



Analyse des déterminants des attaques de *Meligethes aeneus* (Coleoptera, Nitidulidae) et de sa régulation biologique à l'échelle d'un paysage agricole: contribution à l'amélioration de la protection intégrée du colza.

Adrien Rusch

► **To cite this version:**

Adrien Rusch. Analyse des déterminants des attaques de *Meligethes aeneus* (Coleoptera, Nitidulidae) et de sa régulation biologique à l'échelle d'un paysage agricole: contribution à l'amélioration de la protection intégrée du colza.. Ecosystèmes. AgroParisTech, 2010. Français. NNT : 2010AGPT0094 . pastel-00589802

HAL Id: pastel-00589802

<https://pastel.hal.science/pastel-00589802>

Submitted on 2 May 2011

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.



Doctorat ParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement**

(AgroParisTech)

Spécialité : AGRONOMIE

présentée et soutenue publiquement par

Adrien RUSCH

le 16 Décembre 2010

**Analyse des déterminants des attaques de *Meligethes aeneus*
(Coleoptera, Nitidulidae) et de sa régulation biologique à
l'échelle d'un paysage agricole : Contribution à l'amélioration
de la protection intégrée du colza.**

Directeur de thèse : **Jean ROGER-ESTRADE**

Co-encadrement de la thèse : **Muriel VALANTIN-MORISON, Jean-Pierre SARTHOU**

Jury :

M. Philippe JEANNERET, Directeur de recherche, AGROSCOPE
M. Eric MALEZIEUX, Directeur de recherche, CIRAD
M. Xavier PINOCHET, Direction scientifique, CETIOM
M. Manuel PLANTEGENEST, Maître de conférence, AgrocampusOuest
M. Sylvain PLANTUREUX, Professeur, ENSAIA-INPL
M. Jean ROGER-ESTRADE, Professeur, AgroParisTech
M. Jean-Pierre SARTHOU, Maître de conférence, INP-ENSAT
Mme Muriel VALANTIN-MORISON, Chargée de recherche, INRA

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur

Aux enfants du 26 rue d'Ulm,

Remerciements

Ce travail de thèse doit beaucoup à de nombreuses personnes. Je voudrais d'abord remercier Muriel Valantin-Morison, Jean-Pierre Sarthou et Jean Roger-Estrade qui ont encadré ce travail de thèse. Votre grande complémentarité et disponibilité m'ont permis de mener à bien ce travail. Merci pour vos compétences, vos connaissances, votre rigueur et votre enthousiasme.

Je souhaiterais également remercier Séverine Suchail pour l'aide précieuse qu'elle m'a apportée sur l'analyse des sucres, Jean-Marc Gilliot pour ses compétences en SIG et Annie Ouin pour son aide sur les analyses paysagères. Je tiens également à remercier David Makowski et Arnaud Gauffreteau pour leurs précieux conseils en statistiques. Je suis extrêmement reconnaissant à Christer Nilsson pour ses connaissances et ses conseils sans lesquels je n'aurais pu réaliser ce travail.

Je remercie également les membres de mon comité de pilotage qui ont contribué aux avancées de ce travail par leurs critiques pertinentes. Merci à Nathalie Colbach, Claire Lavigne, Brigitte Frérot, Yannick Ballanger, Xavier Pinochet et Annie Ouin.

Je remercie Phillipe Jeanneret et Eric Malézieux pour avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail et Sylvain Plantureux, Manuel Plantegenest et Xavier Pinochet d'avoir accepté d'en être les examinateurs.

Je tiens à remercier l'UMR Dynafor pour m'avoir accueillie ponctuellement et m'avoir conseillé sur mon travail. Merci à Gérard balent, Marc Deconchat et David Sheeren.

Je tiens à remercier l'ensemble de l'équipe technique de l'UMR Agronomie pour leur aide dans la collecte des données et les mesures. Je tiens particulièrement à remercier Arnaud Butier et Gilles Grandeau sans qui le travail de terrain n'aurait été possible. Merci également à Dorothée Siou, Céline Robert et Guillaume Lajarrige. Je tiens également à remercier Joëlle Brun et Michèle Fanucci pour leurs appuis administratifs et Alain Bône pour sa réactivité vis-à-vis de mes requêtes bibliographiques. Je tiens plus généralement à remercier l'ensemble de l'UMR agronomie et des thésards de Grignon pour ces trois années passées à vos côtés.

Je suis extrêmement reconnaissant aux agriculteurs qui ont accepté de participer à ce travail et qui, par leurs questions, m'ont souvent ramené « les pieds sur Terre ». Je remercie également les Chambres d'agriculture de l'Eure et de la Seine-Maritime et plus particulièrement Franck Lecomte, Amélie Lefèvre, Bertrand Omon, Thomas Pollet et Méline Schmit pour m'avoir facilité les rencontres avec les agriculteurs. Merci à Véronique Sarthou pour son investissement sur la construction des tentes à émergences. Merci également à Suzette Tanis-Plant et à Donald White pour leurs conseils et leurs corrections de l'anglais.

Enfin, je tiens à remercier mes amis, la famille Villain et ma famille qui par leurs soutiens et leurs encouragements m'ont permis de mener à terme ce travail. Mes derniers remerciements vont, bien sûr, à Marie pour son soutien sans faille et sa patience. Sans toi rien de tout cela n'aurait été possible.

Table des matières

Introduction et problématique	1
--	----------

1 Contexte général.....	1
1.1 Les nouveaux enjeux de la production agricole	1
1.2 Biodiversité et services écosystémiques dans les agroécosystèmes	2
1.3 Intensification des pratiques, lutte chimique et bioagresseurs	3
2 Vers une approche intégrée de la protection des cultures : de l'échelle de la parcelle à celle du paysage	4
2.1 Le concept de protection intégrée	4
2.2 La lutte biologique par conservation : un levier important de la protection intégrée.....	5
2.3 L'échelle du paysage : perspective d'une vision systémique de la protection intégrée	6
3 Influence du paysage sur les dynamiques de populations.....	7
3.1 Concepts théoriques	7
3.2 Analyse des structures spatiales et dynamiques des populations	9
3.3 Contexte paysager et échelle spatiale fonctionnelle	10
3.4 Habitats semi-naturels et régulation biologique des ravageurs	12
4 Modèle d'étude et bilan des connaissances actuelles	13
4.1 Le colza d'hiver	14
4.2 Le méligèthe du colza	15
4.3 Les ennemis naturels des méligèthes : le rôle important des parasitoïdes	18
4.4 Bilan des connaissances actuelles sur les effets de pratiques agricoles et du paysage sur notre modèle d'étude	20
5 Questions de recherche et démarche générale du travail	24
5.1 Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur le contrôle biologique des ravageurs des cultures : Etat de l'art.....	24
5.2 Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur les populations de méligèthes.....	25
5.3 Le rôle des habitats semi-naturels pour l'hivernation de <i>Meligethes aeneus</i> : suivi des populations à l'émergence et prise en compte des déterminants locaux et paysagers.	26
5.4 Effets multi-échelles du travail du sol et du contexte paysager sur la régulation biologique de <i>Meligethes aeneus</i>	27
5.5 Acquisition de connaissances sur l'état nutritionnel du parasitoïde univoltin <i>Tersilochus heterocerus</i> au champ.....	27
5.6 Performances des indicateurs paysagers pour prédire des infestations importantes de méligèthes et une régulation biologique efficace.....	28

Matériel et Méthodes	30
-----------------------------------	-----------

1 La zone d'étude.....	30
2 Echantillonnage des parcelles cibles	30
3 Cartographie et digitalisation des paysages	31
4 Analyse du contexte paysager	31
5 Caractéristiques des pratiques agricoles à la parcelle et dans le paysage	32

6	<i>Mesures sur chacun des niveaux trophiques de notre modèle</i>	33
6.1	Echantillonnage des méligèthes adultes à l'émergence	33
6.2	Mesures réalisées sur le peuplement cultivé	33
6.3	Echantillonnage et mesures sur les populations de méligèthes adultes au champ.....	34
6.4	Echantillonnage et mesures sur les larves de méligèthes.....	35
6.5	Echantillonnage et mesures sur les parasitoïdes adultes	35

Chapitre 1 : Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur le contrôle biologique des ravageurs des cultures : Etat de l'art. 37

1	<i>Introduction.....</i>	38
2	<i>Arthropod dynamics and trophic interactions within the agricultural landscape.....</i>	40
3	<i>The role of semi-natural habitats on pest and natural enemy populations</i>	42
3.1	Alternative hosts and prey	43
3.2	Alternative sources of pollen and nectar	44
3.3	Shelter and overwintering areas	44
3.4	Interface between crop and semi-natural habitats.....	45
3.5	Effect of landscape context on biological control	46
4	<i>Natural enemy biodiversity and insect pest suppression</i>	47
5	<i>Effects of crop management on pests and their natural enemies.....</i>	49
5.1	Within-field diversity	50
5.2	Host plant resistances.....	50
5.3	Nitrogen fertilization	51
5.4	Tillage	52
5.5	Sowing date, plant density and harvesting date.....	53
5.6	Crop rotation.....	54
5.7	Pesticide use	54
6	<i>General effects of farming systems on natural enemy biodiversity, pests and subsequent biological control.....</i>	55
7	<i>Integrating farming systems, crop management and landscape context to understand biological control mechanisms</i>	56
7.1	Integrating farming system	56
7.2	Integrating crop management.....	59
7.3	Interaction between farming practices and landscape context.....	59
8	<i>Conclusions.....</i>	60

Chapitre 2 : Effets des pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle et du contexte paysager sur l'abondance et les dégâts de Meligethes aeneus F. 62

1	<i>Introduction.....</i>	63
2	<i>Material and Methods</i>	65
2.1	Study site and experimental design.....	65
2.2	Local crop management variables and landscape metrics	66
2.3	Pollen beetle infestations and crop damage	67
2.4	Data analyses	67

3	Results	69
4	Discussion	70
4.1	Local effect of crop management	71
4.2	Landscape context effect	72
5	Conclusions	73

Chapitre 3 : Le rôle des habitats semi-naturels pour l’hivernation de <i>Meligethes aeneus</i>: suivi des populations à l’émergence et prise en compte des déterminants locaux et paysagers.		76
---	--	-----------

1	Introduction	78
2	Materials and methods	79
2.1	Study sites.....	79
2.2	Sampling design.....	80
2.3	Habitat survey	81
2.4	Landscape variables.....	81
2.5	Data analyses	82
3	Results	82
3.1	Habitat type	83
3.2	Habitat and landscape characteristics	83
4	Discussion	84
4.1	Habitat type	84
4.2	Local habitat characteristics	85
4.3	Landscape structure.....	86
5	Conclusions	87

Chapitre 4 : Effets multi-échelles du travail du sol et du contexte paysager sur la régulation biologique de <i>Meligethes aeneus</i>.		90
---	--	-----------

1	Introduction	93
2	Materials and methods	94
2.1	Study site and experimental design.....	94
2.2	Landscape characteristics and crop management survey	95
2.3	Rates of parasitism	96
2.4	Statistical analyses.....	96
3	Results	98
3.1	Total parasitism rates	98
3.2	Parasitism rates by <i>Tersilochus heterocerus</i>	99
3.3	Parasitism rates by <i>Phradis</i> spp.	100
4	Discussion	100
4.1	Influence of landscape complexity and OSR _{n-1} fields	101
4.2	Scale effects and movement behaviours.....	102
4.3	Differences between species.....	103
4.4	Implications for pest management.....	104

<i>Supplementary analyses about the influence of landscape context on parasitism rates of pollen beetle larvae.</i>	105
1 Results	105
1.1 Total parasitism rates	105
1.2 Parasitism rates due to <i>Tersilochus heterocerus</i>	106
1.3 Parasitism rates due to <i>Phradis</i> spp.	106
2 Conclusion on the complementary analysis	107

Chapitre 5 : Acquisition de connaissances sur l'état nutritionnel du parasitoïde univoltin *Tersilochus heterocerus* au champ.....109

1 Introduction	110
2 Material and Method	112
2.1 Field experiments and sites	112
2.2 Insect sampling	113
2.3 HPAEC analysis	113
2.4 Physiological parameters	114
2.5 Statistical analysis	114
3 Results	114
3.1 Sugar levels at the time of emergence	114
3.2 Sugar levels of males and females in the field	115
3.3 Sugar levels of adults in the field since the beginning of flowering	116
3.4 The <i>p</i> ratio values and patterns of feeding history in the field	116
4 Discussion	116

Chapitre 6 : Performances des indicateurs paysagers pour prédire des infestations importantes de méligèthes et une régulation biologique efficace 121

1 Introduction	122
2 Material and methods	125
2.1 Study area and data collection	125
2.2 Receiver operating characteristic (ROC) curve analysis	126
2.3 Optimal threshold	128
2.4 Posterior probability	128
2.5 Maps	128
2.6 Logistic regression	129
3 Results	130
3.1 AUC values of individual indicators	130
3.2 Logistic regression models	131
3.3 Optimal thresholds	132
3.4 Maps	132
4 Discussion	133
5 Conclusion	137

Chapitre 7 : Discussion générale et perspectives	139
1 Bilan du travail et retour sur la démarche de notre étude	139
1.1 Bilan des connaissances produites et retour sur les objectifs du travail	139
1.2 Discussion de nos résultats par rapport à l'état des connaissances.....	143
1.3 Retour sur la démarche et limites de notre étude	147
2 Implications des connaissances produites pour la protection intégrée des cultures...150	
2.1 Quels leviers d'actions et quelles orientations pour la gestion intégrée de <i>Meligethes aeneus</i> ?	150
2.2 Ambivalence de l'effet de la complexité du paysage, métapopulation et stratégies de gestion à l'échelle régionale.....	152
3 Perspectives.....	156
3.1 Etude des processus de dispersion des populations de ravageurs et de leurs ennemis naturels à différentes échelles	156
3.2 Modélisation	157
3.3 Indicateurs paysagers et conception de paysages fonctionnels	158
Références.....	160

INTRODUCTION ET PROBLEMATIQUE

Introduction et problématique

1 Contexte général

1.1 Les nouveaux enjeux de la production agricole

Durant ces 60 dernières années, les modes de production agricole des pays du Nord ont subi de profonds changements. En effet, au lendemain de la seconde Guerre Mondiale, l'agriculture se voit fixer un défi majeur : nourrir une population grandissante et permettre à l'Europe d'atteindre son autosuffisance alimentaire. Dès lors, l'objectif principal des politiques agricoles, des forces de recherche et des agriculteurs est d'augmenter la productivité, entraînant ainsi une intensification importante des modes de conduite par le recours à une forte mécanisation et à une utilisation massive d'intrants, notamment d'engrais et de produits phytosanitaires de synthèse. En quelques dizaines d'années, le paysage agricole des pays du Nord passe alors d'une paysannerie traditionnelle à une production agricole intensive très dépendante de l'industrie pétrochimique et de plus en plus vulnérable aux bioagresseurs¹. Ces nouvelles pratiques agricoles ont bel et bien conduit à une augmentation de la productivité mais ont également entraîné des impacts environnementaux et sanitaires considérables.

D'abord, l'utilisation massive de fertilisants et de pesticides est reconnue comme ayant des effets néfastes sur les écosystèmes et la santé humaine (Horrigan et al., 2002). Ensuite, l'agriculture moderne, à travers l'intensification des pratiques agricoles et la simplification des paysages, est reconnue comme responsable de nombreux impacts négatifs à différentes échelles : (i) aux échelles locales, avec l'augmentation des processus d'érosion, une moins bonne fertilité des sols ou une diminution de la biodiversité cultivée; (ii) aux échelles régionales, avec la pollution des eaux superficielles et souterraines ou l'eutrophisation d'écosystèmes aquatiques ; (iii) et aux échelles globales, avec l'émission importante de gaz à effet de serre ou l'érosion de la biodiversité (Matson et al. 1997; Tilman et al. 2002 ; Stoate et al. 2001).

Dans ce contexte, la production agricole mondiale doit faire face à de nouveaux enjeux à la croisée de deux dimensions : atteindre des objectifs de production grandissants tout en limitant les impacts sur l'environnement pour ne pas compromettre la disponibilité future des ressources. Le défi d'une agriculture plus durable, en termes économique et environnemental, mais aussi plus productive nécessite donc de développer des systèmes de production

¹ Bioagresseurs : organismes susceptibles de générer des pertes de récoltes directes ou indirectes : pertes de rendement (quantitatif et/ou qualitatif), coût supplémentaire de récolte ou de tri. Les bioagresseurs regroupent, entre autres, les adventices, les insectes, les champignons pathogènes, les virus, les mollusques, les nématodes...(Zadoks, 1993)

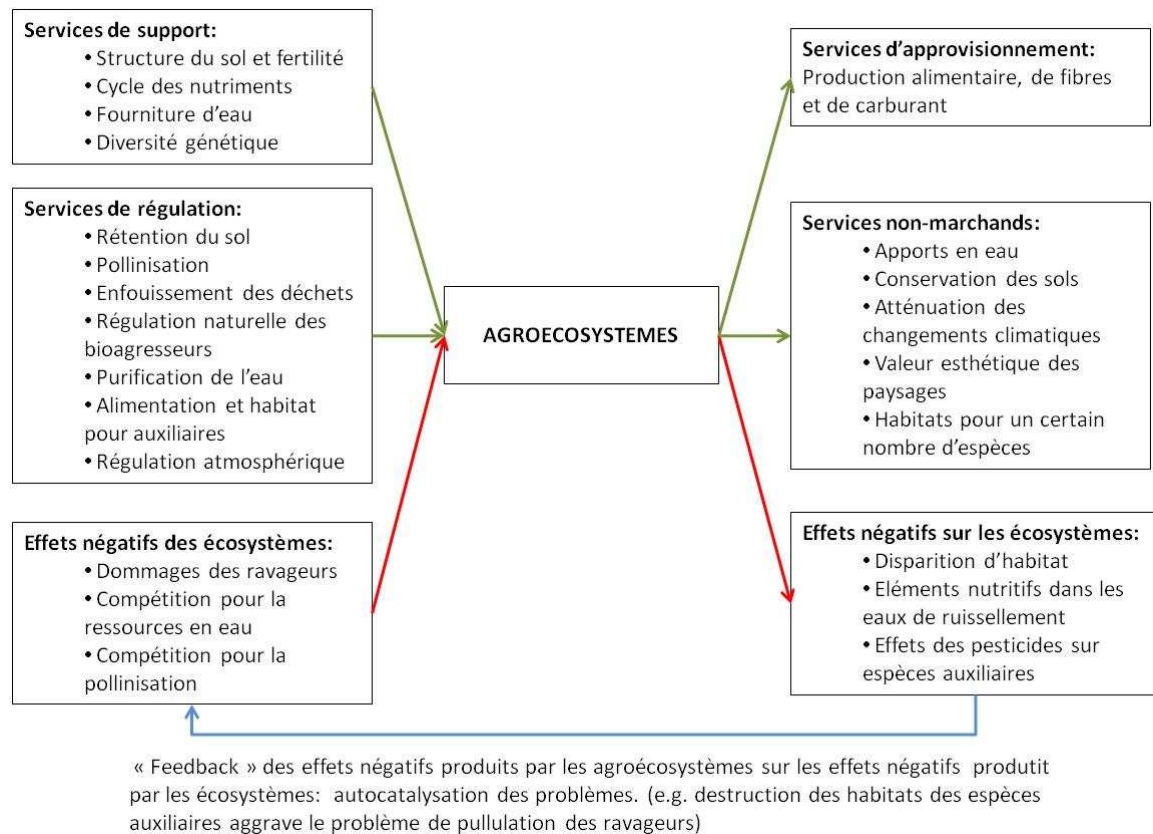


Figure 1. 1: Services écosystémiques et externalités négatives dans les agroécosystèmes (adapté de Zhang et al., 2007). Les flèches vertes indiquent les services positifs et les flèches rouges, les externalités négatives. La flèche bleue souligne l'effet auto-catalytique potentiel entre les externalités négatives.

écologiquement performants qui intègrent des connaissances fines du fonctionnement du champ cultivé, notamment autour de la composante biologique de l'agroécosystème et des services rendus par la biodiversité.

1.2 Biodiversité et services écosystémiques dans les agroécosystèmes

Le terme de biodiversité, inventé en 1985 par le journaliste W. G. Rosen, est défini officiellement en 1992 par la convention sur la diversité biologique ouverte à la signature des Etats lors de la conférence de Rio. La biodiversité est alors définie comme : *“the variability among living organisms from all sources including, inter alia, terrestrial, marine and other aquatic ecosystems and the ecological complexes of which they are part; this includes diversity within species, between species and of ecosystems.”* (The Convention on Biological Diversity, 1992). Cette définition est née dans un contexte de prise de conscience de la menace que représentent les activités humaines sur la diversité biologique et la disparition d'un certain nombre de taxons.

Cette prise en compte de l'impact des activités humaines et la nécessité de maintenir certains niveaux de biodiversité sont rapidement suivies d'une prise de conscience des services rendus par les écosystèmes. Ces services écosystémiques sont définis comme les bienfaits que l'Homme tire, directement ou indirectement, du fonctionnement des écosystèmes et des espèces au sein de ces écosystèmes, qui participent au bien-être humain (Costanza et al., 1997 ; MEA, 2005; Daily et al., 2008). Ces services sont classés selon le *Millennium Ecosystem Assessment*¹ (2005) en 4 grandes catégories : des services d'approvisionnement, de support, de régulation et des services culturels. Les services d'approvisionnement peuvent être illustrés par la production d'aliments et de fibres, les services de support par la production d'oxygène atmosphérique ou la formation des sols, les services culturels par le loisir ou la valeur esthétique des écosystèmes, et les services de régulation par le contrôle des ravageurs ou la pollinisation.

Les agroécosystèmes sont des écosystèmes particuliers puisqu'ils ont été modifiés par l'homme pour optimiser les services d'approvisionnement (*i.e.* la production d'aliments, de fibres et de fuel). Ils dépendent et produisent un certain nombre de services écosystémiques, mais sont également soumis à d'importantes externalités négatives, qui diminuent la productivité et augmentent les coûts de production (notion de « dis-services » - Zhang et al. (2007)). La figure 1.1 résume les principaux services et effets négatifs des écosystèmes dans le contexte particulier de la production agricole. Parmi les services écosystémiques qui influent le fonctionnement des agroécosystèmes, les services de régulation remplissent des fonctions particulièrement importantes. Différentes études ont donné une valeur économique aux services rendus par la biodiversité (Costanza et al., 1997 ; Losey and Vaughan, 2006). Bien que les valeurs économiques ne fassent pas consensus, elles ont le mérite de souligner

¹ MEA : le *Millennium Ecosystem Assessment* est un travail d'évaluation des conséquences des changements des écosystèmes pour l'Homme et des connaissances scientifiques nécessaire à la conservation et à la durabilité des écosystèmes et des services qu'ils fournissent. Ce travail a été mené par 1360 experts internationaux de 2001 à 2005.

l'importance souvent sous-estimée voire ignorée des services rendus par les écosystèmes et l'intérêt de les conserver voire de les maximiser.

Le service de régulation naturelle des ravageurs, qui nous intéresse directement dans le cadre de ce travail, est souvent considéré comme l'un des plus importants (417 milliards de dollars (US) par an à l'échelle du globe, selon Costanza et al. 1997). Ce service est rendu par différents organismes tels que des prédateurs (généralistes et spécialistes), des parasitoïdes et des champignons entomopathogènes. L'étude des facteurs permettant d'augmenter les services de régulation naturelle des ravageurs au sein des agroécosystèmes est donc une question scientifique importante.

1.3 Intensification des pratiques, lutte chimique et bioagresseurs

L'Europe est le premier marché mondial des pesticides (31%) et la France se situe au 3ème rang mondial et à la 1ère place européenne des consommateurs de pesticides (Aubertot et al. 2005 ; Deguine et al. 2008). La France comptabilise ainsi 76 100 tonnes de substances actives vendues en 2004, réparties entre les fongicides (49% du volume), les herbicides (34%), les insecticides (3%) et d'autres produits (nématocides, molluscicides, régulateurs de croissance ; 14%). En France, un petit nombre de cultures (céréales à paille, maïs, colza et vigne) occupant moins de 40% de la SAU consomment 79% des pesticides vendus chaque année (Aubertot et al. 2005).

Cette utilisation massive de pesticides comme méthode principale et quasi-exclusive de protection des cultures a des effets néfastes en termes de gestion des populations de bioagresseurs à long terme. D'une part, le recours massif aux pesticides exerce une pression de sélection sur les populations de bioagresseurs, conduisant au développement important de résistances aux molécules utilisées. De plus, le nombre relativement limité de molécules présentes aujourd'hui sur le marché, dû entre autres aux renforcements des processus d'homologation, participe au développement rapide de ces résistances et donc à une durabilité réduite de cette méthode de lutte. D'autre part, en plus de ses effets néfastes sur la santé humaine (Horrigan et al., 2002), la lutte chimique est reconnue comme en partie responsable du déclin de la biodiversité dans les agroécosystèmes et d'une régulation des bioagresseurs par leurs ennemis naturels moins efficace (Le Roux et al., 2008).

De manière générale, l'intensification des modes de production est en partie responsable de la plus grande vulnérabilité des agroécosystèmes aux bioagresseurs. En effet, la réduction importante de la richesse spécifique végétale au sein des agroécosystèmes a entraîné des changements importants dans la composition des communautés et dans les interactions trophiques, notamment entre les ravageurs des cultures et leurs ennemis naturels. Ainsi, différents travaux ont montré qu'il existait une plus faible pression d'insectes ravageurs et de virus dans des systèmes plus diversifiés que dans des monocultures (Russel, 1989 ; Andow, 1991), en raison d'une plus grande difficulté pour le bioagresseur à localiser ou rencontrer la plante hôte et à se déplacer ou se disperser, et d'une régulation naturelle plus importante. Le raccourcissement des rotations et donc la moins grande diversité des espèces cultivées, mais aussi les surfaces importantes en monoculture augmentent le risque de développement des

Encadré 1.1 : Les différentes méthodes de lutte mobilisables en protection intégrée
(d'après Ferron et Deguine, 2005)

- **La lutte génétique** : elle consiste à sélectionner et à utiliser des variétés résistantes pour limiter les dégâts dus aux attaques de bioagresseurs.
- **La lutte chimique** : elle repose sur l'utilisation de pesticides.
- **La lutte biotechnique** : elle consiste à utiliser des produits d'origine biologique qui ne sont pas des organismes vivants, comme l'introduction d'un gène de résistance d'origine bactérienne pour développer des plantes résistantes
- **La lutte culturale** : elle repose sur l'utilisation de techniques agronomiques comme par exemple la modification des successions de culture, l'implantation de couverts intermédiaires, ou des modifications de dates et de densité de semis, pour limiter le développement des ennemis des cultures de manière préventive ou curative
- **La lutte physique** : elle repose sur l'utilisation de techniques utilisant des moyens d'actions physiques (thermiques, mécaniques...) pour limiter l'impact des populations de bioagresseurs
- **La lutte biologique** : elle repose sur l'utilisation d'organismes vivants (insectes, bactéries, champignons, nématodes...) pour limiter les populations de bioagresseurs et recouvre des stratégies différentes.

maladies telluriques et participent à la perte de biodiversité (Thrupp, 1998 ; Le Roux et al., 2008). Enfin, la destruction des habitats semi-naturels et l'augmentation des surfaces cultivées en monoculture diminuent l'abondance et la diversité des antagonistes des bioagresseurs en les privant de ressources diverses (supports de conservation, aliments végétaux, proies et hôtes primaires et secondaires, sites d'hivernation) et peuvent ainsi favoriser la dispersion des ravageurs et des maladies aériennes ou vectorielles (Landis et al., 2000 ; Bianchi et al., 2006 ; Plantegenest et al., 2007 ; Le Roux et al., 2008).

Conclusion : La gestion durable des populations de bioagresseurs ne peut être exclusivement basée sur des méthodes de lutte chimique et il est désormais nécessaire de développer des systèmes de production ayant recours à des méthodes de lutte alternative plus respectueuses de l'environnement, qui utilisent et maximisent les régulations biologiques. C'est dans ce cadre général que se situe notre travail de thèse.

2 Vers une approche intégrée de la protection des cultures : de l'échelle de la parcelle à celle du paysage

2.1 Le concept de protection intégrée

Le concept de lutte intégrée est apparu pour la première fois en 1959 dans une publication de quatre entomologistes de l'université de Californie (Stern et al. 1959) qu'ils définissent alors comme la lutte appliquée contre les bioagresseurs qui combine et intègre la lutte biologique et chimique ("*applied pest control which combines and integrates biological and chemical control*") (Ehler et al., 2006). Une plus large acception sera ensuite adoptée par le panel d'experts de la FAO¹ en 1967 en définissant la lutte intégrée comme un système de gestion des populations de bioagresseurs qui, dans un environnement donné et pour une espèce donnée, met en œuvre toutes les techniques appropriées pour maintenir les populations des espèces nuisibles à des niveaux inférieurs à ceux causant des dommages d'importance économique (Kogan 1998 ; Deguine et al., 2008). La protection intégrée sera ensuite définie sur la base de la lutte intégrée mais prend en compte en plus des exigences économiques, des impératifs écologiques et toxicologiques et privilégie la mise en œuvre des régulations naturelles avant tout (OILB/SROP 1973). Le concept de production intégrée adopte une vision holistique du système et cherche à intégrer les ressources et les processus de régulation naturelle au sein des activités de production dans le but de remplacer au maximum les apports dommageables pour l'environnement et d'assurer le développement d'une agriculture durable (Ferron et Deguine, 2005).

Les fondements du concept de protection intégrée des cultures sont donc la combinaison des méthodes de lutte dans l'espace et dans le temps et la priorité donnée aux régulations naturelles pour gérer les populations de bioagresseurs et limiter leur nuisibilité. Les différentes méthodes de lutte potentiellement mobilisables sont présentées dans l'encadré 1.1.

¹ Food and Agriculture Organization : Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture

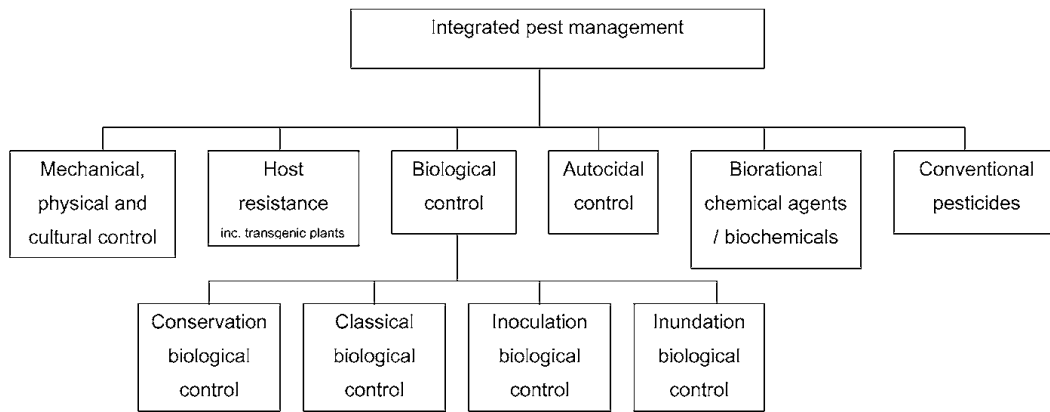


Figure 1. 2: Place des différentes stratégies de lutte biologique au sein des méthodes mobilisables par la protection intégrée. (D'après Eilenberg et al., 2001)

Encadré 1.2 : Méthodes de lutte biologique (d'après Eilenberg et al., 2001)

- **La lutte biologique classique** (*Classical biological control*): dite aussi lutte par importation, elle consiste à introduire intentionnellement un agent de lutte biologique exotique (*i.e.* espèce antagoniste du ravageur ciblé) pour un établissement permanent et un contrôle de ravageurs, généralement non-natifs, sur le long terme. C'est la stratégie qui a longtemps été la plus importante et qui a connu un certain nombre de succès dont l'exemple le plus connu est le contrôle de la cochenille australienne (*Icerya purchasi*) dans les vergers de citronniers de Californie, par l'importation de deux de ses ennemis naturels (*Rodolia cardinalis* et *Cryptochaetum iceryae*) en 1889 par John Riley et collaborateurs (Sweetman, 1936).
- **La lutte biologique par augmentation**: elle recouvre les stratégies d'augmentation par inoculation (*Inoculative biological control*) et par inondation (*Inundative biological control*). Ces stratégies consistent à relâcher des auxiliaires dans des environnements où les populations sont absentes ou trop faibles pour assurer un contrôle suffisant (*e.g.* dans des environnements clos comme les serres). Dans la lutte biologique par inoculation l'efficacité de la régulation dépend surtout de la propension de l'agent de lutte à se multiplier et donc de la descendance des organismes introduits, alors que la lutte biologique par inondation consiste à relâcher en masse des ennemis naturels élevés en conditions contrôlées.
- **La lutte biologique par conservation** (*Conservation biological control*): Elle repose sur la modification de l'environnement et des pratiques agricoles pour maintenir et stimuler les ennemis naturels dans le but de réduire l'impact des bioagresseurs. Ceci se traduit, par exemple, par la mise en place de bords de champ sans apports d'herbicides pour maintenir une certaine diversité végétale, l'implantation de zones favorables à l'hivernation des prédateurs ou des parasitoïdes ("*beetle banks*") ou de bordures fleuries pour fournir des ressources trophiques nécessaires aux ennemis naturels.

L'ensemble de ces méthodes de lutte peuvent être ainsi combinées à des échelles différentes allant de la parcelle (choix d'une variété résistante), à un groupe de parcelles (maîtriser les contaminations entre parcelles par des opérations culturales précises comme le travail du sol), et jusqu'à l'échelle de la région (diversification des sources de résistance génétique pour augmenter leur durabilité) (Meynard et al., 2003).

2.2 La lutte biologique par conservation : un levier important de la protection intégrée

La lutte biologique est une méthode importante pour la protection intégrée, puisqu'elle constitue l'un des deux piliers de la définition de Stern et al. (1959). Il existe un nombre important de définitions de la lutte biologique, nous retiendrons ici celle d'Eilenberg et al. (2001): "*The use of living organisms to suppress the population density or impact of a specific pest organism, making it less abundant or less damaging than it would otherwise be*". Elle recouvre quatre grandes stratégies qui utilisent des modes d'action bien différents (Figure 1.2) et dont les principes sont exposés dans l'encadré 1.2. Nous présentons ici essentiellement la lutte biologique par conservation puisque l'approche développée dans ce travail¹ s'appuie sur cette méthode.

La lutte biologique par conservation (*Conservation biological control*) vise à préserver et augmenter les populations d'auxiliaires naturellement présents dans les agroécosystèmes grâce à la conservation et la gestion adaptée des éléments du paysage (Landis et al., 2000). Dans cette approche, l'objectif est de maximiser l'impact des ennemis naturels en adoptant des pratiques agricoles et des gestions d'habitats semi-naturels qui favorisent le développement des populations d'auxiliaires en leur fournissant des ressources écologiques fondamentales (Landis et al. 2000 ; Gurr et al., 2003). Les trois leviers/ressources clés qui permettent de stimuler ou d'augmenter les populations d'ennemis naturels sont : la création ou l'entretien de sites d'hivernation, l'apport des sources de nourriture sous forme de pollen ou de nectar, et le développement et le maintien de proies ou d'hôtes alternatifs (Landis et al. 2000) (Ces notions seront développées en détails au Chapitre 1).

Dans notre contexte de production moderne, la lutte biologique par conservation n'a eu que très peu d'échos au sein de la protection intégrée et ne connaît que depuis peu un regain d'intérêt tant en matière de recherche que de développement. Cette approche apparaît comme très complémentaire des autres méthodes de lutte et comme un des leviers majeurs de la protection intégrée. En effet, là où les autres méthodes de lutte ne cherchent, en général, qu'à traiter le problème de manière curative et souvent ponctuellement, la lutte biologique par conservation développe des stratégies de gestion des populations de ravageurs à long terme

¹ Nous considérons dans le cadre de ce travail que les termes de « lutte biologique », « contrôle biologique » ("*biological control*") ou « régulation naturelle » ("*natural pest control*") des ravageurs ont la même acception dans le cadre de la lutte biologique par conservation et dans ce travail. Nous utiliserons donc ces différents termes pour désigner la régulation biologique des ravageurs des cultures par leurs ennemis naturels tout au long de notre étude.

qui passent par la gestion des habitats (cultivés et non cultivés) à des échelles spatio-temporelles différentes.

2.3 L'échelle du paysage : perspective d'une vision systémique de la protection intégrée

Selon Lewis et al. (1997), la mise en place pratique de stratégies de protection intégrée débouche principalement sur des programmes de surveillance d'attaques de ravageurs sur lesquels des seuils de nuisibilité sont utilisés et des conseils de traitements délivrés. Nicholls et Altieri (2004) confirment ce constat d'échec et indiquent que la plupart des programmes d'*Integrated Pest Management* (IPM) se résument en "*Intelligent Pesticide Management*" et ne réussissent pas à mettre en pratique les théories basées sur les fonctionnements écologiques de l'agrosystème. La problématique de la protection intégrée a jusqu'à présent été orientée autour des techniques thérapeutiques permettant de supprimer les bioagresseurs plutôt que de réfléchir aux causes des pullulations de ravageurs, aux raisons de la vulnérabilité des agroécosystèmes et à comment leurs permettre de devenir plus résilients aux pressions exercées par les bioagresseurs.

L'objectif est donc d'arriver à optimiser le système en maximisant les capacités de régulations naturelles et de résilience de l'agroécosystème pour gérer durablement les populations de ravageurs. Les deux modes d'action principaux, piliers d'une telle vision, sont les approches ascendantes ou "*bottom-up*" qui consistent à utiliser les caractéristiques de la plante hôte pour limiter le développement des ravageurs et leurs dégâts, et les approches descendantes ou "*top-down*" qui consistent à stimuler les populations d'ennemis naturels (Gurr et al., 2003 ; voir chapitre 1). La première repose principalement sur des leviers agronomiques (e.g. variétés résistantes, nutrition azotée) permettant de stimuler les mécanismes de défense de la plante, ses capacités de compensation et de limiter la pression des bioagresseurs. La deuxième repose majoritairement sur l'utilisation de pratiques agricoles, la gestion des habitats semi-naturels et des aménagements paysagers permettant de favoriser le développement et l'impact des auxiliaires (Gurr et al., 2003).

Il apparaît donc désormais primordial de changer de paradigme et de passer d'une vision réductionniste de la protection des cultures à une vision plus systémique qui développe des solutions de gestion des populations à long terme et qui intègre les fonctionnements écologiques de l'agrosystème. Pour cela, il convient d'intégrer les parcelles cultivées dans leur environnement spatial et temporel et de prendre en compte l'ensemble des habitats cultivés et non-cultivés, leurs gestions, les communautés qui s'y trouvent et leurs interactions trophiques.

L'échelle du paysage est un niveau de lecture adapté aux problématiques de la gestion des bioagresseurs dans les agroécosystèmes particulièrement lorsqu'il s'agit d'insectes ravageurs. En effet, les dynamiques de populations et les interactions trophiques dépendent d'échelles spatiales qui dépassent généralement celle de la parcelle cultivée, surtout dans le cas d'espèces utilisant plusieurs habitats durant leur cycle de vie ou ayant des distances de dispersion importantes (Dunning et al., 1992 ; Tschardt et al., 2007). Ensuite, comme les

pratiques agricoles sont connues pour impacter la dynamique des populations à des échelles locales (voir Chapitre 1), il apparaît intéressant de se poser la question des effets de ces pratiques, en interaction avec ceux que peuvent avoir les habitats semi-naturels, à l'échelle d'un paysage sur les dynamiques de population de ravageurs et les interactions trophiques.

Conclusion : Notre travail de thèse s'inscrit donc dans la perspective du développement d'une agriculture durable minimisant l'usage des pesticides par la mise au point de stratégies de gestion des populations de bioagresseurs. Nous nous proposons notamment de placer notre travail dans le cadre de la lutte biologique par conservation. La mobilisation des leviers agronomiques, d'une part, et une meilleure connaissance du fonctionnement écologique de l'agroécosystème et des services écosystémiques dont il bénéficie, d'autre part, offrent des pistes de recherches intéressantes. Dans l'objectif du développement de telles stratégies, nos travaux visent à produire des connaissances sur les facteurs influençant les attaques d'insectes ravageurs et leurs régulations biologiques par leurs ennemis naturels à l'échelle du paysage. Avant de détailler le modèle d'étude retenu pour notre travail, nous développons dans la suite de ce chapitre introductif les connaissances actuelles sur l'influence du contexte paysager sur les dynamiques de populations.

3 Influence du paysage sur les dynamiques de populations

Turner (2001) explique que l'étude des interactions entre la répartition spatiale des ressources et les populations est un sujet commun à de nombreuses disciplines telles que l'écologie des populations, la biologie de la conservation ou l'écologie du paysage. Bien que la question soit commune, la manière de l'aborder diffère. Ainsi, l'écologie des populations s'intéresse à comment les processus écologiques au sein et entre les populations peuvent expliquer leur répartition spatiale, alors que l'écologie du paysage étudie l'effet de la configuration spatiale sur une population ou un ensemble de populations. Ces deux approches permettent de comprendre comment les populations interagissent avec leur environnement spatial. Nous rappellerons donc ici quelques éléments théoriques issus de ces deux approches, puis nous détaillerons les influences de quelques propriétés du paysage sur les dynamiques de populations. Ensuite, nous introduirons une des approches utilisée dans ce travail ainsi que la notion d'échelle spatiale fonctionnelle. Enfin nous dresserons un aperçu des connaissances actuelles sur les effets de la complexité du paysage sur la régulation naturelle des ravageurs.

3.1 Concepts théoriques

La théorie de la biogéographie insulaire proposée par MacArthur et Wilson (1963) a permis de commencer à comprendre le rôle de la configuration spatiale sur la répartition des espèces. Cette théorie a été développée pour prédire la richesse spécifique dans les habitats insulaires en fonction de la taille de l'île et de sa distance par rapport à un continent (i.e. source d'espèces). Le nombre d'espèces sur une île dépend du taux d'immigration et d'extinction des espèces. L'immigration est considérée comme une fonction linéaire de la distance et dépend de la taille du continent source d'espèces. Le taux d'extinction, lui, dépend

des ressources disponibles de l'île et diminue avec l'augmentation de la taille de l'île. La théorie de la biogéographie insulaire a révélé l'importance des processus de colonisation et d'extinction sur les dynamiques de populations et a souligné l'effet de la taille des habitats et de la distance entre les habitats sur la distribution des espèces. Elle a servi de base, en milieu continental, à la théorie des métapopulations dont elle est un cas particulier.

Le concept de métapopulation a été développé par Richard Levins pour étudier les dynamiques de populations d'insectes ravageurs et les stratégies optimales d'applications de pesticides (1969). Une métapopulation ou une « population de populations » consiste en un ensemble de populations locales occupant un réseau de “*patches*” (i.e. taches) d'habitats situés dans une matrice d'habitats non exploitable par l'espèce considérée. L'ensemble de ces populations sont connectées les unes aux autres par des mouvements d'immigration et d'émigration d'individus. Les trois composantes de cette théorie sont (i) les processus d'extinctions locales, (ii) les mouvements entre les taches, (iii) les processus de colonisation. Ainsi, la métapopulation est supposée persister dans un équilibre stochastique entre les processus d'extinctions locales et les processus de recolonisation et prend en compte la taille et la densité des taches d'habitats (Hanski, 1994).

Dans sa version originale, la théorie des métapopulations considère que les taches d'habitats favorables dans le paysage sont de même qualité et donc que les taux de natalité et de mortalité sont les mêmes dans chaque tache d'habitat. Pulliam (1988) propose alors un cas particulier où la dynamique des populations dépend des caractéristiques locales des habitats. Cette approche permet de faire apparaître le concept de dynamique *source-puits* au sein d'une métapopulation. En effet, les taches où le taux de reproduction de la population est supérieur au taux de mortalité seront des habitats sources d'individus et les taches où le taux de reproduction sera inférieur au taux de mortalité seront des habitats puits. La persistance des populations dans les habitats puits dépend donc de l'immigration d'individus depuis les sources.

Dunning et al. (1992) ont formalisé quatre grands types de processus affectant la dynamique des populations à l'échelle d'un paysage: la complémentation, la supplémentation, les relations source-puits et l'effet voisinage. La complémentation apparaît lorsqu'une espèce requiert au moins deux ressources différentes (e.g. pour l'alimentation, la reproduction ou l'hivernation) situées dans des types d'habitats différents au cours de son cycle de vie. L'espèce en question devra donc se déplacer entre ces deux types d'habitats pour assurer sa survie. Dans le cas où les habitats contiennent des ressources substituables (même ressource ou même fonction) mais dans des quantités limitées, alors l'organisme devra se déplacer entre les différentes tâches d'habitats: c'est la supplémentation. Les relations source-puits correspondent aux mécanismes décrits précédemment durant lesquels la survie d'une population au sein de certaines taches puits dépendent de l'immigration d'individus provenant de taches sources. Enfin, les relations de voisinage impliquent que l'abondance d'une espèce d'une tache d'habitat donnée est plus affectée par les caractéristiques des taches contiguës que par celles des habitats plus distants. Ces processus expliquant les dynamiques de populations au sein des paysages hétérogènes ont été démontrés pour différentes espèces (Dunning et al. 1992).

3.2 Analyse des structures spatiales et dynamiques des populations

L'écologie du paysage souvent à l'interface avec de nombreuses autres disciplines (e.g. sciences sociales, géographie, agronomie) s'intéresse aux relations entre les patrons d'organisations spatiales et les processus écologiques, c'est-à-dire aux causes et aux conséquences de l'hétérogénéité spatiale à travers différentes échelles généralement plus grandes que celles classiquement explorées en écologie (Turner, 2001).

En écologie du paysage, la définition d'un paysage varie avec la question que l'on se pose mais on considère, de manière générale, qu'il représente une zone spatialement hétérogène pour au moins un facteur d'intérêt. Dans ce travail nous retiendrons la définition de Burel et Baudry (1999): *"un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème ; il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée pour partie par les activités humaines"*. Le but ici n'est pas de détailler la diversité des indices paysagers mais plutôt d'illustrer quelques caractéristiques importantes des patrons paysagers et leur influence sur la dynamique des populations.

Comme l'évoquent les différents processus formalisés par Dunning et al. (1992) il convient généralement d'utiliser une approche fonctionnelle des habitats et d'identifier l'ensemble des éléments du paysage (ou unités fonctionnelles) et les ressources utilisés par une espèce tout au long de son cycle de vie pour caractériser le paysage et comprendre le rôle des structures spatiales sur les dynamiques de populations (Dunning et al. 1992 ; Burel et Baudry, 1999).

Tout d'abord, l'influence de la taille d'une tache d'habitat par rapport aux autres taches du même type est un aspect souvent étudié. Turner (2001) explique ainsi que théoriquement des taches plus grandes contiennent une richesse spécifique plus importante et souvent plus d'individus par espèce que des plus petites taches du même habitat. En effet, des habitats plus grands présentent souvent une hétérogénéité locale plus importante qui permet donc de satisfaire les exigences et les besoins d'un nombre plus important d'espèces et d'individus.

La proportion d'habitats favorables dans le paysage et leurs configurations spatiales sont des éléments importants qui influencent les dynamiques des populations. La perte stricte d'habitat favorable (i.e. diminution de la surface indépendamment de la fragmentation de l'habitat) à l'échelle d'un paysage est un des facteurs jouant le plus sur la diversité et l'abondance des individus, alors que la fragmentation des taches d'habitat montre des effets variables entre espèces et semble moins influencer la diversité et l'abondance des individus (surtout dans le cas d'espèces avec de grandes capacités de dispersion) (Fahrig, 2003 ; Wiegand et al., 2005 ; Haynes et al., 2007a). Pour certaines espèces il apparaît que l'abondance des individus dans une tache donnée diminue avec l'augmentation de l'isolement par rapport aux autres taches du même type d'habitat (Kruess et Tscharntke, 1994 ; Steffan-Dewenter et al., 2002, Ockinger 2006), alors que pour d'autres il peut y avoir une absence d'effet de l'isolement voire même une augmentation de l'abondance avec l'isolement (Krauss et al., 2003 ; Schooley et Wiens 2005). Enfin, la variation inter-annuelle de la quantité totale d'habitats favorables disponibles dans l'étendue considérée peut également influencer la

répartition spatiale d'une population par des processus de dilution/concentration (Thies et al. 2008).

Le degré de connectivité fonctionnelle d'un paysage pour une espèce donnée résulte de deux facteurs : (i) la connectivité structurelle d'un paysage, dépendant de la configuration spatiale et de l'abondance des habitats dans le paysage, et (ii) l'aptitude à se disperser de l'espèce étudiée, dépendant des capacités de dispersion mais également des comportements de réponse à la matrice paysagère (i.e. les types d'habitats non utilisés par l'espèce) qui nuance la propension des individus à se déplacer entre les taches (Burel et Baudry 1999, Tischendorf et Fahrig, 2000, Baguette et van Dyck 2007). En effet, en plus d'être affecté par la proportion et la configuration spatiale des habitats favorables dans le paysage, le mouvement d'individus entre les taches est affecté par les propriétés de la matrice paysagère pouvant générer différents degrés de résistance au déplacement. Différentes études ont ainsi proposé une approche « coût-distance » de la connectivité dans laquelle des valeurs de facilité de déplacement différentes sont assignées aux éléments du paysage (Chardon et al. 2003, Verbeylen et al. 2003, Perovic et al. 2010).

Comme évoqué dans la partie 3.1, la qualité d'un habitat influence les taux de mortalité à une échelle locale et les probabilités de colonisation d'une tache voisine (Pulliam 1988). Un même habitat peut en effet présenter des degrés différents de qualité pour les populations qui l'occupent et affecter leurs dynamiques par une différence dans le type ou la disponibilité des ressources, par la présence d'ennemis naturels ou par des perturbations environnementales (e.g. microclimatique) (Moilanen et Hanski 1998). Des études théoriques et empiriques à l'échelle du paysage suggèrent que les variabilités de qualité entre les patches d'habitats du même type sont susceptibles d'affecter les dynamiques de populations en interaction avec la structure du paysage (Moilanen et Hanski 1998 ; Thomas et al., 2001). Par exemple, Thomas et al., (2001) ont ainsi démontré que la qualité et l'isolement des habitats herbacés étaient deux déterminants importants de la présence et de l'abondance de trois espèces de papillons. En revanche, Haynes et al. (2007b) ont démontré que bien que la qualité d'un patch influence les taux d'émigration de la cicadelle *Prokelisia crocea*, les effets de la composition de la matrice paysagère sont bien plus importants.

L'importance relative de la qualité des habitats et de la structure du paysage semble donc varier avec les espèces étudiées. Lorsque l'on considère des populations utilisant des habitats cultivés durant leur cycle de vie, la qualité de ces derniers est manifestement fortement déterminée par les pratiques agricoles. Cependant, parmi les travaux s'intéressant aux effets du paysage environnant sur les dynamiques d'attaques de ravageurs ou leur régulation naturelle, relativement peu se proposent d'intégrer les effets des pratiques agricoles spécifiques appliquées à des échelles locale ou paysagère.

3.3 Contexte paysager et échelle spatiale fonctionnelle

L'une des approches utilisées dans notre travail consiste à étudier l'effet du contexte paysager à différentes étendues spatiales autour d'un point d'échantillonnage donné du paysage. Cette approche part de l'hypothèse que le contexte paysager peut fortement

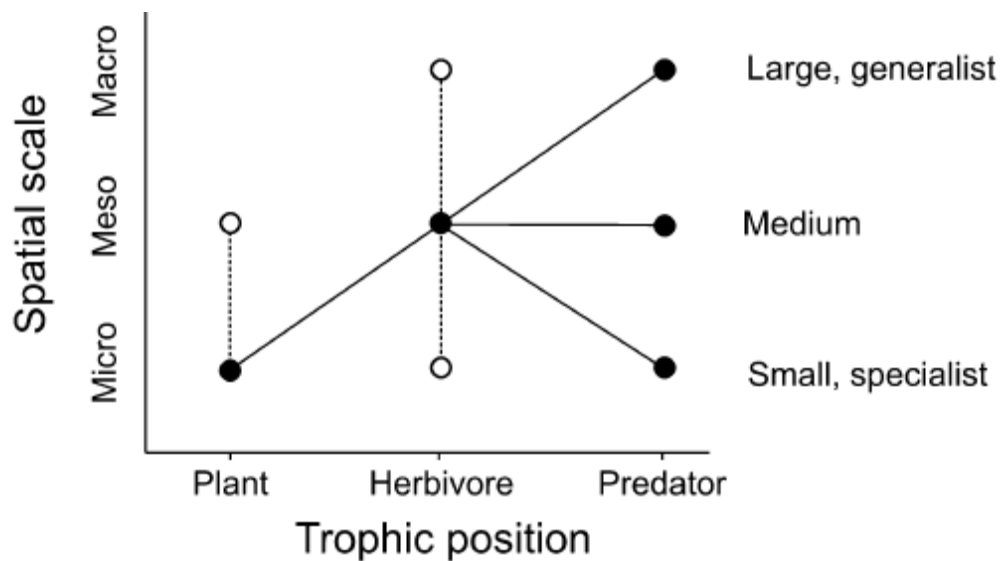


Figure 1. 3 : Représentation des différentes échelles spatiales auxquelles les différents niveaux trophiques (plantes, insectes ravageurs et prédateurs) sont supposés réagir. Les trois échelles spatiales considérées sont les échelles : Micro (env. 500 m de diamètre), Meso (2000–3000 m) et Macro (6000 m). Classiquement, on considère que les espèces appartenant à des niveaux trophiques supérieurs exploitent leurs ressources à des échelles spatiales plus importantes. Selon Tscharntke et al. (2005), la taille du corps et le degré de spécialisation des espèces du 3^{ème} niveau trophique modulent la manière dont les organismes répondent aux différentes échelles spatiales. Les principales relations sont en trait plein et les possibles variabilités pour chaque niveau trophique est en trait pointillé. (D’après Tscharntke et al., 2005).

influencer les populations observées à une échelle locale. Il s'agit donc ici de relier les caractéristiques du paysage environnant, à l'aide de différents indicateurs, et éventuellement des paramètres locaux (e.g. pratiques agricoles, caractéristiques de la végétation), à la présence d'une espèce, l'abondance des individus ou la richesse spécifique .

A notre connaissance, la première étude qui a développé ce type d'approche est celle de Pearson (1993) qui s'est intéressé à l'influence des caractéristiques locales de la végétation et de la composition du paysage, à différentes étendues spatiales, sur l'abondance et la diversité d'espèces d'oiseaux. En faisant varier l'étendue de la zone d'étude dans différents cercles concentriques (ou "*buffers*"), Pearson a ainsi pu mettre en évidence quelle échelle spatiale était la plus explicative du processus local étudié. Depuis cette étude, un nombre grandissant de travaux ont adopté la même approche et ont mis en évidence l'importance que peut avoir le contexte paysager pour l'étude de l'abondance des individus ou la diversité des espèces (Östman et al., 2001 ; Thies et al., 2003 ; Roschewitz et al., 2005b ; Tschardt et al., 2005 ; Clough et al., 2007).

Les organismes vivants répondent différemment à leur environnement et les populations fonctionnent généralement à des échelles spatiales et temporelles différentes (Wiens, 1989 ; Tschardt et al., 2005). L'étude de la relation entre certains paramètres d'une population et le contexte paysager à différentes étendues spatiales permet d'identifier « l'échelle spatiale fonctionnelle » de l'espèce étudiée dans un paysage donné, et de faire émerger de nouvelles hypothèses autour de la manière dont les organismes perçoivent et exploitent leurs ressources dans un environnement hétérogène (Steffan-Dewenter et al., 2002; Thies et al., 2003; Bianchi et al., 2008). Ainsi, il a par exemple été montré que les abeilles solitaires et les abeilles domestiques exploitent leurs ressources à des échelles spatiales très différentes (respectivement dans un rayon de 500 m et de 6 km; Steffan-Dewenter et al. 2002) ou qu'il existait une grande variabilité de réponses de différentes espèces d'araignées à la proportion d'habitats non-cultivés dans le paysage (95 m à 3 km ; Schmidt et al. 2007).

L'échelle spatiale fonctionnelle d'une espèce dépend principalement de ses traits de vie (Tschardt et al., 2005). Ainsi, les capacités de dispersion, la taille du corps, le niveau trophique et le degré de spécialisation vis-à-vis de l'habitat sont autant de facteurs permettant d'expliquer les réponses des espèces aux différentes échelles spatiales (ceci sera détaillé au Chapitre 1). Généralement on considère que les espèces appartenant à des niveaux trophiques supérieurs exploitent leurs ressources à des échelles spatiales plus importantes et sont moins sensibles à la qualité locale des habitats en raison de leur propension à se déplacer sur de plus grandes distances (Holt, 1996 ; Figure 1.3). Cependant, Tschardt et al. (2005) nuancent cette hypothèse et indiquent que cela n'est vrai que s'il existe une corrélation positive entre le niveau trophique et la taille du corps et donc les prédispositions de l'espèce à se disperser (figure 1.3). Ainsi, des prédateurs du même niveau trophique peuvent réagir à leur environnement spatial à différentes échelles en fonction de leurs capacités à se disperser et leurs degrés de spécialisation (les prédateurs généralistes répondant à des échelles spatiales plus importantes que les spécialistes) (Figure 1.3). A l'inverse, des espèces de niveaux trophiques inférieurs mais avec des capacités de dispersion (active ou passive) importantes utilisent leur ressources à des échelles spatiales plus grandes que des espèces de niveaux trophiques supérieurs mais avec de très faibles capacités de dispersion.

Tableau 1. 1: Pourcentage d'études ayant montré des effets positifs, négatifs ou neutres de la complexité du paysage sur les populations d'ennemis naturels et de ravageurs. (D'après Bianchi et al., 2006).

Effets de la complexité du paysage			
Niveaux trophiques	+	=	-
Ennemis naturels	74%	20.8%	5.1%
Insectes ravageurs	15%	40%	45%

3.4 Habitats semi-naturels et régulation biologique des ravageurs

Une synthèse bibliographique complète des effets des habitats semi-naturels et des pratiques agricoles sur les populations de ravageurs des cultures et d'ennemis naturels est présentée au Chapitre 1. Nous rappelons ici quelques éléments de connaissances importants sur le rôle des habitats semi-naturels pour la régulation des ravageurs.

Selon Keller et Häni (2000), neuf espèces d'auxiliaires sur dix et une espèce de ravageur sur deux nécessitent un habitat semi-naturel au moins une fois dans leurs cycles de vie. Le fait qu'une grande majorité de ces espèces exploitent des ressources dans différents types d'habitats met donc en évidence la nécessité de considérer une échelle supra-parcellaire qui intègre d'une part les habitats semi-naturels et d'autre part les habitats cultivés pour comprendre les processus qui gouvernent les interactions trophiques.

Les habitats semi-naturels tels que des bois, des haies, ou des prairies sont considérés comme des habitats plus stables et moins perturbés que les zones cultivées. Ils sont reconnus comme hébergeant majoritairement plus d'espèces auxiliaires que d'espèces de ravageurs (Denys and Tscharntke, 2002). Ces habitats fournissent un certain nombre de fonctions clés pour ces populations. Tout d'abord, ils peuvent fournir des proies ou des hôtes alternatifs aux parasitoïdes et aux prédateurs et ainsi maintenir le pool d'auxiliaires et la régulation biologique, particulièrement dans des périodes où leurs hôte ou leurs proies sont en faibles densités dans les parcelles cultivées (Wyss, 1996 ; Pickett *et al.*, 2000; Landis *et al.*, 2000). Ensuite, il a été montré que les habitats semi-naturels représentaient des sources importantes de pollen, de nectar et de miellat qui sont essentielles pour beaucoup d'espèces auxiliaires zoophages (Jervis *et al.*, 1993). Ainsi, il a été montré que l'utilisation de ces ressources trophiques permettait d'augmenter la longévité, la fécondité et l'activité de prospection de beaucoup d'espèces auxiliaires (Wäckers *et al.*, 2005). Enfin, les habitats semi-naturels fournissent des lieux de refuge et d'hivernation / estivation pour beaucoup d'espèces d'auxiliaires et de ravageurs (Landis *et al.*, 2000) (L'ensemble de ces fonctions seront détaillées au Chapitre 1).

Bianchi *et al.* (2006), dans une méta-analyse, ont cherché à tester l'hypothèse selon laquelle la régulation naturelle des insectes ravageurs serait plus importante dans des paysages ayant de fortes proportions de zones non cultivées que dans des paysages plus simples avec une faible proportion de zones non cultivées (Tableau 1.1). Dans ce travail les auteurs ont identifié 28 études différentes traitant de l'effet du contexte paysager sur les populations de ravageurs (10 études) et/ou leur régulation via leurs ennemis naturels (24 études). Sur les 24 études ayant pris en compte les populations d'ennemis naturels, 74 % ont montré une augmentation de la régulation naturelle ou des populations d'ennemis naturels avec la complexité du paysage, 20.8 % n'ont trouvé aucun effet de la complexité du paysage, et 5.1 % ont montré un effet négatif de la complexité du paysage sur ces populations. Sur les 10 études ayant pris en compte les populations de ravageurs, 45 % ont montré une diminution des populations dans des paysage plus complexes, 40 % n'ont trouvé aucun effet de la complexité du paysage sur la pression exercée par les ravageurs et 15 % ont montré un effet positif de la complexité du paysage sur les populations de ravageurs (Tableau 1.1).

Sur l'ensemble des études recensées ici peu ont considéré les populations des deux niveaux trophiques ensemble (seulement 6 études sur les 28), très peu d'études relient le contexte paysager aux dégâts réels des ravageurs (seulement 3 études sur 28) et aucune aux pertes de rendement ou à la marge brute de l'agriculteur *in fine*. De plus, ce type d'approche ne prend pas toujours en compte la diversité des types d'habitats semi-naturels recouvrant les zones non cultivées, leurs caractéristiques locales et leur rôle par rapport aux cycles de vie des organismes étudiés. De même, les pratiques agricoles qui influencent fortement les dynamiques de populations (voir Chapitre 1) ne sont généralement pas prises en compte dans l'étude des relations entre contexte paysager et régulation naturelle des ravageurs. Celles-ci sont souvent regroupées sous le terme général de « zone cultivées ». Néanmoins, une quantité grandissante de travaux sur la régulation naturelle intègrent, en plus des effets du contexte paysager, les effets des systèmes de culture à l'échelle locale en considérant des couples de parcelles en agriculture biologique et en agriculture conventionnelle au sein d'un même paysage (voir Chapitre 1).

Conclusion : Les approches empiriques et théoriques développées en écologie du paysage et en écologie des populations ont fourni une base de connaissances solide sur la façon dont les espèces sont susceptibles de répondre au contexte paysager. Le contexte paysager peut avoir un effet important sur les populations de ravageurs et leur régulation naturelle. Notamment, l'effet positif important de la complexité du paysage sur les populations d'ennemis naturels souligné par Bianchi et al. (2006) indique un levier potentiel intéressant pour favoriser les régulations biologiques au sein des agroécosystèmes. Cependant, les résultats de cette analyse bibliographique mettent en évidence que les effets de la complexité du paysage sur les ravageurs sont beaucoup plus nuancés que l'effet positif sur les ennemis naturels, avec un nombre important d'études ne rapportant aucun effet du contexte paysager sur les populations de ravageurs. Ceci révèle une forte hétérogénéité des réponses des ravageurs au contexte paysager et à leurs antagonistes, et la nécessité de prendre en compte d'autres facteurs explicatifs.

Les pratiques agricoles et la qualité des habitats cultivés et semi-naturels à l'échelle du paysage sont des facteurs pouvant jouer un rôle important sur les populations de ravageurs et leur régulation naturelle (Chapitre 1). Nous faisons donc ici l'hypothèse qu'une prise en compte explicite des pratiques agricoles conjointement à celle du rôle des habitats semi-naturels est donc nécessaire à une meilleure compréhension des interactions trophiques. L'identification des déterminants de la régulation naturelle des ravageurs à l'échelle d'un paysage agricole constitue l'objectif de notre travail. On se propose d'appliquer cette approche au modèle d'étude colza-méligèthes-parasitoïdes.

4 Modèle d'étude et bilan des connaissances actuelles

Nous avons donc choisi d'étudier les effets relatifs des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels à l'échelle du paysage sur la chaîne tri-trophique colza-méligèthes-parasitoïdes. Dans les parties suivantes, nous justifions ce choix et dressons un bilan des connaissances nécessaire à la compréhension de notre démarche et de nos objectifs.

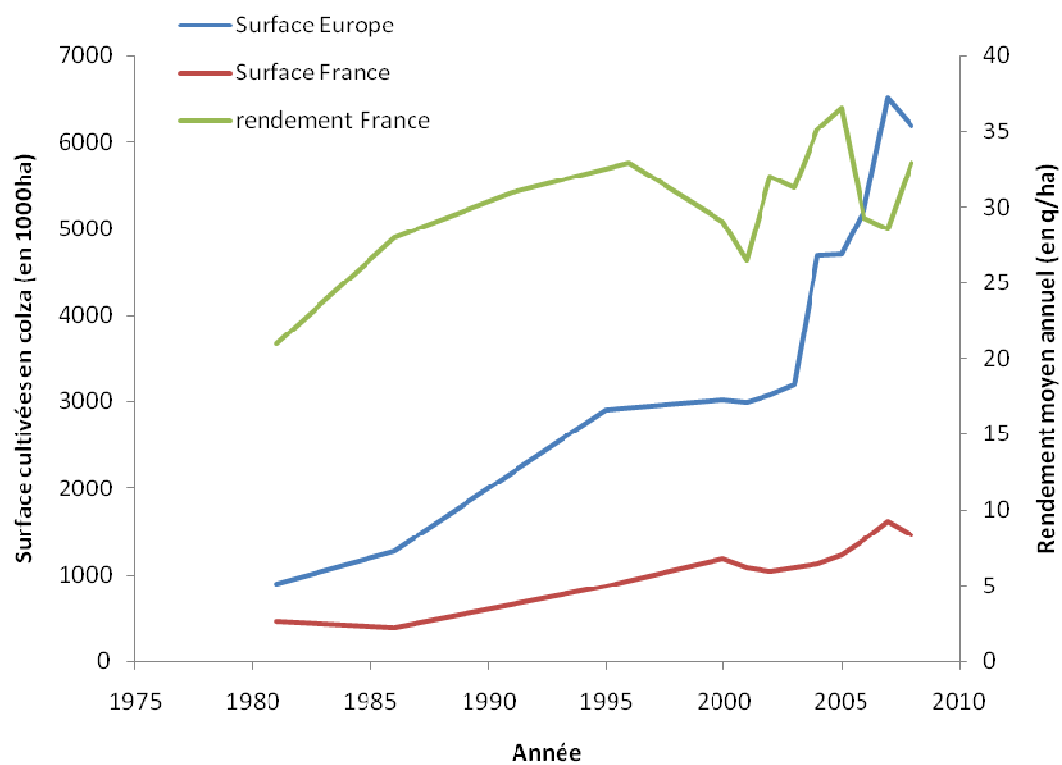


Figure 1. 4: Evolution des surfaces de colza cultivées en France et en Europe et des rendements moyens annuels français (source CETIOM).

4.1 Le colza d'hiver

Le colza d'hiver (*Brassica napus* L.) est une culture en pleine expansion qui connaît une augmentation importante de ses surfaces depuis une dizaine d'années en France et en Europe (Figure 1.4). Cette augmentation est due au fait que cette culture présente de nombreux intérêts, d'abord économiques puisqu'il existe de nombreux débouchés pour valoriser la culture, mais aussi en raison de véritables atouts agronomiques et environnementaux. Le colza a de bonnes capacités d'absorption de l'azote et ce dès l'automne, ce qui permet de valoriser les apports d'amendements organiques et de limiter la lixiviation de l'azote (Dejoux et al., 2003). Son système racinaire en pivot permet de maintenir un bon état structural du sol, ce qui est particulièrement dans les systèmes en non-labour ou en travail du sol simplifié. De plus, le colza augmente de l'ordre de 10% le rendement du blé suivant dans la rotation (source CETIOM¹). Ainsi, l'insertion de colza dans les rotations permet une gestion plus aisée des adventices. Plus particulièrement, l'apparition d'adventices résistantes aux herbicides est limitée par l'emploi sur colza de matières actives différentes qui atténuent la pression de sélection au cours de la succession culturale. D'autre part, par sa capacité d'étouffement et son occupation du sol importante, de septembre à juin, le colza freine le développement des mauvaises herbes et limite les problèmes d'érosion. L'insertion du colza dans les rotations limite également le développement des maladies sur céréales de par son effet « coupure » et par la décomposition des résidus de colza qui possèdent alors des propriétés biocides contre de nombreux pathogènes comme des champignons, bactéries ou nématodes.

Bien que cette culture présente un certain nombre d'atouts, elle n'en reste pas moins une culture difficile à conduire notamment en raison du nombre important de bioagresseurs : des maladies (sclérotinia, phoma, oïdium, cylindrosporiose...), des adventices, des insectes d'automne (altises, mouche du chou, charançon du bourgeon terminal, tenthrède de la rave...) et de printemps (charançon de la tige, charançon des siliques, méligèthes...) ou des limaces. De par ces nombreux bioagresseurs, le colza nécessite un apport important de produits phytosanitaires. En effet, l'IFT² moyen de cette culture est compris entre 4 et 6 en fonction des régions et ce situe en deuxième position des cultures ayant le plus fort IFT juste après la pomme de terre (Champeaux, 2006).

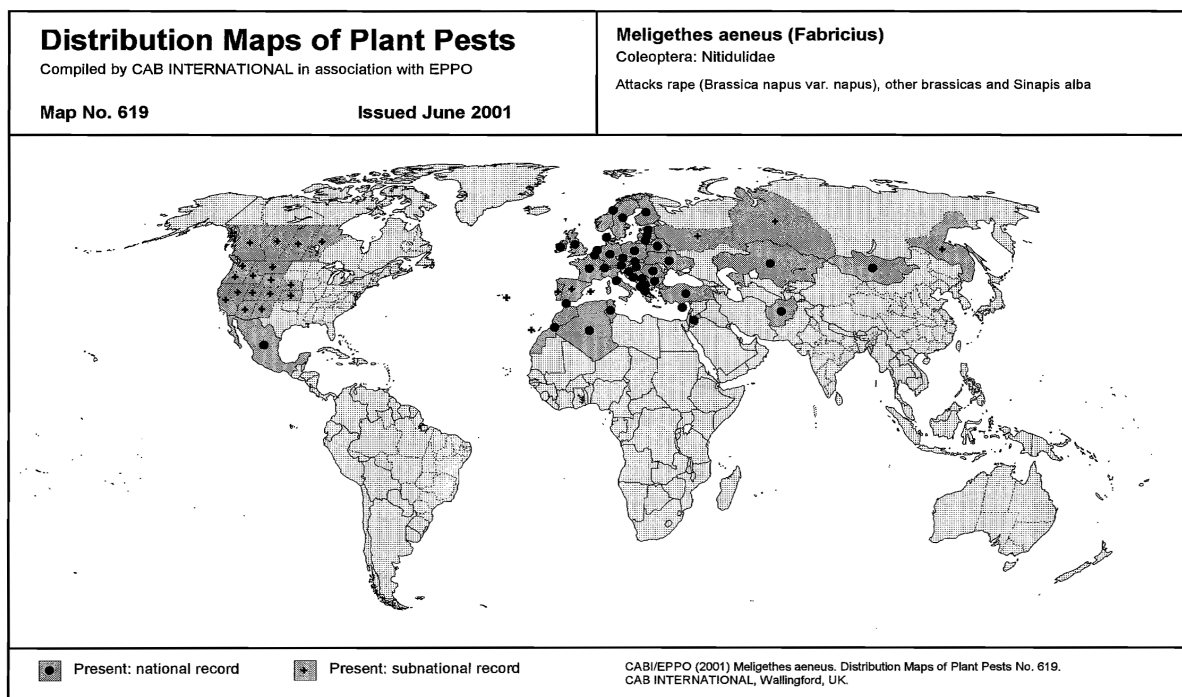
Conclusion : Le colza est une culture en pleine essor très dépendante des produits phytosanitaires et en particulier des insecticides. Les solutions chimiques nouvelles peinent à voir le jour et l'absence de solutions alternatives pourrait limiter le développement de cette culture.

