et al., 2000
<b>Staphylinidae</b>	P. fuscipes	Adulte	Largeur de tête; largeur du pronotum ou promosa;	5-6 mg	Bong et al., 2013
	Stenus	Adulte	Longueur des élytres	1.3 - 4.9 mg	Betz, 2002
<b>Syrphidae</b>	E. balteatus	Larve		80.8	Gilbert and Owen, 1990
	S. scripta	Larve	Largeur de tête	42.45	Gilbert and Owen, 1990
	E. corollae	Larve		80.46	Gilbert and Owen, 1990
<b>Chrysomelidae</b>	Oulema malenopus	/		3.29	Bezdek and Baselga, 2015
	Altise spp	/		0.15	Furth, 1979
	Criocère Lilioceris lili	/		15	
<b>Nitidulidae</b>	Meligethes aeneus	Adulte		0.2	Brose et al., 2005
				1.15	Hokkanen, 1993
				0.85 - 1	Lehrman et al., 2008
<b>Curculionidae</b>	S. granarius	Adulte	Longueur des élytres	2.88	Longueur du corps = 4 mm Elytre = 2/3 * Longueur du corps

L'équation différentielle décrivant la dynamique des populations de pucerons dans la parcelle en fonction de la prédation et du parasitisme donne des résultats au pas de temps journalier, or les observations d'auxiliaires et de momies ne sont que hebdomadaires ou bimensuelles pendant la durée de l'observation. Ainsi pour obtenir l'effet de la prédation et du parasitisme de manière journalière, le modèle contient une fonction d'interpolation linéaire entre deux dates d'observations consécutives, permettant de « créer » des données interpolées sur les arthropodes prédateurs et les momies observés pour tous les jours entre les dates d'observation. L'évolution des densités d'individus entre les deux points d'observation est supposée linéaire.



---

*Chapitre III : Vers un modèle  
générique prédictif des  
régulations naturelles des  
pucerons*

---



## Résumé de chapitre III – Vers un modèle générique prédictif des régulations naturelles des pucerons par les auxiliaires de culture

### Contexte et objectifs

Considérant le cahier des charges d'un modèle prédictif des régulations antirelles des pucerons des céréales, nous avons sélectionné le modèle de Curtsdotter et al. (2019) pour nous servir de base de développement de ce modèle prédictif. Il s'agit d'un modèle dynamique de réseau trophique simulant les dynamiques de populations de pucerons dans les parcelles sous l'effet de la température et des communautés de prédateurs en présence. Nous avons relevé les forces et faiblesses de ce modèle et les pistes d'amélioration de celui-ci. Ce dernier chapitre présente la version revisitée du modèle et sa calibration et évaluation sur un jeu de données de 54 parcelles françaises.

### Questions de recherche

- Quelles sont les limites de l'hypothèse allométrique dans la prédiction des populations de pucerons sous l'effet de la prédation de différents arthropodes au sein d'un réseau trophique ?
- Comment, et avec quel niveau de précision, est-il nécessaire de définir un réseau trophique pour prédire les dynamiques de population de pucerons ?
- Peut-on développer un modèle aussi bien précis localement qu'applicable dans de nombreux contextes ?

### Matériels et méthodes mobilisés

Le modèle de réseau trophique présenté dans Curtsdotter et al. (2019) nous sert de base de travail pour développer notre modèle prédictif. Nous avons calibré ce modèle à l'aide de données de terrain issues du projet CASDAR ARENA, contenant des données de relevés d'abondance de pucerons et d'ennemis naturels dans 6 régions de France. A ce modèle, nous ajoutons trois nouvelles fonctions : (i) le parasitisme par les hyménoptères parasitoïdes, (ii) la capacité de charge du milieu, (iii) l'effet de température trop élevée réduisant le taux de croissance des pucerons. Calibrer le modèle revient à estimer les valeurs des cinq constantes allométriques via l'utilisation de la méthode de problème inverse, c'est-à-dire à partir des données observées. Nous procédons à trois calibrations différentes des constantes allométriques: parcelle par parcelle sur le modèle original et sa version révisée, ainsi qu'une calibration multi-parcelles, visant à remédier au problème de surapprentissage du modèle. Nous évaluons quantitativement et qualitativement les résultats des différentes simulations en mesurant quatre paramètres statistiques ainsi qu'en regardant la fiabilité à laquelle la sortie du modèle correspond à la trajectoire des données observées.

### Résumé des résultats

La calibration, parcelle par parcelle, du modèle original et de sa version révisée a permis d'obtenir des résultats de prédiction satisfaisants sur 59 et 53 % des parcelles respectivement mais on peut noter que l'ajout des nouvelles fonctions a conduit à une baisse de la qualité des prédictions du modèle. Avec cette calibration parcelle par parcelle, les valeurs des constantes allométriques varient énormément entre chaque parcelle, mêmes celles d'une même région, ce qui semble traduire l'expression d'un surapprentissage du modèle. La calibration multi-parcelle, visant à remédier à ce problème, a conduit à une baisse drastique de la qualité prédictive du modèle. Vouloir augmenter la généralité du modèle se paye ici par une baisse de la fiabilité de ce dernier. L'utilisation des arbres de régression pour fouiller les relations entre caractéristiques des parcelles et qualité de la prédiction ne nous a pas permis d'identifier de déterminants significatifs de celle-ci.

### Portée des résultats pour la thèse

Ce chapitre met en œuvre de manière originale un modèle allométrique de réseau trophique sur un large jeu de données de terrain en France. Les résultats de cette étude soulignent que l'hypothèse de constantes allométriques uniques permettant de représenter les relations entre arthropodes sur l'ensemble d'un réseau trophique semble trop simpliste. Nous voyons en utilisant cette nouvelle paramétrisation multi-parcelles qu'il n'est pas simple d'atteindre la généralité d'un modèle sans sacrifier sa fiabilité à l'échelle locale. L'utilisation de l'allométrie dans un modèle de dynamique de réseau trophique nécessite donc d'être affinée, par exemple via l'ajout de nouveaux traits et processus. Cependant, cette volonté de vouloir constamment rendre le modèle plus réaliste et précis, en se basant sur des hypothèses de complexité scientifique croissante, peut se heurter à un besoin croissant de connaissances et de données empiriques. D'autres méthodes telles que les modèles basés sur les méthodes de fouilles de données pourraient représenter une alternative plus adaptée et mériteraient d'être explorées.

### Productions scientifiques

Ce chapitre est issu d'une collaboration avec Riccardo Bommarco et son équipe et d'un séjour de 3 mois au sein du Sveriges Lantbruksuniversitet à Upsalla en Suède (Mars-Juin 2022). Il prend la forme d'une publication en cours de reviewing dans la revue *Journal of Animal Ecology*.

# From a local descriptive to a generic predictive model of cereal aphid regulation by predators

**Eric Stell<sup>\*ab</sup>, Riccardo Bommarco<sup>c</sup>, Amanda N. Laubmeier<sup>d</sup>, Helmut Meiss<sup>b</sup>, Olivier Therond<sup>a</sup>**

<sup>a</sup> LAE, Université de Lorraine, INRAE, F-68000 Colmar, France

<sup>b</sup> LAE, Université de Lorraine, INRAE, F-54000 Nancy, France

<sup>c</sup> Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden

<sup>d</sup> Department of Mathematics & Statistics, Texas Tech University, Lubbock, TX 79409, USA

\* Corresponding author. Present address: INRAE, UMR 1121 Laboratoire Agronomie et Environnement, 28 rue de Herrlisheim, 68000 Colmar, France.

\* Correspondence: [eric.stell@univ-lorraine.fr](mailto:eric.stell@univ-lorraine.fr)

**Under Review in *Journal of Animal Ecology***

**Abstract :**

1. The temporal dynamics of insect populations in agroecosystems are influenced by numerous biotic and abiotic interactions, including trophic interactions in complex food webs. Predicting the regulation of herbivorous insect pests by arthropod predators would allow for rendering crop production less dependent on chemical pesticide for crop protections. However, predicting pest regulation in complex food web interactions with models requires many parameters to be estimated.
2. To overcome this limitation, Curtsdotter et al. (2019) developed a food-web model of the influence of naturally occurring arthropod predators on aphid population dynamics in cereal crop fields. Using an allometric hypothesis based on the relative body-masses of various predator and prey species, reduced the number of estimated parameters to only five, though they were field-specific.
3. Here, we extend this model and thus its applicability. We first parameterized the original model with a dataset with the arthropod community compositions in 54 fields in six regions in France. We then integrated three additional biological functions to the model: parasitism, aphid carrying capacity, and suboptimal high temperatures that reduce aphid growth rates. We developed a multi-field calibration approach to estimate a single set of generic allometric parameters for a given group of fields.
4. The original and revised models achieved quantitatively good fits to observed aphid population dynamics for 59% and 53% of the fields, respectively, with  $R^2$  up to 0.99. Our multi-field calibration demonstrated that increased model generality came at the cost of reduced model reliability (goodness of fit).
5. We propose that a hypothesis-driven strategy of model improvement based on the integration of additional biological functions and additional functional traits beyond body size (e.g. predator space search or prey defenses) into the food web matrix can improve model reliability.

**Keywords:**

Crop pests, conservation biological control, allometric food web model, multitrophic interactions, predator-prey interactions, parasitoids, agroecology

## 1. Introduction

Predicting the biological regulation of insect crop pests by their predators and parasitoids can assist farmers to reduce insecticide use and its impacts on the environment, biodiversity, and human health. Such predictions would provide farmers with the information necessary to account for natural pest regulation in their (integrated) crop protection strategies. However, the development of such a decision support system (DSS) requires consideration of the dynamics of complex trophic webs including various herbivorous and carnivorous arthropods (Malard et al., 2020). Dynamic food web models have been developed to include the temporal dynamics of and interactions between prey and predator populations (Cardinale et al., 2012; Hines et al., 2015). Those models have been used to test ecological theory with empirical data to understand how ecosystem structures and functions drive prey-predator dynamics and to gain mechanistic insights into how multitrophic networks function (Schneider et al., 2016; Thompson et al., 2012). However, such models are rarely integrated into DSSs for crop pest control (Stell et al., 2022).

Aphids are an important pest in many crops (Hill, 1987). Although aphid dynamics are modeled more often than any other crop pest (Alexandridis et al., 2021), only a few models have simulated their interactions with their predators (Stell et al., 2022). Moreover, most models target a single driver of aphid population dynamics such as temperature and/or the effects of only one or very few predators, whereas real food webs are often much more complex, including numerous trophic interactions (Lefort et al., 2017).

To overcome this limitation, Curtsdotter et al. (2019) developed a food web model to simulate the natural regulation of aphids by the diversity of their predators in crop fields. They applied their model to ten Swedish barely fields to study the dynamics of the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) within a food web comprising ten types of predators from three guilds (carabids, coccinellids, spiders) and four guilds of alternative prey. Their model requires four inputs: 1) the food web structure, i.e., which guilds eat which other guilds, obtained from molecular gut content analyses and the literature, 2) the body masses of all taxa in the food web, 3) observed abundance time series for all predators and alternative preys, and 4) temperature time series. To simplify the search for parameter values, Curtsdotter et al. (2019) scaled the model parameters allometrically based on body size, according to the hypothesis that the body mass ratio between prey and predator is the main driver of the function of predation (Schneider et al., 2012; Wootton et al., 2021; Miller-ter Kuile et al., 2022). Accordingly, they were able to

parameterize the trophic relationships between arthropods of a food web, regardless of its size, using only five allometric constants.

Curtsdotter et al. (2019) parametrized their allometric constants separately for each investigated crop field by solving an inverse problem to identify the parameter combination that best reproduced the observed data (Banks et al., 2016). The estimated allometric constants varied strongly between the ten fields by several orders of magnitude for the same allometric constant. Stouffer (2019) noted that this large variation can have resulted from overfitting or overlearning because pedoclimatic conditions, agronomic conditions, and the observed arthropod communities were quite similar in the investigated fields. Stouffer (2019) suggested that the strong variation in allometric constants between similar fields highlights how challenging it is to balance the competing desires for a model to be both generic and predictive, i.e., both widely applicable and locally useful. Because some aphid population variations were not explained by the models, Stouffer (2019) suggested that the models could be improved by introducing new biological functions, incorporating other biological traits beyond body mass, and an in-depth exploration of the calibration process.

Here, we further investigated the potential of a developed model of Curtsdotter et al. (2019) to predict aphid dynamics by incorporating some of the perspectives discussed by Stouffer (2019). First, we tested the original model using an independent dataset of arthropod community composition in 54 crop fields from six regions in France collected during 2017–2019. Second, we introduced three new features to the model: (1) parasitism by micro-Hymenoptera parasitoids, (2) aphid carrying capacity, and (3) suboptimal high temperatures that reduce aphid growth rates. To generalize the model, we developed a multi-field calibration approach to estimate a single set of generic allometric parameters for multiple fields and compared model performance with the model calibrated field by field. Finally, using regression tree method, we analyzed whether environmental and agronomic field parameters influence the quality of the model.

## 2. Methods

### 2.1. Dynamic food web model description

A detailed presentation of the original model is available in the Supporting Information.

The dynamic food web model of Curtsdotter et al. (2019) aims to represent the effects of various predators on aphid population dynamics over time. The dynamics are an explicit function of trophic interactions simulated at a daily time step. The model requires three population datasets as inputs:

1. a food web matrix describing which taxa, i.e., species or ecological guild, including aphids, their predators, and the predators' alternative preys, that are capable of eating which other taxa, in the form of a yes/no matrix derived from the literature and expert entomologists' knowledge,
2. the mean body masses of each taxon, as measured in the field or taken from the literature,
3. the observed densities of each taxon throughout the growing season, as identified in four to six successive observations in the same growing season and crop field.

#### 2.1.1. Modified model

Observed field data in France

We used the ARENA database (Tosser et al., 2022), which contains abundance data for aphids and their natural enemies collected in 2017, 2018, and 2019 in a total of 175 field-year combinations for various crop species. Because we are interested in the population dynamics of cereal aphids, we selected field-years with wheat and barley containing at least five aphid observation dates during one growing season. We excluded field-years in which predators were not observed. Our final data set contained 54 field-years (8 in 2017, 21 in 2018, 25 in 2019), of which 12 had observations of only one predator guild of Coccinellidae. These fields were situated in six French regions: Auvergne-Rhône-Alpes (AR, 8 fields), Bourgogne-Franche-Comté (BF, 10 fields), Centre-Val de Loire (CL, 12 fields), Hauts-de-France (HF, 13 fields), Île-de-France (IF, 2 fields), and Pays de la Loire (PL, 9 fields). Daily min, max, and mean temperatures were retrieved from the SAFRAN climatic database (Maury et al., 2021) provided by Météo-France and downloaded using the SICLIMA platform developed by AgroClim-INRAE, France.

In each field, populations of cereal aphids (Bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* Linnaeus; rose-grain aphid, *Metopolophium dirhodum* Walker; and English grain aphid, *Sitobion avenae* Fabricius), parasitized aphid mummies (as an indicator of parasitism rates),

and various aphid predators were estimated on at least five dates between the end of March and the end of June depending on the region. Two observation techniques were used. In the first, every one to two weeks, visual observations were performed on 100 cereal plant tillers randomly chosen near the field center to estimate the total numbers of: i) aphids (data on the three species were pooled); ii) aphid mummies; iii) various groups of aphid predators including ladybugs (Coccinellidae), green lacewings (Chrysopidae), and hoverflies (Syrphidae); and iv) different groups of alternative preys (leaf beetles, Chrysomelidae; true weevils, Curculionidae; sap beetles, Nitidulidae). We included only data from predatory life stages of the predators, i.e., larvae and adults for Coccinellids, and only larvae for lacewings and hoverflies. In the second method, pitfall traps were used to estimate the abundances of predatory spiders (Araneae), ground beetles (Carabidae), harvestmen (Opiliones), and rove beetles (Staphylinidae).

Following Curtsdotter et al. (2019), we transformed abundance data to population densities (individuals/m<sup>2</sup>) by dividing the observed abundances by the sampling areas. We assumed wheat and barley densities to be 500 tillers/m<sup>2</sup>. To avoid computation issues, i.e., avoiding zero aphid densities that suppress the population and render further simulations impossible, we shifted all aphid density values by adding the minimum detectable density (5 aphids/m<sup>2</sup>). Pitfall trap captures present a body mass bias as large species tend to be more mobile and are more frequently caught than smaller species (Spence & Niemelä, 1994). We corrected for this bias by assuming that species abundances at the local scale are allometrically related to species body mass by an exponential relationship with power  $-3/4$  (Arneberg & Andersen, 2003; see Supporting Information). We then calculated the density for each sampling date by dividing the corrected abundances by the number of days the trap was open and considering a circular sampling area of 1.5 m radius (Zhao et al., 2013).

This model was designed to simulate aphid population dynamics during the first months of the season when plant quality is optimal for aphid growth. Later in the season, crop senescence reduces potential aphid growth (Leather & Dixon, 1981). We therefore truncated the insect observation time series after cereal phenological stage BBCH 73 (development of fruit, early milk) after which the attractiveness of cereal plants to cereal aphids decreases (Plantegenest et al., 2001).

To evaluate and compare our modified model to the original (see section 3.2), we also used the Swedish dataset of Curtsdotter et al. (2019). This dataset contains insect density time series

of 15 taxa, i.e., it is a food web with 15 nodes, including aphids, ten predator taxa, and four alternative prey taxa. Hence, it does not account for aphid parasitism.

#### Food web design

For the French data including 14 guilds or taxonomic groups of species (henceforth referred to as ‘taxa’) guilds, we filled out a food web matrix describing the possible predation relationships between each of the 14 nodes, with each relationship coded as 1 or 0 if the consumer does or does not prey on the resource, respectively (Figure III). All predation relationships were taken from the literature (see Figure III-S2) and validated by the authors and experts. In particular, we validated predation relationships between two taxa if the literature or experts reported cases of predation between individual species or other taxa within the groups.

	Consumer													
	Aphid	Chrysomelidae	Curculionidae	Nitidulidae	Spiders	Carabidae < 5mm	Carabidae 5-9 mm	Carabidae 10-13 mm	Carabidae >13 mm	Lacewings (larvae)	Coccinellidae	Opiliones	Staphylinidae	Syrphidae (larvae)
Resource	Aphid	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Chrysomelidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Curculionidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
Nitidulidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Spiders	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Carabidae < 5mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Carabidae 5-9 mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Carabidae 10-13 mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Carabidae >13 mm	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Lacewings (larvae)	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Coccinellidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Opiliones	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Staphylinidae	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Syrphidae (larvae)	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Figure III-1: Food web structure between 14 taxa (nodes) used for all French fields; ‘1’ indicates potential consumption (predation) of the resource (rows) by the consumer/predator (columns) and ‘0’ indicates no possible predation. Along the diagonal, ‘1’ indicates intra-guild predation and/or cannibalism within the same species.

#### Body masses

Mean body masses for each node of the food web were taken from the literature. When it was only possible to find information on body lengths, we used Hódar’s (1997) transformation formula to convert body part lengths to dry weights, which we then multiplied by 2.3 to obtain

fresh weights (Banks et al., 2016). Because nodes are scarce and often contained family-level or broader taxa, we estimated body masses for several species within each node and calculated a mean body mass value for each node (Table III-1; see Supporting Information and Table III-S1, S2, S3 for more details). Unlike the data used in Curtsdotter *et al.* (2019), the body masses used in our French dataset are common to all fields, i.e.  $W_i$  and  $W_j$  are not field-specific.

Table III-1: Mean body masses (in milligram fresh weight per individual arthropod) used for each node.

Node name	Mean body mass (mg)
Aphid	0.32
Chrysomelidae	6.50
Curculionidae	2.88
Nitidulidae	0.75
Spiders	9.95
Carabidae <5mm	1.24
Carabidae 5-9 mm	6.20
Carabidae 10-13mm	30.10
Carabidae >13mm	128.24
Lacewings (larvae)	3.50
Coccinellidae	32.95
Opiliones	38.27
Staphylinidae	5.00
Syrphidae (larvae)	27.80

### 2.1.2. Parameterizing aphid growth rate as a function of temperature

We modeled the intrinsic aphid population growth rate  $r(T)$  as a linear function of temperature. Because our dataset includes three aphid species (68% *S. avenae*, 23% *M. dirhodum*, 9% *R. padi*), we modified the parameter values as:

$$r(T) = (0.01596 \times T) - 0.0261. \quad (1)$$

The two constant parameter values used in this function were calculated as the weighted mean of the linear regressions to observed population increases of the three species when kept at different temperatures (10–25 °C) in the laboratory (Dean, 1974).

### 2.1.3. Additional biological functions integrated into the model

Slowed aphid population growth at very high temperatures

Intrinsic aphid population growth rates slow under very high temperatures (Dean, 1974). To incorporate this into the model, at mean daily temperatures  $T(t) > 25$  °C (following Dean, 1974), we adjusted the intrinsic growth rate to:

$$r(T) = -0.1T + 3. \quad (2)$$

The initial (Eq. 1) and improved growth rates (Eqs. 1 and 2 combined) are illustrated in Figure III-2.

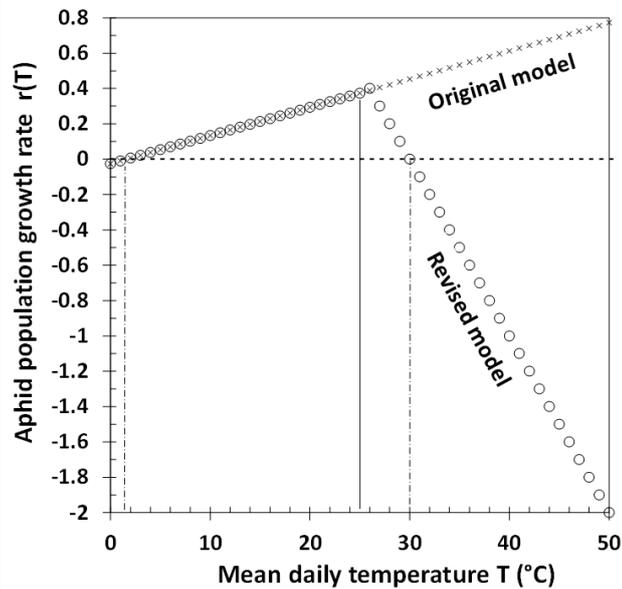


Figure III-2: Aphid population growth rate  $r(T)$  as a function of the mean daily temperature  $T$ . Crosses show  $r(T)$  as implemented in the initial model following Eq. (1), and circles show the revised model obtained by applying Eq. (1) at 0–25 °C and Eq. (2) at  $T > 25$  °C, separated by the vertical solid line. The dashed horizontal line marks  $r = 0$ , and the two dashed and dotted vertical lines mark the temperatures at which  $r = 0$ .

### Parasitism

Because abundant aphid mummies were observed in many French fields, we integrated a new parameter  $r_{p,t}$ , representing the effect of micro-Hymenoptera parasitism on the aphid population growth rates at time (i.e. day)  $t$ . We considered that the aphid mummy density at

time  $t$  is a proxy of the parasitism rate a few days earlier. Considering a mean mummy development time of 8 days (Sigsgaard, 2000), we calculated the parasitism rate as:

$$r_{p,t} = \frac{\text{Mummydensity}_{t+8}}{\text{Aphiddensity}_t}. \quad (3)$$

We used linearly interpolated aphid and aphid mummy densities to obtain parasitism rates for each day.

Aphid carrying capacity

To ensure ecological realism and limit aphid population bursts (i.e. exponential population growth to unrealistic values), we integrated a carrying capacity  $K$  into the model. Following existing models, we fixed  $K$  at 5,000 aphid individuals/m<sup>2</sup> (Sunderland & Vickerman, 1980; Bianchi & Van Der Werf, 2003).

Revised allometric food web model

Our new allometric food web model simulating the aphid population and including the three additional biological functions described above is expressed as:

$$\frac{dN_{1,f}}{dt} = N_{1,f}(t) \left[ r(T_f(t)) \left( 1 - \frac{N_{1,f}(t)}{K} \right) - r_{p,t} - \sum_{j \in C_1} \frac{a_{1,j,f} N_{j,f}(t)}{1 + c_{j,f} + \sum_{i \in R_j} [a_{i,j,f} h_{i,j,f} N_{i,f}(t)]} \right], \quad (4)$$

where:

- $r(T_f)$  [day<sup>-1</sup>] is the temperature-dependent aphid population growth rate;
- $T_f$  [°C] is the mean daily temperature in field  $f$ ;
- $a_{i,j,f}$  [m<sup>2</sup> day<sup>-1</sup> ind <sub>$j$</sub> <sup>-1</sup>] is the attack rate of predator  $j$  on prey  $i$ ;
- $c_{j,f}$  [m<sup>2</sup> ind <sub>$j$</sub> <sup>-1</sup>] is the coefficient of intraspecific interference competition of the predator;
- $h_{i,j,f}$  [day ind <sub>$j$</sub> <sup>-1</sup> ind <sub>$i$</sub> <sup>-1</sup>] is the handling time for one individual predator  $j$  to handle one individual prey  $i$ ;
- $r_p$  is the parasitism rate;
- $K$  [ind m<sup>-2</sup>] is the aphid carrying capacity, set at 5,000 aphids per m<sup>2</sup>;
- $C_1$  and  $R_j$  are the sets of species that consume aphids and are prey to predator  $j$ , respectively, and;
- $t$  is time (day of the growing season).

Parameters that include a subscript  $f$  are field specific.  $N_{j,f}$  and  $N_{i,f}$  for all  $j$  and  $i \neq 1$  are population densities of predators and alternative preys, respectively, calculated as linear interpolations between successive empirical observations. Parameters  $a_{ij,f}$ ,  $h_{ij,f}$ , and  $c_{j,f}$  are allometric constants parameterized using the following three relationships (Schneider et al., 2012):

$$\begin{cases} a_{ij,f} = a_{0,f} W_{i,f}^{0.25} W_{j,f}^{0.25} \left( \frac{W_{j,f}/W_{i,f}}{R_{opt,f}} e^{1 - \frac{W_{j,f}/W_{i,f}}{R_{opt,f}}} \right)^{\varphi_f} \\ h_{ij,f} = h_{0,f} (W_{j,f}/W_{i,f})^{-0.25} \\ c_{j,f} = c_{0,f} W_{j,f}^{0.5} \end{cases}, \quad (5-7)$$

where:

- $W_{i,f}$  [mg ind $_i^{-1}$ ] and  $W_{j,f}$  [mg ind $_j^{-1}$ ] are the body masses of prey  $i$  and predator  $j$ , respectively;
- $R_{opt}$  [ind $_i$  ind $_j^{-1}$ ] is the optimal predator-to-prey body mass ratio, i.e. where the attack success rate reaches the maximum value of 1;
- $a_{0,f}$  [m $^2$  day $^{-1}$  mg $^{-0.5}$  ind $_i^{0.25}$  ind $_j^{-0.75}$ ],  $h_{0,f}$  [day ind $_i^{-0.75}$  ind $_j^{-0.75}$ ], and  $c_{0,f}$  [m $^2$  mg $^{-0.5}$  ind $_j^{-0.5}$ ] are normalization constants linked to the encounter rate, handling time, and interference coefficient, respectively, and;
- $\varphi_f$  is a unitless width scaling parameter for the unimodal success rate curve, establishing the sensitivity of attack success to prey size.

#### 2.1.4. Mono- and multi-field models fitting

We performed 3 types of parametrizations. First, we fitted the original and revised models using the field-by-field calibration, as presented in Curtsdotter et al. (2019). Then, we designed a new parametrization approach to automatically calibrate the allometric parameters over multiple fields at the same time. We applied this multi-field calibration to the French dataset to calibrate by region (6 groups), by year (3 groups), or for all 54 fields together. The biggest group is the whole dataset with 54 fields, the smallest is IF region with 2 fields (See 3.1.1 for group size). We expect better quantitative results on smaller groups of fields. This is to be compared with field-by-field calibration in the original and revised model (Figure ). By using least squares minimization, this multi-field approach searches the best set of the five parameter

values that minimize the median value of all intermediate least square costs from each field in the group.

The least squares cost minimization for every parametrization type was performed using the *fmincon* optimization function and the *ode23s* solver in MATLAB, version R2021a. To avoid local minimization, we used the *MultiStart* function from MATLAB to automatically solve the minimization problem from a large number of randomly selected starting points within the defined boundaries of each parameter (i.e. within the available multidimensional parameter space).

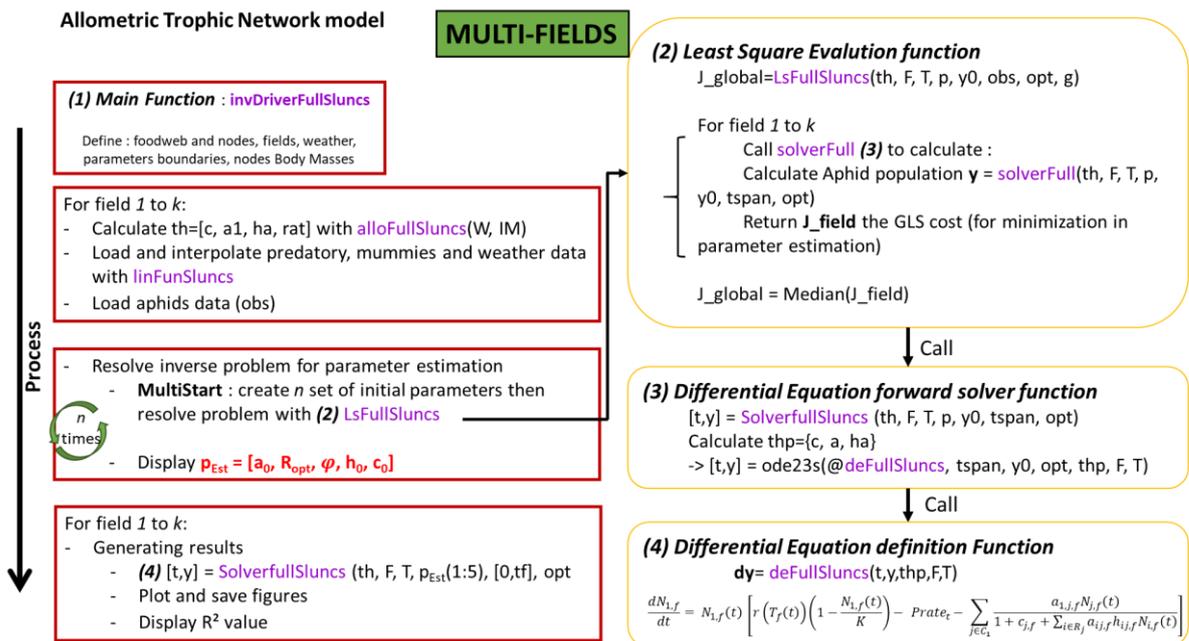


Figure III-3: Framework for the revised multi-field fitting of the aphid population model.

## 2.2. Model evaluation

We evaluated the performances of the initial and revised versions of the dynamic food web model based on the quantitative model fit, which we measured using four parameters:

- 1) the coefficient of determination  $R^2$  quantifies the differences between the observed aphid population densities at each observation date and the simulated population trajectory in each field;

- 2) the root-mean-square error (RMSE) measures the squared differences between simulated and predicted values, and large differences have a disproportionately large effect;
- 3) the normalized root-mean-square error (NRMSE) is used to compare between datasets or models of different scales by dividing RMSE by the mean value of the observed data, and;
- 4) the “bias”, which is the difference between the means of the observed and simulated aphid densities over the study period.

We also qualitatively evaluated the model fit. All authors rated each of the 270 simulated aphid population trajectories, i.e., five calibration types of 54 field-years, as ‘good’, ‘intermediate’ or ‘bad’ based on how well they corresponded to the observed data points, using the same criteria as Curtsdotter et al. (2019). In our qualitative analysis, we paid particular attention to the temporal synchrony of population peaks and valleys and periods of increasing and decreasing population, whereas the quantitative indicators are based only on measured differences between observed and simulated values.

### 2.3. Analysis of factors potentially impacting model performances

Finally, we explored factors that may be correlated to model performances, and thus those that might explain the quantitative and qualitative model reliabilities. These factors included: (i) environmental and agronomic parameters for each field, such as year, region, crop species, field size, minimum and maximum temperatures, mean humidity, frequency of insecticide and other pesticide applications; (ii) descriptive characteristics of each data set, such as the number of observation dates, the first observation date, the total duration of observations, initial aphid densities, numbers of observed predator taxa, their mean abundances, total number of mummies, etc.; and (iii) the identity of the field observer to include potential effects such as observation quality or insect identification skills.

To search for potential links between all these variables and quantitative or qualitative model fits, we followed Rouabah et al. (2022) and used a regression tree model, which is a binary tree predicting continuous response variables. Such models recursively split the data into homogenous groups (De’ath & Fabricius, 2000).

### 3. Results

#### 3.1. Observed aphid dynamics and food webs

The compositions of the observed food webs varied strongly between the 54 fields in our French dataset. One to eight nodes of aphids, predators, and alternative prey taxa were present in each field during the simulated periods. Aphid mummies were present in 43 of the 54 fields. Aphid population dynamics varied among the fields, and we distinguished six patterns of population development over time (Figure III-4):

- 1) Strict Increase (SI, 11/54): aphid populations increased monotonically until the truncation date.
- 2) Increase with Late Crash (ILC, 20/54): aphid populations increased uninterrupted until a sharp decline near the truncation date.
- 3) Interrupted Increase (II, 1/54): the aphid population increased, declined, and again increased.
- 4) Interrupted Increase with Late Crash (IILC, 10/54): a combination of ILC and II dynamics, in which populations increased despite an interruption before declining sharply near the truncation date.
- 5) Strict Decrease (SD, 1/54): the aphid population decreased monotonically throughout the truncation date.
- 6) Sawtooth-like (ST, 11/54): aphid populations fluctuated chaotically with no strong tendency towards overall increase or decrease.

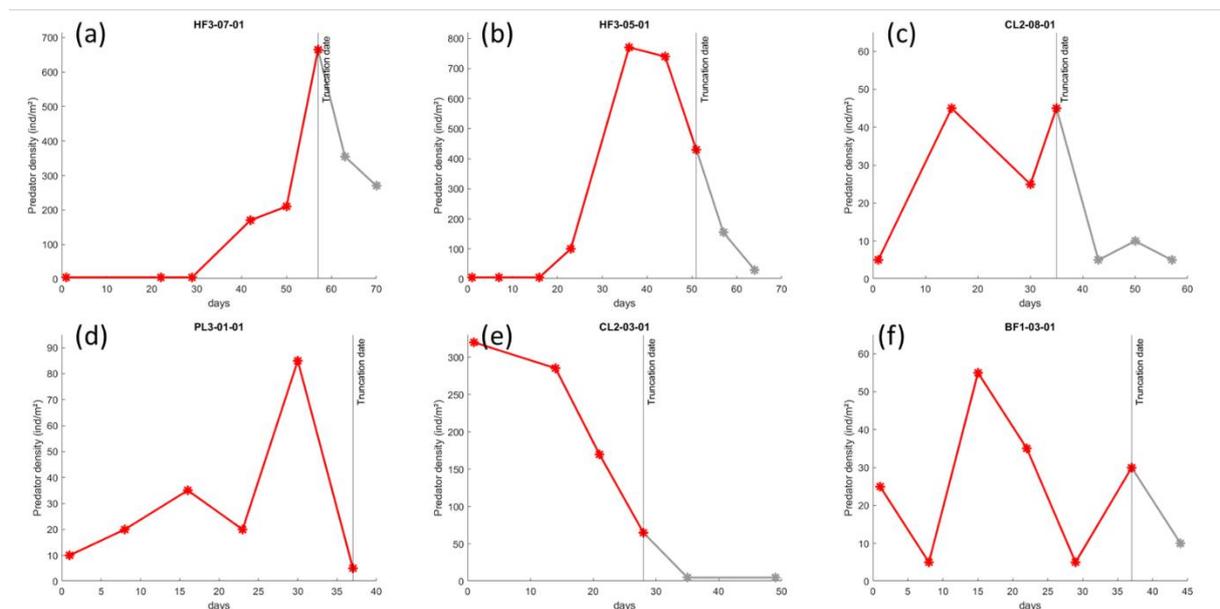


Figure III-4: Observed aphid population dynamics: (a) Strict Increase (SI), (b) Increase with Late Crash (ILC), (c) Interrupted Increase (II), (d) Interrupted Increase with Late Crash (IILC), (e) Strict Decrease (SD), and (f) Sawtooth (ST) dynamics. Population dynamics were defined based on data collected until the truncation date (data shown in red).

### 3.2. Field-specific calibrations

Results obtained using the original model with field-specific calibrations, i.e., with no changes over Curtsdotter et al., (2019), varied greatly among the 54 French fields with 32 fields having positive  $R^2$  values up to 0.97, whereas 22 had negative values (Table III-S4). Field-specific calibrations with the original model for fields showing SI dynamics (Figure III-4a) produced the best results, often capturing >75% of the variation in aphid abundances over time. In contrast,  $R^2$  values were lower when more complex population dynamics were observed (Table III-2). The median  $R^2$ , RMSE, and NRMSE values were 0.18, 48.99, and 0.626 aphids/m<sup>2</sup> respectively, and the median bias was 7.975 aphids/m<sup>2</sup>.

Table III-2: Ranges of  $R^2$  and NRMSE values obtained when comparing modeled population dynamics to the observed population dynamics described in section 3.1.

Population dynamic	Quantitative fit ( $R^2$ ) range				NRMSE range			
	Original model		Revised model		Original model		Revised model	
	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
<b>SI</b>	0.08	0.97	-0.37	0.99	0.09	0.74	0.11	1.9
<b>ILC</b>	-2 <sup>E6</sup>	0.76	-88.63	0.99	0.37	964.77	0.06	5.82
<b>II</b>	0.31	0.31	0.38	0.38	0.46	0.46	0.43	0.43
<b>IILC</b>	-0.82	0.93	-0.78	0.87	0.28	1.47	0.38	1.51
<b>SD</b>	0.87	0.87	0.84	0.84	0.17	0.17	0.19	0.19
<b>ST</b>	-4.01	0.74	-2.87	0.91	0.3	2.04	0.18	1.2

When using our revised model including three additional biological functions, only 29 of the 54 fields had positive  $R^2$  values, but some had  $R^2 > 0.99$ . Notably, the BF and PL regions were poorly modeled, with only two and one fields having positive  $R^2$  values, respectively. The median  $R^2$ , RMSE, NRMSE, and bias values were also lower compared to the original model: 0.11, 39.97, 0.666, and 6.622 aphids/m<sup>2</sup>, respectively. Fields that showed the best  $R^2$  values

using the original model were not necessarily the same as those that showed the best values using the updated model (Figure ).

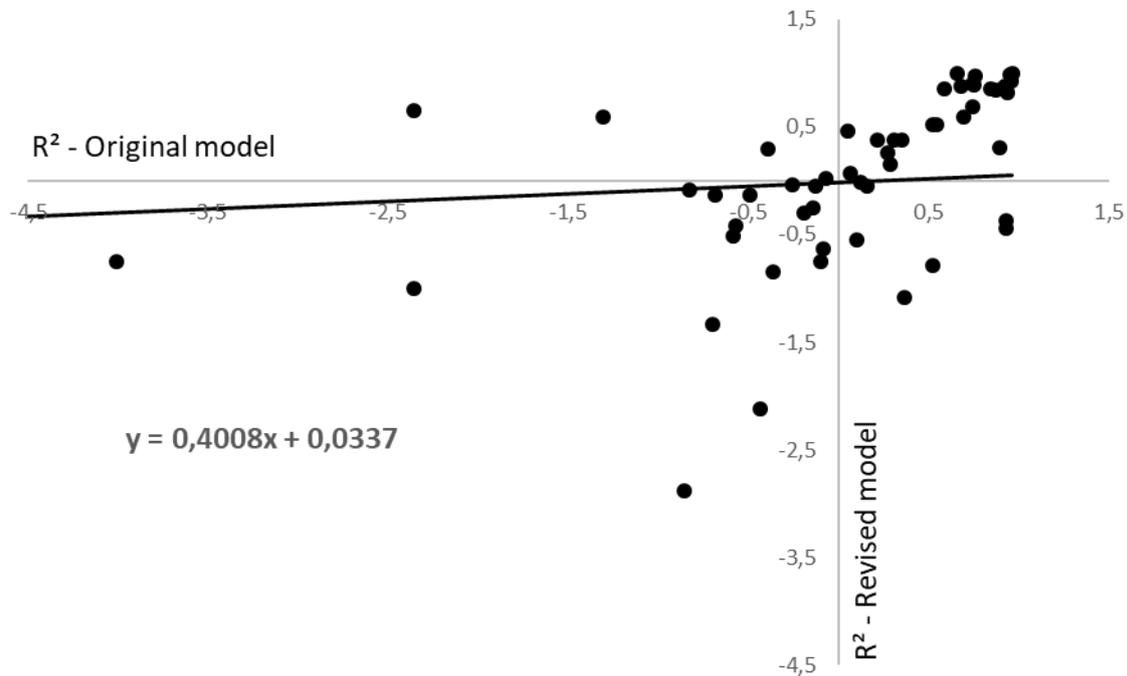


Figure III-5: Comparison of the quantitative fits ( $R^2$ ) obtained using the original and revised models (plotted on the horizontal and vertical axes, respectively).

For comparison and to check for errors, we also parameterized the original model using the field-specific calibration (using *Multistart* algorithm) with the original Swedish data from Curtsdotter et al. (2019). Only one of the ten fields had a negative  $R^2$  value, and six had  $R^2 > 0.8$ . Mean RMSE, NRMSE, and bias values were 269.44, 0.369, and 90.25 aphids/m<sup>2</sup>, respectively. Therefore, the same model performed generally better for the Swedish dataset compared with the French dataset.

The allometric parametrization constants estimated for the 54 French fields using the field-specific calibration and the original and revised models are presented alongside results for Swedish fields in Figure III-6. The values of the estimated parameters  $c_0$ , affecting the competition,  $\varphi$ , and  $R_{opt}$ , affecting the attack rate, were dispersed over the entire parameter space and both model versions and datasets produced similar median values. In contrast, the median  $h_0$  value, affecting the handling time between a predator and a prey, obtained by applying the original model to the Swedish data was low with a value of 0.0071 compared with 0.13 and 0.16 when the original and revised models, respectively were applied to the French data. The median  $a_0$  values, affecting the attack rate, for the French data were 0.611 and 0.567 using the

original and revised models, respectively, which was lower than the  $a_0$  of 4.523 for the Swedish dataset using the original model.

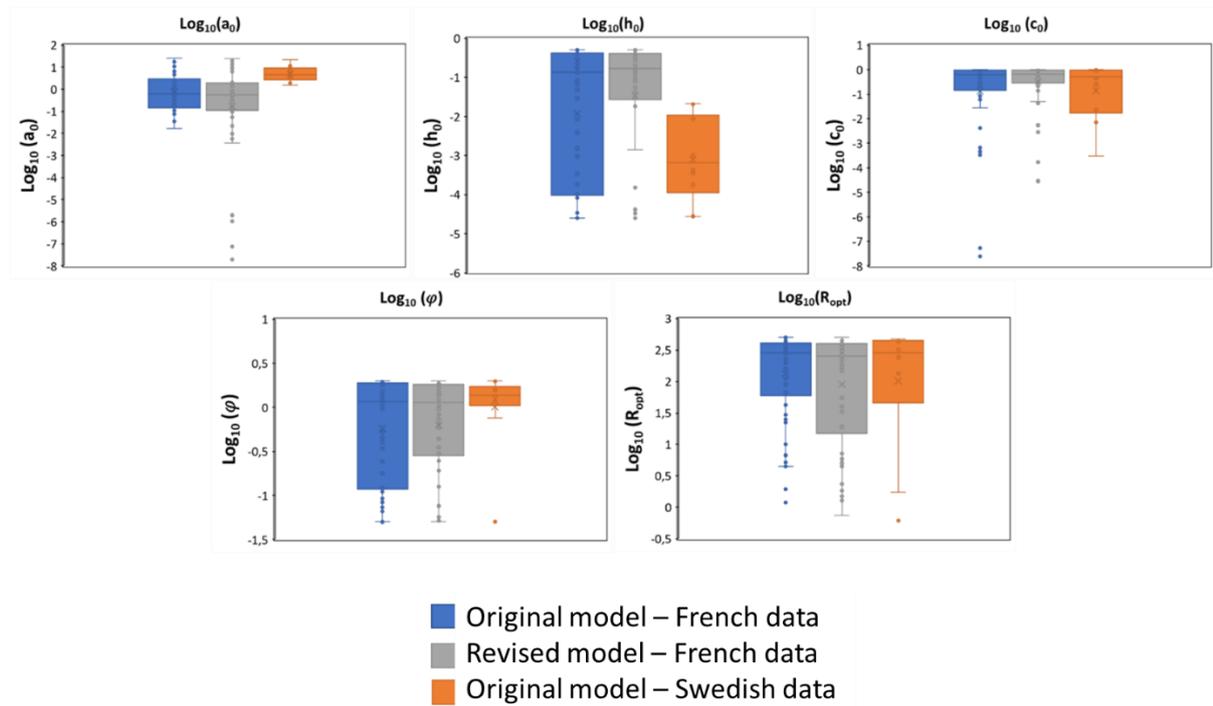


Figure III-6: Variations of the five allometric parametrization constants (data in  $\log_{10}$ ) for the French ARENA data set using the original model (blue) or the revised model (gray), and for the Swedish data using the original model only. All models used the field-specific calibration.

### 3.3. Multi-field model calibration

Using the multi-field calibration for the largest group, i.e., all 54 fields, only one field had a positive  $R^2$  value and 20% were rated qualitatively “good” (5%) or “intermediate” (15%). Median RMSE and bias values for all fields were 135.04 (NRMSE = 1.30) and 48.82 aphids/m<sup>2</sup>, respectively (Table III-3, see Supporting Information for detailed statistical results).

Table III-3: Mean, median, minimum, and maximum values of the four considered statistical parameters when applying the multi-field calibration to French dataset (entire or grouped by year or region) and the Swedish dataset.

Calibration basis		$R^2$	RMSE	NRMSE	Bias
All fields	Mean	-5.08	284.31	1.41	88.10
	Median	-1.18	135.04	1.30	48.82
	Min	-185.67	9.79	0.44	-1338.82

	Max	0.73	2149.03	8.41	556.48
<b>Year</b>	Mean	-5.17	246.43	1.38	39.75
	Median	-0.79	142.81	1.19	27.61
	Min	-159.18	9.80	0.23	-1241.55
	Max	0.72	1990.72	7.79	471.86
<b>Region</b>	Mean	-11.13	334.35	1.97	-36.34
	Median	-1.50	138.59	1.30	24.03
	Min	-172.51	8.99	0.26	-1320.84
	Max	0.89	2071.90	11.44	472.49
<b>Swedish dataset</b>	Mean	-2.96	1277.91	1.44	369.26
	Median	-0.35	536.68	1.05	76.95
	Min	-14.41	112.11	0.66	-350.83
	Max	0.57	3166.25	3.51	2250.17

As expected, the simulations performed slightly better when calibrated on fewer fields. Six fields had positive  $R^2$  values when calibrated by region (1/8 in AR; 0/10 in BF; 1/12 in CL; 2/13 in HF; 1/2 in IF; 1/9 in PL), with ten fields rated as ‘good’ (3 in AR; 1 in CL; 4 in HF; 1 in IF and 1 in PL), 19 and 25 fields rated as ‘intermediate’ and ‘bad’, respectively. Ten fields had positive  $R^2$  values when calibrated by year (1/8 in 2017; 2/21 in 2018; 7/25 in 2019) with nine fields had ‘good’ qualitative fit (3 in AR; 1 in CL; 4 in HF and 1 in IF) and 19 and 26 fields were rated as ‘intermediate’ and ‘bad’, respectively. Thus, the median  $R^2$  values were negative for both these calibration methods (Table III-3).

When the multi-field calibration was applied to the entire Swedish dataset, five fields had positive  $R^2$  values (0.32–0.56), whereas the other five had negative  $R^2$  values and “intermediate” or “bad” qualitative ratings. Median RMSE, NRMSE, and bias values were 536.68, 1.05, and 76.95, respectively (Table III-3).

Comparisons of model behaviors with observed population dynamics (section 3.1) reveal that poor qualitative ratings and low  $R^2$  values were often linked with a decrease in simulated

aphid population densities, i.e., a decline to nearly zero. This included 43, 27, and 17 fields when calibrated for all fields, regionally, and yearly, respectively. In most of these cases, simulated aphid populations did not recover from the low values to follow the observed data (Figure III-7).

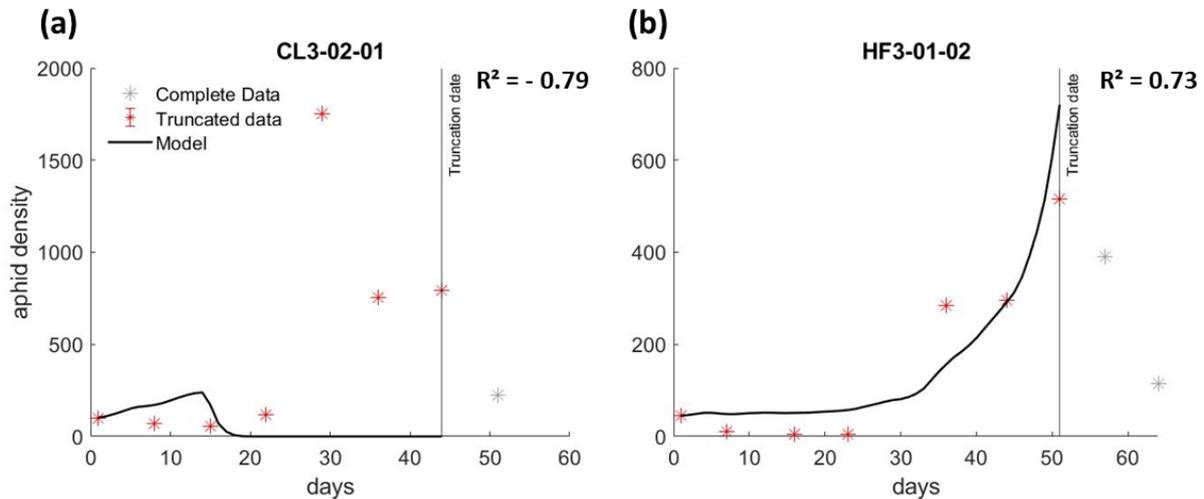


Figure III-7: Examples of two multi-field-calibrated simulations in which (a) the simulated aphid population declined to nearly zero and could not recover and (b) the simulated aphid population did not decline and attained relatively good quantitative and qualitative fits to the observed data.

Regarding the allometric constants of the French fields (Table III-4), the  $a_0$  and  $R_{opt}$  values were less dispersed than in the field-specific calibration (Figure III-6).  $R_{opt}$  values were also much lower when using the multi-field calibration (median, 95.73) compared with the field-specific calibration (medians of 255.85 and 286.83 for the original and revised models, respectively). Similarly,  $a_0$  values were lower (median, 0.29) than those using the original or revised model and the mono-field calibration (0.611 and 0.567, respectively). Concerning the Swedish data,  $a_0$  and  $R_{opt}$  values reached the upper limits of the parameter space, meaning that the true values might be higher. Other parameter values were in the same ranges as those for the French multi-field calibrations.

Table III-4: Parameter estimates for each multi-field calibration tested.

Calibration	$a_0$	$R_{opt}$	$\varphi$	$h_0$	$c_0$
xAll	2.0242	70.8468	1.2870	0.4162	0.9818
x2019	0.1265	120.6202	1.5335	0.0171	0.3969
x2018	0.0427	38.5203	0.0500	0.1791	0.0523

<b>x2017</b>	2.3586	29.5076	0.8558	0.4476	0.5266
<b>xAR</b>	0.0713	3.4215	0.1003	0.0043	0.0001
<b>xBF</b>	0.4570	124.0531	1.9349	0.0026	0.2286
<b>xCL</b>	1.0472	141.7494	0.2667	0.3722	0.7155
<b>xHF</b>	0.0726	212.7494	0.0541	0.3597	0.4203
<b>xIF</b>	0.1252	478.1389	0.2435	0.0002	0.1154
<b>xPL</b>	24.9999	6.5927	1.8095	0.3616	0.6702
<b>xSweden</b>	25.0000	500.0000	1.1363	0.0460	0.9652

#### 4. Discussion

We investigated the applicability of the model of Curtsdotter et al. (2019) to predict aphid population dynamics in different French regions, expanded their model by integrating further biological functions, and developed a multi-field calibration to limit overfitting to data from individual fields and estimate a single set of generic allometric parameters for broader application. These steps were aimed at developing a DSS for farmers to account for the regulation of aphids by their natural enemies when designing pesticide application strategies. Our results highlight that it is not straightforward to develop a generic model representing trophic interactions, parasitism, and temperature, and that is calibrated on data from numerous fields while providing reliable simulations of aphid population dynamics in each field. Here, we discuss the trade-off between model specificity and genericity, then suggest strategies for further model improvements.

##### 4.1. Balancing model genericity, reliability, and relevance

Parameterizing each field independently led to relatively good results; the original and revised models reproduced aphid dynamics in more than half of the fields (59% and 53%, respectively). Qualitatively, the simulations for most fields rated as “good” or “intermediate”. Thus, field-specific calibrations clearly produce a good model fit to the observed data. However, when solving the inverse problem and minimizing the errors, i.e., looking for the best set of allometric parameters to fit our model to the observed data in each field, each estimated allometric constant varied greatly across the investigated fields. Indeed, the allometric constants spanned the range between the imposed minimum and maximum limits, as also observed by

Curtsdotter et al. (2019). This seems ecologically unlikely (Stouffer, 2019), and is most likely due to overfitting/overlearning.

We developed our multi-field calibration to address the broad variation observed for all five allometric constants when using field-specific calibrations, and to design a more generic model. By calibrating the allometric constants on data from multiple fields (i.e. on the entire dataset or on yearly or regional subsets), we increased the amount of observational training data. We hypothesized that we could either obtain a single set of parameters capable of simulating aphid population dynamics across multiple similar fields or tighten the ranges of the parameter values to achieve a more ecologically robust estimation applicable to several fields instead of particular cases, though we were aware of the tradeoff between model accuracy and model genericity. By using our multi-field approach to reduce overfitting and increasing model genericity, we expected decreased  $R^2$  values, especially when calibrated on the entire dataset of 54 French fields but hoped that the model would capably predict a significant portion of the investigated aphid population dynamics. Our results demonstrate the difficulty in developing an ecological model that is both locally reliable and broadly applicable (Stouffer, 2019). We attempted to identify factors influencing the quality of the simulations by using statistical machine learning methods (regression trees) but were unable to identify any individual parameter that could provide insights for model improvement.

It may be possible to improve model reliability and genericity by calibrating the allometric parameters according to the insect functional groups considered (i.e. abandoning the use of generic allometric constants for all predator guilds), e.g. through an archetype modeling approach, as proposed in recent studies (Alexandridis et al., 2021, Martin et al., 2019, Ratsimba et al., 2020). For example, Wootton et al. (2022) varied allometric constant  $R_{opt}$  to be specific to predator-prey associations, reflecting species-specific insect behaviors in terms of hunting, chewing, and other interactions (Banks et al., 2016; Brose et al., 2008). However, this approach is restricted to very small food webs because the required number of parameters increases by the square of the number of nodes (i.e., predator-prey couples). Furthermore, the large variations observed in all allometric constants here and in Curtsdotter et al. (2019), regardless of the calibration method used, call into question the very nature of the constants. Indeed, if each constant must be separately estimated for each node in the food web or if the values change from field to field, they are dependent on the community of insects present in each field. Thus, is the allometric hypothesis truly useful for predicting interaction dynamics, or should it incorporate more traits than just body mass ratio? This also raises the question of the resolution

of the food web model, i.e. at which resolution (species, ecological guild, family...) are these allometric constants relevant? Thus, it seems that more reliable and accurate food web models cannot be developed without increasing complexity and the number of parameters to be estimated.

#### 4.2. Strategies for model improvements

Our simulation results using multi-field calibrations depict an imbalance between predicted aphid predation rates and observed aphid population dynamics. Specifically, simulations in many French fields resulted in steep and irreversible population crashes regardless of the number of fields used in the calibration. We explored this model behavior by running simulations without predation, but including parasitism, the effect of high temperature, and carrying capacity. These simulations resulted in such population crashes less often (data not shown). As expected, in the absence of predation, simulated aphid populations were always higher than those observed in fields (the median bias over all fields was  $-602.86$ ). Thus, population growth is not sufficiently regulated by parasitism, high temperature, and carrying capacity alone. In contrast, population growth was often too weak compared with the predation pressure, leading to population crashes. Thus, in our model, the population growth rates used (from Dean, 1974) were too low and/or the estimated mean predation pressures were too high.

The aphid population growth rates calculated by Dean (1974) were estimated from laboratory conditions optimized for aphid population growth, true aphid growth rates are most likely lower in nature. Thus, we consider it unlikely that the growth rates used here were too low. Instead, predation pressures are likely to be overestimated and this is supported by two lines of evidence.

First, some of our input data were rough estimates, especially regarding body masses for all nodes except carabids. Because the model outputs were only determined by the predator-prey body mass ratios, our use of aggregated nodes represented big groups of diverse arthropods, such that average body masses for each node likely biased the model towards overestimating predation. To estimate this potential bias, we tested the effect of using a similar degraded set of body masses for all nodes in a multi-field calibration of the Swedish dataset, i.e., averaged over the ten fields (data not shown). This led to broadly similar results: four fields had positive  $R^2$  values instead of five using the more detailed data presented above. Therefore, more precise data sampling of abundances and body masses at the species level does not

necessarily improve model fit. Hence effective DSS applications might not require detailed empirical input data.

Second, recent studies have questioned the allometric hypothesis for trophic relationships. For instance, top-down regulation by small species with low body mass tends to decrease as the population of large bodied species increases in the predator community due to asymmetric competition, for example by intimidating smaller predator species without eating them (Ostandie et al., 2021; Jonsson et al., 2018; Rusch et al., 2015). Such non-consumptive interactions are not considered in the investigated food web models, which captures only intra- and interspecific competition via predation (Kawatsu & Kondoh, 2018). It also omits particular predation forces within the trophic network. For example, some nodes (taxa) are specialist predators on aphids (coccinellids, syrphids larvae) whereas others are ground-dwelling opportunist consumers (carabids, Opiliones). The model does not explicitly consider these interactive positive and negative effects of the *simultaneous* presence of different predator groups. On one hand, aphids will react to the presence of a predator on the plant by dropping/actively falling to the ground to protect themselves, but making themselves vulnerable to ground-dwelling predators (Thies et al., 2011), producing a positive interactive effect. On the other hand, intraguild predation or competition leads to decreased aphid consumption rates. Although this effect is partly included in our food web model because different predator and prey groups can eat each other, mutualistic interactions are not included, such as that between ants and aphids, in which aphids provide honeydew to ants and the ants protect the aphid herd from predation (Parr & Bishop, 2022). Accordingly, future model developments should include other traits in the trophic network, such as predator search space (Pawar et al., 2012, Wootton et al., 2022), consumption method (Lundgren & Fergen, 2014), or prey defenses (Kondoh, 2010). Additionally, it could be advantageous to avoid a simple dichotomous yes/no matrix to describe the food-web, and instead add conditions for consumption by ground-dwelling generalist predators to obtain more nuanced interaction strengths.

It is easy to think that models involving more processes and simulating more traits might be more effective predictive tools (Alexandridis et al., 2021; Stell et al., 2022). However, even if such models could provide more realistic and accurate results, they require an immense amount of data. In particular, simulating natural enemies' populations requires both field and landscape data depending on the taxa. One can then question the usefulness of such 'data-hungry' and 'hypothesis-driven' models for crop pest forecasting because farmers and advisers will not be able to use them regularly within their DSSs. Indeed, Rouabah et al. (2022)

compared data-driven modeling approaches to simulate the effects of landscape and agricultural practices on mean aphid population levels. They showed that machine learning methods (random forest) might be more adapted to predicting such multi-factorial and complex phenomena. This questions the hypothesis-driven strategy used in this and previous studies seeking to develop predictive DSSs for users like farmers.

## 5. Conclusions

We assessed the reliability of a promising allometric food web model and sought to enhance its realism and applicability to simulate field-level aphid population dynamics under the pressures of predation and parasitism, using field by field calibration on the original and a revised version of the model and a new multi-field parametrization approach of the revised model for a large set of French fields. Even if both field-by-field calibration captured a large part of aphid population dynamics, we found that the revised model with new biological functions performed less well than the original. Our results using the new multi-field parametrization suggest that it is not straightforward to attain genericity without sacrificing local reliability, even for small groups of fields sharing similar geographical or temporal contexts. This suggest that allometric food web models are more reliant when used at a local scale. To improve model reliability, we first propose a ‘hypothesis-driven’ strategy based on adding additional effects into the food web matrix and incorporating functional traits like predator space search or prey defenses. However, this modeling strategy could prove knowledge- and data-intensive and may be more appropriate for research purposes than adapted into an effective DSS, where data-driven modeling approaches (e.g., machine learning) appear to be more straightforward and user-friendly.