¹ CETIOM : Centre Technique Interprofessionnel des Oléagineux Métropolitains, est un organisme technique de recherche et de développement au service des productions oléagineuses françaises.

² IFT : L' Indice de Fréquence de Traitement est un indicateur de l'intensité de l'usage des produits phytosanitaires calculé comme la somme des rapports entre la dose appliqué pour une surface donnée sur la dose homologuée pour la même surface par traitement.



Figure 1. 5: *Meligethes aeneus* (Fabricius) adulte. (Photo: Springer; Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests, 2010. Ed: Williams, I.H, with kind permission of Springer Science and Business Media).



ISSN 1369-104X ©CAB INTERNATIONAL 2001

Figure 1. 6 : Carte représentant la distribution du ravageur *Meligethes aeneus* à l'échelle mondiale. Répartition basée sur un recensement bibliographique sur les bases de données CAB (Juin 2001).

4.2 Le m lig the du colza

4.2.1 Cycle de vie

Le m lig the du colza (*Meligethes aeneus* F.) (Coleoptera, Nitidulidae) est un col opt re phytophage univoltin¹ sp cialiste des crucif res qui est un des ravageurs les plus importants du colza d'hiver (Figure 1.5). Il se nourrit du pollen contenu dans les boutons floraux ce qui entraine la destruction des boutons et l'impossibilit  pour la plante de produire un fruit et *in fine* des pertes de rendement. Ce ravageur des cultures est pr sent dans les principales r gions du monde o  le colza est cultiv  (Figure 1.6).

Le cycle de vie de *M. aeneus* est repr sent  en figure 1.7. Les adultes passent en g n ral l'hiver dans le sol des zones non-cultiv es et relativement abrit es mais peuvent  galement  tre retrouv s dans le sol des parcelles ayant un colza comme pr c dent ou dans des zones herbac es (M ller, 1941 ; Nilsson, 1994). Il existe en fait une incertitude quant aux lieux d'hivernation exacts des m lig thes et donc sur la provenance des individus au printemps. Lorsque la temp rature du sol atteint 8  C les adultes sortent d'hivernation et les premiers vols de courte distance commencent lorsque la temp rature du sol atteint 12 C. Ensuite lorsque la temp rature atteint 15 C, les individus effectuent des vols de plus longue distance vers les zones de culture de crucif res afin de trouver un lieu de nourriture et de ponte (Jourdeuil, 1960 ; Balachowsky, 1962 ; Alford, 2002). Les adultes se nourrissent alors du pollen des jeunes boutons floraux. Le sexe ratio est g n ralement de 1:1 et chaque femelle pond environ une centaine d' ufs sur colza d'hiver (Nilsson, 1988 ; Nilsson, 1994). Apr s l'accouplement, les femelles d posent leurs  ufs dans les boutons floraux s lectionnant des boutons de 2   3 mm de longueur (Nilsson, 1994). Les larves se nourrissent du pollen contenu dans les fleurs pour assurer leur d veloppement et ne cr ent g n ralement pas de d g ts sauf en cas de tr s grosse infestation. Il existe deux stades de d veloppement de la larve (L1 et L2 ; Figure 1.7) qui atteint son stade maximal en 20 jours en moyenne ce qui co incide en g n ral avec la fin de la floraison du colza d'hiver. La larve tombe ensuite au sol de la parcelle de colza pour se nymphoser dans les couches superficielles du sol. L'adulte de deuxi me g n ration  merge alors du sol des parcelles de colza vers la fin juin avant la r colte du colza. Ils vont alors se nourrir d'inflorescences de diff rentes plantes avant d'entrer en hivernation   la fin de l' t .

4.2.2 Localisation de la culture et s lection de la plante h te

Le m lig the du colza est capable de se d placer sur des distances importantes. Ainsi, diff rentes exp riences de capture-marquage-recapture d'insectes au printemps ont montr  qu'ils  taient capables de parcourir 200   300 m en 2 heures, 1   3 km en une journ e et jusqu'  plus de 12 km en 2 jours (Taimr et al., 1967 ; Stechmann et Sch tte, 1976). Ils volent contre le vent en r ponse aux stimuli visuels et olfactifs qui leur permettent de localiser la culture (Williams et al., 2007). Ils sont principalement attir s par la couleur jaune, par les

¹ Univoltin : ce dit d'une esp ce dont le cycle de vie comporte une g n ration par an

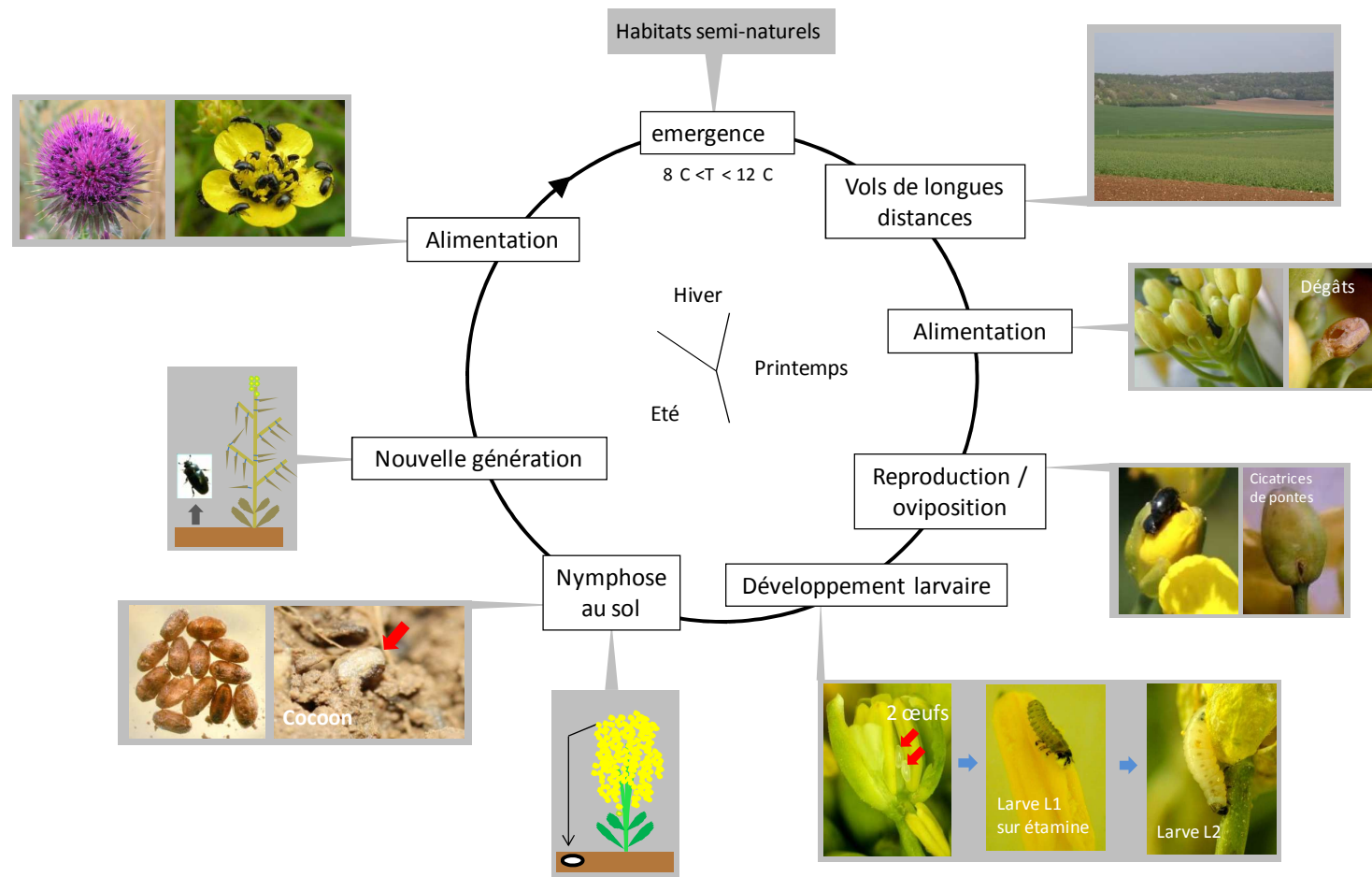


Figure 1. 7: Cycle de vie de *Meligethes aeneus* (Fabricius) et dégâts causés par les attaques sur la culture de colza (Photos : Y. Ballanger ; A. Rusch).

plantes aux stades de développement les plus avancés et ce jusqu'à la floraison et par l'émission de composés chimiques volatiles provenant de la plante (Blight et Smart 1999 ; Cook et al., 2006). De par la diversité des volatiles émis et la complexité de leurs interactions, les mécanismes réellement mis en jeu par ces médiateurs chimiques dans l'attraction de ces insectes sont encore mal connus (Cook et al., 2002). Cependant, plusieurs travaux ont montré l'importance prépondérante des glucosinolates et de leurs produits de dégradation les isothiocyanates (ITC) (particulièrement les alkenyl-isothiocyanates) dans la localisation et la sélection de la plante hôte (Smart et Blight, 2000 ; Cook et al., 2006). Différents travaux ont ainsi montré que des variétés émettant peu d'isothiocyanates étaient moins attractives pour les méligèthes (Cook et al., 2006) entre le stade 'boutons accolés' et la floraison.

La qualité de la plante en tant qu'hôte semble également jouer un rôle important dans l'attractivité potentielle de celle-ci vis à vis des méligèthes. En effet, les insectes choisissent les plantes les plus favorables au développement de leurs œufs en fonction de leurs capacités potentielles à subvenir à leurs besoins. Plusieurs travaux ont ainsi montré que les méligèthes ajustaient le nombre d'œufs déposés par boutons et la quantité de ressources contenues dans l'œuf nécessaire au bon développement des larves en fonction de la qualité de la plante (Hopkins et Ekbom, 1996, et 1999). De plus, Nilsson (1994) a démontré que les femelles sélectionnaient les boutons floraux les plus favorables en fonction de leur taille, choisissant alors les plus importants (2 à 3 mm de long) et n'acceptant des boutons plus petits que si la compétition pour l'oviposition était forte.

4.2.3 Dégâts occasionnés et capacités de compensation de la plante

Les attaques de méligèthes sur colza peuvent entraîner des pertes de rendement importantes. Les pertes de rendement proviennent généralement de l'avortement des boutons floraux. L'avortement des boutons suite aux attaques de méligèthes est majoritairement dû à la destruction des boutons pour l'alimentation des adultes (généralement des boutons dont la longueur est inférieure à 3 mm ; Nilsson, 1994), mais peut également être engendré par la présence d'un trop grand nombre de larves par bouton (généralement des boutons dont la longueur est supérieure à 2 mm ; Nilsson, 1994), ou par l'oviposition dans des boutons trop petits (inférieurs à 2 mm de long; Nilsson, 1994). Des pertes de l'ordre de 70 à 80 % ont ainsi été enregistrées sur du colza de printemps et de l'ordre de 30 à 40 % sur du colza d'hiver (Nilsson, 1994).

En raison d'une croissance indéterminée et d'une très grande plasticité, le colza est connu pour avoir de très bonnes capacités de compensation qui permettent de limiter les pertes de rendement. La capacité de compensation se définit comme la capacité de la plante à produire et à remplir de nouveaux organes reproducteurs (boutons floraux, fleurs, siliques, graines) pour compenser la perte de boutons floraux. Ainsi Williams et Free (1979) ont montré, en conditions contrôlées, qu'aucune perte de rendement n'était observée jusqu'à une destruction de 60 % des boutons floraux en raison de la forte efficacité de compensation du colza. Les mécanismes de compensation de la plante passent par la modification des composantes du rendement. Les attaques de méligèthes, en endommageant les boutons floraux, entraînent la perte de la dominance apicale qui provoque alors (i) un retard de développement des

ramifications attaquées, (ii) le développement de hampes secondaires (Nilsson, 1994) et (iii) une augmentation du nombre de siliques (Williams et Free, 1979 ; Lerin, 1987; Tommey et Evans, 1992 ; Nilsson, 1994), de graines par silique ou du poids d'une graine (Tatchell, 1983 ; Nilsson, 1994). De ce phénomène résulte un décalage dans la formation des siliques et dans la floraison de la plante.

Dans le cas d'une perte de boutons floraux suite à une attaque de méligèthes, les capacités de compensation de la plante vont dépendre à la fois des caractéristiques de l'attaque (intensité et dynamique de l'attaque) et de l'état de la plante. Ainsi, les capacités de compensation de la plante sont meilleures lorsque le nombre de boutons détruits est faible (Nilsson, 1987 ; Williams et Free, 1979). De même, lorsque les attaques interviennent relativement tôt dans le cycle de développement de la plante, la plante est alors théoriquement plus à même de mettre en place de nouveaux organes et de compenser la perte des boutons résultant de cette attaque (Williams et Free, 1979).

Les capacités de compensation sont néanmoins très dépendantes de l'état physiologique de la plante et des conditions de développement de la culture. Ainsi, Nilsson (1987) précise que des bonnes conditions d'implantation et de croissance de la culture favorisent la compensation. La disponibilité en azote dans le sol apparait notamment comme un facteur déterminant des capacités de compensation de la plante (Nilsson, 1987 ; Podlaska et al., 1996). Nilsson (1987) et Lerin (1988) précisent également que des conditions de stress hydrique et/ou de forte densité de plantes vont affecter les capacités de prélèvement de l'azote du sol et de compensation de la culture. Nilsson (1994) montre notamment que les jeunes siliques sont très dépendantes de la capacité de translocation des assimilats provenant de la tige et des feuilles, et que les pertes de rendement sont fortement déterminées par les quantités d'assimilats mises en réserves dans les tiges. Les possibilités de ramification et de compensation de la culture sont donc liées à la disponibilité en azote du sol. En effet, la capacité à produire la totalité de ces nouvelles structures dépend de l'état azoté de la plante et des ressources qu'elle va pouvoir mobiliser.

Les attaques de méligèthes représentent un facteur limitant la production, même dans le cas d'une forte compensation. En effet, la qualité oléagineuse des graines s'en trouve généralement affectée et la surproduction d'organes permettant la compensation représente, pour l'agriculteur, une perte d'assimilats qui auraient pu être utilisés pour produire plus de siliques ou plus de graines par silique (Nilsson, 1994). De plus, les données sur les capacités de compensation du colza proviennent généralement d'études en conditions contrôlées et pour lesquelles les attaques de méligèthes sont simulées. En condition réelle, au champ, la suppression des boutons floraux n'est pas ponctuelle mais constante et les méligèthes ne sont jamais le seul ravageur affectant la culture. Il a été montré que les attaques successives de différents ravageurs, comme le charançon de la tige (*Ceutorhynchus napi* Gyll.) et le méligèthe, ne permettent pas à la plante de compenser efficacement la destruction des boutons floraux et entraînent alors des pertes de rendement importantes (Lerin, 1988).

4.2.4 Lutte chimique et résistances

Tableau 1. 2: Seuils de traitement (nombre d'adultes/plante) préconisés pour *Meligethes aeneus* sur colza d'hiver dans différents pays Européens. Les stades de développements (GS) correspondent à ceux de Lancashire et al., (1991). (D'après Williams, 2010).

Pays	GS 50-51	GS 52-53	GS 55-59	GS 60-61
Autiche	-	4-5	-	-
République tchèque	1-3	-	-	3-5
Danemark	3	6	-	-
Estonie	1-2	-	-	4
Finlande	-	-	-	-
France	3-4	-	7-8	-
Allemagne	3-4	7-8	>8	-
Hongrie	4-6	-	-	-
Irlande	15	-	-	-
Latvia	1-3	-	3-5	-
Luxembourg	4-6	-	-	-
Hollande	4-6	-	-	-
Norvège	2	-	-	-
Pologne	1	3-5	3-5	-
Slovénie	3	-	-	-
Suède	2-3	3-4	5-6	-
Suisse	5	-	3-5	-
Royaume Uni	-	15	-	-

Les méthodes de lutte actuellement utilisées pour lutter contre le méligèthe du colza reposent quasi exclusivement sur l'utilisation de produits insecticides. Ces méthodes sont le plus souvent appliquées de manière prophylactique sur les cultures et ne tiennent généralement pas compte de la réelle nuisibilité des ravageurs et de l'impact de cette utilisation sur l'entomofaune auxiliaire.

Les matières actives utilisées depuis 25 ans pour lutter contre le méligèthes sont principalement de la famille des pyréthrinoïdes. Les traitements interviennent généralement à la période sensible du colza, c'est-à-dire entre la reprise de végétation et avant la floraison du colza, date à partir de laquelle les méligèthes ne sont plus dommageables pour la culture en raison de l'accessibilité directe au pollen. Les seuils d'intervention préconisés pour le contrôle des méligèthes sont très variables d'un pays à l'autre et relativement bas par rapport aux capacités de compensation de la culture (Tableau 1.2).

Une étude récente menée dans 20 pays Européens (Richardson, 2008) a mis en évidence, par enquête, que le colza d'hiver recevait entre 1 et 4 traitements insecticides par an pour lutter contre les populations de méligèthes, parfois même 5 dans certains pays. Dans la majorité des pays Européens enquêtés, plus de 90 % des surfaces sont traitées chaque année. Cette étude rapporte également que 12 pays sur 20 déclarent des problèmes de résistance.

En effet, on constate depuis un peu plus d'une dizaine d'années l'apparition et le développement de populations de méligèthes résistantes aux produits insecticides. Des tests de résistance réalisés par le CETIOM dans plusieurs régions françaises laissent apparaître une progression importante du phénomène. On note que les régions de l'est de la France sont davantage concernées par les résistances que les régions de l'ouest et du sud, avec une progression constante de la résistance vers les zones encore indemnes. Les mécanismes de résistance suspectés d'intervenir seraient de type métabolique avec au moins deux voies enzymatiques pressenties (CETTIOM, 2009). A l'heure actuelle, deux matières actives de la famille des pyréthrinoïdes semblent encore échapper à la résistance, il s'agit du tau-fluvalinate et de la bifenthrine dont les structures chimiques limiteraient la dégradation par les enzymes du coléoptère.

Conclusion : *Meligethes aeneus* est un des insectes les plus problématiques du colza et entraîne une utilisation importante de pesticides. Les résistances actuelles aux principales matières actives entraînent une relative inefficacité de la lutte chimique et impliquent une diversification des méthodes de lutte. Enfin, le fait que cette espèce utilise plusieurs habitats au cours de son cycle de vie met en évidence la nécessité d'élargir l'échelle d'étude et de considérer l'échelle du paysage.

4.3 Les ennemis naturels des méligèthes : le rôle important des parasitoïdes

Différents travaux ont montré l'importance que pouvaient jouer les ennemis naturels dans le contrôle des méligèthes (Williams, 2010). Il existe 3 grandes classes d'ennemis naturels : les prédateurs, les pathogènes et les parasitoïdes.

On considère qu'un nombre important de prédateurs généralistes (e.g. carabes, staphylins, araignées) attaquent les ravageurs du colza notamment les méligèthes au stade d'œuf, de larve ou de puppe (Büchs, 2003). Cependant les espèces impliquées et leurs impacts réels sur les populations de méligèthes restent très mal connus. Les taux de mortalité dus aux prédateurs sont généralement considérés comme assez faibles en comparaison à l'impact des parasitoïdes (Nilsson et Andreasson, 1987 ; Hokkanen 1998).

Un certain nombre de pathogènes comme des champignons et des nématodes entomopathogènes ou des protozoaires, peuvent limiter les populations de méligèthes. Ainsi *Beauveria bassiana* et *Metarhizium anisopliae* ont montré des mortalités de méligèthes importantes durant l'hivernation allant jusqu'à 50 % (Hokkanen, 1993 ; Husberg et Hokkanen 2001). De même, les nématodes entomopathogènes du genre *Steinernema* et *Heterorhabditis* peuvent engendrer des taux de mortalité considérables (42 – 72 %) dans les populations de méligèthes en conditions contrôlées et au champ (Williams, 2010).

En Europe, les larves de méligèthes sont parasitées par au moins 9 espèces différentes d'hyménoptères endoparasites : 4 espèces d'ichneumonidae, 3 espèces de braconidae, 1 espèce d'encyrtidae et 1 espèce de proctotrupidae (Nilsson, 2003). Parmi ces 9 espèces, 3 ichneumonidae univoltins sont les plus abondants et les plus répandus en Europe. Il s'agit de *Tersilochus heterocerus* (Thomson, 1889), *Phradis interstitialis* (Thomson, 1889) and *P. morionellus* (Holmgren, 1860). On peut également trouver l'espèce de braconidae *Diospilus capito* (Nees) mais plutôt sur colza de printemps. Le parasitisme des larves de méligèthes est reconnu comme un facteur influençant fortement les dynamiques de populations. Des taux de parasitisme moyens autour de 50 % ont été rapportés dans différentes études sur colza d'hiver dans plusieurs pays Européens. Cependant, on constate une énorme variabilité dans les taux de parasitisme des larves de méligèthes entre les années et les pays avec des taux allant de 0% à 97% (Ulber et al., 2010).

Tout d'abord, nous avons décidé dans ce travail de nous concentrer essentiellement sur l'action des parasitoïdes sur les méligèthes en raison des taux de mortalité potentiellement importants que peuvent infliger ces espèces. Ensuite, nous n'avons pas considéré l'impact des prédateurs sur les larves de méligèthes car il est considéré comme généralement faible (bien que cette question mérite d'être traitée de manière plus approfondie) et que les espèces de prédateurs qui interviennent restent encore très mal connues. Enfin, nous n'avons pas pris en compte l'impact des différents pathogènes car bien qu'ils représentent un levier intéressant de régulation, leur présence naturelle dans les sols des terres cultivées restent très faible (Hokkanen, 1993).

Comme 3 espèces de parasitoïdes univoltins représentent la grande majorité des espèces qui parasitent les larves de méligèthes en Europe et l'essentiel des espèces retrouvées dans notre étude, nous ne présentons ici que le cycle de vie de ces espèces (Figure 1.8). *T. heterocerus*, *P. interstitialis* and *P. morionellus* sont tous des parasitoïdes solitaires, univoltins, koinobiontes¹ et endoparasites. Ils passent l'hiver en tant qu'adultes en diapause à

¹ Koinobiontes : Parasitoïde qui autorise son hôte à continuer à se développer après le parasitisme jusqu'à un certain stade de son développement ; contrairement aux parasitoïdes idiobiontes qui tuent leur hôtes avant d'y déposer leurs œufs.

l'intérieur de pupes situées dans les quelques premiers centimètres du sol des parcelles emblavées en colza l'année précédente. L'émergence des adultes au printemps est conditionnée par des paramètres climatiques, particulièrement la température et le rayonnement (Johnen et al., 2010). On constate des différences en termes de période d'émergence entre les 3 espèces et entre les sexes (Jourdheuil, 1960). Les adultes *P. interstitialis* émergent une à deux semaines avant les deux autres espèces (début à mi-Avril), et préfèrent pondre leurs œufs à travers les boutons floraux dans les œufs de méligèthes et dans les larves au premier stade de développement (Nilsson, 2003). Les adultes *T. heterocerus* et *P. morionellus*, eux, émergent et apparaissent sur les cultures de colza au début de la période de floraison entre mi-Avril et début Mai. *T. heterocerus* dépose plutôt ses œufs dans des larves au deuxième stade de développement alors que *P. morionellus* préfère les larves de plus petite taille situées dans les boutons floraux. Les parasitoïdes utilisent des stimuli olfactifs provenant du colza et remontent les vents (i.e. anémotaxie négative) pour localiser les parcelles de colza et trouver leurs hôtes (Williams et al., 2007). Les mâles émergent généralement une à deux semaines avant les femelles (Jourdheuil, 1960). Après l'éclosion, les larves de parasitoïdes restent au premier stade de développement et attendent que la larve de méligèthe tombe au sol de la parcelle de colza pour se nymphoser. Alors, la larve de parasitoïde termine son développement, tue son hôte et rentre en diapause au début de l'été. La parcelle de colza sera alors récoltée puis la culture suivante sera implantée (généralement une céréale). Les adultes resteront tout l'hiver au sol de la parcelle de colza et n'émergeront qu'au printemps de l'année suivante.

Malgré une bonne connaissance des principales étapes du cycle de vie des parasitoïdes des méligèthes, on constate qu'il subsiste des zones pour lesquelles il manque encore des connaissances, notamment sur deux processus majeurs. Il s'agit de : (i) la capacité de dispersion des individus entre les habitats utilisés pour l'hivernation (i.e. les parcelles de colza de l'année précédente) et les sites de reproduction (i.e. les parcelles de colza d'une année donnée) ; et (ii) les sources d'alimentation à l'état adulte.

4.4 Bilan des connaissances actuelles sur les effets de pratiques agricoles et du paysage sur notre modèle d'étude

4.4.1 Les effets des pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle

Au vu des éléments donnés dans les parties précédentes il semble que différentes pratiques agricoles influencent l'abondance, la nuisibilité et la régulation naturelle des méligèthes (Figure 1.9). Tout d'abord la variété apparaît comme un élément important de l'itinéraire technique¹ à considérer. La variété va modifier l'attractivité de la culture pour l'insecte à travers des différences de précocité à floraison et de teneur en glucosinolates qui sont des déterminants de la localisation de l'hôte par le ravageur (Smart et Blight, 2000 ; Cook et al., 2006). La variété va également influencer la nuisibilité des attaques à travers des

¹ Itinéraire technique : combinaison logique et ordonnée des techniques mises en œuvre sur une parcelle en vue d'en obtenir une production (Sebillotte, 1978).

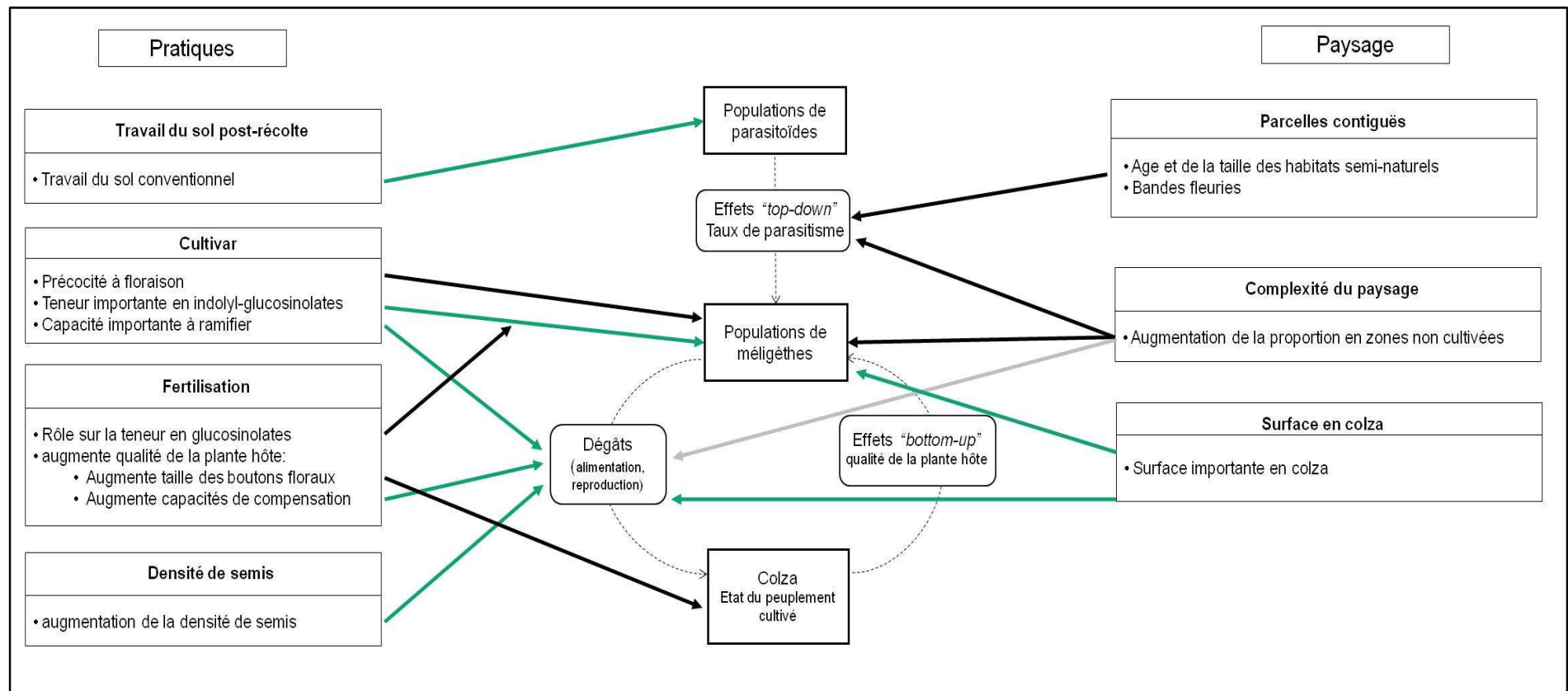


Figure 1. 9: Représentation schématique des effets connus des pratiques agricoles et du contexte paysager sur les trois niveaux trophiques: peuplement cultivé, ravageur et parasitoïdes. Les relations positives sont représentées par des flèches pleines noires et les relations négatives par des flèches pleines vertes. La flèche pleine grise indique qu'il existe des effets antagonistes (Thies et Tscharrntke, 1999 ; Thies et al., 2003 ; Cook et al., 2006 ; Valantin-Morison et al., 2007 ; Zaller et al., 2008a ; Nilsson, 2010).

différences dans la capacité à produire de nouvelles ramifications et de nouveaux boutons floraux pour compenser les dégâts résultant des attaques (Free et Williams, 1978). Ainsi des variétés contenant des teneurs importantes en glucosinolates qui ne se catabolisent pas en isothiocyanates stables, comme les indolyl-glucosinolates, sont des variétés qui présentent un pouvoir attractif moins fort pour le méligèthe. De même, des variétés présentant des plasticités architecturales différentes ne vont pas avoir les mêmes capacités de compensation et présenteront donc des sensibilités différentes aux attaques de méligèthes.

Milford et Evans (1991), ont identifié différents facteurs agronomiques entraînant des variations des teneurs en glucosinolates chez le colza. Parmi plusieurs facteurs étudiés (date et densité de semis, espace entre les rangs, fongicides...), les auteurs démontrent qu'une élévation de la dose d'azote apportée entraîne une augmentation de la concentration en glucosinolates. Markus et al. (1996) confirment que l'augmentation de la fertilisation azotée d'une culture de colza d'hiver entraîne une hausse de la production de glucosinolates dans les parties aériennes. Bien qu'il n'existe pas à l'heure actuelle de précision sur l'effet de l'azote sur les différents types de glucosinolates, il semble que la fertilisation azotée et le choix variétal apparaissent comme des facteurs pouvant jouer sur l'attractivité de la culture pour le ravageur. La fertilisation azotée a également un effet sur la qualité de la plante hôte et la nuisibilité du ravageur. D'une part, au vu des critères de sélection de la plante hôte pour l'oviposition, il apparaît clairement que la fertilisation azotée, en termes de quantité et de période d'apport, joue un rôle significatif sur l'attractivité de la culture à travers son effet sur la taille des boutons floraux, l'architecture de la plante et sa capacité nutritive (Nilsson, 1994 ; Hopkins et Ekblom 1996 ; Hopkins et Ekblom, 1999). D'autre part, les capacités de compensation dépendent directement de l'état azoté de la plante et de la disponibilité en azote du sol (Podlaska et al., 1996 ; Valantin-Morison et al., 2007). En effet Valantin-Morison et al. (2007) ont rapporté une corrélation négative entre la quantité d'azote dans le sol au moment du semis et le pourcentage de boutons détruits par les attaques de méligèthes, indiquant que les capacités de compensation des plantes plus vigoureuses sont plus importantes et permettent de limiter les pertes de rendement.

Enfin, il a été démontré que la densité de semis était négativement corrélée aux dégâts de méligèthes. Cet effet peut être engendré par un effet de dilution de la population de ravageur au sein de la parcelle ou d'une moins bonne attractivité pour le ravageur en raison d'une plus grande compétition pour les ressources (Valantin-Morison et al., 2007).

Compte tenu du fait que les parasitoïdes passent une majeure partie de leur vie à l'état adulte en diapause dans le sol des parcelles cultivées en colza l'année précédente, le type de travail du sol réalisé juste avant l'implantation de la culture suivante affecte la survie des parasitoïdes pendant l'hiver. Ainsi, plusieurs études, dans différents pays Européens, ont démontré que le travail du sol après récolte du colza influençait fortement l'émergence des parasitoïdes l'année suivante, pouvant parfois réduire jusqu'à 100 % l'émergence des parasitoïdes (Nilsson, 2010). Des expérimentations en Suède et en Finlande ont montré que les taux d'émergence des 3 principales espèces de parasitoïdes étaient 4 fois plus importants sur des essais en jachères ou en semis direct que sur des essais ayant été labourés ou déchaumés (Nilsson, 1985 ; Hokkanen et al., 1988). En Angleterre, le même type d'essai a montré que le labour avait un fort impact sur les populations puisqu'il réduisait en moyenne

de 30% l'émergence des parasitoïdes alors que le nombre d'adultes émergés sur les parcelles avec un travail superficiel du sol n'était pas significativement différent des essais en jachères (Ferguson et al., 2007). Des résultats similaires ont été obtenus en Pologne et en Allemagne (Nilsson, 2010).

Nous avons donc identifié différentes pratiques agricoles (i.e. la nutrition azotée du colza, la date de semis, la densité de semis et le travail du sol sur les parcelles de colza de l'année précédente) qui modifient les conditions locales et semblent influencer de manière significative des étapes clés dans les relations trophiques entre le colza, les populations de méligèthes et les populations de parasitoïdes (Figure 1.9). Ces étapes sont : (i) la localisation et la sélection de la plante hôte par le ravageur, (ii) les dommages infligés à la plante par les attaques de méligèthes, (iii) les capacités de compensation de la plante, et (iv) la survie hivernale des populations de parasitoïdes.

4.4.2 Les effets du paysage

Plusieurs études se sont intéressées à l'influence de l'environnement parcellaire, à différentes échelles, sur l'abondance des populations de méligèthes, leurs dégâts ou leur régulation naturelle (Figure 1.9). Ces études à des échelles supra-parcellaires laissent apparaître certaines divergences dans les résultats trouvés. Ainsi, Thies et Tscharntke (1999) et Thies et al. (2003) ont montré que des paysages plus simples, définis par un pourcentage faible de zones non cultivées, supportaient plus de dégâts de méligèthes et des taux de parasitisme moins importants. Les auteurs ont trouvé que les corrélations entre la proportion d'habitats non-cultivés et les taux de parasitisme ou les pourcentages de boutons détruits étaient les plus fortes lorsque les variables paysagères étaient calculées dans un diamètre de 1.5 km autour de la parcelle. Aucun effet de la proportion de colza dans le paysage n'a été trouvé dans leurs travaux. Cette étude laisse penser qu'un paysage plus complexe du point de vue de sa structure héberge un plus grand nombre de parasitoïdes ou augmente la fitness¹ des parasitoïdes entraînant alors une réduction plus importante des populations de ravageurs (Thies et Tscharntke, 1999 ; Thies et al. 2003).

Valantin-Morison et al. (2007) ont trouvé que la proportion en colza dans la région et la présence d'habitats semi-naturels dans le paysage étaient deux facteurs influençant fortement les dégâts de méligèthes. Ainsi, ils démontrent que lorsque les parcelles sont situées dans des régions où le colza occupe des surfaces importantes (> 1.2%), il y a alors significativement plus de boutons détruits par les méligèthes dans les paysages complexes que dans les paysages simples. En revanche, les auteurs ont trouvé que dans les régions où le colza occupe une surface moins importante (< 1.2%), les parcelles situées dans des paysages complexes présentent significativement moins de boutons détruits.

Enfin, Zaller et al. (2008 a et 2008b) ont montré que l'abondance et les dégâts de méligèthes étaient négativement corrélés à la proportion de colza cultivé dans le paysage à

¹ *Fitness* : ou le succès reproducteur, définit la capacité d'un individu à se reproduire, et dépend principalement de la survie de l'individu et sa fécondité.

toutes les échelles spatiales, et que l'abondance de méligèthes était positivement corrélée à la proportion de zones boisées dans le paysage.

Thies et Tschardt (1999) ont démontré que l'âge et la taille des éléments non cultivés en bordure des parcelles de colza étaient deux facteurs permettant d'augmenter la régulation naturelle des méligèthes. Dans leur étude, les parcelles situées le long de bordures fleuries implantées depuis 6 ans ont des taux de parasitisme significativement plus importants que les parcelles de colzas situées à proximité d'une céréale. Les auteurs ont également montré que les parcelles situées à côté de jachères larges et âgées avaient des taux de parasitisme significativement plus importants que les parcelles à proximité de bordures fleuries ou de céréales. Büchi (2002) confirme en partie ces résultats et montre que la présence de bandes fleuries influence le taux de mortalité des larves de méligèthes résultant des attaques de parasitoïdes. Les parcelles ayant une bande fleurie contigüe ont montré des taux de parasitisme résultant de *Tersilochus heteroceris* significativement plus importants que les parcelles jouxtant une prairie extensive.

Conclusion : La chaîne trophique choisie pour réaliser ce travail apparaît comme un bon modèle d'étude pour plusieurs raisons :

- Le colza d'hiver est une culture occupant une place de plus en plus importante pour les agriculteurs et nécessitant l'utilisation massive de produits phytosanitaires pour lutter contre les nombreux bioagresseurs.
- *Meligethes aeneus* représente un des bioagresseurs importants limitant la qualité et la quantité de la production de colza d'hiver dans la majorité des pays Européens.
- Les méthodes de lutte traditionnelles basées sur l'utilisation de produits chimiques n'offrent pas de bonnes perspectives en matière de durabilité et de respect de l'environnement.
- Les parasitoïdes des méligèthes représentent un levier d'action intéressant (i.e. ils sont parfois capables d'infliger des taux de mortalité supérieurs aux produits insecticides actuels) pour développer des méthodes de lutte alternatives moins dépendantes des pesticides.
- Plusieurs facteurs à différentes échelles spatio-temporelles pourraient influencer les relations entre les différents niveaux trophiques de cette chaîne.

Des études antérieures laissent apparaître des effets différents voire antagonistes du contexte paysager (Figure 1.9). De plus, aucune étude n'a encore étudié conjointement les effets des pratiques agricoles et du contexte paysager sur ce modèle d'étude, et aucune étude n'a cherché à identifier et à hiérarchiser ces différents facteurs. Ce modèle d'étude apparaît donc intéressant pour répondre aux objectifs de notre travail qui vise à étudier les influences relatives des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels sur les attaques d'un ravageur et sa régulation biologique à travers une approche multi-échelles.

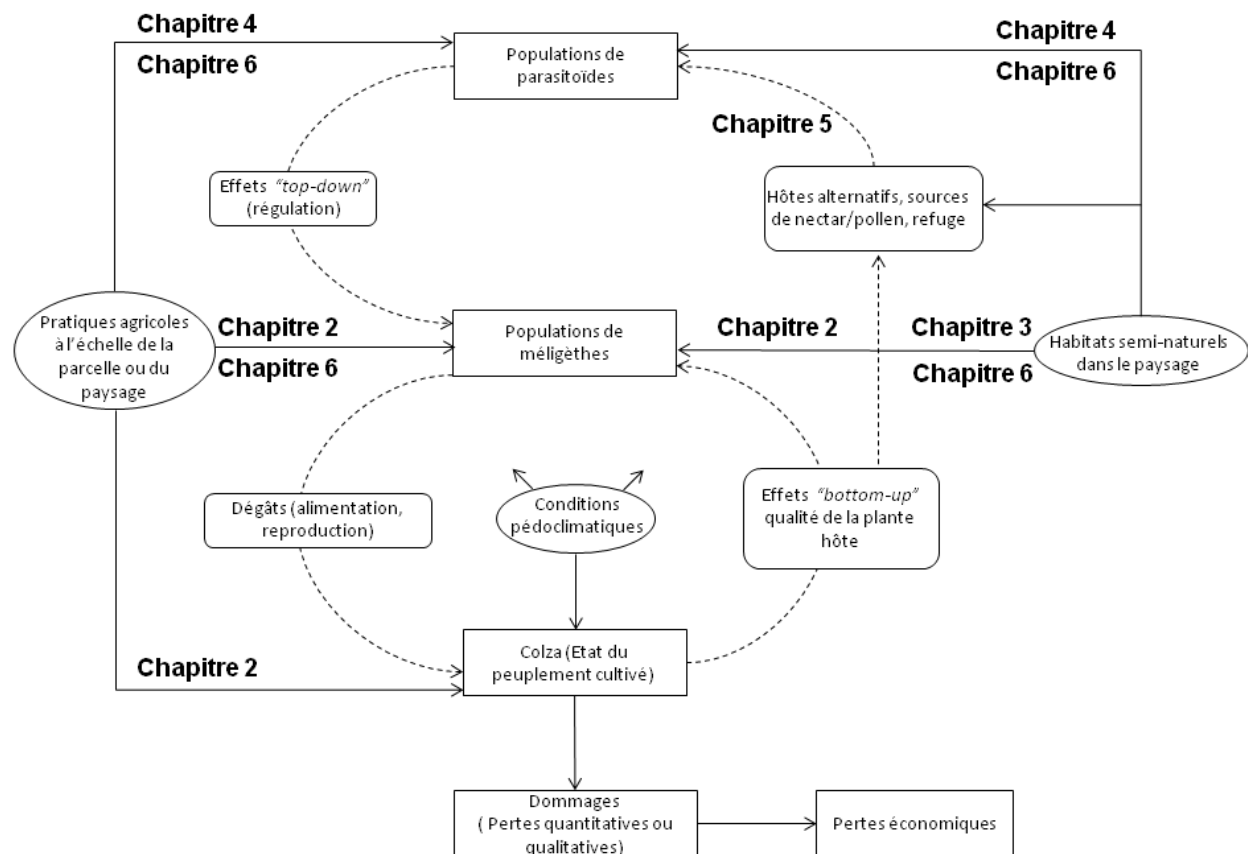


Figure 1. 10: Schéma illustrant la démarche générale structurant notre travail et les questions de recherche abordées par les différents chapitres. Les questions de recherches sont précisées dans le texte et les hypothèses relatives à chaque chapitre sont indiquées dans l'encadré 1.3.

5 Questions de recherche et démarche générale du travail

Pour concevoir des stratégies qui limitent la pression des ravageurs et favorisent la régulation biologique à l'échelle du paysage, il faut être en mesure d'identifier les leviers sur lesquels agir. **L'objectif de ce travail est donc d'étudier les effets des habitats semi-naturels et des pratiques agricoles dans le paysage sur les populations de *Meligethes aeneus* et leurs régulations biologiques.**

La démarche générale adoptée dans ce travail et le cadre conceptuel qui entoure les questions de recherche sont résumés dans la figure 1.10 et précisés dans les parties suivantes (voir aussi l'encadré 1.3). Pour étudier les différents déterminants des attaques de méligèthes, leur nuisibilité et leur régulation naturelle nous avons utilisé différentes approches en nous concentrant sur des étapes clés relatives au ravageur et à ses parasitoïdes: (i) les attaques et les dégâts à la parcelle, (ii) l'hivernation des méligèthes, (iii) la régulation naturelle des méligèthes et (iv) l'alimentation des parasitoïdes à l'état adulte. Nous présentons ci-après la démarche générale de notre travail, puis les questions de recherche qui le structurent (les hypothèses testées dans chacune des parties du travail sont synthétisées dans l'encadré 1.3).

5.1 Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur le contrôle biologique des ravageurs des cultures : Etat de l'art.

En préalable à notre étude expérimentale, nous avons tout d'abord réalisé une étude bibliographique visant à dresser un bilan des connaissances sur les effets des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur les populations de ravageurs et leur régulation naturelle.

En effet dans la littérature on trouve, d'une part, des approches issues de l'agronomie (traditionnellement attachée à l'échelle de la parcelle) visant à étudier les impacts des pratiques agricoles sur les populations de ravageurs et/ou leurs ennemis naturels. D'autre part, il existe des approches plutôt issues de l'écologie du paysage et de la lutte biologique par conservation qui visent respectivement à étudier l'impact des structures paysagères sur les dynamiques des populations et à manipuler les habitats pour maximiser l'action des ennemis naturels. Comme nous nous proposons de positionner ce travail à l'interface entre ces deux visions, la première étape de notre travail a donc consisté en une synthèse bibliographique répondant aux questions suivantes :

- Quelles connaissances avons-nous sur les effets des pratiques agricoles mises en œuvre à l'échelle de l'itinéraire technique et du système de culture sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels ? Quelles connaissances sont actuellement disponibles sur les rôles et les effets des habitats semi-naturels dans le paysage sur les ravageurs et leurs ennemis naturels ?
- Existe-t-il à l'heure actuelle des études se proposant d'intégrer les effets des pratiques agricoles et du contexte paysager pour l'étude des interactions trophiques et du contrôle

Encadré 1.3 : Synthèse des principales hypothèses relatives à chaque chapitre/question de recherche

1. Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur le contrôle biologique des ravageurs des cultures : Etat de l'art.
 - Une prise en compte explicite des pratiques agricoles conjointement à celle du rôle des habitats semi-naturels permet une meilleure compréhension des déterminants de la régulation naturelle des ravageurs à l'échelle d'un paysage agricole.
2. Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur les populations de méligèthes.
 - L'abondance et les dégâts de méligèthes augmentent avec la complexité du paysage autour des parcelles.
 - Il y a un effet des pratiques agricoles menées à la parcelle sur l'abondance et les dégâts de méligèthes à travers des différences en termes d'attractivité et de compensation.
 - Les effets de la complexité du paysage sont plus importants que l'influence des pratiques agricoles.
3. Le rôle des habitats semi-naturels pour l'hivernation de *Meligethes aeneus*: suivi des populations à l'émergence et prise en compte des déterminants locaux et paysagers.
 - Les zones boisées représentent les habitats principalement utilisés pour l'hivernation des méligèthes et sont donc les habitats sources du ravageur au printemps.
4. Effet multi-échelle du travail du sol et du contexte paysager sur la régulation biologique de *Meligethes aeneus*.
 - Une augmentation de la proportion de colza de l'année précédente avec un travail du sol post-récolte conventionnel (i.e. labour profond) influence négativement le taux de parasitisme des larves de méligèthes.
 - En se basant sur le cycle de vie des parasitoïdes, l'effet du travail du sol des parcelles en colza de l'année précédente semble être plus important que l'effet des habitats semi-naturels.
5. Acquisition de connaissances sur l'état nutritionnel du parasitoïde univoltin *Tersilochus heterocerus* au champ.
 - La teneur en sucre des parasitoïdes univoltins de l'espèce *Tersilochus heterocerus* prélevé au champ est supérieure à la teneur en sucre au moment de l'émergence et augmente avec le temps passé depuis le début de la floraison.
6. Performances des indicateurs paysagers pour prédire des infestations importantes de méligèthes et une régulation biologique efficace.
 - Les variables liées à la complexité du paysage sont de bons indicateurs de situations à risque d'infestation de méligèthes.
 - Les variables liées à la complexité du paysage et au type de travail du sol post-récolte des parcelles en colza de l'année précédente sont de bons indicateurs de taux de parasitisme importants.

naturel des ravageurs ? Quels intérêts peut-il y avoir à combiner ces deux approches et quelles sont les zones pour lesquelles il manque des connaissances ?

Ce travail de synthèse fait volontairement appel à différents exemples impliquant différents modèles biologiques pour explorer les relations entre pratiques agricoles, habitats semi-naturels et régulation biologique des ravageurs à différentes échelles spatiales. Ce travail fait l'objet du premier chapitre et correspond à un article publié dans la revue *Advances in Agronomy* et intitulé : ***“Biological control of insect pests in agroecosystems : effects of crop management, farming systems, and semi-natural habitats at the landscape scale, a review”***.

5.2 Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur les populations de méligèthes

Nous nous sommes ensuite intéressés aux effets du contexte paysager et des pratiques agricoles sur la densité des populations de méligèthes et l'intensité des dégâts à travers le suivi d'un réseau de 42 parcelles agricoles.

En effet, les éléments bibliographiques donnés dans la partie 4 ainsi que ceux du chapitre 1 nous indiquent que les pratiques agricoles à une échelle locale ainsi que le contexte paysager sont susceptibles d'influencer les populations de ravageurs et d'auxiliaires des cultures. Plus particulièrement, il ressort de l'analyse bibliographique que la complexité du paysage et plusieurs éléments de l'itinéraire technique (date de semis, densité, nutrition azotée) semblent être des déterminants importants de la pression exercée par le ravageur sur la culture. Comme aucune étude n'intègre actuellement les effets relatifs des pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle et du contexte paysager, il semble donc intéressant de les considérer conjointement dans le but d'identifier et de hiérarchiser les déterminants des attaques et des dommages de méligèthes. De plus, des études précédentes sur l'influence du contexte paysager sur les populations de méligèthes laissent apparaître des effets antagonistes du paysage et des échelles spatiales fonctionnelles différentes. Cela nous amène à formuler les questions de recherche suivantes :

- Est-ce que les pratiques agricoles à l'échelle locale et le contexte paysager influencent la densité de populations du ravageur et les dommages à la parcelle ?
- Quelle est l'importance relative des pratiques agricoles à l'échelle locale et du contexte paysager sur la densité et les dommages du méligèthe ?
- Quelles sont les importances relatives des variables explicatives lorsque l'on change l'étendue spatiale et quelles échelles spatiales permettent d'expliquer le mieux l'abondance et les dommages des populations de méligèthes ?
- Quelle est l'échelle spatiale fonctionnelle de *Meligethes aeneus* dans les paysages du Nord-Ouest de la France ?

Ce travail fait l'objet du chapitre 2 et correspond à une publication soumise en septembre 2010 dans le cadre d'un numéro spécial du journal *Agriculture, Ecosystems & Environment*

autour de la thématique : *Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes: towards a unification of approaches*. (Guest editors: A. Ouin, C. Lavigne, C. Moonen, J. Marshall, S. Poggio, and F. Burel.). Cette publication est intitulée: **“Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage”**.

5.3 Le rôle des habitats semi-naturels pour l'hivernation de *Meligethes aeneus*: suivi des populations à l'émergence et prise en compte des déterminants locaux et paysagers.

Pour préciser le rôle des habitats semi-naturels et mieux comprendre les effets du contexte paysager sur les populations du ravageur, nous avons ensuite étudié l'émergence des populations de méligèthes dans différents types d'habitats semi-naturels.

Il apparaît que *M. aeneus* est une espèce multi-habitat utilisant des habitats non cultivés pour l'hivernation, et des parcelles agricoles pour l'alimentation et la reproduction. Nous avons souligné qu'il existait un manque de connaissance autour des habitats utilisés par les populations de méligèthes pour l'hivernation et donc sur la provenance des individus capturés dans les parcelles de colza au printemps. Des travaux menés dans différents pays ont rapporté la présence de *Meligethes aeneus* dans différents types d'habitats comme des zones boisées ou des zones herbacées (Müller, 1941 ; Fritzsche, 1957 ; Pywell et al., 2005), mais aucune n'a cherché à identifier des caractéristiques locales et/ou paysagères permettant d'expliquer l'abondance du ravageur au printemps. Ce manque de connaissance limite les capacités d'interprétation des corrélations potentielles entre contexte paysager et pression du ravageur au printemps. De manière plus générale, les études sur les sites d'hivernation des insectes ravageurs restent très rares. Aucune étude expérimentale à l'échelle du paysage ne relie les effets du contexte paysager au rôle de ces habitats en termes de sources d'individus au printemps (aucun élément de quantification et de qualification du rôle réel joué par ces habitats). Dans les études actuelles, les effets des éléments semi-naturels dans le paysage sont alors souvent expliqués par la provision potentielle de sites d'hivernation, de sources de nourritures sous forme de pollen ou de nectar, ou de proies ou d'hôtes alternatifs (hypothèses formulées par Landis et al. (2000) et détaillées dans le Chapitre 1). A notre connaissance aucune étude à l'heure actuelle ne se propose de valider l'une de ces hypothèses conjointement à une approche paysagère. Cela nous amène à formuler les questions suivantes :

- Quels sont les habitats utilisés pour l'hivernation des populations de *M. aeneus* et plus particulièrement quels sont les habitats sources du ravageur au printemps ?
- Existe-t-il des caractéristiques locales ou paysagères permettant d'expliquer l'abondance de méligèthes lors de l'émergence des sites d'hivernation au printemps ?

Ce travail fait l'objet du chapitre 3 et correspond à un article accepté dans la revue *Agricultural and Forest Entomology* et intitulé : **“Local and landscape determinants of pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) abundance in overwintering habitats”**.

5.4 Effets multi-échelles du travail du sol et du contexte paysager sur la régulation biologique de *Meligethes aeneus*.

Dans le but de comprendre les déterminants de la régulation naturelle des méligèthes, nous avons étudié les effets des habitats semi-naturels et des pratiques agricoles qui influencent le taux de parasitisme des méligèthes à l'échelle du paysage.

Notre étude bibliographique a mis en évidence l'importance que pouvaient avoir les pratiques agricoles sur les dynamiques de populations d'ennemis naturels et plus particulièrement sur le rôle que pouvait avoir le travail du sol post-récolte du colza sur la survie et l'émergence des parasitoïdes univoltins l'année suivante. Nous avons également souligné les effets des éléments semi-naturels et de la complexité du paysage sur les populations de parasitoïdes. Cependant à l'heure actuelle, aucune étude ne s'est proposée d'étudier l'impact des pratiques agricoles dans le paysage et n'a pris en compte conjointement les effets des pratiques agricoles et de la complexité du paysage pour étudier la question de la régulation naturelle des ravageurs. Cependant il nous apparaît que l'identification et la hiérarchisation des facteurs pilotant la régulation biologique des ravageurs est une étape clé pour la conception et l'implémentation de stratégies de protection des cultures plus respectueuses de l'environnement. Nous nous proposons donc ici de répondre aux questions suivantes :

- Quelle est l'influence des différents types de travail du sol post-récolte de l'année précédente sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes ?
- Quelle est l'influence de la complexité du paysage sur la régulation naturelle des méligèthes ?
- Quelles sont les importances relatives du travail du sol et de la complexité du paysage sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes ?
- Quelles échelles spatiales permettent le mieux d'expliquer le taux de parasitisme des larves de méligèthes ?

Ce travail fait l'objet du chapitre 4 et correspond à un article accepté pour publication dans la revue *Landscape Ecology* en octobre 2010 et intitulé : **“Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle biocontrol”**.

5.5 Acquisition de connaissances sur l'état nutritionnel du parasitoïde univoltin *Tersilochus heterocerus* au champ.

Nous avons ensuite étudié une étape clé du cycle de vie des parasitoïdes : l'alimentation des parasitoïdes au stade adulte. Cette étude a pour but de produire des connaissances sur les sources d'alimentation des parasitoïdes adultes prélevés au champ. Cette étape, bien que souvent évoquée comme pouvant potentiellement expliquer des effets de l'environnement parcellaire sur les populations de parasitoïdes, constitue en réalité à l'heure actuelle une zone de manque de connaissances factuelles pour un grand nombre d'espèces.

Il ressort de l'analyse bibliographique que le contexte paysager et les habitats semi-naturels semblent jouer un rôle important sur les populations de parasitoïdes. Comme détaillé dans la partie 5.3, les études à l'échelle du paysage expliquent l'influence des habitats semi-naturels sur les populations d'ennemis naturels par la provision d'un certain nombre de fonctions clés nécessaires aux individus pour réaliser leur cycle de vie (i.e. alimentation, refuge, proie/hôte alternatifs ; Cf. Chapitre 1) mais ne cherchent pas, cependant, à tester les hypothèses relatives à ces fonctions. La littérature récente sur l'alimentation d'autres espèces de parasitoïdes montre, en conditions contrôlées, que différentes espèces de parasitoïdes utilisent les glucides contenus dans les nectars floraux ou extra-floraux de différentes fleurs, ou le miellat, et que leur longévité et leur fécondité dépend de cette ressource énergétique (Wäckers et al., 2005). Thies et al. (2003) émettent ainsi l'hypothèse que l'effet positif de la complexité du paysage sur les larves de méligèthes proviendrait notamment d'une plus grande abondance de la ressource en nectar dans ces paysages. Cependant, Jourdeuil (1960) explique que les parasitoïdes univoltins des méligèthes n'ont jamais été observés en train de se nourrir ni sur leur hôte ni sur différentes fleurs et suppose donc que la fécondité et la longévité des parasitoïdes s'effectuent uniquement aux dépens des réserves adipeuses formées au cours de la vie larvaire. Il semble donc important d'étudier l'état nutritionnel des parasitoïdes adultes pour (i) produire des connaissances factuelles autour de l'alimentation des parasitoïdes à l'état adulte, (ii) mettre en perspective et mieux comprendre les effets connus de l'environnement parcellaire sur les populations de parasitoïdes, (iii) formuler de nouvelles hypothèses en matière de protection des cultures et (iv) mettre en évidence des leviers pour stimuler les populations d'ennemis naturels au sein des agroécosystèmes. Ces éléments nous amènent à nous poser les questions suivantes :

- Les parasitoïdes univoltins des larves de méligèthes se nourrissent-ils de ressources glucidiques à l'état adulte ?
- Les connaissances produites autour de l'état nutritionnel du parasitoïde au champ nous permettent-elles de mieux comprendre les effets du contexte paysager ou de produire de nouvelles hypothèses concernant ces effets ?

Ce travail fait l'objet du chapitre 5 et correspond à un article soumis à la revue *Biological Control* en octobre 2010 et intitulé : ***“Nutritional state of pollen beetle parasitoids foraging in the field”***.

5.6 Performances des indicateurs paysagers pour prédire des infestations importantes de méligèthes et une régulation biologique efficace

Enfin, en se basant sur les différentes connaissances produites dans les chapitres 1 à 5, nous avons cherché à comparer les performances de différents indicateurs paysagers pour évaluer des situations de fortes infestations de méligèthes et de régulation biologique efficace. En effet, bien que l'on constate une augmentation importante des études qui visent à comprendre l'influence du contexte paysager sur la dynamique des populations de ravageurs et d'ennemis naturels, aucune ne cherche à comparer les performances d'indicateurs

paysagers sur leurs capacités à discriminer des contextes paysagers par rapport aux attaques de ravageurs et leur régulation naturelle. La production de tels indicateurs informatifs est cependant primordiale pour évaluer et concevoir des paysages multifonctionnels fournissant un certain nombre de biens et de services. Ils peuvent à la fois aider dans les processus de décision, en évaluant des scénarios de politiques publiques par exemple, mais également amener le chercheur à formuler de nouvelles hypothèses sur les relations entre structure paysagère et interactions trophiques au sein des agroécosystèmes. Des indicateurs paysagers performants peuvent également être utilisés pour quantifier ou communiquer sur les conséquences de différentes stratégies d'aménagement du territoire. De plus, en se basant sur des indicateurs informatifs, il pourrait être intéressant de spatialiser l'information ainsi obtenue et de produire des cartes de zones où structurellement le paysage indique de fortes attaques de méligèthes potentielles et/ou une régulation biologique efficace. Cela nous amène à formuler les questions de recherche suivantes :

- Quels indicateurs paysagers sont les plus informatifs pour classer les situations paysagères à forte infestation de méligèthes et/ou avec un contrôle biologique efficace ?
- En se basant sur les performances de ces indicateurs est-il possible de produire des connaissances et des outils utilisables pour évaluer et concevoir des paysages fonctionnels ?
- Les valeurs prises par les différents indicateurs calculés à l'échelle régionale nous permettent-elles de formuler de nouvelles hypothèses sur les interactions trophiques au sein des agroécosystèmes ?

Ce travail fait l'objet du chapitre 6 et est intitulé : ***“Using landscape indicators to predict insect pest infestations and successful natural pest control”***.

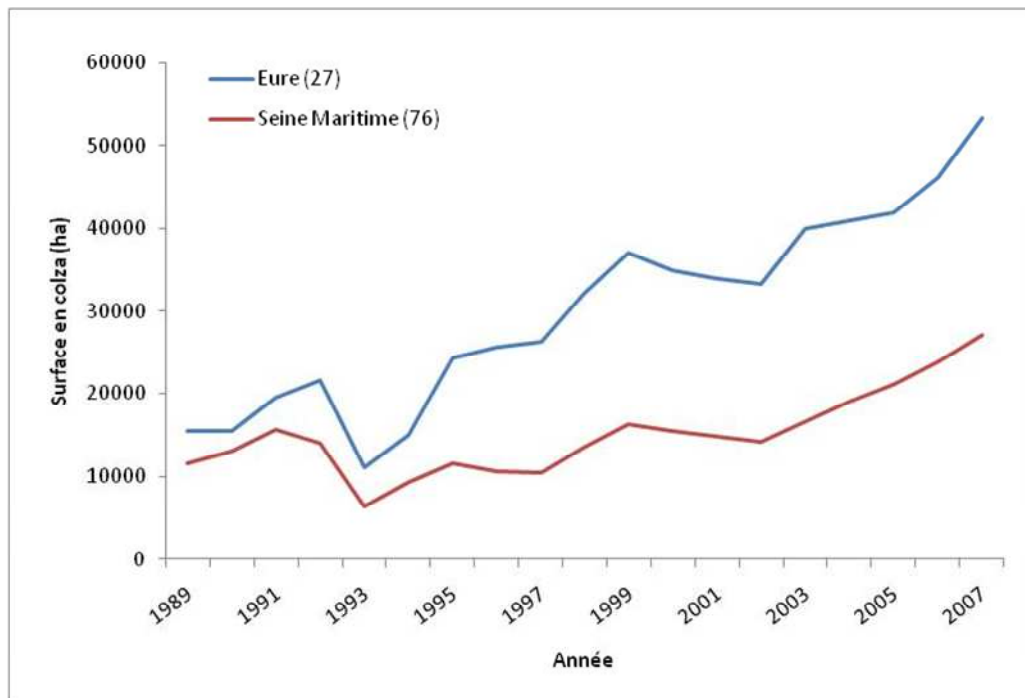


Figure 1. 11 : Evolution des surfaces cultivées en colza dans les deux départements de notre étude : l'Eure et la Seine-Maritime.

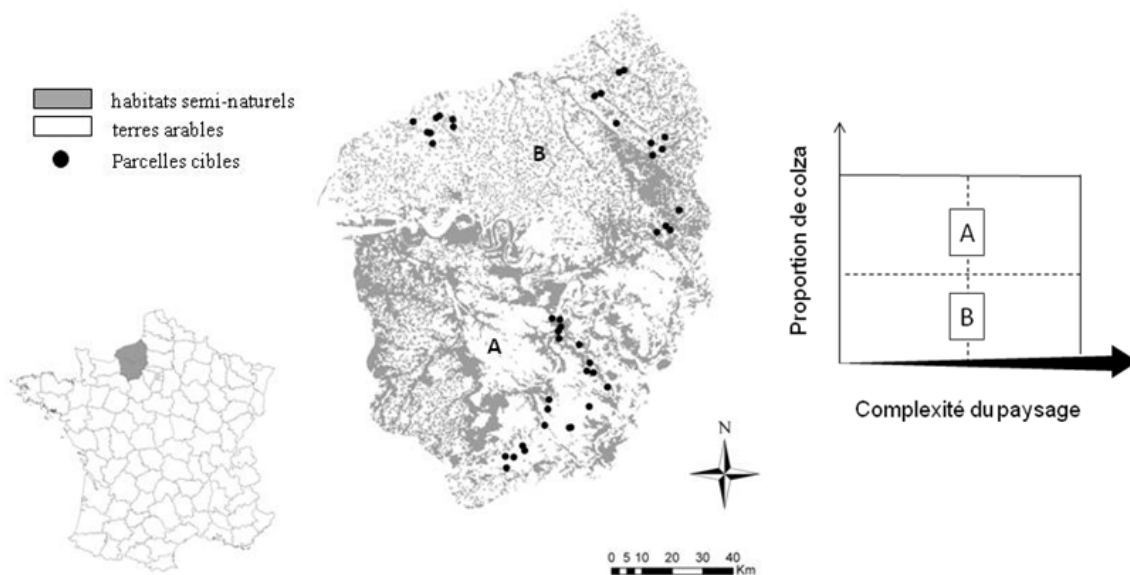


Figure 1. 12: Présentation de la zone d'étude et localisation des parcelles de colza (Eure : A : Seine-Maritime : B). Le graphique de droite présente deux critères importants utilisés pour sélectionner les parcelles et les zones d'études.

Matériel et Méthodes

Nous présentons dans cette partie la zone d'étude, la sélection des parcelles, l'analyse du contexte paysager et les principales mesures réalisées sur les différentes composantes de notre modèle d'étude. Des détails supplémentaires notamment sur les exploitations de ces données seront fournis dans chacun des chapitres de notre travail.

1 La zone d'étude

Pour tester les différentes hypothèses de notre travail et répondre à nos objectifs, nous avons dans un premier temps choisi une zone d'étude. Cette zone a été sélectionnée au sein de la région Haute-Normandie et s'étale sur les deux départements qui constituent cette région : l'Eure (27) et la Seine-Maritime (76) (coordonnées du centre de la zone : 49°25'N, 1°12' E). Nous avons décidé de travailler sur cette région pour plusieurs raisons. Tout d'abord, nous savions que les agriculteurs de cette région étaient régulièrement confrontés à des attaques de méligèthes avec toutefois des variabilités importantes faisant de cette zone un site d'étude intéressant (CETIOM ; Chambres d'agriculture, *comm. pers.*). Ensuite, comme il ressort de l'analyse bibliographique que la surface cultivée en colza dans le paysage peut être un facteur influençant les populations de méligèthes, nous avons sélectionné des parcelles dans les deux départements de cette région qui sont connus pour avoir des surfaces annuelles moyennes de colza très différentes. En effet, le département de l'Eure (A sur la carte) présente des surfaces plutôt importantes en colza alors que la Seine-Maritime (B sur la carte) présente des surfaces en colza relativement faibles (Figure 1.11). Dans cette région les principales cultures sont les céréales (75% des surfaces), le colza (15%), la betterave (4%), la pomme de terre (2%) et le pois protéagineux (2%) (Agreste, 2009). Enfin, ces deux sites d'étude présentent une grande diversité dans les paysages qui les composent. En effet, dans chacun des départements il existe des paysages relativement fermés et très complexes présentant une forte proportion d'habitats semi-naturels et des paysages très ouverts, dits d'*open-fields*, hébergeant une très faible proportion d'habitats semi-naturels. Les habitats semi-naturels de la zone d'étude sont majoritairement composés de petits fragments de zones forestières et herbacées. Nous avons ainsi identifié deux zones principales permettant de croiser le facteur complexité du paysage et le facteur proportion de colza dans le paysage (Figure 1.12). Les moyennes des températures de chacune des zones (A et B) de février à juin pour les deux années sont présentées en figure 1.13.

2 Echantillonnage des parcelles cibles

Au sein de chacun des deux départements nous avons ensuite sélectionné, à l'aide des conseillers des chambres d'agriculture de l'Eure et de la Seine-Maritime, les parcelles agricoles sur la base de 3 paramètres: la variété de colza cultivée, la complexité du paysage (i.e. la proportion en habitats semi-naturels dans le paysage) et la distance entre les parcelles. En raison de l'importance que peut avoir la variété cultivée sur l'attractivité pour le ravageur

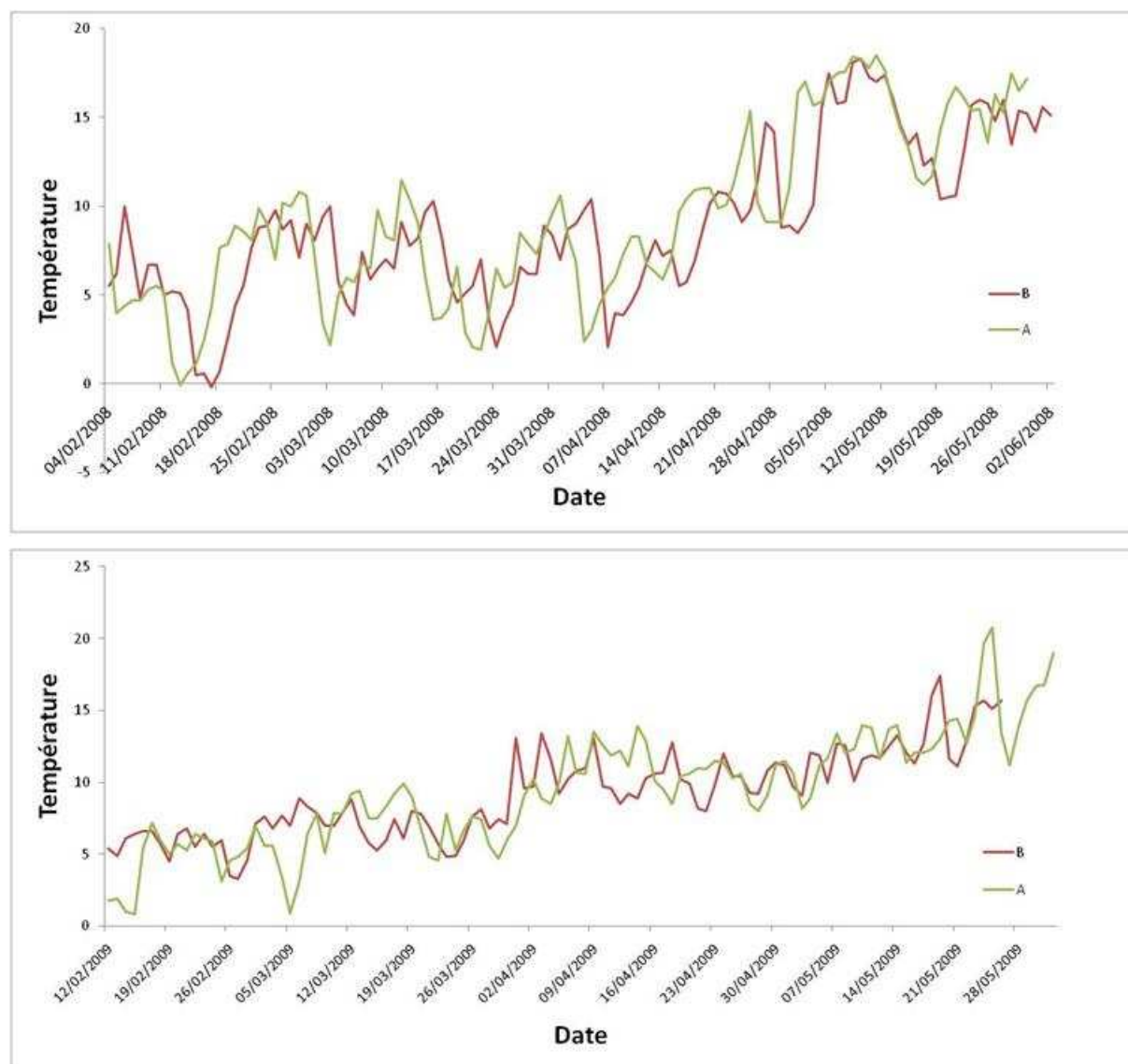


Figure 1. 13: Evolution de la température pour les sites A et B durant les périodes d'attaques de méligèthes et d'émergences des parasitoïdes.

nous avons retenu 4 variétés différentes présentant des caractéristiques identiques en termes de richesse en glucosinolates et de précocité à floraison, deux facteurs importants influençant la sélection de la plante hôte par le ravageur. Nous avons choisi des variétés tardives avec des teneurs en glucosinolates élevées (Variétés : Kadore, Grizzly, Ovation, Expert). Notons que le critère « teneur en glucosinolates » provient des évaluations menées par le CETIOM et correspond à l'analyse des teneurs dans les graines et ne renseigne pas sur les différences de composition et l'évolution des teneurs durant le cycle de développement du colza. Néanmoins nous avons utilisé ce critère car c'est le seul dont nous disposions pour évaluer le profil de glucosinolates des variétés. Initialement nous souhaitions travailler avec une seule variété mais les autres critères (notamment la complexité du paysage) ne nous permettaient pas de trouver suffisamment de points d'échantillonnage. Ensuite, dans chacun des deux départements nous avons sélectionné des parcelles de manière à construire un gradient paysager allant de parcelles situées dans des paysages extrêmement simplifiés (avec de très faibles proportions d'habitats semi-naturel et largement dominés par des cultures) à des parcelles localisées dans des paysages plus complexes (avec des proportions importantes en habitats semi-naturels) (Tableau 1.3 ; Figure 1.14). Enfin, nous avons choisi des parcelles séparées les unes des autres par une distance minimale de 4km, ce qui correspond à l'étendue maximale explorée par notre analyse paysagère. En effet, plusieurs études récentes ont montré l'importance de considérer des couples parcelle-paysage spatialement indépendants lorsque l'on s'intéresse aux relations entre structure du paysage et processus biologiques (Tischendorf et Fahrig, 2000, Holland et al., 2004, Schooley, 2006). Tischendorf et Fahrig (2000) recommandent ainsi une approche (*the hybrid patch-landscape scale approach*) qui consiste à utiliser des paysages qui ne se recoupent pas spatialement comme unités d'étude et des points d'échantillonnage situés au centre de chaque paysage (Tischendorf et Fahrig 2000).