## 6. Supplementary materials

### 6.1. Original model

The objective of the original model of Curtsdotter et al., 2019 is to simulate aphid population dynamics under the pressures of predation and temperature effects. The simulation process uses a calibration performed simultaneously using the minimization function *fmincon* and the ODE solver *ode23s* from MATLAB (R2021a). The calibration and simulation process of the original model is summarized in Figure ; it includes four nested functions, the outputs of which are the calibrated allometric normalization constants ( $a_0, R_{opt}, \varphi, h_0, c_0$ ; see Eqs. S2–S4 for definitions), used to simulate the aphid population dynamics, and  $y_{0,est}$ , the estimated initial aphid population.

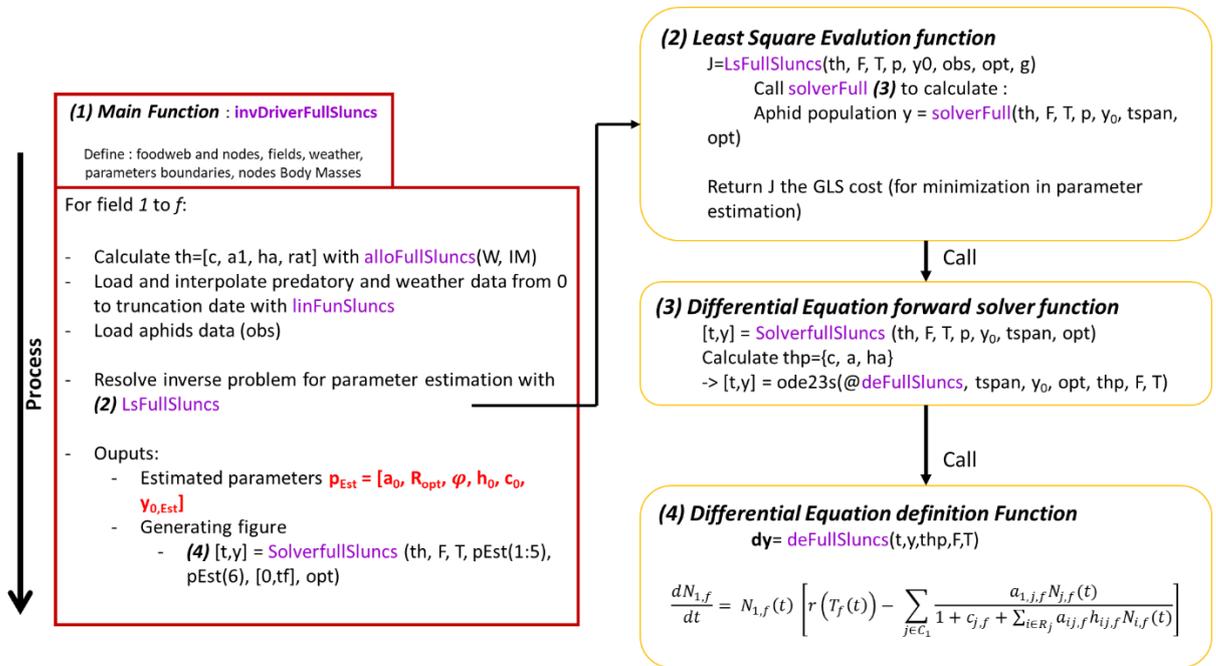


Figure III-S1: Calibration framework of the original mono-field model presented in Curtsdotter et al., 2019.

The original allometric food-web model describes aphid population densities  $N_{1,f}(t)$  [ind/m<sup>2</sup>] separately in each field  $f$ , as (Schneider et al., 2012):

$$\frac{dN_{1,f}}{dt} = N_{1,f}(t) \left[ r(T_f(t)) - \sum_{j \in C_1} \frac{a_{1,j,f} N_{j,f}(t)}{1 + c_{j,f} + \sum_{i \in R_j} a_{i,j,f} h_{i,j,f} N_{i,f}(t)} \right]. \quad (S1)$$

See section 2.1.3 of the main text for variable definitions and the parameterization of the allometric constants. The inverse problem method was used to estimate the values of the allometric constants  $a_{0,f}$ ,  $h_{0,f}$ ,  $c_{0,f}$ ,  $R_{\text{opt},f}$  and  $\varphi_f$  independently for each field from the empirical data (see Curtsdotter et al., 2019 for details).

## 6.2. Pitfall traps bias correction

For data from pitfall traps, the transformation from body part length to dry weight is slightly more complicated because captures are biased by the body mass of the insects captured. Indeed, allometric theories predict that larger species are more mobile than smaller ones, resulting in their increased capture rates (Spence & Niemelä, 1994). This capture bias can be corrected by assuming that local species abundances are negatively correlated with body masses (Arneberg & Andersen, 2003; White et al., 2007). It is then assumed that the abundance data  $\tilde{n}_i^j$  obtained at time  $t_j$  for species  $i$  must follow the following allometric relationship:

$$\tilde{n}_i^j = C \exp\left[-\frac{3}{4} (m_i - M)\right],$$

where  $m_i$  is the body mass of the species and  $M$  is the average body mass over all species. After using a linear logarithmic regression on all species  $i$  and over all survey dates, we obtain a fit to the data that does not follow the expected  $-\frac{3}{4}$  allometric rule:

$$\tilde{n}_i^j = C \exp[f (m_i - M) + \epsilon_i^j].$$

We then obtain an error,  $\epsilon_i^j$ , which is the observation error.  $C$  and  $f$  are constants obtained by regression on the data. Finally, we use the constant  $C$  and the errors  $\epsilon_i^j$  to obtain the unbiased abundances  $n_i^j$  that follow the expected  $-\frac{3}{4}$  allometric relationship:

$$n_i^j = C \exp\left[-\frac{3}{4} (m_i - M) + \epsilon_i^j\right].$$

### 6.3. Mean body mass calculations

Mean body masses for each node of the food web were calculated from the literature. We searched for body mass and/or length information for each taxa. In the first case, we used the data directly, without any further calculation. In the second case, we used Hódar's (1997) transformation formula between body part lengths (*i.e.* head width, pronotum or promosa width, Elytra length...) and individual dry weight. Then we multiplied the dry weights by 2.3 to obtain fresh weight values (Banks et al., 2017).

Table III-S5: Body masses and references used for mean body mass calculations.

	Family or Specie	Stage involved	Body part length to use	Body mass	Reference(s)
<b>Spider</b>	Linyphiidae	/	Pronotum or promosa width; Chelicera length	1.0 - 1.6	
	Lycosidae	/		4.8 - 16.5	
	other spiders	/		3.9 - 31.9	
<b>Lacewing</b>	Chrysoperla carnea	3rd Instar		4.75	El-Taeif et al., 2008
	Chrysoperla carnea	3rd Instar		13	Nedved et al., 2013
	Chrysoperla carnea	3rd Instar		8	Sattar et al., 2007
	Chrysoperla carnea	3rd Instar		9.3	Hameed et al., 2013
	Chrysoperla carnea	3rd Instar		3.5	Jokar and Zarabi, 2012
	Chrysoperla carnea	3rd Instar		3	Dutton et al., 2003
<b>Coccinellidae</b>	C. septempunctata	Adult		32.995	Barron and Wilson, 1998
<b>Opiliones</b>	Leiobunum townsendi	Adult		86	Lighton, 2002
	Leiobunum rotundum	Adult		25.3	Höfer et al., 2000
	Nemastoma lugubre	Adult		3.8	Höfer et al., 2000
<b>Staphylinidae</b>	P. fuscipes	Adult	Head width; Pronotum or promosa width;	5-6 mg	Bong et al., 2013
	Stenus	Adult	Elytra length	1.3 - 4.9 mg	Betz, 2002
<b>Syrphids</b>	E. balteatus	Larvae		80.8	Gilbert and Owen, 1990
	S. scripta	Larvae	Head width	42.45	Gilbert and Owen, 1990
	E. corollae	Larvae		80.46	Gilbert and Owen, 1990
<b>Chrysomelida e</b>	Oulema malenopus			3.29	Bezdek and Baselga, 2015
	Altise spp			0.15	Furth, 1979
	Criocère Lilioceris lili			15	
<b>Nitidulidae</b>	Meligethes aeneus	adult		0.2	Brose et al., 2005
				1.15	Hokkanen, 1993
				0.85 - 1	Lehrman et al., 2008
<b>Curculionidae</b>	S. granarius	Adult	Elytra length	2.88	Body length = 4 mm Elytra = 2/3 * body length

Because we had more details on carabids in the French data set, we determined body masses at the species scale using Hódar's (1997) formula to calculate body masses from head width. However, because we did not have data on head width for every species, we calculated a regression between body length and head width, and obtained  $y = 0.191x + 0.181$ , with  $y$  and  $x$  being head width and body length, respectively).

Table III-S6: Carabid species in ARENA French data set. We used body length and head width to calculate final body mass for each species.

Species	Body length	Food web node	Head Width	Calculated Head Width	Hodar BM (HW based)	Hodar BM (HW prevision)	Final body mass
<i>Abax parallelepipedus</i>	18.6	>13	3.91	3.74	161.37	137.93	161.37
<i>Agonum assimile</i>	8.5	5 - 9	/	1.81	/	10.37	10.37
<i>Agonum muelleri</i>	8.8	5 - 9	1.53	1.87	5.72	11.59	5.72
<i>Amara aenea</i>	7.5	5 - 9	1.5	1.62	5.33	6.96	5.33
<i>Amara aulica</i>	7	5 - 9	/	1.52	/	5.60	5.60
<i>Amara familiaris</i>	6.4	5 - 9	1.32	1.41	3.38	4.24	3.38
<i>Amara sp.</i>	7	5 - 9	/	1.52	/	5.60	5.60
<i>Anchomenus dorsalis</i>	6.8	5 - 9	1.32	1.48	3.38	5.12	3.38
<i>Anisodactylus binotatus</i>	11.1	10 - 13	2.26	2.31	22.92	24.63	22.92
<i>Anisodactylus signatus</i>	12.5	10 - 13	/	2.57	/	36.43	36.43
<i>Asaphidion flavipes</i>	4.12	< 5	1.13	0.97	1.94	1.13	1.94
<i>Asaphidion gr. flavipes</i>	4.12	< 5	1.13	0.97	1.94	1.13	1.94
<i>Asaphidion stierlini</i>	4	< 5	1.13	0.95	1.94	1.04	1.94
<i>Brachinus crepitans</i>	8.7	5 - 9	1.52	1.85	5.59	11.17	5.59
<i>Brachinus sclopeta</i>	5.98	5 - 9	1.25	1.33	2.78	3.44	2.78
<i>Carabus auratus</i>	24.1	>13	4.4	4.79	245.68	333.37	245.68
<i>Cicindela campestris</i>	12.5	10 - 13	/	2.57	/	36.43	36.43

<i>Demetrias atricapillus</i>	4.59	< 5	0.81	1.06	0.59	1.55	0.59
<i>Diachromus germanus</i>	8.9	5 - 9	1.83	1.89	10.81	12.02	10.81
<i>Harpalus affinis</i>	10.2	10 - 13	2.46	2.13	31.00	18.69	31.00
<i>Harpalus dimidiatus</i>	13.1	>13	2.94	2.69	58.48	42.55	58.48
<i>Harpalus distinguendus</i>	9.5	5 - 9	/	2.00	/	14.83	14.83
<i>Harpalus pygmaeus</i>	10	10 - 13	/	2.10	/	17.52	17.52
<i>Harpalus sp.</i>	10.9	10 - 13	/	2.27	/	23.21	23.21
<i>Loricera pilicornis</i>	7.4	5 - 9	1.61	1.60	6.85	6.68	6.85
<i>Nebria brevicollis</i>	11.5	10 - 13	2.58	2.38	36.73	27.67	36.73
<i>Nebria salina</i>	12.54	10 - 13	2.55	2.58	35.23	36.82	35.23
<i>Nebria sp.</i>	12	10 - 13	/	2.48	/	31.83	31.83
<i>Notiophilus biguttatus</i>	5	5 - 9	/	1.14	/	2.00	2.00
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	5.16	5 - 9	1.56	1.17	6.13	2.20	6.13
<i>Poecilus affinis</i>	12	10 - 13	/	2.48	/	31.83	31.83
<i>Poecilus cupreus</i>	12.1	10 - 13	2.39	2.50	27.98	32.72	27.98
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	13.8	>13	3.25	2.82	83.56	50.59	83.56
<i>Pterostichus melanarius</i>	16	>13	3.34	3.24	92.09	82.99	92.09
<i>Stenolophus teutonius</i>	6.6	5 - 9	/	1.44	/	4.66	4.66

<b><i>Syntomus obscuroguttatus</i></b>	3.4	< 5	0.73	0.83	0.41	0.66	0.41
<b><i>Trechus quadristriatus</i></b>	3.9	< 5	0.81	0.93	0.59	0.97	0.59

Table III-S7: Final mean body masses used as inputs for model simulations.

Family/groups	Mean body mass (mg)	
Aphid	0.32	
Chrysomelidae	6.5	Mean value
Curculionidae	2.88	
Nitidulidae	0.75	Mean value
Spiders	9.95	Mean value
Carabidae <5mm	1.238	Mean value
Carabidae 5-9 mm	6.203	Mean value
Carabidae 10-13mm	30.102	Mean value
Carabidae >13mm	128.236	Mean value
Lacewings (larvae)	3.5	
Coccinellidae	32.95	
Opiliones	38.266	Mean value
Staphylinidae	5	
Syrphidae (larvae)	27.8	

## 6.4. Designing the food web matrix

		Consumer										
		Aphid	Chrysomelidae	Curculionidae	Nitidulidae	Spiders	Carabidae	Lacewings (larvae)	Coccinellidae	Opiiones	Staphylinidae	Syrphidae (larvae)
Resource	Aphid	0	0	0	0	f	1	1	b	1	1	a
	Chrysomelidae	0	0	0	0	1	1	1	1	*	*	*
	Curculionidae	0	0	0	0	1	1	*	*	0	1	*
	Nitidulidae	0	0	0	0	1	1	*	*	*	n	*
	Spiders	0	0	0	0	f	e	h	0	1	*	1
	Carabidae	0	0	0	0	g	k	*	1	1	*	*
	Lacewings (larvae)	0	0	0	0	h	h	l	c,d	*	*	a
	Coccinellidae	0	0	0	0	i	1	c	b,i	b	*	a
	Opiiones	0	0	0	0	j	*	*	*	m	*	*
	Staphylinidae	0	0	0	0	*	*	*	*	1	n	*
	Syrphidae (larvae)	0	0	0	0	*	*	1	d	*	*	a, o

Figure III-S2: Construction of the food web matrix from the literature (a, Hindayana et al., 2001; b, Smith & Gardiner, 2013; c, Michaud & Grant, 2003; d, Ingels & de Clercq, 2011; e, Davey et al., 2013; f, Michalko et al., 2021; g, Sheppard et al., 2005; h, Dinter, 1998; i, Yasuda & Kimura, 2001; j, Cook et al., 2013; k, Currie & Spence, 1996; l, Duelli, 1981; m, Powell et al., 2021; n, Miller & Williams, 1983; o, Belliure & Michaud, 2001). \* indicates that no information were found in the literature.

## 6.5. Statistical results

Table III-S8: Statistical results for field-specific calibrations to all 54 French fields.

FIELD	ORIGINAL MODEL				REVISED MODEL			
	$R^2$	RMSE	NRMS	Bias	$R^2$	RMSE	NRMS	Bias
			E			E		
AR3-01-01	-1,31	70,15	0,50	23,15	0,59	29,47	0,21	-1,54
AR3-02-01	0,94	12,61	0,09	2,05	0,81	22,35	0,17	-4,93
AR4-03-01	0,75	15,52	0,30	6,49	0,91	9,37	0,18	0,24
AR5-01-01	-0,83	281,81	1,47	-74,33	-0,09	217,56	1,14	131,15
AR5-02-01	0,93	98,64	0,28	-27,48	-0,44	461,32	1,31	256,40
AR6-01-01	0,10	329,75	0,42	212,13	-0,55	433,28	0,55	201,05
AR6-02-01	0,90	232,83	0,28	86,55	0,30	611,41	0,73	49,89
AR6-03-01	$-2 \cdot 10^{-6}$	$2 \cdot 10^5$	964,77	$-10^5$	-88,64	1489,19	5,83	-782,32
BF1-01-01	0,29	13,72	0,50	2,61	0,15	15,00	0,55	-2,04
BF1-03-01	-0,14	18,62	0,72	0,33	-0,25	19,46	0,75	3,83
BF1-04-01	-0,59	6,72	0,73	2,05	-0,52	6,57	0,72	1,82
BF1-06-01	0,37	13,10	0,60	-0,61	-1,08	23,81	1,10	8,09
BF1-07-01	-0,49	10,51	0,55	3,31	-0,13	9,15	0,48	5,82
BF1-10-01	-0,26	739,93	1,56	299,73	-0,04	673,10	1,42	197,73
BF1-11-01	-0,19	406,52	1,24	188,97	-0,29	423,34	1,29	187,90
BF1-13-01	-0,13	462,91	1,94	158,56	-0,05	447,79	1,88	137,35
BF1-14-01	0,28	26,19	0,63	9,08	0,26	26,46	0,64	7,87
BF1-15-01	-2,36	27,54	0,86	21,81	-1,00	21,24	0,66	11,80
CL1-01-01	0,05	356,04	1,07	116,87	0,47	267,04	0,80	27,72
CL1-02-01	0,35	291,76	0,88	82,08	0,38	285,10	0,86	97,42

<b>CL2-03-01</b>	0,87	36,09	0,17	5,33	0,84	40,33	0,19	9,07
<b>CL2-04-01</b>	0,16	46,67	0,83	-0,49	-0,05	52,23	0,93	-6,56
<b>CL2-07-01</b>	0,96	3,71	0,13	-1,70	0,92	5,37	0,20	2,77
<b>CL2-08-01</b>	0,31	13,75	0,46	5,81	0,38	13,04	0,43	5,32
<b>CL2-09-01</b>	0,07	17,18	0,57	8,64	0,07	17,17	0,57	9,05
<b>CL2-10-01</b>	-0,07	25,77	0,38	8,23	0,03	24,61	0,36	6,61
<b>CL2-13-01</b>	-0,39	265,06	1,18	124,82	0,29	189,25	0,84	3,13
<b>CL3-01-01</b>	-0,10	504,34	1,19	175,19	-0,75	637,46	1,51	386,94
<b>CL3-02-01</b>	0,52	405,21	0,78	-29,05	-0,78	781,85	1,50	489,50
<b>CL4-01-01</b>	0,85	47,14	0,36	30,29	0,85	46,51	0,36	28,54
<b>HF1-01-01</b>	0,54	12,33	0,65	-0,09	0,52	12,69	0,67	0,86
<b>HF1-03-01</b>	0,52	355,69	0,55	89,70	0,52	357,81	0,56	35,58
<b>HF1-04-02</b>	-0,57	92,24	1,09	42,95	-0,42	87,64	1,03	31,77
<b>HF1-05-01</b>	0,93	36,76	0,43	-19,59	-0,37	162,34	1,91	75,64
<b>HF1-07-01</b>	0,22	291,82	0,75	161,82	0,38	259,71	0,66	123,38
<b>HF3-01-02</b>	0,93	50,84	0,31	-28,55	0,88	65,01	0,39	-11,75
<b>HF3-02-01</b>	0,74	19,17	0,55	-0,03	0,69	21,18	0,61	-3,09
<b>HF3-03-01</b>	0,70	7,02	0,50	-1,11	0,59	8,17	0,58	1,07
<b>HF3-04-01</b>	0,68	130,54	0,62	29,08	0,88	80,64	0,38	-0,68
<b>HF3-05-01</b>	0,66	188,38	0,64	57,86	1,00	18,03	0,06	-0,17
<b>HF3-06-01</b>	0,76	257,42	0,48	23,66	0,97	86,41	0,16	-27,97
<b>HF3-07-01</b>	0,97	43,20	0,24	14,55	0,99	20,85	0,12	8,32
<b>HF3-08-01</b>	0,95	47,02	0,32	22,51	0,99	21,41	0,14	-0,61
<b>IF1-02-02</b>	0,75	53,10	0,56	18,75	0,89	35,81	0,38	6,19
<b>IF1-02-03</b>	0,59	67,14	0,49	-37,06	0,86	39,60	0,29	-21,14
<b>PL14-01-01</b>	-0,44	21,82	0,73	9,73	-2,11	32,12	1,07	24,76

<b>PL14-02-01</b>	-2,36	218,76	0,98	144,55	0,65	70,68	0,32	27,57
<b>PL15-01-01</b>	-4,01	130,61	2,04	-57,48	-0,75	77,23	1,21	-27,02
<b>PL19-02-01</b>	-0,86	14,04	0,56	7,15	-2,87	20,29	0,81	5,70
<b>PL3-01-01</b>	0,12	25,00	0,86	3,07	-0,02	26,92	0,92	5,89
<b>PL3-08-01</b>	-0,36	7,15	0,72	2,56	-0,85	8,32	0,83	6,63
<b>PL4-04-01</b>	-0,70	170,37	1,08	117,47	-1,33	199,36	1,27	136,70
<b>PL5-03-01</b>	-0,09	24,79	0,89	0,06	-0,64	30,44	1,09	0,74
<b>PL6-03-01</b>	-0,69	157,97	1,08	7,72	-0,13	129,24	0,88	75,89

Table III-S9: Statistical results for multi-field calibrations by year, region, and considering all fields together.

FIELD	MULTI-FIELDS – YEAR				MULTI-FIELDS - REGION				MULTI-FIELDS – ALL FIELDS			
	R <sup>2</sup>	RMSE	NRMSE	Bias	R <sup>2</sup>	RMSE	NRMSE	Bias	R <sup>2</sup>	RMSE	NRMSE	Bias
<b>AR3-01-01</b>	0,52	32,16	0,23	-11,25	-11,97	166,36	1,18	-126,31	-0,77	61,51	0,44	41,01
<b>AR3-02-01</b>	-0,58	64,95	0,48	33,41	-0,48	62,83	0,47	-44,70	-4,78	124,34	0,92	95,42
<b>AR4-03-01</b>	-0,15	33,16	0,64	-21,94	-11,85	110,85	2,13	-75,28	-1,25	46,40	0,89	29,94
<b>AR5-01-01</b>	-0,41	247,56	1,29	122,41	-0,53	257,63	1,35	119,15	-0,35	241,89	1,26	143,54
<b>AR5-02-01</b>	-0,56	480,64	1,36	287,89	-0,52	474,20	1,35	269,58	-0,71	503,67	1,43	323,47
<b>AR6-01-01</b>	-1,78	579,78	0,74	458,05	-0,07	360,54	0,46	181,56	-2,91	687,98	0,87	556,48
<b>AR6-02-01</b>	0,15	673,76	0,80	91,61	0,02	726,19	0,86	76,09	-0,59	921,70	1,09	-146,60
<b>AR6-03-01</b>	-159,18	1990,72	7,79	-	-172,51	2071,90	8,11	-	-185,67	2149,03	8,41	-
				1241,55				1296,97				1338,82
<b>BF1-01-01</b>	-1,21	24,19	0,88	9,84	-2,07	28,51	1,04	-12,53	-0,74	21,48	0,78	9,55
<b>BF1-03-01</b>	-1,86	29,45	1,14	21,97	-1,68	28,51	1,10	19,95	-1,86	29,44	1,14	21,50

<b>BF1-04-01</b>	-2,37	9,80	1,07	7,65	-1,84	8,99	0,98	6,50	-2,36	9,79	1,07	7,50
<b>BF1-06-01</b>	-1,73	27,25	1,26	18,53	-1,70	27,09	1,25	20,34	-1,71	27,16	1,25	20,83
<b>BF1-07-01</b>	-4,11	19,44	1,02	15,77	-4,27	19,75	1,04	15,99	-4,27	19,75	1,04	15,99
<b>BF1-10-01</b>	-0,17	713,15	1,50	164,91	-0,52	813,20	1,71	472,49	-0,52	813,25	1,71	473,11
<b>BF1-11-01</b>	-0,39	439,15	1,34	259,90	-0,77	495,66	1,51	326,58	-0,77	495,66	1,51	326,67
<b>BF1-13-01</b>	-0,24	485,81	2,04	224,44	-0,30	497,03	2,09	237,51	-0,30	497,03	2,09	237,50
<b>BF1-14-01</b>	-20,80	143,79	3,49	-66,11	-1,76	51,14	1,24	40,19	-1,79	51,45	1,25	40,62
<b>BF1-15-01</b>	-10,08	50,05	1,56	-16,19	-4,51	35,27	1,10	31,00	-4,51	35,28	1,10	31,00
<b>CL1-01-01</b>	-0,79	490,13	1,48	306,16	-0,69	475,22	1,43	283,90	-0,79	489,92	1,48	302,20
<b>CL1-02-01</b>	-0,84	491,02	1,47	318,53	-0,80	486,10	1,46	309,50	-0,84	490,93	1,47	316,76
<b>CL2-03-01</b>	0,72	53,27	0,25	29,83	0,59	64,24	0,31	24,83	-0,61	127,57	0,61	102,57
<b>CL2-04-01</b>	-0,15	54,62	0,97	2,77	-0,58	63,98	1,14	21,50	-0,94	70,83	1,26	29,97
<b>CL2-07-01</b>	-0,64	24,62	0,90	17,65	-2,00	33,24	1,21	25,79	-2,03	33,40	1,21	26,15
<b>CL2-08-01</b>	-1,85	27,97	0,93	23,31	-3,25	34,18	1,14	28,75	-3,25	34,19	1,14	28,75
<b>CL2-09-01</b>	-2,20	31,83	1,06	25,94	-2,82	34,76	1,16	28,34	-2,82	34,76	1,16	28,33
<b>CL2-10-01</b>	-6,71	69,26	1,01	55,52	-6,85	69,88	1,02	56,19	-6,85	69,88	1,02	56,62
<b>CL2-13-01</b>	-0,20	246,24	1,10	133,38	-0,98	316,41	1,41	213,31	-0,98	316,41	1,41	212,82
<b>CL3-01-01</b>	-0,75	638,02	1,51	401,44	-0,76	640,06	1,52	413,22	-0,77	640,18	1,52	413,42
<b>CL3-02-01</b>	-0,79	782,53	1,50	471,86	-0,79	783,83	1,51	458,29	-0,79	784,00	1,51	457,30
<b>CL4-01-01</b>	-1,17	177,11	1,36	128,72	-1,17	177,05	1,36	128,64	-1,17	177,11	1,36	128,75
<b>HF1-01-01</b>	-0,70	23,80	1,25	15,03	-32,51	105,79	5,57	-62,10	-1,07	26,27	1,38	18,00
<b>HF1-03-01</b>	0,61	321,19	0,50	-15,72	-4,56	1212,87	1,88	-793,63	-3,56	1098,50	1,71	-664,36
<b>HF1-04-02</b>	-1,03	104,91	1,23	76,40	-0,59	92,68	1,09	34,97	-1,33	112,39	1,32	83,75

<b>HF1-05-01</b>	-0,38	162,52	1,91	81,89	-0,38	162,54	1,91	80,33	-0,38	162,54	1,91	83,75
<b>HF1-07-01</b>	0,67	189,17	0,48	78,14	-20,76	1539,04	3,94	-982,31	-1,40	511,43	1,31	387,49
<b>HF3-01-02</b>	-7,60	547,00	3,30	-388,58	-102,43	1896,54	11,44	-	0,73	96,32	0,58	-29,98
								1320,84				
<b>HF3-02-01</b>	0,33	30,95	0,88	13,38	-17,50	163,23	4,66	-82,04	-0,85	51,57	1,47	34,00
<b>HF3-03-01</b>	-0,79	17,00	1,20	11,46	-144,26	153,31	10,82	-78,41	-1,21	18,93	1,34	13,33
<b>HF3-04-01</b>	0,00	231,57	1,10	101,70	-1,82	389,02	1,84	-226,83	-0,83	313,28	1,48	206,86
<b>HF3-05-01</b>	0,25	280,42	0,96	-30,74	-0,45	389,52	1,33	-67,40	-0,82	436,78	1,49	292,77
<b>HF3-06-01</b>	-0,67	683,13	1,27	-493,46	-5,62	1359,16	2,53	-959,85	-1,03	752,51	1,40	524,41
<b>HF3-07-01</b>	0,02	231,76	1,31	112,74	0,87	85,41	0,48	22,29	-0,57	293,05	1,66	175,83
<b>HF3-08-01</b>	0,61	132,11	0,89	44,47	0,60	134,69	0,91	70,80	-0,49	259,37	1,74	148,12
<b>IF1-02-02</b>	-0,78	141,83	1,49	92,87	-0,80	142,50	1,50	93,80	-0,80	142,51	1,50	94,00
<b>IF1-02-03</b>	-2,26	188,58	1,36	-129,87	0,89	35,32	0,26	-18,98	-2,72	201,47	1,46	-137,57
<b>PL14-01-01</b>	-2,70	34,99	1,17	29,28	-2,70	35,02	1,17	29,34	-2,71	35,04	1,17	29,37
<b>PL14-02-01</b>	-1,51	189,21	0,85	156,23	0,73	62,33	0,28	20,43	-3,17	243,64	1,10	199,92
<b>PL15-01-01</b>	-3,29	120,89	1,89	-86,19	-15,48	236,88	3,70	-174,83	-1,42	90,74	1,42	-54,56
<b>PL19-02-01</b>	-27,30	54,83	2,19	-41,02	-10,54	35,01	1,40	-8,83	-5,41	26,10	1,04	22,48
<b>PL3-01-01</b>	-7,35	77,09	2,64	-40,61	-0,87	36,47	1,25	23,23	-1,16	39,21	1,34	27,29
<b>PL3-08-01</b>	-1,65	9,96	1,00	7,80	-2,05	10,70	1,07	8,31	-2,50	11,45	1,15	8,75
<b>PL4-04-01</b>	-1,33	199,56	1,27	140,04	-1,33	199,27	1,27	136,94	-1,34	199,61	1,27	139,14
<b>PL5-03-01</b>	-0,94	33,16	1,18	12,15	-1,79	39,71	1,42	-17,06	-1,19	35,22	1,26	22,92
<b>PL6-03-01</b>	-0,95	169,95	1,16	124,65	-0,02	123,04	0,84	56,94	-1,41	188,93	1,29	139,56

## 6.6. Comments on French datasets

We used the French ARENA dataset to assess whether the food web model developed by Curtsdotter et al. (2019) can be applied to a large set of fields to predict the natural regulation of aphids. However, this dataset was not purpose-built for such model exploration. Therefore, we first used visual observations and pitfall trap data to calculate insect abundances and temporal dynamics. In some cases, visual observations failed to capture the presence of flying predators such as hoverflies or lacewings, even though these taxa were found in yellow pans (i.e., data that could not be used), which can lead to underestimation of insects' presences, the diversity of the insect communities, and thus predation pressures. Then, most taxa were recorded at taxonomic levels above the species level; the exception was carabids, which were recorded at the species level, allowing the creation of four carabid nodes based on species body sizes. Accordingly, we approximated the mean body masses of aggregated nodes by searching for information on body masses of representative insect species. The explanatory power of an approach based on species traits (such as body masses) would decrease with the number of species with different traits that are aggregated into a single node of the food web (Curtsdotter et al., 2019).

We encountered a similar problem with the trophic interactions between insect taxa. Because we did not have full information about which arthropods predate which other arthropods at higher taxa, we searched the literature for empirical observations of predation. In this case, for every occurrence of predation between two nodes, we assumed that every species in the higher taxa node behaves the same. However, interaction forces (predation preferences) may strongly vary between species and interaction strengths may be quite nuanced (Roubinet et al., 2018) compared to the dichotomous yes/no predation matrix. Adding conditions to aphid consumption by more ground-dwelling generalist predators like carabids or rove beetles (Staphylinidae) could help nuance these interaction strengths. Defining aphid consumption as 'yes' in the predation matrix for such predators only if epigeal predators like coccinellids are also present might approach a more realistic representation of interactions in the model by highlighting the importance of positive interactions between predators.





---

# *Discussion générale*

---



Durant cette thèse, nous nous sommes intéressés aux dynamiques et interactions entre les populations de pucerons et de leurs ennemis naturels dans les parcelles agricoles. Considérer les dynamiques des déterminants abiotiques et biotiques agissant sur ces populations et leurs interactions, constitue une étape clé pour une meilleure compréhension du fonctionnement du service de contrôle biologique par conservation et, par conséquent, un pas de plus vers la prédiction de ces dynamiques. Grâce à la revue de la littérature, nous avons pu mettre en lumière les facteurs les plus étudiés dans les travaux sur les dynamiques (spatio-)temporelles des populations de pucerons avec ou sans les effets d'ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes) et la séparation assez marquée entre la communauté scientifique conduisant des études empiriques et celle développant des modèles. Après avoir établi explicitement le cahier des charges d'un modèle prédictif des régulations naturelles des pucerons qui répondrait aux attentes des conseillers agricoles et après avoir identifié un modèle candidat comme base de travail, mes travaux de modélisation ont cherché à développer et évaluer un modèle prédictif de la dynamique de pucerons dans des parcelles agricoles. Dans ce dernier chapitre de la thèse, nous discutons les principaux résultats issus des travaux présentés précédemment.

## 1. D'autres modèles à potentiel identifiés

Notre choix pour la modélisation s'est tourné vers le modèle présenté dans Curtsdotter et al. (2019), pour les raisons énoncées dans le chapitre II de cette thèse. Cependant, d'autres modèles, plus ou moins récents, auraient aussi pu servir de base à notre travail. Je présente ici synthétiquement quelques autres modèles d'interactions entre pucerons et ennemis naturels que j'ai identifiés durant ma thèse, ainsi que leurs atouts et limites.

### 1.1. GETLAUS01

Comme pour le modèle de Curtsdotter et al. (2019), le modèle GETLAUS01 (Gosselke et al., 2001) n'a pas été créé dans un but de prédiction mais pour décrire, a posteriori, la dynamique de population de pucerons des céréales dans les parcelles et les interactions dans la chaîne tritrophique blé d'hiver - pucerons - ennemis naturels. L'étendue temporelle du modèle correspond à des relevés de terrains durant 8 semaines, de fin mai à juillet (stades BBCH 49 à 87 du blé). Le modèle a été développé et validé sur des données récoltées en Allemagne.

Il s'agit d'un modèle discret et déterministe qui s'organise en 4 sous-modèles et 6 modules permettant de simuler à la fois la croissance de la plante hôte, les dynamiques de population

chez les trois espèces de pucerons les plus importantes sur les blés en Europe (*S. avenae*, *M. dirhodum*, *R. padi*) et chez leurs différents groupes d'ennemis naturels (coccinelles, chrysopes, carabes, staphylins, araignées, parasitoïdes et champignons entomopathogènes). Tous les modèles et sous modules ont un temps d'incrémentation de 1 jours, mais la majorité des processus sont calculés sur des pas de temps de 2 heures.

Tous les sous-modèles et modules nécessitent un large nombre de données d'entrées. Le sous modèle pour le blé a besoin des dates de 8 stades de croissance du blé (BBCH 49, 61, 69, 75, 77, 83, 85, 87) qui vont interagir avec les variables d'état des pucerons. Il contient une fonction pour calculer la perte de rendement en fonction de la croissance du blé et de la densité des pucerons. Le sous-modèle puceron comporte 5 processus biologiques : le développement, la reproduction, la collecte de ressource, l'immigration et la mortalité. Ce sous-modèle nécessite de renseigner en données d'entrée les sommes de températures, les précipitations, le stade du blé, les différents types d'immigration des pucerons (précoce ou tardif), les taux de parasitisme et de prédation et les densités initiales des populations des différentes espèces de pucerons présentes sur le blé, dont les taux de mortalité sont différents (plus faible pour *R. padi*), et dont les dégâts sont plus élevés pour *S. avenae*. Le sous-modèle du blé va influencer le taux de reproduction, le taux d'émigration, d'alimentation et de survie des pucerons. Le sous-modèle pour les coccinelles gère le développement des populations de coccinelles (de l'œuf au puppe) et la prédation exercée sur les pucerons en fonction de la température, qui a un impact sur l'appétit et l'activité du prédateur. Les syrphes ont également un sous-modèle dédié, décrivant leur dynamique de population en une succession de différents stades (œuf, larve, puppe), ainsi que les consommations de pucerons aux différents stades larvaires, dépendant de la température. Ces sous modèles nécessitent en données d'entrée les densités de pucerons (larves et adultes), les sommes de températures, les besoins en alimentations. D'autres prédateurs sont également représentés via des modèles plus simples appelés modules, on y retrouve les chrysopes, les carabes, les staphylins et les araignées. Deux modules sont également dédiés à la représentation du parasitisme (visible par les momies de pucerons) et des infections par les champignons entomopathogènes. Enfin, le modèle présente la possibilité d'inclure des informations sur l'utilisation de pesticides et la période d'arrivée des pucerons et ennemis naturels dans les parcelles (*i.e.* précoce, normale ou tardive).

Ce modèle a été validé plus tard par Klueken et al. (2009) avec des données indépendantes, également collectées en Allemagne, pays de développement du modèle. Le modèle prédit très bien ( $R^2 > 0.9$ ) les densités de pucerons, à l'exception des explosions de populations qu'il a

tendance à sous-estimer. Cependant, les résultats sont moins bons sur les données collectées dans des régions plus éloignées de la région de développement du modèle, supposant une « empreinte régionale » de ce dernier. Les régions où le modèle est le plus performant sont celles avec un climat continental et une structure du paysage peu complexe. Klueken et al. (2009) notent également que le fait de démarrer les simulations plus tôt dans l'année (17 mai contre 14 juin) a tendance à conduire à une surestimation de l'abondance des pucerons. Les simulations représentent bien les dynamiques des différentes espèces de pucerons, où aucune différence significative entre les données simulées et observées n'est constatée, que ce soit pour les adultes ou les larves. Au contraire, la simulation des ennemis naturels présente des différences considérables avec les densités de population observées. Si le modèle montre une telle différence entre ennemis naturels simulés et observés malgré une forte corrélation entre pucerons observés et simulés, cela souligne que l'effet des régulations naturelles est faible sur la dynamique générale de population de pucerons.

**Ainsi, le modèle GETLAUS01 aurait pu être un candidat comme base de modélisation. Cependant, ses nombreux sous-modèles ont besoin d'un très grand nombre de paramètres pour les différents groupes d'arthropodes présents dans le réseau trophique, et ne valide donc pas notre objectif de parcimonie.** En plus, notre réseau trophique peu précis sur les espèces de pucerons et les stades des différents arthropodes ne permettait pas l'utilisation de ce modèle. En effet, GETLAUS01 décrit des interactions spécifiques dépendantes des stades des différents prédateurs, or nous n'avons pas ce niveau de précision dans l'ensemble des données du Casdar ARENA. Aussi, **la précision de GETLAUS01 tend à décroître sur les données issues de régions allemandes présentant un climat et une organisation du paysage différents de ceux utilisés pour le calibrer.** On peut cependant noter que, bien qu'imparfait en termes de résultats, ce modèle a la particularité de vouloir prédire les dynamiques de populations d'ennemis naturels et pourrait inspirer des travaux futurs.

## 1.2. RHAPSODY

Le modèle RHAPSODY, développé par Thierry et al. (2021), est un modèle de type automate cellulaire, spatialement explicite, au pas de temps journalier, représentant les dynamiques spatio-temporelles du puceron *R. padi* sous l'effet des caractéristiques du paysage. L'objectif de développement de ce modèle était de mieux comprendre quels étaient les facteurs

climatiques et agronomiques influençant les densités de pucerons au fil de l'année, et d'identifier les leviers pour un contrôle biologique par les ennemis naturels des pucerons à l'échelle du paysage.

Le modèle simule les dynamiques de population de *R. padi* tout au long de l'année, à un pas de temps journalier, sous l'effet de la qualité de la plante (phénologie) et de la disponibilité des habitats (rotations et assolements des cultures dans le paysage) dans le paysage. Dans ce modèle, les pucerons se déplacent dans la mosaïque annuelle de cultures, modélisée grâce au modèle ATLAS (Thierry et al., 2017), entre ses différentes plantes hôtes (maïs, sorgho, blé et repousses de blé). La grille de l'automate cellulaire discrétise le paysage en cellules de 30 m x 30 m. L'originalité de l'approche de modélisation est la prise en compte de la qualité de l'habitat qui va se traduire dans le modèle par différents taux de reproduction des pucerons, ainsi que par une capacité de charge du milieu variable selon l'espèce d'hôte et le stade de la culture.

Concernant la dynamique spatio-temporelle des populations de pucerons en elle-même, elle est représentée via différents sous-modèles représentant les différents processus du cycle de vie du puceron (changement de stade, reproduction, mortalité, dispersion dans le paysage). Chaque cellule possédant des pucerons se voit attribuer une population totale de pucerons, qui est ensuite subdivisée en nombre de larves et d'adultes aptères et ailés prêts à se disperser. La simulation des densités de pucerons se fait à 3 échelles : la cellule, la parcelle et le paysage. Afin de simuler l'effet de la prédation et du parasitisme, le modèle inclut un taux de mortalité, qui intervient lorsque la température dépasse 10 °C pendant 5 jours de suite.

Le modèle a été calibré et validé sur des données observées en France. Il est, dans l'état, utilisable pour l'exploration de scénarios climatiques et de disponibilité de ressources pour les pucerons.

Le modèle RHAPSODY est un bon exemple de modèle représentant les dynamiques spatio-temporelles de pucerons dans le paysage. **Néanmoins, utiliser un taux de mortalité dû aux auxiliaires de culture fixe est une approche très simplifiée des interactions dynamiques réelles entre les populations de pucerons et de leurs prédateurs et parasitoïdes. Ces interactions sont, comme nous avons pu le voir au travers de la revue de la littérature, majoritairement influencées par les dynamiques des populations d'ennemis naturels. L'influence des régulations naturelles est variable au cours du temps en fonction de la dynamique des différents arthropodes du réseau trophique dans les parcelles. Bien que le modèle soit prometteur pour simuler les dynamiques de population de puceron, son**

**approche « *bottom-up* » avec très peu de détail sur les interactions trophiques en fait un candidat trop éloigné de notre cahier des charges.**

### 1.3. *Tiko'n*

*Tiko'n*, développé par Malard et al. (2020), est une plateforme pour le développement, la calibration et la validation de modèles agroécologiques de dynamiques des populations d'insectes au sein d'un réseau trophique. Les auteurs partent du constat qu'il n'existe à ce jour pas d'outil permettant la modélisation de réseaux trophiques qui soit à la fois facile d'utilisation, générique (multi-réseaux) et interopérable. Cette plateforme de modélisation et simulation vise à faciliter la création de modèles et notamment de (1) permettre à l'utilisateur de spécifier les espèces en présence dans le réseau trophique ainsi que leurs interactions, (2) incorporer des incertitudes paramétriques et stochastiques, (3) calibrer et valider automatiquement les modèles ainsi formulés, (4) incorporer les dimensions de gestion de cultures et itinéraires techniques, (5) relier à des modèles externe de gestion de culture et de bases de données météorologique, (6) développer en open-source, avec une structure logicielle modulaire permettant l'ajout d'extensions sans avoir à modifier le code-source.

Le but de la plateforme est, selon les auteurs, d'aider et de standardiser le processus de modélisation, afin de pouvoir créer à terme une véritable communauté de modélisateurs autour des questions des régulations biologiques, et plus particulièrement des réseaux trophiques dans les agroécosystèmes, comme le proposent également (Donatelli et al., 2017), et comme je l'appelle de mes vœux également dans ma revue de littérature.

*Tiko'n* repose sur la mise à disposition lors de la création d'un modèle, d'un grand nombre d'équations issues de la littérature régissant les différents processus impliqués dans le modèle que l'on souhaite développer. Ainsi, on peut choisir l'équation représentant la prédation d'un prédateur  $j$  sur une proie  $i$ , et considérer cette relation comme générique dans le réseau ou bien spécifique pour un seul couple proie-prédateur. On peut également spécifier le stade de l'insecte impliqué dans l'interaction avec un autre insecte, ou encore les mouvements des insectes si on décide de modéliser plusieurs parcelles.

Les données climatiques sont obtenues grâce à un package Python permettant l'intégration de données ou de prédictions liées aux différents scénarios climatiques du GIEC entre 1980 et 2095. *Tiko'n* permet également la modélisation d'itinéraires techniques dans les parcelles

simulées, implémentées comme des règles de décisions qui appliquent des actions d'un agriculteur une fois que la simulation a rencontré les conditions nécessaires.

Enfin, une force de *Tiko'n* est la gestion de l'incertitude des paramètres qui est traitée comme un composant central des simulations. Les paramètres ne sont pas représentés comme des constantes, mais définis comme une distribution de valeurs probables. Les simulations permettent ainsi d'estimer l'incertitude sur les sorties plutôt que de représenter un « résultat unique » sur lequel peu d'information sont disponibles sur le niveau de confiance de la prédiction.

La force de la démarche de modélisation proposée par Malard et al. (2020) est de faciliter le développement de modèles de manière plus homogène et plus directe (en quelques lignes de codes seulement) et surtout reproductible. Les développeurs, même novices, peuvent ainsi tester rapidement des hypothèses écologiques alternatives en termes de contrôle biologique. Par exemple, dans leur cas d'étude, tester les effets de l'incertitude sur le stade du ravageur sur lequel les larves de parasitoïdes agissent.

*Tiko'n* permet la construction d'un modèle de réseau trophique complexe, comme celui que j'ai pu manipuler au cours de cette thèse. Grâce à la gestion de l'incertitude sur l'ensemble des paramètres utilisés, il est possible de calibrer le modèle en utilisant n'importe quelle variable et différents algorithmes de calibration déjà présents dans l'outil, ce qui permet une grande flexibilité pour les utilisateurs. Ainsi, ce type d'outil peut s'avérer prometteur si la communauté des modélisateurs décide de s'en emparer et de se l'approprier. *Tiko'n* intègre un grand nombre de relations possibles entre des prédateurs et des proies. Ainsi, il est possible d'y ajouter les relations allométriques et s'en servir pour construire un nouveau modèle dynamique de réseau trophique pour le comparer aux résultats obtenus avec celui développé durant cette thèse.

Bien que cette plateforme de modélisation semble offrir de nombreuses possibilités, **la faiblesse de cette dernière est son absence d'utilisation. En effet, depuis sa publication en 2020, aucun modèle issu de cette plateforme n'a pas été réutilisé dans de nouvelles publications, nous n'avons donc aucune de preuve de son efficacité que le cas d'utilisation présenté dans la publication.** A côté de cela, le modèle présenté dans **Curtsdotter et al. (2019) est un modèle qui étudie ma chaîne trophique d'intérêt, qui repose sur un modèle datant d'une dizaine d'années (Schneider et al., 2012) et qui a déjà été réutilisé sous plusieurs formes** (Jonsson et al., 2018; Laubmeier et al., 2018; Wootton et al., 2022). De plus,

le modèle s'est vu publié un article dédié par Stouffer (2019) **appelant à poursuivre le travail sur ce modèle, soulignant son potentiel**. Pour finir, dans la stratégie de la thèse, nous étions à la recherche d'une équipe de recherche pouvant m'apporter des connaissances en agroécologie lors de la conception de mon modèle. Le choix de l'équipe ayant publié l'article de Curtsdotter *et al.*, dirigée par Riccardo Bommarco, nous semblait être un choix évident. Ainsi, la plateforme *Tiko'n*, malgré son potentiel, présentait pour nous un risque trop grand et nous avons préféré nous orienter vers un modèle ayant fait ses preuves pour servir de base de travail.

#### 1.4. Comparaison entre les différents modèles

Les 2 modèles et la plateforme *Tiko'n* présentés précédemment, présentent des caractéristiques intéressantes par rapport au cahier des charges qui était énoncé dans le chapitre II, partie 2, de ce manuscrit. Il s'agit de modèles mécanistes, à l'instar de Curtsdotter *et al.* (2019). Ces modèles sont articulés en différents sous-modèles ou fonctions afin de représenter les différents processus inclus dans ces derniers alors que le modèle de Curtsdotter *et al.* (2019) est fait d'un seul bloc. Tout comme celui de Curtsdotter *et al.*, ils répondent tous au besoin de modéliser les dynamiques des pucerons sur un pas de temps journalier. Seul GETLAUS01 (Gosselke *et al.*, 2001) introduit des processus nécessitant des données météorologiques avec des pas de temps de 2h, ce qui peut devenir limitant quant à la quantité de données à fournir au modèle. Tous répondent également aux besoins énoncés de considérer l'étendue temporelle de la période critique de sensibilité de la culture, c'est-à-dire d'avril à fin juin. Le modèle RHAPSODY (Thierry *et al.*, 2021), permet en plus la simulation des dynamiques de population de puceron sur l'année complète, ce qui peut être utile pour l'étude d'autres problématiques liées aux pucerons comme les transmissions de virus à l'automne (Baaren *et al.*, 2010). Cette étendue temporelle annuelle va permettre comme voulu l'étude des dynamiques de pucerons lors de la période de sensibilité de la culture. RHAPSODY est le seul modèle spatialement explicite, il va donc au-delà de notre cahier des charges, sachant qu'il permet de simuler les densités de pucerons à l'échelle de la parcelle et du paysage. En termes d'échelle de représentation des populations d'insectes, le modèle de Curtsdotter *et al.* (2019) était le seul à ne pas distinguer les différents stades des espèces représentées dans les modèles (pucerons et ennemis naturels). Tous les autres distinguent ces stades, multipliant ainsi le nombre de paramètres et de données d'entrées nécessaires à leur fonctionnement. On peut remarquer que les trois modèles et la plateforme *Tiko'n* représentent la dynamique des pucerons comme une fonction du climat, notamment de la température, montrant ainsi le consensus de l'effet positif

de la température sur la croissance des populations d'arthropodes, souligné également dans notre revue de littérature.

Le modèle GETLAUS01 prend en compte le parasitisme, et RHAPSODY simule la capacité de charge des différents milieux dans lesquels le puceron peut vivre dans le paysage. Nous avons ajouté ces deux processus dans le modèle de Curtsdotter et al. (2019). GETLAUS intègre également une mortalité due aux champignons entomopathogènes, qui sont une autre source de contrôle biologique des pucerons (Plantegenest et al., 2001). Il prend également en compte les effets de l'application de pesticides dans la parcelle sur les insectes cibles et non-cibles et aussi un calcul de la perte de rendement en fonction du stade de croissance du blé et de la densité de ravageur. De même, les modèles développés avec la plateforme *Tiko'n* permettent l'intégration de différents effets d'itinéraires techniques sur les populations d'insectes. Ces deux fonctions ne sont pas intégrées dans le modèle de Curtsdotter et al., pourtant ils peuvent être d'une grande importance sur les dynamiques de population de pucerons et d'ennemis naturels (voir partie 3.3 de la discussion). Dans le cas de notre utilisation des données ARENA, les parcelles sélectionnées ne présentaient pas d'utilisation de pesticides.

Le facteur principal qui nous a guidé vers le choix du modèle présenté dans Curtsdotter et al. (2019) comme base de travail est l'utilisation de la théorie allométrique permettant d'étudier les dynamiques d'interactions au sein d'un réseau trophique tout en réduisant fortement le nombre de paramètres à renseigner.

## 2. Les besoins en termes de modélisation

### 2.1. Les dynamiques d'interactions

Les ravageurs, ici les pucerons, sont généralement des organismes largement étudiés et cela depuis de nombreuses décennies. Que ce soient les connaissances quant à leur cycle de vie ou les différents facteurs influençant la croissance de leurs populations, de nombreuses études en laboratoire, en plein champ ou par modélisation ont permis d'asseoir ces connaissances (Duffy et al., 2017; Newman, 2004; Paulson et al., 2009; Plantegenest et al., 2001). En complément de ces études, les connaissances sur les ennemis naturels sont souvent déterminées via l'étude d'une chaîne tritrophique plante-herbivore-prédateur spécifique, mettant la dynamique de ce dernier directement en rapport avec sa ressource, le ravageur. Dans le chapitre I de ce manuscrit, je montre que, selon mes critères de recherche, il n'y a pas d'études se

concentrant uniquement sur la dynamique de population d'ennemis naturels de pucerons (c.f. chapitre I Figure I-3).

De nombreuses études ont cherché à identifier les déterminants paysagers de l'abondance des ennemis naturels des ravageurs ou du CBC (Chaplin-Kramer & Kremen, 2012; Iuliano & Gratton, 2020; Ratsimba et al., 2022; Veres et al., 2013). Même si des revues de littérature ou méta-analyses marquantes (Chaplin-Kramer et al., 2011; Rusch et al., 2016) ont permis de montrer le potentiel de la structure du paysage pour influencer les ennemis naturels et le CBC, d'autres ont également montré que ces relations sont fortement dépendantes du contexte (Karp et al., 2018; Ratsimba et al., 2022). La possibilité de modéliser de telles relations reste donc questionnée. Ainsi, des publications récentes présentant des modèles visant à représenter l'effet du paysage sur les ennemis naturels ou le CBC présentent des résultats mitigés en matière de fiabilité des prédictions (Raderschall et al., 2022; Bonato et al., 2023; Garcia et al., 2023; Perennes et al., 2023).

Par ailleurs, ma revue de littérature a montré qu'une grande majorité des modèles se focalise sur une seule chaîne tritrophique. Représenter dans un modèle plusieurs chaînes tritrophiques et leurs interactions, c'est-à-dire représenter un réseau trophique, reste un front de modélisation. Le challenge est alors d'estimer le contrôle biologique du ravageur comme une propriété émergente des interactions trophiques et non-trophiques (Tixier et al., 2013; Wootton et al., 2021) au sein de ce réseau. Ces interactions peuvent être à l'origine de la variabilité du service de régulation, due à des processus tels que la prédation intraguilde ou la compétition pour les ressources (Duffy et al., 2007; Karp et al., 2018; Tschardtke et al., 2016). Il est donc important de renforcer nos connaissances sur ces interactions trophiques et non-trophiques, afin d'identifier leurs poids relatifs sur le CBC, et ainsi déterminer s'il est nécessaire d'en tenir compte et si oui comment les prendre en compte dans un modèle de prédiction de ce service écosystémique.

Dans le modèle de Curtsdotter et al. (2019) et sa nouvelle version développée dans cette thèse, le réseau trophique est représenté via une matrice « oui/non » décrivant si la prédation d'un taxon sur l'autre existe. Cette représentation ne permet pas de prendre en compte l'ensemble de la variabilité de la force des relations trophiques (Pawar et al., 2012). En effet, plusieurs facteurs en plus des rapports de taille, comme les méthodes de défenses des proies ou bien les méthodes de chasses peuvent faire varier la force de ces interactions (Binz et al., 2014; Kalinoski & DeLong, 2016; Schneider et al., 2012). Les facteurs environnementaux comme la

température jouent également un rôle très important sur l'activité des arthropodes prédateurs et parasitoïdes, pouvant réduire leur temps disponible pour la chasse ou leur mobilité en cas de température non idéale (Broom et al., 2021; Sentis et al., 2012).

En outre, la représentation d'un réseau trophique devrait, pour être fidèle, prendre en compte également les effets indirects comme la compétition entre prédateurs, la facilitation ou le caractère opportuniste de certains prédateurs, qui fournissent un service de prédation sous certaines conditions. Par exemple, certains prédateurs au sol profitent des chutes de pucerons qui fuient un prédateur sur la plante (Losey & Denno, 1998; Rocca & Messelink, 2017). Ces interactions peuvent être d'une grande importance sur la dynamique des agroécosystèmes (Cardinale et al., 2003; Kéfi et al., 2012). Certaines études montrent même que ces relations peuvent être plus importantes pour le système que les interactions trophiques, comme avec certaines symbioses protectrices entre organismes, entraînant une forte baisse des interactions trophiques proie/prédateur (Jaenike & Brekke, 2011; Kwiatkowski & Vorburger, 2012). D'autres études montrent que ces interactions non-trophiques peuvent avoir un effet supérieur aux interactions trophiques sur les populations des proies, par exemple en réduisant leurs chances de s'accoupler, ou du fait de l'investissement en énergie pour se défendre face aux prédateurs, ou bien encore avec l'augmentation de la vulnérabilité face à d'autres prédateurs (Kéfi et al., 2015; Peacor & Werner, 2004; Preisser et al., 2005; Werner & Peacor, 2003). Il est alors évident que, plus que définir le nombre d'espèces en présence dans le réseau, il serait nécessaire de définir les types d'interactions existants entre chaque nœud du réseau trophique si l'on souhaite prédire les services produits par l'agroécosystème en termes de régulation des ravageurs (Duffy et al., 2007; Poisot et al., 2013). Kéfi et al. (2012) ont proposé un cadre de travail pour incorporer différents types d'interactions non-trophiques dans des modèles de réseaux trophiques dynamiques, ce qui pourrait être pris en compte dans les modèles développés avec la plateforme de modélisation *Tiko'n* présentée précédemment. Cependant, il y a un manque de connaissances empiriques sur comment les diverses relations non trophiques vont prendre place au sein du réseau trophique et, il est, de ce fait, difficile de les modéliser. Il est possible d'étudier les interactions non trophiques via l'utilisation de méthodes d'analyses de séries temporelles de populations d'insectes et ainsi comprendre les conséquences de ces interactions sur les dynamiques des communautés (Kawatsu et al., 2021). Grâce à cette méthode *data-driven*, qui nécessite cependant un suivi à long terme de la communauté d'insectes, il serait possible d'identifier les interactions interspécifiques nécessaires aux dynamiques des populations (*ibid*).

## 2.2. Définition et représentation des réseaux trophiques

Déterminer les nœuds et les relations entre nœuds d'un réseau trophique n'est pas chose aisée. Les difficultés proviennent autant du fait de connaître les espèces en présence dans le réseau, que la définition des interactions entre ces dernières, qu'elles soient directes ou indirectes (Bohan et al., 2013). La difficulté de la collecte de données sur le terrain est souvent un frein à la définition précise de la communauté d'arthropodes présents sur la parcelle et dans le paysage proche autour de celle-ci. L'émergence et la démocratisation de nouvelles techniques d'échantillonnage et d'identification de la biodiversité et le traitement de larges bases de données offre de nouvelles perspectives pour la détermination des réseaux trophiques des agroécosystèmes.

### 2.2.1. *Eco-acoustique*

Le son est un outil de communication intra- et interspécifique pour de nombreux animaux. L'enregistrement des sons et leur analyse par apprentissage automatique (*machine-learning*) et/ou travail d'experts, peut permettre de déceler rapidement l'effet de perturbations, qu'elles soient anthropiques, biologiques ou climatiques, et ce, à l'échelle de l'espèce, de la population, de la communauté ou bien même du paysage (Krause & Farina, 2016). Les schémas acoustiques découlent d'interactions complexes entre un animal, sa masse corporelle, son environnement et les différentes interactions biotiques et abiotiques que celui-ci peut avoir (Wallschläger, 1980). De fait, la communication sonore dépendra des conditions du milieu de l'individu (température, humidité, bruit ambiant...). L'éco-acoustique a déjà été utilisée pour évaluer la biodiversité, l'étude d'espèce d'intérêt (Bardeli et al., 2010), la distribution et la densité de population (Lucas et al., 2015) ou la dynamique de population (Risch et al., 2014). L'éco-acoustique présente l'avantage d'avoir une forte résolution spatiale et d'être non-destructive. Le biais spatio-temporel de l'observation est limité du fait d'une écoute continue, souvent depuis plusieurs points. Cette méthode s'applique aux insectes bruyants et n'est pas pertinente pour les silencieux. De part cette méthode, il est possible de caractériser la biodiversité de paysages hétérogènes. Enfin on peut noter que les dispositifs de capture sonore sont relativement bon marché et simples d'utilisation, ce qui peut également en faire un atout pour la collecte de données dans le cadre d'une recherche participative (Krause and Farina, 2016).