3 Cartographie et digitalisation des paysages

Pour pouvoir mener une analyse fine du paysage autour de chaque parcelle et mettre en relation les variables paysagères avec les variables à expliquer échantillonnées à une échelle locale, nous avons cartographié le paysage dans une zone circulaire de 2000 m de rayon autour de chaque parcelle. Cette distance correspond à un bon compromis entre les résultats d'une étude précédente (i.e. Thies et al., 2003) et notre capacité, en termes de temps, à cartographier sur le terrain, digitaliser puis analyser les paysages. Nous avons donc, dans un premier temps réalisé une cartographie du parcellaire et de l'occupation du sol du paysage autour de chaque parcelle à partir des photographies aériennes de l'IGN (BD Ortho®-2003 et 2008) et des enquêtes de terrain intensives. Ensuite, l'intégralité des éléments du paysage cartographié sur le terrain à été digitalisée manuellement à l'aide du logiciel ArcView (Version 9.2, ESRI®). 42 paysages ont ainsi été cartographiés et digitalisés.

4 Analyse du contexte paysager

Nous avons ensuite calculé les indices paysagers dans huit zones circulaires (ou « *buffers* ») variant de 250 m à 2000 m de rayon autour de chaque parcelle expérimentale à

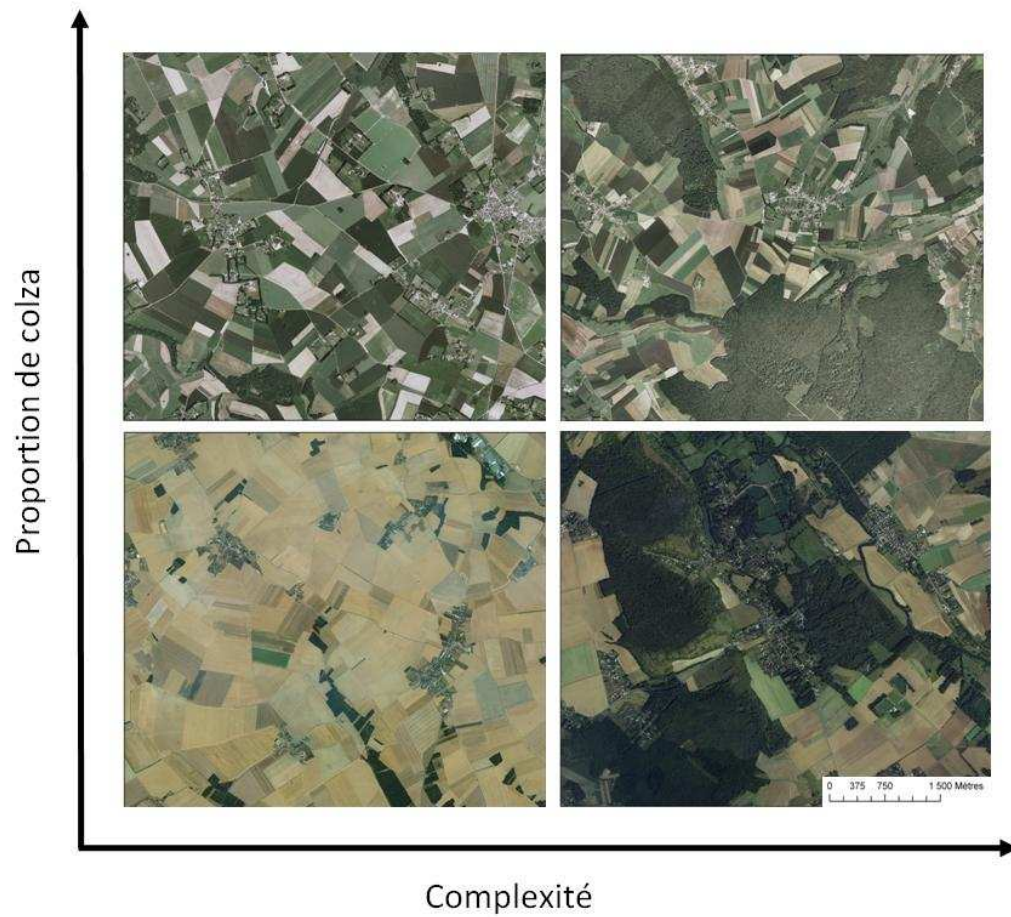


Figure 1. 14: Illustration des différents contextes paysagers de notre zone d'étude (Photos : IGN, 2004).

l'aide du logiciel ArcView (Version 9.2, ESRI®) (Figure 1.15) (Schmidt et al., 2007 ; Zaller et al., 2008b). Dans chacune de ces zones des indices paysagers ont été calculés pour différents niveaux d'organisation : (i) le niveau de la tache d'habitat, (ii) le niveau de la classe d'habitat qui considère l'ensemble des taches de la même catégorie dans le paysage et (iii) le niveau du paysage qui prends en compte l'ensemble des éléments de la mosaïque paysagère (McGarigal et al., 1995) (voir encadré 1.4). A l'échelle de la tache, nous avons calculé la surface de la parcelle cible, la proximité au colza le plus proche de l'année précédente et la distance euclidienne au plus proche colza de l'année précédente dans nos différentes analyses. A l'échelle de la classe d'habitats nous avons calculé les proportions en type d'occupation du sol dans l'étendue considérée. Enfin, à l'échelle du paysage nous avons calculé l'indice de diversité de Shannon sur la base de l'ensemble des catégories de la résolution thématique de l'année considérée. Le tableau 1.3 présente les principales caractéristiques des deux sites d'étude et le tableau 1.4 présente les valeurs moyennes, minimales et maximales des principales variables paysagères de l'ensemble des parcelles du réseau. L'exploitation de ces données sera présentée au Chapitre 2, 4 et 6.

5 Caractéristiques des pratiques agricoles à la parcelle et dans le paysage

Pour chaque couple parcelle-paysage, en plus des variables relatives aux pratiques agricoles mesurées sur la parcelle suivie (dite « parcelle cible »), plusieurs séries d'enquêtes ont été menées chaque année auprès des agriculteurs du réseau et des agriculteurs ayant des parcelles dans chaque paysage. Ces enquêtes ont eu pour but de connaître avec plus de précisions les caractéristiques des systèmes de culture de chaque agriculteur. Pour les agriculteurs du réseau il s'agissait principalement de récupérer des informations autour des caractéristiques de la parcelle cible, de l'itinéraire technique, de la rotation, et de recenser l'ensemble des opérations menées, les outils et les produits utilisés ainsi que toutes autres informations autour des pratiques de l'agriculteur notamment en termes de produits insecticides. Pour les agriculteurs présents dans le paysage autour des parcelles du réseau, l'objectif principal des enquêtes a été de géo-localiser les parcelles en colza de l'année précédente et de déterminer les pratiques agricoles sur ces parcelles, notamment en termes de travail du sol post-récolte et d'utilisation d'insecticide qui constituent des variables d'intérêts par rapport à la survie des parasitoïdes durant l'hiver. Sur l'ensemble des deux années, 268 parcelles de colza de l'année précédente ont été identifiées dans les différents paysages. Les types de travail du sol post-récolte ont pu être déterminé sur 261 parcelles soit sur plus de 97 % des parcelles. Ces informations ont été intégrées à la base de données géographique. Ces données ont été utilisées dans le Chapitre 2, 4 et 6.

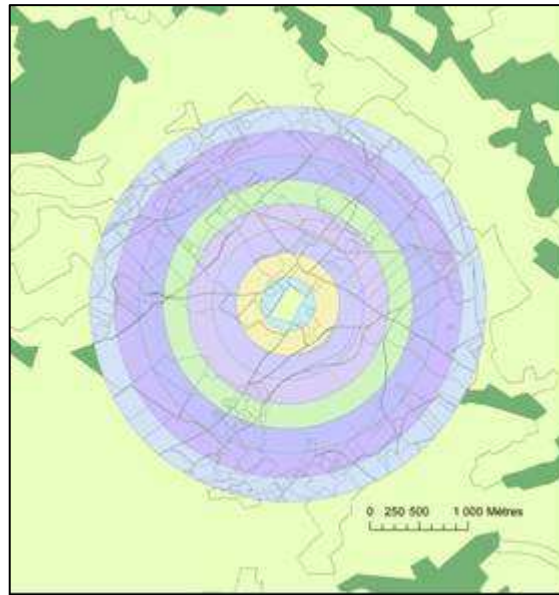


Figure 1. 15 : Représentation des différentes étendues spatiales de rayons croissants dans lesquels les différentes variables paysagères ont été calculées autour des parcelles expérimentales.

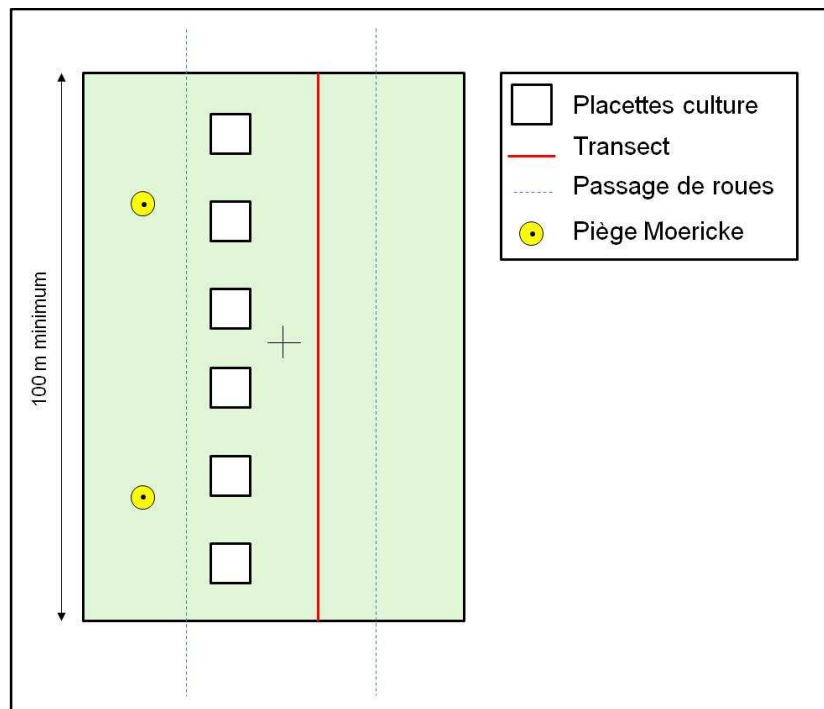


Figure 1. 16: Schéma de la zone d'étude mise en place dans chaque parcelle expérimentale pour effectuer les suivis de populations.

6 Mesures sur chacun des niveaux trophiques de notre modèle

6.1 Echantillonnage des méligèthes adultes à l'émergence

Pour connaître la provenance des méligèthes au printemps et suivre la dynamique d'émergence du ravageur, des pièges à émergence ont été placés dans différents habitats semi-naturels durant l'hiver. Les pièges à émergence sont des tentes asymétriques servant à collecter l'ensemble des insectes émergeant du sol sur une surface d'environ 1,8 m². La totalité des insectes est collecté au point le plus haut de l'arête faitière dans une tête de collecte contenant de l'éthanol à 70 % pour tuer et conserver les individus. Les pièges ont été relevés régulièrement et les insectes identifiés et dénombrés au laboratoire. Le dispositif expérimental a consisté à disposer des pièges dans 3 types d'habitats différents : prairies, lisière de forêt et centre de forêt. Les pièges en lisière de forêt ont été installés dans une bande de 10 m de large entre la bordure et l'intérieur du bois. Les pièges au centre des bois ont été installés dans une zone commençant à partir de 50 m de la bordure de l'habitat.

Comme l'objectif de cette expérimentation était d'abord d'identifier les habitats qui supportent d'importantes populations de méligèthes à l'émergence en Haute-Normandie, nous avons choisi de positionner les pièges autour d'un sous échantillon de parcelles situées dans la vallée de l'Eure. En effet, cette zone est une zone où il y a une forte pression du ravageur et dans laquelle on retrouve une grande diversité d'habitats semi-naturels. Nous avons installé un total de 47 tentes en 2008 et de 36 tentes en 2009 réparties comme suit : 26 tentes dans des forêts (16 en lisière et 10 en intérieur) et 21 tentes dans des prairies en 2008 et 28 tentes dans des forêts (19 en lisière et 9 en intérieur) et 8 tentes dans des prairies en 2009. Pour compléter ce dispositif nous avons utilisé des données provenant d'une expérimentation similaire menée en 2006 en Midi-Pyrénées par l'UMR Dynafor. Sur ce dispositif 21 tentes ont été installées dans des bois (15 en lisière et 7 en intérieur) et 28 ont été installées dans des prairies. Ces données ont été exploitées dans le Chapitre 3.

6.2 Mesures réalisées sur le peuplement cultivé

A chaque date de prélèvement entre la reprise de végétation à la sortie de l'hiver (GS 30) et la maturation (GS 80), les stades phénologiques des plantes ont été évalués. Au début de la période de formation des boutons floraux, période à partir de laquelle les premières attaques de méligèthes interviennent, des mesures de densité de peuplement et de biomasse ont été réalisées sur 6 micro-placettes de 0.5 m² par parcelle à l'intérieur de notre zone expérimentale. Après 48h à l'étuve à 80 °C, la biomasse sèche et la teneur en azote des plantes a été mesurée (Méthode Dumas). Au début de la maturation (GS 80), la densité du peuplement cultivé, la biomasse, la hauteur des plantes et les composantes du rendement ont été mesurées sur 6 placettes de 1 m² par parcelle à l'intérieur de notre zone d'étude (Figure 1.16). Les différentes composantes du rendement ont alors été mesurées sur un sous échantillon de dix plantes pour chaque placette: le nombre de ramifications, le nombre de siliques pleines et le nombre de pédoncules sans silique. Les dégâts de méligèthes ont été mesurés sur l'ensemble des plantes prélevées par comptage du nombre de pédoncules sans silique résultant de l'avortement des

Tableau 1. 3: Présentation des principales caractéristiques de l'environnement paysager de chacun des couples parcelle x paysage du réseau pour les deux années. Les proportions sont calculées à partir de l'étendue spatiale de 2000 m de rayon autour des parcelles.

Année	Département (Site)	Nombre de couples parcelle x paysage	Type d'habitat		
			% semi-naturel	% cultivé	% colza
			moyenne (min; max)	moyenne (min; max)	moyenne (min; max)
2008	Eure (A)	11	23.8 (2.6; 58.9)	46.8 (5.5; 69.6)	9.7 (1.4; 15.6)
	Seine-Maritime (B)	12	33.07 (14.8; 53.7)	38.5 (20.4; 55.3)	4.1 (0.9; 7.9)
2009	Eure (A)	10	27.6 (4.85; 50.8)	42.5 (18.7; 68.6)	9.3 (3.2; 18.1)
	Seine-Maritime (B)	9	32.9 (14.8; 47)	39.4 (27.6; 54.8)	4.2 (2.6; 8.9)

Tableau 1. 4: Valeurs moyennes, minimales et maximales des principales variables paysagères de l'ensemble des parcelles du réseau. Les proportions sont calculées à partir de l'étendue spatiale de 2000 m de rayon autour des parcelles.

Variables	Valeur minimum	Valeur maximum	Valeur moyenne
Surface des parcelles (ha)	1.01	34.03	11.22
Proportion de forêt (%)	0.71	47.41	14.62
Proportion de prairies (%)	0.48	45.41	13.79
Proportion de colza (%)	0.89	18.13	6.81
Proportion of de colza de l'année précédente (%)	0.24	10.39	4.05
Indice de Shannon	1.07	2.21	1.66

boutons floraux. La proportion de boutons détruits par les méligèthes a été calculée par rapport au nombre total de boutons produits (Nilsson, 1994). La hauteur des plantes ainsi que les dégâts résultant d'autres bioagresseurs ont également été mesurés. Ces données ont été utilisées dans le Chapitre 2 et 4.

6.3 Echantillonnage et mesures sur les populations de méligèthes adultes au champ

Sur chacune des parcelles du réseau nous avons délimité une zone expérimentale d'une surface d'environ 1 ha pour réaliser le suivi des populations de méligèthes. La largeur de la zone correspondait à celle de 2 à 3 passages de pulvérisateur et était donc conditionnée par le matériel de l'agriculteur (largeurs des pulvérisateurs : 18 m à 36 m) (Figure 1.16). Les populations de méligèthes ont été suivies durant toute la période sensible (GS 50 à GS 65) c'est-à-dire entre la montaison et la floraison.

Deux méthodes d'échantillonnages ont été utilisées pour suivre l'apparition des méligèthes et leurs dynamiques d'attaques: un échantillonnage par aspiration et un échantillonnage par pièges de Moericke (i.e. coupelles jaunes). La méthode par aspiration a consisté à prélever à l'aide d'un D-vac¹ 50 pieds de colza échantillonnés aléatoirement le long d'un transect au centre de la zone expérimentale (Figure 1.16). Les insectes ont été conservés à -22°C puis identifiés et dénombrés au laboratoire. Les pieds de colza ont été échantillonnés aléatoirement mais suffisamment espacés les uns des autres pour que le prélèvement de l'entomofaune présent sur un pied ne perturbe pas les autres prélèvements. Nous avons choisi d'aspirer les plantes jusqu'à atteindre une défaunation complète plutôt que d'aspirer pendant une même durée en raison de la forte hétérogénéité des populations de méligèthes entre les parcelles. Les aspirations ont été réalisées à trois dates différentes chaque année (2008 : 25 Mars, 08 Avril et 23 Avril; 2009 : 03 Avril, 09 Avril et 16 Avril) en fonction de l'apparition des premiers adultes, des conditions météorologiques et du stade de développement des plantes. Toutes les aspirations ont été réalisées entre 10h et 18h lors de journées sèches avec peu de vent. Après floraison du colza plus aucune aspiration n'a été réalisée car les méligèthes ne sont plus considérées comme nuisibles à cette période. A l'aide des mesures de nombre de plantes par mètre carré les densités moyennes d'individus adultes par mètre carré ont été calculées. Sur chaque zone expérimentale nous avons placé deux coupelles jaunes positionnées juste au dessus de la hauteur de la végétation. Chaque piège était rempli de détergent pour capturer et conserver les individus. Les pièges de Moericke étaient régulièrement relevés et rehaussés et ont permis de diagnostiquer l'apparition des méligèthes sur la parcelle ainsi que la dynamique d'attaque entre deux dates de prélèvement. L'ensemble de ces données a été utilisé pour les analyses présentées dans le Chapitre 2 et 6.

¹ D-vac : aspirateur mécanique permettant le prélèvement de l'entomofaune

Encadré 1.4 : Principaux indices paysagers utilisés dans ce travail (d'après McGarigal et al., 1995).

- Surface de la tache :

$$\text{Area} = a_i \left(\frac{1}{10000} \right)$$

Avec a_i = surface (m^2) tache i

- Indice de proximité par rapport aux colzas de l'année précédente :

$$\text{Prox} = \sum_{i=1}^n \frac{a_i}{d_i^2}$$

Avec a_i = surface (m^2) de la tache d'habitat i dans un rayon particulier autour de la tache considérée. Et d_i = distance (m) entre la tache considérée et la tache i calculée de bord à bord.

- Distance euclidienne au colza de l'année précédente le plus proche :

$$\text{EDN} = h_i$$

Avec h_i = distance (m) entre la tache i et le colza de l'année précédente le plus proche calculée par rapport bord à bord.

- Proportion d'un type d'habitat dans le paysage :

$$P_i = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{A} (100)$$

Avec P_i = proportion de tache de la classe i dans le paysage,
 a_{ij} = surface (m^2) tache j appartenant à la classe i ,
 A = surface (m^2) totale du paysage considérée.

- Indice de diversité des types d'habitats de Shannon :

$$\text{ShDI} = - \sum_i^n p_i \times \ln p_i$$

Avec n le nombre de classe d'habitats et p_i la proportion de l'habitat i .

6.4 Echantillonnage et mesures sur les larves de méligèthes

La majorité des larves de méligèthes atteignent leur stade de développement maximal à la fin de la floraison, à partir de la chute des premiers pétales (Nilsson, 1994). En les prélevant à cette période, on estime ainsi le taux de parasitisme infligé par un maximum d'espèces de parasitoïdes différents qui préfèrent des larves à des stades de développement différents (Nilsson C., *comm. pers.*). A la fin de la floraison (GS 65 ; 67) pour chaque parcelle nous avons donc récolté la totalité des hampes florales de 30 plantes échantillonnées aléatoirement le long d'un transect au centre de la zone expérimentale exempt de traitements insecticides (Figure 1.16). Il est important de prélever la totalité des hampes florales car le taux de parasitisme des larves peut varier entre les ramifications basales et apicales (Nilsson, *comm. pers.*). La totalité des ramifications prélevées a ensuite été conservée à -22 °C. L'intégralité des populations de larves de méligèthes ont été extraites manuellement des fleurs et des boutons floraux. De ces populations, nous avons ensuite sous-échantillonné 150 larves au stade de développement L2 (Figure 1.7) et les avons disséquées sous une loupe binoculaire pour évaluer la présence d'œufs ou de larves de parasitoïdes et les espèces impliquées. Les espèces ont pu être déterminées à partir des travaux réalisés par Osborne (1960) et suivant la méthodologie utilisée par Nilsson (1994 et *comm. pers.*) (Figure 1.17 ; Figure 1.18). L'exploitation de ces données sera détaillée dans le Chapitre 4 et 6.

6.5 Echantillonnage et mesures sur les parasitoïdes adultes

En 2009 et 2010 nous avons également réalisé des prélèvements de parasitoïdes adultes à l'aide d'un filet fauchoir pendant la floraison du colza sur un sous échantillon de parcelles dans le but d'étudier leur état nutritionnel à l'état adulte et de mettre en évidence des leviers permettant de favoriser les populations de parasitoïdes.

Les adultes ont été prélevés à deux dates différentes chaque année correspondant au début et à la fin de la floraison du colza (2009 : 24 Avril et 05 Mai ; 2010 : 29 Avril et 17 Mai) dans des bonnes conditions climatiques (journées ensoleillées, sèches et sans vent) entre 11h00 et 16h00.

Des parasitoïdes adultes en cocons ont été prélevés du sol d'une parcelle expérimentale de colza en semis direct en 2010 juste avant leur émergence. Ces individus ont servi de témoins par rapport aux individus prélevés au champ car ils représentent des adultes ne s'étant pas nourris. Après prélèvement, les adultes des différentes modalités ont été stockés à -22 °C avant identification et dénombrement puis conservés dans des tubes Eppendorf contenant 1 ml d'éthanol. Du fait de la présence majoritaire de *Tersilochus heterocerus* nous avons réalisé l'ensemble des analyses de sucres sur cette espèce. Juste avant analyse, les individus ont été sortis de l'alcool et laissés sous sorbonne pour évaporation jusqu'à stabilisation du poids. Chaque individu a été pesé séparément à l'aide d'une microbalance. Les individus ont ensuite été groupés pour chaque modalité (parcelle, sexe, date de prélèvement, année) par 5, 10 ou 15 en fonction du nombre d'individus disponibles. En effet, des expérimentations préliminaires ont montré que les groupements de 5 individus témoins permettaient une bonne détection et quantification des sucres présents. Pour chaque modalité 3 réplicats ont été analysés. Chaque

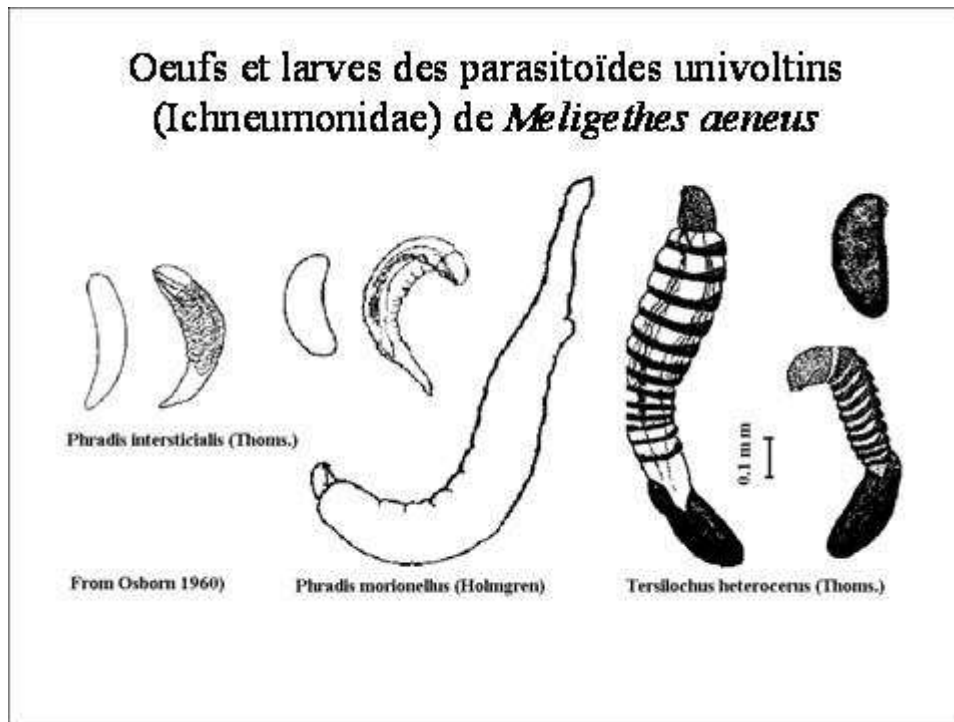


Figure 1. 17 : Schéma des différents œufs et larves des principales espèces de parasitoïdes des larves de méligèthes (D'après P. Osborne, 1960).

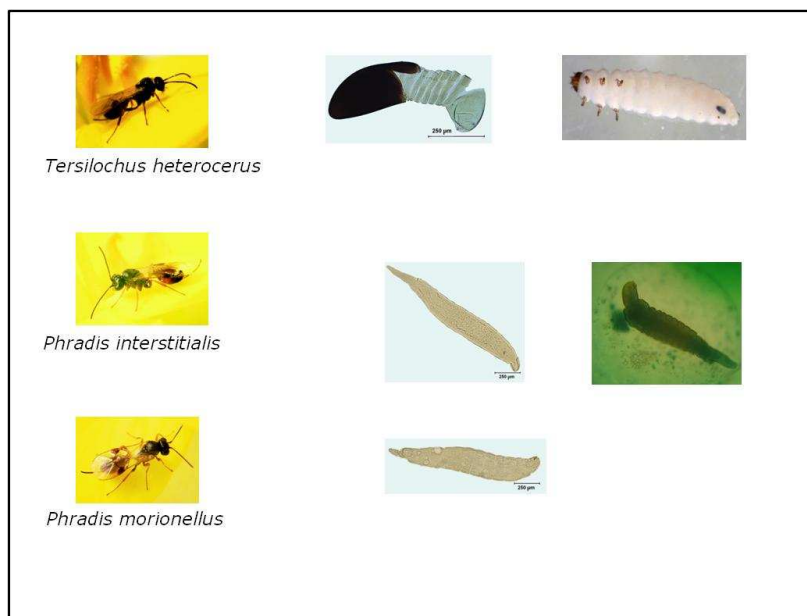


Figure 1. 18: Photographies des différents œufs/larves des trois espèces majoritaires de parasitoïdes univoltins des larves de méligèthes. A gauche les adultes. (Photos: Christer Nilsson, Britt Ähman, Adrien Rusch). En haut à droite : œuf de *Tersilochus heterocerus* visible à travers le tégument d'une larve de méligèthe.

réplicat a été dilué dans 500 µl d'eau pure et broyé à l'aide d'un broyeur automatique (IKA® RW14 basic). Après centrifugation à 13000 r.p.m. pendant 10 minutes, nous avons récupéré les 500 µl du surnageant, que nous avons filtré à l'aide d'un filtre de 0.2 µm. 120 µl de cette solution ont été injectés dans une HPAEC Dionex ICS-3000. Les analyses des sucres contenus dans les parasitoïdes adultes ont été réalisées par chromatographie liquide à haute performance échangeuse d'anions couplée à un système de détection par ampérométrie pulsée (HPAEC-PAD). Les courbes de référence pour le sorbitol, mannitol, trehalose, glucose, fructose, melibiose, saccharose, melezitose, raffinose et l'erlose ont été obtenues par l'injection de solutions standards à différentes concentrations : 2.5 nmoles, 5 nmoles, 7.5 nmoles, 10 nmoles, 12.5 nmoles et 15 nmoles de ces sucres. Les concentrations de chaque sucre ont été analysées à l'aide du logiciel CHROMELEON version 6.7. Les analyses de ces données seront présentées dans le Chapitre 5.

CHAPITRE 1

**Effet des pratiques agricoles et des habitats
semi-naturels dans le paysage sur le contrôle
biologique des ravageurs des cultures : Etat
de l'art.**

Chapitre 1 : Effet des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels dans le paysage sur le contrôle biologique des ravageurs des cultures : Etat de l'art.

Ce chapitre répond à notre première question de recherche et vise à faire un bilan des connaissances actuellement disponibles sur les effets des pratiques agricoles, mises en œuvre à l'échelle de l'itinéraire technique et du système de culture, ainsi que le rôle des habitats semi-naturels dans le paysage sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels. Nous avons montré dans ce chapitre l'importance de considérer les pratiques agricoles à différentes échelles et le contexte paysager lorsque l'on cherche à comprendre les déterminants de la régulation biologique des ravageurs dans les agroécosystèmes. Ce chapitre a été publié dans le numéro 109 de la revue *Advances in Agronomy* et est intitulé : ***“Biological control of insect pests in agroecosystems : effects of crop management, farming systems, and semi-natural habitats at the landscape scale, a review”***.

Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review.

Adrien Rusch¹, Muriel Valantin-Morison¹, Jean-Pierre Sarthou², Jean Roger-Estrade¹

¹ INRA/AgroParisTech, UMR211 Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France.

² INRA, INPT/ENSAT, UMR1201 Dynamiques Forestières dans l'Espace Rural (UMR Dynafor), 31326 Castanet-Tolosan, France.

DOI: 10.1016/S0065-2113(10)09006-1

Abstract

There is a growing body of evidence to suggest that the simplification of land uses associated with a strong dependence on agrochemical inputs is decreasing environmental quality, threatening biodiversity and increasing the likelihood of pest outbreaks. The development of farming systems with greater reliance on ecosystem services, such as biological control of insect pests, should increase the sustainability of agroecosystems. However, the factors responsible for the maintenance or enhancement of natural pest control remain unclear. The goal of this review is therefore to expose which elements, from the field to the landscape scale, influence natural enemy populations and pest regulation. We present here the principal effects of semi-natural habitats, farming systems and crop management on the abundance of insect pests and their biological control, with a view to evaluating their relative importance and identifying key elements that regulate natural pest control interactions. Because of the range of spatial and temporal scales experienced by these organisms, we advocate, in studies investigating trophic relations and biological pest control, a clear description of cropping systems and an explicit consideration of semi-natural habitats and more generally of the surrounding landscape. Through this review we also indicate gaps in knowledge and demonstrate the interest of linking agronomy and landscape ecology to understand trophic interactions, maximize natural pest control and limit pesticide applications. Quantifying the relative importance of both local and landscape scales is a fundamental step in the design and assessment of ecologically sound integrated pest management strategies for farmers.

1 Introduction

Modern agricultural landscapes are generally characterized by a high proportion of arable fields, large field sizes and a high degree of fragmentation of semi-natural habitats into small units (Baessler and Klotz, 2006; Tscharntke *et al.*, 2005). There is also a growing body of evidence to suggest that the simplification of land uses associated with a strong dependence on agrochemical inputs is decreasing environmental quality and threatening biodiversity (Evenson and Gollin, 2003; MEA, 2005). There is therefore a need to reduce pesticide use by

developing innovative cropping systems to ensure the sustainability of agricultural production.

Biodiversity conservation and the development of farming systems with greater reliance on ecosystem services should together increase the sustainability of agroecosystems and landscapes (Altieri, 1999; Hillel and Rosenzweig, 2005). Ecosystem services include production, nutrient cycling, flood regulation, climate regulation, biological control of pests, and aesthetic value (Costanza *et al.* 1997; MEA 2005; Zhang *et al.* 2007). The sustainability of an agroecosystem depends on various ecosystem services, but may also be affected by ecosystem disservices, such as herbivory, which decrease productivity and increase production costs (Zhang *et al.*, 2007). For these reasons, natural pest regulation is considered one of the most important services of biodiversity (Fiedler *et al.*, 2008; Schläpfer and Schmid, 1999; Wilby and Thomas, 2002), with an estimated value of more than 400 billion dollars (US) per year worldwide (Costanza *et al.*, 1997). The generalized intensification of agriculture and the use of broad-spectrum pesticides decrease the diversity of natural enemy populations (Basedow, 1990; Koss *et al.*, 2005) and increase the likelihood of pest outbreaks (Lawton and Brown, 1993; Swift *et al.*, 1996). Indeed, pesticide use has been shown to be associated with a large decrease in natural pest control services (Cross *et al.*, 1999; Prokopy *et al.*, 1995). Thus, enhancement of the natural regulation functions of agroecosystems appears to be one of the main ways in which we can decrease the use (Wilby and Thomas, 2002) of chemical pesticides for pest control and increase the sustainability of crop production. However, the factors responsible for the maintenance or enhancement of natural pest control remain unclear. Moreover, the environmental and economic benefits to farmers of increasing the activity of natural enemies of crop pests remains a matter of debate, in the absence of clear scientific evidence.

Recent reviews have shown that biological control depends on multiple levels ranging from field to landscape scales (Gurr *et al.*, 2003; Tscharntke *et al.*, 2007). It has been shown that community structure, species richness and abundance, population dynamics and interactions within and between trophic levels are affected by spatial context (*e.g.*, patch size, spatial configuration, landscape composition, habitat connectivity or even the structural complexity of habitats) (Bianchi *et al.*, 2006; Finke and Denno, 2006; Kareiva, 1987; Marino and Landis, 1996; Tscharntke and Brandl, 2004; Woodcock *et al.*, 2007; Zabel and Tscharntke, 1998). Crop management and farming systems have also been shown to have major effects on species composition, abundance and distribution in agroecosystems (Bengtsson *et al.*, 2005; Booij and Noorlander, 1992; Cárcamo, 1995). However, the relative contributions of crop management, farming systems and landscape context to pest abundance, natural enemy abundance and biological control have been poorly studied (but see Roschewitz *et al.*, 2005b).

We review here the principal effects of landscape context, farming systems and crop management on the abundance of insect pests and their biological control, with a view to evaluating their relative importance and indentifying key elements that regulate natural pest control interactions. We consider here a system with three trophic levels as a general framework, taking host-parasitoid interactions as a particular example, with the aim of providing a complete overview of all the mechanisms and interactions involved in biological

control processes. We will begin by exploring the factors driving arthropod dynamics at the landscape scale. We will then move on to the role of semi-natural habitats for pest and natural enemy populations and present a concise overview of the main effects of landscape context on natural pest control. We will then present the state of the art on the relationships between natural enemy biodiversity and pest suppression. Thereafter, we will report the effects of various crop management elements at a local scale (*i.e.* habitat scale) on pest and natural enemy populations. The effects of farming systems on trophic interactions will then be assessed, with the aim of identifying biological control mechanisms at the farm level. This will lead on to the conclusion, in which we will highlight the value of considering the combined effects of landscape, farming systems and crop management on biological control interactions, focusing particularly on the effects of crop management, which are frequently neglected. Throughout this review, we will highlight the importance of the precise description of crop areas, crop management and semi-natural habitats in studies of trophic interactions and discuss the direct benefits of such approaches for integrated pest management strategies.

2 Arthropod dynamics and trophic interactions within the agricultural landscape

Large-scale approaches are required for studies of population dynamics and community ecology (Tscharntke and Brandl, 2004; Tscharntke *et al.*, 2007). The need for a large-scale perspective in studies of predator-prey interactions was first highlighted in spatial ecology studies, principally through theoretical and empirical works on the structure and dynamics of fragmented populations (Cronin and Reeve, 2005). In particular, works on metapopulations have increased our theoretical understanding of the dynamics of insect pests and their natural enemies in fragmented landscapes (Hanski and Gaggiotti, 2004; Levins, 1969). In metapopulation theory, the regional persistence of a population is made possible by a stochastic balance between the extinction of local populations and the colonization of previously empty habitat patches (Levins, 1969). It has been suggested that habitat fragmentation and dispersal ability are the driving forces behind the regional persistence of host-parasitoid populations (Hanski and Gilpin 1997; Hassell *et al.*, 1991). The population dynamics of such systems are highly variable and depend on species characteristics and landscape organization (Tscharntke and Brandl, 2004).

According to Hanski and Gilpin (1997), a population functions as a metapopulation when its hosts are distributed in discrete patches, local populations on patches have a high probability of extinction, unoccupied patches are available for colonization and local sub-populations do not fluctuate asynchronously. As reported by Elliott *et al.* (2008), the first three of these criteria are usually satisfied for most insect pest populations, but the fourth criterion remains uncertain, because climatic factors generally have a major influence on insect pest dynamics. In the case of host-parasitoid interactions, the small body size, high rate of population increase, and specialization are thought to predispose them to metapopulation dynamics (Cronin and Reeve, 2005). However, experimental evidences for key factors that drive host-parasitoid metapopulation are rare. In their review, Cronin and Reeve (2005) described several experimental studies, in which the spatial population structure of eight

different hosts and their parasitoids have been characterized. They demonstrated that (i) the population structures of different host-parasitoid systems are highly variable, (ii) the parasitoid and its host generally respond to spatial subdivision at different spatial scales, (iii) parasitoids can cause the local extinction of host populations, and (iv) parasitoids are usually more prone to extinction than their host.

Spatial ecology studies have identified diverse responses of populations to habitat loss and fragmentation. A classical metapopulation (*sensu* Levins, 1969) is one of several spatial population structures that may emerge. Others include mainland-island metapopulations (Pulliam, 1988), ephemeral aggregations of individuals, isolated populations and synchronized local populations (Hirzel *et al.*, 2007). Hirzel *et al.* (2007) showed, by modeling, that five classes of spatio-temporal dynamics could be distinguished (*i.e.* metapopulation, mainland-island, spiral fragments, spatial chaos and spirals) for host-parasitoid systems with varying three parameters: proportion of suitable habitat, spatial autocorrelation and host dispersal rate. This study confirmed that dispersal rate and landscape configuration are major factors influencing local extinction and colonization events, highlighting the importance to take the landscape scale and species-specific traits into account to understand population dynamics and trophic interactions.

While the first approach (the metapopulation approach) is based on a strong theoretical background and on mathematical models to predict the responses of species to spatial context, a second more empirical approach came from landscape ecology. Whereas the metapopulation approach considers the matrix to be an unsuitable habitat, the landscape ecology approach considers different classes of patches in the surrounding landscape according to their functional role on population dynamics between and within patches. Dunning *et al.* (1992) described the principal processes affecting populations in landscape-based approaches. Four classes of ecological processes with important effects on local populations have been identified: landscape complementation, landscape supplementation, source/sink dynamics, and neighborhood effects. Landscape complementation occurs in situations in which a species requires at least two different non-substitutable resources at particular points in its life-cycle. These resources may be foraging patches, breeding sites or overwintering sites. The presence of a resource in one type of patch is complemented by the presence of the other type of resource nearby in another type of patch, making it possible to support larger populations in the proximity of these patches. According to the landscape supplementation hypothesis, as described by Dunning *et al.* (1992), the population of the focal patch may be enhanced if that patch is located close to other patches of the same resource or patches that have the same function. In this process, resources within the landscape are substitutable, increasing their accessibility. Source/sink relationships appear when productive patches serve as sources of emigrants, which disperse to less productive patches. Local populations in sink patches cannot be maintained without this immigration. Finally, neighborhood effects exist when the species abundance in a particular patch is more strongly affected by the characteristics of contiguous patches than by those of patches located further away. These four ecological processes have been demonstrated for various species, by empirical studies at the landscape scale (Dunning *et al.*, 1992; Frouz and Kindlmann 2001; Haynes *et al.*, 2007; Ouin *et al.*, 2004). The general framework proposed by Dunning *et al.*

(1992) links general landscape pattern (structural composition of the landscape) to the habitat-specific responses of organisms (Kareiva, 1990) and the ecological processes of population dynamics. Both the metapopulation and landscape ecology approaches, with their differences and limitations, suggest that a landscape-wide perspective is required if we are to understand the dynamics and interactions between local populations.

Communities consist of species influenced by different spatial and temporal scales due to species-specific life-history traits, such as the ability to disperse, body size, competition and sensitivity to disturbance, microhabitat specialization or trophic position. Parasitoid and their hosts, for example, generally react differently to spatial contexts (Cronin and Reeve, 2005; Ryall and Fahrig 2005; With *et al.*, 1999). Classically, species at higher trophic levels are thought to operate at larger spatial scales and to be less affected by local patch quality, because they tend to disperse to a greater extent (Holt, 1996). However, Tscharntke *et al.* (2005) found this to be the case only if there is a positive relationship between trophic level and body size (and, thus, dispersal abilities). Indeed, predators of the same trophic level may experience the surrounding landscape at different spatial scales, depending on their abilities to disperse and specialization, with generalist predators operating at a larger scale than specialist predators (Tscharntke *et al.*, 2005). However, a species operating at a low trophic level, but with a large capacity for active or passive dispersal, may experience the surrounding landscape at a larger scale than a species operating at a higher trophic level, but with poorer dispersal. For example, Roschewitz *et al.* (2005b) showed that the abundance of cereal aphids at wheat ripening was significantly influenced by landscape complexity at all five spatial scales (from 1 km to 3 km) explored in their study, whereas the parasitoids of these aphids responded to landscape complexity at three spatial scales from 1 to 2 km. Moreover, several studies have shown that habitat fragmentation often affects the abundance and diversity of predators and parasitoids more strongly than those of their herbivorous hosts (Kruess and Tscharntke, 1994; Zabel and Tscharntke, 1998). Indeed, species operating at higher trophic levels may be more prone to extinction than those at lower trophic levels, because of their lower densities, more variable population size, narrower and more fragmented distribution of resources, dependence on the successful colonization of patches by hosts of lower trophic levels, and sometimes smaller capacity for dispersal (Davies *et al.*, 2000; Holt, 1996; Kruess and Tscharntke, 1994; Purvis *et al.*, 2000; Thies *et al.*, 2003). Thus, the control of prey and host species by their specialist natural enemies may be disrupted by increasing semi-natural habitat fragmentation. As the scale-dependency differs between species and is determined, in particular, by the ability of different species to disperse, local habitat effects may play a major role in population dynamics of species dispersing over short distances, whereas generalist predators are influenced by landscape context at large spatial scales.

3 The role of semi-natural habitats on pest and natural enemy populations

Semi-natural habitats, such as forests, hedgerows, field margins, fallows and meadows support a large number of pest and natural enemy species, as they provide a more stable environment than annual crops (Bianchi *et al.*, 2006). Generally, these habitats house a larger

proportion of neutral and beneficial arthropods than detrimental arthropods (Denys and Tscharntke, 2002; Marshall, 2004; Thomas *et al.*, 2002). Indeed, such habitats provide life support functions, maintaining populations of alternative hosts and prey for predators and parasitoids (Fig. 1.19) (Denys and Tscharntke, 2002; Kozar *et al.*, 1994; Pickett *et al.*, 2000; Sotherton, 1984).

3.1 Alternative hosts and prey

Non-crop habitats maintain populations of alternative hosts and prey for the parasitoids and predators of crop pests (Denys and Tscharntke, 2002; Kozar *et al.*, 1994; Pickett *et al.*, 2000; Sotherton, 1984; Wyss, 1996). This enhances natural pest control by providing the natural enemies of pests with alternative hosts and prey during periods in which host and prey density is low in fields, or by increasing the fitness of natural enemies. For example, Bianchi and van der Werf (2004) showed, by modeling, that if the infestation of wheat by pest aphids is delayed, populations of the generalist predator *Coccinella septempunctata* become increasingly dependent on aphid populations in non-crop habitats. Ladybeetle populations are more vulnerable to periods of food shortage when prey availability in non-crop habitats is low (Bianchi and van der Werf 2004). However, natural enemy population may increase spectacularly following the infestation of crops with pests, leading to a spillover effect, with these insects moving to semi-natural habitats, where they may decrease the prey populations of other non-pest species (Rand *et al.*, 2006), thereby potentially decreasing the size of populations of beneficial secondary zoophagous species. The dependence of natural enemy populations on alternative prey or hosts is greater for generalist predators that may feed upon a variety of prey species than for specialist predator species.

Many parasitoids and other natural enemies consume honeydew (Wäckers *et al.*, 2005). The presence of sap-feeding alternative prey in non-crop habitats may therefore enhance the control of crop pests. For example, Evans and England (1996), found that levels of alfalfa weevil parasitism (*Hypera postica*) by the ichneumonid wasp *Bathyplectes curculionis* were higher when pea aphids were present. Indeed, access to pea aphid honeydew appeared to increase both the fecundity and adult lifespan of the wasp significantly. Alternative prey may also enhance the biological control of pests because they decrease intraguild predation (*i.e.* predation among predators that shares the same prey species) (Dinter, 2002). Meyhofer and Hindayana (2000) also showed that, when provided with alternative prey, such as unparasitized aphids, parasitoid mortality due to consumption of mummified aphids by predators diminished.

However, habitats providing alternative hosts or prey may also accommodate pest species, thereby increasing pest populations. Indeed, Lavandero *et al.*, (2006) demonstrated that floral resource subsidies may have various effects on phytophagous insects and their natural enemies. Some plant species increase the fitness of herbivores and parasitoids, whereas other species selectively enhance the fitness of parasitoid. Wyss (1996) reported similar effects on different insect pests, but Pfiffner and Wyss (2003) showed that sown wildflower strips increase the fitness of natural enemies of crop pests sufficiently to contain the increase in pest populations, which may also benefit from the wildflower strips.

3.2 Alternative sources of pollen and nectar

Semi-natural habitats also act as sources of pollen and nectar, which are essential for many species (Pickett and Bugg 1998; Wäckers *et al.*, 2005). Several studies have shown that more diverse vegetation, including flowering weeds, for example, results in a greater availability of pollen and nectar, leading to higher densities of carabid beetles (Lys *et al.*, 1994), syrphid flies (Hausmann, 1996; Sutherland *et al.*, 2001), and parasitoids (Patt *et al.*, 1997; Powel, 1986). It has also been shown that many hymenopteran parasitoid species feed on floral nectar (Jervis *et al.*, 1993; Wäckers, 2001) and that this may lead to higher rates of parasitism (Berndt *et al.*, 2006; Ellis and Farrell, 1995; Stephens *et al.*, 1998). For example, Winkler *et al.* (2006) reported that nectar feeding is of crucial importance for the survival and fecundity of *Diadegma semiclausum* in field conditions. They showed that parasitism rates were very low if female parasitoids were deprived of nectar, and much higher if females were supplied with sufficient food. Wäckers (2001) compared the patterns of sugar use by the parasitoid *Cotesia glomerata* and its phytophagous host, *Pieris brassicae*. He found that the parasitoid used more types of sugar than its host and that some sugars increased the lifespan of the parasitoid by a factor of 15, whereas host lifespan was increased by no more than a factor of three. He also found that some sugars were of nutritional benefit to the parasitoid but not to *P. brassicae*.

3.3 Shelter and overwintering areas

Woody habitats often provide a more moderate microclimate than the centre of fields, protecting natural enemies against extreme temperature variations (Landis *et al.*, 2000; Rahim *et al.*, 1991). Various studies have explored the impact of the proximity of non-crop habitats and have shown that parasitism levels of insect pests are higher close to the edges of fields bordering non-crop habitats than in the centre of fields due to a moderate mild microclimate and nectar availability (Altieri and Schmidt, 1986; Landis and Haas, 1992; Thies and Tscharntke, 1999). Semi-natural habitats also provide natural enemies and pests with good conditions for overwintering, determining their spatial distribution in the spring. For instance, they allow *Episyrphus balteatus*, a major aphid predator syrphid fly, to overwinter at different stages in various types of shelter. It overwinters as adult females along southern edges of fragmented forests and at final larval stage along northern ones where aphids developed in the fall, thus determining its spatial distribution in the spring (Sarhou *et al.*, 2005). According to Keller and Häni (2000), nine in every ten auxiliary species require a non-crop environment at one stage of their life cycle, whereas this is the case for only one in two pest species. Most auxiliary species are therefore heavily dependent on the resources provided by semi-natural areas, requiring them to travel back and forth between uncultivated habitats and crops. However, even if non-crop habitats appear to be less important for insect pest species than for natural enemies, they may nonetheless have a major effect on pest population dynamics, particularly during the overwintering period. Indeed, several studies have reported the overwintering of pest species in uncultivated areas (Leather, 1993; Pywell *et al.*, 2005). Pywell *et al.* (2005) identified several oilseed rape pest species (*Phylotreta atra*, *P. undulate*,

and *Meligethes aeneus*) in hedgerows and field margins, and showed that the abundance of these pests was greater in the hedgerow habitat than in field margins. Of the six major pests of oilseed rape crop (i.e. pollen beetle (*Meligethes aeneus*), brassica pod midge (*Dasineura brassicae*), cabbage seed weevil (*Ceutorhynchus assimilis*), cabbage stem weevil (*Ceutorhynchus pallidactylus*), rape stem weevil (*Ceutorhynchus napi*), and cabbage stem flea beetle (*Psylliodes chrysocephala*)), only two species, the brassica pod midge and the rape stem weevil, are not dependent on semi-natural habitats for overwintering or summer diapause. These two pests emerge from the previous year's oilseed rape fields, and the brassica pod midge may even emerge from fields on which oilseed rape has been grown in the last four years (Alford *et al.*, 2003). Leather (1993) also demonstrated that a major cereal pest, the aphid *Sitobion avenae*, overwinters on perennial grasses. However, Vialatte *et al.* (2007) showed that the populations of this species (on cereals and on field margins) remain genetically separated. This strongly suggests that fields are not colonized by *S. avenae* from the field margins, but by aphids coming from early sown wheat crop and crop volunteers.

3.4 Interface between crop and semi-natural habitats

The agroecological functions of semi-natural habitats described above have highlighted the complementary nature of crop and non-crop areas for pests and their natural enemies, and emphasized therefore the role of habitat edges. Rand *et al.* (2006) hypothesized that the resources present in one type of habitat may subsidize shared consumers such that they have a greater impact on resources in the second type of habitat. Semi-natural habitats have been seen as important sources of natural enemies that spread into crop fields, potentially enhancing the biological control of pests if in close enough proximity to the field. The variety of resources available in semi-natural habitats allows the development of beneficial arthropod populations, which then spillover into crop fields (Tscharntke *et al.*, 2007). Indeed, empirical and modeling studies have demonstrated that the quality and quantity of semi-natural habitat patches adjacent to the crop may affect top-down control (Bianchi and Wäckers 2008; Olson and Wäckers, 2007). However, Rand *et al.* (2006) demonstrated that spillover effects from agricultural to semi-natural habitats may also occur, highlighting several mechanisms. There is evidence that the primary productivity of the habitat determines the direction of spillover effects. Areas of low productivity are strongly affected by spillover effects from more productive habitats. Indeed, highly productive systems, such as cultivated areas, support higher prey densities resulting in larger natural enemy populations and higher rates of emigration to less productive habitats by passive diffusion. It has also been shown that the temporal dynamics of resources across the landscape and, particularly, between cultivated and semi-natural habitats greatly affects the size and direction of spillover effects. Indeed, resources in the agricultural landscape vary strongly over time as cultivated habitats provide high-quality resources for only part of the year. The abrupt decline in habitat quality due to harvesting leads to the active emigration of predators from the cultivated areas towards more stable semi-natural habitats. Rand *et al.* (2006) explained that spillover effects may also result from complementation between the resources in semi-natural and cultivated areas. The access to resources in both types of habitat and the positive effects of this complementation on

fecundity and longevity may account for the greater aggregation of predators and stronger top-down control near field edges.

3.5 Effect of landscape context on biological control

Published studies on insect pest dynamics have shown that herbivore and natural enemy populations often respond to a spatial scale encompassing the crop or semi-natural habitat patch and various temporal scales (Tscharntke *et al.*, 2007). Semi-natural habitats have been shown to be key elements for species development and survival. These habitats serve as the starting point for field colonization to various extents by many species that are beneficial, damaging or neutral to crops (Dennis and Fry, 1992; Denys and Tscharntke, 2002; Marshall, 2004; Nentwig, 1988; Thomas *et al.*, 1992). The distance between fields and semi-natural areas and their spatial organization are therefore important in determining insect population dynamics. Most of the studies have adopted a dichotomous approach, considering crop and non-crop habitats in their analyses of the influence of the landscape on pest and natural enemy populations. Bianchi *et al.* (2006), in a review, tested the hypothesis that biological control of herbivores is enhanced in complex landscapes with high proportion of semi-natural habitats. They analyzed 28 studies focusing on pest pressure and/or natural enemy populations as a function of landscape composition, for various crops. They found that pest pressure was lower in complex landscapes, in 45% of the 10 studies they reviewed. They also found that natural enemy activity was enhanced by complex landscapes in 74% of the studies reviewed (24 publications). In 21% of the studies reviewed, no effect of landscape composition was reported, whereas in 5%, natural enemy activity was lower in complex than in simple landscapes. Thus, although most of the studies showed higher natural enemy activity, only 45% of them showed this to have reduced pest pressure in more complex landscapes. This indicates that there is considerable variability in the responses of organisms to landscape structure, with landscape complexity having no clear effect on pest suppression. Since this review, various studies have explored the impact of landscape diversity on natural enemy and pest populations, confirming these general conclusions. All six studies focusing on the impact of landscape diversity on natural enemies (parasitoids, beetles and spiders) found that landscape complexity significantly increases natural enemy richness or abundance (Bianchi and Wäckers, 2008; Drapela *et al.*, 2008; Gardiner *et al.*, 2009 b; Marino *et al.*, 2006; Oberg *et al.*, 2008; Perović *et al.*, 2010). Five studies published since 2006 dealing with the effect of landscape context on insect pest abundance or damage reported various responses to landscape organization (Grilli and Bruno, 2006; Perović *et al.*, 2010; Ricci *et al.*, 2009; Valantin-Morison *et al.*, 2007; Zaller *et al.*, 2008b). These studies focused on pest of various crops, including oilseed rape, corn or orchards. Landscape complexity was not assessed directly but pest abundance or damage was found to be related to landscape variables that could be interpreted in terms of landscape complexity. For example, Grilli and Bruno (2007) found that the abundance of the corn planthopper (*Delphacodes kuscheli*) increased with the abundance and connectivity of its host patches. Thus, a simple landscape with high proportion of the area under corn tends to support higher pest pressures than a more complex landscape. Conversely, in their study of oilseed rape pests, Zaller *et al.* (2008b) demonstrated that pollen

beetle and brassica pod midge pressures decreased with increasing host patch abundance and increased with increasing abundance of non cultivated areas. In this case, more complex landscapes seem to enhance pest pressure. Moreover, conflicting results concerning landscape effects on pest populations have been published. For example, three studies have reported three different effects of landscape context on pollen beetle dynamics (Thies *et al.*, 2003, Valantin-Morison *et al.*, 2007, Zaller *et al.*, 2008b). Thies *et al.* (2003) found that pollen beetle was not affected by oilseed rape abundance in the landscape, whereas Valantin-Morison *et al.* (2007) demonstrated a positive effect of host areas and Zaller *et al.* (2008b) reported a negative effect. Moreover, Thies *et al.* (2003) found a negative correlation between landscape complexity and pest damage, whereas Zaller *et al.* (2008b) found a positive relationship between pest abundance and landscape complexity. Thus, the variability of responses of insect pests to landscape complexity reported in the previous studies appears to be multifactorial and not completely understood, implying further studies on pest populations to understand general patterns. Indeed, it depends on biological characteristics of pest species when different pests are involved, methodological differences between studies, geographic position of the studied areas, the way in which the landscape is described (*e.g.* grain of resolution) and the effect of farming practices dispatched within the landscape. Another complex effect that can be observed in conservation biological control studies is that potential pest species may benefit from conditions at the local or landscape scale that also favor natural enemies (Lavandero *et al.*, 2006; Perović *et al.*, 2010).

In landscape-scale studies, the relationships between arthropod populations and semi-natural habitats within the landscape have generally been explored through a landscape composition approach (*i.e.* in terms of proportions of each type of land uses). However, such approaches do not take into account the spatial arrangement of land uses (*i.e.* the functional connectivity) and their specific effects on populations (*e.g.* the effects of the landscape matrix on dispersal activity). We found one study that investigated the effects of spatial arrangement on biological control, using a cost-distance approach in which land-use types can be assigned different costs to represent the degree of favorability for a given species (Perović *et al.*, 2010). In this study, the authors found various responses to functional connectivity in the landscape depending on the species considered. However, they concluded that the spatial arrangement of non-crop areas has a stronger effect than does non-crop proportions alone on natural enemy abundance with large dispersal abilities. According to the authors, cost-distance approach makes it possible to identify both suitable habitats in the landscape and the spatial configuration of these habitats, to enhance colonization by natural enemy populations. Therefore, assessing functional connectivity of the landscape and its influence on biological control interactions appears to be an interesting approach for habitat manipulation and pest management strategies.

4 Natural enemy biodiversity and insect pest suppression

Exploring the relationships between natural enemy biodiversity and the suppression of arthropod herbivores is of crucial importance in our comprehension of the value of biodiversity and its impact on ecosystem services. Duelli and Obrist (2003) reported that for

short-term pest control considerations, the abundance of beneficial organisms may appear more important than species richness because prey and hosts are reduced by the number of antagonistic individuals rather than by species number. However, with a longer-term perspective, maintaining a high diversity of natural enemy species is certainly more important than abundance as a high functional diversity increases the stability of ecological functions and insures resilience (*i.e.* the capacity of the system to withstand disturbances and reorganize itself after perturbations) (Bengtsson *et al.*, 2003; Tilman, 1996). The regulation of insect pest populations in agricultural landscape may, therefore, result in trade-offs between natural enemy abundance and richness. Various effects of natural enemy diversity on herbivores suppression have been proposed in the literature. Recently, Letourneau *et al.* (2009) have summarized the main possible emergent effects of higher natural enemy biodiversity on pest suppression which can be positive, negative or neutral:

- Herbivore mortality resulting from different natural enemy species can be equal (additive) or greater (synergetic) than the summed mortality caused by each species. This outcome is based on the species complementary model which includes resource-use differentiation such as predation at different life stage, at different periods in the season or at different spatial positions, or foraging in ways that facilitate predation by other species.
- As it has often been observed that one natural enemy species can cause most of the mortality of a given herbivore, then the sampling effect model suggests that if the natural enemy diversity increases, the probability that this superior species will be present increases too. However, negative sampling effect may also occur, because the probability of including a strongly disruptive natural enemy may increase as species richness increases (Loreau and Hector, 2001; Straub *et al.*, 2008).
- The insurance model suggests that more natural enemy species are present, greater are the chances to establish and maintain positive interactions among natural enemy species, cover heterogeneous conditions, and overcome potential negative interactions (Yachi and Loreau, 1999).
- Negative interactions among natural enemy species, such as intraguild predation (*i.e.* predation among predators that share the same prey species), hyperparasitism (*i.e.* the development of a secondary parasitoid at the expense of a primary parasitoid which already parasitized a host insect), or behavioural interference, may have subtractive effects on herbivore mortality.
- Neutral effects of increasing natural enemy diversity on pest suppression can be observed due to minimal interactions among natural enemy species or by cancelling effects of positive and negative interactions. Such effects are expected to occur when natural enemy species are functionally redundant (Straub *et al.*, 2008).

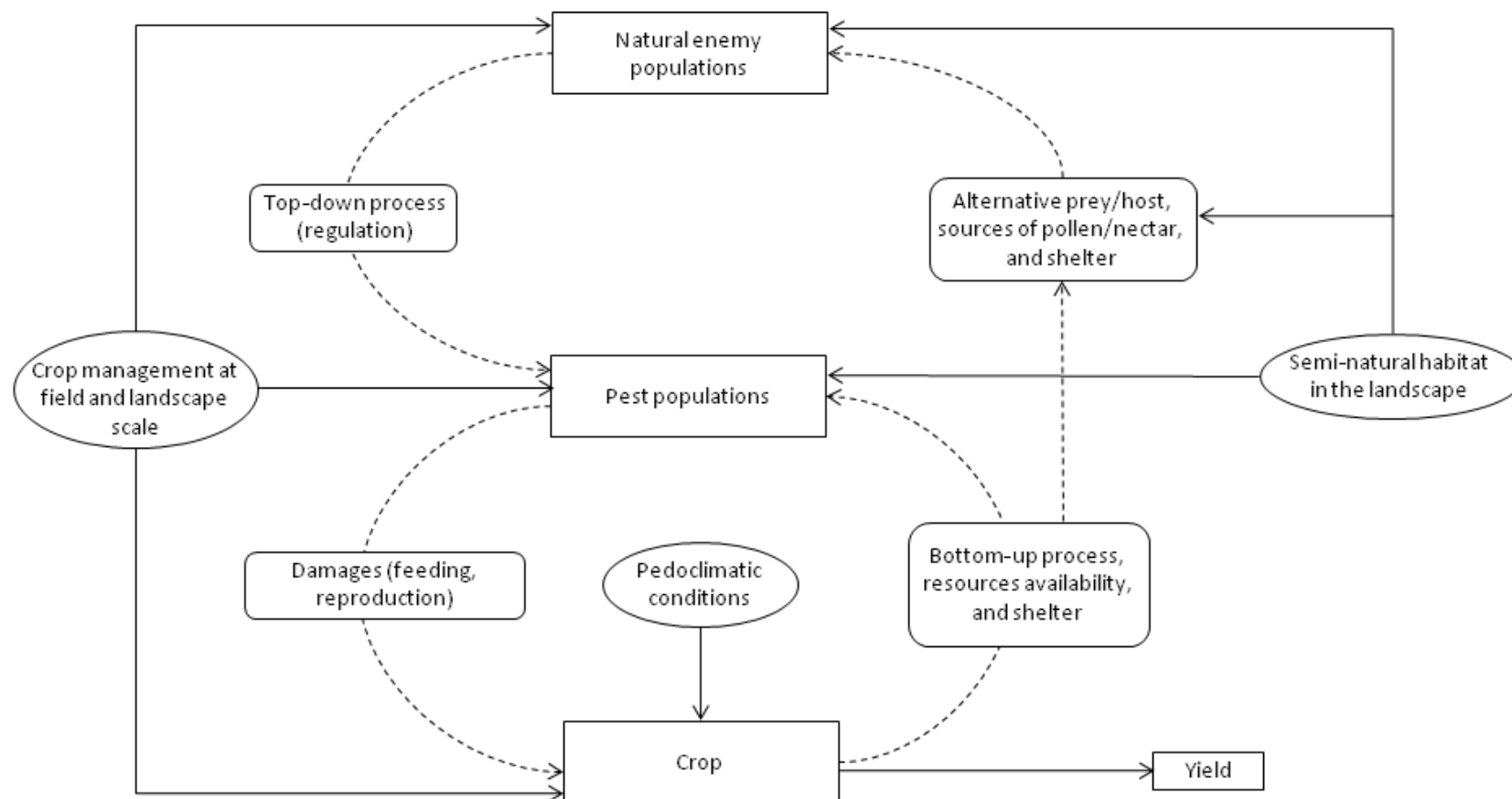


Figure 1. 19 : The potential effects of crop management and semi-natural habitats on each level of a tritrophic chain (solid lines). Dotted lines represent the trophic interactions between each element of the tritrophic chain. Adapted from Gurr et al., (2003).

In the literature, a large number of studies have reported evidences for each of these possible effects (Finke and Denno, 2005; Rosenheim, 2007; Schmitz, 2009; Snyder *et al.*, 2006; Straub and Snyder, 2006; Wilby *et al.*, 2005). In order to synthesize the state of the art on the relationships between natural enemy biodiversity and herbivore mortality in different ecosystems, Letourneau *et al.* (2009) performed a meta-analysis on this topic. Their results highlight the importance to take natural enemy biodiversity into account in agricultural systems when interested in insect pest control. Moreover, they clarify the general pattern of response of herbivores to higher natural enemy biodiversity in agricultural areas. The authors found that almost 70 % of the studies reviewed (a total of 266 studies) reported more effective control for higher levels of natural enemy richness, suggesting that positive, complementary interactions between natural enemy species predominate over negative, antagonistic interactions. Negative interactions, such as intraguild predation, can be reduced in complex-structured vegetation and complex food webs respectively through avoidance between natural enemies and higher prey and host availability (Finke and Denno, 2002; Meyhöfer and Hindayana, 2000). Therefore, these important results suggest that conservation of natural enemy biodiversity and pest control are compatible and in many cases complementary goals (Straub *et al.*, 2008). However, the potential negative effects that may occur in some cases imply to always consider pest populations and effective biological control when examining effects of natural enemy diversity in conservation biological control studies. Letourneau *et al.* (2009) reviewed studies carried out in different ecosystems ranging from natural to agricultural systems, and were therefore able to compare the strength of the relationship between natural enemy diversity and herbivore suppression in each type of system. They found that there was no statistical significant relationship between higher natural enemy diversity and herbivore suppression in natural systems, but that this relationship was very strong in agricultural systems, suggesting an important potential biological control in these systems. These results are consistent with the conclusions of Halaj and Wise (2001) who found that removing predators of herbivores led to higher plant damage in agricultural systems than in natural systems.

5 Effects of crop management on pests and their natural enemies

Unlike semi-natural habitats, arable fields are generally thought to be subject to major disruption due to agricultural practices. Pest and natural enemy populations may depend on arable fields as a source of potential hosts or prey, pollen and nectar resources, and diapause or overwintering areas. This dependence is particularly strong when the proportion of semi-natural habitats in the landscape is low. In this case, natural enemies are highly susceptible to the effects of crop management at the field scale. We provide here a concise overview of the main crop management effects on each element of a trophic chain with three levels: the plant, the phytophagous pest and its natural enemy (Fig. 1.19). Each trophic level is represented here at the population or community level.

5.1 Within-field diversity

Within-field diversity is known to have a major impact on trophic interactions and biological control (Andow, 1991). In a review, Andow (1991) identified 209 published studies dealing with the relationships between vegetation diversity and phytophagous arthropod species. Of the 287 phytophagous species identified in these studies 52% appeared to be less abundant in diversified agroecosystems than in monocultures, whereas 15% were found at higher densities in diversified systems. Indeed, crop monocultures are environments in which it is difficult to establish efficient biological pest control, because the resources they provide are insufficient to ensure that natural enemy populations perform well. Thus, increasing diversity in the field, by intercropping, cover cropping or even tolerating weeds, may enhance biological control and decrease damage resulting from insect pest attacks. Many studies have tested this hypothesis and shown that higher crop diversity significantly decreases pest damages (Nickel 1973; Norris and Kogan, 2005; Perrin, 1977; Risch, 1983; Vandermeer, 1989). Various hypotheses have been put forward to explain the potential mechanisms involved in interactions between within-field diversity and pest damage. Pimentel (1961), and then Root (1973) developed the “Enemy Hypothesis”, according to which, the observed decrease in the number of herbivores in intercropped results partly from the attractiveness of the intercrop for more abundant and/or efficient predators and parasitoids, presumably because more resources and habitats are available than in monocultures. Tahvanainen and Root (1972), and then Root (1973) also developed an alternative “Resource Concentration Hypothesis”, according to which, the probability of herbivores finding their host plant, remaining on that plant and reproducing on it is higher in monocultures than in mixtures of several species in which the resource is diluted among other resources. This hypothesis is based on chemical and/or physical confusion of the pest due to mixed cues (the Disruptive Crop Hypothesis, Vandermeer, 1989). Finally, the presence of a second crop within or close to the principal crop may also lead to high herbivores densities on the second crop, thereby lowering the incidence of herbivores on the main crop (the Trap Crop Hypothesis, Vandermeer, 1989). However, higher within-field diversity does not always result in better pest control. Increasing diversity may also aggravate pest problems (Andow, 1991) or hinder beneficial insect activity (Andow and Risch, 1985) as it may enhance interspecific competition or intraguild predation (Broatch *et al.*, 2010).