### 2.2.2. *Photographie et apprentissage automatique*

La méthode combinant la photographie et l'apprentissage automatique s'utilise de plus en plus dans un contexte d'identification taxonomique. Elle est d'autant plus puissante dans l'identification de familles d'insectes riches en espèces ou à morphologies variables (Fujisawa

et al., 2023). Grâce aux musées d'histoire naturelle, qui ont de plus en plus tendance à photographier leurs pièces de collection pour fournir des bases de données utilisables pour l'intelligence artificielle (IA), la méthode de reconnaissance automatique sur photographie est de plus en plus performante (Høye et al., 2021). Avec l'utilisation de capture de mouvement sur le terrain, l'IA peut traiter rapidement des jeux de photographies et identifier les espèces présentes sur les clichés. Certaines applications sont connues et utilisées aussi par le grand public, comme d'application mobile Pl@ntNet (Affouard et al., 2017). Elle permet l'identification et le géoréférencement de plantes photographiées, et fournit ainsi de larges bases de données nationales de plante. Il est possible grâce à l'identification des plantes et leurs géolocalisations, d'évaluer les chances de présence d'insectes. La difficulté de cette méthode provient alors de l'entraînement de ces IA, c'est-à-dire de la qualité et la diversité des photos (qualité de l'image, ombrage, arrière-plan, dispositif de capture...) qui vont influencer sur l'apprentissage. On retrouve aussi bien des photos d'insectes des collections de musées, relativement éclairées sur fond clair (Hansen et al., 2020) que des photos d'échantillons grossiers en laboratoire ou bien des sections d'images plus large prises *in situ* (Buschbacher et al., 2020). Bien qu'encore à ses prémices, cette méthode permettrait d'identifier de manière automatique les espèces en présence dans des quadrats installés dans les parcelles. Elle ne permet cependant pas encore d'évaluer les différentes interactions entre ces espèces.

### 2.2.3. ADN environnemental (ADNe)

Comme tous les organismes, les insectes laissent après leur passage des traces de fèces, d'urine, gamètes, salive ou bien encore des morceaux d'organismes morts en décomposition comme par exemple la mue d'un insecte. Toutes ces traces sont potentiellement porteuses de l'ADN de ces individus, que l'on regroupe sous le nom d'ADN environnemental (ADNe). La collecte et l'analyse de l'ADNe se sont rapidement développées et présentent un haut potentiel pour estimer de manière rapide, et précise la biodiversité au sein des agroécosystèmes (Barnes & Turner, 2016). Historiquement, il était possible de chercher la présence d'une seule espèce grâce à l'utilisation de PCR (*polymerase chain reaction*) amplifiant une seule séquence recherchée, mais avec le développement technologique et la réduction des coûts, il est devenu possible d'utiliser de nouvelles méthodes de séquençage d'ADNe afin d'estimer les communautés complètes d'insectes dans un échantillon (Johnson et al., 2021).

L'utilisation récente de ces méthodes par Thomsen & Sigsgaard (2019) et Johnson et al. (2023) ont pu démontrer qu'il était possible d'estimer les interactions plantes-insectes (pollinisation, herbivorie) et insectes-insectes (prédation, parasitisme) grâce à l'échantillonnage

de fleurs où les insectes ont pu passer. Cette dernière étude a également démontré la puissance de la méthode ADNe par rapport à des méthodes plus traditionnelles, telle que la capture d'images, avec une reconnaissance d'espèces passées sur les fleurs nettement supérieure pour la première (55 contre 21, respectivement). Des études en milieux marins ont pu démontrer qu'il était possible de retracer les interactions trophiques entre proies et prédateurs (Djurhuus et al., 2020), indiquant le potentiel de cette méthode pour décrire avec une grande fidélité les réseaux trophiques dans les agroécosystèmes.

Cependant, on peut noter que seulement environ 40% des taxons identifiés au sein de la biodiversité française sont présents dans la plus large base de données de séquences ADN mondiale (BOLD, Barcode of Life Datasystems, Ratnasingham & Hebert, 2007).

#### *2.2.4. Potentiels de ces nouvelles méthodes*

Les trois méthodes citées ci-avant dépendent de la disponibilité de données de référence fiables sur lesquelles les méthodes d'apprentissage et de reconnaissances automatiques sont entraînées. Du fait du besoin massif en données d'entraînement, il est donc nécessaire de mener dans les prochaines années des travaux permettant de développer des bases de données de références (sonothèque, photothèque, génothèque) de bonne qualité et interopérable (Vanpeene & Bouget, 2022). Ces nouvelles méthodes nécessitent l'appui d'experts taxonomistes pour valider les données d'apprentissages des IAs.

En revanche, on doit aussi questionner les coûts environnementaux de ces nouvelles méthodes et donc leur compatibilité avec la nécessité de réduire nos émissions de GES et l'utilisation de matières. L'empreinte carbone de ces méthodes, incluant l'énergie nécessaire au fonctionnement des datacenters et les matériaux nécessaires pour produire les composants électroniques (métaux, terres rares...) des appareils utilisés n'est pas réellement compatible avec le besoin nécessaire de réduire drastiquement nos émissions de gaz à effet de serre et notre consommation d'énergie (Vanpeene & Bouget, 2022).

Ces nouvelles méthodes d'évaluation de la biodiversité, si on ne les considère que pour ce qu'elles pourraient apporter en termes de connaissances des milieux étudiés, seraient un atout majeur à la définition des communautés d'insectes dans les agroécosystèmes. Cependant, si l'éco-acoustique permet l'identification de densité d'insectes (non silencieux), pour le moment, seule la méthode de séquençage de masse d'ADNe permet l'identification de relations trophiques entre insectes. Les méthodes d'imageries pourraient se concentrer sur le développement d'une évaluation des relations trophiques sur base d'images de terrain, encore

faut-il placer et maintenir des grandes quantités de capteurs à des endroits stratégiques (nombreuses difficultés techniques). Des premières recherches ont pu montrer l'utilité des réseaux sociaux, en tant que recherche participative, dans la collecte de telles informations. Ces derniers ont permis d'identifier plus d'interactions trophiques entre des serpents et leurs proies en 4 ans de prises vidéos qu'en plus de 100 ans de recherche et de surpasser d'autres programmes de recherches participatives classiques (Maritz & Maritz, 2020). Si ces méthodes permettent d'établir les relations au sein d'un réseau trophique, elles ne semblent pas adaptées pour estimer les abondances des populations d'insectes en présence. Il s'agirait donc de méthodes à utiliser en parallèle de la collecte d'arthropodes sur le terrain afin de pouvoir établir, pour un modèle comme celui de Curtsdotter et al. (2019) utilisé ici, les relations de prédation possibles au sein d'un large réseau trophique.

### 2.3. Compromis entre réalisme et généralité des modèles

Toute représentation précise du milieu et des interactions biologiques entre espèces spécifiques que l'on souhaite modéliser entraîne généralement une perte de généralité (Levins 1966). Modéliser précisément les interactions trophiques en un lieu et pour une chaîne tritrophique demande énormément de connaissances sur ces derniers mais peut permettre de développer un modèle réaliste. Cependant, ce modèle risque de ne plus être fiable dans un autre contexte d'application (comme l'exemple de GETLAUS01, cité précédemment, qui est plus robuste sur les terrains à climat continental et dans des paysages peu complexes).

Actuellement, il n'existe pas de modèle pouvant prédire le CBC dans une large gamme de situations et pour différent(e)s chaînes/réseaux trophiques. Pour essayer de dépasser ce problème, Alexandridis et al. (2022), propose une approche par archétypes de chaînes trophiques. Les archétypes sont utilisés dans de nombreux domaines de sciences pour identifier les schémas récurrents parmi les relations de cause à effet, valables dans de nombreux cas de figure. Analyser des archétypes permet d'éviter le piège de la généralisation excessive en identifiant des schémas qui réapparaissent régulièrement mais qui ne sont pas pour autant universels, et qui vont s'appliquer à des sous-ensembles de cas bien définis (Eisenack et al., 2019). Ainsi, l'identification de schémas récurrents de développement d'arthropodes et d'interactions entre espèces permettraient de définir des archétypes de chaînes trophiques. L'utilisation d'archétypes, comme représentations spécifiques au contexte local de mécanismes généraux qui sous-tendent le CBC, améliorerait notre compréhension des caractéristiques

essentielles du fonctionnement des agroécosystèmes (Alexandridis et al., 2022). Cette méthode rendrait possible une réelle réduction de la complexité des interactions entre organismes et un gain de généralité si les archétypes sont robustes aux variations de contextes géographiques, climatiques. En définissant un nombre raisonnable d'archétypes, il serait ainsi possible de trouver l'équilibre manquant entre généralité et réalisme du modèle. Dans un exemple d'utilisation d'archétypes, Alexandridis et al. (2022) démontre que différentes utilisations des sols provoquent des différences importantes sur la stratégie d'hivernation de ravageurs, en accord avec des observations recueillies dans de nombreux contextes.

Les approches de modélisation situées entre réalisme et généralité, comme nous avons souhaité le faire avec le développement de notre modèle, ne sont pour l'instant que très peu explorées, il pourrait pourtant s'agir d'un front de recherche productif dans les prochaines années (Alexandridis et al., 2021).

Alors que la plupart des réseaux trophiques sont définis à l'échelle de l'espèce ou de la famille, comme c'est le cas pour l'utilisation de notre modèle, il existe également des réseaux adaptés à des résolutions taxonomiques moins précises où le réseau n'est plus composé d'espèces mais de classes de tailles d'individus, utilisant donc les règles de l'allométrie et pouvant s'abstraire des connaissances en taxonomie (Woodward et al., 2010). Cette méthode, couplée à la méthode des archétypes, pourrait être une autre voie à explorer afin de représenter les réseaux d'interactions simplifiées (classes de taille au lieu de groupes taxonomiques) sans un grand besoin de données précises sur les individus en présence.

### 3. Quelles pistes d'amélioration pour mon modèle ?

#### 3.1. Dynamique de la qualité des plantes hôtes

Dans le modèle, nous nous intéressons uniquement à la dynamique des populations de pucerons en début de saison culturale, nous avons stoppé les simulations au stade BBCH 73 du blé, correspondant au début du stade graines laiteux et surtout à la perte d'intérêt du puceron pour la plante, n'étant plus assez riche en nutriments pour les pucerons. Cependant, il est possible d'envisager une manière différente de modéliser cette perte d'attrait pour la plante en faisant varier le taux de croissance intrinsèque de la population de pucerons, afin d'obtenir une décroissance à partir d'un certain stade phénologique de la plante (Kieckhefer & Gellner, 1988; Leather & Dixon, 1981; Thierry et al., 2021).

Afin de déterminer d'une manière automatisée et sur de larges territoires les stades phénologiques de la plante, il est possible d'utiliser des méthodes de télédétection appliquée à des images satellites journalières à haute résolution spatiale (ex. images Sentinel-2 de l'ESA). Par exemple, des études précédentes ont déjà prouvé qu'il était possible de prédire la distribution spatiale des pucerons en utilisant les valeurs de NDVI (Dutta et al., 2008; Luo et al., 2014). Le NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index* : indice normalisé de différence de végétation) représente un indicateur de l'activité chlorophyllienne de la végétation, allant de -1 à +1, où les valeurs supérieures à 0.7 décrivent une végétation chlorophyllienne. Ainsi, en connaissant les dynamiques de l'indice de NDVI pour différents types de cultures, il est possible de faire, pour chaque parcelle, des courbes types de dynamiques de l'indice NDVI, servant de proxy à la qualité de la plante. L'exemple NDVI montre que la disponibilité des données d'entrée sur les stades des cultures ne serait pas un facteur limitant. Cependant, il reste du travail à faire pour mieux connaître les effets des stades des cultures sur les taux de (dé-)croissance des pucerons.

### 3.2. Vers une sortie du focus parcellaire pour un lien avec l'écologie du paysage

Notre modèle vise à produire une prédiction du CBC des pucerons des céréales pour une parcelle donnée. La dynamique de population de pucerons est estimée via la prise en compte des différents effets de la température et des interactions de prédatons et de parasitisme dans cette parcelle. Considérer la parcelle non plus comme un élément spatialement isolé, mais comme un élément d'un paysage, plus ou moins étendu, peut conduire à vouloir intégrer dans le modèle d'autres effets. Ainsi, il peut être intéressant de simuler les mouvements des pucerons entre parcelles voisines (Parry, 2013) voire les flux de pucerons sur de plus longues distances. Les mouvements locaux des pucerons sont en partie liés à la qualité des plantes (Müller et al., 2001) alors que sur de longue distance ils sont avant tout liés aux mouvements des masses d'air (Parry, 2013). De nombreux modèles ont été développés, que ce soit pour simuler la distribution initiale de pucerons (Ciss et al., 2014; Fabre et al., 2005) ou la migration locale entre parcelles (Parry et al., 2006). Cependant, les effets de la structure du paysage sur les atterrissages de pucerons dans les parcelles est un front de recherche (Irwin et al., 2007). Des travaux sont en cours, notamment dans le cadre du PNRI « Vers des solutions opérationnelles contre la jaunisse de la betterave sucrière », où un modèle de ce type de mouvement est en cours de développement. Ce dernier vise à prédire les dates de début de vol, les durées de vol et les abondances cumulées de pucerons en vol en fonction du climat et des contextes paysagers (Gaelle Van Frank, communications personnelles).

Considérer la parcelle comme une entité du paysage peut aussi conduire à mobiliser les connaissances sur les effets de la structure du paysage sur l'abondance des ennemis naturels des pucerons. Ainsi, Jonsson et al. (2014), présentent un modèle mécaniste de contrôle biologique des pucerons des céréales dans les parcelles au sein d'un paysage, qui prend en compte l'influence de la composition du paysage sur l'abondance de différents groupes d'ennemis naturels selon leur mobilité, leur taux d'alimentation et leurs caractéristiques du cycle de vie. Dans ce modèle, les interactions entre la plante, les différents ravageurs et ennemis naturels vont permettre d'évaluer le service de contrôle biologique. Le cas d'étude présenté dans leur article se focalise sur le printemps, période critique de l'invasion des pucerons et de vulnérabilité des céréales tels que le blé ou l'orge. Martin et al. (2019) présentent au travers d'une première synthèse quantitative des connaissances empiriques les effets de la composition (part des cultures et « non cultures ») et configuration (densité de bordures) sur les insectes dans les parcelles et le potentiel de contrôle biologique. A l'aide de modèles statistiques de type linéaires à effets mixtes, ils analysent les effets des prédicteurs paysagers sur les abondances d'insectes et le niveau du service de régulation par grand type fonctionnel d'ennemis naturels. Rouabah et al. (2022) ont montré l'intérêt de méthodes de *machine-learning* (arbres de régressions et forêts aléatoires) pour prédire les abondances d'ennemis naturels en fonction d'indicateurs tels que la taille des parcelles, le type de sol ou encore la quantité de structures linéaires dans le paysage autour de la parcelle. Nonobstant, le fait que des modèles de prédictions des abondances de prédateurs ou parasitoïdes existent, il est beaucoup plus difficile d'estimer et de prédire leurs dynamiques, qui sont liées de manière complexe à celles de leurs proies (pucerons) et proies alternatives et aux différentes interactions non-trophiques, aux facteurs environnementaux (température, structure du paysage) (Chapitre I). Ainsi, la prédiction simultanée des dynamiques de plusieurs prédateurs et parasitoïdes au sein d'un paysage semble pour le moment être très peu explorée.

### 3.3. Intégration des itinéraires techniques

La prise en compte des effets des itinéraires techniques, réalisés dans la parcelle, mais aussi dans le paysage agricole autour de cette dernière, sur le CBC, est un facteur qui a été abordé plusieurs fois lors des enquêtes menées auprès des conseillers agricoles (partie 1.2, Chapitre II). De nombreuses études ont montré que les dates de semis, les régimes de fertilisation et d'application de pesticides ou encore le travail du sol pouvaient avoir des effets sur les dynamiques spatio-temporelles des populations des ravageurs (Aqueel & Leather, 2011; Rusch

et al., 2013; Vinatier et al., 2012) et des auxiliaires (Macfadyen & Muller, 2013; Tamburini et al., 2016; Tylianakis et al., 2006). Si l'on souhaite prédire les dynamiques de population des pucerons à l'échelle de la parcelle, il paraît donc important d'également considérer ces pratiques agricoles (Jonsson & Sigvald, 2016).

La diversité de la faune du sol tend à croître avec la baisse de l'intensité du travail du sol (Holland et al., 2004b; Kendall et al., 2003), même si l'effet dépend des caractéristiques de l'espèce étudiée (Baguette & Hance, 1997). On retrouve parmi les effets possibles sur les ennemis naturels réalisant leurs cycles de vie dans la parcelle : une mortalité directe, surtout chez les parasitoïdes, due à la destruction des pupes de certaines espèces dans le sol, ou bien l'émigration des insectes plus mobiles vers des habitats moins perturbés (Rusch et al., 2010). De plus, le travail du sol va réduire les populations de proies alternatives des prédateurs généralistes, comme les vers de terre (Chan, 2001), ce qui peut avoir un effet indirect négatif sur les populations de ces prédateurs. Chez certains prédateurs polyphages, il a même été démontré que la détérioration de l'habitat par le travail du sol avait un effet plus important sur la dynamique de ces arthropodes que la mortalité directe induite par ce dernier (Thorbeck & Bilde, 2004).

Les dates de semis des cultures sont connues également pour avoir un effet sur les dégâts infligés par les ravageurs au cours de la saison et la capacité de la plante à compenser ces dégâts. Par exemple, plus la date de semis va être tardive, plus la jeune plante pourra être vulnérable aux attaques de pucerons car ils seront probablement déjà localement présents et attirés par cette nouvelle ressource disponible. Cependant, la date de semis peut avoir des effets antagonistes selon les communautés de ravageurs concernés. Valantin-Morison et al. (2007) montrent qu'un semis précoce de colza d'hiver le rend résistant à une espèce de ravageur, mais le rend plus vulnérable à une autre. Ce type d'observation peut également se faire sur les blés étant donné que les trois espèces de pucerons présentes dans les parcelles du réseau ARENA et modélisées dans le chapitre III n'ont pas une arrivée synchrone dans les parcelles.

Le niveau de fertilisation des cultures a également un effet sur les communautés d'arthropodes présents dans la parcelle, du fait que les herbivores ont tendance à sélectionner leurs plantes hôtes en fonction de la quantité et la qualité de la ressource en nourriture (Hopkins & Ekbom, 1996). Ainsi, les plantes les plus fertilisées, en agriculture conventionnelle, auraient tendance à être plus appétentes pour les pucerons, produisant ainsi de nombreux dégâts, comparé à des plantes avec un niveau de fertilisation normal que l'on retrouve en agriculture

biologique (Scriber, 2015; Vinatier et al., 2012). Cette hypothèse est également supportée par la notion de capacité de charge du milieu : une plante, due à un niveau de fertilisation dit « optimal », va pouvoir porter sur elle une densité de pucerons beaucoup plus importante. Bianchi et al. (2007) observent une réduction de la population de pucerons dans des scénarios où les céréales sont moins fertilisées qu’habituellement.

Enfin, l’utilisation de pesticides va réduire à la fois la diversité de prédateurs et le service de contrôle biologique (Geiger et al., 2010). En plus d’augmenter la mortalité des prédateurs, il existe également des études montrant des changements de comportement des auxiliaires de culture, affectant notamment leurs capacités à chercher de la nourriture (Stapel et al., 2000). Cependant, la réponse à l’insecticide est dépendante des espèces et de leurs physiologies, ainsi certaines espèces vont tout de même pouvoir continuer à fournir des services de régulation. Cependant, on observe en Europe que les cultures sous traitement pesticides ont beaucoup plus de difficultés à maintenir un service de régulation des ravageurs (Östman et al., 2001).

Au cours de notre travail de revue, nous avons pu remarquer que l’intégration des effets des pratiques agricoles dans les modèles de dynamiques de population de pucerons est toujours rare. Seul l’effet de la fertilisation a été intégré dans deux modèles (Bianchi et al., 2007; Newman, 2005). Les effets des pratiques agricoles sont également rarement représentés pour des modèles d’autres chaînes trophiques (Ratsimba et al., 2021) avec quelques exceptions comme le modèle Mosaic-Pest, qui intègre les effets du labour sur les parasitoïdes des méligèthes du colza (Vinatier et al., 2012). Ainsi si les données de gestion agricole de la parcelle sont disponibles, il peut être important pour la simulation des dynamiques des pucerons et auxiliaires d’y ajouter leurs effets. Une forte chute des populations peut être due à une action particulière de l’agriculteur et non à des effets de prédation ou de parasitisme. Toutefois, même si les effets des pratiques sont ponctuellement connus sur les ravageurs et les auxiliaires, leurs effets vont également impacter les forces d’interactions au sein du réseau trophique. Par exemples, une intensification des pratiques culturales (utilisation de fertilisant minérale et d’insecticide chimique) peut réduire le taux de parasitisme (Gagic et al., 2012) ou bien une dégradation des habitats peut modifier la complexité des interactions du réseau trophique, réduisant les services de régulation fournis par les auxiliaires (Martin et al., 2019).

#### 4. Les limites intrinsèques de l’utilisation de l’allométrie

Nous avons utilisé dans notre modélisation l’hypothèse allométrique utilisant les rapports de masses corporelles entre prédateurs et proies pour déterminer l’intensité de la prédation.

Cette approximation a le mérite de simplifier grandement la paramétrisation du modèle en limitant le nombre de paramètres à estimer au seul nombre de cinq. Cependant, il faut nuancer le pouvoir prédictif de cette relation. Dans un premier temps, comme discuté ci-avant (section 2.1 de la discussion), l'allométrie ne permet pas de prendre en compte d'autres traits importants dans les interactions prédateur-proie comme les stratégies de chasse et de consommation des prédateurs, ou la qualité des proies (définie par leur contenu énergétique, leur digestibilité, les comportements de défense,...), ou bien les préférences d'habitats, qui peuvent varier entre les proies et les prédateurs (Kondoh, 2010; Lundgren & Fergen, 2014; Pawar et al., 2012; Preisser et al., 2005; Rusch et al., 2015; Wootton et al., 2022). Ensuite, le nombre des proies localement disponible peut aussi être un facteur important dans le choix des prédateurs. Ainsi, la stratégie optimale de recherche de nourriture (*optimal foraging*, Macarthur & Pianka, 1966) prédit non seulement que les prédateurs doivent se spécialiser sur une taille de proie optimale, mais également sur les proies les plus abondantes, en évitant des espèces trop rares. Enfin, il a été observé qu'il existe un seuil à partir duquel l'augmentation de la taille moyenne (et donc des masses corporelles) des prédateurs entraîne une baisse de la régulation biologique des pucerons, probablement due à des processus de prédation intragilde voir des perturbations comportementales des autres prédateurs (Rusch et al., 2015). Il existerait donc des ratios de masses corporelles optimales entre prédateurs et proies, qui vont définir les choix alimentaires des prédateurs dans le réseau trophique (Ostandie et al., 2021; Rusch, 2022). Les études de Jonsson et al. (2018) ont démontré que le pouvoir prédictif des rapports de masses corporelles sur les forces d'interactions entre prédateurs et proies a tendance à baisser au fur et à mesure de l'augmentation de la complexité du réseau trophique. Cette observation est liée à une augmentation des effets indirects dits « médiés par le comportement » et « médiés par la densité » entre espèces (*ibid*). L'effet indirect médié par la densité se produit quand les forces d'interactions au niveau de la population sont affectées par des changements de la densité des prédateurs, suite à une prédation intragilde par exemple. La prédation intragilde est bien incluse dans le modèle de Curtsdotter et al. (2019), lorsque celle-ci est induite par les rapports de masses corporelles entre prédateurs. L'effet indirect « médié par le comportement » comporte les changements de comportement induit par la présence d'une troisième espèce venant modifier la relation entre un prédateurs et sa proie. Ces effets peuvent inclure le fait d'éviter la prédation intragilde, l'interférence interspécifique entre les espèces de prédateurs (Preisser et al., 2007) ou encore des processus de facilitation (Cardinale et al., 2002; Soluk & Collins, 1988). Il est donc nécessaire d'identifier ces autres traits qui sont à prendre en compte en complément voire alternatives à celui du simple rapport de masses corporelles prédateur-

proie et qui peuvent avoir un impact direct ou indirect sur les forces d'interactions entre prédateur et proie et affecter les dynamiques d'abondance dans le réseau trophique (Jonsson et al., 2018).

Concernant les cinq constantes allométriques ( $a_0$ ,  $h_0$ ,  $c_0$ ,  $R_{opt}$  et  $\varphi$ ), des études montrent que souvent, l'hypothèse de constantes allométriques universelles pour le réseau trophique est trop simpliste (Curtsdotter et al., 2019; Jonsson, 2017; Schneider et al., 2012). Nos connaissances sur ces dernières ont encore besoin de progresser, c'est-à-dire que nous avons besoin de savoir comment leurs valeurs varient parmi les organismes et au travers des communautés (Jonsson et al., 2018). Les valeurs d'interférence entre différents groupes de prédateurs (notée  $c$  dans le modèle) et de taux d'attaque sur la proie (notée  $a$  dans le modèle) devraient, en toute logique, être plus grande pour les prédateurs mobiles que pour ceux qui réalisent des pièges pour la capture de leurs proies (Dell et al., 2014). Le rapport de masses corporelles optimal ( $R_{opt}$ ) peut varier entre les tailles d'individus et les groupes taxonomiques (Brose et al., 2008). Par exemple Wootton *et al.* (2022) démontrent avec un modèle similaire que  $R_{opt}$  est plus haut pour *C. septempunctata* (coccinelle) et *Bembidion* (carabe) que *O. majusculus* (hémiptère) et *Pardosa* (araignée) : les deux premières espèces ont tendance à attaquer plus fréquemment de plus petites proies. Il y a donc une forte incertitude concernant les variations possibles de cette « constante », et donc de savoir à quel moment il sera utile d'estimer les constantes allométriques par groupe taxonomique, ou au contraire, s'il est possible de réaliser une approximation de ces constantes allométriques à l'échelle de tout un réseau trophique.

Sur ce dernier point, revenir sur une méthode d'archétypes d'interactions, comme proposée par Alexandridis et al. (2022), pourrait être une voie de sortie pour déterminer les constantes allométriques. Des archétypes pourraient alors être définis par les méthodes de chasses du prédateur, les manières de consommer la proie, les moyens de défense de cette dernière. À chaque archétype correspondrait alors un espace beaucoup plus restreint pour paramétriser ces constantes. Cependant, définir ces archétypes et affecter chaque espèce dans un archétype demanderait de rassembler, voire produire des nouvelles connaissances sur les comportements et interactions mutuelles de l'ensemble des arthropodes.

## 5. Intégrer de nouveaux traits : lesquels, comment ?

L'occurrence et les forces d'interactions trophiques entre espèces sont déterminées par les traits des espèces et les conditions environnementales (Wootton et al., 2021). Comme nous

l'avons vu, les traits des prédateurs et des proies, telles que les masses corporelles vont alors induire un type et une force d'interaction trophique (Brose et al., 2006). Mais des facteurs environnementaux, comme la température, peut venir altérer ces relations trophiques : changement de mobilité du prédateur et/ou de la proie (Sentis et al., 2012), effet sur l'appétit du prédateur (Brown et al., 2004).

Les modèles trophiques allométriques vont prendre en compte l'effet des masses corporelles sur les différentes étapes des interactions trophiques, comme les taux de rencontre, les interférences entre prédateurs ou la durée de traitement des proies (Schneider et al., 2012) et c'est ce que nous utilisons dans le modèle mobilisé au cours de cette thèse. Cependant, les résultats de Curtsdotter et al. (2019) et les nôtres indiquent que les rapports de masses corporelles ne suffisent pas à expliquer l'ensemble des dynamiques observées sur le terrain, et comme je le remarquais dans la section précédente (partie 4 de la discussion), de nombreux autres traits peuvent venir altérer les relations prédateur-proie et donc influencer l'occurrence et la force d'interaction de prédation.

D'autres traits, comme l'utilisation de l'espace par les prédateurs ou bien les différentes méthodes de chasse, ont pu être utilisés à l'instar des rapports de masses corporelles pour paramétriser des interactions trophiques et construire des modèles de réponse fonctionnelle (Beardsell et al., 2021; Pawar et al., 2012).

En divisant les interactions trophiques en huit étapes et en proposant une nomenclature claire pour chaque étape composant l'interaction trophique entre prédateur et proie, Wootton et al. (2021) proposent un cadre de travail et un vocabulaire commun pour déterminer quelles étapes de l'interaction sont les plus importantes et comment elles sont affectées par les différents traits et les conditions environnementales. Ainsi, une interaction trophique peut être décrite par la succession des différentes étapes clés (appelées modules), que ce soit conceptuellement ou explicitement dans un modèle mathématique. Ces modules peuvent être paramétrisés explicitement par les traits qui ont un effet sur l'étape de l'interaction trophique donnée. De cette manière, cela permet d'inclure les traits qui ont des effets forts sur les interactions trophiques, mais qui ne sont pas incluses dans les modèles trophiques. Grâce à cette approche modulaire, il est également possible d'inclure dans le modèle les effets de multiples espèces de prédateurs et de proies, afin d'y intégrer les effets d'interférence, de facilitation ou les changements de proie par exemple. En faisant les bonnes suppositions sur quels facteurs environnementaux vont affecter quelles étapes de l'interaction trophique, il est possible de

paramétriser le modèle dynamique. En appliquant ce cadre de travail à différents types d'espèces et environnements, nous pourrions augmenter notre compréhension des interactions trophiques, et savoir quelles sont les étapes les plus importantes à considérer de manière générale dans les réseaux trophiques, et quelles étapes sont plus importantes pour certains types d'interactions. Cette méthode innovante présente clairement une ouverture à l'intégration de nouveaux traits dans l'étude et la modélisation de réseaux trophiques, en plus de pousser à une uniformisation des termes et des formalismes utilisés, ce qui est souvent un problème en agroécologie, comme j'ai pu le montrer dans ma revue de littérature. Plus ce cadre de travail sera utilisé, plus cela permettra d'augmenter le nombre de références auxquelles il sera possible de comparer une interaction, et plus la valeur de cette approche sera grande.

#### 6. Quel type de modèle pour quel type d'utilisateur ?

Comme montré dans le chapitre II, les conseillers agricoles ont besoins d'outils permettant de mieux connaître les dynamiques de population de pucerons et d'auxiliaires. Ils veulent savoir quelles sont les conditions environnementales, pratiques agricoles et les aménagements des territoires (dé-)favorables à la prolifération des pucerons, et des ennemis naturels et de prévoir le potentiel de régulation des pucerons.