5.2 Host plant resistances

Host plant resistance has been shown to decrease herbivore population development and/or the damage caused by pests significantly (Francis *et al.*, 2001; Sharma and Ortiz, 2002; Van Emden, 1991). There are two major types of resistance: induced resistance (triggered by extrinsic biotic or abiotic factors) and constitutive resistance (always expressed) (Kogan, 1994). Both types of resistance directly affect herbivore populations through antixenosis, antibiosis or tolerance. The effects of host plant resistance on entomophagous insects are well documented for interactions in a three-level trophic system, and several mechanisms have been highlighted. For example, Brewer *et al.* (1998) reported that parasitoid populations were

larger on susceptible barley cultivars than on cultivars resistant to aphids, due to the larger aphid populations on susceptible cultivars. However, parasitism rates were similar for the two cultivars. This density-dependent effect is not the only mechanism and plant resistance often affects herbivorous species development, fecundity and population growth. As natural enemies, particularly parasitoids, select their host depending on weight, size or growth stage, plant resistance may indirectly affect the biological control of pests. Regarding predation, different aphid host plants can directly affect predator development by supplying preys with different nutritional values. Similarly, different crop habitats may affect the biological traits of predators at the individual or community level, by modifying the abundance of prey available (Bommarco, 1999). Kogan (1994) reviewed the benefits and pitfalls of using host plant resistance as a single pest management factor. Specificity, cumulative efficacy, potential compatibility with other tactics, and persistence were among the advantages of plant resistance identified. However, this approach was also found to be subject to a number of drawbacks, including the time required to develop resistant varieties, genetic limitations and conflicting resistance traits.

5.3 Nitrogen fertilization

Several studies have shown that herbivorous insects usually select their host plants on the basis of potential quality as a host and as a source of food (Dosdall *et al.*, 1996; Finch and Collier, 2003; Hopkins and Ekbom, 1996; Moon and Stiling, 2000). Moreover, plant resistance to insect pests varies considerably with age, growth stage and physiology of the plant (Altieri and Nicholls, 2003). Nitrogen fertilization may therefore play an important role in population dynamics and performances of herbivores by affecting plant resistance, host selection mechanisms or the ability of plants to recover from the damage inflicted by herbivores. Two hypotheses have been initially developed to account for the interactions between host plant quality and pest populations: the Plant Stress Hypothesis and the Plant Vigour Hypothesis. According to the Plant Stress Hypothesis, physiologically stressed plants are more susceptible to pest attacks due to (i) direct effects, such as improvements in the nutritional quality of the plant (*e.g.* increase in amino-acid content) or a decrease in its resistance mechanisms, or (ii) indirect effects, such as reduced efficiency of natural enemies (White, 1984). According to the Plant Vigour Hypothesis, many herbivores preferentially feed on vigorous plants, because they provide a better source of food (Price, 1991). Several studies have provided evidence supporting these two hypotheses, for a wide range of herbivores (Craig and Ohgushi, 2002; Bruyn *et al.*, 2002; Dosdall *et al.*, 2004; Jones and Coleman, 1988; Mattson and Haack, 1987). Although these two approaches are competing paradigms and that no general pattern is emerging from the literature, both argue that plant physiological status and plant growth are important determinants of the damage inflicted by insect pests, highlighting the major role of plant nitrogen content. According to Pimmentel and Warneke (1989), variations in the responses of pest populations to nitrogen fertilization may be explained by differences in the feeding behavior of herbivores.

Scriber (1984), in a review of 50 years of research on crop nutrition and insect attack, identified 135 studies reporting higher levels of damage and/or growth for leaf-chewing

insects or mites in high nitrogen-fertilized crops, versus fewer than 50 studies in which herbivore damage was reduced by normal nitrogen fertilization. Waring and Cobb (1992), in a review of 186 studies investigating insect and mite responses to soil or host plant nutrient levels, reported a similar pattern, with a predominance of positive responses to nitrogen fertilization among herbivores (60% of the studies).

Recent studies have focused on the effect of plant fertilization and quality on the third trophic level (*i.e.* the natural enemies). Sarfraz *et al.* (2009) studied the effect of fertilization on the oilseed rape pest *Plutella xylostella* and its parasitoid *Diadegma insulare*. They demonstrated that *D. insulare* performed better on plants grown with high levels of fertilizer and that the proportion of *P. xylostella* escaping control by *D. insulare* was higher on plants with low levels of fertilizer. In this study, the quality of the plants on which *P. xylostella* hosts were reared significantly affected developmental times of both female and male *D. insulare*. Investigations of the effect of nitrogen fertilization on the different trophic levels and on tritrophic interactions are therefore important, as they highlight the complex bottom-up effects to be taken into account in integrated pest management approaches.

5.4 Tillage

Soil tillage is known to have major effects on the local habitat, soil-inhabiting organisms and relationships between organisms (El Titi, 2003; Kladivko, 2001; Stinner and House, 1990). In particular, the intensity of soil tillage, the method used, the number of operations, the frequency and the period of soil cultivation seem to have an impact on predatory arthropods. Reduced tillage systems create a more stable environment, encouraging the development of more diverse species (including decomposer communities) and slower nutrient turnover (Altieri, 1999). The general pattern is that both the abundance and diversity of the soil fauna tend to increase with decreasing tillage intensity (Cárcamo, 1995; Holland, 2004; Kendall, 2003). However, species differ in their response to soil tillage and local habitat disturbance sometimes in opposite ways. Indeed the response observed is highly dependent on the ecological characteristic of the species concerned, such as body size, lifecycle, diet, dispersal abilities and population size (Baguette and Hance, 1997). Many of the species inhabiting fields may be able to withstand some degree of soil disturbance, but certain lifecycle stages, such as pupae, less mobile larvae and estivating or hibernating adults are particularly vulnerable (Kendall, 2003). Different patterns of response to soil tillage have been reported: direct effects on natural enemies, especially parasitoids, due to mechanical damage, greater exposure to predation, or the immediate emigration of arthropods to adjacent habitats. Soil cultivation may also have indirect effects on arthropod predators by modifying habitat quality, removing microhabitats for reproduction or decreasing prey densities. The crop residues left on the soil in reduced tillage systems may indirectly impact herbivore and predator populations, respectively through physical barrier effects altering host location and increases in organic matter availability which enhances size, diversity and activity of predators (Kladivko, 2001). Soil tillage has been shown to reduce significantly the abundance of various invertebrates, such as epigeic earthworms (Chan, 2001) and springtails (Petersen, 2002), which may serve as an alternative prey for many polyphagous predators. Reductions in

such populations due to intensive tillage may therefore have an indirect effect on predator populations. Thorbek and Bilde (2004) studied the effects of different mechanical crop treatments on generalist predator arthropods and have found that these indirect effects (*i.e.* habitat deterioration) of soil cultivation may have a stronger overall impact on arthropod dynamics than direct mortality. They also demonstrated that soil cultivation and grass cutting cause the direct and indirect mortality and emigration of generalist predator arthropods, including spiders, in particular. The effects of post-harvest soil tillage on parasitoid populations have been studied principally in the case of oilseed rape crop. Nilsson (1985) showed that inversion tillage strongly affects the survival and emergence rates of parasitoids overwintering in the soil. Soil tillage may therefore have an indirect effect on the rates of parasitism of oilseed rape pests in the following year. For example, Fergusson *et al.* (2003) found that although 24% of the *M. aeneus* pest population was parasitized, fewer than 2% of the parasitoids survived over winter to emerge as adults in the following spring, indicating a strong impact of soil cultivation on natural enemy populations.

5.5 Sowing date, plant density and harvesting date

Sowing date is known to affect the level of damage resulting from insect pest attacks and the ability of plants to compensate for this damage. Dosdall and Stevenson (2005) demonstrated a strong effect of oilseed rape sowing date on flea beetle (*Phyllotreta cruciferae*) damage. Indeed, greater damage was observed on spring-sown oilseed rape than on fall-sown oilseed rape. The damage to oilseed rape apical meristems inflicted by flea beetles may prevent a compensatory response, but by the time of greatest injury, crops have enlarged apical meristems, making them less susceptible to damage. Oilseed rape sown in the fall are able to progress beyond the vulnerable cotyledon stage by the time that flea beetles inflict the most damage, resulting in less crop damage. A similar effect has been reported for corn. Early-sown corn is less susceptible to corn earworm and stem borer, *Diatraea grandiosella* (Bajwa and Kogan, 2004). This lower susceptibility results from the tendency of *D. grandiosella* to lay fewer eggs on more mature plants, which have already passed their critical growth stage before most of the larvae begin to feed (Herzog and Funderburk, 1985). However, studies of insect pest community may reveal antagonist effects of sowing date. For example, Valantin-Morison *et al.* (2007) have shown that the early sowing of winter oilseed rape tends to increase cabbage root fly (*Delia brassicae*) damage, but is associated with a lower level of attack by cabbage stem flea beetle (*P. chrysocephala*). Differences in the functional composition of invertebrate assemblages between sowing seasons have been reported in arable systems, consistent with a direct effect of sowing date on predator communities (Douglas *et al.*, 2010; Hawes *et al.*, 2009). However, the impact of sowing date on top-down control has yet to be evaluated.

The original Resource Concentration Hypothesis (Root, 1973; Tahvanainen and Root, 1972) predicted an increase in herbivore density per host plant with increasing plant density. However, despite the confirmation of this hypothesis in many cases (Andow, 1991), several recent studies have invalidated this prediction (see Yamamura, 1999, for a review), providing support for a Resource Dilution Hypothesis (Otway *et al.*, 2005; Rhainds and Englis-Loeb,

2003) associated with different pattern of responses. For example, Valantin-Morison *et al.* (2007) found a negative correlation between plant density and oilseed rape damage due to root maggot, cabbage stem flea beetle and pollen beetle.

Harvesting produces a brutal perturbation of the agroecosystem involving microclimate changes that affect natural enemy populations. According to Riechert and Lockley (1984), harvesting has a greater effect on spider communities than the use of pesticides. The effects of harvesting depend on its timing. For spring crops (such as corn) harvesting occurs sufficiently late for most of the predatory species to be at the end of their period of activity and to have reached their overwintering sites. For winter crops (such as winter oilseed rape and most cereals), harvesting dates generally coincide with the period during which the abundance and activity of some predators are maximal (Büchs, 2003).

5.6 Crop rotation

Rotation of annual crops has been empirically developed by farmers to reduce and control soil-borne pests and disease proliferation. By the mid-20th Century, a well developed rotation consisted of six to eight different crops in sequence (Häni *et al.*, 1998). An increase in economic pressure and food demand led farmers to make greater uses of pesticides and to maximise land use. The rotation was reduced to a few species, leading to an increase in pest proliferation and a decrease in biodiversity of beneficial species. Büchs *et al.* (1997) studied the effects of different crop rotation intensities on the arthropod community in a sugar beet rotation and an oilseed rape rotation. They showed that certain pest species were favored by an increase in the intensity of crop rotation, whereas some beneficial insects were unable to establish stable populations in arable crops with intensive rotations. The authors found that the number of individuals, species richness, body length, and reproductive rates of beneficial insects increased with the progressive extensification of crop sequences, particularly in set-aside areas subjected to natural succession. O'Rourke *et al.* (2008) studied the effects of rotations on ground beetle populations, by comparing assemblages between a system involving conventional chemical and a two years rotation system and a system with low input levels and a four-year rotation. They reported the same response pattern as Büchs *et al.* (1997): carabid beetle activity density and species richness were higher in the low-input, four-year rotation than in the conventionally managed, two-year rotation.

5.7 Pesticide use

Pesticides have been widely studied and have been shown to have a negative effect on natural enemy populations in many different studies (Chabert and Gandrey, 2005; Koss *et al.*, 2005; Langhof *et al.*, 2003; Tietjen and Cady, 2007). Both direct and indirect effects on the third trophic level have been highlighted. For example, Ulber *et al.* (2010) have demonstrated that many parasitoid species of oilseed rape pests are directly affected by the late spraying of insecticides, at around the time of flowering and by aphid insecticide on wheat. Indeed, parasitoid populations emerge from previous year oilseed rape field (generally wheat fields) one to two weeks before rapeseed flowering and are particularly active in the crop during

flowering, searching for suitable hosts. Different studies have also proved an important detrimental effect of insecticide on the auxiliary fauna (such as spiders, carabids, staphylinids, syrphids or parasitoids) (Dennis *et al.*, 1993; Gonzalez-Zamora *et al.*, 2004; Langhof *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 1993). Walker *et al.* (2007) have provided evidence of indirect non target effects of the insecticides used to control the lettuce aphid, *Nasonovia ribisnigri*, on one of its predators, *Micromus tasmaniae*. Other studies have considered the impact of pesticide treatments on behavioral components and the recolonization abilities of beneficial arthropods (Desneux *et al.*, 2006; Salerno *et al.*, 2002). For example, Salerno *et al.* (2002) demonstrated changes in the behavior of insecticide-treated parasitoids that might influence their foraging ability and parasitism rates, due to changes in their response to host cues. Desneux *et al.* (2006) reported reductions in the recolonization abilities of adult parasitoids from treated crops. Various studies have also demonstrated an indirect negative effect of herbicide applications on invertebrate populations through the reduction of weeds and the resources they provide (Brooks *et al.*, 2003; Heard *et al.*, 2006). Finally, it has been demonstrated at a very large scale, that pesticide use reduces the opportunities for biological pest control in agroecosystems throughout Europe, where agricultural intensification has been promoted for several decades (Geiger *et al.*, 2010).

6 General effects of farming systems on natural enemy biodiversity, pests and subsequent biological control

In the light of the previous results, the relationships between farming systems, natural enemy diversity and insect pest suppression appear to be a key element in our understanding of natural pest control mechanisms. In the last decade, an increasing number of studies have dealt with the impact of farming systems on the diversity and abundance of fauna, particularly as concerns species involved in natural pest control. Most of these studies have compared organic and conventional farming systems (sometimes integrated farming systems), with the aim of evaluating the impact of organic farming on the diversity of different biological groups (Booij and Noorlander, 1992; O'Sullivan and Gormally, 2002). Hole *et al.* (2005), in a review of 76 studies, clearly demonstrated that the species abundance and/or richness of several taxa, ranging from plants to mammals and birds, tended to be higher on organic than on conventional farms. Bengtsson *et al.* (2005) analyzed the effects of organic farming in a meta-analysis of 66 publications comparing organic and conventional systems. They found that species richness was generally about 30 % higher, on average, in organic farm. Analysis of the effects of farming systems on different biological groups, such as birds, arthropods, soil organisms and plants, revealed a heterogeneous response of species richness to farming systems. The species richness of predatory arthropods appeared to be increased by organic farming, whereas this was not the case for non predatory arthropods. Bengtsson *et al.* (2005) also reported a 50 % increase in the species abundance of all organisms in organic farming systems, but with strong variations between groups: predatory insects, soil organisms and plants responded positively to organic farming whereas non-predatory insects and pests did not.

However, even if organic farming systems tend to support higher levels of biodiversity (Bengtsson *et al.*, 2005; Hole *et al.*, 2005), this does not necessarily imply that such system provide more effective biological control of pests. A recent study (Macfadyen *et al.*, 2009a) analyzed the differences in natural pest control between organic and conventional systems, using a food web approach on a three-level food chain (plant, herbivore and parasitoid) at the whole-farm scale. The authors showed that biodiversity for all three trophic levels was significantly higher on organic farms and confirmed the results of Bengtsson *et al.* (2005). They also highlighted significant structural differences in food webs between organic and conventional farms, with herbivores in organic farming systems being attacked by a larger number of parasitoid species than those on conventional farms. However, differences in biodiversity and food web structure between farming systems did not result in a better natural pest control on organic farms, because no difference in parasitism rates was found.

The response to farming systems is highly variable and depends on the life-history traits of the species concerned. Some of the elements influencing the abundance and diversity of biological groups are not particularly related to the type of farming system. It is therefore important to consider crop management and farming system features when trying to understand the interactions between natural enemy and herbivore populations. For example, the type of soil tillage is an important element determining the survival of natural enemies that is independent of farming system. Moreover, several studies have demonstrated that organic farms tend to be located in more heterogeneous landscapes with higher proportions of semi-natural habitats, smaller field sizes, and higher and wider less intensively managed hedgerows (Langer, 2001; Norton *et al.*, 2009). It is therefore also important to take into account the landscape context when considering cropping systems effects, so that the relative importance of these two aspects can be determined and to avoid confounding effects. Indeed, Macfadyen *et al.* (2009b) found no significant difference in aphid parasitism rates between organic and conventional farming systems, probably because landscape context affected the results and was not taken into account in their study. They concluded that differences between systems may be more obvious in a more homogeneous landscape that brings out cropping system effects. Hole *et al.* (2005) highlighted several inconsistencies between studies, almost certainly due to the complexity of the interactions between environmental variables and between taxonomic groups. Indeed, other factors, such as location, climate, crop type, and species, are important elements affecting the relationship between farming system and biological control.

7 Integrating farming systems, crop management and landscape context to understand biological control mechanisms

7.1 Integrating farming system

As pointed out above, several studies have reported that organic systems tend to support higher biodiversity levels. Indeed, synthetic chemical insecticides have a major impact on natural enemies, pests and general biodiversity (Duffield, 1991; Koss *et al.*, 2005). Several recent studies have thus integrated different types of farming systems (generally organic

versus conventional) into landscape studies, to determine whether landscape structure or farming system is more relevant when investigating biological control interactions.

We therefore collected articles evaluating the impacts of both farming and landscape features on natural pest control¹. All these studies broke farming systems down into two main types: organic and conventional systems. Generally, pairs of organic and conventional fields embedded within the same landscape were selected, to separate the effects of landscape and farming system. Landscapes were mostly described in terms of the percentage of non-crop elements in the landscape or the Shannon habitat diversity index. Different indices were used to quantify natural enemy populations in these studies: species richness, activity-density, parasitism rates or natural enemy conditions. If different results were reported in a given study, due to an effect of the year or site, for example we added a coefficient corresponding to the proportion of observations contributing significantly to the related effect (positive, negative or neutral effect).

Few studies have reported both landscape and farming system effects on natural enemy populations and their potential for biological control. We identified nine studies (Clough *et al.*, 2005; Clough *et al.*, 2007; Eilers and Klein, 2009; Östman *et al.*, 2001a; Östman *et al.*, 2001b; Purtauf *et al.*, 2005; Roschewitz *et al.*, 2005b; Schmidt *et al.*, 2005; Weibull *et al.*, 2003) on natural enemies of insect pests that considered these two factors simultaneously, but only three of them evaluated effective biological control (*i.e.* have also considered pest populations in the same study). Most of the studies dealt with natural enemies found in cereal fields and involved different types of organisms such as spiders, carabid beetles, staphylinids and parasitoids. The effect of landscape was generally clear: more complex landscapes with high proportions of semi-natural habitats promoted natural enemy populations in 83.3 % of cases, and had no significant effects in 16.7 % of the studies. The impact of farming system was more heterogeneous. Indeed, in 50 % of cases, farming system had no particular effect on species richness or in activity density of the natural enemies. In 38.8 % of studies, organic systems were found to have a positive effect on the species richness, activity density or conditions of natural enemies. Negative effects of organic farming on natural enemy populations were also reported in 11.1 % of the cases. Landscape context had a stronger effect than farming system in 50 % of cases. Only one study (11.1% of cases) (Clough *et al.*, 2007) found that landscape context had no effect on natural enemies (Staphylinids). Both landscape composition and farming systems were found to have major effects on natural enemy richness, conditions or activity density in 38.8 % of studies.

Thus, these studies bring out variable results about natural enemies response to farming systems and subsequent pest control. The effect of the surrounding landscape on natural enemies seems to be greater than that of the farming system. Bengtsson *et al.* (2005) reported a similar pattern in a study of biodiversity and abundance in organic agriculture. Farming systems only partly accounted for the variation in species richness, activity density, conditions or parasitism rates, whereas landscape context effects predominated in the studies reviewed. Thus, these studies revealed that populations may be influenced by farming systems on a

¹ *biological control* or *natural enemies* were used, among others, as specific keywords

small scale and that differences between farming systems may result from behavioral responses and individual decisions (Bengtsson *et al.*, 2005), whereas landscape features provide information about population dynamics tightly linked to species biology and life cycle. Tschamtké *et al.* (2005), based on the results of Roschewitz *et al.* (2005a), explained that the influence of farming systems on species richness is more important in simple landscapes than in complex landscapes. According to the authors, the negative impact of conventional systems on species richness is only observed in simple landscape where colonization from the surrounding landscape is limited and therefore very affected by local farming systems. Therefore, in those landscapes, improving local systems may enhance general biodiversity and biological regulation of insect pest and may counterbalance the negative effects of intensive monoculture landscapes.

The classic opposition of different farming systems (organic Vs. conventional) may be useful for deciphering general patterns, but it is probably not the most relevant approach for studying the impact of specific farming practices on particular pests and their natural enemies. Indeed, organic and conventional systems comprise a range of very different practices that may have different effects on population dynamics, as outlined above. The practices encompassed by organic and conventional farming systems may be sometimes very similar, at least in terms of their impact on biodiversity and trophic interactions. Many of the factors other than farming system that can influence abundance and diversity of natural enemies at the whole-farm scale may be under the control of farmers (*e.g.* hedgerow management) and are not always included in the analysis. Norton *et al.* (2009) showed that organic farms tended to be located in more heterogeneous landscapes with higher proportions of semi-natural habitats and had smaller field sizes. The design of the study is therefore of crucial importance to prevent confounding effects when comparing farming systems at the landscape scale (Bengtsson *et al.*, 2005). Great care must be taken when selecting fields under different farming systems for studies about trophic interactions. Thus we advocate, in studies about links between biodiversity and farming systems in general and investigating trophic relations and biological control in particular, a clear description of cropping systems and an explicit consideration of semi-natural habitats (quantitatively and qualitatively).

All the studies reviewed here considered the farming systems of the fields selected in the centre of each landscape. However, it is probably very important to take into account farming systems within the surrounding landscape. Most studies of landscape context have not explicitly taken into account the other farming systems within the landscape. However, we found one study (Rundlöf *et al.*, 2008) in which the authors studied the effect, at both the local and landscape scales, of organic systems on butterfly species richness and abundance. They found that species richness and abundance were affected very differently on the two scales. Species richness and abundance were increased by organic farming at the local scale. However, the local species richness of both organic and conventional fields was positively influenced by the proportion of organic farming in the landscape. These authors also demonstrated that farming practices within fields had a stronger influence on butterfly abundance if the fields were surrounded by conventional rather than organic fields. Thus, in addition to taking into account semi-natural habitats in the landscape and local farming systems, studies should also consider the spatial distribution of farming systems across the

surrounding landscape, to determine the real effects of each explanatory variable and to prevent confounding effects.

7.2 Integrating crop management

As crop management greatly influences pests and their natural enemies at the local scale and that consideration of the farming system does not take into account specific farming practices, several recent studies have focused on crop management variables and landscape configuration to understand insect pest or natural enemy dynamics. We identified seven studies focusing on the effects of crop management and landscape context on insect pests (Valantin-Morison *et al.*, 2007; Zaller *et al.*, 2008a; Zaller *et al.*, 2008b) and on natural enemy populations (Drapela *et al.*, 2008; Elliott *et al.*, 1998; Prasifka *et al.*, 2004; Zaller *et al.*, 2009). In all these studies, landscape configuration always influenced pest (in terms of abundance or damage) or natural enemy populations (in terms of species richness, abundance, and activity density or parasitism rates). Various elements of crop management were investigated in these studies, depending on the characteristics of the species considered: sowing date, sowing density, pesticide use, crop height, crop coverage, within-field diversity, or soil quality. It is therefore difficult to determine the general impact of specific practices. However, the main contribution of this approach is that it makes it possible to quantify and, in some cases, to rank the impact of particular farming practices over landscape context effect. For example, Zaller *et al.* (2008b) found that the damage caused by stem weevils was positively correlated with the soil quality of the field and with woody areas. Elliott *et al.* (1998) found that the abundance, species richness and diversity of aphid predators increased with increasing within-field diversity, non-crop areas, and fragmentation in the landscape. They also demonstrated that landscape variables were included in regression models more frequently than within-field variables, and showed that they accounted for a greater percentage of variation in abundance of aphid predators. It is important to determine the relative impact of farming practices to ensure effective biological control within cropping systems, as these practices are more convertible elements than landscape elements. Moreover, such an approach made it possible to quantify the relative contributions of crop management, farming systems and landscape variables at the different trophic levels. This ranking step appears to be an important stage, improving our understanding of natural pest control mechanisms and pest damage.

7.3 Interaction between farming practices and landscape context

The relative influence of farming system and crop management on biological control is tightly linked to the spatial scale considered. Several authors, studying landscape and farming systems effects on species richness and abundance, reported interactions between landscape and local effects. They showed that organic or low-intensity farming systems have no or low effects on populations in complex landscapes, whereas having a substantial influence in simple landscapes (Holzschuh *et al.*, 2007; Roschewitz *et al.*, 2005a; Rundlöf and Smith, 2006). This important interaction allow to explain why in 50% of the cases farming systems have no particular effects in our previous literature review about the effects of farming system

and landscape context. This hypothesis has been originally formulated and confirmed in a study comparing farming systems on arable weed diversity in different landscape types (Roschewitz *et al.*, 2005a; Tscharntke *et al.*, 2005). As this interaction is increased by higher dispersal abilities of organisms, interactions between landscape context and particular crop management on natural enemy and biological control of insect pests may also occur. The important effect of farming system or crop management in homogeneous landscapes is probably due to the local provision of resources, hosts, shelters and more generally suitable conditions that enhance species richness and biological control. Local management effect may have lower effects in more complex landscapes because the local species richness depends on the diversity of habitats and populations in the surrounding landscape (Tscharntke *et al.*, 2005). Thus, in homogeneous landscapes, local management, through adapted crop or field boundaries management for example, may be an interesting way to enhance functional biodiversity and biological control.

8 Conclusions

Ecological studies provided a strong theoretical base of knowledge concerning the way in which species are likely to respond to landscape context and the establishment of population dynamics at the landscape scale. However, such studies have generally not taken into account the diversity of cropping areas and their relative managements, assuming arable land to be homogenous. In our review of the effects of crop management on trophic interactions, we demonstrated that farming practices might play an important role in regulating natural enemy and pest populations at a local scale. A clear description of crop management in landscape studies therefore appears to be of crucial importance for indentifying the key driver of biological control and ranking the effects of landscape, farming system, and farming practices. This is a fundamental step in the design and assessment of ecologically sound integrated pest management strategies for farmers. It is also important to evaluate the quality of semi-natural areas in terms of agroecological functions for natural enemies and pests. Consideration of the habitat quality of crop and non-crop areas for pest and their natural enemies presents agronomists and ecologists with a real challenge in their attempts to design integrated pest management strategies for application at the landscape scale. Moreover, all the studies reviewed here focused on either crop management or farming system at the local scale and did not consider farming practices over the entire landscape. However, the range of spatial and temporal scales experienced by pests and their natural enemies is likely to result in trophic interactions being influenced by farming practices in the surrounding landscape. If we are to understand how species react at the landscape scale, studies will need to take into account the detailed characteristics of semi-natural habitats, local crop management effects, and landscape farming practices.

Integrated pest management paradigm holds that pests and their management exist at the cross roads of three major multidimensional fields of study: ecology, socio-economy and agronomy, with ascending levels of complexity and expanding spatial scales (Kogan, 1998). Integrated pest management strategies may be seen as the complementation of different techniques to meet three main objectives: (i) a production purpose (crop performance and

quality of products), (ii) socio-economic imperatives (farm organization, farm income) and (iii) environmental objectives (limitation of pesticide and nitrogen discharge into the environment, minimization of water and energy use) (Kogan, 1998). The consideration of landscape features in biological control-based pest management strategies seems to be a relevant approach, although this assertion has not clearly been demonstrated, as studies on the effects of landscape and farming practices on natural pest control do not generally consider all three objectives. Firstly, the enhancement of natural enemy populations does not necessarily imply effective pest control and the relationships between crop and non-crop habitats are complex and may be antagonistic (*e.g.* Thies and Tscharntke, 1999; Valantin-Morison *et al.*, 2007; Zaller *et al.*, 2008a). Secondly, the effects of stronger biological control on productivity are unclear and the effects of landscape on pest populations and crop damage have rarely been documented (but see Östman *et al.*, 2003) even though they are much more relevant for crop production than any effect on natural enemies (Bianchi *et al.*, 2006).

The development of large-scale pest management strategies therefore requires a more holistic approach including the effects of both crop and landscape management. Such an approach would also fill in gaps in our knowledge about the ecology of insect pests (*e.g.*, overwintering areas, pattern of migration) and quantify these effects in terms of environmental (*e.g.*, energy use, pesticides use, nitrogen discharge) and economic (*e.g.*, crop damage, yield losses, cost/benefit) consequences. The complementation of empirical studies and on-farm trials with modeling approaches is likely to prove an interesting strategy for improving integrated pest management and meeting this scientific challenge.

The service concept at the landscape scale highlights the link between landscape patterns and human values (Termorshuizen and Opdam, 2009). It can be seen as a chain of knowledge connecting spatial structure, landscape functions and human values. Studies about such services are therefore predisposed to integrate socio-economic dimension and landscape actors or practitioners. However, whereas studies concerning the relationship between structure and functions are an established element of research, efforts need to be made to encourage the study of relationships between landscape function and human values (Termorshuizen and Opdam, 2009). Many studies at the landscape scale suffer from a lack of information about the real effects of crop management and higher levels of biodiversity on natural pest control and yields. Landscape-scale studies about biological control-based integrated pest management should therefore include and quantify the economic output of such strategies for farmers.

CHAPITRE 2

**Effets des pratiques agricoles à l'échelle de la
parcelle et du contexte paysager sur
l'abondance et les dégâts de *Meligethes*
aeneus F.**

Chapitre 2 : Effets des pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle et du contexte paysager sur l'abondance et les dégâts de *Meligethes aeneus* F.

Ce chapitre se réfère à notre deuxième question de recherche présentée au point 5.2 (p. 25) de notre chapitre introductif. Le cadre théorique et les éléments bibliographiques présentés dans l'introduction de notre travail suggèrent qu'il existe plusieurs facteurs agissant à différentes échelles spatiales qui influencent la densité du ravageur et les dégâts qu'il occasionne à l'échelle de la parcelle. Dans un premier temps, il s'agit donc d'identifier et de hiérarchiser les différentes variables permettant d'expliquer l'abondance et les dégâts de *Meligethes aeneus* à l'aide d'une approche exploratoire multi-échelles. Dans un second temps il s'agit de mettre en évidence l'influence des différentes échelles spatiales et d'étudier l'importance relative des variables s'exprimant à une échelle locale (i.e. les pratiques agricoles) et des variables relatives au contexte paysager.

Pour répondre à ces objectifs nous avons choisi d'adopter une démarche expérimentale sur un réseau de 42 couples parcelle-paysage situés en région Haute-Normandie durant l'année 2008 et 2009. Nous avons utilisé deux variables pour caractériser les attaques de méligèthes : la densité moyenne de la population et la proportion de boutons détruits par les méligèthes. Nous avons ensuite cherché à relier ces variables dépendantes à trois variables explicatives liées à l'itinéraire technique de la parcelle (date de semis, densité du peuplement cultivé et l'indice de nutrition azotée) et au contexte paysager autour de la parcelle (proportion de colza, proportion de forêt, proportion de zones herbacées et l'indice de diversité de Shannon calculé pour les différentes classes d'occupation du sol) à l'aide d'une méthode d'inférences multi-modèles. Cette méthode nous a permis d'identifier et de hiérarchiser les différentes variables ainsi que d'évaluer l'importance de chaque étendue spatiale.

Ce chapitre fait l'objet d'une publication soumise en septembre 2010 dans le cadre d'un numéro spécial du journal *Agriculture, Ecosystems & Environment* autour de la thématique : *Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes: toward a unification of approaches*.

Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage

A. Rusch^{a,*}, M. Valantin-Morison^a, J.P. Sarthou^{b,c}, J. Roger-Estrade^{a,d}

^a INRA, UMR211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, 78850 Thiverval-Grignon, France

^b University of Toulouse, INPT-ENSAT, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France

^c INRA, UMR1201 DYNAFOR, F- 31326 Castanet-Tolosan, France.

^d AgroParisTech, UMR 211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, BP 01, F-78850 Thiverval-Grignon, France

Abstract

Understanding the determinants of insect-plant interactions and pest population dynamics at multiple spatial scales is a pre-requisite for developing innovative crop protection strategies and increasing the sustainability of agroecosystems. In a two-year study, we investigated the relative influence of local crop management and landscape context on pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) abundance and damage at 8 different spatial scales around 42 oilseed rape fields using a multi-model inference approach. We found that pest abundance was mainly determined by the proportion of grassland and woodland in the landscape at scales ranging from 1500m to 2000m. Pollen beetle damage was affected both by local management and landscape predictors at scales ranging from 1500m to 2000m. Indeed, damage was negatively correlated with the nitrogen nutrition index of the plants and positively correlated with the proportion of woodland in the landscape at a large scale. Our multi-scale approach revealed that landscape complexity determines pollen beetle abundance in the spring and that nitrogen nutrition of the plants influences crop ability to compensate bud abortions resulting from pest attacks. The results are discussed in relation to crop management, pest dispersal ability and landscape structure.

Keywords: *Meligethes aeneus*; Spatial scale; Landscape context; Pest management; Semi-natural habitats; Crop management

1 Introduction

Pest management strategies have traditionally been developed at the field scale and have often relied on the use of broad-spectrum pesticides. In today's socio-economic context, developing ecologically-sound pest management strategies has become a major and urgent concern as the intensive use of agrochemical inputs is recognized to have detrimental impacts on the environment (Stoate et al., 2001). Understanding the determinants of insect-plant interactions and pest population dynamics is a pre-requisite for developing innovative crop protection strategies and increasing the sustainability of agroecosystems.

The importance of multiscale approaches in understanding population dynamics and trophic interactions has long been emphasized (Wiens, 1989; Levin, 1992). Insect populations inhabiting fragmented landscapes are generally considered as interconnected subpopulations functioning as a source-sink system (Hanski, 1999; Tscharntke and Brandl, 2004). These populations can be affected by multiple factors operating at various scales (Ricklefs, 1987; Clough et al., 2007). At the field scale, the richness and abundance of insect species depend on local habitat characteristics which are largely determined by crop management. Indeed, crop management techniques such as soil cultivation, agrochemical applications or plant species diversity are known to influence habitat quality and thus arthropod movement and survival (Landis et al., 2000; Thorbek and Bilde, 2004). At larger scales, recent studies have pointed out that the richness and abundance of local species are strongly affected by landscape context, especially for high dispersive organisms and multiple habitat species (Weibull et al., 2003; Aviron et al., 2005; Purtauf et al., 2005; Tscharntke et al., 2007). While the most relevant scale for studying relationships between the surrounding landscape (i.e. proportion or distribution of specific habitats in the landscape) and insect species richness or abundance depends on species biology and characteristics (e.g. dispersal ability), conclusions made from any single spatial scale may change when integrating processes operating at larger or finer scales (McGeoch and Price, 2005; Tscharntke et al., 2005; Rusch et al., 2010). Therefore, recent studies have emphasized that understanding pest population dynamics in agroecosystems requires a spatial perspective and should consider both local conditions and landscape context (Bianchi et al., 2006; Rusch et al., 2010). However, while studying relative crop management and landscape context influences at different spatial scales seems to be relevant for developing alternative pest management strategies, such approaches are still rare (but see Zaller et al., 2008a; Eilers and Klein, 2009).

Pollen beetle is among the major insect pests of oilseed rape (*Brassica napus* L.) (OSR) in Europe and implies considerable pesticide applications (Alford et al., 2003). After emergence from overwintering areas, adults migrate onto OSR fields to feed on pollen and oviposit in buds thereby inflicting severe yield losses (Nilsson, 1994). During the past decade, insecticide-resistance in pollen beetle populations has been an increasing and rapidly spreading phenomenon in many European countries (Detourne et al., 2008). Hence, the control of pollen beetle populations has become a major concern for farmers, highlighting the need to develop innovative pest management strategies. At the local scale, pollen beetle abundance and damage have been found to be affected by various farming practices. Valantin-Morison et al. (2007) found that damage resulting from pollen beetle attacks was negatively related to nitrogen availability in the soil and to crop density due to compensation abilities of the OSR plant. Moreover, because nitrogen fertilization influences emissions of crucifer-specific olfactory cues involved in host plant location (i.e. glucosinolates and their degradation products: isothiocyanates), crop nitrogen status may modify plant attractiveness, thereby affecting pest abundance in the field through bottom-up effects of resource quality (Evans and Allen-Williams, 1994; Smart and Blight, 2000; Staley et al., 2010). At the landscape scale, visual and odor cues were found to affect the dispersal of pollen beetle which was able to move several kilometers (up to 12 km in two days) from the release point to locate the host plant (Stechmann and Schütte, 1976; Williams et al., 2007). Moreover, it has been

found that landscapes with high proportions of semi-natural habitats tend to support lower populations of pollen beetle than simple landscapes do, due to higher top-down control by parasitoids (Thies et al., 2003). Thus, in an integrated pest management perspective both crop management and landscape context have to be taken into account together in order to identify and rank the relative importance of local and landscape predictors and their relative scales on pest population dynamics.

An increasing body of recent literature in ecology and agroecology has focused on the effect of landscape context on various organisms including pests and their natural enemies (Bianchi et al., 2006). Such studies usually assess the role of landscape variables using multiple regression with stepwise selection procedures (Whittingham et al., 2006). However, recent papers have pointed out the limitations of stepwise selection including bias in parameter estimations, variability in variable selection depending on the procedure used and the data set, and uncertainty of the results due to inference on a single best model (Stephens et al., 2005; Whittingham et al., 2006). We applied here a multimodel inference approach which made it possible to compare models with all possible combinations of predictors of the full model to identify and rank relevant variables. Such an approach does not suffer from limitations associated with stepwise selection techniques and provides robust parameter estimates and predictions (Johnson and Omland, 2004; Whittingham et al., 2006).

The aim of this multi-scale study is to explore the relative importance of crop management and landscape context on pollen beetle abundance and crop damage and to identify relevant spatial scales for the development of integrated pest management strategies. In particular, we address the following questions: (i) Do crop management at the local scale and landscape structure at larger scales affect pest population density and damage in the field? (ii) In regard to pest population dynamics, is landscape context influence more important than bottom-up effects of local crop management? (iii) Does the influence of predictors on populations and damage change across scales when integrating both local and landscape variables? (iv) What spatial scales are the most important for explaining pollen beetle abundance and damage?

2 Material and Methods

2.1 Study site and experimental design

The study was carried out in the northwest of France in the Haute-Normandie region (49°25'N, 1°12' E). The landscape is characterized by little fragments of semi-natural habitats distributed among agricultural areas. In this region the main crops are cereals (75% of arable land area), oilseed rape (15%), sugar beet (4%), potato (2 %) and high protein crops (2%). The semi-natural habitats consist of small woodlots, hedgerows and grasslands. This area is located in a sub-Oceanic climate zone.

A set of 42 oilseed rape fields was selected over two years (23 fields in 2008 and 19 fields in 2009). For each year, OSR fields were distributed between two sites within the region (site A: Eure county, and site B: Seine-Maritime county). The two sites were chosen in

Table 2. 1: Field and landscape characteristics of the two study sites considering 2008 and 2009. The proportion of oilseed rape, the proportion of semi-natural habitats and the Shannon index are calculated from the 2000m radius circular sectors.

Site Variables	A			B		
	Min. Value	Max. value	Mean Value	Min. Value	Max. value	Mean Value
Pollen beetle density (indiv/m ²)	11.45	627.84	252.51	45.30	502.93	186.03
Sowing date (julian date)	233.00	273.00	244.67	238.00	259.00	248.10
Plant density (plant/m ²)	17.00	103.67	39.86	18.33	68.33	38.46
Nitrogen Nutrition Index	1.00	1.50	1.33	0.89	1.74	1.24
Studied field area (ha)	1.30	27.28	10.46	1.01	34.03	11.97
Proportion of woodland (%)	0.71	18.02	7.07	8.17	47.41	22.17
Proportion of grassland (%)	1.91	44.98	17.98	0.48	45.41	9.61
Proportion of OSR (%)	1.38	18.13	9.52	0.89	8.85	4.11
Proportion of semi-natural habitats (%)	2.63	58.94	25.68	14.80	53.76	33.00
Shannon Index of habitat diversity	1.07	1.96	1.58	1.31	2.21	1.76

relation to the areal proportion grown under winter OSR within each site: site A supports large amounts of OSR whereas site B supports small amounts of OSR (Table 1). In each site, the fields were selected according to the OSR cultivar, the landscape context and spatial independence between fields. Following the methodology of Thies et al. (2003), the fields were chosen to build a gradient of complexity in each site, ranging from simple and open landscapes (*i.e.* less than 3% of semi-natural habitats) to more complex and closed landscapes (*i.e.* up to 58% of semi-natural habitats) (Table 2.1). Because landscapes were analyzed in a 2000m radius around each field (see section 2.2), we selected fields at least 4 km apart in order to consider non-overlapping landscapes as study units (Tischendorf and Fahrig, 2000).

2.2 Local crop management variables and landscape metrics

Interviewing all participating farmers made it possible to record relevant crop management variables of each focus field such as sowing date, amount of nitrogen fertilizer, pesticide applications, preceding crop and soil cultivation techniques. For each field, OSR plant density and aboveground aerial biomass were measured the same day at two different periods: (i) in early spring during bud development stage (*i.e.* end of March – Growth Stage GS 50) from six 0.5 m² microplots and (ii) in early summer during seed development stage (*i.e.* mid-June – GS 80) from six 1 m² microplots. Dry biomass (after 48 h of drying at 80 °C) and nitrogen content of the early spring samples were determined using the Dumas method (Bremner, 1996). The Nitrogen Nutrition Index (NNI), which is a good indicator of crop nitrogen status (Colnenne et al., 1998), was then calculated following Lemaire et al. (1997) (1):

$$N.N.I = \frac{N_t}{N_c} \quad (1)$$

where N_t is the total nitrogen concentration measured in the aerial parts, and N_c the critical nitrogen concentration for the same shoot biomass calculated using the relationship established by Colnenne et al. (1998) (2):

$$N = 4.48W^{-0.25} \quad (2)$$

where W is the shoot biomass expressed in t.ha⁻¹.

Based on aerial photographs (BD ORTHO®, IGN, 2004, pixel size: 0.5m) and intensive field inspections, we manually digitalized the land use around each field and quantified the total area of each habitat type using ArcGis software (Version 9.2, ESRI). Habitat types were classified into 22 categories: arable land (16 different crop types), grassland (meadow, fallow), hedgerow, woodland, water area and settlement. The surrounding landscape was characterized for each field within eight different nested circular sectors with radii ranging from 250 m to 2000 m. We chose to analyze the landscape context in a maximal extent of 2000m radius because a previous study demonstrated that the influence of landscape context on pollen beetle population was strongest at the 750 m radius (Thies et al., 2003). Proportions of habitat type and the Shannon index of habitat diversity (3) were calculated for every 8 sectors of all landscape sectors using ArcGis software (Version 9.2, ESRI).

$$\text{ShDI} = -\sum_i^n p_i \times \ln p_i \quad (3)$$

where n is the number of habitat types and p_i the proportion of habitat type i .

2.3 Pollen beetle infestations and crop damage

Pollen beetle population surveys were carried out during the bud development stage between GS 50 and GS 65 on a 1 ha zone untreated with pesticides. During this period, pollen beetles were sampled on all fields the same day using a D-Vac suction sampler every week at three different dates. Pollen beetle sampling took place between 10:00 *a.m.* and 05:00 *p.m.* on adapted climate days (sunny, non-windy and dry days). At each date, we randomly selected 50 plants sufficiently spaced along a 100 m transect located within the unsprayed area. Each plant was vacuumed to achieve complete defaunation. Insects were then maintained in plastic bags at -22°C and identified and counted in the lab. To compare infestations between fields we calculated the abundance of pollen beetle per square meter using crop density. Two Moericke traps were placed in the untreated area in January to record pollen beetle migration onto the focus field and infestation dynamics between two sampling dates. In early summer at GS 80 we randomly selected 60 plants (10 plants per 1 m² microplot) to assess yield components and pollen beetle damage. By counting the number of podless stalks and the number of pods for each plant we were able to quantify the proportion of bud abortions resulting from adult pollen beetle attacks (Nilsson, 1994).

2.4 Data analyses

We used linear-mixed effect models to examine the combined effects of both crop management and landscape context on abundance of adult pollen beetles and proportion of destroyed buds. For each variable to explain and at each spatial scale (*i.e.* each circular sector), we fitted a global model containing three explanatory variables related to crop management at the local scale (*i.e.* sowing date, crop density, and NNI) and four explanatory variables related to landscape context and computed at one of the eight spatial scales (*i.e.* proportion of OSR, woodland, grassland and the Shannon diversity index). For each model, we considered year and site as random effects.

We then used the multimodel inference approach to examine (i) the relative effects of predictors at each spatial scale and (ii) the relative effects of spatial scale on pollen beetle infestation and damage. This approach consists in fitting all possible linear combinations of the predictors and ranking the models according to fit balanced by a penalty for increasing numbers of parameters. For a data set with k explanatory variables, there are 2^k combinations among variables. We thus used this approach on eight different data sets which all contain explanatory variables at the local scale and landscape variables at one of the eight spatial scales. All the candidate models were ranked using the second order Akaike information criterion (AIC_c) which is a biased-corrected version of the AIC recommended in analyses

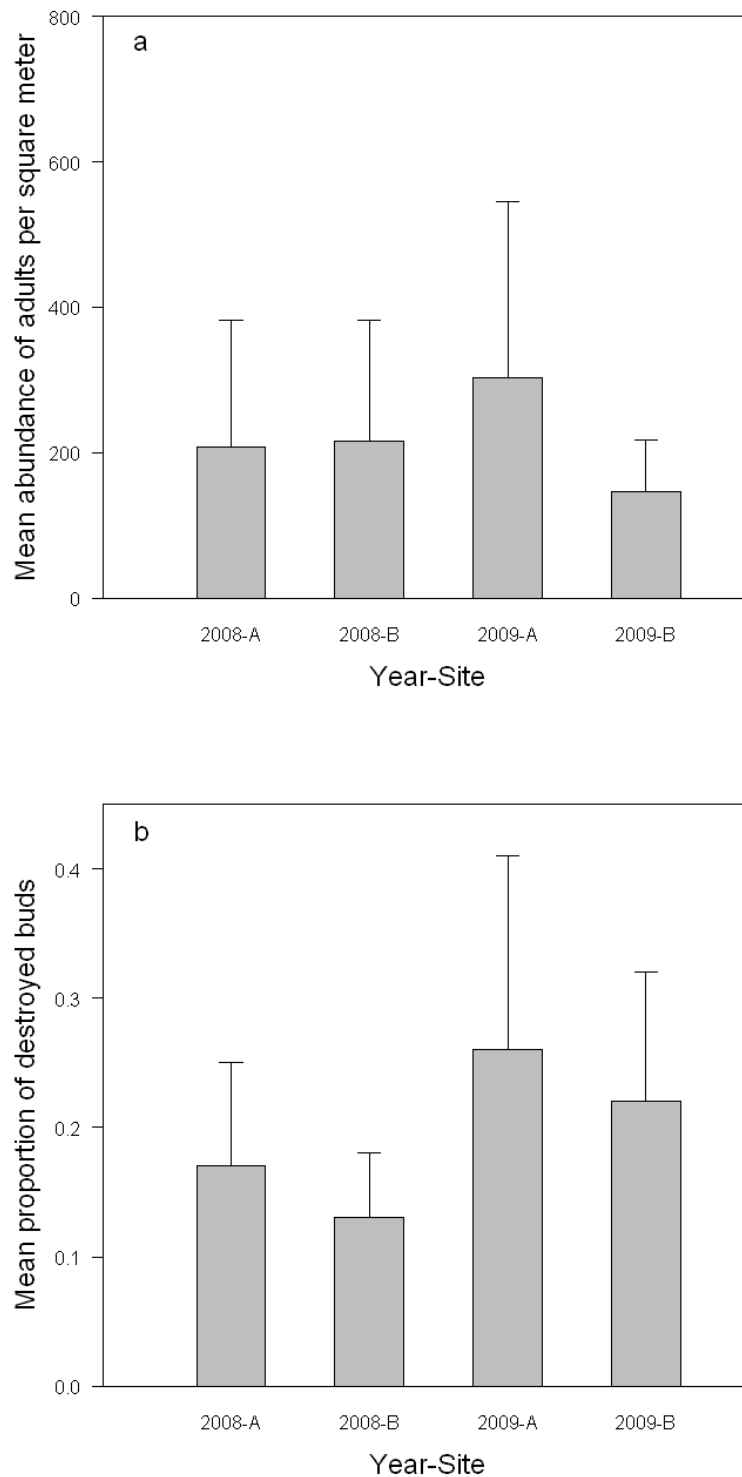


Figure 2. 1 : (a) Mean density of adult pollen beetle per square meter in each year-site ; (b) mean proportion of destroyed buds resulting from pollen beetle attacks in each year-site. There was no significant effect of year ($F = 0.82$; $P = 0.36$) and site ($F = 0.38$; $P = 0.53$) for pollen beetle density (a). There was a significant effect of year ($F = 8.22$; $P < 0.01$) and no significant effect of site ($F = 1.90$; $P < 0.17$) on the proportion of destroyed buds (b).

where the sample size is small relative to the number of fitted parameters (Burnham and Anderson, 2002). For each model i within the set of R models, we computed its Akaike weight (w_i) as follow (4):

$$w_i = \frac{e^{-\frac{1}{2}(AICc_i - AICc_{min})}}{\sum_{r=1}^R e^{-\frac{1}{2}(AICc_r - AICc_{min})}} \quad (4)$$

where w_i is the weight obtained for the i^{th} model, $AICc_i$ is the AIC value obtained for this model, and $AICc_{min}$ is the minimal AICc value obtained among the 2^k combinations for the given buffer size. The relative importance of an explanatory variable at a given spatial scale was computed as the sum of the Akaike weights w_i (noted $w_+(j)$, for variable j) across all the models in the set where this variable occurs (Burnham and Anderson, 2002). According to Burnham and Anderson (2002), the larger the $w_+(j)$ the more important the variable j , relative to other variables. Therefore, using $w_+(j)$ makes it possible to rank all the considered predictors at a given spatial scale according to their importance. In a preliminary analysis, all first order interactions were tested and none were significant. Thus, we did not include any interactions terms in the present analysis. Parameter estimations were computed by a weighted average of parameter estimates from models in which a given variable is explicitly present. Model-averaged estimates of parameters were calculated following Burnham and Anderson (2002) (5):

$$\hat{\beta}_j = \frac{\sum_{i=1}^R w_i I_j(g_i) \hat{\beta}_{ji}}{\sum_{i=1}^R w_i I_j(g_i)} \quad (5)$$

where $\hat{\beta}_{ji}$ is the maximum likelihood estimate of parameter β_j from model i . The value of $I_j(g_i)$ is 1 if the parameter is included in the model i and 0 otherwise.

In order to know which spatial scale is the most important we considered all 2^k combinations for each spatial scale in the same dataset and recomputed the Akaike weights normalised on this new data set for each model (*i.e.* considering the $AICc_{min}$ among the data set including all combinations of predictors at each spatial scale). Using this approach makes it possible to estimate the relative importance of each predictor at a given scale and the overall importance of the scale (*i.e.* all the predictors computed at a particular scale). Multicollinearity among predictors was assessed at each spatial scale by computing pair-wise correlations and the Variance Inflation Factor (VIF) as recommended by Smith et al. (2009). The VIF was calculated for each predictor as the inverse of the coefficient of non-determination ($1/(1-R^2)$) for a regression of that predictor on all others. The VIF quantified how much the variance of a predictor is increased by collinearity. In the literature various cut-off values of VIF are used to detect strong colinearity among predictors, with $VIF \geq 10$ being the most commonly used value and $4 \leq VIF \leq 10$ indicating potential collinearity (Chatterjee and Price, 1991). Here, all predictors included in the analysis had a $VIF < 4$ (see supplementary material S1). The Shapiro–Wilk test was used to determine if data and

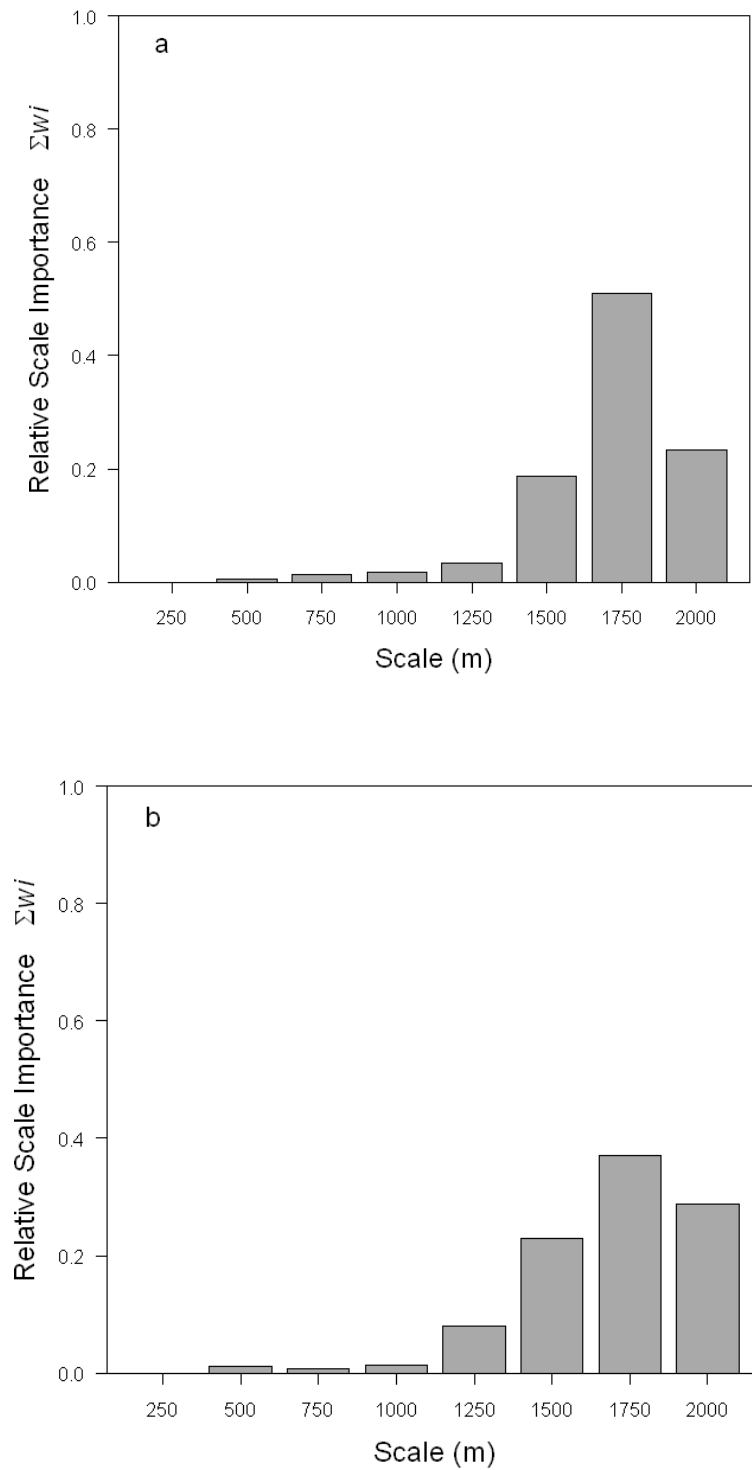


Figure 2. 2: Relative importance of each scale (i.e. all predictors computed at the given scale) for pollen beetle abundance (a) and pollen beetle damage (b) calculated from the sum of Akaike weights of models containing predictors at a given spatial scale among all models at all spatial scales.

residuals were normally distributed with values over $P = 0.05$ supporting the null hypothesis that the residuals were from a normal distribution. The mean number of pollen beetle per square meter was $\log(x + 1)$ transformed and the proportion of destroyed buds was arcsine-square-root transformed to achieve normality of the residuals. Prior to analysis year and site effects were analysed using two-way analyses of variance for unbalanced data sets. All statistical analyses were performed using the statistical program R (version 2.8, 2008).

3 Results

The mean density of adult pollen beetles was $211.4 \pm 166.7 \text{ m}^{-2}$ in 2008 and $228.8 \pm 195.4 \text{ m}^{-2}$ in 2009 (Figure 2.1a). The mean density of adults was $252.5 \pm 210.4 \text{ m}^{-2}$ in site A and $186 \pm 136 \text{ m}^{-2}$ in site B when taking both years into account (Figure 2.1a). The mean proportion of destroyed buds was $15 \% \pm 7 \%$ in 2008 and $24 \% \pm 13 \%$ in 2009 (Figure 2.1b). There was $22 \% \pm 12 \%$ of destroyed buds in site A and $17 \% \pm 9 \%$ of destroyed buds in site B considering both years (Figure 2.1b). We found no significant effect of year ($F = 0.82$; $P = 0.36$) and site ($F = 0.38$; $P = 0.53$) for pollen beetle density (Figure 2.1a). We found a significant effect of year ($F = 8.22$; $P < 0.01$) and no significant effect of site ($F = 1.90$; $P < 0.17$) on the proportion of destroyed buds (Fig 2.1b).

The relative importance of one scale compared to others for pollen beetle abundance in the field is reported in figure 2.2a. Models containing landscape variables computed at scales lower than 1500 m radius do not appear to be important in explaining pollen beetle abundance. They all have a very low sum of Akaike weights indicating that landscape variables computed at these scales have very low probabilities to be selected in the best fitting model. Models containing landscape variables computed at large scales ranging from 1500 m to 2000 m are the most important scales for explaining pollen beetle infestations as they have a very high cumulated probability of appearing in the best fitting model within the set of models considered (*i.e.* the cumulated sum of Akaike weights for these scales exceeded 0.9). Particularly, the 1750 m radius circular sector can be considered as the most important in comparison to other scales (Figure 2.2a). This indicates that at least one landscape variable computed at these scales is very important in explaining pollen beetle abundance in the field. In order to identify the relative importance of predictors at each scale, we examined the results of the multimodel approach on each data set including both local and landscape variables computed at a given spatial scale (Figure 2.3a, supplementary material S1). Local crop management variables always have low relative importance values at each scale and were thus assumed to have no effect on pollen beetle abundance in the field (Figure 2.3a, Figure 2.4a). For data sets including landscape variables calculated from the 1500 m to the 2000 m scales, two landscape variables always have a very high relative importance value ($w_+(j) = 1.00$) compared to other predictors: the proportion of woodland and the proportion of grassland (Figure 2.3a). Estimated parameter values indicate that there are positive effects of the proportion of woodland and grassland at large scales on pollen beetle abundance (Figure 2.4a). Hence, OSR fields embedded in landscapes with high proportions of semi-natural habitats at large scales tend to support higher infestations of pollen beetles than fields located in simpler landscapes (Figure 2.5). The proportion of OSR and the Shannon index of habitat

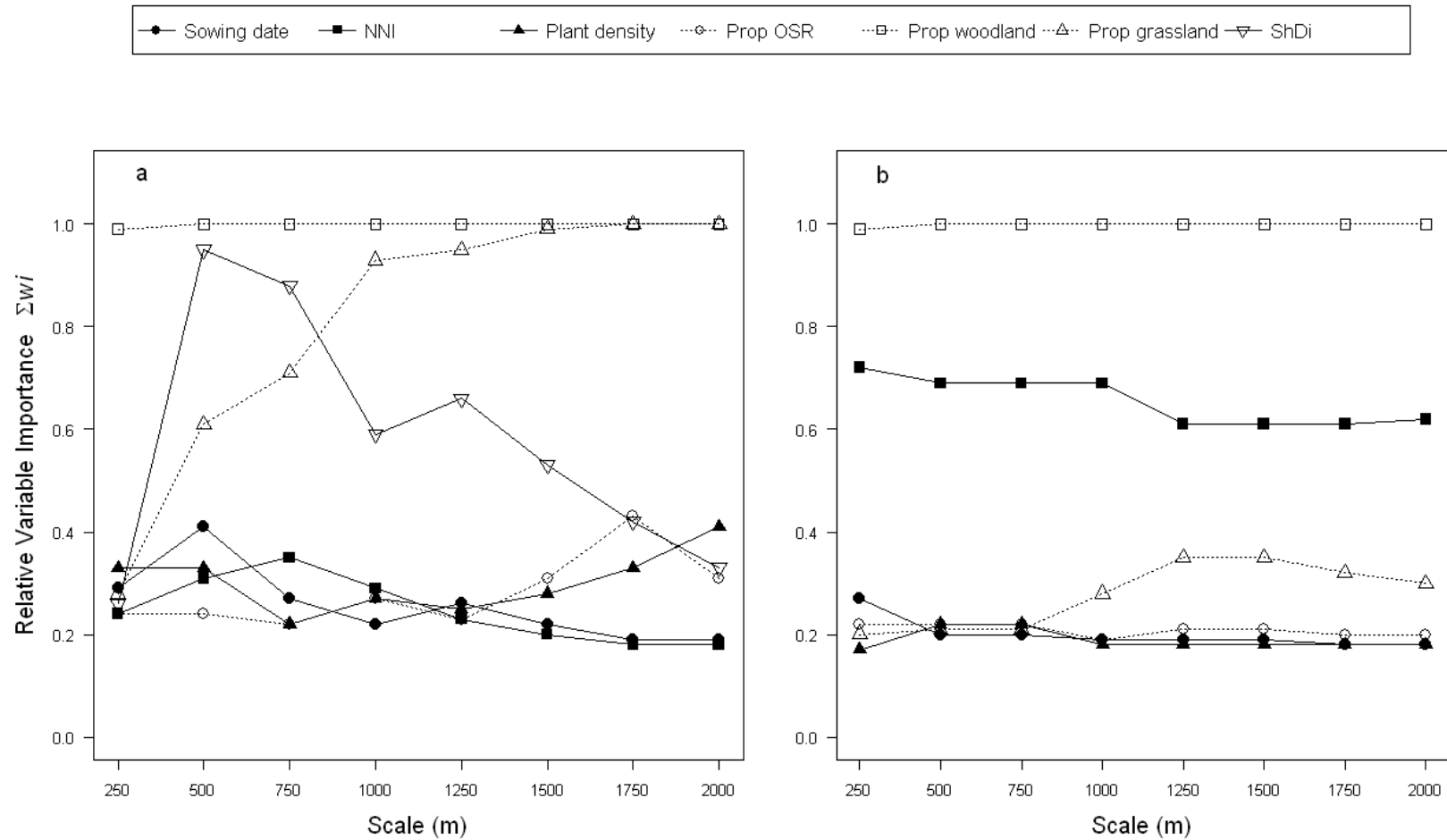


Figure 2. 3: Relative importance of each predictor at each scale for pollen beetle abundance (a) and pollen beetle damage (b) calculated from the sum of Akaike weights (w^+ (j)) among all models where the predictor appears at each scale. Black symbols refer to crop management variables, whereas white symbols refer to landscape variables. The legend is given in the figure.

diversity have low probabilities of appearing in the best fitting model and are thus assumed to have no effect on pollen beetle abundance (Figure 2.3a, Figure 2.4a). The relative importance values of crop management predictors, proportion of woodland and proportion of OSR for explaining pollen beetle infestations in the field are very stable across spatial scales (Figure 2.3a). However, our results suggest that this is not the case for the relative importance values of the proportion of grassland and the Shannon diversity index which appear to vary across spatial scale (Figure 2.3a).

The relative importance of scales for the proportion of destroyed buds is presented in figure 2b. Models containing landscape variables computed at scales lower than 1500m radius do not appear to be important in explaining the proportion of buds destroyed by pollen beetle attacks. They all have a very low sum of Akaike weights, indicating low importance of landscape variables computed at these scales. Models with landscape variables computed at scales ranging from 1500m to 2000m radii have higher importance values than models with landscape variables computed from 250m to 1250m radii. These large scales have a very high cumulated probability to appear in the best fitting model (*i.e.* cumulated sum of Akaike weights for these scales is: 0.89). The sum of Akaike weights for all variable combinations at each scale revealed that the 1750m scale is the most important compared to the relative importance of all others scales. The relative variable importance values at the most important scales reveal that the proportion of woodland is always the most important predictor of pollen beetle damage (Figure 2.3b, Figure 2.4b). Estimated parameter values indicate that fields located in more complex landscapes with high proportions of woodland support higher proportions of destroyed buds due to pollen beetle attacks than simple landscapes (Figure 2.4b, Figure 2.6, see also supplementary material S2). All other landscape variables are assumed to have no effect on the proportions of destroyed buds as they all have very low probabilities of appearing in the best fitting model (Figure 2.3b, Figure 2.4b). Of the local management variables only the Nitrogen Nutrition Index has a high probability of appearing in the best-fitting model at all scales and is thus assumed to be an important predictor of pollen beetle damage (Figure 2.3b). The estimated parameter values reveal that NNI and the proportion of destroyed buds are negatively correlated (Figure 2.4b). Therefore, more vigorous OSR plants exhibit lower proportions of destroyed buds resulting from pollen beetle attacks than less vigorous ones. Sowing date and plant density have very low relative importance values and thus do not influence pollen beetle damage (Figure 2.3b, Figure 2.4b). The relative importance values of landscape and crop management predictors for the proportion of destroyed buds appear to be very stable across spatial scales when considering both local and landscape variables (Figure 2.3b).

4 Discussion

Pollen beetle noxiousness to the crop can be conceived as the combined effects of the pest population density in the field and the crop ability to compensate injuries. This study sought to explore the relative importance of both local crop management and landscape context on pollen beetle infestations and subsequent damage across several spatial scales to find out how these predictors influence pollen beetle populations.

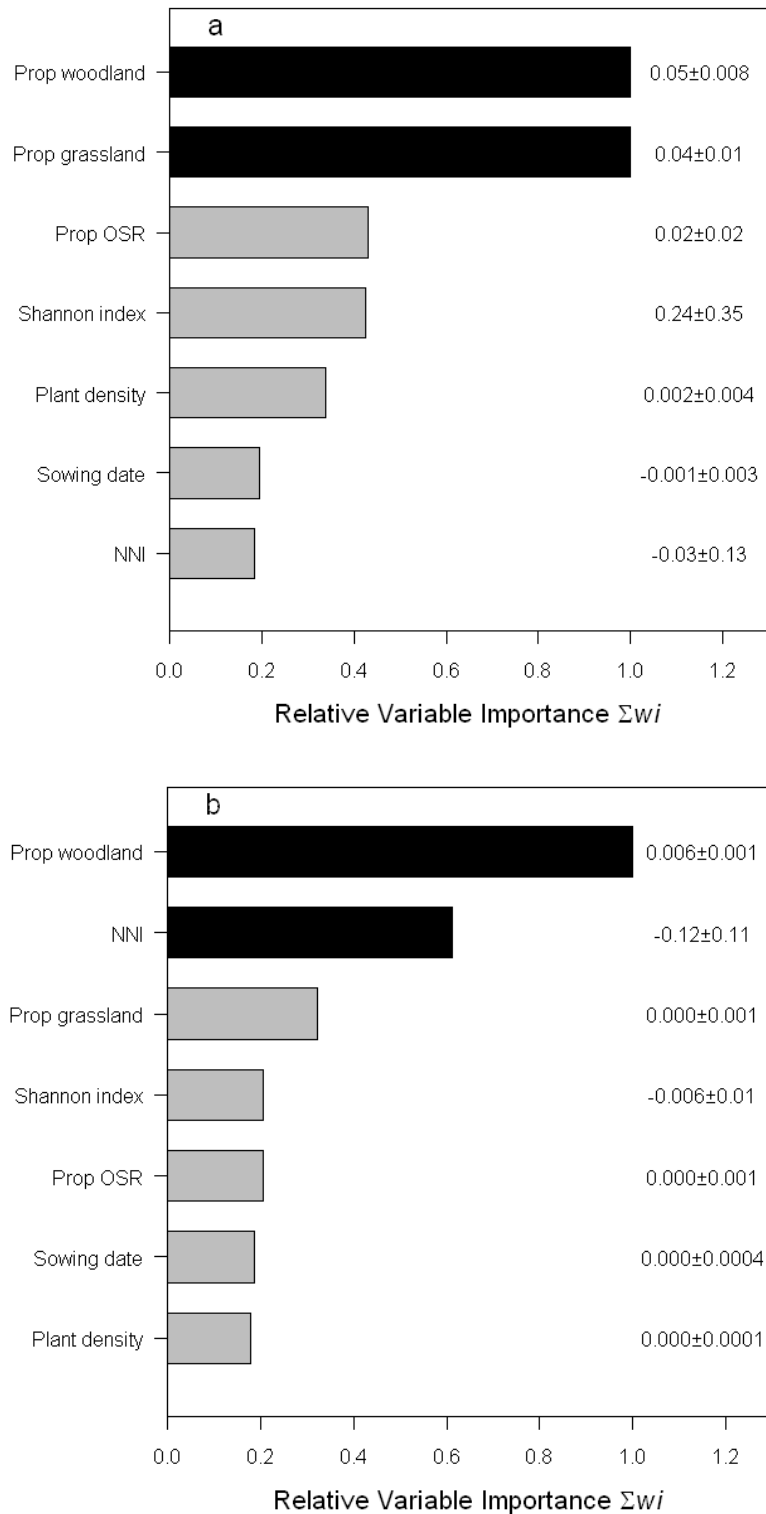


Figure 2. 4: Relative importance of each variable in explaining variation in pollen beetle abundance (a) and pollen beetle damage (b) with landscape predictors calculated at the 1750 m scale. Variables are ranked according to their sum of Akaike weights (w_i), which are the probabilities that the given predictor would appear in the best fitting model. Black bars indicate the most important variables. Estimated parameter values and their SE for each variable are presented on the right of the plot.

Our analyses showed that pollen beetle abundance in the field was only influenced by landscape predictors at scales ranging from 1500m to 2000m and that there was a positive correlation between the abundance of the pest and the proportion of semi-natural habitats at these scales. We found no effect of crop management variables on pollen beetle abundance in the field. Crop damage was affected by both landscape predictors at scales ranging from 1500m to 2000m and crop management. Indeed, the proportion of destroyed buds was positively correlated to the proportion of woodland at these large scales and negatively correlated to the NNI of the crop at the field scale. Our analyses showed that landscape predictors were more important than those of crop management for explaining pest abundance and damage, and that the proportion of semi-natural habitats in the landscape, particularly woodland, strongly influenced pollen beetle populations and subsequent damage. These clear results support the assumption that landscape complexity determines pest abundance and that plant nitrogen content influences crop status and thus its ability to compensate bud abortions.

4.1 Local effect of crop management

The bottom-up effect of resource quality has been hypothesized as one of the factors determining herbivore abundance and population dynamics (De Bruyn et al., 2002). Because crop management influences resource quality through modification of local conditions, farming practices are assumed to affect pest density in the field (Rusch et al., 2010). Particularly, the plant vigor hypothesis predicts that herbivores will be more abundant on the most vigorous plants (Price, 1991). For instance, pollen beetle have been found to prefer larger buds and plants at later development stages for feeding and ovipositing and to choose their host according to their glucosinolate content (Nilsson, 1994, Hopkins and Ekbom, 1999, Cook et al., 2006), suggesting host-plant selection according to specific quality requirements. Because crop management variables such as sowing date, nitrogen nutrition and plant density have been proved to influence plant development, bud abundance and size, and glucosinolate content (Nilsson, 1994; Cook et al., 2006; Valantin-Morison et al., 2007), we hypothesized that these variables influence populations and damage at the field scale through host-plant quality. Our study provides unambiguous evidence that sowing date, crop nitrogen status and plant density do not affect pollen beetle abundance in the field. This indicates that bottom-up effects of resource quality do not influence pollen beetle host localization and settlement and highlights the predominant influence of the landscape context on pollen beetle abundance. Therefore, our results alongside those from the literature suggest that host-plant selection by pollen beetle operates at very fine scales (*i.e.* selection between potential host plants within the field), whereas host-patch selection is mainly determined by the landscape context.

Our analysis revealed that the nitrogen status of the plant is an important determining factor in pollen beetle damage. We found that plants with a high NNI exhibited lower proportions of destroyed buds than plants with low NNI. It is well known that the oilseed rape plant has a substantial capacity to compensate for damage through the production of new racemes and buds (Williams and Free, 1979; Tatchell, 1983). It has particularly been demonstrated that compensation mechanisms can occur after bud abortions resulting from pollen beetle attacks, with plants able to compensate up to 60 % of bud destruction in

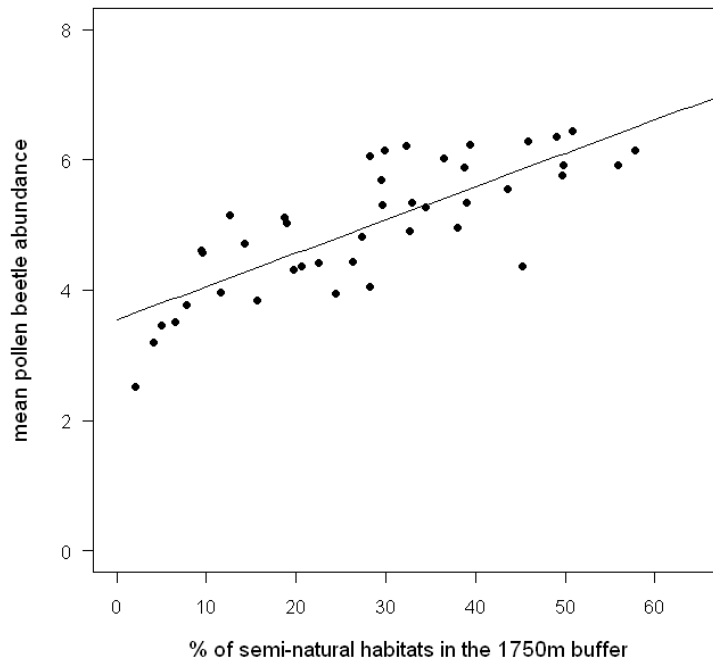


Figure 2. 5: An illustration of the relationship between the mean abundance of pollen beetle per square meter ($\log(x+1)$ transformed) and the proportion of semi-natural habitats (proportion of woodland and grassland) computed at the 1750m scale (mean abundance = $3.54 + 0.05 \times \text{proportion of semi-natural habitats}$, $R^2 = 0.62$, $P < 0.001$). Regression lines are shown for descriptive purposes.

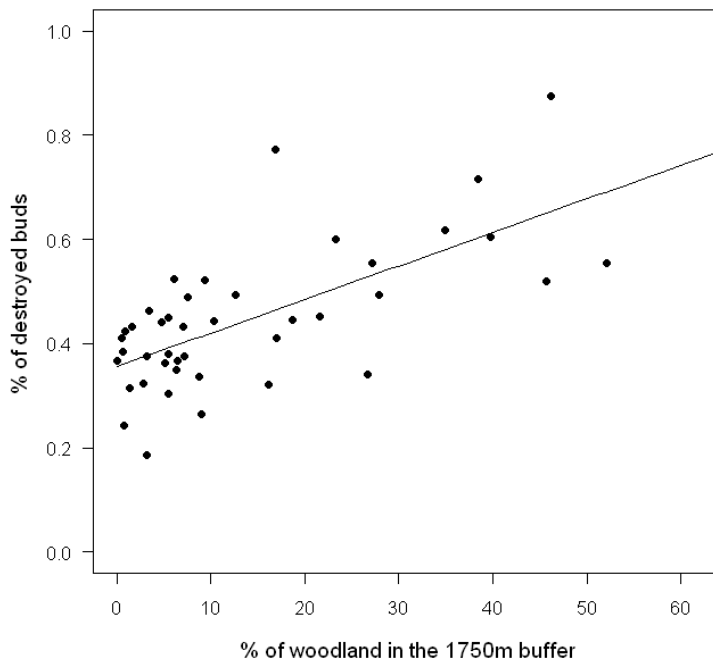


Figure 2. 6: An illustration of the relationship between the proportion of destroyed buds (arcsine-square-root transformed) and the proportion of woodland computed at the 1750m scale (proportion of destroyed buds = $0.35 + 0.006 \times \text{proportion of woodland}$, $R^2 = 0.44$, $P < 0.001$). Regression lines are shown for descriptive purposes.

controlled conditions (Williams and Free, 1979). Compensation ability particularly depends on nitrogen availability in the soil and its utilization by the plant (Nilsson 1987, Valantin-Morison et al., 2007). Therefore, more vigorous plants have lower proportions of destroyed buds at the end of the development cycle due to higher compensation abilities. Here, we demonstrated that bottom-up effects of nitrogen applications on plant ability to produce new buds is a key local management element for counterbalancing damage caused by pollen beetle attacks.

4.2 Landscape context effect

Results on pollen beetle abundance and damage indicated that semi-natural habitats at large scale were key factors in determining pest pressure. Landscape composition has been found to affect various insect pest species in different ways (den Belder et al., 2002; Roschewitz et al., 2005b; Thies et al., 2008). Bianchi et al. (2006) in a recent review demonstrated that pest pressure was lower in more complex landscapes in 45 % of the selected publications and higher in 15 %. In the literature, the impact of landscape complexity on pollen beetle density and damage is not clear. Thies et al. (2003) found lower crop damage due to *Meligethes aeneus* in more complex landscapes, while Zaller et al. (2008b) showed that pollen beetle density was positively correlated to non-crop areas. Our study in northwestern France supports the hypothesis that pollen beetle pressure increases with the proportion of semi-natural habitats in the landscape and particularly with the proportion of woodland. This result is undoubtedly due to the role of semi-natural habitats during hibernation. Adults overwinter in the soil of sheltered habitats like woodland which are able to provide protection against unsuitable climatic conditions and limit mortality (Müller, 1941; Rusch et al. *subm.*). During our study, pollen beetle emergence in the spring was monitored using 83 macro-emergence traps in different habitat types around each focused field and revealed that more than 95 % of the trapped populations emerged from the soil of woodland habitats, confirming that semi-natural habitats, and particularly woodlots, are sources of pests in the spring (data not shown; Chapter 3). Therefore, OSR fields located in landscapes with high proportions of semi-natural habitats are more prone to high levels of pollen beetle infestation and injury than simple landscapes.

As reported by Zaller et al. (2008), the differing effects of landscape complexity among studies may result from differences in methodological approaches. Indeed, in the study conducted by Thies et al. (2003), the authors have used ten potted plants of oilseed rape in the center of each landscape for studying parasitism rates and proportion of destroyed buds. Thus, we can expect that pollen beetle populations do not respond similarly to few plants and to real agricultural fields. However, we think that there might be another hypothesis explaining such differences between regions in Europe: the influence of very large scale landscape structures on patterns of migration just before overwintering (see Chapter 6 and Discussion). Due to dispersal abilities of pollen beetle (i.e. 1 to 3 km per day up to 12 km in two days (Taimr et al., 1967, Stechmann and Schütte, 1976)), mass migration patterns over very long distances using high-altitude winds in July have been reported by different studies (Mauchline, 2003, Chapman et al., 2006). Regions with highly compartmented and dichotomous landscapes at

very large scales (*e.g.* complex landscapes in one part of the region and large simple open-field areas in the other) should therefore support mass migration of pests of the new generation from simple to complex areas at the end of the summer to search for suitable overwintering sites. In such regions, the potential natural top-down control exerted by natural enemies in complex landscapes (Thies et al., 2003; Chapter 4) might be counterbalanced by mass migrations of individuals at the end of the summer. As regional processes have been found to influence local communities (Ricklefs, 1987, Tscharntke et al., 2005), migrations of populations before overwintering and differences in the landscape context at the regional scale may thus explain the various patterns of responses observed in several studies (see Chapter 6 and Discussion).

While Valantin-Morison et al. (2007) found a positive correlation between OSR area in the region and pollen beetle incidence, Zaller et al. (2008a) revealed that OSR area in the surroundings and pollen beetle abundance were negatively related. In our study we found no effect of the proportion of oilseed rape on pollen beetle abundance and incidence. This is in accordance with the results of Thies et al. (2003). These highly variable results may be explained by the effect of wind direction and landscape composition on host plant location (Williams et al., 2007; Moser et al., 2009). Williams et al. (2007) provide evidence that overwintered pollen beetles use upwind anemotaxis to locate oilseed rape in the spring in response to olfactory cues emitted by the crop and carried downwind. This has been confirmed by Moser et al. (2009) who found that pollen beetle abundance was negatively related to the OSR area located downwind from a sample site whereas the OSR area in other directions had little effect. Therefore, contrasting effects of OSR areas in the surrounding landscape on field location by pollen beetle populations may be due to interacting effects of wind directions, OSR fields and overwintering sites distribution. However, data on predominant wind directions for each of our studied fields were not available.

Our study revealed that the functional spatial scale of pollen beetle ranges from 1500m to 2000m. However, pollen beetle dispersal ability encompasses the scale at which the pest responds to the spatial context in the present study (Stechmann and Schütte, 1976), indicating that the scale-dependent effect also depends on landscape characteristics. Because Zaller et al. (2008b) found a similar functional spatial scale for pollen beetles in Austria, we suggest that the more important scale also reveals the mean distance between emergence sites and suitable OSR patches in our modern European landscapes. We illustrate here that the scale at which an organism responds to its environment results from the interaction of the dispersal-distance function of a population with the frequency distributions of distances among suitable habitat patches in the landscape (Wiens, 2001).

5 Conclusions

Because species differ in the scales at which they use resources and perceive the environment (Wiens 1989), studying the scale-dependent effect of local and landscape factors on pest abundance is a pre-requisite for conceiving ecologically-based pest management strategies at large scales. Our study demonstrated that pollen beetle abundance is determined

by landscape context while pollen beetle damage depends both on local management and the landscape context. Particularly, our multi-scale approach reveals the key role of (i) semi-natural habitats on pollen beetle abundance in the spring and of (ii) local nitrogen nutrition on compensation abilities of the crop. Therefore, our findings open serious perspectives in terms of pollen beetle management strategies which should explicitly integrate the strong effect of semi-natural habitats on pest populations and combine both landscape indicators to predict infestation risks, with optimized nitrogen applications to maximize compensation and limit damage. This study also highlights the knowledge gap between landscape effects on pest abundance at some point in the pest's life cycle and the pattern of mass migration at broader scales at another point in its life cycle. Hence, further researches on migration of populations at much broader scales in various areas are needed to explore the contribution of such processes on pollen beetle abundance in the spring.

Acknowledgements

We would like to thank the farmers for granting access to their fields and for their interest in the project, A. Butier, G. Grandeau, C. Robert, D. Siou and G. Lajarrige for their technical assistance, and A. Gauffreteau and D. Makowski for statistical advice. We also thank Christer Nilsson for his precious help and knowledge about pollen beetle biology and ecology and Donald White for helpful editorial advice in English.

Conclusion:

Dans ce chapitre nous avons donc montré que des variables locales et paysagères influencent la pression exercée par les populations de méligèthes sur la culture. Ainsi, nous avons montré que la densité de population de méligèthes était essentiellement déterminée par la complexité du paysage alors que les dégâts sont déterminés par la proportion de forêt et l'état azoté de la culture. Nous apportons donc ici des éléments montrant l'importance de prendre en compte le contexte paysager mais également l'itinéraire technique dans la conception de stratégies de protection intégrée.

Au travers de notre approche considérant les variables explicatives à différentes étendues spatiales, nous avons pu montrer la prédominance des variables calculées à des échelles spatiales larges pour expliquer la densité de la population et les dégâts. Ces résultats sont cohérents avec des résultats récents sur le sujet (Zaller et al., 2008a). Les échelles spatiales importantes mises en évidence dans ce chapitre sont l'expression de la combinaison des capacités de dispersion du ravageur et de la structure même du paysage. Notre travail révèle ainsi les distances moyennes parcourues par les populations au sein des paysages de notre site expérimental et l'importance de raisonner la gestion de ces populations à des échelles importantes qui dépassent largement celle de l'exploitation agricole.

L'hypothèse que nous privilégions pour expliquer la prédominance des variables paysagères et particulièrement l'effet positif de la proportion en forêt sur la densité de population est que ces habitats serviraient de sites d'hivernation au ravageur et seraient donc sources de ravageur au printemps. Toutefois, plusieurs études ont rapporté la présence de *Meligethes aeneus* dans différents types d'habitats (Müller, 1941 ; Fritzsche, 1957 ; Pywell et al., 2005). Ainsi, il existe une incertitude sur la provenance des individus au printemps et sur leurs lieux d'hivernation. Nous allons donc dans le chapitre 3 étudier l'émergence des individus au printemps dans différents types d'habitats de manière à préciser les effets du paysage observés dans ce chapitre.

Supplementary material 1: Correlation matrix between variables included in each data set and the Variance Inflation Factor of each variable. NNI: Nitrogen Nutrition Index; Prop OSR: proportion of oilseed rape; Prop grassland: proportion of grassland; Prop woodland: proportion of woodland; ShDI: Shannon index of habitat diversity. Values are Pearson correlation coefficient. Level of significance: $p < 0.05 = *$, $p < 0.01 = **$, $p < 0.001 = ***$.

Scale	Variables/Corr. Coeff	Sowing date	NNI	Plant density	Prop OSR	Prop woodland	Prop grassland	ShDI	VIF
2000m	Sowing date								1.38
	NNI	-0.01							1.14
	Plant density	0.33**	0.14						1.34
	Prop OSR	-0.12	0.23	0.21					3.43
	Prop woodland	-0.02	-0.04	-0.05	-0.30**				1.97
	Prop grassland	-0.02	-0.28*	-0.06	-0.61***	-0.24*			3.05
	ShDI	0.14	0.04	0.10	-0.27*	-0.12	0.38**		1.33
1750m	Sowing date								1.34
	NNI	-0.01							1.14
	Plant density	0.33**	0.14						1.30
	Prop OSR	-0.10	0.18	0.19					2.85
	Prop woodland	-0.00	-0.03	-0.03	-0.33**				1.89
	Prop grassland	-0.04	-0.27*	-0.06	-0.55***	-0.27*			2.62
	ShDI	0.14	0.01	0.12	-0.22	-0.18	0.40**		1.33
1500m	Sowing date								1.29
	NNI	-0.01							1.13
	Plant density	0.33**	0.14						1.25
	Prop OSR	-0.10	0.01	0.11					2.39
	Prop woodland	0.02	-0.02	0.00	-0.34**				1.79
	Prop grassland	-0.04	-0.24*	-0.05	-0.49***	-0.24			2.26
	ShDI	0.16	-0.03	0.09	-0.14	-0.21	0.41**		1.36
1250m	Sowing date								1.27
	NNI	-0.01							1.12
	Plant density	0.33**	0.14						1.19
	Prop OSR	-0.08	0.01	0.11					1.99
	Prop woodland	0.04	-0.02	0.00	-0.34**				1.55
	Prop grassland	-0.04	-0.24*	-0.05	-0.49***	-0.24			2.03
	ShDI	0.16	-0.03	0.09	-0.14	-0.21	0.41**		1.33
1000m	Sowing date								1.24
	NNI	-0.01							1.10
	Plant density	0.33**	0.14						1.17
	Prop OSR	-0.01	-0.08	0.10					1.67
	Prop woodland	0.04	-0.03	0.01	-0.30**				1.33
	Prop grassland	-0.07	-0.20	-0.07	-0.45**	-0.21			1.94
	ShDI	0.14	-0.01	0.03	-0.09	-0.17	0.46**		1.40
750m	Sowing date								1.21
	NNI	-0.01							1.10
	Plant density	0.33**	0.14						1.19
	Prop OSR	0.12	-0.11	0.11					1.61
	Prop woodland	0.08	-0.02	0.08	-0.21				1.19
	Prop grassland	-0.10	-0.20	-0.08	-0.45**	-0.18			1.90
	ShDI	0.08	-0.05	-0.05	0.03	-0.10	0.42**		1.40
500m	Sowing date								1.24
	NNI	-0.01							1.11
	Plant density	0.33**	0.14						1.18
	Prop OSR	0.16	0.05	0.17					1.34
	Prop woodland	0.11	-0.06	0.02	-0.02				1.08
	Prop grassland	-0.08	0.26*	-0.11	-0.43**	-0.21			1.52
	ShDI	0.09	0.02	-0.03	-0.00	-0.04	0.32		1.21
250m	Sowing date								1.30
	NNI	-0.01							1.09
	Plant density	0.33**	0.14						1.33
	Prop OSR	0.10	0.18	0.17					1.93
	Prop woodland	0.14	-0.12	-0.08	-0.16				1.15
	Prop grassland	0.00	-0.37**	-0.26*	-0.46**	-0.11			1.66
	ShDI	0.04	-0.14	-0.14	-0.61***	0.07	0.49**		1.87

Supplementary material 2: (a) Estimated parameter values and the standard errors of each variable including in the multi-model approaches for explaining pollen beetle abundance. Here, we perform multi-model approaches on 8 data sets, each one including 3 local variables and 4 landscape variables computed at each spatial scale.

scale	250m		500m		750m		1000m	
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance
Sowing date	-0.005 $\pm$ 0.011	0.29	-0.009 $\pm$ 0.013	0.42	-0.004 $\pm$ 0.008	0.28	-0.003 $\pm$ 0.006	0.23
NNI	-0.153 $\pm$ 0.341	0.24	-0.246 $\pm$ 0.426	0.31	-0.319 $\pm$ 0.506	0.35	-0.234 $\pm$ 0.415	0.30
Plant density	0.004 $\pm$ 0.007	0.34	0.003 $\pm$ 0.005	0.34	0.001 $\pm$ 0.003	0.23	0.002 $\pm$ 0.004	0.28
Posr	-0.002 $\pm$ 0.005	0.24	-0.003 $\pm$ 0.007	0.25	-0.002 $\pm$ 0.008	0.23	0.007 $\pm$ 0.013	0.28
Pwoodland	0.050 $\pm$ 0.015	0.99	0.053 $\pm$ 0.009	1.00	0.049 $\pm$ 0.008	1.00	0.050 $\pm$ 0.007	1.00
Pgrassland	0.004 $\pm$ 0.008	0.28	0.014 $\pm$ 0.015	0.62	0.018 $\pm$ 0.015	0.72	0.033 $\pm$ 0.014	0.94
ShDi	0.104 $\pm$ 0.214	0.27	1.156 $\pm$ 0.448	0.96	0.969 $\pm$ 0.491	0.89	0.456 $\pm$ 0.484	0.60

scale	1250m		1500m		1750m		2000m	
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance
Sowing date	-0.004 $\pm$ 0.007	0.26	-0.002 $\pm$ 0.005	0.22	-0.001 $\pm$ 0.003	0.19	-0.001 $\pm$ 0.004	0.20
NNI	-0.160 $\pm$ 0.316	0.25	-0.072 $\pm$ 0.189	0.20	-0.036 $\pm$ 0.135	0.18	-0.031 $\pm$ 0.131	0.18
Plant density	0.002 $\pm$ 0.003	0.26	0.002 $\pm$ 0.004	0.29	0.002 $\pm$ 0.004	0.34	0.004 $\pm$ 0.006	0.42
Posr	0.005 $\pm$ 0.011	0.23	0.010 $\pm$ 0.018	0.32	0.020 $\pm$ 0.028	0.43	0.013 $\pm$ 0.023	0.32
Pwoodland	0.052 $\pm$ 0.007	1.00	0.055 $\pm$ 0.008	1.00	0.059 $\pm$ 0.008	1.00	0.059 $\pm$ 0.009	1.00
Pgrassland	0.033 $\pm$ 0.013	0.96	0.041 $\pm$ 0.012	1.00	0.047 $\pm$ 0.014	1.00	0.047 $\pm$ 0.013	1.00
ShDi	0.518 $\pm$ 0.480	0.66	0.355 $\pm$ 0.425	0.54	0.243 $\pm$ 0.354	0.42	0.175 $\pm$ 0.297	0.34

Supplementary material 2: (b) Estimated parameter values and the standard errors of each variable including in the multi-model approaches for explaining the proportion of destroyed buds. Here, we perform multi-model approaches on 8 data sets, each one including 3 local variables and 4 landscape variables computed at each spatial scale.

scale	250m		500m		750m		1000m	
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance
Sowing date	-0.001 $\pm$ 0.001	0.28	0.000 $\pm$ 0.001	0.24	0.000 $\pm$ 0.001	0.21	0.000 $\pm$ 0.001	0.19
NNI	-0.170 $\pm$ 0.136	0.72	-0.166 $\pm$ 0.133	0.69	-0.175 $\pm$ 0.139	0.69	-0.168 $\pm$ 0.135	0.69
Plant density	0.000 $\pm$ 0.000	0.18	0.000 $\pm$ 0.000	0.19	0.000 $\pm$ 0.000	0.22	0.000 $\pm$ 0.000	0.19
Posr	0.000 $\pm$ 0.001	0.22	-0.002 $\pm$ 0.002	0.47	-0.001 $\pm$ 0.002	0.30	0.000 $\pm$ 0.001	0.19
Pwoodland	0.007 $\pm$ 0.002	1.00	0.006 $\pm$ 0.001	1.00	0.006 $\pm$ 0.001	1.00	0.005 $\pm$ 0.001	1.00
Pgrassland	0.000 $\pm$ 0.001	0.20	0.000 $\pm$ 0.001	0.21	0.000 $\pm$ 0.001	0.21	0.000 $\pm$ 0.001	0.28
ShDi	0.014 $\pm$ 0.028	0.27	0.027 $\pm$ 0.044	0.36	0.005 $\pm$ 0.016	0.19	0.001 $\pm$ 0.011	0.18

scale	1250m		1500m		1750m		2000m	
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance
Sowing date	0.000 $\pm$ 0.001	0.20	0.000 $\pm$ 0.001	0.19	0.000 $\pm$ 0.000	0.19	0.000 $\pm$ 0.000	0.18
NNI	-0.149 $\pm$ 0.127	0.67	-0.115 $\pm$ 0.115	0.61	-0.120 $\pm$ 0.113	0.61	-0.120 $\pm$ 0.115	0.62
Plant density	0.000 $\pm$ 0.000	0.18	0.000 $\pm$ 0.000	0.18	0.000 $\pm$ 0.000	0.18	0.000 $\pm$ 0.000	0.18
Posr	0.000 $\pm$ 0.001	0.19	0.000 $\pm$ 0.001	0.21	0.000 $\pm$ 0.001	0.20	0.000 $\pm$ 0.001	0.20
Pwoodland	0.006 $\pm$ 0.001	1.00	0.006 $\pm$ 0.001	1.00	0.006 $\pm$ 0.001	1.00	0.007 $\pm$ 0.001	1.00
Pgrassland	0.000 $\pm$ 0.001	0.37	0.000 $\pm$ 0.001	0.36	0.000 $\pm$ 0.001	0.32	0.000 $\pm$ 0.001	0.31
ShDi	-0.002 $\pm$ 0.012	0.18	-0.003 $\pm$ 0.014	0.19	-0.006 $\pm$ 0.017	0.21	-0.009 $\pm$ 0.023	0.23

CHAPITRE 3

**Le rôle des habitats semi-naturels pour
l'hivernation de *Meligethes aeneus*: suivi des
populations à l'émergence et prise en compte
des déterminants locaux et paysagers.**

Chapitre 3 : Le rôle des habitats semi-naturels pour l'hivernation de *Meligethes aeneus*: suivi des populations à l'émergence et prise en compte des déterminants locaux et paysagers.

L'objectif de ce chapitre est d'abord d'identifier les sites potentiels d'hivernation des mélégièthes pour comprendre leurs rôles dans les effets que l'on observe à l'échelle du paysage. Nous avons ensuite cherché à identifier des caractéristiques locales ou paysagères permettant d'expliquer l'abondance de mélégièthes lors de l'émergence des sites d'hivernation au printemps.

Pour répondre à ces objectifs nous avons suivi l'émergence des populations de mélégièthes dans différents types d'habitats. Nous avons suivi l'émergence des populations dans 83 pièges autour d'un sous échantillon de parcelles situées en Haute-Normandie et nous avons utilisé les données de 49 autres pièges issus d'une expérimentation similaire menée en Midi-Pyrénées en 2006.

Ce travail fait l'objet du chapitre 3 et correspond à un article accepté dans la revue *Agricultural and Forest Entomology* et intitulé : ***“Local and landscape determinants of pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) abundance in overwintering habitats”***.

Local and landscape determinants of pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) abundance in overwintering habitats

Adrien Rusch¹, Muriel Valantin-Morison¹, Jean Roger-Estrade², Jean-Pierre Sarthou^{3,4}

¹INRA, UMR211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, 78850 Thiverval-Grignon, France

²AgroParisTech, UMR 211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, BP 01, F-78850 Thiverval-Grignon, France

³University of Toulouse, INPT-ENSAT, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France

⁴INRA, UMR1201 DYNAFOR, F- 31326 Castanet-Tolosan, France.

Abstract

1 Developing integrated pest management strategies requires taking into account semi-natural habitats scattered across the landscape. Particular determinants of insect pest abundance in overwintering habitats just before they migrate onto crops appear to be poorly known and of crucial importance to understanding patterns of crop colonisation and pest population dynamics at the landscape scale.

2 Emergence of pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) was studied in grassland, woodland edge, and woodland interior over a 3 year survey in France using macro-emergence traps. A suite of variables at the local and the landscape scale was assessed for each trap, in order to identify potential relevant habitat indicators. The effects of habitat characteristics were evaluated using partial least square regressions.

3 We found that *M. aeneus* can overwinter in all types of habitat. Nevertheless, we found that particular habitat characteristics at the local and landscape scales may explain their abundance in overwintering sites more than types of habitat: relative altitude, litter thickness, soil xericity, and proximity to previous year's oilseed rape fields appear to be positively correlated with abundance of adults over the 3 years.

4 Hence, abundance of emerged pollen beetles depends on both landscape configuration of previous year oilseed rape fields around overwintering sites and local habitat characteristics. Landscape configuration may determine population flow towards overwintering sites in the late summer, and local habitat characteristics may influence survival rates during the winter. This study provides valuable insights on the role of semi-natural habitats as a source of pests, patterns of crop colonisation in the spring, and landscape influence on pollen beetle abundance.

Key words (5 à 10): *Meligethes aeneus*, overwintering, non-crop habitat, integrated pest management, landscape.

1 Introduction

Modern landscapes are mosaics of arable fields and semi-natural habitats composed of woodlands, hedgerows, field margins, fallows and meadows. Pest management strategies have traditionally focused on the field scale and often rely on the use of broad-spectrum pesticides. This has led to the development of substantial resistance for a range of insect pests, therefore limiting ways to control pest outbreaks (Le Roux *et al.*, 2009). In today's socio-economic context, there is an increasing demand to develop more sustainable cropping systems which implies the development of ecologically-sound integrated pest management strategies. Furthermore, recent studies have pointed out the importance of taking into account larger scales that include semi-natural habitats to understand pest population dynamics, especially for high dispersive organisms and multiple habitat species (Dunning *et al.*, 1992; Tscharntke *et al.*, 2007). Indeed, semi-natural patches are usually described as more stable and less prone to perturbations, providing important life support functions for a wide range of invertebrates and maintaining species diversity within farmland (Landis *et al.*, 2000; Meek *et al.*, 2002).

The development of integrated pest management strategies at large scales requires a thorough understanding of the spatial ecology of the pest species and especially of the overwintering sites (Gu *et al.*, 2007). The provision of valuable overwintering sites is recognised as an important function of semi-natural habitats for the maintenance of beneficial species such as predators and parasitoids (Landis *et al.*, 2000). However, little is known about the potential role of these habitats for insect pest species and the particular determinants, at both the local and landscape scales, of insect pest abundance in overwintering sites. Non-crop habitats can support insect pest species during winter and may therefore act as a source from which pests colonise fields in the spring (Leather *et al.*, 1993; Denys and Tscharntke, 2002; Geiger *et al.*, 2005). According to Keller and Häni (2000), nine out of ten beneficial species need non-crop environments at one point of their life cycle, whereas this is the case for only one out of two pest species. Even if beneficial species seem to be more enhanced by semi-natural habitats than pest species, Keller and Häni (2000) have highlighted detrimental effects generally ignored that may counterbalance the positive effects of habitat diversification. For pest species that depend on semi-natural habitats during overwintering, spatial configuration between winter reservoirs (*i.e.* overwintering sites) and spring sinks (*i.e.* crops) may influence colonisation processes and abundance in the field. Thus, improving our understanding about the characteristics of landscape features that play a role in population dynamics and the impact of the spatial configuration of these elements may contribute to the development of integrated and ecologically-based pest management strategies at broader scale than the field scale.

Pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) (Coleoptera, Nitidulidae) is among the major insect pests of oilseed rape (*Brassica napus* L.) (OSR) in Europe, implying considerable pesticide applications (Alford *et al.*, 2003). Recent surveys in Europe revealed that winter oilseed rape commonly receives between one and four applications against pollen beetle, occasionally five, and that more than 90% of oilseed rape area receives a treatment in a majority of countries (Richardson, 2008). Pollen beetle is a univoltine pest. Adults emerge from overwintering sites

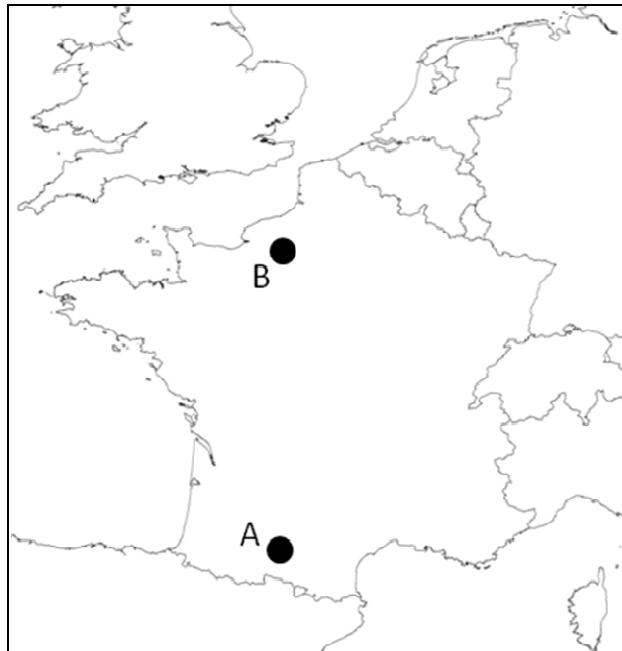


Figure 3. 1: Locations of the two study sites in France (A and B) where pollen beetle emergence in the spring was monitored in various semi-natural habitats. Sites are symbolised by black filled circles. Site A is located in the Midi-Pyrénées region and site B is located in the Haute-Normandie region.

in the spring when the temperature reaches 8-9°C and migrate to oilseed rape fields when temperature reaches 10-15°C. Adults locate oilseed rape fields using visual and olfactory cues carried by the wind and feed on pollen and oviposit their eggs in oilseed rape buds causing bud abortions and severe yield losses (Nilsson, 1987; Williams *et al.*, 2007). Pollen beetle eggs developed into larvae and after several days drop to the soil to pupate, generally at the end of the flowering period. The new generation of pollen beetle emerges from oilseed rape fields few weeks later before crop harvest (in July in France) and migrates towards its overwintering sites at the end of summer (Nilsson, 1987; Alford *et al.*, 2003). It is generally admitted that adults overwinter just beneath the litter layer in the soil of non-crop habitats, particularly in woodlands (Alford *et al.*, 2003). However, the type of habitat used for overwintering and the particular characteristics of overwintering sites remain largely unknown. Some studies have reported the presence of overwintering *M. aeneus* in different types of habitat such as woodland, hedgerow and meadow (Müller, 1941; Fritzsche, 1957; Pywell *et al.*, 2005; Marczali and Nadazy, 2006) but none have clearly identified the determinants of pollen beetle abundance in overwintering sites. Few characteristics of overwintering sites have been empirically described (Müller, 1941). They suggest that pollen beetle seems to have a preference for woody habitats (especially in association of *Querceto-Carpinetum stachyetosum* and *Q.-C. corydaletosum*) with humus-rich soils. However, studies about habitat preferences usually involve a large array of non-independent variables (*i.e.* high collinearity among predictors) which require adapted statistical tools to find relevant variables (Carrascal *et al.*, 2009). Moreover, the effects of spatial configuration, especially the isolation between OSR fields and overwintering sites on pollen beetle abundance in overwintering areas, has never before been explored.

In order to improve our knowledge about the effects of non-crop elements scattered across the landscape on pest population dynamics and their potential role in developing ecologically-based pest management strategies, we studied the emergence of pollen beetle in various semi-natural habitats. Thus, the present study sought to (i) investigate the effect of habitat types on the abundance of emerged pollen beetles and (ii) identify the characteristics, at both the local and the landscape scales, of overwintering habitats that could determine the abundance of *M. aeneus*.

2 Materials and methods

2.1 Study sites

The study was conducted in two different agricultural landscapes in France (fig. 3.1). The first site (A) is located in southwest France (43°18' N, 0°59'E) in a hilly area (200-400 m alt.) with a sub-Atlantic climate zone and affected by both Mediterranean and mountain influences. This area thus has a climate of hot summer (monthly mean temperature from May to July in 2006: 21°C, maximum mean temperature: 27.3°C, minimum mean temperature: 12.8°C and monthly mean precipitation: 144 mm) and cool end of winter (monthly mean temperature for January and February 2006 of 3.9°C, maximum mean temperature: 9.7°C, minimum mean temperature: -1.8°C and monthly mean precipitation: 59 mm). The landscape

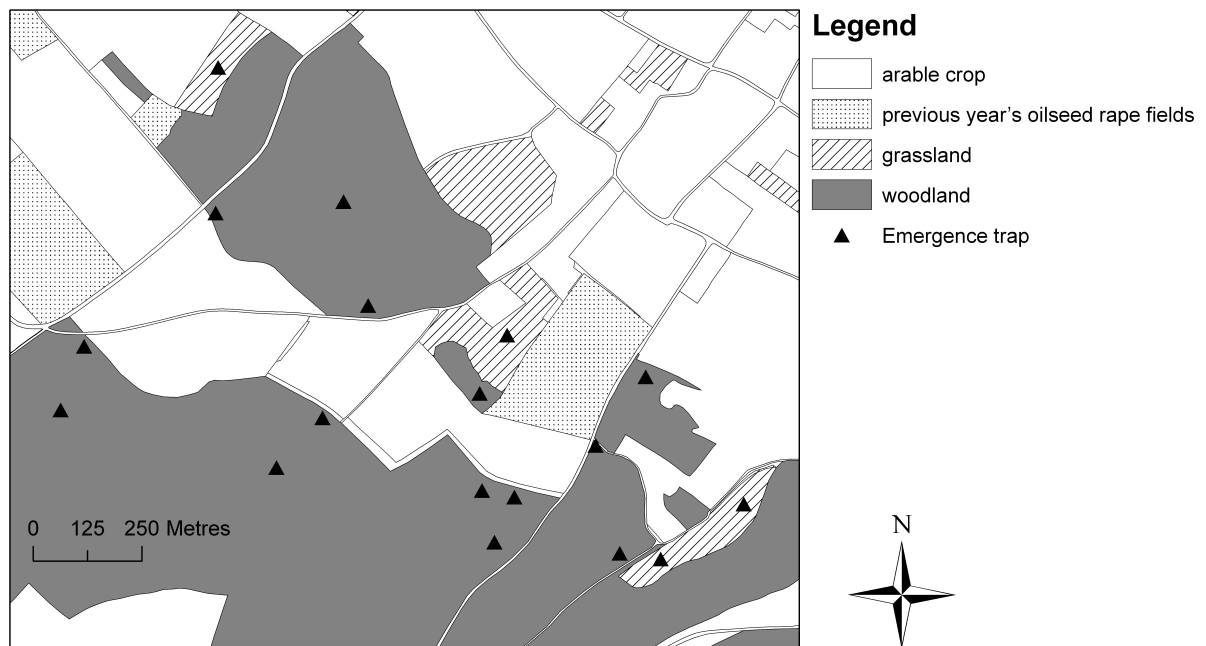


Figure 3. 2: Example of landscape in site B where pollen beetle have been sampled with the location of the macro-emergence traps (black triangles) in the three different types of habitats (grassland, woodland interior and woodland edge) and the previous years' oilseed rape fields (see legend).

mainly consists in a mosaic of polyculture and semi-natural habitats. Semi-natural habitats are composed of natural grasslands, hedgerows and woodland fragments, and occupy about 15% of the total region. Woodlands are mostly composed of oaks (*Quercus pubescens* and *Q. petraea*) associated with chestnut (*Castanea sativa*), wild cherry (*Prunus avium*) and field maple (*Acer campestre*). Grasslands are principally composed of meadow fescue (*Festuca pratensis*), barren brome (*Bromus sterilis*), Kentucky bluegrass (*Poa pratensis*) or cocksfoot (*Dactylis glomerata*) associated with bramble (*Rubus fruticosus*), creeping buttercup (*Ranunculus repens*) or bristly oxtongue (*Picris echioides*). The second site (B) is a valley (12-140 m alt.) located in northwest France (49°05'N, 1°16' E) with a sub-Oceanic climate zone. Site B has a more moderate summer (monthly mean temperature from May to July in 2008: 17.3°C, maximum mean temperature: 24.1°C, minimum mean temperature: 10.4°C and monthly mean precipitation: 81 mm) and a cool end of winter (monthly mean temperature from January to February in 2008: 5.3 °C, maximum mean temperature: 12.1 °C, minimum mean temperature: -1.6°C and monthly mean precipitation: 92 mm). The landscape in site B is characterised by a mosaic of crops and semi-natural habitats which consists of small woodland fragments and grasslands that represent more than 20% of the total area. Woodlands of site B are principally composed of oaks (*Q. petraea* and *Q. robur*) associated with hornbeam (*Carpinus betulus*), chestnut (*C. sativa*), hazel (*Corylus avellana*), lime (*Tilia vulgaris*) and ash (*Fraxinus excelsior*). The predominant species in grasslands are the meadow fescue (*F. pratensis*), cocksfoot (*D. glomerata*), barren brome (*B. sterilis*), or meadow foxtail (*Alopecurus pratensis*) associated with creeping thistle (*Cirsium arvense*), common sorrel (*Rumex acetosa*) or stinging nettle (*Urtica dioica*). Grassland patches were mainly composed of unsown and unfertilized permanent or natural grasslands, either ungrazed or subject to little grazing.

2.2 Sampling design

Pollen beetle emergence was monitored from January to July in 2006 for site A and in 2008 and 2009 for site B through 49, 47 and 36 macro-emergence traps, respectively. Macro-emergence traps are asymmetric tents without a base used to sample insects emerging from the ground covered area. Each trap covered a 1.8 m² surface area and was set up in such a way that walls were tightly fit to the ground. Insects emerging from this area move upwards and are collected at the top of the trap within a collecting bottle full of 70% ethyl alcohol. All the collecting bottles were replaced approximately every three weeks and insects were identified and counted in the lab. Emergence traps were set up in order to sample pollen beetles in three different main types of habitat: grassland, woodland edge and woodland interior, representing respectively relatively open, intermediately sheltered and fully sheltered habitats (fig. 3.2). The woodland edge zone was defined as a strip 10m wide starting from the border of each woodlot and extending into the woodland, and the woodland interior zone as the area starting from 50m into the woodland up to more than 100m. Traps were installed in the winter in a total of 21 woodlands (15 in edges and 7 in interiors) and 28 grasslands in 2006, 26 woodlands (16 in edges and 10 in interiors) and 21 grasslands in 2008 and 28 woodlands (19 in edges and 9 in interiors) and 8 grasslands in 2009.

Table 3. 1: Variables used for the description of local habitat characteristics with code name and units. Some of these variables are adapted from the BIOHAB methodology (Bunce et al. 2008).

Category	Name (code)	Variable	Scale or unit
Habitat characterization	Relative altitude (Alt)	altitude	m
	Openess 3m (Op3m)	Degree of openess in a 3m quadrat	1 to 4 (open to close)
	Openess 15m (Op15m)	Degree of openess in a 15m quadrat	1 to 4 (open to close)
Vegetation	Species richness of monocotyledonous species (SRMo)	Number of species in the trap	Number of species
	Species richness of dicotyledonous species (SRDi)	Number of species in the trap	Number of species
	Relative abundance of dicotyledonous (AbDi)	% dicotyledonous/ % total species	1 (0-25%), 2 (25-50%), 3 (50-75%), 4 (75-100%)
	Plant height (VegH)	A measure of the general height of the vegetal cover in the trap	1 = at least 2/3 of the vegetation < 40 cm ; 2 = at least 2/3 of the vegetation between 40 & 90 cm ; 3 = at least 2/3 of the vegetation > 90 cm.
	Tree/shrub species richness (SRtr)	Total tree richness in sample in the 15m quadrat	Number of species
Soil	Ground cover (Scov)	Average ground cover (%) in the trap	1 to 4 (bared soil to > 75% of coverage)
	litter thickness (LiTh)	litter thickness in the trap	cm
	Soil moisture (Most)	Soil moisture	1 (very dry);2(dry);3(mesic);4 (wet) (see BIOHAB criteria)
	granulometry (Cl,FiSi,CoSi,FiSa,CoSa)	granulometry classes: Clay (<2µm), fine and coarse silt (2-20 µm and20-50µm), fine and coarse sand (0.05-0.2mm and 0.2-2 mm)	g/kg
Management	Management index (Mgmt)	An evaluation of the management intensity of the sampled habitat	1 = abandonned; 2= unmanaged recently; 3= neglected; 4= intensively managed
Landscape	EDN (EDN)	Euclidean distance to the nearest oilseed rape (OSR) field	m
	Prox (Prox)	Proximity index to OSR patches in the radius	-

2.3 Habitat survey

In order to identify possible habitat indicators of pollen beetle abundance, a suite of habitat variables was measured in September, the same day for each year and by the same person, at the time when the new generation of pollen beetle was seeking overwintering sites (Table 3.1). Most of the criteria used to describe each site were derived from the BioHab methodology for monitoring European Habitats (Bunce *et al.*, 2008; Carre, 2008).

Vegetation within the emergence traps was characterised through four variables presented in Table 3.1. To characterise the canopy trees and shrub layer we used a 15 x 15m quadrat. Each emergence trap was located at the centre of a 15 m quadrat to give a detailed record of the vegetation around the trap. All tree and woody shrub species were identified to species. Using a 3 m quadrat and a 15 m quadrat made it possible to evaluate the degree of openness of each habitat at these two scales.

A visual estimate of the percentage of total soil coverage by the herb layer was made and the thickness of the litter layer within the trap was measured for each trap. Soil properties were determined using analyses of soil texture and a subjective classification of soil moisture. Based on the BioHab we defined four categories to describe soil moisture in our sites: very dry, dry, mesic, and wet (Carre, 2008). We also recorded the intensity of management for each habitat based on the categories of the BioHab methodology (Bunce *et al.*, 2008) and measured the altitude of the sampled area.

2.4 Landscape variables

The landscape context was characterised by three main categories: arable land, woodland, and grassland. Based on aerial photographs (BD ORTHO[®], IGN, 2004, pixel size: 0.5m) and intensive field surveys, the studied zones were digitised using ArcGis software (Version 9.2, ESRI). By interviewing all farmers and surveying fields within the studied area, previous year's oilseed rape fields were identified. Isolation of overwintering habitats from these OSR fields was then assessed for the 132 traps by computing two variables: the euclidean distance to the nearest OSR field of the previous year (EDN), and the proximity index (Prox) (Table 3.1). The proximity index, a patch-based metric, was calculated following Gustafson and Parker (1992). It discriminates isolated patches from aggregated patches. This index is null if the focal habitat (where the trap was settled) has no OSR patch neighbours and will increase as the number of OSR fields in the searching radius increases. The searching radius for both variables was set to 1.500m around each trap because this is recognised as the most relevant spatial scale for studying pollen beetle dynamics (Rusch *et al.*, *subm*; Chapter 2). The distance to the nearest neighbour and the proximity index were calculated using ArcGIS (Version 9.2, ESRI).

$$\text{Prox} = \sum_{i=1}^n \frac{a_i}{d_i^2} \quad (1)$$

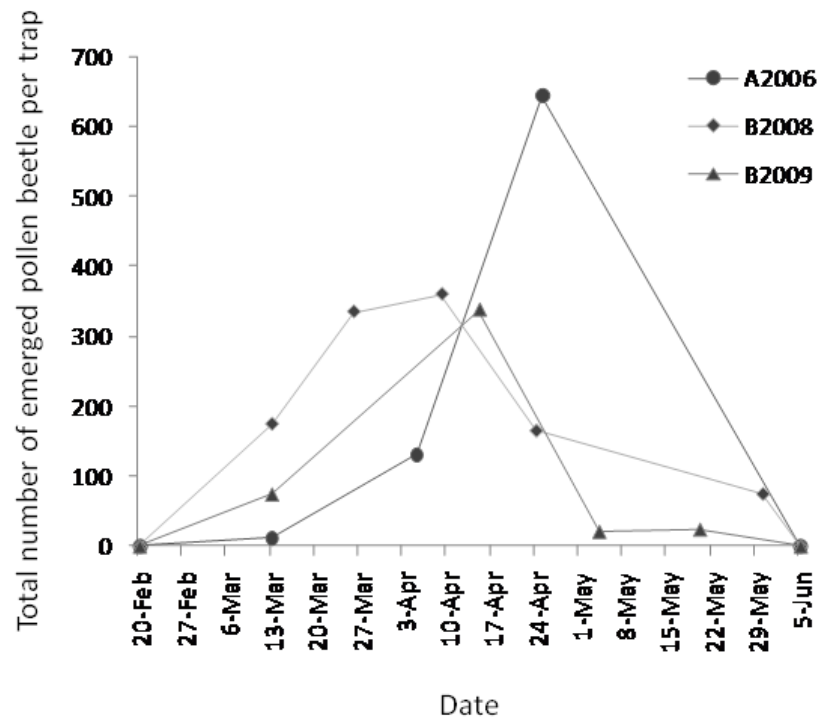


Figure 3. 3: Total number of emerged *Meligethes aeneus* at each sampling date in all traps for each of the three years studied.

where a_i = area (m^2) of OSR patch i within the specified searching radius around the trap and d_i = distance (m) between the trap and patch i based on patch edge-to-edge distance as computed from cell centre to cell centre.

2.5 Data analyses

We analysed the effect of habitat type on the abundance of total emerged pollen beetle using Kruskal-Wallis tests with *post hoc* nonparametric multiple comparisons to examine differences among habitat types for each year (Siegel and Castellan, 1988).

Univariate Partial Least Square (PLS) regressions were used to evaluate the importance of local habitat and landscape predictors on total *M. aeneus* abundance for relevant habitat type and for each year (Tenenhaus, 1998; Grilli, 2010). Data were explicitly tested for normality and homogeneity of variance using the Shapiro-Wilk statistic and Levene's test, respectively. Pollen beetle abundances were $\log(x+1)$ transformed to account for heteroscedasticity and deviation from normality (Tenenhaus, 1998). The PLS regression is a useful method especially when the number of predictor variables is higher than the number of observations and when there is a strong collinearity amongst predictors, which is generally the case in habitat preference studies (Tenenhaus, 1998; Carrascal *et al.*, 2009). The PLS regression computes latent variables defined as a linear combination of explanatory variables that maximize the explained variance in the dependent variables. The original multidimensionality is reduced to a lower number of orthogonal factors which are then regressed against the response variable. PLS regression model validity was assessed by three main indices: R^2X , the proportion of variance in the matrix of predictor variables that was explained by the model, R^2Y , the proportion of variance in the dependent variable that was explained by the model and Q^2 the proportion of variance in the response that was predicted by the model, obtained by a cross-validation procedure. The optimal number of factors to include in the model was obtained by the Q^2 of each factor and was determined using the autofit function of the SIMCA-P software. A factor was considered significant when $Q^2 > 0.0975$ (Tenenhaus, 1998). The strength of the relationship between each predictor and the dependent variable was summarized by the Variable Importance in Projection (VIP) described in Chong and Jun (2005). The VIP was computed as the sum of the predictor variable influence over all model dimensions divided by the total variation explained by the model. Variables with $VIP \geq 0.8$ were considered as the most relevant and significant for the prediction of the dependent variable (Tenenhaus, 1998). For each year, some variables were not included in PLS models as they appeared not to vary across traps (*e.g.* management index for woodland in site B 2009). All statistical analyses were performed using SIMCA-P software and the statistical program R (version 2.8, 2008).

3 Results

A total of 787, 1110, and 485 adult *M. aeneus* were collected in 2006, 2008 and 2009 respectively. The first emerged pollen beetles were recorded in collections made on the 13 March in 2006, on the 13 March in 2008, and on the 15 March in 2009 (Fig. 3.3). In site A,

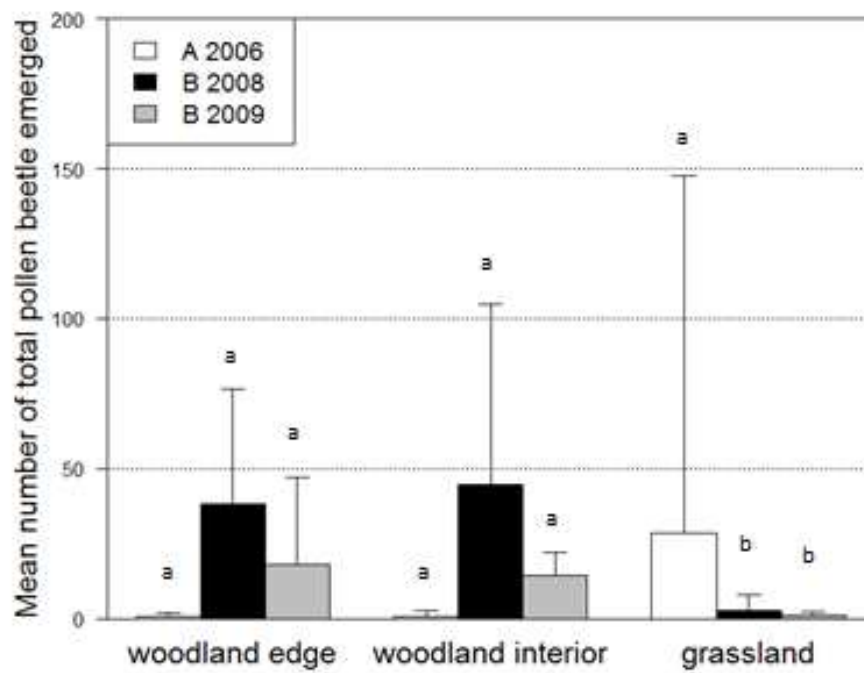


Figure 3. 4: Mean number of total emerged pollen beetle for each habitat type. Different letters indicate significant differences between habitats at $P = 0.05$ for each year.

peak spring emergence occurred in mid-April. In site B, peak spring emergence occurred between late March and early April for both years.

3.1 Habitat type

Influence of habitat type on the abundance of emerged pollen beetles appears to be variable among sites and years. For site A, Figure 4 shows that no significant difference was recorded between habitat type ($\chi^2 = 2.71$, $df = 2$, $P = 0.25$) and that no pollen beetles were found in woodland interiors and woodland edges (Fig. 3.4). The fact that no statistical difference was found between grassland and woodland is undoubtedly due to the substantial number of traps in grassland that captured low numbers of pollen beetles, while a few collected more than 97 % of the total emerged population ($n_{tot} = 787$ adults). However, these results highlight that grassland can support high aggregated populations during overwintering.

For site B, we found a significant effect of the type of habitat on pollen beetle abundance in 2008 ($\chi^2 = 28.8$, $df = 2$, $P < 0.001$) and 2009 ($\chi^2 = 11.7$, $df = 2$, $P < 0.001$) (Fig. 3.4). The majority of pollen beetles were collected in woodland for both years (2008: $n = 1058$, 95 % of the total population; 2009: $n = 474$, 97% of the total population). No significant difference was observed between the mean numbers of emerged pollen beetles in woodland edges and in woodland interiors for either year ($P > 0.05$) (Fig.3.4).

3.2 Habitat and landscape characteristics

Based on the previous results, we performed three PLS regression models, one for each year, considering grasslands for site A and woodland interiors and edges for site B. The models explained 59 %, 79%, and 65 % of the variance of the response variable and 31 %, 27 %, and 28 % of the matrix of predictors in site A 2006, site B 2008, and site B 2009, respectively. The Q^2 values of each model were respectively 0.17, 0.25 and 0.22. The number of variables exhibiting a significant effect on pollen beetle abundance ranged from 7 to 9.

Among all significant influential variables found in the three PLS models, five variables are common and have the same effects between models (the relative altitude, proximity to previous year's OSR fields, plant height, soil moisture, and litter thickness) (Table 3.2 and Fig. 3.5). In addition to these variables, each model showed specific significant components.

In site A 2006, 9 variables were important ($VIP \geq 0.8$) (Fig. 3.5a). Abundance of emerged pollen beetles in overwintering habitats was positively influenced by relative altitude, relatively enclosed habitats in the 3 m quadrat, and proximity to previous year's OSR fields (Table 3.2). Pollen beetle abundance was also negatively associated with plant height, species richness in monocotyledonous, abundance in dicotyledonous, management intensity, and soil moisture (Table 3.2).

In site B 2008, 7 variables had a significant effect on abundance of emerged pollen beetle (Fig. 3.5b). The tree species richness, the species richness of dicotyledons, litter thickness, proximity of previous year's OSR fields and relative altitude showed positive effects on the

Table 3. 2: Coefficients estimates of each predictor for the three PLS regressions. “-“ indicates that the variable was not included in the regression.

Predictors	A 2006	B 2008	B 2009
Relative altitude	0.13	0.16	0.1
euclidean distance to the nearest OSR	-0.07	-0.06	-0.03
proximity to OSR	0.07	0.08	0.1
openness in a 3m quadrat	0.11	0.02	-0.01
openness in a 15m quadrat	0.04	0.08	-0.04
soil moisture	-0.07	-0.21	-0.1
soil coverage	-	0.01	-0.08
height of the vegetation	-0.08	-0.17	-0.09
litter thickness	0.14	0.11	0.2
management	-0.1	-0.01	-
tree species richness	-	0.4	0.19
Relative abundance of dicot.	-0.08	0.07	-
dicotyledonous species richness	-0.05	0.32	0.04
monocotyledonous species richness	-0.13	-0.008	0.04
clay	0.011	0.01	-0.01
fine silt	0.03	0.09	-0.04
coarse silt	-0.04	-0.01	0.14
fine sand	-0.02	-0.06	0.11
coarse sand	-0.007	-0.02	-0.17

abundance of emerged pollen beetles (Table 3.2). The soil moisture and plant height negatively influenced pollen beetle abundance (Table 3.2).

Finally, in site B 2009, 9 variables had a significant effect (Fig. 3.5c). The litter thickness, the species richness of tree, the relative altitude, and the proximity of previous year's OSR fields showed a positive effect on pollen beetle abundance. Soil moisture and plant height were negatively correlated with abundance (Table 3.2). Three parameters related to soil texture were found to influence pollen beetle abundance in 2009. More pollen beetles were found in soil with coarse silt and fine sand and less pollen beetles were found in soils with high amounts of coarse sand (Table 3.2).

4 Discussion

Our results suggest that the abundance of emerged pollen beetles in the spring is more influenced by characteristics of the local habitat and landscape structure than the habitat type *per se*. Indeed, the two sites exhibited clear differences between the types of habitat used for overwintering. In site A, pollen beetles were mainly found in grasslands, while most of the adults in site B emerged from woodlands. Among the different significant habitat descriptors revealed by statistical analysis over the three years, five variables are common and exhibited the same effects between sites and years, indicating strong influence whatever the habitat type. In all models the abundance of emerged pollen beetles was closely associated to higher locations, with relatively dry soil with a thick litter layer, low plant height and in the vicinity of previous year's OSR fields. Given the clarity of our results, we conclude that both local habitat variables and landscape characteristics influence the abundance of *M. aeneus* in overwintering habitats in the spring.

4.1 Habitat type

It is generally accepted that habitat type is an important determinant of the quality of overwintering refuges (Pywell *et al.*, 2005). More specifically, it has often been suggested that pollen beetles overwinter mainly in woodlands (Müller, 1941; Blazejewska, 1958). This assumption has not, however, ever been confirmed. In this study we found that pollen beetle can overwinter in different types of habitat, as we found important aggregated populations both in woodland and in grassland, and that the abundance of emerged pollen beetles can be highly variable within each type. Surprisingly, we found no difference between woodland edges and woodland interiors for either year in site B, indicating that pollen beetles can penetrate relatively deeply (up to more than a hundred meters) into woodland to find suitable habitats. These results confirm previous empirical observations reported by Balachowsky (1963) about the capacity of *M. aeneus* to penetrate woody habitats. More recently, Ries *et al.* (2004) reviewed the effects of woodland edges on abundance and diversity of a number of taxa and found that, in a majority of cases, there was no change in abundance of species at woodland edges. Our results illustrate that the abundance of emerged *M. aeneus* in woody habitats exhibited the same pattern.

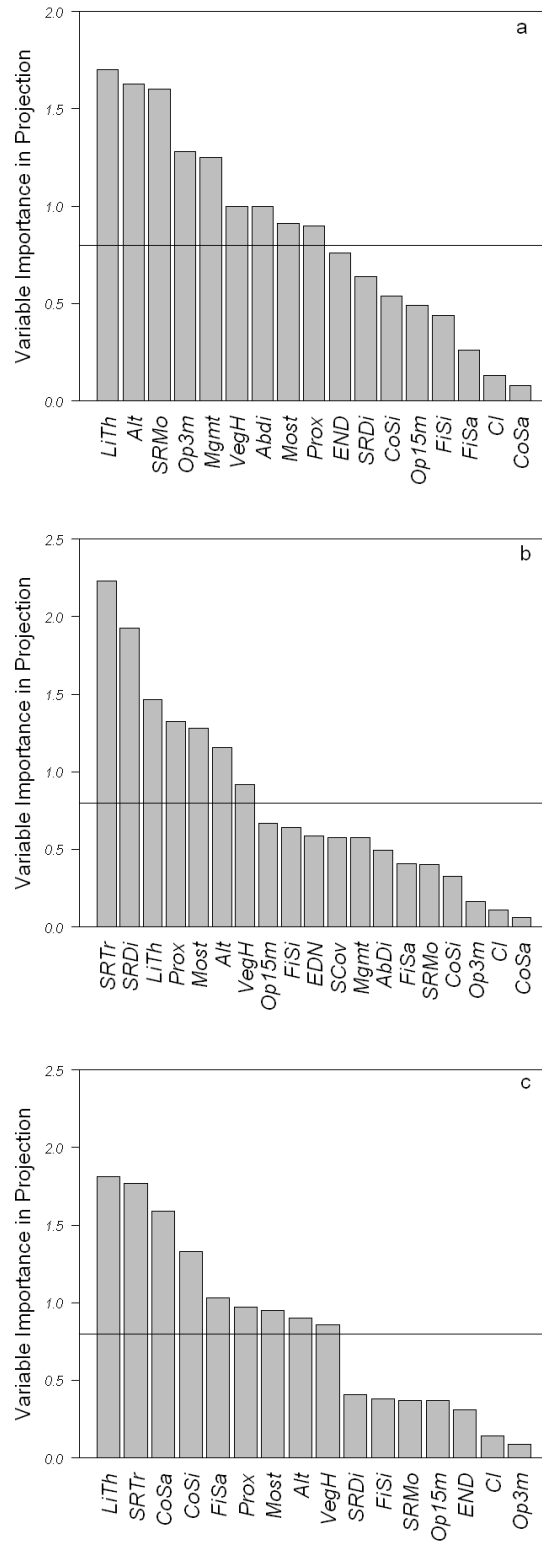


Figure 3. 5: Variable Importance in Projection for each predictor for site A 2006 (a), B 2008 (b), and B 2009 (c). Variables with a VIP > 0.8 are defined as the most important variables for Y prediction (Tenenhaus, 1998). Variables codes are reported in Table 3.1.

4.2 Local habitat characteristics

For all years it appears that litter thickness, soil moisture and relative altitude were positively correlated to pollen beetle abundance. All these variables indicate that the nature of shelter and the ability to maximise overwinter survival are important factors determining the abundance of emerged pollen beetle in the spring. Because adults were sampled from early spring to mid-July, we were not able to disentangle the specific effects of preferences in habitat selection in late summer and the effects of habitat characteristics that favour overwintering survival. However, the reality is that insects have developed various strategies for selection of favourable overwintering habitats, to cope with bad conditions and to limit winter mortality (Danks, 1996).

Sheltered areas are likely to provide protection against temperature fluctuations during winter since temperature is usually recognised as the primary mortality factor for insects during overwintering. Indeed, different studies have reported that soil temperature is a good indicator of winter survival of different OSR pest insects (e.g. the cabbage seedpod weevil (*Ceutorhynchus obstrictus*), and the crucifer flea beetle (*Phyllotreta cruciferae*)) with traits and life cycles similar to pollen beetle ones (Ulmer and Dosdall, 2006; Carcamo *et al.*, 2009). Even if the specific relationship between soil temperature and pollen beetle mortality during overwintering has never been clearly reported, mortality of pollen beetle due to low temperatures is assumed to be very high during overwintering according to Hokkanen (1993) and Nilsson (1994). An increased litter layer confers a more sheltered micro-climate and a good protection against lethal temperatures, and thus may explain higher populations in such habitats (Maudsley *et al.*, 2002; Ulmer and Dosdall, 2006). Undoubtedly, further experiments should be undertaken in order to clarify the cold-hardiness of pollen beetle.

Water content (within the litter or in the soil) may also influence, directly or indirectly, pollen beetle survival in winter. Indeed, the positive effects of a deep litter layer and a low level of moisture indicate that pollen beetle were found in refuges with limited risks of winter flooding and prolonged waterlogging (Pywell *et al.*, 2005). Moreover, water content (within the litter or in the soil) is known to enhance the development of entomopathogenic fungi, especially in semi-natural habitats (Luz and Fargues, 1999; Hesketh *et al.*, 2010). It may therefore indirectly explain higher abundance of pollen beetles in drier soils. Indeed, it has been demonstrated that the entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* and *Beauveria bassiana* can cause high mortality rates in pollen beetle populations, especially during overwintering (Hokkanen, 2008). Plant height was negatively correlated to pollen beetle abundance suggesting that a low vegetation cover (< 40 cm) may be able to provide relatively good microhabitats while also favouring air circulation and reducing soil moisture. High topographic features may have a positive effect on pollen beetle abundance due to their better drainage capacity. Thus, higher landscape features, with their relatively low values of soil moisture, could favour the survival rate during winter and the abundance of emerged adults in the spring.

Considering the 3 years of this study, no significant and constant relationship was found between species richness or abundance of the ground vegetation and abundance of emerged

adults. However, in site B (where *M. aeneus* was mainly found in woodlands), we found an unexpected positive effect of tree species richness on pollen beetle abundance in overwintering sites for both years. This result has never before been reported and may be explained by the fact that higher tree diversity influences pollen resource availability in the summer and therefore pollen beetle abundance, especially at a time when other pollen resources are scarce. Indeed, the new generation of *M. aeneus* often runs out of its usual sources of pollen in the autumn (Hokkanen, 1993) and has been observed in different tree species in the summer, such as *Castanea sativa*, *Tilia vulgaris*, or *Corylus avellana* (Ballanger Y., *pers. comm.*; Gantner and Jaskiewicz, 2002). Moreover, it is generally admitted that pollen beetles in summer, accumulating fat reserves and adipose tissues, have low mobility (Balachowsky, 1963) and lower mortality rates than unfed pollen beetles (Hokkanen, 1993). Therefore, on the basis of these results, it appears likely that pre-overwintering feeding and its effects on pollen beetles, would explain positive correlations between the abundance of adults and tree species diversity.

4.3 Landscape structure

The landscape complementation hypothesis states that in the case of species that use various types of habitat during their life cycle (*e.g.* for foraging, breeding or overwintering), spatial configuration (*e.g.* fragmentation, isolation of habitat types) of these habitat patches across the landscape drives population dynamics at the landscape scale (Dunning *et al.*, 1992). This hypothesis offers an appropriate theoretical concept to understand population dynamics at the landscape scale and has been demonstrated for different organisms (Dunning *et al.*, 1992; Ouin *et al.*, 2004; Haynes *et al.*, 2007). In our study, the proximity of previous year's OSR fields had a significant effect on pollen beetle abundance in overwintering sites in all models. Overwintering refuges located near OSR fields of the previous year had significantly more pollen beetles than those which were more distant. Oilseed rape fields represent patches from which the new generation emerges in summer and then colonises overwintering sites. Therefore, we demonstrate that spatial arrangement of both patch types (*i.e.* OSR fields, and overwintering sites) across the landscape strongly influences the abundance of emerged pollen beetles in overwintering sites as they are subject to a synergistic process between overwintering patches and feeding/reproduction patches over generations (Dunning *et al.*, 1992). Considering the relatively high dispersal capacity of *M. aeneus*, this proximity effect may be explained by the fact that pollen beetles migrate to the nearest adequate refuge. The importance of synergy between semi-natural habitats, which provide good overwintering sites, and crop habitats, which offer high amounts of food in the spring, has been reported in different cases, but mainly for natural enemies (Corbett and Rosenheim, 1996; Bianchi and Werf, 2003; Arrignon *et al.*, 2007). Pollen beetles tend to migrate in late summer to appropriate overwintering sites located in the vicinity of the previous year's OSR crop. Therefore, interannual changes in the distribution of crop fields within the landscape due to crop rotation, are likely to influence the role of semi-natural habitats as a source of both pests and natural enemies in the spring.

5 Conclusions

Our results are in line with several theoretical and empirical studies which have highlighted the predominant role of local habitat quality and landscape structure in explaining species abundance and population dynamics (Moilanen and Hanski, 1998; Thomas *et al.*, 2001; Bauerfeind *et al.*, 2009). The basic idea in metapopulation theory is that a metapopulation persists in a balance between local extinction and recolonization processes. Hence, this theory predicts that patch isolation is a very important factor influencing metapopulation dynamics with more isolated habitats being less prone to recolonization process. Local habitat characteristics such as food resources, management, topography or vegetation structure have also been found to explain patch occupancy and population abundance of various insect species as they are assumed to influence population maintenance or survival (Hanski *et al.*, 1994; Thomas *et al.*, 1996; Thomas *et al.*, 2001). Habitat quality and isolation have long been considered as alternative hypothesis but a growing body of evidence suggest that these two processes are linked and are both important determinants of population abundance (Wiegand *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2001). Our study confirms the importance of these two processes and provides the first empirical evidence that pollen beetle abundance in overwintering habitats in the spring is influenced by local habitat characteristics, which affect overwintering survival probability, and by the proximity to previous year's OSR fields, which determines immigration of individuals in late summer.

Studying overwintering site selection of pests and subsequent survival rates, is of crucial importance in determining the population levels in fields in the following spring or summer (Leather *et al.*, 1993). Our research demonstrates that pollen beetle abundance in overwintering habitats depends on spatial configuration, as it determined population flow towards overwintering sites in late summer, and local habitat characteristics, as they influenced survival rates in winter. Although we were not able to disentangle the effects of site and year due to the sampling design, we found that several habitat characteristics may strongly influence overwintering mortality and might be more important and robust than the type of habitat when searching indicators of pollen beetle spring abundance in overwintering habitats. Hence, specific experiments, especially about the impact of moisture and temperature on pollen beetle survival, are required in order to provide indicators that may be used to predict pest abundance in the spring. Moreover, similar studies should be performed in various regions and landscapes and during several years to determine the robustness of the effects highlighted in this study.

The results provided by our study are important since general habitat types have usually been used to explore relationships between landscape structure and pollen beetle attacks in OSR fields (Thies *et al.*, 2003; Zaller *et al.*, 2008). These studies have reported opposite responses to the proportion of semi-natural habitats in the landscape in terms of pollen beetle abundance in OSR fields. Therefore, a more precise description of habitat characteristics within the landscape may contribute to a better comprehension of (i) types of habitat used for overwintering according to particular characteristics at the local and landscape scales, (ii) landscape influences on pollen beetle abundance, and (iii) patterns of crop colonisation in the spring. Designing integrated pest management strategies needs to take into account semi-

natural habitats dispersed in the landscape because of their importance to support important life functions for pests and natural enemies. This study provides valuable insights into the importance of taking into account the spatial arrangement between the inter-annually changing crop mosaic and the relatively stable semi-natural habitats, with their local characteristics, when studying population dynamics and pest management.

Acknowledgments

We would like to thank A. Butier and G. Grandeau for their technical assistance and Yannick Ballanger and Christer Nilsson for their precious help and knowledge about pollen beetle biology and ecology. We would also like to thank Donald White for helpful editorial advice in English and three anonymous referees whose comments have significantly improved the quality of this manuscript.

Conclusion:

Bien que nous ne soyons pas en mesure de séparer l'effet année de l'effet site en raison de notre dispositif expérimental, nous avons montré dans ce chapitre que les méligèthes pouvaient hiverner dans différents types d'habitats. Nous avons également montré que l'abondance des méligèthes à l'émergence semblait liée à des caractéristiques locales et paysagères. Nous supposons que les variables locales mises en évidence jouent un rôle dans la survie hivernale des populations de méligèthes et que la proximité au colza de l'année précédente influence l'immigration des populations vers les zones d'hivernation.

L'objectif principal de cette expérimentation était de connaître la provenance des individus dans le paysage. Nous avons montré sur notre site d'étude en Haute-Normandie qu'une grande majorité (plus de 95 %) des individus émergés chaque année provenait des forêts. Ce résultat nous permet d'expliquer l'effet positif particulièrement important de la proportion de forêts dans le paysage sur la densité de méligèthes au champ et la proportion de boutons détruits observé au Chapitre 2.

CHAPITRE 4

**Effets multi-échelles du travail du sol et du
contexte paysager sur la régulation biologique
de *Meligethes aeneus*.**

Chapitre 4 : Effets multi-échelles du travail du sol et du contexte paysager sur la régulation biologique de *Meligethes aeneus*.

Ce chapitre se réfère à notre quatrième question de recherche présentée dans la partie 5.4 de l'introduction (p 27). Le cycle de vie des parasitoïdes (Figure 1.8) ainsi que les éléments bibliographiques présentés dans l'introduction de notre travail suggèrent que les pratiques agricoles et particulièrement le travail du sol post-récolte sur les parcelles de colza de l'année précédente influencent fortement la survie et l'émergence des parasitoïdes au printemps de l'année suivante (e.g. un labour conventionnel peut entraîner une réduction des populations à l'émergence allant jusqu'à 100 % (Nilsson, 2010)). Il semble donc intéressant de se poser la question de l'importance relative de ces variables pour pouvoir identifier des leviers d'actions pour stimuler les régulations biologiques dans les agroécosystèmes.

Dans un premier temps, l'objectif de ce travail est d'identifier l'influence du type de travail du sol post-récolte des parcelles de l'année précédente et du contexte paysager sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes. Dans un second temps, il s'agit de se poser la question de l'importance et de l'influence de ces variables à travers différentes étendues spatiales dans le but d'identifier les échelles spatiales qui déterminent la régulation naturelle du ravageur.

Pour répondre à ces objectifs nous avons mesuré le taux de parasitisme des larves de méligèthes sur le réseau de parcelles présenté dans la partie Matériel et Méthodes et dans le Chapitre 2. Nous avons ensuite cherché à relier cette variable à différentes variables explicatives caractérisant la parcelle étudiée, le contexte paysager et le type de travail du sol sur les colzas de l'année précédente.