À la suite de nos travaux sur le modèle de Curtsdotter et al. (2019) et la présentation d'autres modèles des dynamiques ou régulations des pucerons, il paraît clair qu'il est actuellement difficile de prédire ces dynamiques. Au mieux nous approchons la description des dynamiques observées sur le terrain. Comme le souligne Tixier et al. (2013), les agroécologues vont avoir besoin dans les années qui viennent de produire des modèles permettant de quantifier et prédire les services de régulations biologiques afin qu'ils puissent être intégrés dans la gestion des services écosystémiques fournis par les agroécosystèmes. Ces modèles prédictifs auront besoin d'être évalué avec des données de terrain afin d'évaluer leur fiabilité (réalisme), ce que nous avons fait dans le chapitre III, avec des résultats mitigés. Bien que nous puissions facilement imaginer le potentiel de tels modèles, basés sur des hypothèses, en l'état actuel des connaissances, il semble encore difficile de recommander leur utilisation dans la gestion des ravageurs. En effet, leur faible niveau de prédiction et/ou de généralité et, peut-être surtout, le besoin en données d'entrée qui reste élevé (description des réseaux trophiques, abondances de toutes les groupes d'auxiliaires), semble correspondre pour le moment à une application

largement plus destinée à la recherche en (agro)écologie, afin de comprendre le système étudié, qu'à une utilisation comme outil d'aide à la décision en situation de gestion.

En comparaison, l'utilisation de méthodes de modélisation par *machine learning* sont axées sur les données et ne reposent donc pas sur des hypothèses émises au préalable sur le système étudié (Rouabah et al., 2022). Le processus de construction des modèles de *machine learning* va automatiquement sélectionner les effets et interactions qui conduisent à des prédictions précises (Scowen et al., 2021). De plus, grâce à des méthodes de validations croisées, la méthode va directement évaluer ses performances prédictives sur des jeux de données indépendants et peut donc permettre d'améliorer notre compréhension et notre capacité de prédiction en lutte biologique.

Markovic et al. (2021) utilisent une méthode de *machine learning* basée sur un algorithme d'arbre de décision pour prédire l'arrivée d'un ravageur de la tomate avec une précision allant jusqu'à 86% de vrais positifs. Rouabah et al. (2022) arrivent à prédire relativement bien les abondances de pucerons, d'ennemis naturels et de parasitisme en utilisant des variables biologiques (abondances des groupes fonctionnels) et environnementales (description des parcelles, des itinéraires techniques et de la structure du paysage) via l'utilisation de arbres de régression et des forêts aléatoires. Les auteurs mentionnent que les arbres de régression semblent être un bon compromis du fait de leur capacité à être un meilleur prédicteur que les simples modèles linéaires et plus simple d'interprétation que les forêts aléatoires, à cause de leur caractère « boîte noire ». Ce type de modèle pourrait servir aussi bien à contrôler l'activité des insectes qu'à estimer l'efficacité des méthodes de contrôles utilisées dans les parcelles.

Plus généralement, les modèles mécanistes basés sur des hypothèses pourraient permettre, à terme, de prédire les dynamiques de populations des ravageurs et des auxiliaires, en connaissant et comprenant les processus impliqués, au contraire des modèles statistiques et statiques incluant le *machine learning*, qui sont davantage basés sur des relations empiriques plus ou moins soutenues par des hypothèse écologiques et pas forcément valables dans d'autres contextes en dehors du contexte où ils ont été développés. Pour le moment, il semble que les modèles de *machine learning* basés sur les données soient un outil plus simple à mettre en place et qui permet des prédictions relativement robustes des abondances d'insectes dans les parcelles et seraient donc une alternative plus réaliste pour la conception d'outils d'aide à la décision à court ou moyen terme.

## 7. Conclusion générale

Les pucerons des céréales à paille sont à l'origine d'importants dommages, directs et indirects via la transmission de virus. Il est donc important de pouvoir contrôler ses populations tout en répondant aux objectifs nationaux et européens de réduction de l'usage des produits phytosanitaires. Dans cette logique, le développement de stratégie de contrôle biologique par conservation vise à favoriser la régulation des pucerons par leurs ennemis naturels, présents dans le paysage. Cependant, l'impact du contrôle biologique exercé sur ces ravageurs par les auxiliaires dépend des dynamiques des populations de pucerons et des auxiliaires et de leurs interactions. Pour favoriser le CBC, il est donc nécessaire de connaître les déterminants de ces dynamiques d'interactions et, de les rendre accessibles et actionnables via, par exemple, le développement de modèles prédictifs des populations de pucerons. Les résultats de ma thèse visent à répondre à ce double objectif, synthétiser les connaissances sur les déterminants des dynamiques des populations de pucerons sous l'influence d'insectes prédateurs et parasitoïdes et tenter d'intégrer ces connaissances dans un modèle prédictif.

Notre revue systématique de la littérature a montré que la majorité des publications traitant de la dynamique de population des pucerons et de leurs ennemis naturels se concentre sur l'étude des dynamiques des abondances de pucerons et d'ennemis naturels, ainsi que sur le taux de croissance des populations de pucerons. Les déterminants de ces dynamiques les plus étudiés sont les abondances de pucerons et d'ennemis naturels, puis la température et les cultures associées. L'humidité relative semble être aussi un facteur prédictif très important. Les modèles intègrent les effets de prédation ou de parasitisme alors que leurs dynamiques ne sont que peu étudiées empiriquement. Les effets de la structure du paysage sur les ennemis naturels ne sont que peu étudiés dans les modèles. Nous encourageons les communautés d'expérimentateurs et de modélisateurs qui travaillent peu ensemble, à développer des travaux combinant les deux approches pour, à terme, développer des modèles plus réalistes et les utiliser pour aider à la conception d'expérimentations permettant de tester de nouvelles hypothèses identifiées via des simulations.

Les enquêtes réalisées auprès de conseillers agricoles démontrent un réel besoin d'outils de prédiction des dynamiques de populations de pucerons. Ces conseillers pointent du doigt l'importance des effets de la structure du paysage, du climat et des itinéraires techniques, faisant écho aux résultats de notre revue de littérature.

Pour tenter de commencer de répondre à ce besoin d'outil de prédiction, nous avons évalué la fiabilité et tenté d'adapter un modèle de réseau trophique simulant la dynamique des pucerons et leur régulation par une communauté d'auxiliaires. Nous avons ainsi cherché à augmenter son réalisme et sa généralité via l'ajout de nouvelles fonctions biologiques et sa calibration sur un important jeu de données françaises. Nos résultats de calibration et simulation montrent qu'il existe, à ce stade de développement du modèle, un antagonisme entre généralité et fiabilité du modèle. Nous envisageons alors différentes pistes d'amélioration du modèle pour réduire cet antagonisme tel que l'ajout de nouveaux traits fonctionnels et fonctions biologiques déterminant les interactions trophiques.

Nous pointons cependant que l'ajout de nouveaux traits ou fonctions pour améliorer les résultats de simulations peut conduire à un besoin grandissant de données pour calibrer ce modèle, et donc à des conditions d'applicabilité de plus en plus contraignante.

Considérant, le temps nécessaire pour acquérir de nouvelles connaissances pour fonder ces améliorations du modèle et la nécessité de répondre, à court terme, aux attentes des conseillers agricoles, nous envisageons une autre piste pour le développement d'outil d'aide à la décision : le développement de modèles basés sur les données (type *machine learning*).





---

# *Bibliographie*

---

- Affouard, A., Goeau, H., Bonnet, P., Lombardo, J. C., & Joly, A. (2017). Pl@ntnet app in the era of deep learning. *5th International Conference on Learning Representations, ICLR 2017 - Workshop Track Proceedings*, 1–6.
- Aghnoum, R., Nazeri, M., Moayedi, A. A., & Kouhestani, B. (2017). Effect of Sowing Date on Occurrence and Severity of Barley Yellow Dwarf Virus (Bydv) in Different Wheat Cultivars. *Scientific Papers. Series A. Agronomy, LX*, 191–196. Retrieved from <http://wheatpedigree.net>
- Aigelsperger, L., & Hauser, M. (2010). *Consumer Attitudes towards Vegetable Attributes : Potential Buyers of Pesticide-Free Vegetables in Accra and Kumasi , Ghana*. 228–245. <https://doi.org/10.1080/03670241003766055>
- Alexandridis, N., Marion, G., Chaplin-kramer, R., Dainese, M., Ekroos, J., Grab, H., ... Clough, Y. (2021). Models of natural pest control: Towards predictions across agricultural landscapes. *Biological Control*, 163(September), 104761. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104761>
- Alexandridis, N., Marion, G., Chaplin-Kramer, R., Dainese, M., Ekroos, J., Grab, H., ... Martin, E. A. (2022). Archetype models upscale understanding of natural pest control response to land-use change. *Ecological Applications*, 32(8), 1–15. <https://doi.org/10.1002/eap.2696>
- Alhmedi, A., Haubruge, E., & Francis, F. (2009). Effect of stinging nettle habitats on aphidophagous predators and parasitoids in wheat and green pea fields with special attention to the invader *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomological Science*, 12(4), 349–358. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2009.00342.x>
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J. P., ... Ouin, A. (2014). The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, 77, 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.06.006>
- Amini, B., Madadi, H., Desneux, N., & Lotfalizadeh, H. A. (2012). Impact of irrigation systems on seasonal occurrence of *Brevicoryne brassicae* and its parasitism by *diaeretiella rapae* on canola. *Journal of the Entomological Research Society*, 14(2), 15–26.
- Aqueel, M. A., & Leather, S. R. (2011). Effect of nitrogen fertilizer on the growth and survival of *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae) on different

- wheat cultivars. *Crop Protection*, 30(2), 216–221.  
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.09.013>
- Arneberg, P., & Andersen, J. (2003). The Energetic Equivalence Rule Rejected Because of a Potentially Common Sampling Error: Evidence from Carabid Beetles. *Oikos Journal*, 101(2), 367–375. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/3547988>
- Baaren, J. Van, Lann, C. Le, & Alphen, J. J. M. Van. (2010). Aphid Biodiversity under Environmental Change. *Aphid Biodiversity under Environmental Change*, (July).  
<https://doi.org/10.1007/978-90-481-8601-3>
- Baguette, M., & Hance, T. (1997). Carabid beetles and agricultural practices: Influence of soil ploughing. *Biol. Agric. Hortic.* 15, 185–190
- Bahlai, C. A., Weiss, R. M., & Hallett, R. H. (2013). A mechanistic model for a tritrophic interaction involving soybean aphid, Its host plants, And multiple natural enemies. *Ecological Modelling*, 254, 54–70. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.01.014>
- Banks, H. T., Banks, J. E., Bommarco, R., Curtsdotter, A., Jonsson, T., Laubmeier, A. N., & Carolina, N. (2016). Parameter Estimation for an Allometric Food Web Model. *CRSC Technical Report*, (CRSC-TR16-03).
- Banks, H. T., Banks, J. E., Bommarco, R., Curtsdotter, A., Jonsson, T., & Laubmeier, A. N. (2017). Parameter Estimation for an Allometric Food Web Model. *International Journal of Pure and Applied Mathematics*, 114(1), 143–160.  
<https://doi.org/10.12732/ijpam.v114i1.12>
- Barandiaran, X., & Moreno, A. (2006). On what makes certain dynamical systems cognitive: A minimally cognitive organization program. *Adaptive Behavior*, 14(2), 171–185.  
<https://doi.org/10.1177/105971230601400208>
- Bardeli, R., Wolff, D., Kurth, F., Koch, M., Tauchert, K. H., & Frommolt, K. H. (2010). Detecting bird sounds in a complex acoustic environment and application to bioacoustic monitoring. *Pattern Recognition Letters*, 31(12), 1524–1534.  
<https://doi.org/10.1016/j.patrec.2009.09.014>
- Barnes, M. A., & Turner, C. R. (2016). The ecology of environmental DNA and implications for conservation genetics. *Conservation Genetics*, 17(1), 1–17.  
<https://doi.org/10.1007/s10592-015-0775-4>
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J. M., Aizen, M. A., Dickie, I. A., & Bernard-Verdier,

- M. (2016). A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*, *30*(12), 1894–1903. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12666>
- Barron, A., & Wilson, K. (1998). Overwintering survival in the seven spot ladybird, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) (pp. 639–642). pp. 639–642.
- Beardsell, A., Gravel, D., Berteaux, D., Gauthier, G., Clermont, J., Careau, V., ... Bêty, J. (2021). Derivation of Predator Functional Responses Using a Mechanistic Approach in a Natural System. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*(March), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.630944>
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., ... Birch, A. N. E. (2017). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*, *97*, 145–158. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008>
- Bell, A., Zhang, W., & Nou, K. (2016). Pesticide use and cooperative management of natural enemy habitat in a framed field experiment. *Agricultural Systems*, *143*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2015.11.012>
- Belliure, B., & Michaud, J. P. (2001). Biology and Behavior of *Pseudodorus clavatus* (Diptera: Syrphidae), an Important Predator of Citrus Aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, *94*(1), 91–96. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0091:BABOPC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0091:BABOPC]2.0.CO;2)
- Berryman, A. A., & Kindlmann, P. (2022). Population systems. In *Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-323-85673-7.00013-7>
- Betz, O. (2002). Performance and adaptive value of tarsal morphology in rove beetles of the genus *Stenus* (Coleoptera, Staphylinidae). *Journal of Experimental Biology*, *205*(8), 1097–1113. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.8.1097>
- Bezděk, J., & Baselga, A. (2015). Revision of western Palaearctic species of the *Oulema melanopus* group, with description of two new species from Europe (Coleoptera: Chrysomelidae: Criocerinae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, *55*(1), 273–304.
- Bianchi, F. J. J. A., Honěk, A., & Van Der Werf, W. (2007). Changes in agricultural land use can explain population decline in a ladybeetle species in the Czech Republic: Evidence from a process-based spatially explicit model. *Landscape Ecology*, *22*(10), 1541–1554.

<https://doi.org/10.1007/s10980-007-9145-z>

- Bianchi, F. J. J. A., & Van der Werf, W. (2003). The Effect of the Area and Configuration of Hibernation Sites on the Control of Aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Agricultural Landscapes: A Simulation Study. *Environmental Entomology*, 32(6), 1290–1304. <https://doi.org/10.1603/0046-225x-32.6.1290>
- Bianchi, F. J. J. A., & Van Der Werf, W. (2003). The Effect of the Area and Configuration of Hibernation Sites on the Control of Aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Agricultural Landscapes: A Simulation Study. In *Thies and Tscharnkte* (Vol. 32). Marino and Landis.
- Bianchi, F. J. J. A., & Van Der Werf, W. (2004). Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecological Modelling*, 171(1–2), 177–193. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.08.003>
- Binz, H., Bucher, R., Entling, M. H., & Menzel, F. (2014). Knowing the risk: Crickets distinguish between spider predators of different size and commonness. *Ethology*, 120(1), 99–110. <https://doi.org/10.1111/eth.12183>
- Birkhofer, K., Gavish-Regev, E., Endlweber, K., Lubin, Y. D., Von Berg, K., Wise, D. H., & Scheu, S. (2008). Cursorial spiders retard initial aphid population growth at low densities in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research*, 98(3), 249–255. <https://doi.org/10.1017/S0007485308006019>
- Blackman, R.L., & Eastop, V.F. (2007) Taxonomic Issues. In: *Aphids as Crop Pests* (eds. H.F. van Emden & R. Harrington), pp. 1-29. CABI, Wallingford, UK. <http://dx.doi.org/10.1079/9780851998190.0001>
- Bohan, D. A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddon-Nezhad, A., Bluthgen, N., ... Macfadyen, S. (2013). Networking agroecology. integrating the diversity of agroecosystem interactions. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 49). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00001-9>
- Boit, A., Martinez, N. D., Williams, R. J., & Gaedke, U. (2012). Mechanistic theory and modelling of complex food-web dynamics in Lake Constance. *Ecology Letters*, 15(6), 594–602. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01777.x>
- Bommarco, R., Kleijn, D., & Potts, S. G. (2013). Ecological intensification: Harnessing

- ecosystem services for food security. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(4), 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.012>
- Bommarco, R., Wetterlind, S., & Sigvald, R. (2007). Cereal aphid populations in non-crop habitats show strong density dependence. *Journal of Applied Ecology*, 44(5), 1013–1022. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8901.2007.01332.x>
- Bonato, M., Martin, E. A., Cord, A. F., Seppelt, R., Beckmann, M., & Strauch, M. (2023). Applying generic landscape-scale models of natural pest control to real data: Associations between crops, pests and biocontrol agents make the difference. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 342(October 2022), 108215. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108215>
- Bong, L. J., Neoh, K. B., Jaal, Z., & Lee, C. Y. (2013). Influence of temperature on survival and water relations of *Paederus fuscipes* (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Medical Entomology*, 50(5), 1003–1013. <https://doi.org/10.1603/ME13058>
- Bonnefoy, N. (2012). *Rapport d'information, Sénat n°42, session ordinaire 2012-2013*. (1), 1–348.
- Bortolotto, O. C., De Oliveira Menezes Júnior, A., & Hoshino, A. T. (2015). Aphidophagous parasitoids can forage wheat crops before aphid infestation, Parana State, Brazil. *Journal of Insect Science*, 15(40), 1–4. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iev027>
- Brodeur, J.; Hajek, A.E.; Heimpel, G.E.; Sloggett, J.J.; Mackauer, M.; Pell, J.J.; Volkl, W. (2017) Predators, parasitoids and pathogens. In *Aphids as Crop Pests*, 2nd ed.; van Emden, H.F., Harrington, R., Eds.; CABI International: Wallingford, UK; pp. 1–36.
- Broom, C. J., South, J., & Weyl, O. L. F. (2021). Prey type and temperature influence functional responses of threatened endemic Cape Floristic Ecoregion fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 104(7), 797–810. <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01111-w>
- Brose, U., Ehnes, R. B., Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Berlow, E. L., & Scheu, S. (2008). Foraging theory predicts predator-prey energy fluxes. *Journal of Animal Ecology*, 77(5), 1072–1078. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01408.x>
- Brose, Ulrich. (2010). Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology*, 24(1), 28–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01618.x>
- Brose, Ulrich, Archambault, P., Barnes, A. D., Bersier, L. F., Boy, T., Canning-Clode, J., ...

- Iles, A. C. (2019). Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature Ecology and Evolution*, 3(6), 919–927. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0899-x>
- Brose, Ulrich, Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-richter, C., Bersier, L., ... Mary, Q. (2006). Consumer-Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology*, 87(10), 2411–2417.
- Brose, U., Cushing, L., Berlow, E. L., Jonsson, T., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., ... Martinez, N. D. (2005). Body size of consumers and their resources. *Ecology*, 86(June), 2545. <https://doi.org/10.1111/sifp.12091>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a Metabolic theory of Ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822963-7.00347-9>
- Brundtland, G. H. (1987). *Our Common Future. Report of the World Commission on Environment and Development.*
- Buck, L. E., Lassoie, J. P., & Fernandes, E. C. M. (1998). *Pest Management in Energy- and Labor-Intensive Agroforestry Systems.* <https://doi.org/10.1201/9781420049473.ch7>
- Buschbacher, K., Ahrens, D., Espeland, M., & Steinhage, V. (2020). Image-based species identification of wild bees using convolutional neural networks. *Ecological Informatics*, 55(May 2019), 101017. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.101017>
- Buzby, J. C., & Skees, J. R. (1994). Exposure to Pesticides on Food. *Charting the Costs of Food Safety.*
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardinale, B. J., Harvey, C. T., Gross, K., & Ives, A. R. (2003). Biodiversity and biocontrol: Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 6(9), 857–865. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>
- Cardinale, B. J., Palmer, M. A., & Collins, S. L. (2002). Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, 415(6870), 426–429. <https://doi.org/10.1038/415426a>

- Cardinale, B. J., Weis, J. J., Forbes, A. E., Tilmon, K. J., & Ives, A. R. (2006). Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: A study of reciprocal causality in a predator-prey system. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 497–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01070.x>
- Carton, N. (2014). Impacts d'un couvert pérenne de légumineuse sur la culture du blé tendre d'hiver et conduite du système (Mémoire de recherche, Master, Université de Lorraine).
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), 9–13. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chan, K. Y. (2001). An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity - Implications for functioning in soils. *Soil and Tillage Research*, 57(4), 179–191. [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(00\)00173-2](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(00)00173-2)
- Chaplin-Kramer, R., & Kremen, C. (2012). Pest control experiments show benefits of complexity at landscape and local scales. *Ecological Applications*, 22(7), 1936–1948. <https://doi.org/10.1890/11-1844.1>
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., & Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9), 922–932. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x>
- Chen, K., & Hopper, K. R. (1997). *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) Population Dynamics and Impact of Natural Enemies in the Montpellier Region of Southern France. *Environmental Entomology*, 26(4), 866–875. <https://doi.org/10.1093/ee/26.4.866>
- Ciss, M., Parisey, N., Moreau, F., Dedryver, C. A., & Pierre, J. S. (2014). A spatiotemporal model for predicting grain aphid population dynamics and optimizing insecticide sprays at the scale of continental France. *Environmental Science and Pollution Research*, 21(7), 4819–4827. <https://doi.org/10.1007/s11356-013-2245-1>
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D., & Tschardtke, T. (2005). Spider diversity in cereal fields: Comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*, 32(11), 2007–2014. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01367.x>
- Cohen, J. E., Jonsson, T., Müller, C. B., Godfray, H. C. J., & Van Savage, M. (2005). Body sizes of hosts and parasitoids in individual feeding relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(3), 684–689.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0408780102>

- Cook, D. R., Smith, A. T., Proud, D. N., Viquez, C., & Townsend, V. R. (2013). Defensive Responses of Neotropical Harvestmen (Arachnida, Opiliones) to Generalist Invertebrate Predators. *Caribbean Journal of Science*, 47(2–3), 325–334. <https://doi.org/10.18475/cjos.v47i3.a20>
- Costamagna, A. C., & Landis, D. A. (2006). Predators exert top-down control of soybean aphid across a gradient of agricultural management systems. *Ecological Applications*, 16(4), 1619–1628. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[1619:PETCOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[1619:PETCOS]2.0.CO;2)
- Costamagna, A. C., & Landis, D. A. (2011). Lack of strong refuges allows top-down control of soybean aphid by generalist natural enemies. *Biological Control*, 57(3), 184–192. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.006>
- Costamagna, A. C., Venables, W. N., & Schellhorn, N. A. (2015). Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. *Ecological Applications*, 25(4), 1114–1130. <https://doi.org/10.1890/14-1008.1>
- Cotes, B., González, M., Benítez, E., De Mas, E., Clemente-Orta, G., Campos, M., & Rodríguez, E. (2018). Spider communities and biological control in native habitats surrounding greenhouses. *Insects*, 9(1), 1–12. <https://doi.org/10.3390/insects9010033>
- Cranfield, J. A. L., & Magnusson, E. (2003). Canadian Consumer's Willingness-To-Pay For Pesticide Free Food Products: An Ordered Probit Analysis. *International Food and Agribusiness Management Review*, 6(4).
- Crookes, S., DeRoy, E. M., Dick, J. T. A., & MacIsaac, H. J. (2019). Comparative functional responses of introduced and native ladybird beetles track ecological impact through predation and competition. *Biological Invasions*, 21(2), 519–529. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1843-8>
- Cuddington, K., Fortin, M. J., Gerber, L. R., Hastings, A., Liebhold, A., O'connor, M., & Ray, C. (2013). Process-based models are required to manage ecological systems in a changing world. *Ecosphere*, 4(2), 1–12. <https://doi.org/10.1890/ES12-00178.1>
- Culliney, T. (2014). Crop losses to Arthropods. In: Pimentel, D., Peshin, R. (Eds) *Integrated Pest Management*. Springer, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7796-5>
- Currie, C. R., & Spence, J. R. (1996). *Competition, Cannibalism and Intraguild Predation among Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae): A Laboratory Study*. 50(2), 135–148.

<https://doi.org/https://www.jstor.org/stable/4009216>

- Curtsdotter, A., Banks, H. T., Banks, J. E., Jonsson, M., Jonsson, T., Laubmeier, A. N., ... Bommarco, R. (2019). Ecosystem function in predator–prey food webs—confronting dynamic models with empirical data. *Journal of Animal Ecology*, 88(2), 196–210. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12892>
- Dahlin, I., Rubene, D., Glinwood, R., & Ninkovic, V. (2018). Pest suppression in cultivar mixtures is influenced by neighbor-specific plant–plant communication. *Ecological Applications*, 28(8), 2187–2196. <https://doi.org/10.1002/eap.1807>
- Davey, J. S., Vaughan, I. P., Andrew King, R., Bell, J. R., Bohan, D. A., Bruford, M. W., ... Symondson, W. O. C. (2013). Intraguild predation in winter wheat: Prey choice by a common epigeal carabid consuming spiders. *Journal of Applied Ecology*, 50(1), 271–279. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12008>
- De'ath, G., & Fabricius, K. E. (2000). Classification and Regression Trees: A Powerful Yet Simple Technique for Ecological Data Analysis. *Ecology*, 81(11), 3178. <https://doi.org/10.2307/177409>
- Dean, G. J. (1974). Effects of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). *Bulletin of Entomological Research*, 63(3), 411–422. <https://doi.org/10.1017/S000748530004089X>
- Dedryver, C., Ralec, A. Le, & Fabre, F. (2010). The conflicting relationships between aphids and men : A review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies*, 333, 539–553. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.03.009>
- Deguine, J., Aubertot, J., Flor, R. J., Lescourret, F., Wyckhuys, K. A. G., & Ratnadass, A. (2021). *Integrated pest management : good intentions , hard realities . A review.*
- Dell, A. I., Pawar, S., & Savage, V. M. (2014). Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 70–84. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12081>
- Desneux, N., & O'Neil, R. J. (2008). Potential of an alternative prey to disrupt predation of the generalist predator, *Orius insidiosus*, on the pest aphid, *Aphis glycines*, via short-term indirect interactions. *Bulletin of Entomological Research*, 98(6), 631–639. <https://doi.org/10.1017/S0007485308006238>

- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Tigchelaar, M., Battisti, D. S., Merrill, S. C., Huey, R. B., & Naylor, R. L. (2018). Increase in crop losses to insect pests in a warming climate. *Science*, *361*(6405), 916–919. <https://doi.org/10.1126/science.aat3466>
- Diehl, E., Sereda, E., Wolters, V., & Birkhofer, K. (2013). Effects of predator specialization, host plant and climate on biological control of aphids by natural enemies: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *50*(1), 262–270. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12032>
- Diekötter, T., Haynes, K. J., Mazeffa, D., & Crist, T. O. (2007). Direct and indirect effects of habitat area and matrix composition on species interactions among flower-visiting insects. *Oikos*, *116*(9), 1588–1598. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15963.x>
- Dinter, A. (1998). Intraguild predation between erigonid spiders, lacewing larvae and carabids. *Journal of Applied Entomology*, *122*(4), 163–167. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01479.x>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Nick, J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the antropocene\_dirzo2014.pdf. *Science*, *345*(6195), 401–406. Retrieved from <http://science.sciencemag.org/content/345/6195/401.short>
- Dixon, A. F. G., Kindlmann, P., Leps, J., & Holman, J. (1987). Why there are so few species of aphids, especially in the tropics. *The American Naturalist*, *129*(4), 580–592.
- Dixon, A.F.G., & Kindlmann, P. (1998). Population dynamics of aphids. In: Dempster, J.P., McLean, I.F.G. (eds) *Insect Populations In theory and in practice*. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-4914-3\\_9](https://doi.org/10.1007/978-94-011-4914-3_9)
- Dixon, A. F. G. (1998). *Aphid ecology: an optimization approach*. Chapman and Hall, London, UK.
- Djurhuus, A., Closek, C. J., Kelly, R. P., Pitz, K. J., Michisaki, R. P., Starks, H. A., ... Breitbart, M. (2020). Environmental DNA reveals seasonal shifts and potential interactions in a marine community. *Nature Communications*, *11*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14105-1>
- Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., Malley, R. E. O., & Thomson, D. (2013). *The Statistical Inevitability of Stability-Diversity in Community Ecology*. *151*(3), 264–276.
- Donaldson, J. R., Myers, S. W., & Gratton, C. (2007). Density-dependent responses of soybean aphid (*Aphis glycines* Matsumura) populations to generalist predators in mid to late season

- soybean fields. *Biological Control*, 43(1), 111–118.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.06.004>
- Donatelli, M., Magarey, R. D., Bregaglio, S., Willocquet, L., Whish, J. P. M., & Savary, S. (2017). Modelling the impacts of pests and diseases on agricultural systems. *Agricultural Systems*, 155, 213–224. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2017.01.019>
- Dong, Z., Ouyang, F., Lu, F., & Ge, F. (2015). Shelterbelts in agricultural landscapes enhance ladybeetle abundance in spillover from cropland to adjacent habitats. *BioControl*, 60(3), 351–361. <https://doi.org/10.1007/s10526-015-9648-5>
- Dormann, C. F., Schymanski, S. J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., ... Singer, A. (2012). Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2119–2131. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x>
- Downie, I. S., Wilson, W. L., Abernethy, V. J., McCracken, D. I., Foster, G. N., Ribera, I., ... Waterhouse, A. (1999). The impact of different agricultural land-uses on epigeal spider diversity in Scotland. *Journal of Insect Conservation*, 3(4), 273–286. <https://doi.org/10.1023/A:1009649222102>
- Duelli, P. (1981). Is larval cannibalism in lacewings adaptive? (Neuroptera: Chrysopidae). *Researches on Population Ecology*, 23(2), 193–209. <https://doi.org/10.1007/BF02515626>
- Duffy, C., Fealy, R., & Fealy, R. M. (2017). An improved simulation model to describe the temperature-dependent population dynamics of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Ecological Modelling*, 354, 140–171. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.011>
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., & Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10(6), 522–538. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>
- Duru, M., Therond, O., & Fares, M. (2015). Designing agroecological transitions; A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1237–1257. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0318-x>
- Dutta, S., Bhattacharya, B. K., Rajak, D. R., Chattopadhyay, C., Dadhwal, V. K., Patel, N. K., ... Verma, R. S. (2008). Modelling regional level spatial distribution of aphid (*Lipaphis erysimi*) growth in Indian mustard using satellite-based remote sensing data. *International Journal of Pest Management*, 54(1), 51–62. <https://doi.org/10.1080/09670870701472314>