Ce chapitre se présente sous la forme d'un article accepté pour publication dans la revue *Landscape Ecology* en octobre 2010 et intitulé : **“Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle biocontrol”**. Pour cet article nous avons réalisé une analyse en considérant six variables explicatives : quatre variables décrivant le contexte paysager : la proximité aux colzas de l'année précédente, la proportion de forêts, la proportion de prairies et la proportion relative de colza de l'année précédente qui a été labouré (calculé par rapport à la surface totale de colza de l'année précédente) ; et deux variables caractérisant la parcelle étudiée : l'abondance de larves de méligèthes et la surface de la parcelle.

En complément de cet article nous apportons en fin de chapitre des résultats supplémentaires. Dans cette analyse nous avons utilisé les mêmes variables que précédemment mais en considérant la proportion réelle de colza de l'année précédente avec un travail du sol réduit (calculée par rapport à l'étendue spatiale considérée) à la place de la proportion relative de colzas labourés (calculée par rapport à la totalité des surfaces de colzas de l'année précédente). Cette variable ne permet pas de tester à proprement parler le seul effet du travail du sol post-récolte car elle intègre en plus du travail du sol la proportion de colza en tant que telle. Cependant, nous avons jugé intéressant de faire figurer ces résultats car il

semble raisonnable d'émettre l'hypothèse que le taux de parasitisme des larves de méligèthes est fonction de la surface en colza de l'année précédente (i.e. source de parasitoïdes). De plus, cette variable sera reprise dans la suite de notre travail sur l'évaluation de la performance des indicateurs paysagers (Chapitre 6).

Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle biocontrol

Adrien Rusch • Muriel Valantin-Morison • Jean-Pierre Sarthou • Jean Roger-Estrade

A. Rusch • M. Valantin-Morison

INRA (French National Institute for Agricultural Research),

UMR211 Agronomie, INRA/AgroParisTech,

78850 Thiverval-Grignon, France

e-mail: adrien.rusch@grignon.inra.fr

J.P. Sarthou

University of Toulouse, INPT-ENSAT, UMR 1201 DYNAFOR,

F-31326 Castanet Tolosan, France

J. Roger-Estrade

AgroParisTech,

UMR 211 Agronomie, INRA/AgroParisTech,

78850 Thiverval-Grignon, France

Abstract

Improving our understanding about how natural enemies respond to semi-natural habitats and crop management scattered in the landscape may contribute to the development of ecologically-based pest management strategies maximising biological control services. We investigated how soil tillage and semi-natural habitats influenced the parasitism rates of pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) larvae at 8 different spatial scales (from 250 m to 2000 m radius circular sectors) in 42 oilseed rape (OSR) fields. We used multimodel inference approaches to identify and rank the influence of soil tillage and semi-natural habitats on parasitism rates, and to quantify the importance of each scale. Parasitism rates were due to three univoltine parasitoid species (*Tersilochus heterocerus*, *Phradis morionellus* and *P. interstitialis*) and varied from 0 to 98 %. We found that both fine and large scales contributed to explain significantly parasitism rates, indicating that biological control of pollen beetle is a multi-scale process. At the 250 m scale, parasitism rates of *T. heterocerus* were positively related to the proportion of semi-natural habitats and the proximity to previous year OSR fields. At large scales (1500 m to 2000 m), parasitism rates of *T. heterocerus* were positively related to semi-natural habitats and negatively related to the proportion of previous year OSR fields with conventional soil tillage. Parasitism rates of *Phradis* spp. were only positively related to the proportion of semi-natural habitats at the 1250 and 1500 m scales. These multi-scale effects are discussed in relation to the influence of semi-natural habitats and soil tillage on parasitoid populations and their movement behaviours within the landscape.

Keywords

Meligethes aeneus • Biological control • Parasitoid • Spatial scale • Landscape • Pest management • Multimodel inference • Movement behaviour • Soil tillage

1 Introduction

In today's socio-economic and ecological context, increasing the sustainability of agriculture and agroecosystems is a vital challenge. Thus, developing cropping systems with increased and optimized reliance on ecosystem services is a promising way to reduce the use of chemical inputs and limit their negative impacts on the environment. Semi-natural habitat loss and fragmentation with high intensification levels of agroecosystems have been proven to be responsible for the decrease in biodiversity and ecosystem services (Stoate et al. 2001; Tscharntke et al. 2005).

Natural pest control is considered as an important ecosystem service supporting crop production with a substantial estimated economic value (Costanza et al. 1997; Losey and Vaughan, 2006). There is a growing body of evidence to suggest that natural pest control in agroecosystems requires a landscape perspective and is influenced by multiple factors such as farming practices or the landscape context (Östman et al. 2001; Gurr et al. 2003; Tscharntke et al. 2005; Tscharntke et al. 2007). At the field scale, it is well known that crop management related to high-input arable systems such as increased applications of pesticides and intensive soil cultivation, have adverse effects on beneficial arthropods (Matson et al. 1997). Various more extensive farming practices, such as increased within-field plant diversity or reduced soil tillage, are now recognized as limiting the negative effects of agricultural intensification on natural enemies (Altieri and Nicholls 2003; Gurr et al. 2003). At the landscape scale, semi-natural habitats such as field margins, grasslands or hedgerows are recognized as improving biological pest control by providing important life support functions for a range of natural enemies (Landis et al. 2000; Wäckers et al. 2005 ; Bianchi et al. 2006). Hence, considering habitat management through agricultural practices at the field scale and semi-natural habitat structure and composition at the landscape scale seems to be essential to understanding trophic interactions and enhancing biological control services.

However, to our knowledge few studies have disentangled the effects of local practices and the landscape context on population dynamics (e.g. Clough et al. 2007; Eilers et al. 2009) and none have taken into account the diversity of farming practices within the landscape to understand natural pest control mechanisms. Indeed, the potential positive effects of landscape complexity (i.e. amount of semi-natural habitats across the surrounding landscape) on host-parasitoid interactions have attracted much attention in the last decade but almost nothing is known about the relationship between specific farming practices scattered in the landscape and trophic interactions (Bianchi et al. 2006; Tscharntke et al. 2007). Landscape context is often quantified using proportions of semi-natural habitats considering arable land as a whole and ignoring the diversity of farming practices at the landscape scale. Improving our understanding about how species respond to both landscape complexity and crop management at multiple spatial and temporal scales should contribute to the development of integrated and ecologically-based pest management strategies maximising ecosystem services.

The pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) (Coleoptera, Nitidulidae) is among the major insect pests in oilseed rape (*Brassica napus* L.) (OSR) in Europe, implying considerable pesticide applications (Richardson, 2008). Adults feed on pollen and oviposit in buds causing

major bud abortions and severe yield losses. Due to the massive use of broad-spectrum pesticides, pollen beetle populations have been subjected to major selection pressure and have thus developed resistance mechanisms to pesticides across Europe, thereby limiting ways to control pest outbreaks. The role of natural enemies in regulating pollen beetle populations can be substantial and therefore reveals promising ways to develop integrated pest management strategies and ensure sustainability of crop production (Nilsson 2010). Particularly, univoltine parasitoids of pollen beetle can cause high mortality rates in the pest population (Jourdhueil 1960). Of the nine common species found in Europe, the most abundant and widespread are *Tersilochus heterocerus* Thomson, 1889, *Phradis interstitialis* (Thomson, 1889) and *P. morionellus* (Holmgren, 1860). These three species are all ichneumonid larval endoparasitoids and, like their host, are univoltine. They overwinter as diapausing adults within host cocoons in the soil of the OSR fields of the previous year. They then emerge in the spring and migrate onto new OSR crops to search for suitable hosts in buds and flowers. Females lay their eggs in pollen beetle larvae which then drop to the ground and pupate in the soil.

At the field scale, the type and intensity of soil tillage used to implant the crop following OSR can greatly influence the mortality of parasitoids. Particularly, it has been proven that conventional mouldboard ploughing which involves soil inversion, reduces survival and emergence of parasitoid populations the following spring (Nilsson 2010). The effect of soil tillage regimes on biological control services has never been examined at broader scales. At the landscape scale, the parasitism rate of the pollen beetle larvae is known to be positively influenced by landscape complexity, indicating that landscapes with a high proportion of semi-natural habitats are more favourable to parasitoid populations (Thies and Tschamtkke 2003). However, no studies have taken into account both the effects of soil tillage and semi-natural habitats on parasitoid populations at the landscape scale. Furthermore, the influence of the surrounding OSR fields of the previous year (OSR_{n-1}) with their post-harvest soil tillage on parasitoid populations has received no attention.

Here, we examine the relative influence of post-harvest soil tillage on OSR_{n-1} fields and landscape complexity on the biological control of *M. aeneus* at eight different spatial scales. The aims of this study were to quantify and rank the impact of soil tillage and semi-natural habitats at the landscape scale on parasitism rates, and to identify the relevant spatial scales according to the importance of each predictor. We hypothesized that (i) an increased proportion of OSR_{n-1} fields with mouldboard ploughing decreases parasitism rates; (ii) the negative effects of profound soil tillage on parasitism rates is more important than the positive influence of landscape complexity on parasitoid life cycle; and (iii) the proximity of OSR_{n-1} fields increases parasitism rates of pollen beetle larvae.

2 Materials and methods

2.1 Study site and experimental design

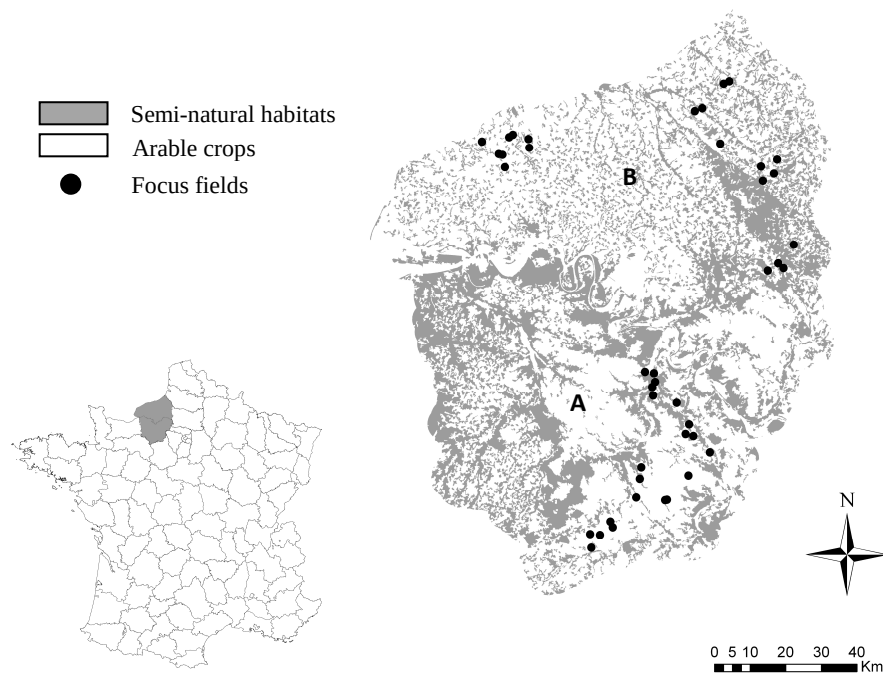


Figure 4. 1: Map of oilseed rape fields distributed between site A and site B in the study area (Haute Normandie region, France).

This study was conducted in an agricultural landscape in north-western France in a sub-Oceanic climate zone (49°25'N, 1°12' E - Haute-Normandie Region) (Fig 4.1). The landscape of this region is mainly characterized by a mosaic of arable land and semi-natural habitats which consists of small woodland fragments, hedgerows and grasslands (Fig 4.1 and Table 4.1). Our study system consisted of 42 oilseed rape fields studied for two years (2008 and 2009) and distributed between two sites within the region (site A: Eure county and site B: Seine-Maritime county). The two sites were chosen in relation to the areal proportion grown with winter OSR within each site: site A supports large amounts of OSR whereas site B supports small amounts of OSR (Table 4.1). In each site, the fields were selected according to the cultivar, the landscape context and the spatial independence between fields. The selected fields were chosen to build a gradient of landscape complexity in each site, ranging from simple and open landscapes (*i.e.* less than 5% of semi-natural habitats) to more complex and closed landscapes (*i.e.* up to 58% of semi-natural habitats). To ensure spatial independence between fields we used non-overlapping landscapes (distance between fields > 4 km).

2.2 Landscape characteristics and crop management survey

Based on aerial photographs (BD ORTHO[®], IGN, 2004, pixel size: 0.5m) and intensive field inspections, we digitalised the land use around each field (up to 2000m) and quantified the total area of each habitat type using ArcGis software (Version 9.2, ESRI). Habitat types were classified into 22 categories: arable land (16 different crop types), grassland (meadow, fallow), hedgerows, woodland, water area and settlement. By interviewing all farmers and surveying the fields within the studied area, we identified the OSR_{n-1} fields and their post-harvest soil tillage. Post-harvest soil tillage was classified into two main categories: conventional tillage and reduced tillage. Conventional tillage represents mouldboard ploughing (tillage depth: 20-25 cm) and reduced tillage a stubble-breaking operation by disking or chiselling (tillage depth: 5-10 cm). As the proportion of OSR_{n-1} fields that were direct drilled was insignificant (less than 4% of the OSR_{n-1} fields), they were associated with reduced tillage fields when calculating areal proportions. Landscape variables were computed in eight different circular sectors ranging from 250m to 2000m radius around the fields. For each field and for each scale, we calculated the relative proportion of OSR_{n-1} fields that were ploughed after harvest or stubble-broken. At each scale we computed the ratio between the proportion of OSR_{n-1} fields under conventional tillage and the total proportion of OSR_{n-1} fields in order to only test the effect of soil tillage. This ratio increases as the proportion of OSR_{n-1} fields under conventional tillage at a given scale increases and thus as the proportion of OSR_{n-1} fields with reduced tillage decreases. We also calculated the surface of the studied field and the proximity index of the study field to OSR_{n-1} fields. The proximity index, a patch-based metric, was calculated following Gustafson and Parker (1992) and discriminates isolated patches from aggregated patches. This index is null if the study field has no OSR_{n-1} patch neighbours and increases as the number of OSR_{n-1} fields in the searching radius increases. The proximity index was standardized following Gustafson and Parker (1992).

Table 4. 1: Field and landscape characteristics of the two study sites. The proportions are calculated from the 2000m radius circular sectors around each field.

Site Variables	A			B		
	Min. Value	Max. value	Mean Value	Min. Value	Max. value	Mean Value
Total parasitism rates (%)	22.66	98.00	65.20	0.00	80.66	33.58
Larval density (indiv/m ²)	193.50	4953.30	1635.09	715.28	3501.93	1636.22
Plant density (plant/m ²)	17.00	103.67	39.86	18.33	68.33	38.46
Studied field area (ha)	1.30	27.28	10.46	1.01	34.03	11.97
Proportion of woodland (%)	0.71	18.02	7.07	8.17	47.41	22.17
Proportion of grassland (%)	1.91	44.98	17.98	0.48	45.41	9.61
Proportion of OSR (%)	1.38	18.13	9.52	0.89	8.85	4.11
Proportion of OSRn-1 (%)	0.24	10.39	5.39	0.67	7.40	2.78
Proportion of OSRn-1 with reduced tillage (%)	0.00	9.49	2.35	0.00	5.11	1.20
Relative proportion of OSRn-1with conv. soil tillage (%)	0.00	100.00	40.74	0.00	100.00	52.46

$$\text{Prox} = \sum_{i=1}^n \frac{a_i}{d_i^2}$$

where a_i = area (m²) of OSR_{n-1} patch i within the specified searching radius around the field. d_i = distance (m) between the study field and patch i , based on patch edge-to-edge distance.

2.3 Rates of parasitism

In each study field, a 1 ha zone was untreated with pesticides throughout the growing season. On this area, at the end of the flowering period (Growth stage: 65, 67) we randomly sampled 30 OSR plants along a transect. The plants were individually maintained in plastic bags at -22°C. On each plant, we extracted and counted all pollen beetle larvae from petals and buds to assess host abundance for parasitoids. From this larvae we sub-sampled 150 last instar larvae (Growth stage: L2) and dissected them under the microscope to check for parasitism. According to Osborne (1960) observations we identified parasitoid eggs and larvae found in pollen beetle larvae. We found two main taxa in our survey: *Tersilochus heterocerus* and *Phradis* spp. (*morionellus* and *interstitialis*). We considered the two *Phradis* species together as it is not possible to clearly distinguish them in the larval stage (Nilsson pers. comm.). For each field, plant density was assessed in six 1 m² quadrat along a transect. Using the crop density and the total number of pollen beetle larvae on 30 plants enabled to calculate the relative host abundance per square meter for the parasitoid population.

2.4 Statistical analyses

We analysed the influence of the landscape context and post-harvest soil tillage at each spatial scale on parasitism rates of pollen beetle larvae using linear mixed models. At each spatial scale, we used six explanatory variables. Four explanatory variables were related to the landscape context: the proximity index to OSR_{n-1} fields, the proportion of woodland, the proportion of grassland and the proportion of OSR_{n-1} fields under conventional post-harvest tillage. Two explanatory variables were related to local field characteristics: host abundance and the area of the field under study. Predictor variables used in models were tested for collinearity using the pair-wise Pearson correlation matrix and the Variance Inflation Factor (VIF) at each circular sector size (Smith et al. 2009). VIF were calculated for each predictor as the inverse of the coefficient of non-determination ($1/(1-R^2)$) for a regression of that predictor on all others. VIF is a positive value representing the overall correlation of each predictor with all others in a model. Only predictors with non-significant inter-correlations were introduced in the models. In the literature, various cut-off values of VIF are used to detect strong collinearity among predictors with $VIF \geq 10$ being the most widely used value and $4 \leq VIF \leq 10$ indicating potential collinearity. Here, all predictors included in the analysis had a $VIF < 4$ (see supplementary materials A1). Arcsine-square-root transformation of the proportion of parasitized larvae was used to achieve normality of the residuals. Prior to analysis year and site effects on parasitism rates were analysed using two-way analyses of variance for unbalanced data sets. Year (2008, 2009) and site (A, B) were considered as random effects in each model.

We used a multimodel inference approach to examine the relative effects of the predictors on parasitism rates at different spatial scales (Burnham and Anderson 2002). This approach consists in fitting all possible linear combinations of the predictors and ranking the models according to fit balanced by a penalty for increasing numbers of parameters. For a data set with k explanatory variables, there are 2^k combinations among variables. We considered eight different data sets, each including the two local variables and the four landscape variables calculated at one of the spatial scales. For each data set, all the candidate models were ranked using the second order Akaike information criterion (AIC_c), which is a bias-corrected version of the AIC recommended in analyses where the sample size is small relative to the number of fitted parameters (Burnham and Anderson 2002). For a data set, which corresponds to a particular spatial scale, the probability that a given model within the set of R models was the best fitting model was evaluated by calculating its Akaike weight (w_i) (2).

$$w_i = \frac{e^{-\frac{1}{2}(AIC_{C_i} - AIC_{C_{min}})}}{\sum_{r=1}^R e^{-\frac{1}{2}(AIC_{C_r} - AIC_{C_{min}})}} \quad (2)$$

where w_i is the weight obtained for the i th model, AIC_{C_i} is the AIC value obtained for this model, and $AIC_{C_{min}}$ is the minimal AIC value obtained among the 2^k combinations for the given spatial scale. Since w_i are probabilities we were able to estimate the relative importance of a given variable (noted $w_+(j)$, for variable j) by summing the Akaike weights across all the models in the set where this variable occurred (Burnham and Anderson 2002). $w_+(j)$ is thus the probability that variable j will appear in the best approximating model. The larger $w_+(j)$, the more important is variable j relative to other variables. Therefore, using $w_+(j)$ makes it possible to rank all the variables considered at a given spatial scale according to their importance. Additionally, we assess the magnitude of effect size based on model-averaged parameter estimates and their unconditional standard errors. Parameter estimations were computed by a weighted average of parameter estimates from models in which a given variable is explicitly present. Model-averaged estimates of parameter $\hat{\beta}_j$ were calculated following Burnham and Anderson (2002) (3):

$$\hat{\beta}_j = \frac{\sum_{i=1}^R w_i I_j(g_i) \hat{\beta}_{j,i}}{\sum_{i=1}^R w_i I_j(g_i)} \quad (3)$$

where $\hat{\beta}_{j,i}$ is the maximum likelihood estimate of parameter β_j from model i . The value of $I_j(g_i)$ is 1 if the parameter is included in the model i and 0 if the parameter is not included in the model.

In order to identify the relative importance of scales at which landscape predictors were calculated, we considered the eight data sets together and recomputed the Akaike weights normalised on this new data set (*i.e.* considering the $AIC_{C_{min}}$ among all data set). Therefore,

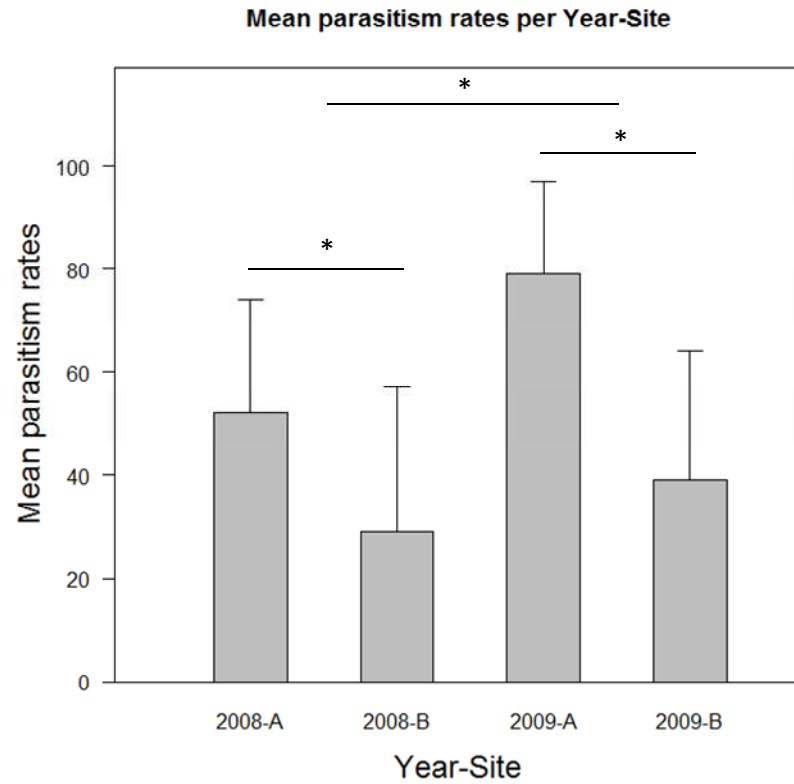


Figure 4. 2: Mean parasitism rates in each year-site including parasitism rates by all parasitoid species (i.e. *Tersilochus heterocerus*, *Phradis morionellus* and *P. interstitialis*). (results of two-way analysis of variance for unbalanced data set on arcsine-square-root transformation for parasitism rates; $P < 0.05 = *$).

estimates of the relative importance of each spatial scale (i.e. all the variables computed at a particular scale) can be determined by summing the Akaike weights across all models in the set where the given scale appears. As previously, the larger the sum of Akaike weights the more important the given scale is. In a preliminary analysis we considered first order interaction terms but did not find any important interactions. Moreover, because we had no *a priori* reason to expect interactions between the variables, we did not include any interactions in the analysis reported in this paper. All statistical analyses were performed using the statistical program R (version 2.8, 2008).

3 Results

The mean total parasitism rates were variable among site and year (Fig 4.2). We found a significant effect of year ($F = 5.38$; $P = 0.02$) and site ($F = 6.83$; $P = 0.01$) on total parasitism rates (Fig 4.2). In 2008, the mean rate of total parasitism was $40.3\% \pm 27.1\%$ (min.: 7.3%; max.: 87.3%; $n = 23$) and in 2009 it was $60.3\% \pm 28.9\%$ (min.: 4%; max.: 98%; $n = 19$) in 2009. *T. heterocerus* was by far the main abundant species found in pollen beetle larvae (more than 95% of parasitism is due to this species) and the mean parasitism rate due to this species was $36.6\% \pm 26.5\%$ (min.: 0 %; max.: 82%; $n = 23$) in 2008 and $59.8\% \pm 29.2\%$ (min.: 4% ; max.: 98%; $n = 19$) in 2009. The larval parasitism rates due to *Phradis* spp. (*P. morionellus* and *P. interstitialis*) were $4.9\% \pm 3.7\%$ (min.: 0%; max.: 13.3%; $n = 23$) in 2008 and $4.3\% \pm 4.1\%$ (min.: 0%; max.: 14.6%; $n = 19$) in 2009. The mean rates of total parasitism were $65.2\% \pm 24.1\%$ (min.: 22.6%; max.: 98.0%; $n = 21$) in site A and $33.5\% \pm 27\%$ (min.: 0%; max.: 80.6%; $n = 21$) in site B. Abundance of pollen beetle larvae was highly variable among fields. The average pollen beetle larvae abundance was 1780.1 ± 1346.5 adults m^{-2} (min.: 235.7 m^{-2} ; max.: 4953.3 m^{-2} ; $n = 23$) in 2008 and 1460.7 ± 992.2 adults m^{-2} (min.: 193.5 m^{-2} ; max.: 4041.6 m^{-2} ; $n = 19$) in 2009.

3.1 Total parasitism rates

The relative importance values (i.e. $w_+(j)$) obtained for host abundance and the area of the field studied were always low at all scales (Fig 4.3a). Host abundance and area of the oilseed rape field are thus not important predictors of total parasitism rates as they have very low probabilities to appear in the best fitting model. Both fine (i.e. 250m radius) and large scales (i.e. from 1500m to 2000m radius) have a high cumulated probability to appear in the best fitting model and are thus the most important scales for parasitism rates of pollen beetle larvae (Fig 4.3d). Scales ranging from 500 m to 1000 m radius around each field are considered as unimportant for explaining parasitism rates because they have a very low probability of being selected in the best fitting model (Fig 4.3d). The 250m and the 1500m scales have the largest sum of Akaike weights (0.31 and 0.26, respectively) compared to other scales for the total parasitism rate of pollen beetle larvae (Fig 4.3d) and are therefore considered as the most important ones. This situation indicates that at least one variable computed at these two scales influences parasitism rates of the pollen beetle larvae more than variables calculated at other scales.

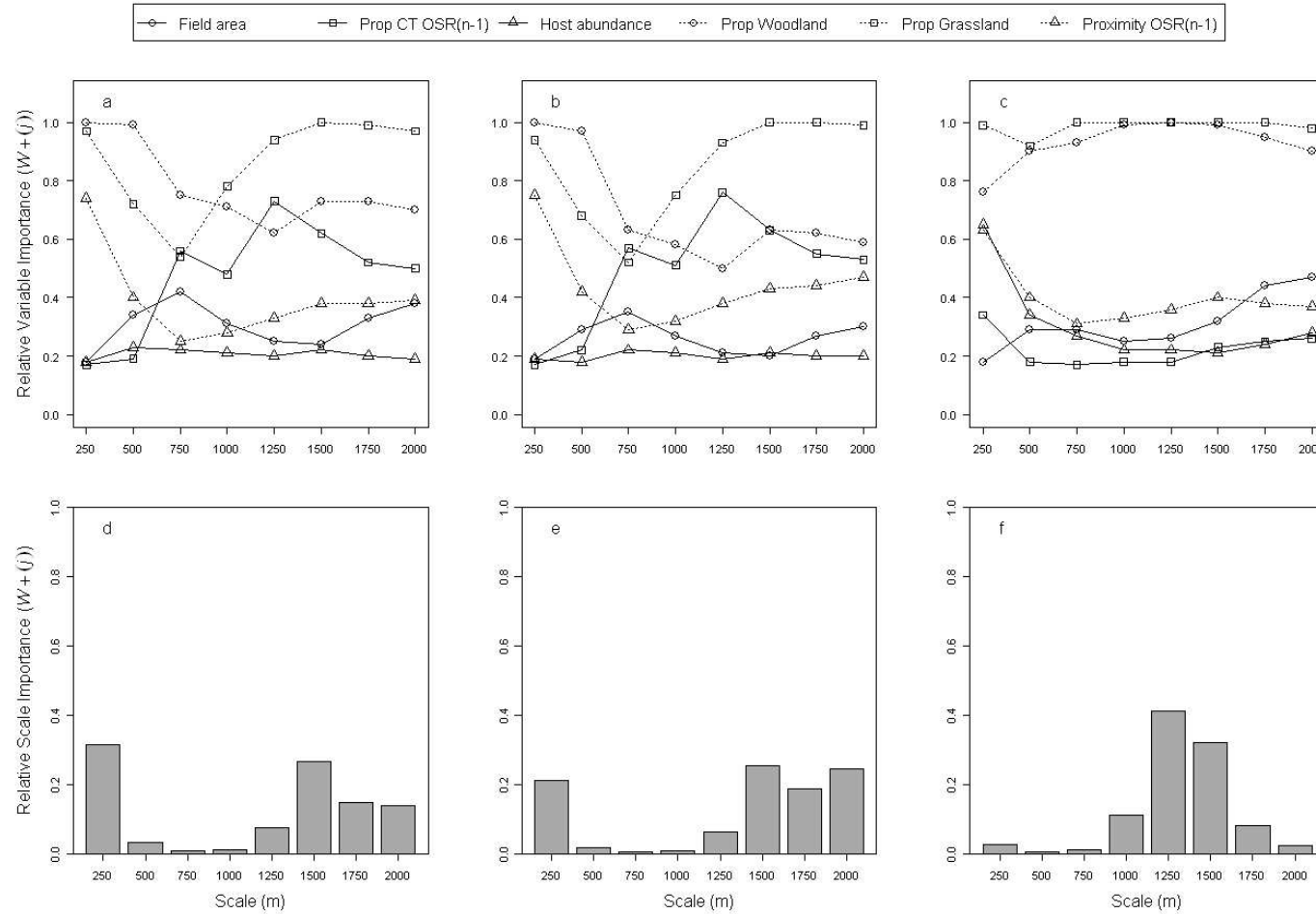


Figure 4. 3: Relative importance of each predictor at each scale for parasitism rates resulting from all parasitoid species (a), *Tersilochus heterocerus* (b), and *Phradis* spp. (c) calculated from the sum of Akaike weights ($w+(j)$) at each scale among all models where the predictor appears; and the relative importance of each scale (i.e. all predictors computed at the given scale) for parasitism rates resulting from all parasitoid species (d), *Tersilochus heterocerus* (e), and *Phradis* spp. (f) calculated from the sum of Akaike weights of models containing the given spatial scale among all models at all spatial scales. The predictors considered were: field area, host abundance, the relative proportion of OSR_{n-1} fields with conventional tillage, the proportion of woodland, the proportion of grassland and the proximity to OSR_{n-1} fields (for more details see text).

At the 250 m scale, the relative importance values of each explanatory variable reveal that three predictors have a high probability of appearing in the best fitting model and are thus considered as the most important variables determining the total parasitism rate of pollen beetle larvae: the proximity index to OSR_{n-1} fields ($w_+(j) = 0.74$), the proportion of woodland ($w_+(j) = 0.97$) and the proportion of grassland ($w_+(j) = 1.00$) (Fig 4.3a and Fig 4.4a). The estimated parameter values reveal that all these predictors all have positive effects on the proportion of parasitized larvae (Fig 4.4a). Hence, OSR fields close to OSR_{n-1} fields or with an increased proportion of grassland or woodland in their immediate surrounding have an increased total parasitism rate of pollen beetle larvae.

At the 1500 m scale, the relative importance values of explanatory variables indicate that three predictors have a high probability of appearing in the best fitting model: the proportion of OSR_{n-1} fields under conventional post-harvest soil tillage ($w_+(j) = 0.62$), the proportion of woodland ($w_+(j) = 0.73$) and the proportion of grassland ($w_+(j) = 1.00$) (Fig 4.3a and Fig 4.4b). These variables are thus important predictors for the total parasitism rate of pollen beetle larvae. Particularly, the proportion of grassland at scales ranging from 1500m to 2000m is the most important variable compared to other predictors for the total rate of parasitism (Fig 4.3b). The estimated parameter values reveal that the proportion of grassland and the proportion of woodland have a positive effect on parasitism rates (Fig 4.4b). The proportion of OSR_{n-1} fields under conventional post-harvest soil tillage in the 1500 m circular sector is negatively related to the rate of larval parasitism (Fig 4.4b). Hence, OSR fields with high proportions of OSR_{n-1} under reduced post-harvest soil tillage in the surrounding landscape seem to have a higher rate of parasitism than OSR fields with high proportions of OSR_{n-1} fields under conventional tillage.

3.2 Parasitism rates by *Tersilochus heterocerus*

Four scales have the largest sum of Akaike weights compared to the other scales: the 250 m, the 1500 m, the 1750 m and the 2000 m circular sectors (Fig 4.3e). These scales are the most important scales and have the same importance regarding *T. heterocerus* parasitism rate (i.e. each scale has the same probability of appearing in the best fitting model) (Fig 4.3e). Moreover, these scales have a cumulated probability of appearing in the best approximating model of 0.88, indicating that at least one variable computed at each of these scales is an important predictor of parasitism rates by *T. heterocerus*. As *T. heterocerus* was the most abundant species found in our study, results on parasitism rates due to this species are very similar to the total rates of parasitism.

At the 250 m scale, the relative importance values of each variable reveal that the proximity to OSR_{n-1} fields ($w_+(j) = 0.75$), the proportion of grassland ($w_+(j) = 0.94$) and the proportion of woodland ($w_+(j) = 1.00$) are very important variables for parasitism resulting from *T. heterocerus* (Fig 4.3b and Fig 4.4c). The estimated parameter values indicate positive correlations between these predictors and the parasitism rate at this scale (Fig 4.4c). At larger scales, ranging from 1500 m to 2000 m, we found that the proportion of grassland always has a very high probability ($w_+(j) > 0.99$) of appearing in the best fitting model and is thus considered as the most important variable for parasitism resulting from *T. heterocerus* (Fig

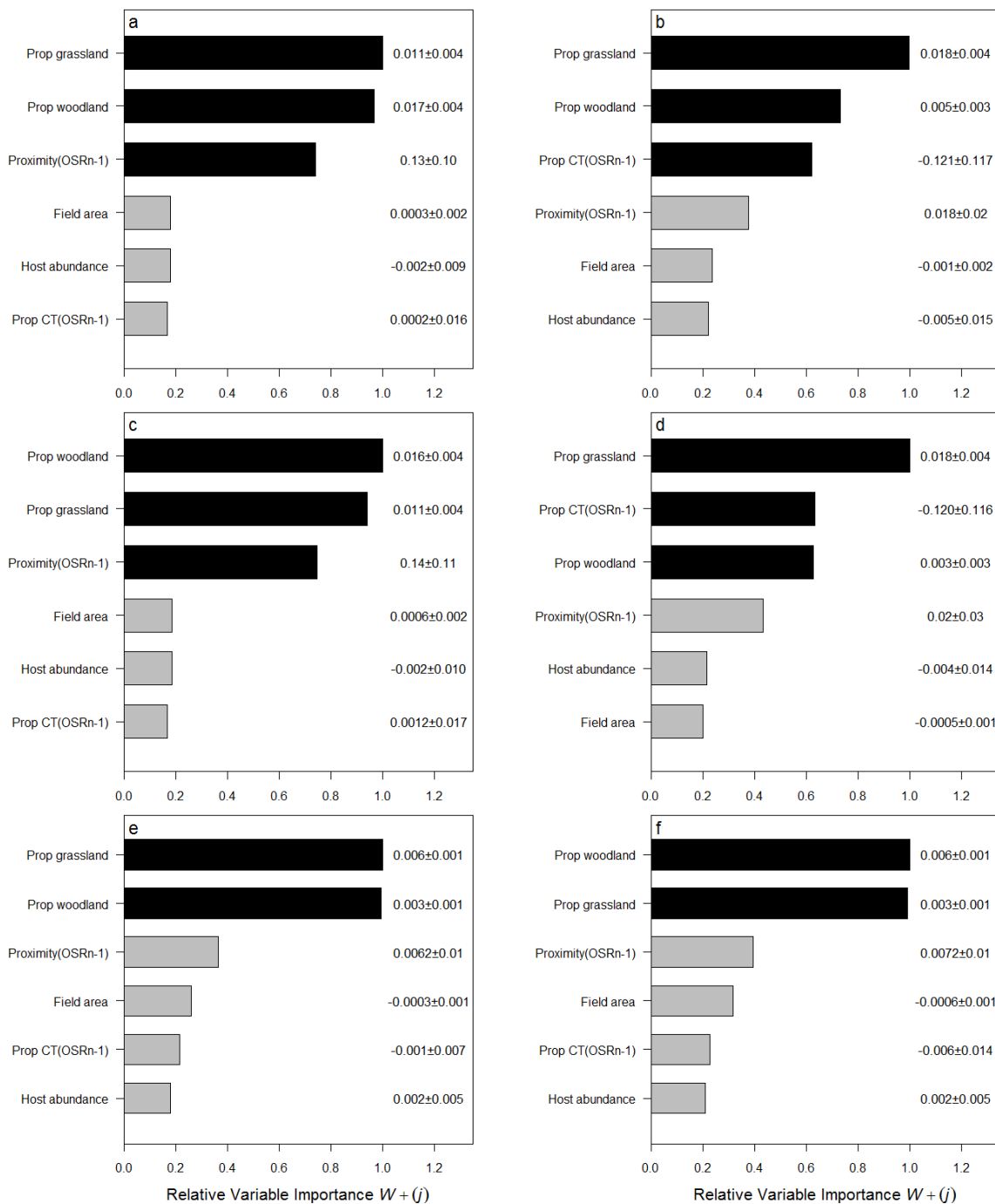


Figure 4. 4: Relative importance of each variable in explaining variation in: total parasitism rates with landscape predictors calculated at the 250m scale (a) and the 1500m scale (b); *Tersilochus heteroceris* parasitism rates with landscape predictors calculated at the 250m scale (c) and the 1500m scale (d); *Phradis* spp. parasitism rates with landscape predictors calculated at the 1250m scale (e) and the 1500m scale (f). Variables are ranked in order of their sum of their Akaike weights ($w+(j)$), which are the probabilities that the given predictor would appear in the best fitting model (lowest AICc value). Black bars indicate the most important variables. Estimated parameters values and their SE for each variable are presented on the right of the plot.

4.3b). The estimated parameter values of the proportion of grassland at these large scales reveal a positive effect of this habitat on parasitism. The proportion of woodland at scales ranging from 1500 m to 2000 m has a positive influence on parasitism rates by *T. heterocerus* (Fig 4.4d and supplementary material A2). At the 1500 m scale, the relative variable importance values and the associated parameter estimates reveal that the proportion of OSR_{n-1} fields under conventional tillage has a negative effect on the rate of parasitism (Fig 4.4d). At large scales, the proportion of woodland and the proportion of OSR_{n-1} fields under conventional tillage are considered as less important predictors of parasitism rates by *T. heterocerus* than the proportion of grassland (Fig 4.3b). All the other predictors have very low relative importance values and are thus assumed to have no effects (Fig 4.3b).

3.3 Parasitism rates by *Phradis* spp.

The scales 1250 m and 1500 m were found to have the largest sum of Akaike weights for parasitism resulting from *Phradis* spp.: (Fig 4.3f). These scales have the highest probability of appearing in the best fitting model and are therefore the most important spatial scales for parasitism rates resulting from the *Phradis* species. These two scales have a cumulated probability of appearing in the best approximating model of 0.74, indicating that at least one variable computed at these two scales strongly affects the parasitism rate from *Phradis* spp. (Fig 4.3f). Multimodel inference reveals that both the proportion of woodland and grassland are very important predictors of the *Phradis* spp. parasitism rate ($w_+(j) > 0.99$) (Fig 4.3c). The estimated parameter values indicate that the proportion of woodland and the proportion of grassland have strong positive effects on parasitism rates of *Phradis* spp. (Fig 4.4e and Fig 4.4f). We found no effect of post-harvest soil tillage on parasitism rates resulting from the *Phradis* species. All the other predictors have very low relative importance values and are thus assumed to have no effects (Fig 4.3c).

4 Discussion

In this study, we examined the relative importance of soil tillage and landscape complexity on the biological control of *M. aeneus* at eight different spatial scales. We found that factors at both fine and large scales contribute to explain parasitism rates of pollen beetle larvae, indicating that the influence of landscape context on natural pest control is a multi-scale process involving various variables. The relative importance of landscape complexity and crop management appears to vary between parasitoid species and to be associated with different spatial scales. We observed that parasitism rates resulting from *T. heterocerus* were mainly enhanced by the proportion of semi-natural habitats at both fine and large scales but also by the proximity of OSR_{n-1} fields in the immediate surroundings of the crop, and by important proportion of OSR_{n-1} fields under reduced tillage at large scales. However, parasitism rates resulting from *P. morionellus* and *P. interstitialis* were only positively related to the proportion of semi-natural habitats at large scales. To our knowledge, our study provides the first evidence that the spatial distribution of OSR_{n-1} fields and their relative post-

harvest soil tillage at the landscape scale can affect parasitoid populations and the ecosystem service they provide against a phytophagous insect pest.

4.1 Influence of landscape complexity and OSR_{n-1} fields

The hypothesis that landscape complexity enhances biological control of insect pests (Bianchi et al. 2006; Tschamntke et al. 2007) was supported by our study, confirming previous results from Thies et al. (2003). Indeed, OSR fields located in landscapes with high proportions of semi-natural habitats support higher parasitism rates than fields embedded in more simple landscapes. Particularly, our study reveals the important effect of the proportion of grassland habitats at large scales on parasitism rates by *T. heteroceris*. It is now well recognized that semi-natural habitats can maintain large populations of natural enemies and enhance natural pest control (Landis et al. 2000; Tschamntke et al. 2005). Natural enemy populations may have been enhanced by woodland and grassland habitats because these habitats are able to provide sources of nectar and pollen, alternative host and prey, overwintering sites and refuge against disturbance (Gurr et al. 2000; Landis et al. 2000; Bianchi et al. 2006). The majority of parasitoid species are assumed to exploit sugar-rich materials derived from plants, such as nectar and pollen, to cover their energetic needs (Jervis 1993; Wäckers et al. 2005). Particularly, parasitoids of pollen beetle have been observed on various wild flowering plants (Jourdeuil 1960; Rusch *pers. obs.*; Nilsson *pers. comm.*). Since structurally complex landscapes are recognized as supporting more abundant and diverse floral resources than simple landscapes (Steffan-Dewenter et al. 2002; Kleijn et al. 2006), woodland and grassland habitats may provide food and thus increase parasitoid fitness. Furthermore, even if the host populations are assumed to be largely supported by OSR fields, a small part of the parasitoid populations from the previous year may also profit from wild plants in semi-natural habitats by prospecting alternative hosts on them to lay their eggs (essentially other *Meligethes* species) (Jourdeuil 1960). This is especially the case when host density in the field is scarce (e.g. beginning or end of OSR flowering). Hosts will then pupate into the undisturbed soil of semi-natural areas, thus maximising parasitoid survival during the winter and leading to an enhancement of local parasitoid populations over the years.

Fields embedded in landscapes supporting increased relative proportions of OSR_{n-1} fields with reduced tillage at large scales were associated with increased parasitism rates by *T. heteroceris*. Univoltine parasitoids of pollen beetle spend a large part of the year overwintering as adults in the soil of OSR_{n-1} fields (Jourdeuil 1960). They are, thus, really sensitive to the type and intensity of post-harvest soil tillage. Indeed, there is increasing evidence to suggest that they are affected by the disruptive effects of profound soil tillage at the field scale (Nilsson 2010). Conventional ploughing can substantially reduce survival and emergence of univoltine parasitoids compared to emergence from direct drilled or fallow plots (Nilsson 2010). Conventional tillage with soil inversion is assumed to affect parasitoids by direct mechanical destruction, desiccation, adverse environmental conditions, and higher exposure to predation.

Moreover, parasitism rates were enhanced in fields located in the immediate surroundings of OSR_{n-1} fields. According to Jourdeuil (1960) females emerge after the males and are

sexually mature on emergence. Just after they hatch, driven by olfactory and visual cues coming from OSR plants, females localise OSR patches and search for suitable hosts in the field (Jönsson et al. 2004; Williams et al. 2007). Even if the specific perceptual range of these species remains unknown we can expect that the ability to detect and find suitable host patches increases with the proximity of source patches, and thus, that newly emerged parasitoids move towards the nearest OSR patch. Moreover, the positive relationship between parasitism rates and proximity to OSR_{n-1} fields may be explained by limited population losses during dispersal when OSR and OSR_{n-1} patches are close to each other. Indeed, mortality risks due to energetic reserve exhaustion or predation during dispersal increase with the distance between habitat patches in the landscape (Baguette and Van Dyck 2007).

4.2 Scale effects and movement behaviours

The apparent multi-scale effects of predictors on natural pest control may result from different ecological processes linked to parasitoid movement behaviours, particularly to foraging behaviours and dispersal abilities. Dispersal is defined as a three-stage process including emigration from the source patch (here, OSR_{n-1} fields), transfer in the matrix and immigration to the sink patch (here, OSR fields) (Baguette and van Dyck 2007). Each of these stages is influenced by characteristics of the studied organisms: the ability to leave a habitat patch, the behavioural search strategies to locate the new habitat patch, and the distance from which individuals can detect new habitat patches (Heinz and Strand 2006). Movements between emergence patches and breeding sites are described as strict dispersal and are considered to be different from movements within patches or foraging behaviours (Hawkes 2009). On the basis of our findings there now appears every reason to believe that the fine scale effects on parasitism rates result from short distance dispersal and optimized foraging behaviour. Indeed, the probability for adults to find host patches increases as the distance between OSR and OSR_{n-1} fields decreases due to higher ability to locate host patches and limited losses during dispersal at a small scale. The strong positive influence of proportions of woodland and grassland on parasitism rates at a fine scale may be explained by short movements of parasitoid populations due to host- and food-foraging behaviours. It is known that sugar feeding strongly increases fecundity and lifespan of different parasitoids (Wäckers et al. 2005). Hence, parasitoid reproductive success depends on a trade-off between host-foraging, which increases the likelihood of finding a host and consumes energy reserves, and food-foraging, which increases longevity and fecundity. Due to the higher availability of wild floral resources and the presence of alternative hosts in semi-natural habitats, the positive influence of woodland and grassland in the immediate surroundings of the fields may be interpreted as resulting from short-distance back and forth movements to optimize the trade-off between foraging behaviours. Williams et al. (2007), studying the flight direction of several parasitoids of OSR pests, found unexpected emigration of parasitoids from the OSR crop to the surrounding environment after localization of a suitable host patch. This observation is in accordance with our interpretation that parasitoids may perform short-distance movements between the host patch and the extra-field habitats in the immediate

surroundings after host patch localization, to satisfy their energetic needs and optimize their fitness.

The importance of variables at large scales on parasitism rates reveals the long-distance dispersal ability of parasitoids coming from the source patches to the sink patches through the matrix. This result indicates that parasitoids can populate OSR patches over quite long distances ranging from 1250 m to 2000 m depending on the species. It has been reported that individuals moving between resources scattered in the landscape adopt faster and straighter displacements than their foraging associated movements and that long-distance dispersal for host-finding is known to consume large amounts of energetic resources (Baguette and van Dyck 2007). In our study, analysis of the energetic status (HPLC sugar analysis) of parasitoids caught just after their arrival in the fields revealed that their overall sugar levels were very low, particularly lower than from just-emerged parasitoids (data not shown; see Chapter 5). This result confirms that adults may have travelled long distances through the matrix and that energetic reserves are primarily used to locate a host patch.

Different studies have emphasized that dispersal ability is not a species specific trait but more an individual trait mainly affected by the structure of the landscape (Van Dyck and Baguette 2005; Heinz and Strand 2006). In highly fragmented landscapes supporting resources scattered among discrete patches, long-distance movements are assumed to contribute more to dispersal than routine movements whereas the opposite is true in continuous landscapes with high degrees of connectivity (Baguette and Van Dyck, 2007). At small scales, when the spatial extent of the landscape matches the perceptual range of individuals, dispersal is mainly the product of foraging movements, whereas at larger scales, when the spatial extent of the landscape is larger than the perceptual range of individuals, dispersal is mainly due to long-distance movements in the landscape. On the basis of our results, alongside those of Thies and Tschardt (2003) and Zaller et al. (2009), it now appears that movement of univoltine parasitoids of the pollen beetle occurs at different spatial scales from explorative routine movements at small scales for daily resource-searching, such as host- and food- foraging, to dispersal by fast and long-distance movements for net displacement and settlement at large spatial scales.

4.3 Differences between species

We found several differences between parasitoid species in terms of importance of scales and influence of predictors. First of all, the relationships between predictor variables and parasitism were predominant at scales ranging from 1500 m to 2000 m for *T. heterocerus* and at 1250 m and 1500 m for *Phradis* species, indicating that the former responds to the landscape context at a slightly larger spatial scale than the latter, probably due to differences in dispersal abilities. Secondly, while parasitism rates due to *Tersilochus heterocerus* were influenced by semi-natural habitats, proximity to OSR_{n-1} fields and their soil tillage at fine and large scales, parasitism rates by *Phradis* spp. seemed to respond only to proportions of non-crop habitats at large scales. The great difference in population sizes between species was probably the major factor which underlies these patterns of response. Indeed, the parasitism rates resulting from *Phradis* spp. were very small compared to those by *T. heterocerus*.

According to Kruess and Tscharntke (1994) species fail to colonize a habitat when their populations are small and fluctuate widely. Due to small population sizes of *Phradis* spp., the negative effect of conventional tillage may not have been detectable in our analysis.

4.4 Implications for pest management

This study demonstrates the importance of taking into account both semi-natural habitats and farming practices at the landscape scale to understand population dynamics and biological control in agroecosystems. Our study provides valuable insights into the determinants of natural control of an important phytophagous herbivore at various spatial and temporal scales using a multimodel approach. The first important result of this study is that landscape complexity at multiple spatial scales enhances biological control of the pollen beetle, highlighting the predominant role of semi-natural habitats for sustaining the natural pest regulation function in agricultural landscapes. Therefore, implementing engineered landscapes, especially in simple landscapes, with an increased proportion of specific semi-natural habitats providing adequate food, shelter and alternative hosts appears to be one of the most promising ways to boost biological control agents in agroecosystems. However, further research is needed to disentangle and quantify the real impact of each of these resources provided by semi-natural habitats on both natural enemies and pests. Our study also demonstrates that the post-harvest soil tillage on OSR_{n-1} fields at large scales influences biological control of the pollen beetle, pointing out that management of soil tillage at the landscape scale could be an important element in pest control strategies based on biological control. To our knowledge, this is the first study which demonstrates the effect of crop management and semi-natural habitats at the landscape scale on biological control. Our research also shows that the management of spatial distribution between OSR_{n-1} and OSR fields can be considered as part of pest management strategies optimizing natural pest control. As the management of biological control services requires long-term perspectives, the future challenge is now to assess the environmental and economical benefits of landscapes designed to maximize such services.

Acknowledgements

We would like to thank the participating farmers for their interest in the project, A. Butier, G. Grandeau, C. Robert, D. Siou and G. Lajarrige for their technical assistance, and A. Gauffreteau and D. Makowski for statistical advice. We thank two anonymous reviewers and Olivier Schweiger for their valuable comments on earlier drafts of the manuscript. We also thank Christer Nilsson for his precious help and knowledge about parasitoids biology and ecology and Donald White for helpful editorial advice in English.

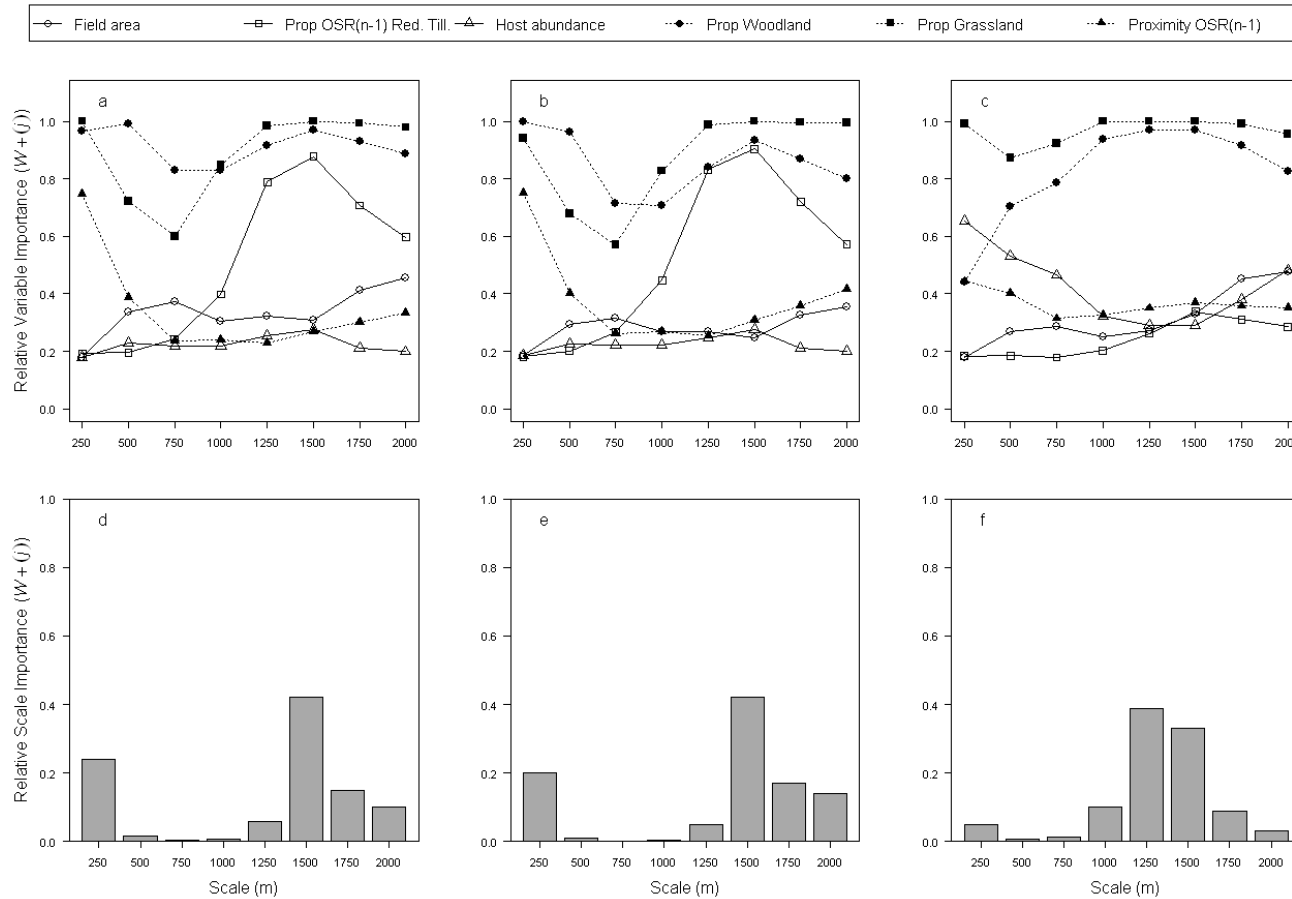


Figure 4. 5: Relative importance of each predictor at each scale for parasitism rates resulting from all parasitoid species (a), *Tersilochus heterocerus* (b), and *Phradis* spp. (c) calculated from the sum of Akaike weights ($w+ j$) at each scale among all models where the predictor appears; and the relative importance of each scale (i.e. all predictors computed at the given scale) for parasitism rates resulting from all parasitoid species (d), *Tersilochus heterocerus* (e), and *Phradis* spp. (f) calculated from the sum of Akaike weights of models containing the given spatial scale among all models at all spatial scales. The predictors considered were: field area, host abundance, the proportion of OSR_{n-1} fields with reduced tillage, the proportion of woodland, the proportion of grassland and the proximity to OSR_{n-1} fields (for more details see text).

Supplementary analyses about the influence of landscape context on parasitism rates of pollen beetle larvae.

This concise section consists in providing further results on the influence of landscape context on parasitism rates. Here, we emphasize the results about landscape complexity and about the effect of the proportion of OSR_{n-1} under reduced tillage and landscape complexity on parasitism rates. The proportion of OSR_{n-1} under reduced tillage in the landscape does not test only the effect of soil tillage as it combine both the effect of the proportion of OSR_{n-1} fields and the effects of soil tillage. For this variable we hypothesized that parasitism rate increases with the proportion of OSR_{n-1} under reduced post-harvest soil tillage. In order to test the influence of this variable, we adopted the same approach as described previously in the section 2.4, using the same explanatory variables but replacing the ratio between the proportion of OSR_{n-1} fields under conventional tillage and the total proportion of OSR_{n-1} fields by the proportion of OSR_{n-1} fields under reduced tillage. As previously, we used total parasitism rates and parasitism rates from each species as dependent variables. (Correlation matrixes between explanatory variables are in supplementary materials A3 at the end of this chapter)

1 Results

1.1 Total parasitism rates

The relative importance values (i.e. $w_+(j)$) obtained for host abundance and the area of the field studied were low at all scales and confirmed previous results (Fig 4.5a; Appendice 4). Host abundance and area of the oilseed rape field are thus not important predictors of total parasitism rates as they have very low probabilities to appear in the best fitting model. Different scales appeared to be relatively important. Indeed, both fine (i.e. 250 m radius) and large scales (i.e. from 1500 m to 2000 m radius) have a high cumulated probability to appear in the best fitting model and are thus the most important ones for parasitism rates of pollen beetle larvae (Fig 4.5d). As previously, scales ranging from 500 m to 1000 m radius around each field are considered as unimportant for explaining parasitism rates because they have a very low probability of being selected in the best fitting model (Fig 4.5d). Here, the 250 m and the 1500 m scales have the largest sum of Akaike weights compared to other scales for the total parasitism rate of pollen beetle larvae (Fig 4.5d) and are therefore considered as the most important ones.

At the 250 m scale, the relative importance values of each explanatory variable reveals that three predictors have a high probability of appearing in the best fitting model and are thus considered as the most important variables determining the total parasitism rate of pollen beetle larvae: the proximity index to OSR_{n-1} fields ($w_+(j) = 0.75$), the proportion of woodland ($w_+(j) = 0.97$) and the proportion of grassland ($w_+(j) = 1.00$) (Fig 4.5a). The estimated parameter values reveal that these predictors all have positive effects on the proportion of parasitized larvae (Appendice 4). Hence, OSR fields close to OSR_{n-1} fields or with an

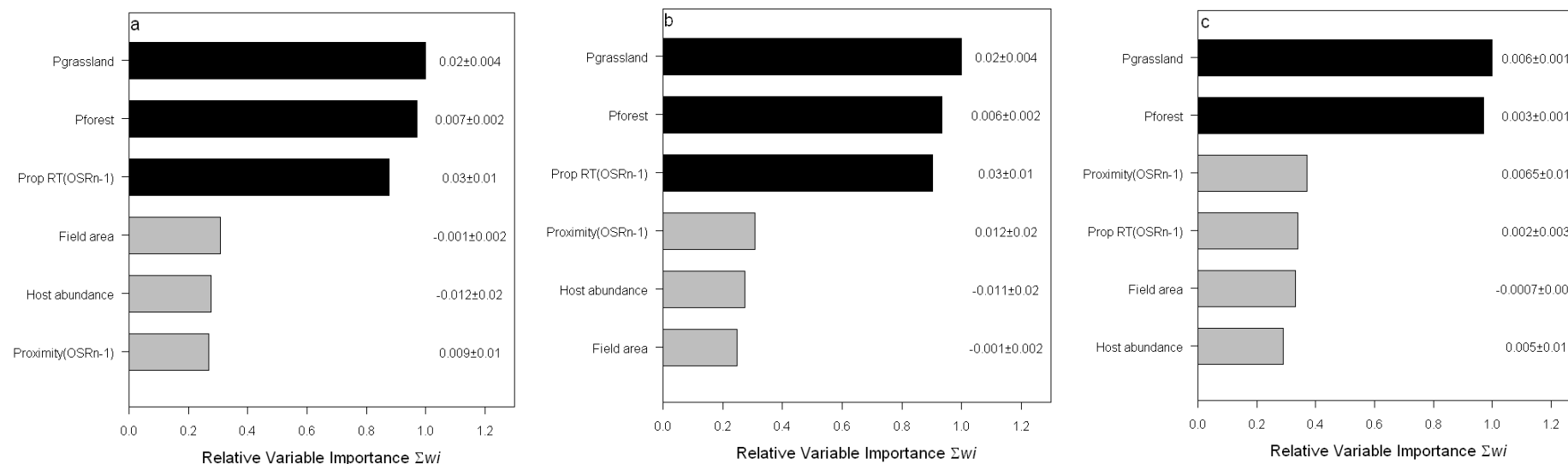


Figure 4. 6: Relative importance of each variable in explaining variation in: total parasitism rates (a), *Tersilochus heterocerus* parasitism rates (b), and *Phradis* spp. parasitism rates (c) with landscape predictors calculated at the 1500m scale. Variables are ranked in order of their sum of their Akaike weights ($w^+(j)$), which are the probabilities that the given predictor would appear in the best fitting model (lowest AICc value). Black bars indicate the most important variables. Estimated parameters values and their SE for each variable are presented on the right of the plot.

increased proportion of grassland or woodland in their immediate surrounding have an increased total parasitism rate of pollen beetle larvae.

At the 1500 m scale, the relative importance values of explanatory variables indicate that three predictors have a high probability of appearing in the best fitting model: the proportion of OSR_{n-1} fields under reduced tillage post-harvest soil tillage ($w_+(j) = 0.88$), the proportion of woodland ($w_+(j) = 0.97$) and the proportion of grassland ($w_+(j) = 1.00$) (Fig 4.6a). These variables are thus important predictors for the total parasitism rate of pollen beetle larvae. The estimated parameter values reveal that these three variables have a positive effect on parasitism rates. We confirm here that landscape complexity and the proportion of OSR_{n-1} under reduced post-harvest soil tillage in the surrounding landscape are important variables that have positive effects on biological control of pollen beetle.

1.2 Parasitism rates due to *Tersilochus heterocerus*

Four scales are considered as important ones as they have the largest sum of Akaike weights compared to the other scales: the 250 m, the 1500 m, the 1750 m and the 2000 m circular sectors (Fig 4.5e). However, we found here that the 1500 m scales seems to be a more important scales than the others as it has the more important sum of Akaike weights. These scales have a cumulated probability of appearing in the best approximating model of 0.93, indicating that at least one variable computed at each of these scales is an important predictor of parasitism rates by *T. heterocerus*.

At the 250 m scale, the relative importance values of each variable reveal that the proximity to OSR_{n-1} fields ($w_+(j) = 0.75$), the proportion of grassland ($w_+(j) = 0.94$) and the proportion of woodland ($w_+(j) = 1.00$) are very important variables for parasitism resulting from *T. heterocerus* (Fig 4.5b). The estimated parameter values indicate positive correlations between these predictors and the parasitism rate at this scale (Appendice 4).

At larger scales, ranging from 1500 m to 2000 m, we found that the proportion of grassland, the proportion of woodland and the proportion of OSR_{n-1} under reduced post-harvest soil tillage are important predictors of parasitism rates. These variables always have a positive effect on parasitism rate from *T. heterocerus*. At these large scales the proportion of grassland always has a very high probability ($w_+(j) > 0.99$) of appearing in the best fitting model and is thus considered as the most important variable for parasitism resulting from *T. heterocerus* (Fig 4.6b). At large scales, the proportion of woodland and the proportion of OSR_{n-1} fields under reduced tillage are considered as less important predictors of parasitism rates by *T. heterocerus* than the proportion of grassland (Fig 4.6b). All the other predictors have very low relative importance values and are thus assumed to have no effects (Fig 4.6b).

1.3 Parasitism rates due to *Phradis* spp.

Two scales were found to have the largest sum of Akaike weights for parasitism resulting from *Phradis* spp.: 1250m and 1500m (Fig 4.5f). These scales have the highest probability of appearing in the best fitting model and are therefore the most important spatial scales for

parasitism rates resulting from the *Phradis* species. These two scales have a cumulated probability of appearing in the best approximating model of 0.71, indicating that at least one variable computed at these two scales strongly affects the parasitism rate from *Phradis* spp. (Fig 4.5f). The results of multimodel inference reveal that both the proportion of woodland and grassland are very important predictors of the *Phradis* spp. parasitism rate ($w_+(j) > 0.97$) (Fig 4.5c and 4.6c). The estimated parameter values indicate that the proportion of woodland and the proportion of grassland have positive effects on parasitism rates by *Phradis* spp. (Fig 4.6c and Appendice 4). We found no effect of the proportion of OSR_{n-1} fields under reduced post-harvest soil tillage on parasitism rates resulting from the *Phradis* species, confirming results from previous analysis. All the other predictors have very low relative importance values and are thus assumed to have no effects (Fig 4.6c).

2 Conclusion on the complementary analysis

In this section we confirmed the results of our previous analyses. We found that variables at different spatial scales had a significant effect on parasitism rates of pollen beetle larvae, indicating that biological control of pollen beetle is a multi-scale process. We confirmed that parasitism rates of *Tersilochus heterocerus* are positively influenced by landscape complexity and proximity to OSR_{n-1} fields at fine scale, and by landscape complexity and proportion of OSR_{n-1} with reduced tillage at large scales. Parasitism rates of *Phradis* spp. was only influenced by landscape complexity at large scales. For further details on differences between species see 4.3 (p.103).

We particularly found a strong positive effect of the proportion of OSR_{n-1} fields under reduced tillage at large spatial scales on parasitism rates of *T. heterocerus*. This result confirms the positive effect of reduced tillage on parasitism rates of this species but also indicates that parasitism rate increases as the proportion of source patches in the landscape increases. Indeed, fields embedded in landscapes with higher proportions of OSR_{n-1} with reduced tillage in the landscape were associated with higher parasitism rates of *T. heterocerus*. OSR_{n-1} fields with reduced tillage enhanced parasitoid survival during the winter (see 4.1, p. 101) and thus are assumed to provide important population in the following spring compared to OSR_{n-1} with conventional tillage. These results confirmed that management of post-harvest soil tillage on OSR_{n-1} fields could be an important element in pollen beetle biocontrol-based strategies.

Conclusion : Il s'agissait dans ce chapitre d'étudier les déterminants de la régulation naturelle des méligèthes à l'échelle du paysage. Nous avons montré dans cette étude que des variables à différentes étendues spatiales influençaient les taux de parasitisme des larves de méligèthes. Ainsi, la complexité du paysage, la proximité aux parcelles de colza de l'année précédente et le travail du sol post-récolte sont des variables importantes influençant le taux de parasitisme total. Notre travail démontre l'importance de considérer les habitats semi-naturels ainsi que les zones cultivées et les pratiques agricoles à l'échelle du paysage pour comprendre les interactions trophiques dans les agroécosystèmes. Les connaissances produites mettent en évidence des leviers d'actions potentiels à l'échelle du paysage pour favoriser la régulation naturelle des insectes ravageurs. Plus particulièrement, nos résultats autour de l'impact du travail du sol post-récolte indiquent des pistes nouvelles pour favoriser les populations de parasitoïdes et optimiser leurs impacts sur les populations de méligèthes.

A travers notre approche multi-échelles, nous avons pu mettre en évidence le rôle particulièrement important de la complexité du paysage sur le taux de parasitisme des différentes espèces de parasitoïdes. Ces résultats confirment les résultats de la littérature sur le fait que l'on observe des taux de mortalité de ravageurs plus importants dans des paysages plus complexes. Cependant, à ce stade de notre travail nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses quant aux voies d'actions et aux mécanismes impliqués dans cet effet positif des habitats semi-naturels. Bien que plusieurs auteurs aient rapporté un probable effet positif d'une plus grande disponibilité en nectar sur les parasitoïdes de méligèthes, les connaissances actuelles laissent supposer l'absence d'alimentation à l'état imaginal. De manière à tester si une plus grande disponibilité en nectar dans le temps pourrait influencer les populations de parasitoïdes, nous nous proposons donc, dans le chapitre suivant, d'étudier l'alimentation glucidique des parasitoïdes à l'état adulte.

Appendix 1: Correlation matrix between variables included in each data set and the Variance Inflation Factor of each variable. Prop CT(OSR_{n-1}): relative proportion of OSR_{n-1} fields with conventional post-harvest soil tillage; Proximity (OSR_{n-1}): proximity index to OSR_{n-1} fields; Prop Grassland: proportion of grassland; Prop Forest: proportion of forest. Values are Pearson correlation coefficient. Level of significance: p<0.05= *, p<0.01= **.