- Dutton, A., Klein, H., Romeis, J., & Bigler, F. (2003). Prey-mediated effects of *Bacillus thuringiensis* spray on the predator *Chrysoperla carnea* in maize. *Biological Control*, 26(2), 209–215. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00127-5](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00127-5)
- Eisenack, K., Villamayor-Tomas, S., Epstein, G., Kimmich, C., Magliocca, N., Manuel-Navarrete, D., ... Sietz, D. (2019). Design and quality criteria for archetype analysis. *Ecology and Society*, 24(3). <https://doi.org/10.5751/ES-10855-240306>
- Ekbom, B. S., Wiktelius, S., & Chiverton, P. A. (1992). Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in spring cereals?: A simulation study. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 65(3), 215–223. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb00674.x>
- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., ... Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters*, 16(5), 577–583. <https://doi.org/10.1111/ele.12081>
- Elliott, N., & Kieckhefer, R. W. (2000). Response by coccinellids to spatial variation in cereal aphid density. *Population Ecology*, 42(1), 81–90. <https://doi.org/10.1007/s101440050012>
- El-Taeif, H. A., El-Ghariani, I. M., & Bataw, A. A. (2008). Some biological data on the predator Green Lacewing *Chrysoperla carnea* (Steph.) (Neuropera: Chrysopidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 1(18), 243-248.
- Evans, E. W. (1996). Indirect interactions in biological control of insects: pests and natural enemies in alfalfa. *Ecological Applications*, 6(3), 920–930. <https://doi.org/10.2307/2269495>
- Fabre, F., Plantegenest, M., Mieuze, L., Dedryver, C. A., Leterrier, J. L., & Jacquot, E. (2005). Effects of climate and land use on the occurrence of viruliferous aphids and the epidemiology of barley yellow dwarf disease. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106(1), 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.07.004>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., ... Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Fauvergue, X., Rusch, A., Barret, M., Bardin, M., Jacquin-Joly, E., Malausa, T., & Lannou, C. (2020). *Biocontrôle, Éléments pour une protection*. Retrieved from <https://univ->

scholarvox-

com.ezmediadoc.agrosupdijon.fr/reader/docid/88882048/page/9?searchterm=lutte%0Abiologique

- Fidelis, E. G., Farias, E. S., Lopes, M. C., Sousa, F. F., Zanuncio, J. C., & Picanço, M. C. (2019). Contributions of climate, plant phenology and natural enemies to the seasonal variation of aphids on cabbage. *Journal of Applied Entomology*, 143(4), 365–370. <https://doi.org/10.1111/jen.12607>
- Fujisawa, T., Papadopoulou, A., Noguerales, V., & Vogler, A. P. (2023). *Image-based taxonomic classification of bulk insect biodiversity samples using deep learning and domain adaptation*. (August 2022), 387–401. <https://doi.org/10.1111/syen.12583>
- Furth, D. G. (1979) Zoogeography and host plant ecology of the Alticinae in Israel, especially Phyllotreta; with description of three new species (Coleoptera: Chrysomelidae). *Israel Journal of Zoology*, 28:1, 1-37. <http://dx.doi.org/10.1080/00212210.1979.10688467>
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., ... Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620>
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž., & Tschardtke, T. (2012). Agricultural intensification and cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid food webs: Network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia*, 170(4), 1099–1109. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2366-0>
- Garcia, K., Olimpi, E. M., M'Gonigle, L., Karp, D. S., Wilson-Rankin, E. E., Kremen, C., & Gonthier, D. J. (2023). Semi-natural habitats on organic strawberry farms and in surrounding landscapes promote bird biodiversity and pest control potential. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 347(December 2022), 108353. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108353>
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., & Valantin-Morison, M. (2018). Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *Journal of Pest Science*, 91(3), 943–955. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-0958-0>
- Garnier, E., & Navas, M. L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant

- ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. In *Agronomy for Sustainable Development* (Vol. 32). <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., ... Inchausti, P. (2010). *Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland*. *11*, 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2009.12.001>
- Gilabert, A., Gauffre, B., Parisey, N., Le Gallic, J. F., Lhomme, P., Bretagnolle, V., ... Plantegenest, M. (2017). Influence of the surrounding landscape on the colonization rate of cereal aphids and phytovirus transmission in autumn. *Journal of Pest Science*, *90*(2), 447–457. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0790-3>
- Gilbert, F., & Owen, J. (1990). Size, shape, competition, and community structure in hoverflies (Diptera: Syrphidae) (pp. 21–39). pp. 21–39.
- Giles, K. L., McCornack, B. P., Royer, T. A., & Elliott, N. C. (2017). Incorporating biological control into IPM decision making. *Current Opinion in Insect Science*, *20*, 84–89. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.03.009>
- Gosselke, U., Triltsch, H., Roßberg, D., & Freier, B. (2001). GETLAUS01 - The latest version of a model for simulating aphid population dynamics in dependence on antagonists in wheat. *Ecological Modelling*, *145*(2–3), 143–157. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00386-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00386-6)
- Graveleau, F., Malavieille, J., & Dominguez, S. (2012). Experimental modelling of orogenic wedges: A review. *Tectonophysics*, *538–540*, 1–66. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2012.01.027>
- Guichard, L., Dedieu, F., Jeuffroy, M. H., Meynard, J. M., Reau, R., & Savini, I. (2017). Le plan Ecophyto de réduction d’usage des pesticides en France: décryptage d’un échec et raisons d’espérer. *Cahiers Agricultures*, *26*(1). <https://doi.org/10.1051/cagri/2017004>
- Hallett, R. H., Bahlai, C. A., Xue, Y., & Schaafsma, A. W. (2014). Incorporating natural enemy units into a dynamic action threshold for the soybean aphid, *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae). *Pest Management Science*, *70*(6), 879–888. <https://doi.org/10.1002/ps.3674>
- Hameed, A., Saleem, M., Ahmad, S., Aziz, M. I., & Karar, H. (2013). Influence of prey consumption on life parameters and predatory potential of *chrysoperla carnea* against cotton mealy bug. *Pakistan Journal of Zoology*, *45*(1), 177–182.

- Hansen, O. L. P., Svenning, J. C., Olsen, K., Dupont, S., Garner, B. H., Iosifidis, A., ... Høye, T. T. (2020). Species-level image classification with convolutional neural network enables insect identification from habitus images. *Ecology and Evolution*, *10*(2), 737–747. <https://doi.org/10.1002/ece3.5921>
- Harris, K. F. (1977). AN INGESTION-EGESTION HYPOTHESIS OF NONCIRCULATIVE VIRUS TRANSMISSION. In *Aphids As Virus Vectors*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-327550-9.50012-4>
- Hawkins, N. J., Bass, C., Dixon, A., & Neve, P. (2019). *The evolutionary origins of pesticide resistance*. *94*, 135–155. <https://doi.org/10.1111/brv.12440>
- Helenius, J. (1990). Effect of epigeal predators on infestation by the aphid *Rhopalosiphum padi* and on grain yield of oats in monocrops and mixed intercrops. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *54*(3), 225–236. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1990.tb01333.x>
- Henri, D. C., & Veen, F. J. F. V. A. N. (2011). Body Size , Life History and the Structure of Host – Parasitoid Networks. In *The Role of Body Size in Multispecies Systems* (1st ed., Vol. 45). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386475-8.00004-6>
- Hesler, L. S. (2014). Inventory and assessment of foliar natural enemies of the soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) in South Dakota. *Environmental Entomology*, *43*(3), 577–588. <https://doi.org/10.1603/EN13210>
- Hill, D.S. (1987). *Agricultural Insect Pests of Temperate Regions and Their Control*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, p. 659
- Hindayana, D., Meyhöfer, R., Scholz, D., & Poehling, H. M. (2001). Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biological Control*, *20*(3), 236–246. <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0895>
- Hines, J., van der Putten, W. H., De Deyn, G. B., Wagg, C., Voigt, W., Mulder, C., ... Eisenhauer, N. (2015). Towards an integration of biodiversity-ecosystem functioning and food web theory to evaluate relationships between multiple ecosystem services. In *Advances in Ecological Research* (1st ed., Vol. 53). <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.09.001>
- Hironori, Y., & Katsuhiko, S. (1997). Cannibalism and interspecific predation in two predatory

- ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga*, 42(1–2), 153–163. <https://doi.org/10.1007/BF02769893>
- Hódar, J. A. (1997). The use of regression equations for the estimation of prey length and biomass in diet studies of insectivore vertebrates. *Miscel.Lania Zoologica*, 20(2), 1–10.
- Höfer, A. M., Perry, S. F., & Schmitz, A. (2000). Respiratory system of arachnids II: Morphology of the tracheal system of *Leiobunum rotundum* and *Nemastoma lugubre* (Arachnida, Opiliones). *Arthropod Structure and Development*, 29(1), 13–21. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(00\)00009-8](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(00)00009-8)
- Hokkanen, H. M. T. (1993). Overwintering survival and spring emergence in *Meligethes aeneus*: effects of body weight, crowding, and soil treatment with *Beauveria bassiana*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 67(3), 241–246. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1993.tb01674.x>
- Holland, J.M., Winder, L., Woolley, C., Alexander, C. J., & Perry, J. N. (2004a). The spatial dynamics of crop and ground active predatory arthropods and their aphid prey in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research*, 94(5), 419–431. <https://doi.org/10.1079/ber2004323>
- Holland, J.M., Winder, L., Woolley, C., Alexander, C. J., & Perry, J. N. (2004b). The spatial dynamics of crop and ground active predatory arthropods and their aphid prey in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research*, 94(5), 419–431. <https://doi.org/10.1079/ber2004323>
- Holland, John M., Douma, J. C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D. R. W., & Smith, B. M. (2017). Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(4). <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>
- Holland, John M., Jeanneret, P., Moonen, A. C., Van Der Werf, W., Rossing, W. A. H., Antichi, D., ... Veromann, E. (2020). Correction: Approaches to identify the value of seminatural habitats for conservation biological control (Insects 2020, 11, 195). *Insects*, 11(5). <https://doi.org/10.3390/insects11050272>
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... 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>

- Hopkins, R. J., & Ekbom, B. (1996). Low oviposition stimuli reduce egg production in the pollen beetle *Meligethes aeneus*. *Physiological Entomology*, *21*(2), 118–122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1996.tb00843.x>
- Horton, J., Macve, R., & Struyven, G. (2004). Qualitative Research: Experiences in Using Semi-Structured Interviews. In *The Real Life Guide to Accounting Research: A Behind-the-Scenes View of Using Qualitative Research Methods*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-043972-3.X5000-2>
- Høye, T. T., Ärje, J., Bjerge, K., Hansen, O. L. P., Iosifidis, A., Leese, F., ... Raitoharju, J. (2021). Deep learning and computer vision will transform entomology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *118*(2), 1–10. <https://doi.org/10.1073/PNAS.2002545117>
- Hullé, M., Chaubet, B., Turpeau, E., & Simon, J.C. (2020). Encyclop'Aphid: a website on aphids and their natural enemies. *Entomologia generalis*: [doi:10.1127/entomologia/2019/0867](https://doi.org/10.1127/entomologia/2019/0867)
- Huntington, H. P. (1998). Observations on the utility of the semi-directive interview for documenting traditional ecological knowledge. *Arctic*, *51*(3), 237–242. <https://doi.org/10.14430/arctic1065>
- Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, *110*(4), 449–460. <https://doi.org/10.1007/s004420050180>
- Ingels, B., & de Clercq, P. (2011). Effect of size, extraguild prey and habitat complexity on intraguild interactions: A case study with the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *BioControl*, *56*(6), 871–882. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9363-9>
- IPBES. (2019). Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. In *Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services* (Vol. 45). Retrieved from <https://zenodo.org/record/3553579#.YfmYTerMI2w>
- Iperti, G. (1999). Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *74*(1–3), 323–342. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00041-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00041-9)

- Irwin, M.E., Kampmeier, G.E. and Weisser, W.W. (2007) Aphid movement: process and consequences. In: Aphids as Crop Pests (eds. H.F. van Emden & R. Harrington), pp. 153–186. CABI, Wallingford, UK.
- Iuliano, B., & Gratton, C. (2020). Temporal Resource (Dis)continuity for Conservation Biological Control: From Field to Landscape Scales. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4(September), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00127>
- Jacometti, M., Jørgensen, N., & Wratten, S. (2010). Enhancing biological control by an omnivorous lacewing: Floral resources reduce aphid numbers at low aphid densities. *Biological Control*, 55(3), 159–165. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.09.001>
- Jacquet, F., Jouan, J., Cadre, E. Le, Malausa, T., Reboud, X., & Huyghe, C. (2022). *Zéro pesticide* (QUAE, ed.).
- Jaenike, J., & Brekke, T. D. (2011). Defensive endosymbionts: A cryptic trophic level in community ecology. *Ecology Letters*, 14(2), 150–155. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01564.x>
- Jeanneret, P., Aviron, S., Alignier, A., Lavigne, C., Helfenstein, J., Herzog, F., ... Petit, S. (2021). Agroecology landscapes. *Landscape Ecology*, 36(8), 2235–2257. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01248-0>
- Johnson, M. D., Fokar, M., Cox, R. D., & Barnes, M. A. (2021). Airborne environmental DNA metabarcoding detects more diversity, with less sampling effort, than a traditional plant community survey. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01947-x>
- Johnson, M. D., Katz, A. D., Davis, M. A., Tetzlaff, S., Edlund, D., Tomczyk, S., ... Sperry, J. H. (2023). Environmental DNA metabarcoding from flowers reveals arthropod pollinators, plant pests, parasites, and potential predator–prey interactions while revealing more arthropod diversity than camera traps. *Environmental DNA*, 5(3), 551–569. <https://doi.org/10.1002/edn3.411>
- Jokar, M., & Zarabi, M. (2012). Surveying effect kind of food on Biological parameters on *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae) under laboratory Conditions. *Egyptian Academic Journal of Biological Sciences. A, Entomology*, 5(1), 99–106. <https://doi.org/10.21608/eajbsa.2012.14913>
- Jonsson, M., & Sigvald, R. (2016). Suction-trap catches partially predict infestations of the

- grain aphid *Sitobion avenae* in winter wheat fields. *Journal of Applied Entomology*, *140*(7), 553–557. <https://doi.org/10.1111/jen.12290>
- Jonsson, Mattias, Bommarco, R., Ekbom, B., Smith, H. G., Bengtsson, J., Caballero-Lopez, B., ... Olsson, O. (2014). Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(3), 243–252. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12149>
- Jonsson, Mattias, Wratten, S. D., Landis, D. A., & Gurr, G. M. (2008). Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biological Control*, *45*(2), 172–175. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.006>
- Jonsson, T. (2017). Metabolic theory predicts animal self-thinning. *Journal of Animal Ecology*, *86*(3), 645–653. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12638>
- Jonsson, T., Kaartinen, R., Jonsson, M., & Bommarco, R. (2018). Predictive power of food web models based on body size decreases with trophic complexity. *Ecology Letters*, *21*(5), 702–712. <https://doi.org/10.1111/ele.12938>
- Kalinoski, R. M., & DeLong, J. P. (2016). Beyond body mass: how prey traits improve predictions of functional response parameters. *Oecologia*, *180*(2), 543–550. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3487-z>
- Kareiva, P. (1990). Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Philosophical Transactions - Royal Society of London, B*, *330*(1257), 175–190. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0191>
- Karley, A. J., Pitchford, J. W., Douglas, A. E., Parker, W. E., & Howardh, J. J. (2003). The causes and processes of the mid-summer population crash of the potato aphids *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) . *Bulletin of Entomological Research*, *93*(5), 425–438. <https://doi.org/10.1079/ber2003252>
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., ... Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(33), E7863–E7870. <https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115>
- Kataria, R., & Kumar, D. (2017). Population dynamics of *Aphis craccivora* (Koch) and its natural enemies on bean crop in relation to weather parameters in Vadodara, Gujarat, India. *Legume Research*, *40*(3), 571–579. <https://doi.org/10.18805/lr.v0iOF.10282>

- Katis, N. I., Tsitsipis, J. A., Stevens, M., & Powell, G. (2007). Transmission of plant viruses. *Aphids as Crop Pests*, (January), 353–390. <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0323>
- Kawatsu, K., & Kondoh, M. (2018). Density-dependent interspecific interactions and the complexity–stability relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1879). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0698>
- Kawatsu, K., Ushio, M., van Veen, F. J. F., & Kondoh, M. (2021). Are networks of trophic interactions sufficient for understanding the dynamics of multi-trophic communities? Analysis of a tri-trophic insect food-web time-series. *Ecology Letters*, (24), 543–552. <https://doi.org/10.1111/ele.13672>
- Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Joppa, L. N., Wood, S. A., Brose, U., & Navarrete, S. A. (2015). Network structure beyond food webs: mapping non-trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores. *Ecology*, 96(1), 291–303.
- Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., Petchey, O. L., Wood, S. A., ... Brose, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15(4), 291–300. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x>
- Kendall, D. A. (2003). Soil tillage and epigeal predatory arthropod. In “Soil Tillage in Agroecosystems” (A. El Titi, Ed.), pp. 297–342. CRC Press, Boca Raton, Florida
- Khan, Z., & Pickett, J. (2004). The “push-pull” strategy for stemborer management: a case study in exploiting biodiversity and chemical ecology. In S. D. Wratten, M. Altieri, & G. M. Gurr (Eds.), *Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods* (pp. 155–164). CABI International, Wallingford, Oxon (CABI).
- Kieckhefer, R. W., & Gellner, J. L. (1988). Influence of Plant Growth Stage on Cereal Aphid Reproduction. *Crop Science*, 28(4), 688–690. <https://doi.org/10.2135/cropsci1988.0011183x002800040027x>
- Kindlmann, P., & Dixon, A. F. G. (1993). Optimal foraging in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *European Journal of Entomology*, 90.
- Kindlmann, P., & Dixon, A. F. G. (2001). When and why top-down regulation fails in arthropod predator-prey systems. *Basic and Applied Ecology*, 2(4), 333–340. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00071>

- Kindlmann, P., Dixon, A. F. G., & Michaud, J. P. (2010). *Aphid Biodiversity under Environmental Change* (P. Kindlmann, A. F. G. Dixon, & J. P. Michaud, eds.). [https://doi.org/10.1007/978-90-481-8601-3\\_10](https://doi.org/10.1007/978-90-481-8601-3_10)
- Kleijn, D., Bommarco, R., Fijen, T. P. M., Garibaldi, L. A., Potts, S. G., & van der Putten, W. H. (2019). Ecological Intensification: Bridging the Gap between Science and Practice. *Trends in Ecology and Evolution*, *34*(2), 154–166. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.002>
- Klueken, A. M., Hau, B., Freier, B., Friesland, H., Kleinhenz, B., & Poehling, H. M. (2009). Comparison and validation of population models for cereal aphids. *Journal of Plant Diseases and Protection*, *116*(3), 129–140. <https://doi.org/10.1007/BF03356299>
- Kondoh, M. (2010). Linking learning adaptation to trophic interactions: A brain size-based approach. *Functional Ecology*, *24*(1), 35–43. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01631.x>
- Krause, B., & Farina, A. (2016). Using ecoacoustic methods to survey the impacts of climate change on biodiversity. *BIOC*, *195*, 245–254. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.013>
- Kunz, T. H., de Torrez, E. B., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1223*(1), 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Kwiatkowski, M., & Vorburger, C. (2012). Modeling the ecology of symbiont-mediated protection against parasites. *American Naturalist*, *179*(5), 595–605. <https://doi.org/10.1086/665003>
- Lacey, L. A., Grzywacz, D., Shapiro-Ilan, D. I., Frutos, R., Brownbridge, M., & Goettel, M. S. (2015). Insect pathogens as biological control agents: Back to the future. *Journal of Invertebrate Pathology*, *132*, 1–41. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.07.009>
- Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, *(45)*, 175–201.
- Lasso, E., Motisi, N., Avelino, J., & Corrales, J. C. (2021). FramePests: A comprehensive framework for crop pests modeling and forecasting. *IEEE Access*, *9*, 115579–115598. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2021.3104537>
- Laubmeier, A. N., Wootton, K., Banks, J. E., Bommarco, R., Curtsdotter, A., Jonsson, T., ...

- Banks, H. T. (2018). From theory to experimental design—Quantifying a trait-based theory of predator-prey dynamics. *PLoS ONE*, *13*(4), 1–22. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195919>
- Leather, S. R., & Dixon, A. F. G. (1981). The effect of cereal growth stage and feeding site on the reproductive activity of the bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Annals of Applied Biology*, *97*(2), 135–141. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1981.tb03006.x>
- Leblanc, A., & Brodeur, J. (2018a). Estimating parasitoid impact on aphid populations in the field. *Biological Control*, *119*(December 2017), 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.01.002>
- Leblanc, A., & Brodeur, J. (2018b). Estimating parasitoid impact on aphid populations in the field. *Biological Control*, *119*(January), 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.01.002>
- Lefort, M. C., Wratten, S. D., Cusumano, A., Varennes, Y. D., & Boyer, S. (2017). Disentangling higher trophic level interactions in the cabbage aphid food web using high-throughput DNA sequencing. *Metabarcoding and Metagenomics*, *1*, 1–19. <https://doi.org/10.3897/mbmg.1.13709>
- Lehrman, A., Åhman, I., & Ekbom, B. (2008). Effect of pea lectin expressed transgenically in oilseed rape on pollen beetle life-history parameters. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *127*(3), 184–190. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00688.x>
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J., Carmona, E. J., Daza, M. C., ... 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>
- Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, *54*(4), 421–431. <http://www.jstor.org/stable/27836590>
- Lighton, J. R. B. (2002). Lack of discontinuous gas exchange in a tracheate arthropod, *Leiobunum townsendi* (Arachnida, Opiliones). *Physiological Entomology*, *27*(2), 170–174. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2002.00280.x>
- Losey, J. E., & Denno, R. F. (1998). Positive predator-predator interactions: Enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology*, *79*(6), 2143–2152. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2143:PPPIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2)
- Lotka, A. J. (1920). Analytical Note on Certain Rhythmic Relations in Organic Systems.

- Proceedings of the National Academy of Sciences*, 6(7), 410–415.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.6.7.410>
- Lucas, T. C. D., Moorcroft, E. A., Freeman, R., Rowcliffe, J. M., & Jones, K. E. (2015). A generalised random encounter model for estimating animal density with remote sensor data. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(5), 500–509. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12346>
- Lundgren, J. G., & Fergen, J. K. (2014). Predator community structure and trophic linkage strength to a focal prey. *Molecular Ecology*, 23(15), 3790–3798. <https://doi.org/10.1111/mec.12700>
- Lundgren, J. G., Hesler, L. S., Clay, S. A., & Fausti, S. F. (2013). Insect communities in soybeans of eastern South Dakota: The effects of vegetation management and pesticides on soybean aphids, bean leaf beetles, and their natural enemies. *Crop Protection*, 43, 104–118. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.08.005>
- Luo, J., Huang, W., Zhao, J., Zhang, J., Ma, R., & Huang, M. (2014). Predicting the probability of wheat aphid occurrence using satellite remote sensing and meteorological data. *Optik*, 125(19), 5660–5665. <https://doi.org/10.1016/j.ijleo.2014.06.010>
- Macarthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). ON OPTIMAL USE OF A PATCHY ENVIRONMENT. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609.
- Macfadyen, S., & Muller, W. (2013). Edges in Agricultural Landscapes: Species Interactions and Movement of Natural Enemies. *PLoS ONE*, 8(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059659>
- Malard, J. J., Adamowski, J. F., Rojas Díaz, M., Nassar, J. B., Anandaraja, N., Tuy, H., ... Melgar-Quiñonez, H. R. (2020). Development of a new modular software tool for agroecological food web model development: Tiko'n. *European Journal of Agronomy*, 116(April), 126033. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126033>
- Maritz, R. A., & Maritz, B. (2020). Sharing for science: High-resolution trophic interactions revealed rapidly by social media. *PeerJ*, 2020(7). <https://doi.org/10.7717/peerj.9485>
- Markovic, D., Vujicic, D., Tanaskovic, S., Dordevic, B., Randic, S., & Stamenkovic, Z. (2021). Prediction of Pest Insect Appearance Using Sensors and Machine Learning. *Sensors*, 21(4846). <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/s21144846>
- Martin, E. A., Clough, Y., Bommarco, R., Garratt, M. P. D., Holzschuh, A., Kleijn, D., ...

- Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- Martin, E. A., Feit, B., Requier, F., Friberg, H., & Jonsson, M. (2019). Assessing the resilience of biodiversity-driven functions in agroecosystems under environmental change. In *Advances in Ecological Research* (1st ed., Vol. 60). <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2019.02.003>
- Maury, O., Garcia de Cortazar Atauri, I., Bertuzzi, P., Persyn, B., Lagier, M. (2021), “SICLIMA : Système d’information de données climatiques maillées”, Portail Data INRAE, V1, DOI 10.15454/HIPDPZ
- Meisner, M. H., Harmon, J. P., & Ives, A. R. (2014). Temperature effects on long-term population dynamics in a parasitoid-host system. *Ecological Monographs*, 84(3), 457–476. <https://doi.org/10.1890/13-1933.1>
- Messing, R., & Brodeur, J. (2018). Current challenges to the implementation of classical biological control. *BioControl*, 63(1), 1–9. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9862-4>
- Michalko, R., Uhrinec, M., Khum, W., & Sentenská, L. (2021). The benefits of intraguild predation for a top predator spider. *Ecological Entomology*, 46(2), 283–291. <https://doi.org/10.1111/een.12960>
- Michaud, J. P., & Grant, A. K. (2003). Intraguild predation among ladybeetles and a green lacewing: do the larval spines of *Curinus coeruleus* (Coleoptera: Coccinellidae) serve a defensive function? . *Bulletin of Entomological Research*, 93(6), 499–505. <https://doi.org/10.1079/ber2003269>
- Miksaneck, J. R., & Heimpel, G. E. (2019). A matrix model describing host-parasitoid population dynamics: The case of *Aphelinus certus* and soybean aphid. *PLoS ONE*, 14(6), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218217>
- Miller-ter Kuile, A., Apigo, A., Bui, A., DiFiore, B., Forbes, E. S., Lee, M., ... Young, H. (2022). Predator–prey interactions of terrestrial invertebrates are determined by predator body size and species identity. *Ecology*, (October 2021), 1–13. <https://doi.org/10.1002/ecy.3634>
- Miller, K. V., & Williams, R. N. (1983). Biology and Host Preference of *Atheta coriaria* (Coleoptera: Staphylinidae), an Egg Predator of Nitidulidae and Muscidae. *Annals of the*

- Entomological Society of America*, 76(2), 158–161. <https://doi.org/10.1093/aesa/76.2.158>
- Minsky, M. (1965). “Matter, Mind and Models”. In Proceedings of IFIP Congress, edited by I. F. of Information Processing Congress, 45–49
- Mulder, C., Ahrestani, F. S., Bahn, M., Bohan, D. A., Bonkowski, M., Griffiths, B. S., ... Wright, I. J. (2013). Connecting the Green and Brown Worlds. Allometric and Stoichiometric Predictability of Above- and Below-Ground Networks. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 49). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00002-0>
- Müller, C. B., Williams, I. S., & Hardie, J. (2001). The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26(3), 330–340. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00321.x>
- Naeem, S., & Li, S. (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390(6659), 507–509. <https://doi.org/10.1038/37348>
- Nault, L. R. (1997). Arthropod Transmission of Plant Viruses : A N e w Synthesis. *Annals of the Entomological Society of America*, 90(521–541).
- Nedvěd, O., Fois, X., Ungerová, D., & Kalushkov, P. (2013). Alien vs. Predator - the native lacewing *Chrysoperla carnea* is the superior intraguild predator in trials against the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Bulletin of Insectology*, 66(1), 73–78.
- Newman, J. A. (2005). Climate change and the fate of cereal aphids in Southern Britain. *Global Change Biology*, 11(6), 940–944. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00946.x>
- Newman, Jonathan A. (2004). Climate change and cereal aphids: The relative effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on aphid population dynamics. *Global Change Biology*, 10(1), 5–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00709.x>
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science*, 144, 31–43. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Ortiz-Martínez, S., Staudacher, K., Baumgartner, V., Traugott, M., & Lavandero, B. (2020). Intraguild predation is independent of landscape context and does not affect the temporal dynamics of aphids in cereal fields. *Journal of Pest Science*, 93(1), 235–249. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01142-4>
- Osawa, N. (1993). Population field studies of the Aphidophagous ladybird beetle *Harmonia Axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): Life Tables and Key factor analysis. *Researches on*

*Population Ecology*, 35, 335–348.

- Ostandie, N., Muneret, L., Giffard, B., Thiéry, D., & Rusch, A. (2021). The shape of the predator biomass distribution affects biological pest control services in agricultural landscapes. *Functional Ecology*, 35(1), 193–204. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13684>
- Östman, Ö., Ekblom, B., & Bengtsson, J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, 2(4), 365–371. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00072>
- Parr, C. L., & Bishop, T. R. (2022). The response of ants to climate change. *Global Change Biology*, 28(10), 3188–3205. <https://doi.org/10.1111/gcb.16140>
- Parry, H. R. (2013). *Cereal aphid movement : general principles and simulation modelling*.
- Parry, H. R., Evans, A. J., & Morgan, D. (2006). Aphid population response to agricultural landscape change: {A} spatially explicit, individual-based model. *Ecological Modelling*, 199(4), 451–463. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.01.006>
- Paulson, M. D., Houston, A. I., McNamara, J. M., & Payne, R. J. H. (2009). Seasonal dispersal of pests: One surge or two? *Journal of Evolutionary Biology*, 22(6), 1193–1202. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01730.x>
- Pawar, S., Dell, A. I., & Savage, V. M. (2012). Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. *Nature*, 486(7404), 485–489. <https://doi.org/10.1038/nature11131>
- Peacor, S. D., & Werner, E. E. (2004). How dependent are species-pair interaction strengths on other species in the food web? *Ecology*, 85(10), 2754–2763. <https://doi.org/10.1890/03-0662>
- Perennes, M., Diekötter, T., Hoffmann, H., Martin, E. A., Schröder, B., & Burkhard, B. (2023). Modelling potential natural pest control ecosystem services provided by arthropods in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 342(October 2022). <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108250>
- Perennes, M., Hoffmann, H., Martin, E. A., Schr, B., Diek, T., & Burkhard, B. (2023). Modelling potential natural pest control ecosystem services provided by arthropods in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 342(November 2022). <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108250>

- Petit, S., Muneret, L., & Carbonne, B. (2020). Landscape-scale expansion of agroecology to enhance natural pest control: A systematic review. In *The Future of Agricultural Landscapes, Part I* (1st ed., Vol. 63). <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.09.001>
- Plantegenest, M., Pierre, J.-S., Caillaud, C., Simon, J. C., Dedryver, C. A., & Cluzeau, S. (1996). *A model to describe the reproductivity rate in the aphid Sitobion avenae - A case study.*
- Plantegenest, M., Pierre, J. S., Dedryver, C. A., & Kindlmann, P. (2001a). Assessment of the relative impact of different natural enemies on population dynamics of the grain aphid *Sitobion avenae* in the field. *Ecological Entomology*, 26(4), 404–410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x>
- Plantegenest, M., Pierre, J. S., Dedryver, C. A., & Kindlmann, P. (2001b). Assessment of the relative impact of different natural enemies on population dynamics of the grain aphid *Sitobion avenae* in the field. *Ecological Entomology*, 404–410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x>
- Poggi, S., Le Cointe, R., Riou, J. B., Larroudé, P., Thibord, J. B., & Plantegenest, M. (2018). Relative influence of climate and agroenvironmental factors on wireworm damage risk in maize crops. *Journal of Pest Science*, 91(2), 585–599. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-0951-7>
- Poisot, T., Mouquet, N., & Gravel, D. (2013). Trophic complementarity drives the biodiversity-ecosystem functioning relationship in food webs. *Ecology Letters*, 16(7), 853–861. <https://doi.org/10.1111/ele.12118>
- Powell, E. C., Painting, C. J., Hickey, A. J., Machado, G., & Holwell, G. I. (2021). Diet, predators, and defensive behaviors of New Zealand harvestmen (Opiliones: Neopilionidae). *The Journal of Arachnology*, 49(1), 122–140. <https://doi.org/10.1636/joa-s-20-002>
- Preedy, K. F., Chaplain, M. A. J., Leybourne, D. J., Marion, G., & Karley, A. J. (2020). Learning-induced switching costs in a parasitoid can maintain diversity of host aphid phenotypes although biocontrol is destabilized under abiotic stress. *Journal of Animal Ecology*, 89(5), 1216–1229. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13189>
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I., & Benard, M. E. (2005). Scared to Death? The Effects of Intimidation and Consumption. *Ecology*, 86(2), 501–509.