Scale	Variables/Corr. Coeff	Host abundance	Field area	Prop CT (OSR _{n-1})	Proximity (OSR _{n-1})	Prop Grassland	Prop Forest	VIF
2000m	Host abundance							1.40
	Field area	-0.18						1.07
	Prop CT (OSR _{n-1})	-0.40**	0.005					1.05
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	-0.02				1.63
	Prop Grassland	0.07	0.03	-0.05	-0.02			1.54
	Prop Forest	0.42**	-0.07	-0.38*	0.12	-0.26		1.53
1750m	Host abundance							1.41
	Field area	-0.18						1.08
	Prop CT (OSR _{n-1})	-0.38*	-0.06					1.05
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.05				1.73
	Prop Grassland	0.08	-0.02	0.12	-0.009			1.60
	Prop Forest	0.42**	-0.04	-0.46**	0.11	-0.26		1.59
1500m	Host abundance							1.37
	Field area	-0.18						1.09
	Prop CT (OSR _{n-1})	-0.35*	-0.07					1.05
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.02				1.66
	Prop Grassland	0.12	-0.11	0.18	-0.002			1.62
	Prop Forest	0.41**	-0.01	-0.45**	0.1	-0.26		1.59
1250m	Host abundance							1.35
	Field area	-0.18						1.10
	Prop CT (OSR _{n-1})	-0.31*	-0.03					1.07
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.05				1.61
	Prop Grassland	0.14	-0.18	0.02	0.004			1.62
	Prop Forest	0.38*	0.009	-0.38*	0.12	-0.23		1.43
1000m	Host abundance							1.37
	Field area	-0.18						1.10
	Prop CT (OSR _{n-1})	-0.27	-0.05					1.07
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.06				1.56
	Prop Grassland	0.17	-0.21	0.01	-0.002			1.61
	Prop Forest	0.38*	0.01	-0.36*	0.15	-0.20		1.37
750m	Host abundance							1.36
	Field area	-0.19						1.13
	Prop CT (OSR _{n-1})	-0.16	-0.05					1.06
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.05				1.37
	Prop Grassland	0.18	-0.26	0.06	-0.01			1.44
	Prop Forest	0.38*	0.03	-0.27	0.13	-0.16		1.30
500m	Host abundance							1.24
	Field area	-0.22						1.23
	Prop CT (OSR _{n-1})	-0.16	0.13					1.08
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.05	-0.15	0.18				1.14
	Prop Grassland	0.14	-0.36*	-0.009	0.01			1.31
	Prop Forest	0.33*	0.07	-0.19	-0.04	-0.20		1.23
250m	Host abundance							1.07
	Field area	-0.16						1.25
	Prop CT (OSR _{n-1})	0.01	0.03					1.04
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.0008	-0.04	0.10				1.07
	Prop Grassland	0.0004	-0.39	0.04	0.04			1.24
	Prop Forest	0.20	-0.05	-0.16	-0.16	-0.12		1.13

Appendix 2 Estimated parameter values and the standard errors of each variable including in the multimodel approaches for explaining total parasitism rates (a), parasitism rates by *Tersilochus heterocerus* (b), and *Phradis* spp. (c). Here, we perform multimodel approach on 8 data sets, each one including 2 local variables and 4 landscape variables computed at the given scale.

a) Total parasitism rates:

scale	250m			500m			750m			1000m		
variable	estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE		
Field area	0.0003	$\pm$	0.002	-0.0029	$\pm$	0.005	-0.0036	$\pm$	0.005	-0.0020	$\pm$	0.004
Prop CT OSR(n-1)	0.0002	$\pm$	0.016	-0.0054	$\pm$	0.022	-0.0981	$\pm$	0.112	-0.0827	$\pm$	0.109
Host abundance	-0.0018	$\pm$	0.009	-0.0074	$\pm$	0.018	0.0004	$\pm$	0.013	-0.0003	$\pm$	0.012
Prop forest	0.0175	$\pm$	0.004	0.0113	$\pm$	0.004	0.0054	$\pm$	0.004	0.0047	$\pm$	0.004
Prop Grassland	0.0117	$\pm$	0.004	0.0073	$\pm$	0.006	0.0048	$\pm$	0.006	0.0090	$\pm$	0.006
Proximity OSR(n-1)	0.1350	$\pm$	0.106	0.0241	$\pm$	0.037	0.0093	$\pm$	0.020	0.0114	$\pm$	0.022

scale	1250m			1500m			1750m			2000m		
variable	estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE		
Field area	-0.0011	$\pm$	0.002	-0.0010	$\pm$	0.002	-0.0019	$\pm$	0.003	-0.0024	$\pm$	0.004
Prop CT OSR(n-1)	-0.1585	$\pm$	0.124	-0.1210	$\pm$	0.117	-0.0938	$\pm$	0.091	-0.0932	$\pm$	0.118
Host abundance	-0.0022	$\pm$	0.012	-0.0054	$\pm$	0.015	-0.0025	$\pm$	0.012	-0.0010	$\pm$	0.010
Prop forest	0.0037	$\pm$	0.003	0.0050	$\pm$	0.003	0.0047	$\pm$	0.003	0.0046	$\pm$	0.004
Prop Grassland	0.0131	$\pm$	0.005	0.0186	$\pm$	0.004	0.0184	$\pm$	0.005	0.0181	$\pm$	0.006
Proximity OSR(n-1)	0.0154	$\pm$	0.026	0.0184	$\pm$	0.020	0.0186	$\pm$	0.029	0.0197	$\pm$	0.031

b) Parasitism rates of *Tersilochus heterocerus*:

scale	250m			500m			750m			1000m		
variable	estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE		
Field area	0.0006	$\pm$	0.002	-0.0022	$\pm$	0.004	-0.0025	$\pm$	0.004	-0.0014	$\pm$	0.003
Prop CT OSR(n-1)	0.0012	$\pm$	0.017	-0.0036	$\pm$	0.020	-0.0993	$\pm$	0.113	-0.0890	$\pm$	0.112
Host abundance	-0.0020	$\pm$	0.010	-0.0062	$\pm$	0.017	0.0024	$\pm$	0.014	0.0014	$\pm$	0.013
Prop forest	0.0160	$\pm$	0.004	0.0102	$\pm$	0.004	0.0040	$\pm$	0.004	0.0033	$\pm$	0.004
Prop Grassland	0.0107	$\pm$	0.004	0.0065	$\pm$	0.006	0.0043	$\pm$	0.005	0.0083	$\pm$	0.006
Proximity OSR(n-1)	0.1411	$\pm$	0.111	0.0261	$\pm$	0.039	0.0124	$\pm$	0.024	0.0148	$\pm$	0.027

scale	1250m			1500m			1750m			2000m		
variable	estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE		
Field area	-0.0007	$\pm$	0.002	-0.0005	$\pm$	0.001	-0.0012	$\pm$	0.002	-0.0016	$\pm$	0.003
Prop CT OSR(n-1)	-0.1675	$\pm$	0.123	-0.1200	$\pm$	0.116	-0.0992	$\pm$	0.116	-0.0975	$\pm$	0.118
Host abundance	-0.0013	$\pm$	0.010	-0.0043	$\pm$	0.014	-0.0019	$\pm$	0.011	-0.0006	$\pm$	0.010
Prop forest	0.0025	$\pm$	0.003	0.0035	$\pm$	0.003	0.0036	$\pm$	0.003	0.0033	$\pm$	0.003
Prop Grassland	0.0128	$\pm$	0.005	0.0185	$\pm$	0.004	0.0188	$\pm$	0.005	0.0191	$\pm$	0.006
Proximity OSR(n-1)	0.0195	$\pm$	0.031	0.0231	$\pm$	0.033	0.0245	$\pm$	0.034	0.0272	$\pm$	0.036

c) Parasitism rates of *Phradis* spp.:

scale	250m			500m			750m			1000m		
variable	estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE		
Field area	-0.0002	$\pm$	0.0009	-0.0008	$\pm$	0.0015	-0.0007	$\pm$	0.0012	-0.0004	$\pm$	0.0009
Prop CT OSR(n-1)	0.0156	$\pm$	0.0261	0.0017	$\pm$	0.0078	-0.0007	$\pm$	0.0065	-0.0007	$\pm$	0.0068
Host abundance	0.0211	$\pm$	0.0200	0.0075	$\pm$	0.0126	0.0047	$\pm$	0.0093	0.0024	$\pm$	0.0059
Prop forest	0.0032	$\pm$	0.0023	0.0032	$\pm$	0.0015	0.0030	$\pm$	0.0013	0.0033	$\pm$	0.0010
Prop Grassland	0.0052	$\pm$	0.0015	0.0044	$\pm$	0.0020	0.0047	$\pm$	0.0017	0.0058	$\pm$	0.0015
Proximity OSR(n-1)	0.0451	$\pm$	0.0443	0.0107	$\pm$	0.0151	0.0052	$\pm$	0.0093	0.0053	$\pm$	0.0092

scale	1250m			1500m			1750m			2000m		
variable	estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE			estimated parameter value $\pm$ SE		
Field area	-0.0003	$\pm$	0.0010	-0.0006	$\pm$	0.0012	-0.0012	$\pm$	0.0017	-0.0014	$\pm$	0.0019
Prop CT OSR(n-1)	-0.0013	$\pm$	0.0074	-0.0064	$\pm$	0.0147	-0.0090	$\pm$	0.0189	-0.0105	$\pm$	0.0213
Host abundance	0.0023	$\pm$	0.0056	0.0021	$\pm$	0.0054	0.0036	$\pm$	0.0077	0.0055	$\pm$	0.0104
Prop forest	0.0035	$\pm$	0.0010	0.0035	$\pm$	0.0010	0.0032	$\pm$	0.0012	0.0030	$\pm$	0.0014
Prop Grassland	0.0063	$\pm$	0.0014	0.0064	$\pm$	0.0015	0.0061	$\pm$	0.0016	0.0056	$\pm$	0.0019
Proximity OSR(n-1)	0.0062	$\pm$	0.0101	0.0072	$\pm$	0.0111	0.0071	$\pm$	0.0111	0.0071	$\pm$	0.0113

Appendix 3 Correlation matrix between variables included in each data set and the Variance Inflation Factor of each variable. Prop RT(OSR_{n-1}): proportion of OSR_{n-1} fields with reduced post-harvest soil tillage; Proximity (OSR_{n-1}): proximity index to OSR_{n-1} fields; Prop Grassland: proportion of grassland; Prop Forest: proportion of forest. Values are Pearson correlation coefficient. Level of significance: p<0.05= *, p<0.01= **.

Scale	Variables/Corr. Coeff	Host abundance	Field area	Prop RT (OSR _{n-1})	Proximity (OSR _{n-1})	Prop Grassland	Prop Forest	VIF
2000m	Host abundance							1.33
	Field area	-0.18						1.07
	Prop RT (OSR _{n-1})	-0.06	0.06					1.04
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.14				1.07
	Prop Grassland	0.07	0.03	-0.12	-0.02			1.14
	Prop Forest	0.42**	-0.07	0.02	0.12	-0.26		1.39
1750m	Host abundance							1.34
	Field area	-0.18						1.07
	Prop RT (OSR _{n-1})	-0.02	0.08					1.04
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.10				1.06
	Prop Grassland	0.08	-0.02	-0.14	-0.009			1.16
	Prop Forest	0.42**	-0.04	0.03	0.11	-0.26		1.40
1500m	Host abundance							1.36
	Field area	-0.18						1.08
	Prop RT (OSR _{n-1})	0.02	0.09					1.08
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.12				1.07
	Prop Grassland	0.12	-0.11	-0.21	-0.002			1.22
	Prop Forest	0.41**	-0.01	0.04	0.1	-0.26		1.41
1250m	Host abundance							1.34
	Field area	-0.18						1.13
	Prop RT (OSR _{n-1})	0.02	0.09					1.16
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.12				1.09
	Prop Grassland	0.14	-0.18	-0.21	0.004			1.25
	Prop Forest	0.38*	0.009	0.04	0.12	-0.23		1.35
1000m	Host abundance							1.36
	Field area	-0.18						1.12
	Prop RT (OSR _{n-1})	0.11	0.14					1.26
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.18				1.11
	Prop Grassland	0.17	-0.21	-0.34*	-0.002			1.31
	Prop Forest	0.38*	0.01	0.22	0.15	-0.20		1.34
750m	Host abundance							1.32
	Field area	-0.19						1.13
	Prop RT (OSR _{n-1})	0.07	0.01					1.33
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.02	-0.14	0.27				1.14
	Prop Grassland	0.18	-0.26	-0.34*	-0.01			1.32
	Prop Forest	0.38*	0.03	0.29	0.13	-0.16		1.35
500m	Host abundance							1.25
	Field area	-0.22						1.26
	Prop RT (OSR _{n-1})	0.09	-0.08					1.32
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.05	-0.15	0.31*				1.16
	Prop Grassland	0.14	-0.36*	-0.27	0.01			1.35
	Prop Forest	0.33*	0.07	0.24	-0.04	-0.20		1.27
250m	Host abundance							1.08
	Field area	-0.16						1.24
	Prop RT (OSR _{n-1})	-0.03	-0.07					1.03
	Proximity (OSR _{n-1})	-0.0008	-0.04	0.10				1.04
	Prop Grassland	0.0004	-0.39	-0.02	0.04			1.22
	Prop Forest	0.20	-0.05	0.07	-0.16	-0.12		1.11

Appendix 4 Estimated parameter values and the standard errors of each variable including in the multimodel approaches for explaining total parasitism rates (a), parasitism rates by *Tersilochus heterocerus* (b), and *Phradis* spp. (c). Here, we perform multimodel approach on 8 data sets, each one including 2 local variables and 4 landscape variables computed at the given scale.

a) Total parasitism rates:

scale	250m		500m		750m		1000m
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE
Field area	0.0004 $\pm$ 0.0020	0.18	-0.0029 $\pm$ 0.0049	0.34	-0.0030 $\pm$ 0.0048	0.37	-0.0020 $\pm$ 0.0036
Prop OSR(n-1) Red. Till.	-0.0010 $\pm$ 0.0032	0.19	0.0008 $\pm$ 0.0030	0.20	0.0032 $\pm$ 0.0071	0.24	0.0114 $\pm$ 0.0174
Host abundance	-0.0019 $\pm$ 0.0093	0.18	-0.0075 $\pm$ 0.0186	0.23	0.0002 $\pm$ 0.0131	0.22	-0.0027 $\pm$ 0.0150
Prop forest	0.0176 $\pm$ 0.0043	0.97	0.0113 $\pm$ 0.0035	0.99	0.0065 $\pm$ 0.0040	0.83	0.0059 $\pm$ 0.0036
Prop Grassland	0.0117 $\pm$ 0.0041	1.00	0.0074 $\pm$ 0.0059	0.72	0.0056 $\pm$ 0.0059	0.60	0.0106 $\pm$ 0.0059
Proximity OSR(n-1)	0.1430 $\pm$ 0.1098	0.75	0.0232 $\pm$ 0.0360	0.39	0.0076 $\pm$ 0.0175	0.24	0.0081 $\pm$ 0.0178

scale	1250m		1500m		1750m		2000m
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE
Field area	-0.0021 $\pm$ 0.0036	0.32	-0.0017 $\pm$ 0.0030	0.31	-0.0029 $\pm$ 0.0042	0.41	-0.0033 $\pm$ 0.0046
Prop OSR(n-1) Red. Till.	0.0289 $\pm$ 0.0201	0.79	0.0312 $\pm$ 0.0165	0.88	0.0234 $\pm$ 0.0197	0.71	0.0217 $\pm$ 0.0231
Host abundance	-0.0099 $\pm$ 0.0221	0.26	-0.0122 $\pm$ 0.0236	0.28	-0.0045 $\pm$ 0.0142	0.21	-0.0019 $\pm$ 0.0112
Prop forest	0.0068 $\pm$ 0.0031	0.92	0.0076 $\pm$ 0.0028	0.97	0.0071 $\pm$ 0.0031	0.93	0.0067 $\pm$ 0.0034
Prop Grassland	0.0156 $\pm$ 0.0047	0.98	0.0190 $\pm$ 0.0044	1.00	0.0181 $\pm$ 0.0049	0.99	0.0185 $\pm$ 0.0055
Proximity OSR(n-1)	0.0072 $\pm$ 0.0157	0.23	0.0095 $\pm$ 0.0184	0.27	0.0127 $\pm$ 0.0228	0.30	0.0154 $\pm$ 0.0262

b) Parasitism rates of *Tersilochus heterocerus*:

scale	250m		500m		750m		1000m
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE
Field area	0.0006 $\pm$ 0.0023	0.19	-0.0022 $\pm$ 0.0041	0.29	-0.0021 $\pm$ 0.0038	0.31	-0.0015 $\pm$ 0.0030
Prop OSR(n-1) Red. Till.	-0.0006 $\pm$ 0.0027	0.18	0.0010 $\pm$ 0.0033	0.20	0.0041 $\pm$ 0.0084	0.27	0.0140 $\pm$ 0.0196
Host abundance	-0.0028 $\pm$ 0.0105	0.19	-0.0063 $\pm$ 0.0176	0.23	0.0024 $\pm$ 0.0150	0.22	-0.0007 $\pm$ 0.0134
Prop forest	0.0170 $\pm$ 0.0044	1.00	0.0102 $\pm$ 0.0037	0.96	0.0049 $\pm$ 0.0041	0.71	0.0044 $\pm$ 0.0037
Prop Grassland	0.0107 $\pm$ 0.0043	0.94	0.0066 $\pm$ 0.0059	0.68	0.0051 $\pm$ 0.0057	0.57	0.0100 $\pm$ 0.0060
Proximity OSR(n-1)	0.1462 $\pm$ 0.1111	0.75	0.0250 $\pm$ 0.0379	0.40	0.0100 $\pm$ 0.0208	0.26	0.0106 $\pm$ 0.0212

scale	1250m		1500m		1750m		2000m
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE
Field area	-0.0014 $\pm$ 0.0028	0.27	-0.0011 $\pm$ 0.0022	0.25	-0.0018 $\pm$ 0.0032	0.33	-0.0021 $\pm$ 0.0035
Prop OSR(n-1) Red. Till.	0.0319 $\pm$ 0.0196	0.83	0.0330 $\pm$ 0.0159	0.90	0.0238 $\pm$ 0.0195	0.72	0.0197 $\pm$ 0.0220
Host abundance	-0.0086 $\pm$ 0.0205	0.25	-0.0116 $\pm$ 0.0230	0.27	-0.0037 $\pm$ 0.0134	0.21	-0.0009 $\pm$ 0.0103
Prop forest	0.0055 $\pm$ 0.0033	0.84	0.0067 $\pm$ 0.0029	0.93	0.0059 $\pm$ 0.0032	0.87	0.0054 $\pm$ 0.0036
Prop Grassland	0.0155 $\pm$ 0.0047	0.99	0.0190 $\pm$ 0.0044	1.00	0.0185 $\pm$ 0.0048	1.00	0.0198 $\pm$ 0.0052
Proximity OSR(n-1)	0.0091 $\pm$ 0.0184	0.25	0.0122 $\pm$ 0.0218	0.31	0.0171 $\pm$ 0.0277	0.36	0.0224 $\pm$ 0.0328

c) Parasitism rates of *Phradis* spp.:

scale	250m		500m		750m		1000m
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE
Field area	-0.0002 $\pm$ 0.0008	0.18	-0.0007 $\pm$ 0.0014	0.27	-0.0006 $\pm$ 0.0012	0.29	-0.0004 $\pm$ 0.0009
Prop OSR(n-1) Red. Till.	-0.0002 $\pm$ 0.0010	0.18	0.0001 $\pm$ 0.0009	0.19	0.0001 $\pm$ 0.0012	0.18	0.0008 $\pm$ 0.0021
Host abundance	0.0409 $\pm$ 0.0182	0.65	0.0204 $\pm$ 0.0222	0.53	0.0144 $\pm$ 0.0194	0.46	0.0069 $\pm$ 0.0121
Prop forest	0.0013 $\pm$ 0.0018	0.44	0.0023 $\pm$ 0.0019	0.70	0.0024 $\pm$ 0.0016	0.79	0.0030 $\pm$ 0.0012
Prop Grassland	0.0051 $\pm$ 0.0015	0.99	0.0040 $\pm$ 0.0021	0.87	0.0043 $\pm$ 0.0019	0.92	0.0057 $\pm$ 0.0015
Proximity OSR(n-1)	0.0247 $\pm$ 0.0343	0.44	0.0092 $\pm$ 0.0139	0.40	0.0052 $\pm$ 0.0093	0.31	0.0053 $\pm$ 0.0092

scale	1250m		1500m		1750m		2000m
variable	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE	Relative variable importance	parameter estimated value $\pm$ SE
Field area	-0.0005 $\pm$ 0.0009	0.27	-0.0007 $\pm$ 0.0012	0.33	-0.0013 $\pm$ 0.0017	0.45	-0.0014 $\pm$ 0.0019
Prop OSR(n-1) Red. Till.	0.0014 $\pm$ 0.0014	0.26	0.0023 $\pm$ 0.0038	0.34	0.0022 $\pm$ 0.0039	0.31	0.0024 $\pm$ 0.0044
Host abundance	0.0053 $\pm$ 0.0099	0.29	0.0054 $\pm$ 0.0100	0.29	0.0095 $\pm$ 0.0147	0.38	0.0146 $\pm$ 0.0189
Prop forest	0.0033 $\pm$ 0.0011	0.97	0.0034 $\pm$ 0.0011	0.97	0.0031 $\pm$ 0.0013	0.92	0.0027 $\pm$ 0.0016
Prop Grassland	0.0062 $\pm$ 0.0015	1.00	0.0064 $\pm$ 0.0016	1.00	0.0058 $\pm$ 0.0017	0.99	0.0053 $\pm$ 0.0020
Proximity OSR(n-1)	0.0058 $\pm$ 0.0096	0.35	0.0065 $\pm$ 0.0104	0.37	0.0064 $\pm$ 0.0104	0.36	0.0065 $\pm$ 0.0106

CHAPITRE 5

**Acquisition de connaissances sur l'état
nutritionnel du parasitoïde univoltin
Tersilochus heterocerus au champ.**

Chapitre 5 : Acquisition de connaissances sur l'état nutritionnel du parasitoïde univoltin *Tersilochus heterocerus* au champ.

Ce chapitre vise à répondre à notre cinquième question de recherche et consiste à étudier l'alimentation des parasitoïdes adultes capturés au champ. Pour cela nous avons choisi de travailler sur l'espèce *Tersilochus heterocerus* car nos travaux précédents ont montré qu'elle était responsable de la majorité du parasitisme des larves de méligèthes. Des travaux récents sur d'autres modèles d'études en condition contrôlée ont montré que les parasitoïdes se nourrissaient de ressources glucidiques et que cela entraînait une augmentation de leur fitness (Steppuhn and Wäckers, 2004 ; Luo et al., 2010). Cependant les connaissances autour de l'alimentation glucidique des parasitoïdes adultes au champ reste relativement faibles (mais voir Desouhant et al., 2010). Dans cette étude nous avons donc étudié les teneurs en glucide des parasitoïdes capturés à l'émergence et au champ par chromatographie liquide à haute performance échangeuse d'anions (HPAEC).

Ce genre d'approche n'a encore jamais été réalisée sur les parasitoïdes des méligèthes. Cette étude constitue donc une étape importante dans la conception de stratégies de lutte biologique par conservation sur colza. Tout d'abord, nos travaux vont permettre d'évaluer l'intérêt d'apporter ou d'augmenter les ressources glucidiques au sein ou aux abords des parcelles en dehors des périodes de floraison du colza. Ensuite, ces éléments de connaissance vont pouvoir potentiellement éclairer les effets de l'environnement paysager sur les taux de parasitisme mis en évidence précédemment.

Ce travail fait l'objet du chapitre 5 et correspond à un article soumis à la revue *Biological Control* en octobre 2010 et intitulé : ***“Nutritional state of pollen beetle parasitoids foraging in the field”***.

Nutritional state of pollen beetle parasitoids foraging in the field

Adrien Rusch^{a*}, Séverine Suchail^b, Muriel Valantin-Morison^a, Jean-Pierre Sarthou^{c,d}, Jean Roger-Estrade^{a,e}

^a INRA, UMR211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, 78850, Thiverval-Grignon, France

^b Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, UMR 406 Abeilles et Environnement Site Agroparc, F-84914, Avignon, France

^c University of Toulouse, INPT-ENSAT, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326, Castanet Tolosan, France

^d INRA, UMR1201 DYNAFOR, F- 31326, Castanet-Tolosan, France.

^e AgroParisTech, UMR 211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, BP 01, F-78850 Thiverval-Grignon, France

ABSTRACT

Parasitoid wasps are important biological agents of insect pest control in agroecosystems. Many laboratory studies have demonstrated that parasitoids of various species depend on sugar sources such as nectar or honeydew. However, studies about nectar acquisition by parasitoids foraging in the field are scarce. *Tersilochus heterocerus* is one of the more abundant and widespread parasitoids of the pollen beetle (*Meligethes aeneus* F). Different studies have hypothesized nectar acquisition by *T. heterocerus* but nothing is known about the nutritional ecology of this species. In this study we examined the nutritional state of *T. heterocerus* at the time of emergence and foraging in the field using High-Performance Anion-Exchange Chromatography (HPAEC). Our study revealed that *T. heterocerus* feed on sugar when foraging in the field. We found particularly that: (i) parasitoids emerge with relatively small amounts of sugar composed mainly of trehalose, glucose and fructose, (ii) the first parasitoids caught just after they appeared in the field at the beginning of oilseed rape flowering had consumed important amounts of sugar reserves, and (iii) the total amount of sugars at the end of flowering was always significantly higher than the total amount of sugars at the beginning of flowering. This study provides valuable insights into the acquisition of sugar in the field by the parasitoid *T. heterocerus* and suggests nectar acquisition in the field or in the surrounding environment habitats depending on nectar availability in the landscape.

Keywords: Oilseed rape; *Tersilochus heterocerus*; Parasitoid; Nectar; Carbohydrate; HPAEC; Conservation biological control

1 Introduction

Parasitoid wasps are important biological control agents in agroecosystems. Various studies have reported that floral resources can provide key energetic elements to parasitoids

which can lead to enhanced pest biocontrol (Berndt et al., 2002; Tylianakis et al., 2004). It has been demonstrated that some parasitoids particularly depend on carbohydrates as energy sources and that the availability of suitable sugar sources can play a major role in adult parasitoid longevity, fecundity, searching behavior and population dynamics (Lavandero et al., 2005; Winkler et al., 2006; Lee and Heimpel, 2008). The major carbohydrate sources for adult parasitoids are believed to be sugar-rich materials derived from plants, such as nectar or extrafloral nectar, and honeydew (Jervis et al., 1993, Wäckers and van Rijn, 2005). For host-feeding parasitoids, host haemolymph can also provide sugar but is generally considered as a poor source because levels of carbohydrates are generally very low (Steppuhn and Wäckers, 2004).

Sugar feeding enables parasitoids to maintain a high level of glycogen and sugar reserves (Olson et al., 2000; Fadamiro et al., 2005) and slows the rate of lipid decline (Lee et al. 2004). Whereas lipid reserves do not increase with the consumption of sugar rich food (i.e. lipogenesis does not occur in adult parasitoids) (Giron and Casas, 2003), it has been proved that carbohydrate levels increase with the consumption of sugar and are thus considered as a good indicator of the parasitoid's nutritional state in the field (Casas et al., 2003; Steppuhn and Wäckers, 2004, Lee et al., 2004).

Complex landscapes with a high proportion of semi-natural habitats have been proved to support higher natural pest control by parasitoids than simple landscapes with small amounts of semi-natural-habitats (Bianchi et al., 2006). This positive effect of landscape complexity on biological control is assumed to be due to the provision of key resources for parasitoids such as food, overwintering sites or alternative hosts (Landis et al., 2000). A thorough understanding about biology and patterns of resource utilization by parasitoids is necessary to interpret parasitism and population dynamics at the landscape level (Costamagna and Landis, 2004). However, such knowledge is usually lacking for numerous parasitoid species. In this paper, we focus on food resource acquisition of parasitoids foraging in the field.

Tersilochus heterocerus Thomson, 1889, (Hymenoptera: Ichneumonidae) is one of the three more abundant and widespread parasitoids of pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.), a major oilseed rape (*Brassica napus* L.) pest, and can cause a high level of mortality in the pest population (Ulber et al., 2010). It is a univoltine, koinobiont, larval endoparasitoid of pollen beetle larvae (Jourdheuil, 1960). Adults appear in the oilseed rape crop at the beginning of flowering (i.e. end of April, beginning of May) and females lay their eggs into host larvae contained in buds or open flowers. Then, pollen beetle larvae drop onto the ground and the parasitoid completes its larval development in a few days, kills its host and pupates in the top centimetres of the soil. *T. heterocerus* overwinters as diapausing adults in cocoon and adults emerge the following spring from the soil of the previous-year oilseed rape fields (Ulber et al., 2010). According to Jourdheuil (1960), this species does not feed during imaginal activity and sexual maturation occurs during diapause and depends solely on lipid reserves accumulated during larval development within the host body. Females emerge with a high quantity of already mature eggs and can therefore rapidly parasitize pollen beetle larvae in the field (Jourdheuil, 1960).

However, despite the observations by Jourdheuil (1960), various authors think that adult parasitoids of pollen beetle probably search for nectar in the field and in the surrounding environment, though no proof has as yet been found (Büchi, 2002; Thies et al., 2003; Jönsson et al., 2005; Zaller et al., 2009; Chapter 4). For instance, one of the potential explanations of the positive effect of landscape complexity or wild flower strips on parasitism rates of the pollen beetle is that parasitoid populations may benefit from the higher nectar availability found in complex landscapes or in flower strips suggesting nectar exploitation by parasitoids during the imaginal stage (Büchi, 2002; Thies et al., 2003; Chapter 4). While there is now increasing proof that adults of various parasitoid species generally use sugar sources in laboratory and field conditions to satisfy their energetic needs (Jervis et al., 1993; Steppuhn and Wäckers, 2004), nothing is known about the nutritional state of pollen beetle parasitoids in the field although they are major biological agents receiving growing attention (Ulber et al., 2010).

In the context of conservation biological control there is now a need to examine the nutritional state of pollen beetle parasitoids when they are foraging in the field. Moreover, collecting data about the nutritional state of parasitoids in the field could contribute to a better understanding of patterns of parasitism at the landscape level. Hence, the aim of this study is to provide detailed information on the feeding history, the nutritional state and the type of food sources consumed by *T. heterocerus* foraging in the field.

2 Material and Method

2.1 Field experiments and sites

The experiment was conducted in 2009 and 2010 in four agricultural fields (two different fields for each year) located in the same region in north-western France in a sub-Oceanic climate zone (49°05'N, 1°15' E). The landscape of this region is relatively complex and mainly characterized by a mosaic of arable land and semi-natural habitats which consist of small forest fragments, hedgerows and grasslands. The mean proportion of semi-natural habitats in a 2000 m radius circular sector around each field was 36.14 % $\pm$ 19.3 % and was mainly composed of forest and grassland (calculated using ArcGis software (Version 9.2, ESRI)). Oilseed rape (cv. 'Kadore') fields at least 4km apart were sown by the participating farmers between the 28th of August and the 3rd of September for both years. In each field, all samples were made on a 1 ha zone in the centre of the field, which was untreated with pesticides throughout the growing season. Control adult specimens were obtained from cocoons (thus containing diapausing adults) collected in the soil of an experimental plot located in the INRA experimental station, Grignon, France. The plot was grown with oilseed rape the previous year and was not tilled after harvest in order to maximise parasitoid survival during the following winter (Nilsson, 2010).

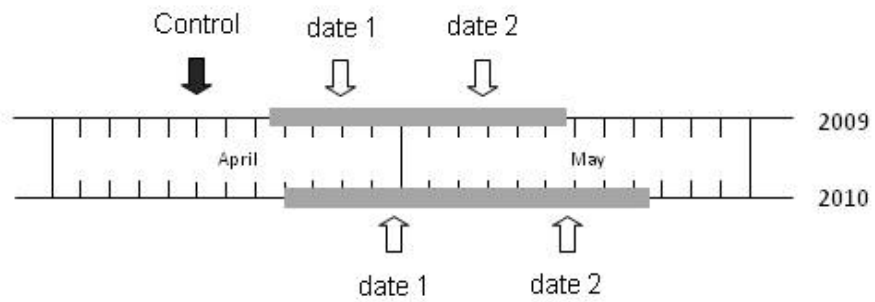


Figure 5. 1: Sampling dates of parasitoids before (Control, black arrow) and during (date1 and date2, white arrows) flowering of oilseed rape (in grey) for 2009 and 2010.

2.2 Insect sampling

T. heterocerus were collected in the 1 ha zone of each field by sweep net sampling during flowering of oilseed rape, between 11:00 and 16:00 at two different dates for each year. All individuals collected were sampled the same day for each collection date. The two different dates were selected according to their positions within the flowering period (Fig 5.1) and climatic conditions (sunny, non windy and dry days). Because parasitoids appear in the crop at the beginning of flowering and are visible until its end (Ulber et al., 2010), we sampled adults in the field to study nutritional states at these two stages: on the 24th of April and the 05th of May in 2009 and the 29th of April and the 17th of May in 2010 (Fig 5.1). In both years, the presence of parasitoids was checked before and on the first day of flowering by sweep net sampling to ensure that no parasitoid was already foraging in the fields, which was the case. Just after sampling, all parasitoids were stored in plastic bags at -22°C for subsequent identification, enumeration and analyses.

To determine the initial sugar levels at the time of emergence, the control parasitoids within cocoons were sampled in 2010 just before emergence (i.e. in mid-April). Cocoons were extracted by washing 20 undisturbed soil corings, equally distributed across the field, under abundant water. At the time of emergence, we collected 70 males and 70 females of *T. heterocerus*, considered as the control specimens (i.e. unfed individuals). Of these unfed parasitoids, 25 individuals of each sex were used for preliminary analysis to calibrate the minimum number of individuals required for quantifying sugar content by High-Performance Anion-Exchange Chromatography (HPAEC) analysis (data not shown).

2.3 HPAEC analysis

All samples were then conserved in an Eppendorf tube containing 1ml 70% ethanol and stored at room temperature until biochemical analysis. The ethanol was evaporated at room temperature and all individuals were then weighed separately with the same microbalance just before analysis. For each sex at each date of each year, we analysed 3 replicates of pooled individuals (by 5, by 10 or by 15 depending on the number of parasitoids sampled) because preliminary analysis revealed that sugar concentrations contained in one specimen were too low to quantify and that using pools of 5 specimens allowed quantification (data not shown). Individuals were diluted with 500 µl of ultrahigh-quality water (18.2mΩ) and crushed using an automatic homogenizer (IKA® RW14 basic). Specimens were then centrifuged at 13000 r.p.m. for 10 minutes. We collected the 500 µl of the supernatant and passed it through a 0.2 µm mixed cellulose ester membrane filter using a 1 ml syringe (Hamilton®). For each sample, 120 µl was injected into HPAEC Dionex ICS-3000 equipment. Separation of carbohydrates was carried out on a CarboPac PA-1 guard column (4 x 50 mm) and a CarboPac PA-1 anion-exchange column (4 x 250 mm) using H₂O (eluent A) and 250mM NaOH with 4mM sodium acetate (eluent B) under isocratic mode with the A/B ratio (48:52, v/v) as mobile phase at a constant flow rate of 0.7ml/min. Carbohydrates were monitored by pulsed amperometric detection (PAD). Curves of sugars were obtained for sorbitol, mannitol, trehalose, glucose, fructose, melibiose, saccharose, melezitose, raffinose and erlose by injecting calibration

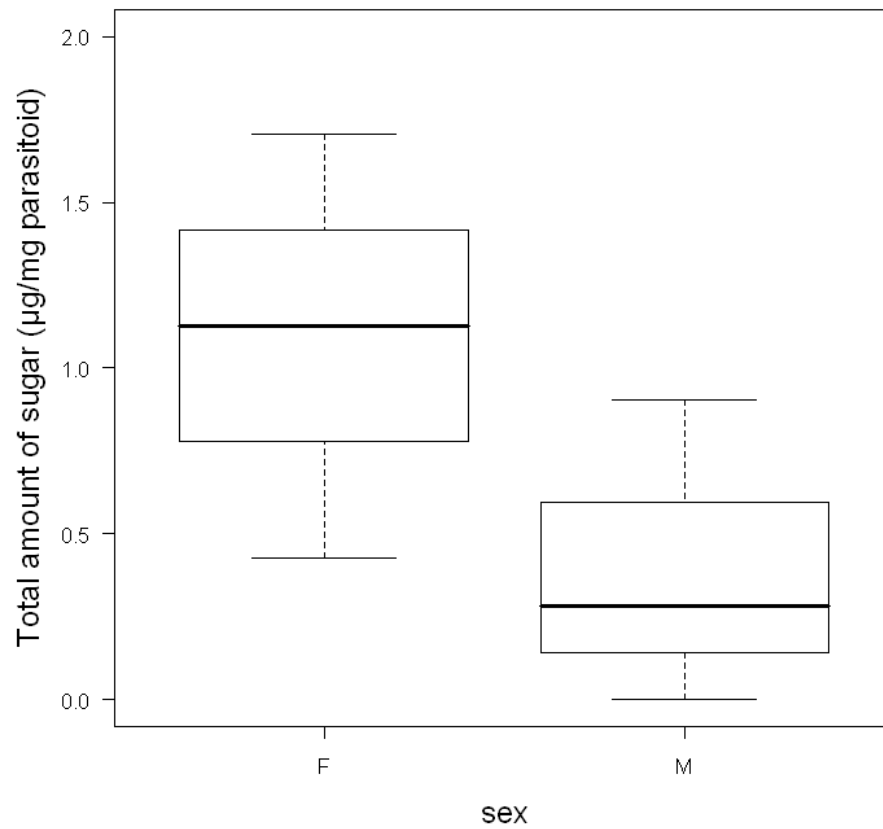


Figure 5. 2: Box-plot representing the total amount of sugars (µg/mg of parasitoid) for male and female parasitoids at the time of emergence (i.e. unfed individuals).

standards with different concentrations of 2.5 nmoles, 5 nmoles, 7.5 nmoles, 10 nmoles, 12.5 nmoles and 15 nmoles of these sugars. The concentrations of each sugar were analyzed using the program CHROMELEON version 6.7.

2.4 Physiological parameters

We used two different physiological parameters to describe the nutritional state and the feeding history of field collected parasitoids (Steppuhn and Wäckers, 2004; Desouhant et al., 2010): the overall sugar content resulting from the sum of all amounts of all sugar types and the ratio between the sum of all amounts of all sugar types except fructose and the sugar sum (defined as the ρ ratio by Desouhant et al. (2010)). Laboratory approaches on several parasitoid species (e.g. *Cotesia glomerata* L. (Hymenoptera: Braconidae), *Microplitis mediator* Haliday (Hymenoptera: Braconidae), *Venturia canescens* Gravenhorst (Hymenoptera: Ichneumonidae)) have demonstrated that the former parameter provides information about the time since the last meal (parasitoids that fed recently having a higher total amount of sugar than earlier-fed or starved individuals) and that the latter parameter is a nutritional index which enables the differentiation between fed and unfed parasitoids (unfed individuals having a higher index than fed ones) (Steppuhn and Wäckers, 2004; Desouhant et al., 2010). In the present study we only measured carbohydrate amounts as they are a good indicator of the acquisition of food in non host-feeder parasitoids (Desouhant et al., 2010), which is the case of *T. heterocerus*. Because larger individuals were assumed to have greater nutrient stores, the measured sugar concentrations were expressed relative to insect weight.

2.5 Statistical analysis

The data were not normally distributed (Shapiro-Wilk's test) and the variance heterogeneity was high (Levene's test). Therefore, non-parametric statistical methods were used to check for significant differences between groups for each year (Control, sex, sampling date). We used the Kruskal-Wallis test ($\alpha = 0.05$) to test for differences between groups followed by a post-hoc test to make pair-wise comparisons, following Siegel and Castellan (1988). In order to test the effect of the sampling date on the nutritional state of the parasitoids and because univoltine parasitoids of pollen beetle are known to appear at the beginning of the flowering period, the total sugar amount was also expressed relatively to the number of days since the beginning of flowering of each year. All statistical analyses were performed using the statistical program R (version 2.8, 2008).

3 Results

3.1 Sugar levels at the time of emergence

The total amount of sugars in *T. heterocerus* parasitoids at the time of emergence was $0.74 \pm 0.62 \mu\text{g}$ (mean $\pm$ SE; $n = 90$) per mg of parasitoid. We found no statistical difference between the total amount of sugars contained in males and females in control specimens ($\chi^2 =$

Table 5. 1: Mean individual weights, total sugar amounts and ρ ratio values for male and female parasitoids at the time of emergence (Ctrl), at the beginning of flowering (date 1) and at the end of flowering (date2) in 2009 and 2010. ‘-’ in the female column indicates that no specimens were sampled at this date.

Variables	year	date	Male	Female
Mean individual weight (mg)	Ctrl	-	0.36 ± 0.03	0.44 ± 0.01
	2009	1	0.21 ± 0.06	0.26 ± 0.05
		2	0.42 ± 0.07	0.31 ± 0.06
	2010	1	0.33 ± 0.07	-
		2	0.50 ± 0.03	0.41 ± 0.08
Total sugar content ($\mu\text{g}/\text{mg}$ of parasitoid)	Ctrl	-	1.09 ± 0.64	0.40 ± 0.46
	2009	1	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00
		2	0.97 ± 1.22	0.00 ± 0.00
	2010	1	0.68 ± 0.65	-
		2	5.32 ± 0.77	1.29 ± 1.23
ρ ratio	Ctrl	-	0.55 ± 0.51	1.00 ± 0.00
	2009	1	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00
		2	0.50 ± 0.25	0.00 ± 0.00
	2010	1	0.36 ± 0.28	-
		2	0.55 ± 0.01	0.69 ± 0.24

2.33, $df = 1$, $P = 0.126$). Males contained an average amount of total sugars of $0.39 \pm 0.46 \mu\text{g}$ per mg of parasitoid ($n = 45$) and females contained an average amount of total sugars of $1.08 \pm 0.63 \mu\text{g}$ per mg of parasitoid ($n = 45$) (Fig 5.2). However, in terms of composition, the HPAEC sugar spectrums revealed differences between males and females. Trehalose was the main sugar found in females (it represented 100% of the total sugar concentration for females) but glucose and fructose were also detected in very low, unquantifiable concentrations. HPAEC sugar spectrums revealed that males at the time of emergence were composed of trehalose (21 % of the total sugar concentration), glucose (53 % of the total sugar concentration) and fructose (26 % of the total sugar concentration) (see chromatogram in Figure 5.3).

3.2 Sugar levels of males and females in the field

The total amounts of sugars in parasitoids sampled in the field are presented in Table 5.1 and Figure 5.4. Illustrations of chromatograms for male and female are given in Figure 5.3. In 2009 at the beginning of flowering (i.e. date 1), the total amount of sugars for both sexes was significantly lower than the respective control ($\chi^2 = 7.17$, $df = 1$, $P < 0.05$) because no sugar was quantifiable even if trehalose and saccharose were detected during the analysis. At the end of flowering (i.e. date 2) in 2009, the sugar content of males rose to $0.97 \pm 1.22 \mu\text{g}$ per mg of parasitoid (mainly glucose, fructose and trehalose (not quantifiable)) while no sugar was quantifiable for females (Table 5.1). At the end of flowering, the total amount of sugar for males was significantly higher than the sugar content of males at the beginning of flowering ($\chi^2 = 7.17$, $df = 1$, $P < 0.05$) but there was no significant difference with the sugar content of males at the time of emergence ($\chi^2 = 0.006$, $df = 1$, $P = 0.93$) (Table 5.1).

In 2010, only males were captured at the beginning of flowering and the total amount of sugars at that time was not significantly different from the amount of sugars in the male specimens at the time of emergence ($\chi^2 = 0.02$, $df = 1$, $P = 0.87$) (Table 5.1). Sugars of males at this date were mainly composed of glucose and fructose although trehalose, melibiose and saccharose were also detected in insufficient amounts for quantification. At the end of flowering in 2010, the total amount of sugars in males was significantly higher than sugar content of males at the time of emergence ($\chi^2 = 8.30$, $df = 1$, $P < 0.05$) and at the beginning of flowering ($\chi^2 = 8.33$, $df = 1$, $P < 0.05$) as it rose to $5.32 \pm 0.77 \mu\text{g}$ per mg of parasitoid (Table 5.1). Females sampled at the end of flowering in 2010 were found to contain $1.29 \pm 1.23 \mu\text{g}$ of total sugar per mg of parasitoid (Table 5.1). This was significantly lower than the sugar content of males at the same date ($\chi^2 = 8.30$, $df = 1$, $P < 0.05$) but not significantly different from the female specimens at the time of emergence ($\chi^2 = 0.64$, $df = 1$, $P = 0.42$) or from the sugar content of males at the beginning of flowering ($\chi^2 = 1.64$, $df = 1$, $P = 0.19$). Sugars of males and females at this date were mainly composed of glucose and fructose although melibiose, saccharose and erlose were also detected in insufficient amounts for quantification.

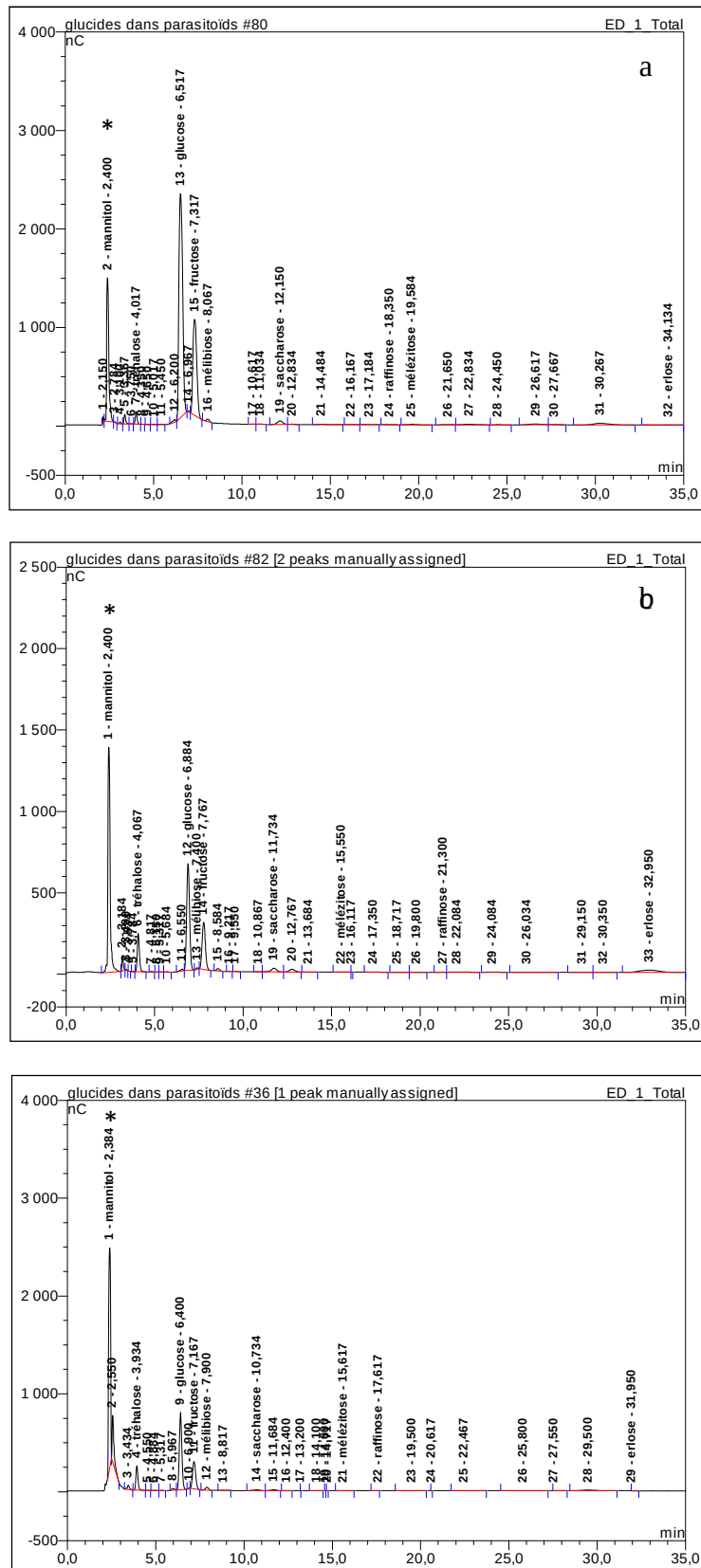


Figure 5. 3: Chromatograms of extracts of *Tersilochus heteroceris* individuals male (a) and female (b) sampled at the end of flowering in 2010 and male at emergence (c). “*”= do not take into account as peaks come from filters used.

3.3 Sugar levels of adults in the field since the beginning of flowering

When considering the two years separately we always found that the total amounts of sugars in parasitoids at the end of flowering were significantly higher than the total amount of sugars at the beginning of flowering (Fig 5.4). When considering the two years together (i.e. the total amount of sugars expressed relative to the beginning of flowering) we found a significant effect of the number of days since the beginning of flowering on the total amount of sugars found in parasitoids ($\chi^2 = 26.46$, $df = 4$, $P < 0.05$) (Fig 5.4). We found no sugar in parasitoids caught 4 days after the beginning of flowering (i.e. a few days after their emergence), while the total amounts of sugar in parasitoids sampled 8 days and 16 days after the beginning of flowering were respectively 0.68 ± 0.65 μg per mg of parasitoid and 0.65 ± 1.08 μg per mg of parasitoid. At 8 and 16 days after the beginning of flowering the total amounts of sugars were not significantly different from those in unfed individuals (i.e. emergence) (Fig 5.4). At 26 days after flowering we found significantly higher amounts of sugars in parasitoids than at any other date (3.31 ± 2.32 μg per mg of parasitoid), indicating higher nectar exploitation and recent acquisition by adults.

3.4 The ρ ratio values and patterns of feeding history in the field

The ρ ratio for specimens at the time of emergence was 0.55 ± 0.51 for males and 1.00 ± 0 for females (Table 5.1). In 2009, the ρ ratios at the beginning of flowering for males and females and at the end of flowering for females were null as no sugar was quantifiable for these modalities. There was a significant effect of sampling date on the ρ ratio values for males ($\chi^2 = 7.2132$, $df = 2$, $P < 0.05$). At the end of the flowering period the ρ ratio value was 0.50 ± 0.25 for males (Table 5.1). This value was significantly different from the ρ ratio at the beginning of flowering ($\chi^2 = 7.1739$, $df = 1$, $P < 0.5$) but not significantly different from the ratio of males at the time of emergence ($\chi^2 = 0.99$, $df = 1$, $P = 0.31$).

In 2010, we found no significant differences between the ρ ratios of males at the time of emergence, the beginning of flowering and the end of flowering ($\chi^2 = 1.36$, $df = 2$, $P = 0.50$) (Table 5.1, Fig 5.5). The ρ ratio of females at the end of flowering in 2010 was significantly lower than the ρ ratio of females at the time of emergence ($\chi^2 = 5.88$, $df = 1$, $P < 0.05$).

The combination of the total amount of sugar and the ρ ratio values made it possible to discriminate between females that had fed before being caught in the field and females at the time of emergence (i.e. unfed) (Fig 5.5). However, we were not able to distinguish males caught in the field from unfed males because there was no significant difference between ρ ratio values. These two physiological parameters also made it possible to distinguish between parasitoids caught in the field at the beginning and at the end of flowering (Fig 5.5).

4 Discussion

Floral resources in agroecosystems can stimulate natural enemy populations and the regulation function they provide (Gurr et al., 2005; Heimpel and Jervis, 2005). Indeed, it can

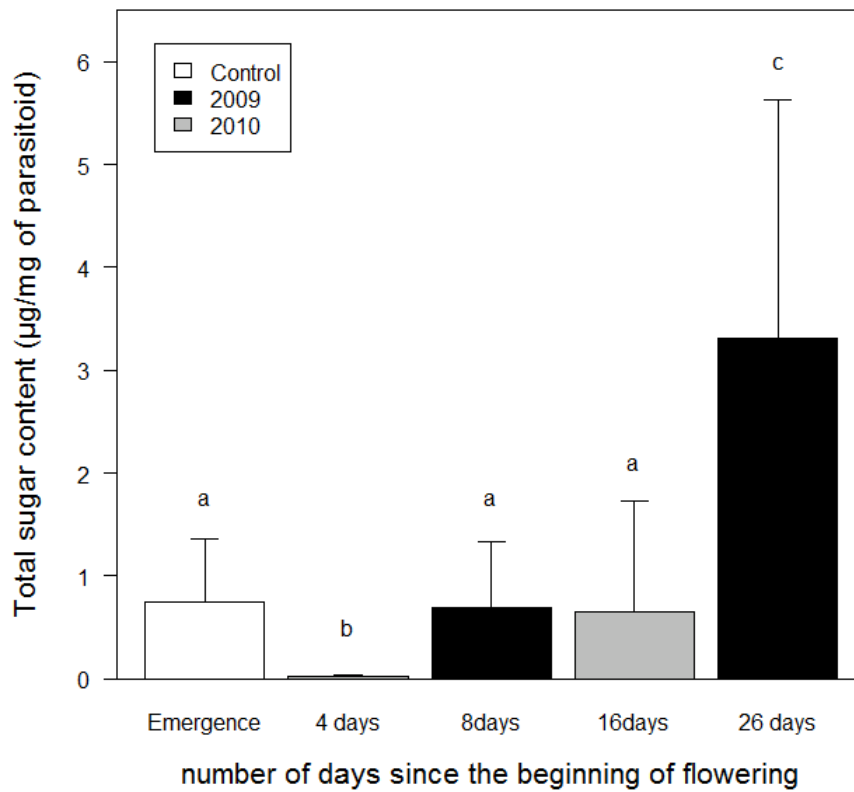


Figure 5. 4 Mean total sugar amounts and standard errors measured in adult parasitoids in relation to the time since the beginning of oilseed rape flowering. Control specimens sampled at the time of emergence are represented by white bars; specimens sampled in 2009 are represented by grey bars; specimens sampled in 2010 are represented in black bars. Different letters indicate significant differences between dates ($\alpha = 0.05$).

increase natural enemies' efficiency by increasing longevity and fecundity, or changing the sex-ratio (Berndt and Wratten, 2005). However, knowledge about energy acquisition in the field of pollen beetle parasitoids had never before been examined.

The major finding of this study is that one of the most abundant and widespread univoltine parasitoids of pollen beetle, *T. heterocerus*, feeds on sugar when foraging in the field. The overall content of sugar found in control and foraging individuals suggests that (i) parasitoids emerge with relatively small amounts of sugar composed mainly of trehalose, glucose and fructose, (ii) the first parasitoids caught just after they appeared in the field had consumed high amounts of sugar reserves, and (iii) the total amount of sugars then increases with the number of days since the beginning of oilseed rape flowering.

The high amount of disaccharide trehalose (the common insect haemolymph sugar, (Wäckers, 2001)) in parasitoids at the time of emergence (particularly for females) can be interpreted as the result of parasitoid larval feeding on its host (i.e. the pollen beetle larva) just after pollen beetle pupation in the soil. Indeed, if it is admitted that *T. heterocerus* is a non-host feeder parasitoid at the adult stage, the young parasitoid larvae developing in pollen beetle larva have no lipid reserves in early development stages and, thus, feed on host haemolymph for maintenance and development (Jourdheuil, 1960).

Flight is a highly energy-demanding behaviour and carbohydrates are known to constitute the main fuel for flight in most hymenopteran species (Casas et al., 2003; Wanner et al., 2006). Moreover, *T. heterocerus* emerges from previous year oilseed rape fields and is assumed to fly towards the host field by upwind anemotaxis, directly searching for hosts (Jourdheuil, 1960; Williams et al., 2007). Hence, such flying patterns represent substantial energy consumption for parasitoids, which could explain why parasitoids sampled at the beginning of flowering (i.e. just after arriving in the fields) have lower levels of sugar content than the total amounts of sugar in parasitoids at the time of emergence in 2009. In 2010, the sampling date at the beginning of the flowering stage was later than the one in 2009 due to the climatic conditions. This may explain why we found no difference in sugar content between specimens at the emergence and at the beginning of flowering for this year. Indeed, parasitoids may have been able to feed on sugar sources eight days after the beginning of flowering in 2010.

Referring to the literature on other parasitoid species (Steppuhn and Wäckers, 2004; Desouhant et al., 2010), we used the total amount of sugar and the ρ ratio as parameters that together provide information about the time since the last meal and allow differentiation between fed and unfed individuals. The female specimens at the time of emergence had significantly higher ρ ratios and significantly lower amounts of sugar than field-caught parasitoids, which is consistent with results on other unfed parasitoid species. However, the ρ ratios of males at the time of emergence showed high variability and it was not possible to differentiate between males caught in the field and males caught at the time of emergence. This is undoubtedly due to the fact that we found no sugar in one of the 3 pooled replicates for males at the time of emergence whereas the other 2 had relatively high ratios equivalent to values of unfed females (ρ ratios = 1.00 and 0.65, Fig 4). As the HPAEC is able to detect very

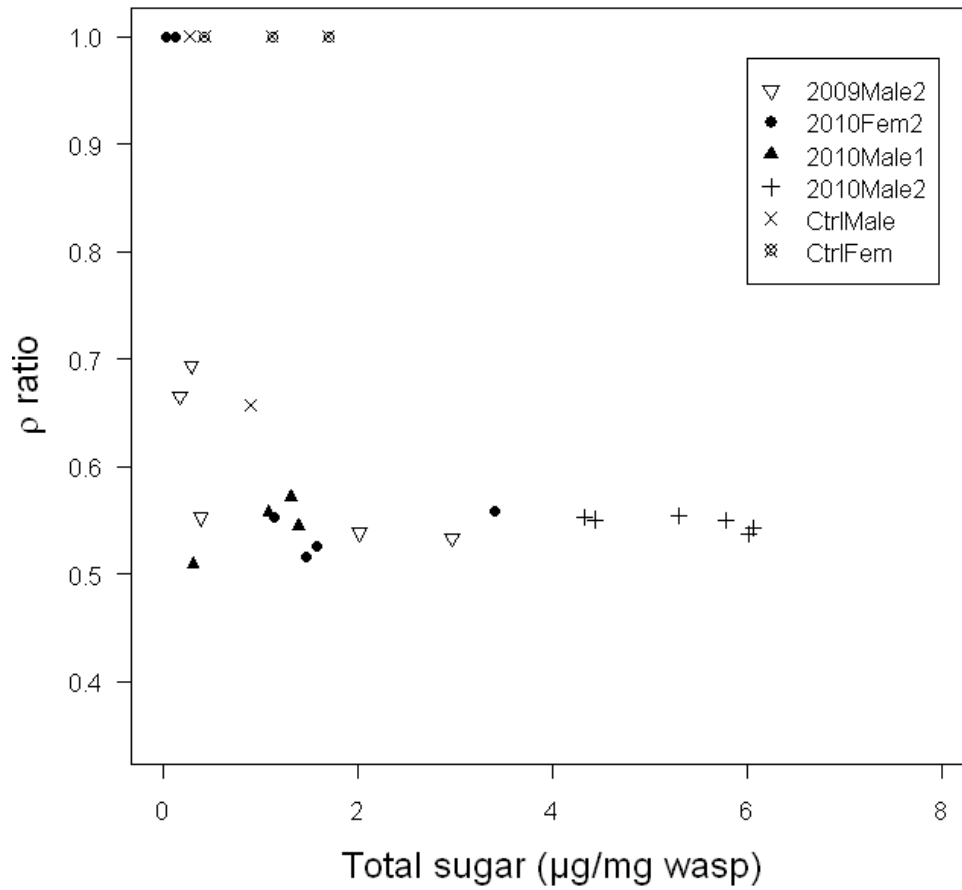


Figure 5. 5: Plot of the overall sugar content ($\mu\text{g/mg}$ of parasitoid) versus the ρ ratio for each pool of individuals sampled at the time of emergence (control (Ctrl)) and sampled in the field and for each treatment: Sex (Male / Female), sampling date (Date 1 / Date 2), year (2009 / 2010).

low amounts of sugar in the standards (0,56 $\mu\text{g/mL}$), we have strong confidence in the results displayed by our analyses.

All field-caught specimens that had fed (i.e. where we were able to quantify sugar amount) had comparable ρ ratios (≈ 0.5) which were significantly lower than those of control females, and an overall content of sugar increasing with the number of days since the beginning of flowering. This indicates that parasitoids foraging in the field consume sugar and that adults caught at the end of flowering have consumed more sugar or have fed more recently than individuals at the beginning of flowering (Steppuhn and Wäckers, 2004). These unreported results for this species are consistent with previous findings on other parasitoid species in which sugar consumption by parasitoids in the field have been found (Casas et al., 2003; Lavandero et al., 2005; Lee et al., 2006). Since the koinobiont parasitoid *T. heterocer* does not feed on hosts during the imaginal stage and has never been observed feeding on honeydew (Jourdeuil, 1960), our results strongly suggest that adults use nectar for carbohydrate acquisition after host field localization when foraging in the field and its surroundings.

HPAEC analyses may also provide insights into the food sources used as it allows characterizing a broad sugar profile (Steppuhn and Wäckers, 2004). Honeydew for example, is known to often contain specific sugars such as erlose or melezitose (Wäckers, 2001). In our study, sugar profiles do not show such specific composition, suggesting that parasitoids have not fed on honeydew. Our analysis revealed glucose and fructose which are the main sugars found in various floral and extrafloral nectars. Therefore, we were not able to identify specific food sources.

Parasitoids may use oilseed rape nectar as it represents an enormous amount of food in the landscape during flowering (Westphal et al., 2003). However, nectars of numerous oilseed rape cultivars have been examined and provide unambiguous evidence that the total amounts of sugar are higher at the beginning of flowering than at the end (Pierre et al., 1999). Hence, the fact that in our study the total sugar amount of parasitoids was significantly higher at the end of flowering may also suggest nectar acquisition in other plants within the field or in the surrounding habitats at that time. Therefore, our results suggest nectar exploitation by parasitoids either in the crop or in the surroundings depending on nectar availability at the landscape scale during the imaginal stage. Carbohydrates exploitation in the surrounding habitats by *T. heterocer* is in accordance with previous results from Büchi (2002) who found increased parasitism rates of pollen beetle larvae resulting from this species in fields with adjacent wild flower strips.

Our results also indicate that at the end of flowering the sugar content of females was null in 2009 and comparable to sugar content of males at the beginning of flowering in 2010. These results are consistent with the knowledge about *T. heterocer* biology and ecology. Indeed, Jourdeuil (1960) reported that males always emerge a few weeks before females (protandry phenomenon) and the sexes have very different behaviours. Just after emergence females immediately and actively forage for hosts in the field whereas males tend to fly in groups and can be found in the field and its immediate surroundings. Moreover, host-foraging is known to be one of the most energy-demanding processes (Jervis et al., 2007). Therefore,

the higher amount of sugar found in males corresponds to the observation that males have much more time for food-foraging and that the females' priority is to find hosts.

This study provides the first evidence of the acquisition of carbohydrates in the field by *Tersilochus heterocerus*, one of the major parasitoid species of the pollen beetle. Several studies on various nectar-feeding species have demonstrated that providing floral resources increases longevity and fecundity of parasitoids and may enhance biological control of herbivores (Lee et al., 2006; Lee and Heimpel, 2008; Bianchi and Wäckers, 2008; Luo et al., 2010). Therefore, now that we have provided evidence that *T. heterocerus* uses nectar when foraging in the field, further research should explore the effect of various flowering plants (including oilseed rape) and sugars on longevity, fecundity of *T. heterocerus* and the subsequent parasitism rates of pollen beetle larvae. In a long-term perspective it can orientate breeders in selecting oilseed rape cultivars producing adapted amount of sugars at key periods for parasitoids such as the beginning of flowering to strengthen biological control. Finally, studying the nutritional state of parasitoids in the field in different landscape contexts to examine the impact of floral and nectar resources in extra-field habitats should represent very interesting perspectives and major challenges for conservation biological control.

Acknowledgements

We would like to thank the participating farmers, and A. Butier and G. Grandeau for their technical assistance. We also thank Christer Nilsson for his precious help and knowledge about parasitoid biology and ecology, and Donald White for helpful editorial advice in English.

Conclusion: Dans ce chapitre nous avons étudié l'état nutritionnel du parasitoïde majoritaire *Tersilochus heterocerus* à l'émergence et au champ. Nos résultats révèlent, pour la première fois, que cette espèce exploite des ressources glucidiques. Les analyses par HPAEC ont plus particulièrement montré que les parasitoïdes émergent avec des quantités relativement faibles de glucides principalement composés de tréhalose, de glucose et de fructose. Nous avons également montré qu'en 2009 les parasitoïdes prélevés juste après leurs apparitions au champ au début de la floraison du colza pouvaient avoir consommé la majeure partie de leurs ressources puisque des sucres ont été détectés mais en quantités trop faibles pour les quantifier. De manière générale, pour les deux années d'expérimentations (2009 et 2010) les teneurs totales en glucides des parasitoïdes au champ étaient toujours significativement plus importantes à la fin de la floraison qu'en début de floraison.

Notre étude suggère donc que les parasitoïdes à l'état adulte exploitent des ressources glucidiques comme le nectar au sein de la parcelle ou dans son environnement immédiat. Des études récentes ont démontré que la provision de nectar permettait d'augmenter la longévité, la fécondité et la capacité de prospection des parasitoïdes et ainsi d'augmenter la régulation naturelle des ravageurs. Les résultats de notre étude apportent donc des éléments permettant d'éclairer les effets positifs des habitats semi-naturels et des bandes fleuries mis en évidence dans nos travaux ou des études antérieures (Büchi, 2002 ; Thies et al., 2003 ; Zaller et al., 2009). Cependant, des expérimentations supplémentaires semblent nécessaire pour comprendre (i) l'effet de la complexité du paysage sur la disponibilité en nectar dans l'environnement parcellaire et (ii) le rôle du nectar de colza pour les parasitoïdes (voir Discussion).

CHAPITRE 6

**Performances des indicateurs paysagers pour
prédire des infestations importantes de
méligèthes et une régulation biologique
efficace.**

Chapitre 6 : Performances des indicateurs paysagers pour prédire des infestations importantes de méligèthes et une régulation biologique efficace

Ce chapitre répond à notre sixième question de recherche et vise à comparer les performances de différents indicateurs paysagers pour prédire des situations paysagères propices à des infestations de méligèthes et à une régulation biologique efficace. La conception et l'évaluation de paysage multifonctionnels nécessitent des indicateurs performants permettant d'évaluer et de quantifier les biens et les services rendus par un paysage. Toutefois, il n'existe pas actuellement à notre connaissance d'indicateurs paysagers permettant d'évaluer le risque structurel d'infestation par un ravageur ainsi que la capacité d'un paysage à fournir un service écosystémique, ici la régulation naturelle des ravageurs. L'objectif principal de ce chapitre est donc de mesurer la performance de différents indicateurs paysagers simples pour classer les situations. Pour cela, nous avons estimé la sensibilité, la spécificité et la probabilité de classer correctement les situations pour chaque indicateur paysager. Ensuite, sur la base de ces résultats et en considérant différentes règles de décision nous avons produit des cartes à l'échelle régionale permettant de représenter la probabilité d'infestation de méligèthes et de contrôle biologique efficace. L'ensemble des résultats et des méthodologies exposés dans ce chapitre constituent des éléments de connaissance importants qui peuvent être utilisés pour évaluer des scénarios paysager et aider dans le processus de décision associé à la conception de paysages multifonctionnels.

Using landscape indicators to predict high insect pest infestations and successful natural pest control at the regional scale.

A. Rusch^{a,*}, M. Valantin-Morison^a, J.P. Sarthou^{b,c}, J. Roger-Estrade^{a,d}

^a INRA, UMR211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, 78850 Thiverval-Grignon, France

^b University of Toulouse, INPT-ENSAT, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France

^c INRA, UMR1201 DYNAFOR, F- 31326 Castanet-Tolosan, France.

^d AgroParisTech, UMR 211 Agronomie, INRA/AgroParisTech, BP 01, F-78850 Thiverval-Grignon, France

Abstract

Designing multifunctional landscapes needs accurate indicators to assess the impact of landscape structure on provision of goods and services. Biological pest control through natural enemies is one of the most important ecosystem services and has been emphasized as a sustainable alternative to reduce insect pest populations in agricultural landscapes. The aim of our study is to measure and compare the accuracy of landscape indicators computed at various spatial scales to predict pollen beetle infestations and successful biological control in north-western France. We estimated the sensitivity, specificity, and probability of correctly ranking fields for each indicator based on the survey of 42 fields. Our results showed that the predictive accuracy of landscape indicators were highly variable. For pest infestation, the proportion of woodland and the proportion of semi-natural habitats were found to be informative indicators with good discriminatory ability. For biological control, the proportion of woodland, the proportion of semi-natural habitats and the proportion of previous year's OSR fields with reduced soil tillage were found to be informative and have good discriminatory ability. Using indicators values, optimal thresholds and posterior probabilities we were able to compute maps of areas at risk for pest infestation and with successful biological control. This study provided useful knowledge and tools that could help extension services, landscape planners, and policy makers in predicting pest infestation and successful biological control. The results are discussed in relation to population dynamics and optimal spatial configuration to maximise biological control of pest at the regional scale.

Keywords: Landscape planning; Natural pest control; Sensitivity; Specificity; ROC; Maps

1 Introduction

Agricultural intensification is now recognised to have strong negative impacts on the environment and ecosystem services at various scales through increasing agrochemical inputs, diminishing cultivated species diversity, shortening crop rotations and simplified agricultural landscapes (Matson et al., 1997; Tscharntke et al., 2005). For instance, agricultural practices can affect water quality and availability, nutrient cycling, biodiversity conservation or carbon

sequestration (Scherr and McNeely, 2008). Particularly, pesticide use has been demonstrated to be a major threat for biodiversity and human health (Koutros et al., 2009; Geiger et al., 2010). Because pest management mainly relies on the intensive use of broad spectrum pesticides, there is now a need to design sustainable pest management strategies that much more integrate ecological processes (Altieri, 1999; Gurr et al., 2003).

Biological pest control through natural enemies such as predators or parasitoids is one of the most important ecosystem services and has been emphasized as a sustainable alternative to reduce insect pest populations in agricultural landscapes (Gurr et al., 2003; Letourneau et al., 2009). Two different complementary strategies can be distinguished for promoting natural pest control in agroecosystems: crop management measures, such as enhancing within-field diversity or reducing soil tillage, and landscape management measures such as optimizing spatial configuration between crop and semi-natural habitats to provide key resources for beneficial species and limit pest damage (Landis et al., 2000; Holland, 2004; Bianchi et al., 2006; Rusch et al., 2010). In this paper, we focus on the latter.

Designing multifunctional landscapes which promote ecosystem services is not an easy task. It requires interdisciplinary and participating approaches between science and practice, and the integration of structural, functional and valuation aspects of the landscape (Termorshuizen and Opdam, 2009; Steingröver et al., 2010). Landscape planning particularly necessitates simple and accurate indicators to assess the impact of landscape structure (i.e. landscape composition and configuration) on provision of specific functions and to help in the decision-making process. Indicators are widely used in both agro-ecology and landscape multi-functionality to assess cropping and farming system or effects of agri-environmental policies (Bockstaller et al., 2008; Makowski et al., 2009; Lovell et al., 2010). For instance, Opdam et al. (2001), in a biodiversity conservation approach, explain that landscape indicators, GIS models and maps can be efficient tools to assess landscape measures, compare future and actual situations according to functions provided by the planning area and communicate with policy makers and stakeholders. If the development of applicable landscape measures that take into account landscape functioning is one of the most challenging issues in landscape ecology research today, there is also a need to produce knowledge about which critical values are needed to get the quality of landscape's good and services that decision-makers have chosen (Opdam, 2006). Thus, in the aim of increasing natural pest control function through landscape measures, there is now a need to provide accurate indicators to assess a specific landscape pattern for its potential to curb pest outbreaks and support successful natural control (i.e. maintaining pest populations below some critical density defined as their economic threshold).

Landscape measures to improve the pest control function in agroecosystems should be built upon the relationship between structural characteristics and functioning. Particularly, an increasing number of studies have demonstrated that the proportion of semi-natural habitats (i.e. landscape complexity) strongly influences natural pest control, with more complex landscapes generally supporting higher predation or parasitism rates (Bianchi et al., 2006; Tscharntke et al., 2007; Rusch et al., 2010). However, to our knowledge, the accuracy of such landscape indicators to discriminate areas with high and low risks of pest infestations and areas able to provide successful pest control has never been examined.

For winter oilseed rape (OSR) (*Brassica napus* L.) in Europe, pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) (Coleoptera, Nitidulidae) is one of the most important insect pests of OSR, implying important amounts of insecticides sprayed over fields. Recent surveys in twenty different European countries revealed that winter OSR commonly receives between one and four applications against pollen beetle, occasionally five, and that in a majority of countries, more than 90% of OSR area receives a treatment (Richardson, 2008). Due to the intensive pesticide pressure, insecticide-resistance in pollen beetle populations has been an increasing and rapidly spreading phenomenon in many European countries (Detourne et al., 2008). Therefore, the control of pollen beetle populations has become a major concern for European farmers, highlighting the need to develop alternative pest management strategies and limit the use of pesticide applications. After emergence from overwintering areas, adults migrate onto OSR fields in the spring to feed on pollen and oviposit in buds thereby inflicting severe yield losses (Nilsson, 1994). Pollen beetle larvae develop within buds and flowers and drop to the ground to pupate. The new generation of pollen beetle emerges few weeks later in the early summer and rapidly searches for overwintering sites. Biological control of pollen beetle by its univoltine parasitoids can be very important in Europe (Ulber et al., 2010). A recent study compiling data on parasitism rates of pollen beetle in winter OSR between 1995 and 2005 in several European countries have found highly variable results between countries ranging from 3 % to 98 % (Ulber et al., 2010). Of the nine common species found in Europe, the most abundant and widespread are *Tersilochus heterocerus* Thomson, 1889, *Phradis interstitialis* (Thomson, 1889) and *P. morionellus* (Holmgren, 1860). These three species are all ichneumonid larval endoparasitoids. Parasitoids emerge from previous year's OSR fields and locate pollen beetle larvae during the flowering of the crop (i.e. April and May) just before they drop to the ground to pupate. Parasitoid larva then kills its host when pupating in the soil and develops as an adult. They overwinter as diapausing adults within host cocoons in the soil of the previous year's OSR fields and emerge in the following spring. Therefore mortality due to parasitoids a given year impacts pest populations that attack oilseed rape in the following year.