- Preisser, E. L., Orrock, J. L., & Schmitz, O. J. (2007). Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology*, *88*(11), 2744–2751. <https://doi.org/10.1890/07-0260.1>
- Raderschall, C. A., Lundin, O., Aguilera, G., Lindström, S. A. M., & Bommarco, R. (2022). Legacy of landscape crop diversity enhances carabid beetle species richness and promotes granivores. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *340*(May). <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108191>
- Ratnasingham, S., & Hebert, P. D. N. (2007). BARCODING BOLD : The Barcode of Life Data System. *Molecular Ecology Notes*, *355–364*. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01678.x>
- Ratsimba, N., Therond, O., Parry, H., Monteil, C., & Vialatte, A. (2022). Inconsistent responses of conservation biocontrol to landscape structure: new insights from a network-based review. *Ecological Applications*, *32*(2), 1–15. <https://doi.org/10.1002/eap.2456>
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S. A., & Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, *90*, 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.011>
- Raymond, L., Plantegenest, M., Gagic, V., Navasse, Y., & Lavandero, B. (2016). Aphid parasitoid generalism: development, assessment, and implications for biocontrol. *Journal of Pest Science*, *89*(1), 7–20. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0687-6>
- Raymond, L., Sarthou, J. P., Plantegenest, M., Gauffre, B., Ladet, S., & Vialatte, A. (2014). Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *185*, 99–105. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.019>
- Rhains, M., Yoo, H. J., Kindlmann, P., Voegtlin, D., Castillo, D., Rutledge, C., ... O'Neil, R. J. (2010). Two-year oscillation cycle in abundance of soybean aphid in Indiana. *Agricultural and Forest Entomology*, *12*(3), 251–257. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00471.x>
- Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., & Mosquera-Losada, M. R. (2008). Farmer Perceptions of Silvoarable Systems in Seven European Countries. In *Agroforestry in Europe*. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8272-6\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8272-6_4)
- Risch, D., Castellote, M., Clark, C. W., Davis, G. E., Dugan, P. J., Hodge, L. E. W., ... Van

- Parijs, S. M. (2014). Seasonal migrations of North Atlantic minke whales: Novel insights from large-scale passive acoustic monitoring networks. *Movement Ecology*, 2(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/s40462-014-0024-3>
- Ro, T. H., & Long, G. E. (1999). GPA-phenodynamics, a simulation model for the population dynamics and phenology of green peach aphid in potato: Formulation, validation, and analysis. *Ecological Modelling*, 119(2–3), 197–209. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00053-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00053-8)
- Rocca, M., & Messelink, G. J. (2017). Combining lacewings and parasitoids for biological control of foxglove aphids in sweet pepper. *Journal of Applied Entomology*, 141(5), 402–410. <https://doi.org/10.1111/jen.12355>
- Rooney, N., & McCann, K. S. (2012). Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(1), 40–46. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.001>
- Rouabah, A., Meiss, H., Villerd, J., & Lasserre-joulin, F. (2022). Predicting the abundances of aphids and their natural enemies in cereal crops : Machine-learning versus linear models. *Biological Control*, 169(February), 104866. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104866>
- Roubinet, E., Jonsson, T., Malsher, G., Staudacher, K., Traugott, M., Ekbom, B., & Jonsson, M. (2018). High redundancy as well as complementary prey choice characterize generalist predator food webs in agroecosystems. *Scientific Reports*, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26191-0>
- Rusch, A. (2022). *Impacts des changements environnementaux sur la biodiversité et les services écosystémiques dans les paysages agricoles : analyses des effets sur les régulations biologiques , la biodiversité multitrophique et la multifonctionnalité des agroécosystèmes.*
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 16(3), 250–259. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.02.003>
- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2013). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 345–354. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12055>

- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M. M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., ... Bommarco, R. (2016). Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 221, 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039>
- Rusch, A., Valantin-morison, M., Sarthou, J., & Roger-estrade, J. (2010). Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems : Effects of Crop Management , Farming Systems , and Seminatural Habitats at the Landscape Scale : A Review. In *Advances in Agronomy* (Vol. 109). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>
- Rutledge, C. E., & O’Neil, R. J. (2005). Orius insidiosus (Say) as a predator of the soybean aphid, Aphis glycines Matsumura. *Biological Control*, 33(1), 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.01.001>
- Saqib, H. S. A., Liang, P., You, M., & Gurr, G. M. (2021). Molecular gut content analysis indicates the inter- and intra-guild predation patterns of spiders in conventionally managed vegetable fields. *Ecology and Evolution*, 11(14), 9543–9552. <https://doi.org/10.1002/ece3.7772>
- Sattar, M., Fatima, B., Ahmed, N., & Abro, G. H. (2007). Development of larval artificial diet of Chrysoperla carnea (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae). *Pakistan Journal of Zoology*, 39(2), 103–107.
- Schellhorn, N. A., Gagic, V., & Bommarco, R. (2015). Time will tell: Resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(9), 524–530. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.007>
- Schmidt, M. H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., & Tschardtke, T. (2003). Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1527), 1905–1909. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2469>
- Schmitz, O. J., & Barton, B. T. (2014). Climate change effects on behavioral and physiological ecology of predator-prey interactions: Implications for conservation biological control. *Biological Control*, 75, 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.001>
- Schneider, F. D., Brose, U., Rall, B. C., & Guill, C. (2016). Animal diversity and ecosystem functioning in dynamic food webs. *Nature Communications*, 7(iDiv), 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms12718>

- Schneider, F., Scheu, S., & Brose, U. (2012). *Body mass constraints on feeding rates determine the consequences of predator loss*. 436–443. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01750.x>
- Scowen, M., Athanasiadis, I. N., Bullock, J. M., Eigenbrod, F., & Willcock, S. (2021). The current and future uses of machine learning in ecosystem service research. *Science of the Total Environment*, 799, 149263. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149263>
- Scriber, J. M. (2015). Nitrogen nutrition of plants and insect invasion. *Nitrogen in Crop Production*, 441–460. <https://doi.org/10.2134/1990.nitrogenincropproduction.c29>
- Sentis, A., Hemptinne, J. L., & Brodeur, J. (2012). Using functional response modeling to investigate the effect of temperature on predator feeding rate and energetic efficiency. *Oecologia*, 169(4), 1117–1125. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2255-6>
- Sheppard, S. K., Bell, J., Sunderland, K. D., Fenlon, J., Skervin, D., & Symondson, W. O. C. (2005). Detection of secondary predation by PCR analyses of the gut contents of invertebrate generalist predators. *Molecular Ecology*, 14(14), 4461–4468. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02742.x>
- Siebert, J. (2011). *Approche multi-agent pour la multi-modélisation et le couplage de simulations. Application à l'étude des influences entre le fonctionnement des réseaux ambiants et le comportement de leurs utilisateurs*. [cs.MA]. Université Henri Poincaré - Nancy I
- Sigsgaard, L. (2000). The temperature-dependent duration of development and parasitism of three cereal aphid parasitoids, *Aphidius ervi*, *A. rhopalosiphi*, and *Praon volucre*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95(2), 173–184. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00655.x>
- Smith, C. A., & Gardiner, M. M. (2013). Biodiversity loss following the introduction of exotic competitors: Does intraguild predation explain the decline of native lady beetles? *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084448>
- Soliveres, S., Van Der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M. M., Renner, S. C., ... Allan, E. (2016). Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 536(7617), 456–459. <https://doi.org/10.1038/nature19092>
- Soluk, D. A., & Collins, N. C. (1988). Synergistic Interactions between Fish and Stoneflies: Facilitation and Interference among Stream Predators. *Oikos*, 52(1), 94.

<https://doi.org/10.2307/3565987>

- Spence, J. R., & Niemelä, J. K. (1994). Sampling carabid assemblages with pitfall traps: The madness and the method. *The Canadian Entomologist*, *126*(3), 881–894. <https://doi.org/10.4039/Ent126881-3>
- Stapel, J. O., Cortesero, A. M., & Lewis, W. J. (2000). Disruptive sublethal effects of insecticides on biological control: Altered foraging ability and life span of a parasitoid after feeding on extrafloral nectar of cotton treated with systemic insecticides. *Biological Control*, *17*(3), 243–249. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0795>
- Stell, E., Meiss, H., Lasserre-joulin, F., & Therond, O. (2022). Towards Predictions of Interaction Dynamics between Cereal Aphids and Their Natural Enemies : A Review. *Insects*, *13*(5), 479. <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/insects13050479>
- Stenberg, J. A., Sundh, I., Becher, P. G., Björkman, C., Dubey, M., Egan, P. A., ... Viketoft, M. (2021). When is it biological control? A framework of definitions, mechanisms, and classifications. *Journal of Pest Science*, *94*(3), 665–676. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01354-7>
- Stouffer, D. B. (2019). All ecological models are wrong, but some are useful. *Journal of Animal Ecology*, *88*(2), 192–195. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12949>
- Stukenbrock, E. H., Banke, S., Javan-Nikkhah, M., & McDonald, B. A. (2007). Origin and domestication of the fungal wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola* via sympatric speciation. *Molecular Biology and Evolution*, *24*(2), 398–411. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl169>
- Sunderland, K. D., & Vickerman, G. P. (1980). Aphid Feeding by Some Polyphagous Predators in Relation to Aphid Density in Cereal Fields. *Journal of Applied Ecology*, *17*(2), 389–396.
- Tamburini, G., De Simone, S., Sigura, M., Boscutti, F., & Marini, L. (2016). Conservation tillage mitigates the negative effect of landscape simplification on biological control. *Journal of Applied Ecology*, *53*(1), 233–241. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12544>
- Tarantola, A. (2004). Inverse problem theory and methods for model parameter estimation. Philadelphia, PA: Society for Industrial and Applied Mathematics
- Tenhumberg, B., & Poehling, H. (1995). Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: Aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture*,

*Ecosystems & Environment*, 52, 39–43.

- Thébault, E., & Loreau, M. (2003). Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(25), 14949–14954. <https://doi.org/10.1073/pnas.2434847100>
- Théron, O. (2019). *Analyse , modélisation , évaluation et conception intégrées des systèmes et territoires agricoles*. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National Polytechnique (Toulouse). tel-02791741
- Théron, O., Duru, M., Roger-estradé, J., & Richard, G. (2017). *A new analytical framework of farming system and agriculture model diversities . A review*. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0429-7>
- Thierry, H., Monteil, C., Parry, H., & Vialatte, A. (2021). Simulating seasonal drivers of aphid dynamics to explore agronomic scenarios. *Ecosphere*, 12(5). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3533>
- Thierry, H., Vialatte, A., Choisis, J. P., Gaudou, B., Parry, H., & Monteil, C. (2017). Simulating spatially-explicit crop dynamics of agricultural landscapes: The ATLAS simulator. *Ecological Informatics*, 40(May), 62–80. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2017.05.006>
- Thies, C., Haenke, S., Scherber, C., Bengtsson, J., Bommarco, R., Clement, L. W., ... Tschardtke, T. (2011). The relationship between agricultural intensification and biological control: Experimental tests across Europe. *Ecological Applications*, 21(6), 2187–2196. <https://doi.org/10.1890/10-0929.1>
- Thies, C., Roschewitz, I., & Tschardtke, T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1559), 203–210. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2902>
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101(October 2002), 18–25.
- Thompson, R. M., Brose, U., Dunne, J. A., Hall, R. O., Hladysz, S., Kitching, R. L., ... Tylianakis, J. M. (2012). Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(12), 689–697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Thomsen, P. F., & Sigsgaard, E. E. (2019). Environmental DNA metabarcoding of wild flowers reveals diverse communities of terrestrial arthropods. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1665–

1679. <https://doi.org/10.1002/ece3.4809>

- Thomson, L. J., Macfadyen, S., & Hoffmann, A. A. (2010). Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. *Biological Control*, *52*(3), 296–306. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.01.022>
- Thorbeck, 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>
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, *77*(2), 350–363. <https://doi.org/10.2307/2265614>
- Tixier, P., Peyrard, N., Aubertot, J. N., Gaba, S., Radoszycki, J., Caron-Lormier, G., ... Sabbadin, R. (2013). Modelling interaction networks for enhanced ecosystem services in agroecosystems. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 49, pp. 437–480). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00007-X>
- Tosser, V., Canard, E., Barrier, A., Cerrutti, N., Cervek, C., Chabert, A., ... Wartelle, R. (2022). ARENA -Evaluation de la régulation naturelle des ravageurs en grandes cultures par les auxiliaires de cultures : réseau d'observations et construction de ressources pour intégrer c ... *Innovations Agronomiques*, *85*(January), 17–30.
- Trumper, E. V., & Holt, J. (1998). Modelling pest population resurgence due to recolonization of fields following an insecticide application. *Journal of Applied Ecology*, *35*(2), 273–285. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00306.x>
- Tscharntke, T., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., ... Zhang, W. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation*, *204*, 449–458. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001>
- Turner, M. G., Gardner, R. H., & O'Neill, Robert, V. (2006). *Landscape ecology in Theory and Practice*. Springer New York, NY.
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(12), 1351–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Klein, A. M. (2006). Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology*, *87*(12),

3047–3057. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3047:DEFASO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3047:DEFASO]2.0.CO;2)

- Valantin-Morison, M., Meynard, J. M., & Doré, T. (2007). Effects of crop management and surrounding field environment on insect incidence in organic winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Crop Protection*, 26(8), 1108–1120. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2006.10.005>
- van Emden, H. F., Storeck, A. P., Douloumpaka, S., Eleftherianos, I., Poppy, G. M., & Powell, W. (2008). Plant chemistry and aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae): Imprinting and memory. *European Journal of Entomology*, 105(3), 477–483. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.061>
- van Lenteren, J. C. (2012). The state of commercial augmentative biological control: Plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>
- Vanpeene S., Bouget C. (2022) Biosefair Synthèse de l’atelier « Opportunités des technologies innovantes d’échantillonnage et d’identification de la biodiversité » <https://intranet.inrae.fr/metaprogrammes/Les-differents-metaprogrammes/BIOSEFAIR/BIOSEFAIR-atelier-methodes-sept-2022>
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., & Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, 110–117. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027>
- Vialatte, A. (2006). Ecologie du puceron *S. Avenae* Dans un Paysage Agricole: Application au Raisonnement de la Lutte Intégrée et Chimique sur Blé au Printemps. Ph.D. Thesis, Agrocampus Ouest, Rennes, France
- Villeneuve-Chasset, J. (2006). “Etude de la Bio-écologie des Névroptères dans une perspective de lutte biologique par conservation.”
- Vinatier, F., Gosme, M., & Valantin-Morison, M. (2012). A tool for testing integrated pest management strategies on a tritrophic system involving pollen beetle, its parasitoid and oilseed rape at the landscape scale. *Landscape Ecology*, 27(10), 1421–1433. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9795-3>
- Volterra, V. (1927). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 119(2983), 12–13. <https://doi.org/10.1038/119012b0>

- Wallschläger, D. (1980). Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia*, 36(4), 412. <https://doi.org/10.1007/BF01975119>
- Wang, S., & Brose, U. (2018). Biodiversity and ecosystem functioning in food webs: the vertical diversity hypothesis. *Ecology Letters*, 21(1), 9–20. <https://doi.org/10.1111/ele.12865>
- Weiner, J. (2003). Ecology – the science of agriculture in the 21st century. *The Journal of Agricultural Science*, 141(3–4), 371–377. <https://doi.org/10.1017/S0021859603003605>
- Welch, K. D., & Harwood, J. D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy-pest interactions in a changing environment. *Biological Control*, 75(January), 18–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.01.004>
- Werf, W. Van Der. (1995). *How do immigration rates affect predator / prey interactions in field crops? Predictions from simple models and an example involving the spread of aphid-borne viruses sugar beet*. 70, 295–312.
- Werner, E. E., & Peacor, S. D. (2003). A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84(5), 1083–1100. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1083:AROTII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1083:AROTII]2.0.CO;2)
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J., Ferrer, A., & Peigné, J. (2014). *Agroecological practices for sustainable agriculture . A review*. 2050, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7>
- Whitby, M. D., Kieran, T. J., Glenn, T. C., & Allen, C. (2020). Agricultural pests consumed by common bat species in the United States corn belt: The importance of DNA primer choice. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 303(August), 107105. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107105>
- White, E. P., Ernest, S. K. M., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(6), 323–330. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.03.007>
- Whitney, K. S., Meehan, T. D., Kucharik, C. J., Zhu, J., Whitney, K. S., Meehan, T. D., ... Gratton, C. (2016). *Explicit modeling of abiotic and landscape factors reveals precipitation and forests associated with aphid abundance*. 26(8), 2600–2610.
- Winder, L., Alexander, C. J., Holland, J. M., Symondson, W. O. C., Perry, J. N., & Woolley, C. (2005). Predatory activity and spatial pattern: The response of generalist carabids to

- their aphid prey. *Journal of Animal Ecology*, 74(3), 443–454.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00939.x>
- Woodward, G., Blanchard, J., Lauridsen, R. B., Edwards, F. K., Jones, J. I., Figueroa, D., ... Petchey, O. L. (2010). Individual-based food webs. Species identity, body size and sampling effects. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 43).  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385005-8.00006-X>
- Wootton, K. L., Curtsdotter, A., Jonsson, T., Banks, H. T., Bommarco, R., Roslin, T., & Laubmeier, A. N. (2022). Beyond body size—new traits for new heights in trait-based modelling of predator-prey dynamics. *PLoS ONE*, 17(7 July), 1–24.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251896>
- Wootton, K. L., Curtsdotter, A., Roslin, T., Bommarco, R., & Jonsson, T. (2021). Towards a modular theory of trophic interactions. *Functional Ecology*, (September), 1–18.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.13954>
- Yasuda, H., & Kimura, T. (2001). Interspecific interactions in a tri-trophic arthropod system: Effects of a spider on the survival of larvae of three predatory ladybirds in relation to aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98(1), 17–25.  
<https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00752.x>
- Yodzis, P., & Innes, S. (1992). Body Size and consumer-resource dynamics. *The American Naturalist*, 139(6), 1–4.
- Yoo, H. J. S., & O’Neil, R. J. (2009). Temporal relationships between the generalist predator, *Orius insidiosus*, and its two major prey in soybean. *Biological Control*, 48(2), 168–180.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.10.007>
- Zhao, Zi-hua, Shi, P., Hui, C., Ouyang, F., Ge, F., & Li, B. (2013). *Solving the pitfalls of pitfall trapping : a two-circle method for density estimation of ground-dwelling arthropods*. 865–871. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12083>
- Zhao, Zihua, & Reddy, G. V. P. (2019). Semi-natural habitats mediate influence of inter-annual landscape variation on cereal aphid-parasitic wasp system in an agricultural landscape. *Biological Control*, 128(May 2018), 17–23.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.09.011>
- Zhou, H. bo, Chen, J. lian, Liu, Y., Francis, F., Haubruge, E., Bragard, C., ... Cheng, D. fa. (2013). Influence of Garlic Intercropping or Active Emitted Volatiles in Releasers on

Aphid and Related Beneficial in Wheat Fields in China. *Journal of Integrative Agriculture*,  
12(3), 467–473. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(13\)60247-6](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(13)60247-6)



---

# *Annexes*

---



## 8. Annexe 1 : Grille d'entretien – Enquêtes conseillers agricole – Hélène Lirot 2022

Durée :

Date :

Heure :

Mail :

Enregistrement oui / non

Nom et prénom :

Téléphone :

Identifiant pour retranscription :

Age :

Adresse :

Thème	Question générale	Précision	Prise de note
<b>Qui êtes-vous ?</b>	Quelle formation ?		
	Qu'est-ce que vous faites ?	Métier	
		Type d'organisme	
		Ancienneté	
	Département		
	Missions		
	Est-ce que vous faites du conseil aux agriculteurs sur les pucerons ?	Nb agriculteurs conseillés par an  En grandes cultures ? Céréales à paille ?  Quels types de conseils ?  Sur la base de quelles sources d'information ?	
	Quels rôles jouent la biodiversité dans la santé des plantes ?		

<p>Peut-on se passer des pesticides pour la santé des plantes pour la réguler les pucerons ?</p> <p>Peut-on s'appuyer sur les auxiliaires de cultures pour la régulation des pucerons ?</p> <p>Quelles sont vos préoccupations sanitaires actuelles en grandes cultures ?</p>	<p>Besoins d'outils sur d'autres ravageurs de céréales ?</p> <p>Besoins d'outils pour les pucerons sur autres grandes cultures ?</p> <p>Vu la suppression des néonicotinoïdes, voyez-vous revenir certaines attaques de ravageurs ? lesquelles ?</p>	<p>Colza – betterave</p>
<p>Quelles méthodes pour lutter contre les pucerons conseillez-vous le plus souvent aux agriculteurs ?</p> <p>Quelles alternatives ?</p> <p>Réalisez-vous un diagnostic de terrain des pucerons avant de conseiller un agriculteur ?</p> <p>Réalisez-vous un diagnostic de terrain des auxiliaires avant de conseiller un agriculteur ?</p>	<p>Si non, pourquoi ?</p> <p>Si oui, comment ?</p> <p>Méthodes</p> <p>Difficultés</p> <p>Si oui, comment ?</p> <p>Quels groupes d'auxiliaires</p> <p>Difficultés</p>	<p>1 : Coccinelle ; 2 : Larve syrpe ; 3 : Syrpe adulte ; 4 : Chrysope ; 5 : Momies ; 6 : Guêpe parasitoïde ; 7 : Champignon entomophage ; 8 : Cantharide ; 9 : Araignée ; 10 : Opilion ; 11 : Carabes ; 12 : Staphylins</p>
<p>De quoi avez-vous besoin pour améliorer votre diagnostic et votre conseil sur les pucerons ?</p>		

Observations de terrain

<b>Outils de prévision des régulations</b>	Trouvez-vous pertinent d'avoir des outils qui permettent de prédire :	La dynamique des pucerons ? Les régulations naturelles des ravageurs ?
	Connaissez-vous de tels outils de prévision des régulations ? (degrés de satisfaction)	
	Quelles sont vos attentes vis-à-vis de ces outils ?	
	Quelles sont les sorties / résultats que vous attendez de ces outils ?	Courbe en fonction du temps (lecture graphique) - différents seuils - choix de traitement ou non - un pourcentage de perte de rendement
	Quels sont les usages (cas d'utilisation) que vous souhaiteriez en faire ?	Pourcentage / risque
	Si vous pouviez créer un nouvel outil quelles fonctionnalités aurait-il ?	

→ **Expliquer le modèle :**

<b>Notre outil</b>	Qu'est-ce que vous pensez d'un tel modèle ?	
	Serait-il pertinent pour faire un OAD (outil d'aide à la décision) ?	
	Pensez-vous qu'il manque un processus essentiel ?	

Quels mécanismes seraient à intégrer dans ce modèle ?

Quelles seraient les difficultés dans l'utilisation de ce type de modèle ?

Cet outil pourrait servir à explorer différents scénarios pour observer leurs effets sur les dynamiques de pucerons dans les parcelles.

Tester l'impact des différents effets du changement climatique prévu sur les dynamiques des pucerons ?

Tester les effets d'aménagement du territoire pour des arrivées précoces ou plus tardives de certains axillaires ?

**Qu'est-ce que vous feriez avec ?**

Tester l'effet de l'utilisation de certains insecticides ?

**Qu'est-ce que vous aimeriez tester ?**

**Cas d'utilisation de l'outil possible ?**

Autres ...

Quelles observations seriez-vous prêt à réaliser sur les pucerons et auxiliaires pour renseigner le modèle ?

Quels auxiliaires

Lesquels les plus faciles

= L'idée est d'avoir un protocole qui ne change pas et qui permet d'observer l'ensemble des groupes qui nous intéresse.

1 : Coccinelle ; 2 : Larve syrpe ; 3 : Syrpe adulte ; 4 : Chrysope ; 5 : Momies ; 6 : Guêpe parasitoïde ; 7 : Champignon entomophage ; 8 : Cantharide ; 9 : Araignée ; 10 : Opilion ; 11 : Carabes ; 12 : Staphylins

Quels protocoles ?

Intervalle de temps : entre 2 mesures

Temps de mesure

Echelle de prédiction (sur les prochains jours, prochaines semaines, prochains mois ...)

Quelle(s) forme(s) devrait revêtir ce type d'outil ?

Condition d'utilisation

Temps prise en main

Comment intégreriez-vous cet outil dans le diagnostic que vous réalisez ?

Observations visuelles sur XX épis/tige pucerons et auxiliaires

Pots barber (araignées, carabes, staphylins, opilions)

Aspiration

Abondances – densités de population

Cuvette jaune (impossible)

Excel – application smartphone – logiciel – site internet  
– papier

Clés en main, formation, en groupe, autonome, bulletin santé du végétal

Comment le mettre en œuvre auprès des agriculteurs ?

Avez-vous d'autres informations ou remarques à ajouter ?

Avez-vous des idées de personnes potentiellement intéressées pour échanger et répondre à mes questions sur ce sujet ?

Conseiller de coopérative

Souhaitez-vous que je vous fasse parvenir à la fin de l'analyse les résultats des enquêtes ?

**Conclusion**

9. Annexe 2 : Grille d'entretien – Enquêtes personnels des instituts techniques – Hélène Lirot – 2022

Durée :

Date :

Heure :

Mail :

Enregistrement oui / non

Nom et prénom :

Téléphone :

Identifiant pour retranscription :

Age :

Adresse :

Thème	Question générale	Précision		
<b>Qui êtes-vous ?</b>	Quelle formation ?			
		Métier		
		Type d'organisme et description		
	Qu'est-ce que vous faites ?	Ancienneté		
		Département		
		Missions		
		Combien d'agriculteurs conseillez-vous par an		
		En grandes cultures ?		
	Est-ce que vous faites du conseil aux agriculteurs sur les pucerons ?	Quels types de conseils ? Sur la base de quelles sources d'information ?		
		Quelles méthodes pour lutter contre les pucerons conseillez-vous le plus souvent aux agriculteurs ?		
	Peut-on se passer des pesticides pour la santé des plantes pour la réguler les pucerons ?			
	Peut-on s'appuyer sur les auxiliaires de cultures pour la régulation des pucerons ?			
	Arrêt néonicotinoïde : attaque plus présente ?			

Outils de prévision des régulations	<p>Quels sont les outils que vous connaissez pour étudier les invasions de ravageurs des grandes cultures ?</p> <p>Quelles sont vos attentes vis-à-vis de ces outils ?</p> <p>Quelles sont les sorties / résultats que vous attendez de ces outils ?</p> <p>Quels sont les usages (cas d'utilisation) que vous souhaiteriez en faire ?</p> <p>Si vous pouviez créer un nouvel outil quelles fonctionnalités auraient-il ?</p>	
--	---	--

**Expliquer le modèle**

Notre outil	<p>Qu'est-ce que vous pensez d'un tel modèle / outil?</p> <hr/>	
	<p>Serait-il pertinent pour faire un OAD ?</p> <hr/>	
	<p>Selon vous, quels mécanismes seraient à intégrer dans ce modèle ?</p> <hr/>	
	<p>Pensez-vous qu'il manque un processus essentiel ?</p> <p>Quelles seraient les difficultés dans l'utilisation de ce type de modèle ?</p> <p>Cet outil pourrait servir à explorer différents scénarii pour observer leurs effets sur les dynamiques de pucerons dans les parcelles.</p> <p><b>Qu'est-ce que vous feriez avec ?</b></p> <p><b>Qu'est-ce que vous aimeriez tester ?</b></p> <p><b>Cas d'utilisation de l'outil possible ?</b></p>	<p>Tester l'impact des différents effets du changement climatique prévu sur les dynamiques des pucerons ?</p> <p>Tester les effets d'aménagement du territoire pour des arrivées précoces ou plus tardives de certains axillaires ?</p> <p>Tester l'effet de l'utilisation de certains insecticides ?</p> <p>Autres ...</p>

<p>Quelles observations seriez-vous prêt à réaliser sur les pucerons et auxiliaires pour renseigner le modèle ?</p> <p>= L'idée est d'avoir un protocole qui ne change pas et qui permet d'observer l'ensemble des groupes qui nous intéresse.</p> <p>Quelle(s) forme(s) devrait revêtir ce type d'outil ?</p> <p>Comment intégreriez-vous cet outil dans le diagnostic que vous réalisez ?</p> <p>Comment le mettre en œuvre auprès des agriculteurs ?</p>	<p>Quels auxiliaires</p> <p>Quels protocoles ?</p> <p>Intervalle de temps</p> <p>Echelle de prédiction</p> <p>Excel, application smartphone, logiciel, site internet, papier</p> <p>1 : Coccinelle ; 2 : Larve syrpe ; 3 : Syrpe adulte ; 4 : Chrysope ; 5 : Momies ; 6 : Guêpe parasitoïde ; 7 : Champignon entomophage ; 8 : Cantharide ; 9 : Araignée ; 10 : Opilion ; 11 : Carabes ; 12 : Staphylins</p>
<p><b>Conclusion</b></p> <p>Avez-vous d'autres informations ou remarques à ajouter ?</p> <p>Avez-vous des idées de personnes potentiellement intéressées pour échanger et répondre à mes questions sur ce sujet ?</p>	