Pollen beetle infestations in winter oilseed rape are known to be greatly enhanced by landscape complexity at relatively large spatial scales around the field (i.e. in circular sectors ranging from 1500 m to 2000 m radii) (Rusch et al., subm.). However, parasitism rates of pollen beetle have also been found to be positively affected by landscape complexity and no effect of host abundance has been found on parasitism rates (Thies et al., 2003; Chapter 4) indicating that both pest and natural enemy populations benefit from an increase in landscape complexity (Rusch et al., subm.). Because parasitoids emerge from OSR fields of the previous year, parasitism rate of pollen beetle larvae is also known to be positively influenced by reduced tillage as it favours parasitoid survival during the winter (Nilsson and Andreasson, 1985; Rusch et al., subm.). This ambivalent effect of landscape complexity on pest and natural enemy populations has been reported in different studies examining natural pest control at the landscape scale (Thies et al., 2005; Roschewitz et al., 2005b) and raises important questions in terms of landscape planning to provide key ecosystem services and highlights the need to consider different trophic levels in the assessment of landscape measures.

The aim of our study is to measure and compare the accuracy of landscape indicators computed at various spatial scales to predict pollen beetle infestations and successful biological control in winter OSR in landscapes of north-western France. Climatic conditions, especially during winter, are known to be important parameters explaining variability of pollen beetle infestations and their natural control in the same landscape over years (Hokkanen, 1993). However, in this study we deliberately choose to only compare landscape indicators in order to predict the structural risk of landscapes for infestations as well as the structural potential for efficient natural pest regulation. These indicators could be used to discriminate landscapes with structural risks of pollen beetle infestation according to an economic threshold. Similarly, landscape indicators could be used to discriminate landscapes according to potential success of natural pest control. Mapping landscape according to landscape indicator values for predicting the risk of infestation and the potential of biological control can be a useful tool for extension services and landscape managers but it can also help scientists in formulating hypothesis about landscape functioning at large scales.

2 Material and methods

2.1 Study area and data collection

A set of 42 winter OSR fields located in the Haute-Normandie region (France) was monitored for pollen beetle infestations and parasitism rates of pollen beetle larvae during 2008 and 2009. Each field was selected in order to build a gradient in landscape complexity following the methodology of Thies et al. (2003) (for further details see Chapter 2). The complexity gradient was ranging from simple and open landscapes with less than 3% of semi-natural habitats to more complex and closed landscapes with more than 58% of semi-natural habitats (each proportion was calculated in a 2000 m radius circular sector around the field). The landscape of this region is characterized by little fragments of semi-natural habitats consisting in small woodlots, hedgerows and grasslands and distributed among agricultural areas. The main crops are cereals (75% of arable land area), OSR (15%), sugar beet (4%), potato (2 %) and high protein crops (2%).

Pollen beetle infestations were measured by counting the number of adults on 50 randomly chosen plants along a transect, at each stage between bud development (Growth Stage GS 50) and flowering (GS 65) of OSR. Parasitism rates of pollen beetle larvae were assessed at the end of flowering from 150 larvae sampled on 30 plants randomly selected along a transect. Pollen beetle larvae were sampled at the end of flowering in order to provide a good estimation of maximum parasitism rates by all possible parasitoid species. The larvae were dissected under a microscope to check for parasitism and species identified using Osborne observations (1960).

Based on aerial photographs (BD ORTHO®, IGN, 2004, pixel size: 0.5m) and intensive field inspections, we manually digitalized the land use around each field and quantified the total area of each habitat type using ArcGis software (Version 9.2, ESRI). Habitat types were classified into 22 categories: arable land (16 different crop types), grassland (meadow,

fallow), hedgerow, woodland, water area and settlement. Because previous results have demonstrated the strong influence of semi-natural habitats and that most landscape indexes are highly correlated, we chose to compute few simple landscape indicators. Hence, the proportion of woodland, the proportion of grassland, the total proportion of semi-natural habitats and the Shannon index of habitat diversity in the landscape around each field were calculated within eight different nested circular sectors with radii ranging from 250m to 2000m. The Shannon index was calculated as follow:

$$\text{ShDI} = -\sum_i^n p_i \times \ln p_i$$

where n is the number of habitat types and p_i the proportion of habitat type i .

Because OSR area within the landscape has been found to negatively influence pollen beetle abundance and damage, we also computed the indicator proportion of OSR in each landscape sector (Zaller et al., 2008). Similarly, we also computed the indicator proportion of previous year's OSR fields with reduced soil tillage as these variables have been found to influence parasitoid survival and parasitism rates of pollen beetle larvae (Nilsson and Andreasson, 1985; Rusch et al., *subm.*). Each of these landscape indicators were individually evaluated for accuracy in identifying (i) risk of pollen beetle infestation relatively to economic thresholds and (ii) situations with natural pest control relatively to successful control thresholds. We also used logistic regression to study the value of combining some of these indicators.

2.2 Receiver operating characteristic (ROC) curve analysis

For each type of variable (i.e. pest infestation or parasitism rate), fields were divided into two groups depending on whether this variable (noted D) exceeded a predefined threshold (noted D_{th}) or was below that threshold. For pest infestations, the two groups were defined according to an economic threshold, with population densities over this threshold indicating high infestations and economic losses, and with population densities below this threshold indicating low pest infestations. Based on a recent survey of the various economic thresholds at different growth stages used in France and in Europe (Williams, 2010; see introduction Table 1.2), we decided to categorize fields according to three thresholds: $D_{th1} = 2$ pollen beetles per plant at growth stage 51; $D_{th2} = 6$ pollen beetles per plant at growth stage 55; $D_{th3} = 15$ pollen beetles per plant at growth stage 55. These thresholds are very variable between countries because they are subjected to economical context, climate and farming practices (Williams, 2010). For parasitism rates, the two groups were defined according to a successful control threshold above which pest population is assumed to be controlled (i.e. maintained below some critical economic threshold) and below which pest population is not or little affected by parasitoids. Several studies have provided strong evidence that successful biological control is strongly associated with relatively high rates of parasitism and that probability of success increases with parasitism rates (Hawkins et al., 1993; Hawkins and Cornell, 1994; Kean and Barlow, 2000). Indeed, the refuge theory predicts that the success of biological control is inversely related to the proportion of insects protected from parasitoid

Table 6. 1: Values of the area under the curve (AUC) of each individual indicator computed at various spatial scales and of the logistic models combining several landscape indicators computed at the same spatial scale for high pollen beetle infestation. AUC values have been calculated for three different thresholds: $D_{th1} = 2$ pollen beetles per plant at growth stage 51; $D_{th2} = 6$ pollen beetles per plant at growth stage 55; $D_{th3} = 15$ pollen beetle per plant at growth stage 55. AUC was estimated by cross-validation for logistic models.

Decision thresholds	Indicators	Spatial scale							
		250m	500m	750m	1000m	1250m	1500m	1750m	2000m
D_{th1}	Prop woodland	0.82	0.83	0.81	0.79	0.81	0.82	0.85	0.85
	Prop grassland	0.51	0.52	0.51	0.54	0.54	0.54	0.53	0.52
	Prop semi-natural habitats	0.67	0.76	0.72	0.74	0.76	0.77	0.79	0.78
	Prop OSR	0.38	0.41	0.43	0.47	0.48	0.44	0.44	0.43
	Shannon index of habitat diversity	0.66	0.54	0.46	0.45	0.45	0.44	0.43	0.44
	Logistic regression	0.79	0.80	0.79	0.77	0.76	0.78	0.83	0.84
D_{th2}	Prop woodland	0.71	0.80	0.81	0.80	0.80	0.82	0.82	0.82
	Prop grassland	0.52	0.58	0.58	0.56	0.56	0.57	0.57	0.58
	Prop semi-natural habitats	0.61	0.81	0.82	0.83	0.84	0.84	0.85	0.85
	Prop OSR	0.41	0.41	0.35	0.34	0.32	0.29	0.29	0.30
	Shannon index of habitat diversity	0.56	0.57	0.52	0.49	0.50	0.50	0.50	0.51
	Logistic regression	0.64	0.79	0.80	0.81	0.81	0.82	0.84	0.87
D_{th3}	Prop woodland	0.78	0.83	0.84	0.85	0.87	0.87	0.86	0.85
	Prop grassland	0.56	0.48	0.48	0.44	0.40	0.41	0.42	0.44
	Prop semi-natural habitats	0.70	0.78	0.75	0.75	0.78	0.80	0.83	0.84
	Prop OSR	0.45	0.57	0.53	0.48	0.48	0.38	0.38	0.37
	Shannon index of habitat diversity	0.49	0.56	0.50	0.45	0.43	0.43	0.43	0.43
	Logistic regression	0.63	0.82	0.81	0.82	0.85	0.86	0.86	0.78

attack (Hawkins et al., 1993). In a meta-analysis, Hawkins and Cornell (1994) revealed that successful biological control was generally obtained with very high rates of parasitism (i.e. a small refuge). Moreover, Kean and Barlow (2000) in a modelling approach confirmed this result for host population with an important intrinsic rate of increase (which is the case of pollen beetle) and found that host population can be impacted by 50% with parasitism rates of about 80 %. Even if the 80 % threshold seems to be appropriated, the exact value of this threshold is not known for pollen beetle and we thus considered two other thresholds above which natural pest control is hypothesized to be successful. The three threshold values used in the present study to categorize fields were: $D_{thp1} = 70 \%$, $D_{thp2} = 80\%$ and $D_{thp3} = 90\%$. We noted here that the control exerted by parasitoids a given year impact the pest population that will attacks oilseed rape fields the following year. Therefore, if we assume no migration patterns between populations, very high parasitism rates a given year are supposed to limit pest infestation of the following year (see Discussion).

Receiver operating characteristic (ROC) analysis was used to evaluate the ability of each landscape indicator to discriminate fields with high or low infestations and fields with successful pest control or not, based on decision threshold values defined previously. A ROC analysis was performed separately for each landscape indicator at each spatial scale and for each value of D_{th} . We used here the methodology proposed by Hughes et al. (1999) and Makowski et al. (2005). The values of each landscape indicator at each spatial scale were then calculated for each field in both groups. Each indicator value (I) was compared to a decision threshold (I_{th}). These results were used to calculate the true positive proportion (TPP; sensitivity) and the true negative proportion (TNP; specificity). TPP is defined as the number of fields with $I > I_{th}$ in the group of fields with $D > D_{th}$ divided by the number of fields in that group; and TNP as the number of fields with $I \leq I_{th}$ in the group of fields with $D \leq D_{th}$ divided by the number of fields in that group. ROC curves show the relationship between the true positive proportion (TPP; sensitivity) and the false positive proportion (FPP; 1-specificity) across all possible values of I_{th} and for a given value of D_{th} . For each indicator at each spatial scale, ROC curves were thus created by plotting TPP against FPP.

To evaluate and compare the accuracy of each indicator, the area under the ROC curve (AUC) of each indicator was calculated. Traditionally, prediction accuracy is considered to not be better than random for AUC values ≤ 0.5 , poor when they are in the range 0.5 - 0.7, and good in the range 0.7 - 0.9. AUC values which are greater than 0.9 are considered to be excellent (Swets, 1988). Thus, an indicator that provides no discrimination of whether pest or natural control is below or above D_{th} will have a ROC curve that follows the no-information line (the straight line between points (0,0) and (1,1)) and a AUC value equal to 0.5. Indicators with good discriminatory ability will have a ROC curve that passes close to the point (0,1) and a AUC value close to 1 as it means that it will have a high sensitivity and a high specificity. The AUC of a model can be interpreted as the probability that the indicator values for two randomly selected fields of positive and negative events will be correctly ranked (Makowski et al., 2009).

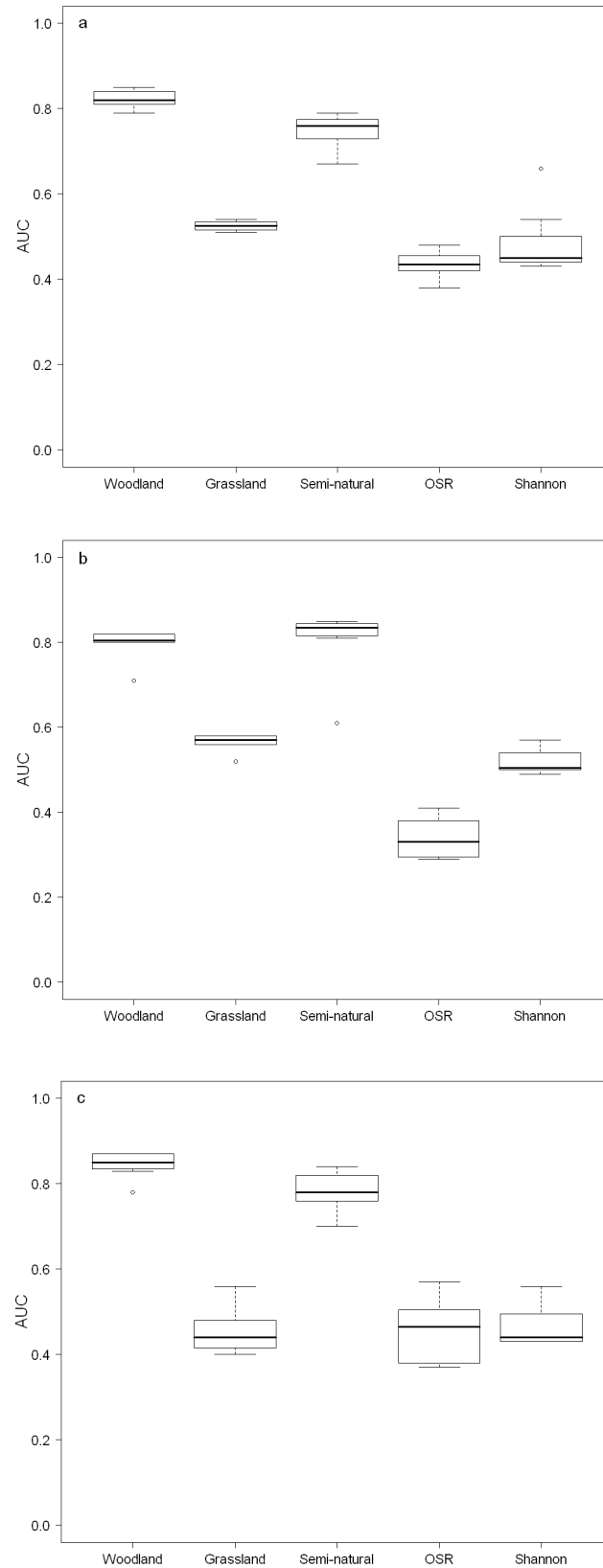


Figure 6. 1: Values of the area under the ROC curves (AUC) for each individual indicator considering all spatial scales for high pollen beetle infestation as function of threshold values D_{th1} (a), D_{th2} (b) and D_{th3} (b). Individual indicators are: Proportion of woodland, proportion of grassland, proportion of semi-natural habitats, proportion of oilseed rape and the Shannon index of habitat diversity.

2.3 Optimal threshold

In practice, it is necessary to know the best cut-off point of an indicator to use as an operational threshold for decision-making. Various methods can be used to compute the best cut-off value of an indicator (e.g. Kappa-maximized threshold, Youden's index-maximized threshold, maximized sum of sensitivity and specificity) (Zweig and Campbell, 1993; Jiménez-Valverde and Lobo, 2007). When the objective is to minimize the overall error, then the threshold approaching the coordinate (0,1) (i.e. the point that is furthest to the non-informative line and which corresponds to a maximised TPP and TNP) is considered as the optimal threshold. As a general rule, a good classifier needs to minimize the false positive and negative proportions or to maximize the true negative and positive proportions. The threshold that minimizes the difference between sensitivity and specificity is thus defined as the optimal threshold. This threshold corresponds to the point where both sensitivity and specificity curves crossed (Makowski et al., 2009). We thus calculated the optimal threshold for every decision thresholds of all informative indicators.

2.4 Posterior probability

Sensitivity and specificity values can be used to compute posterior probability of $D > D_{th}$ and $D < D_{th}$ for a new field depending on the indicator value obtained in this new field (Makowski et al., 2009). Makowski et al. (2009) have reported that for a given indicator I and a decision threshold I_{th} , the probability of $D > D_{th}$ conditional to $I > I_{th}$ is defined by:

$$\Pr(D > D_{th} | I > I_{th}) = \frac{Se(I_{th}) \Pr(D > D_{th})}{Se(I_{th}) \Pr(D > D_{th}) + [1 - Sp(I_{th})][1 - \Pr(D > D_{th})]}$$

with $\Pr(D > D_{th})$ the prior probability of $D > D_{th}$ which can be estimated from our data set as the proportion of fields with $D > D_{th}$ for each threshold, $\Pr(D > D_{th} | I > I_{th})$ is the posterior probability when $I > I_{th}$ in a new field and $Se(I_{th})$ and $Sp(I_{th})$ are respectively the sensitivity and the specificity for a given threshold I_{th} and are derived from previous ROC analysis (Makowski et al., 2009). For a given indicator I we calculated the posterior probabilities for all threshold values. We computed these posterior probabilities for the indicator proportion of woodland in the 2000m scale but it can be applied to other indicators and decision thresholds. The probability of $D > D_{th}$ for a new field before knowing the indicator value can be estimated from our dataset as the proportion of fields where $D > D_{th}$ (Makowski et al., 2009). All computations were performed using the statistical software R with the ROCR package.

2.5 Maps

Based on the accuracy of landscape indicators to discriminate negative and positive situations for pest infestation and natural pest control and their relative decision thresholds, we mapped landscape situations in two different ways. Firstly, based on the optimal

Table 6. 2: Values of the area under the curve (AUC) of each individual indicator computed at various spatial scales and of the logistic models combining several landscape indicators computed at the same spatial scale for successful biological control. AUC values have been calculated for three different parasitism rates thresholds: $D_{thp1} = 70\%$; $D_{thp2} = 80\%$; $D_{thp3} = 90\%$. AUC was estimated by cross-validation for logistic models.

Decision thresholds	Indicators	Spatial scale							
		250m	500m	750m	1000m	1250m	1500m	1750m	2000m
D_{thp1}	Prop woodland	0.75	0.74	0.71	0.70	0.71	0.72	0.73	0.73
	Prop grassland	0.53	0.51	0.48	0.48	0.48	0.50	0.50	0.48
	Prop semi-natural habitats	0.72	0.77	0.72	0.72	0.74	0.75	0.75	0.75
	Prop previous year's OSR	0.45	0.42	0.34	0.36	0.42	0.46	0.49	0.54
	Prop previous year's OSR with reduced tillage	0.62	0.61	0.63	0.66	0.66	0.67	0.68	0.69
	Shannon index of habitat diversity	0.61	0.36	0.32	0.35	0.40	0.42	0.46	0.49
	Logistic regression	0.74	0.71	0.64	0.66	0.69	0.70	0.72	0.73
D_{thp2}	Prop woodland	0.84	0.83	0.79	0.78	0.70	0.81	0.83	0.83
	Prop grassland	0.38	0.39	0.37	0.38	0.39	0.41	0.41	0.40
	Prop semi-natural habitats	0.62	0.71	0.67	0.68	0.69	0.69	0.71	0.72
	Prop previous year's OSR	0.46	0.37	0.32	0.39	0.50	0.55	0.60	0.67
	Prop previous year's OSR with reduced tillage	0.60	0.60	0.65	0.70	0.72	0.75	0.76	0.77
	Shannon index of habitat diversity	0.51	0.38	0.34	0.35	0.41	0.43	0.44	0.45
	Logistic regression	0.74	0.78	0.76	0.75	0.79	0.82	0.84	0.87
D_{thp3}	Prop woodland	0.82	0.78	0.74	0.76	0.81	0.80	0.82	0.80
	Prop grassland	0.49	0.56	0.52	0.51	0.51	0.48	0.48	0.45
	Prop semi-natural habitats	0.70	0.73	0.70	0.70	0.69	0.68	0.68	0.67
	Prop previous year's OSR	0.50	0.37	0.34	0.41	0.56	0.57	0.58	0.64
	Prop previous year's OSR with reduced tillage	0.67	0.63	0.69	0.79	0.82	0.82	0.84	0.90
	Shannon index of habitat diversity	0.53	0.38	0.43	0.40	0.40	0.40	0.43	0.49
	Logistic regression	0.58	0.57	0.56	0.74	0.89	0.90	0.92	0.92

thresholds identified for individual landscape indicators, we were able to produce binary maps with and without structural risk for pest infestations and with or without successful pest control over the entire region according to the indicator value. The value of each indicator at a given spatial scale was calculated for each point of the raster layer (cell size = 100 m x 100 m) using the CORINE Land Cover data base (France, IFEN, 2004) and the ArcGis software (Version 9.2, ESRI), and compared it to the optimal threshold identified. In order to give more realistic predictions and to compute areal proportions about arable land (potential OSR fields) embedded in landscape at risk for both situations, we then intersected these layers with arable land map derived from the CORINE land Cover data base. This first step gave us general and simple predictions of arable area with risk for high pollen beetle infestation and with risk for unsuccessful natural control based on the indicator values. Secondly, we used the posterior probabilities calculated for each I_{th} and of high pollen beetle infestation (i.e. above each decision thresholds) and successful biological control (i.e. above each decision thresholds) according to different value taken by the indicator. As previously, the value of the indicator over the entire region was obtained using the CORINE Land Cover data base and we also produced more realistic maps obtained by intersecting the probability layers with maps of the arable land. We only present in the results maps obtained for the indicator proportion of woodland in the 2000 m spatial scale as it appeared to be an indicator with good discriminatory ability (see Results). However, maps with other indicators and thresholds can be computed.

2.6 Logistic regression

At each spatial scale, different landscape indicators were combined to predict the probability of high pollen beetle infestation and successful natural pest control according to thresholds described previously, using logistic regression. Here, logistic regression was used to examine the interest of using several indicators computed at the same spatial scale to predict the probability of high pest infestation or successful natural pest control for each decision threshold (Barbottin et al., 2008). For pollen beetle infestation, we used the proportion of woodland, the proportion of grassland, the proportion of OSR and the Shannon index of habitat diversity. For parasitism rates, we combined the proportion of woodland, the proportion of grassland, the proportion of previous year's OSR fields with reduced tillage and the Shannon index of habitat diversity. We used Akaike Information Criterion (AIC) and multimodel inference for parameters estimations and calculate the relative importance of each variable (Burnham and Anderson, 2002). For a set of indicators at a given spatial scale, multimodel inference approach considers all the possible models obtained from linear combinations of the indicators. Each model was then ranked according to its Akaike weight and parameter estimations were computed by a weighted average of parameter estimates from models in which a given variable is explicitly present (Burnham and Anderson, 2002). As previously, the discriminatory ability of each model was assessed using ROC curve analysis and AUC for each logistic regression at each scale. AUC values for logistic regressions were computed using leave-one-out cross validation to limit the risk of underestimation of model

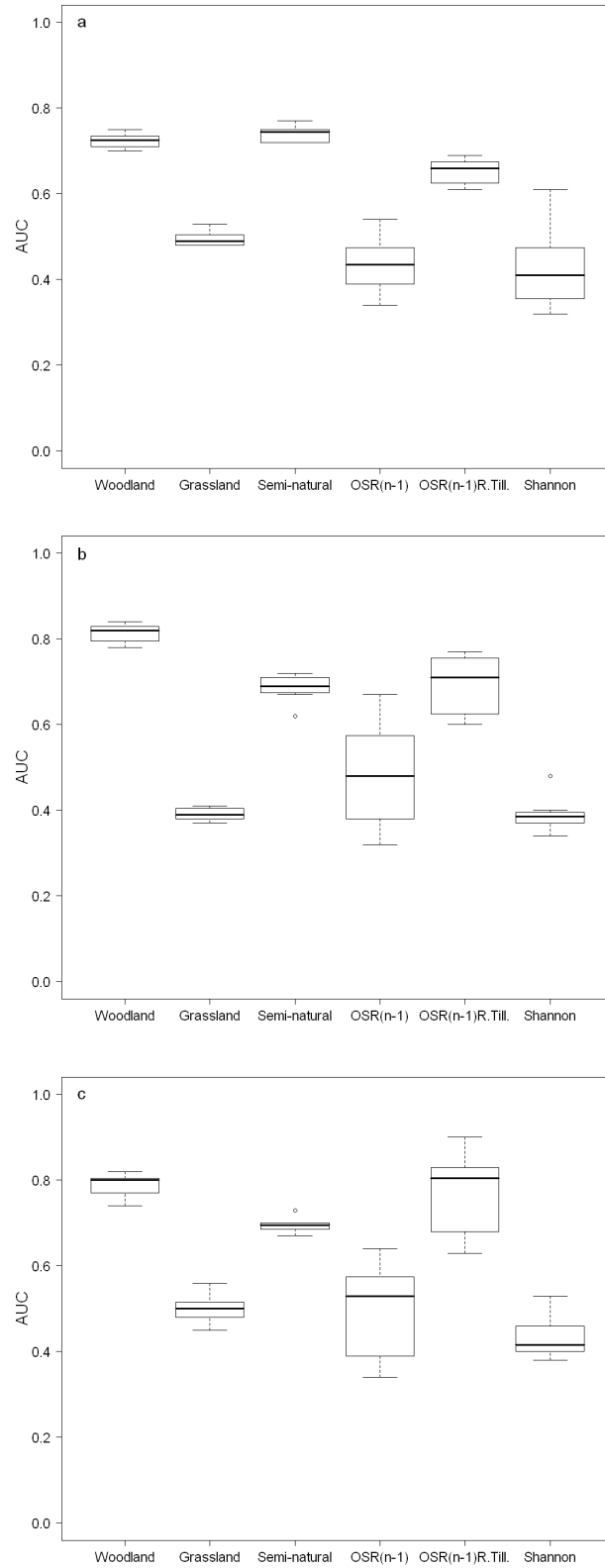


Figure 6. 2: Values of the area under the ROC curves (AUC) for each individual indicator considering all spatial scales for high parasitism rates as function of threshold values D_{thp1} (a), D_{thp2} (b) and D_{thp3} (b). Individual indicators are: Proportion of woodland, proportion of grassland, proportion of semi-natural habitats, proportion of previous year's oilseed rape, proportion of previous year's oilseed rape with reduced tillage and the Shannon index of habitat diversity.

errors (Primot et al., 2006; Barbottin et al., 2008). Logistic regression and cross-validated AUC were computed using the MMIX package.

3 Results

The mean number of pollen beetles at GS 51 ranged from 0 to 26.92 adult per plant and the mean number of pollen beetle at GS 55 range from 0.84 to 27.56 adult per plant. Parasitism rates of pollen beetle larvae range from 0 % to 98 %. Pollen beetle density was above D_{th1} in 35.7 % of the fields, above D_{th2} in 47.6 % of the fields, and above D_{th3} in 14.2 % of the fields. Parasitism rate of pollen beetle larvae was above D_{thp1} in 28.5 % of the fields, above D_{thp2} in 21.4 % of the fields, and above D_{thp3} in 9.5 % of the fields.

3.1 AUC values of individual indicators

AUC values obtained from ROC curves of each indicator at a given threshold are presented in table 6.1 for pollen beetle infestation and in table 6.2 for parasitism rates of pollen beetle larvae. For pest infestations, landscape indicators based on proportion of woodland and semi-natural habitats always had the highest AUC values when considering the three decision thresholds D_{th1} , D_{th2} and D_{th3} (Table 6.1 and Fig 6.1). For these indicators, the AUC values ranged between 0.61 and 0.87. The mean AUC value at all scales and all decision thresholds was 0.82 for the indicator “proportion of woodland” and 0.77 for the indicator “proportion of semi-natural habitats”, indicating that they are informative and that they had good discriminating ability (see example of ROC curves for pest infestation in Fig. 6.3a). When considering all decision thresholds, these two indicators seem to have the best discriminating ability at larger spatial scales (particularly at the 1750m and at the 2000m spatial scale) (Table 6.1). When considering all spatial scales for each decision threshold, the indicator “proportion of woodland” is a more informative indicator than proportion of semi-natural habitats as AUC values were higher at D_{th1} and D_{th3} , and equal at D_{th2} (Table 6.1).

AUC values obtained for the indicators “proportion of grassland”, “proportion of OSR” and the Shannon index of habitat diversity at all spatial scales and for each decision threshold appear to be very variable and ranged from 0.29 to 0.66, indicating that these indicators were non- or poorly informative (Table 6.1). The proportion of grassland had AUC values ranging from 0.51 to 0.58 at all spatial scales for D_{th1} and D_{th2} and lower than 0.50 at D_{th3} at all spatial scales except for the 250m spatial scale (i.e. AUC = 0.56). Proportion of OSR always had AUC values lower than the non-informative line (AUC = 0.5) except for D_{th3} at the 500m and the 750 m spatial scales where AUC values were respectively of 0.57 and 0.53. The AUC values for the Shannon index for D_{th1} and D_{th2} revealed that this indicator was quite informative at the 250 m scale, whereas this was not the case for D_{th3} and for other scales as the AUC values were lower or equal to the non-informative line.

For parasitism rates of pollen beetle larvae, landscape indicators based on the proportion of woodland, the proportion of semi-natural habitats and the proportion of previous year's OSR fields with reduced soil tillage always had the highest AUC values when considering the

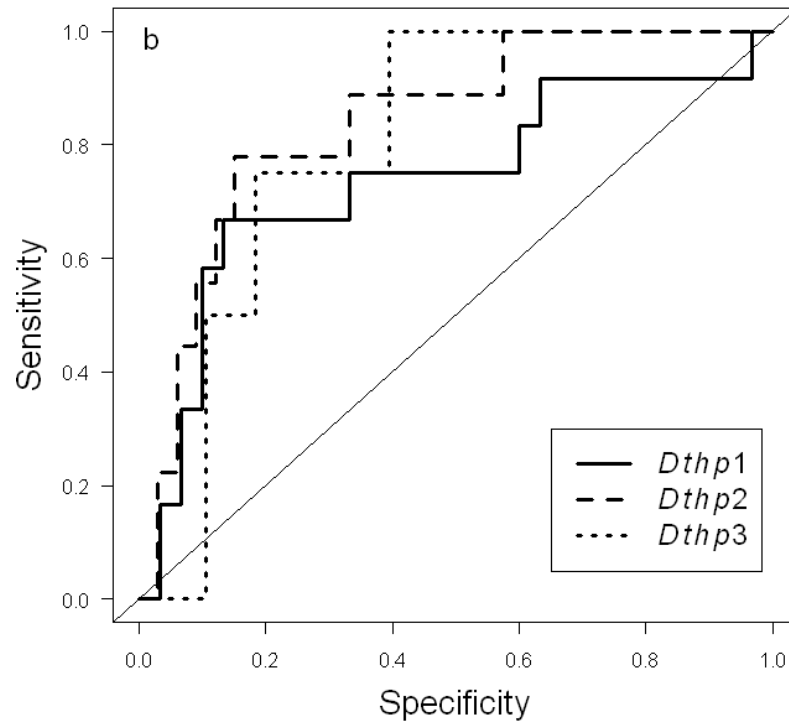
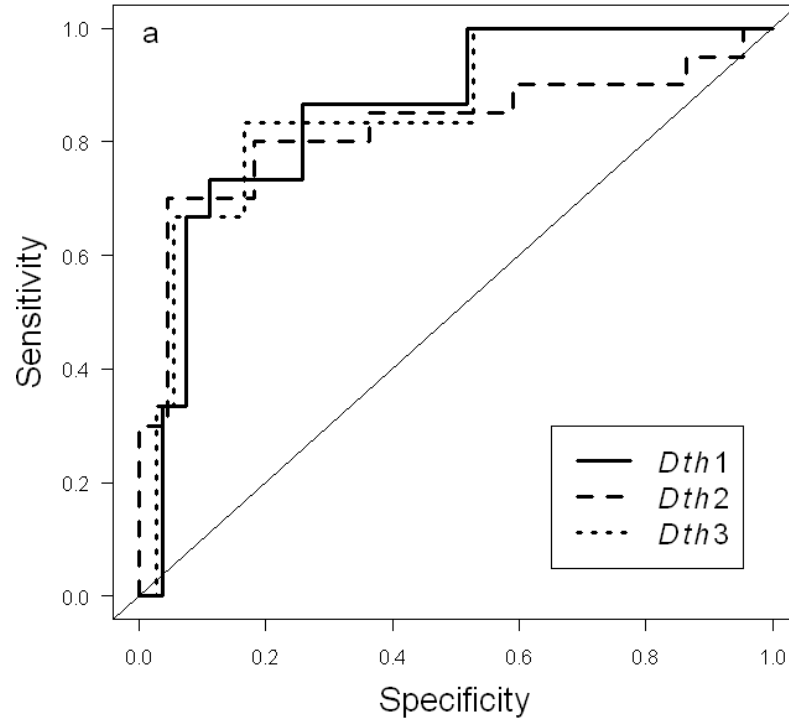


Figure 6. 3: ROC curves of the indicator proportion of woodland in the 2000m spatial scale for high pollen beetle infestation (a) and high parasitism rates (b) obtained respectively with thresholds D_{th1} , D_{th2} , D_{th3} and D_{thp1} , D_{thp2} , D_{thp3} . The straight line between points (0,0) and (1,1) represents the no discrimination line.

three decision thresholds D_{thp1} , D_{thp2} and D_{thp3} (Table 6.2 and Fig 6.2). For these three indicators, the AUC values ranged between 0.60 and 0.90. The mean AUC value at all scales and all decision thresholds was 0.77 for the indicator “proportion of woodland”, 0.70 for the indicator “proportion of semi-natural habitats” and 0.70 for the indicator “proportion of previous year’s OSR fields with reduced soil tillage”, indicating that they are informative and that they had good ability to discriminate between negative and positive situations (see example of ROC curves for parasitism rates in Fig. 6.3b). Thus, when considering all spatial scales for each decision threshold, it seems that the indicator “proportion of woodland” is a more informative indicator than the two others as AUC values were generally higher for this indicator except for the proportion of previous year’s OSR fields with reduced soil tillage at the 2000 m scale. For the indicators “proportion of woodland” and “proportion of semi-natural habitats”, the lowest AUC values were always obtained for the medium spatial scales (i.e. 750 m to 1250 m), indicating better discriminating ability for successful natural pest control when these indicators were computed at small and large scales (Table 6.2). The AUC values for the indicator proportion of OSR fields with reduced soil tillage were always higher at larger spatial scales, indicating better discriminating ability for successful natural pest control when this indicator was computed at large scales (Table 6.2).

AUC values obtained for the indicator “proportion of grassland” computed at all spatial scales and for each decision threshold ranged between 0.32 and 0.53, revealing that this indicator did not perform better than a random decision to predict efficient natural pest control. The Shannon index of habitat diversity was never considered as an informative indicator, as it always had AUC values lower or equal to 0.5 for each spatial scale and decision threshold, except for the 250 m scale at D_{thp1} (i.e. AUC = 0.61). Similarly, the indicator “proportion of previous year’s OSR fields” was never considered as an informative indicator (Fig. 6.2).

3.2 Logistic regression models

Estimated parameter values and the relative variable importance obtained for logistic regressions revealed an important positive effect of the proportion of woodland on the probability of high pollen beetle infestation to occur for each decision threshold (Table 6.3a). We also found positive effects of the proportion of woodland and the proportion of previous year’s OSR fields with reduced tillage on the probability of high parasitism rates for each decision threshold (Table 6.3b). AUC values estimated by leave-one-out cross validation for each logistic regression are given in table 1 for pollen beetle infestation and in table 2 for natural pest control. Considering all decision thresholds, mean AUC value was 0.79 (min.: 0.63; max.: 0.87) for pollen beetle infestation, and was 0.75 (min.: 0.56; max.: 0.92) for parasitism rates. Thus, AUC values obtained from logistic regression for pollen beetle infestation and parasitism rates were generally not higher than their respective values obtained for the best performing individual indicator (Table 6.1 and Table 6.2). For parasitism rates, AUC values obtained from logistic regression at D_{thp3} with landscape indicator computed at large scales were higher than the best performing individual indicator at same scales.

Table 6. 3: Estimated parameters values, their standard errors (SE) and the relative variable importance for logistic models predicting the probability of high pollen beetle infestation (a) and successful biological (b) using landscape indicators computed at the 2000m spatial scale. For each dependent variable we used three different decision thresholds. Prop OSR: proportion of oilseed rape; Prop woodland: proportion of Woodland; Prop Grassland: proportion of Grassland; SHDI: Shannon index of habitat diversity; Prop OSR(n-1) Red. Till: proportion of previous year's oilseed rape fields with reduced tillage.

a)

Decision thresholds	Prop OSR		Prop Woodland		Prop Grassland		SHDI	
	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance
D_{th1}	0.18 (0.23)	0.59	0.15 (0.07)	0.99	0.09 (0.10)	0.66	0.43 (1.45)	0.31
D_{th2}	-0.001 (0.10)	0.34	0.18 (0.06)	0.99	0.08 (0.06)	0.79	-0.1 (1.12)	0.27
D_{th3}	0.01 (0.15)	0.3	0.11 (0.06)	0.96	0.02 (0.07)	0.33	0.93 (2.47)	0.34

b)

Decision thresholds	Prop (OSRn-1) Red Till.		Prop Woodland		Prop Grassland		SHDI	
	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance	Estimated parameter values (SE)	Relative Variable Importance
D_{thp1}	0.31 (0.24)	0.78	0.07 (0.03)	0.95	0.01 (0.03)	0.39	0.54 (1.35)	0.34
D_{thp2}	0.71 (0.35)	0.97	0.12 (0.04)	0.99	-0.006 (0.04)	0.28	1.46 (2.42)	0.46
D_{thp3}	1.17 (0.68)	0.99	0.13 (0.10)	0.9	0.016 (0.09)	0.29	2.72 (5.26)	0.43

3.3 Optimal thresholds

The optimal thresholds (i.e. the values which minimize the difference between sensitivity and specificity) have been calculated for the indicator “proportion of woodland” for pest infestation and natural pest control (Table 6.4), as it appeared to be the more informative and robust indicator across spatial scales for each decision threshold. For instance, Figure 6.4a and Figure 6.4b shows the threshold that gives the best trade-offs between sensitivity and specificity of the indicator “proportion of woodland” for pest infestation and natural control respectively. If we consider the 2000 m scale and the indicator “proportion of woodland” we thus found that the best trade-offs between sensitivity and specificity are obtained for the threshold 10.10 %, 8.70 % and 19.51 % respectively for D_{th1} , D_{th2} and D_{th3} and for 10.10 %, 15.46 % and 19.20 % respectively for D_{thp1} , D_{thp2} and D_{thp3} (Table 6.4). These results reveal the potential ambivalent effect of the landscape where landscape structures at risk for important pollen beetle infestations are also able to support successful biological control (see Discussion). These thresholds all have sensitivity and specificity higher than 0.63 for both pollen beetle infestation and parasitism rates. Other optimal thresholds can easily be computed for other indicators such for the proportion of semi-natural habitats for instance.

3.4 Maps

Among individual indicators the proportion of woodland computed at the 1750 m and the 2000 m scales showed the highest AUC values and the best trade-offs for predicting pollen beetle infestation and parasitism rates considering all decisions thresholds (Table 6.1 and Table 6.2). For illustration we only reported here maps based on the indicator “proportion of woodland” at the 2000 m scale, however other binary maps could be computed using other landscape indicators. Based on this indicator, we first generated binary maps for the entire region according to the potential landscape’s structural risk of pollen beetle infestation (Fig 6.5a) and risk of unsuccessful natural pest control (Fig 6.5b) for each of the decision thresholds. Arable land embedded in landscapes where the indicator “proportion of woodland” was higher than the threshold identified on our dataset for pollen beetle infestation represented 36 %, 40 % and 18 % of the total area of the Haute-Normandie region respectively for D_{th1} , D_{th2} and D_{th3} (Fig 6.5a). Similarly, arable land embedded in landscape where the indicator “proportion of woodland” was higher than the threshold for natural pest control represented 36 %, 25 % and 18 % of the total area respectively for D_{thp1} , D_{thp2} and D_{thp3} (Fig 6.5b).

When considering both areas with structural risk for pest infestation and with structural success for natural regulation obtained from binary maps, we were able to find zones where the indicator “proportion of woodland” in the 2000 m radius indicated potential spatial synchrony (areas with high pest infestation and successful biological control) or asynchrony (areas with high pest infestation and unsuccessful biological control) between the pest and the parasitoid population depending on the decision threshold considered (Fig 6.6, Table 6.5). Areas where landscape indicators identified spatial asynchrony can be considered as spatial refuge for pest populations. For instance, we found that 10 % of the area where the indicator

Table 6. 4: Optimal thresholds with sensitivity and specificity values of the indicator proportion of woodland obtained at various spatial scales for pollen beetle infestation and parasitism rates at each decision thresholds.

Decision thresholds	Spatial scale											
	250m			500m			750			1000m		
	sens.	spec.	thresh.	sens.	spec.	thresh.	sens.	spec.	thresh.	sens.	spec.	thresh.
D_{th1}	0.80	0.81	1.25	0.73	0.74	9.77	0.73	0.74	10.90	0.73	0.74	9.89
D_{th2}	0.70	0.68	0.18	0.63	0.65	7.00	0.75	0.72	7.09	0.75	0.72	8.59
D_{th3}	0.66	0.66	1.77	0.83	0.80	17.65	0.83	0.80	19.39	0.83	0.77	20.38
D_{thp1}	0.66	0.66	1.10	0.66	0.66	9.77	0.66	0.66	10.90	0.66	0.66	9.89
D_{thp2}	0.77	0.78	2.37	0.77	0.78	14.65	0.77	0.75	13.04	0.66	0.66	10.07
D_{thp3}	0.75	0.71	2.37	0.75	0.76	17.65	0.75	0.76	19.39	0.75	0.76	21.84

Decision thresholds	Spatial scale											
	1250m			1500m			1750m			2000m		
	sens.	spec.	thresh.	sens.	spec.	thresh.	sens.	spec.	thresh.	sens.	spec.	thresh.
D_{th1}	0.73	0.70	8.66	0.73	0.70	8.24	0.80	0.77	9.33	0.73	0.74	10.10
D_{th2}	0.75	0.70	8.12	0.75	0.77	7.37	0.75	0.77	8.78	0.80	0.81	8.70
D_{th3}	0.66	75.00	20.98	0.66	0.75	18.52	0.83	0.80	18.68	0.83	0.83	19.51
D_{thp1}	0.66	0.66	8.66	0.66	0.63	8.24	0.66	0.75	10.33	0.66	0.66	10.10
D_{thp2}	0.66	0.66	9.77	0.66	0.66	9.78	0.77	0.72	12.57	0.77	0.78	15.46
D_{thp3}	0.75	0.76	22.04	0.75	0.76	20.31	0.75	0.76	18.68	0.75	0.76	19.20

“proportion of woodland” predict high pollen beetle infestation is not successfully controlled when considering D_{th2} for pest infestation and D_{thp1} for parasitism rates. Similarly, we found that 54 % of the area where there is high pollen beetle infestation is not successfully controlled when considering D_{th2} for pest infestation and D_{thp3} for parasitism rates (Table 6.5).

Based on the posterior probability, we computed maps representing the area according to its probability of pollen beetle infestation and biological control above the respective three decision thresholds according to the value of the indicator “proportion of woodland” in the 2000 m spatial scale. Fig 6.7 represents maps of the different posterior probability of pollen beetle infestations above D_{th2} and posterior probability of biological above D_{thp2} according to the indicator “proportion of woodland” in the 2000m scale. As for binary maps, if we consider posterior probability for both D_{th2} and D_{thp2} (Fig 6.8), we found that 40 % of the landscape where there is an important probability (< 0.5) of high pollen beetle infestation have an important probability (< 0.5) to support successful biological control. Other maps considering other decision thresholds can be produced.

4 Discussion

In this study, ROC curves analysis were used to quantify the effectiveness of some landscape indicators to correctly discriminate negative and positive situations of pollen beetle infestations and biological control according to various decision thresholds. Our results showed that the predictive accuracy of landscape indicators were highly variable. For pest infestation, two individual landscape indicators (i.e. the proportion of woodland and the proportion of semi-natural habitats) were found to be informative and have good discriminatory ability with AUC values above 0.7. For biological control, three individual landscape indicators (i.e. the proportion of woodland, the proportion of semi-natural habitats, and the proportion of previous year’s OSR fields with reduced soil tillage) were found to be informative and have good discriminatory ability with AUC values above 0.6. The proportion of woodland was generally found to be a more informative indicator than the others. The other individual indicators appeared to be bad indicators of pest infestation and natural control as they did not perform better than random decision. The results of logistic regression revealed that the proportion of woodland always had positive effects on the probability of high pollen beetle infestation for each decision thresholds. Both landscape complexity and the proportion of post harvest-soil tillage of OSR fields appeared to have positive effects on the probability of high parasitism rates of pollen beetle larvae. However, combining various landscape indicators through logistic regression generally did not improve prediction accuracy compared to the best individual landscape indicators for pollen beetle infestation and parasitism rates except for D_{thp3} when combining large scales indicators. This suggest that models combining both the proportion of woodland and the proportion of previous year’s OSR fields with reduced tillage at large scales might be used to predict the probability of high parasitism rates. However, the accuracy of local field management indicators such as plant density, nitrogen fertilization, field size have been examined on pollen beetle infestation and parasitism rates, and were always found to be non informative indicators with AUC values < 0.5 (data not shown).

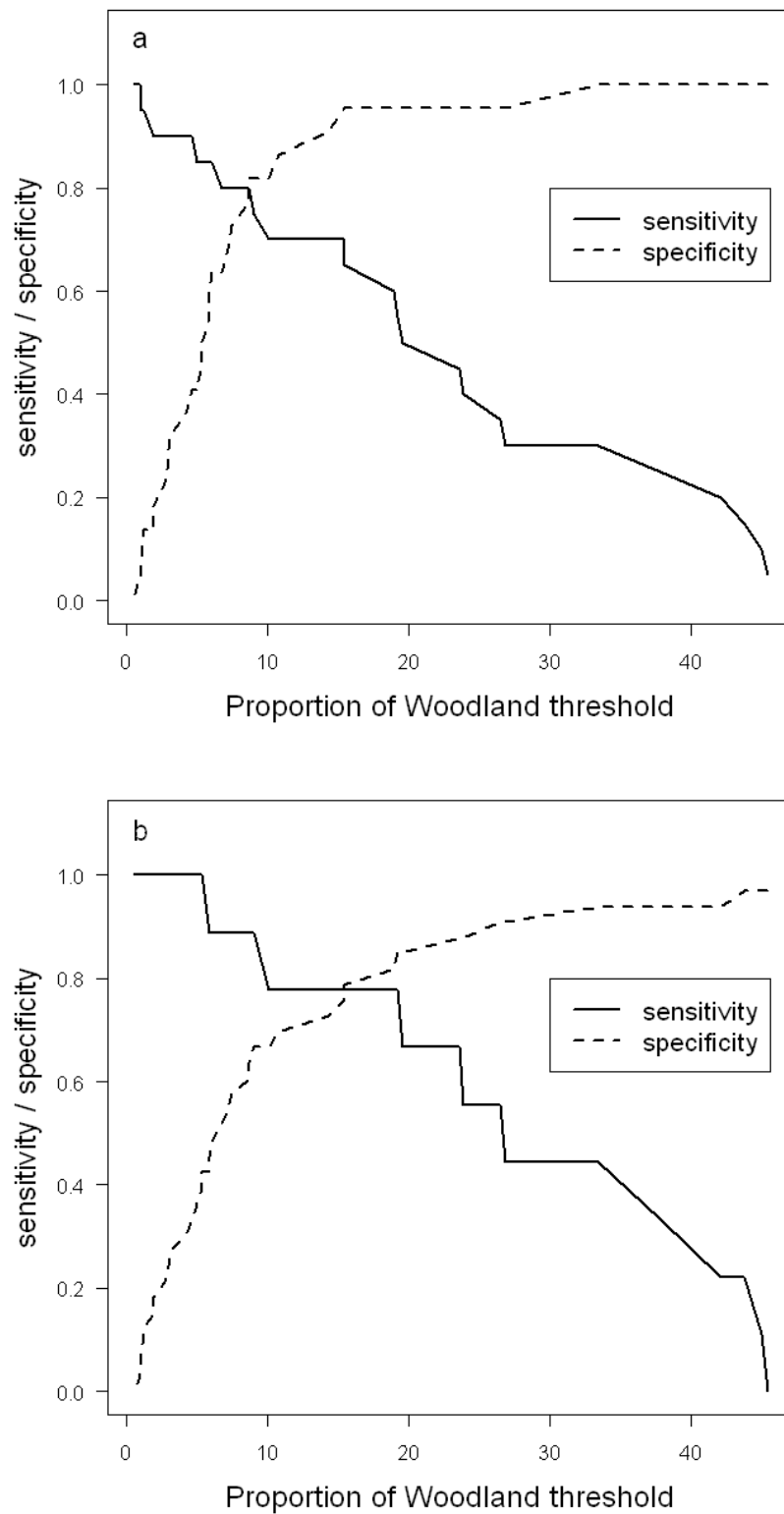


Figure 6. 4: Sensitivity and specificity of the indicator proportion of woodland in the 2000m spatial scale for pollen beetle infestation above D_{th2} (a) and parasitism rates above D_{thp2} (b) as a function of the indicator value.

The good predictive accuracy of respectively two and three landscape indicators for high pollen beetle infestation and successful natural pest control may be explained by the life-cycle and the ecological requirements of both the pollen beetle and its parasitoids. Previous studies have demonstrated that pollen beetles overwinter in the soil of sheltered habitats, particularly woodland in our study region (Rusch et al., subm.; Chap 3). These habitats are able to provide protection against unsuitable climatic conditions and thus limit winter mortality and provide important amount of pests in the following spring (Müller, 1941; Rusch et al., subm.). During this study we monitored pollen beetle emergence in various semi-natural habitats around OSR fields and found that more than 95 % of the emerged population was trapped in woodland (Rusch et al., subm.). Thus, it was not surprising to find a positive effect of the proportion of woodland on the probability of high pollen beetle infestation (logistic regression) and that the individual indicator “proportion of woodland” was an accurate predictor of pollen beetle infestation in the field. However, because pollen beetle may overwinter in various habitats depending on regional context, it might be interesting to study the accuracy of such indicators in other areas.

It has also been demonstrated that semi-natural habitats provide key resources for natural enemies such as food resources, alternative hosts and refuge from disturbance which can lead to an increase in parasitoids fitness (Landis et al., 2000; Wäckers and van Rijn, 2005). Because parasitoids overwinter in the soil of previous year’s OSR fields, post-harvest soil tillage is known to influence parasitoid survival (Nilsson and Andreasson, 1985; Rusch et al., subm.). Particularly, populations have been found to be negatively impacted by profound conventional soil tillage. These elements can explain the positive effects of the proportion of woodland and the proportion of previous year’s OSR fields with reduced soil tillage on the probability of successful biological control (logistic regression) and the good accuracy of these indicators to discriminate situation of positive or negative biological control. Surprisingly, the proportion of grassland was found to be a non-informative indicator of successful biological control. This can be explained by the fact that we selected relatively high thresholds of parasitism rates and that in our dataset very high rates of parasitism (> 70 %) were found in the same area with important proportion of woodland.

The scale at which the accuracy of the indicators “proportion of woodland” and “proportion of semi-natural habitats” was the highest for both pollen beetle infestation and parasitism rates is in accordance with knowledge about pollen beetles and parasitoids. Indeed, it has been found that pollen beetle respond to landscape complexity at large scales whereas parasitoids seems to be influence by landscape complexity at both fine and large spatial scales (Chapitre 2; Chapitre 4; Thies et al., 2003; Zaller et al., 2009).

In our study we used sensitivity and specificity of landscape indicators to determine their optimal thresholds (i.e. the best trade-off between sensitivity and specificity). Hence, these optimal thresholds can be used as an operational threshold to categorize fields according to their pollen beetle infestation and parasitism rates over the entire region. We found various optimal thresholds for the indicator “proportion of woodland” depending on the decision threshold considered and on the scale at which the indicator is computed (i.e. the more informative one). For instance, if we consider a common economic threshold for pollen beetle infestations used in France (i.e. $D_{th1} = 2$ pollen beetles per plant at growth stage 51), we found

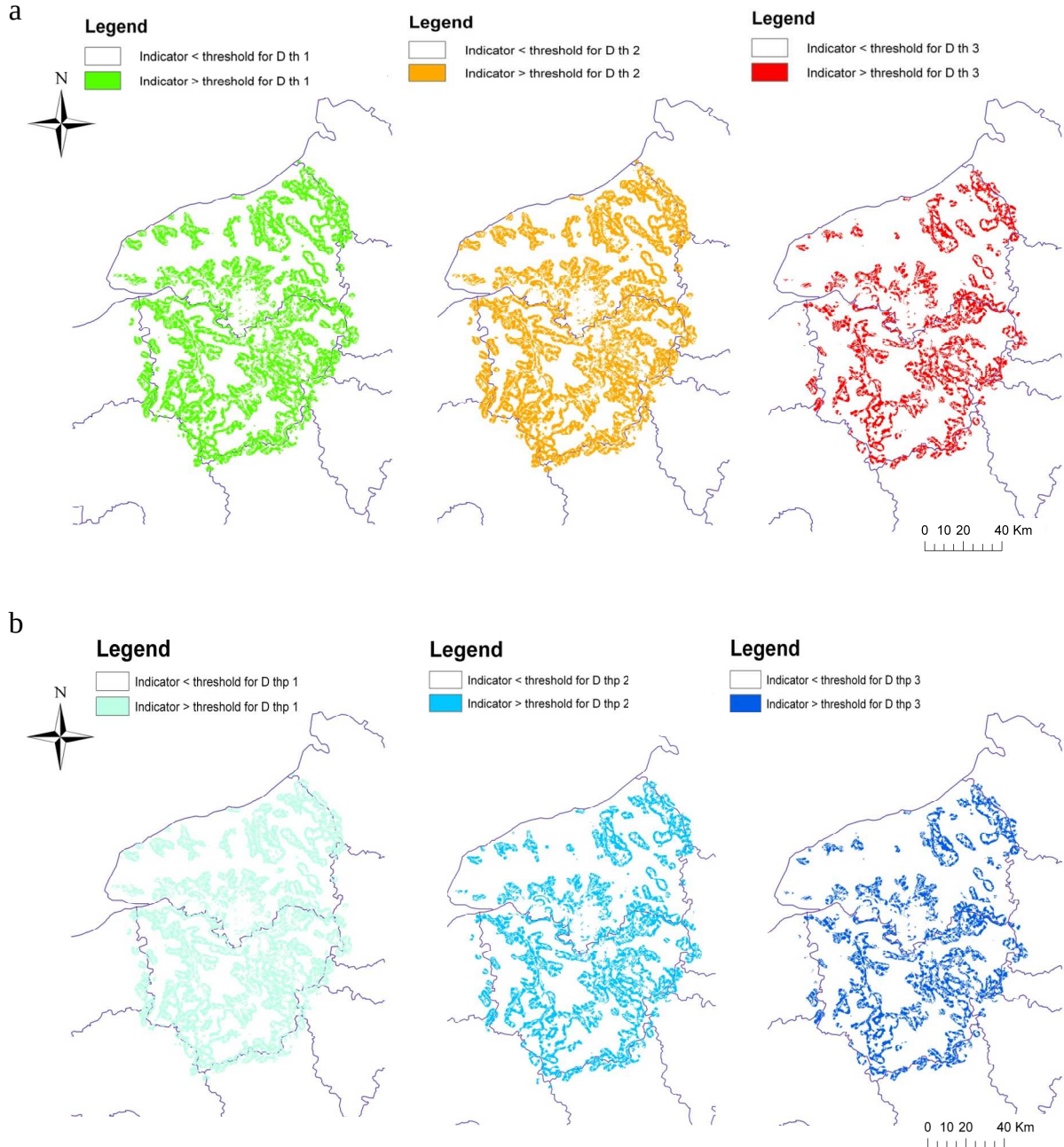


Figure 6. 5: Binary maps of the Haute-Normandie region based on the value of the indicator proportion of woodland in the 2000m spatial scale representing arable land with pollen beetle infestation above the three decision thresholds D_{th1} , D_{th2} and D_{th3} (a) and with parasitism rates above the three decision thresholds D_{thp1} , D_{thp2} and D_{thp3} (b). For each map, white areas represent area with indicator value below the optimal threshold and coloured area represent area with indicator value above the optimal threshold.

that fields surrounded by more than 10.10 % of woodland in a 2000m radius are assumed to support pollen beetle infestation above D_{th1} . Similarly, if we considered that natural pest control is successful above the D_{thp2} threshold (i.e. 80 % of parasitism), we found that pest population in fields surrounded by more than 15.46 % of woodland in a 2000m radius are assumed to be successfully controlled. To our knowledge, if there is an increasing number of studies focusing on the relationship between landscape context and biological control of pest (Bianchi et al., 2006), none have compared the accuracy of landscape indicators to predict pest infestation and biological control and none have tried to identify optimal thresholds of these indicators. Knowing the accuracy and the optimal threshold for landscape indicators to categorize fields at risk for pest infestation or fields with good landscape conditions for an efficient pest regulation, is a useful information for policy makers and landscape planners. Similarly, maps of probability of high pollen beetle infestation and successful biological control can be useful tools for extension services and decision makers. Indeed, it allows to quantify areas with potential risk for pest outbreaks and areas with successful biological control and thus to compare and assess different scenarios of land use and to optimize landscape configuration and services according to various decision thresholds. This methodology can be applied to other indicators and with other decision thresholds.

The results and the approach developed in this study also provides interesting hypothesis for explaining the ambivalent role of landscape on the functioning of host-parasitoid interaction. Indeed, when considering spatial repartition of landscapes with risk for pest infestation and with efficient biological control for different decision thresholds, we revealed an ambivalent effect of landscape structure and potentially highlighted zones of “spatial refuges” for the pest population. These refuges are landscapes which are not able to support successful biological control of pest (i.e. important parasitism rates) but which allow the development of pest populations. The importance of refuges for the host population has been examined in different studies about host-parasitoid interactions at various temporal and spatial scales (Price et al., 1980; Hawkins et al., 1993; Murdoch et al., 1995; Vanbergen et al., 2007). Spatial heterogeneity in the parasitoid attack rate have been recognized to play an important role in dynamics of host-parasitoid interactions as they influence pest mortalities and allows host to benefit from enemy-free space (Hawkins et al., 1993; Hochberg and Holt, 1995; Berryman and Hawkins, 2006). The potential spatial refuges found in our study are not true enemy-free spaces (as defined by Jeffries and Lawton (1984)) but rather more potential “successful natural control-free spaces” based on landscape indicator values. In these areas pollen beetle larvae may have been parasitized but not in sufficient amount to reach successful control thresholds. Such spatial patterns will allow the host to maintain and develop in refuge areas as a major part of the population will escape the natural regulation exerted by their natural enemies. This part of the population can then supply new adults that will be able to colonize successful controlled areas allowing the pest population to maintain at a larger scale.

This refuge hypothesis is in accordance with the observed data on our region where landscapes with very high rates of parasitism a given year (more than 95 % of pollen beetle larvae are parasitized) also support very important pest population in woodland at emergence and same amounts of pollen beetle in OSR fields in the spring of the following year (Chapter

Table 6. 5: Proportion between areas where the indicator proportion of woodland in the 2000m scale indicated pest infestation above the decision thresholds D_{th1} , D_{th2} and D_{th3} , and areas where the indicator predicted parasitism rates above the decision thresholds D_{thp1} , D_{thp2} and D_{thp3} . 100 % indicates that based on the indicator value there is a total spatial synchrony (i.e. no spatial refuge for the pest) and 46 % indicates that 54 % of the areas with high pest infestation are not successfully controlled by parasitoids (i.e. spatial refuge).

Decision threshold	D_{thp1}	D_{thp2}	D_{thp3}
D_{th1}	100 %	68 %	51 %
D_{th2}	90 %	62 %	46 %
D_{th3}	100 %	100 %	100 %

2; Chapter 3; Chapter 4). Indeed, this suggests immigration of the new generation of pollen beetle just before overwintering from spatial refuges to areas where the majority of the local populations have been controlled by parasitoids the year before (i.e. very high rates of parasitism in these areas). Hence, these flows of pollen beetle may fill the pool of pest that has been controlled locally and important pest population will emerge the following year. Moreover, we found a negative relationship between female fecundity and adult densities in the spring (data not shown), confirming previous results from Hokkanen (2000). These results indicate that large areas with relatively low densities of adults in the spring may be able to provide non negligible populations of the new generation and can act as sources of pest for the following year as no overwintering sites might be available in those landscapes (see also Discussion).

The hypothesis of spatial refuges for the pest population and long distance migration before overwintering is also in accordance with metapopulation theory and recent data on genetic diversity of pollen beetles. Indeed, metapopulation theory predicts that a metapopulation persists due to a balance between local population extinction and colonization processes by dispersing individuals to compensate for extinctions (Hanski, 1998). Moreover, a recent study on genetic diversity of *Meligethes aeneus* in Sweden revealed a low genetic differentiation among populations and high estimated rates of migration between regions indicating substantial gene flow between populations (Kazachkova et al., 2007). The analysis of molecular variance indicated that the proportion of variability explained by the sampling period for a generation (i.e. in the autumn before overwintering and in the spring just after overwintering) was the highest suggesting considerable gene flow among populations between these dates.

Because such spatial refuges reduce the probability of successful biological control at the regional scale and maintain important level of pest population, enhancing natural enemy fitness through habitat and landscape manipulation in these specific areas might be the key for implementation of successful conservation biological control at the regional scale (see Discussion).

Because the specific threshold about successful natural control of pollen beetle is not known, we considered various realistic decision thresholds base on a thorough literature review on a large number of host-parasitoid couples (Hawkins and Cornell, 1993). However, there is a need to examine the interactions between parasitism rates, pest population impact and crop damage (in terms of quantity or quality) to establish thresholds and help landscape planners and policy makers in the decision process.

In this study, the data used to assess the accuracy of landscape indicators were collected in the same region during two years. The influence of landscape context on both pest and parasitoid populations may be variable between countries. For instance in Germany, Thies et al. (2003) found increased parasitism rates of pollen beetle and reduced pollen beetle damage in more complex landscapes, suggesting that biological control of pollen beetle was efficient in such landscapes. The different effect of landscape complexity on pollen beetle populations observed by Thies et al. (2003) may come from a very different landscape pattern at the regional scale and especially from the absence of spatial refuges for pollen beetle which

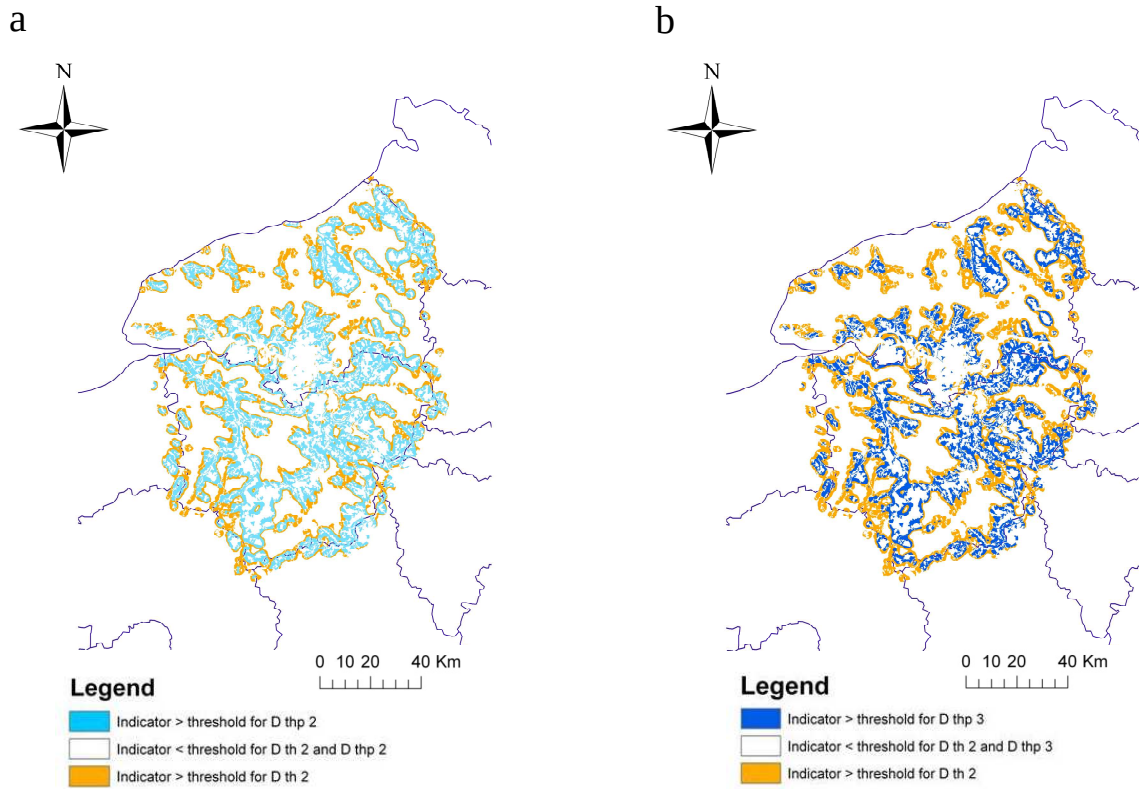


Figure 6. 6: Superposition of binary maps representing arable land with pollen beetle infestation above the decision thresholds D_{th2} and with parasitism rates above the decision threshold D_{thp2} (a); and with pollen beetle infestation above the decision thresholds D_{th2} and with parasitism rates above the decision threshold D_{thp3} (b) according to the value of the indicator proportion of woodland in the 2000m spatial scale; For each map: white areas represent area with indicator value below the optimal threshold for both pest infestation and biological control (area with no high pest infestation and high parasitism rates according to indicator values); blue areas represent area with indicator value above the optimal threshold for biological control (area with no high parasitism rates according to indicator values); orange areas represent area with indicator value above the optimal threshold for pest infestation and below the optimal threshold for biological control (spatial refuge according to indicator values).

maintain pollen beetle populations and limit the efficiency of natural control over years. Hence, our results could not be directly applied in other region or countries, and it may be interesting to apply the same methodology in various conditions with other data sets.

5 Conclusion

Our study revealed various levels of accuracy for landscape indicators. We found that some landscape indicators showed high levels of accuracy for predicting pollen beetle infestation and parasitism rates above various thresholds. Particularly, the indicators “proportion of woodland” and “proportion of semi-natural habitats” appeared to be good indicators for pollen beetle infestation. For parasitism rates of pollen beetle, the indicators “proportion of woodland”, “proportion of semi-natural habitats” and “proportion of previous year’s OSR fields with reduced tillage” were found to be good indicators. The indicator “proportion of woodland” generally performed better than the others. This study provided useful knowledge and tools that could help extension services, landscape planners, and policy makers in predicting landscapes at risk for pest infestation or unsuccessful biological control and in optimizing spatial configuration to maximise biological control of pest, an important ecosystem service. Moreover, using landscape indicators can help in the understanding of biological control mechanisms by formulating new hypotheses about trophic interactions at large scales. Indeed, our results highlight the potential existence of spatial refuge for the pest population. Hence, exploring spatial refuges according to specific economical threshold and enhancing biological control in these areas to reach successful control thresholds through habitat and landscape management should be priorities for agro-ecologists and landscape planners. Indeed, such refuge for the pest population may influence pest infestation at the regional scale as it provides pest reservoirs in the landscape. In this study we examined infestation of only one pest and its biological control through its specialized parasitoids. However, management at the landscape scale needs to take into account several objectives and services to achieve optimization of land use. Thus, it should be interesting to study the effects of landscape context on a multi-species approach in order to find trade-offs in landscape management to optimize natural regulation services such as pollination and natural pest control.

Acknowledgement

We would like to thank the farmers for granting access to their fields and for their interest in the project, A. Butier, G. Grandeau, C. Robert, D. Siou and G. Lajarrige for their technical assistance, and D. Makowski for statistical advice. We also thank Christer Nilsson for his precious help and knowledge about pollen beetle and parasitoid biology and Donald White for helpful editorial advice in English.

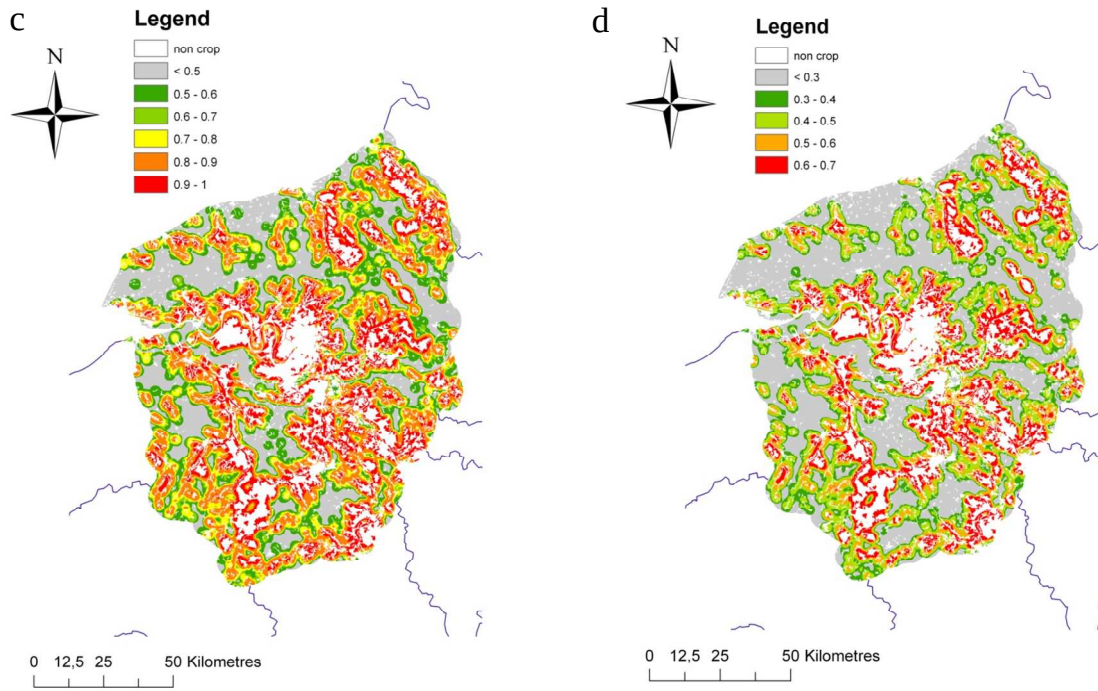


Figure 6. 7: Maps of the posterior probability of pollen beetle infestation above D_{th2} (a and c) and of parasitism rates above D_{thp2} (b and d) for the Haute-Normandie region. Maps (a) and (b) represent the probabilities for the entire region whereas maps (c) and (d) consider probabilities computed for arable land only (i.e. potential oilseed rape fields).

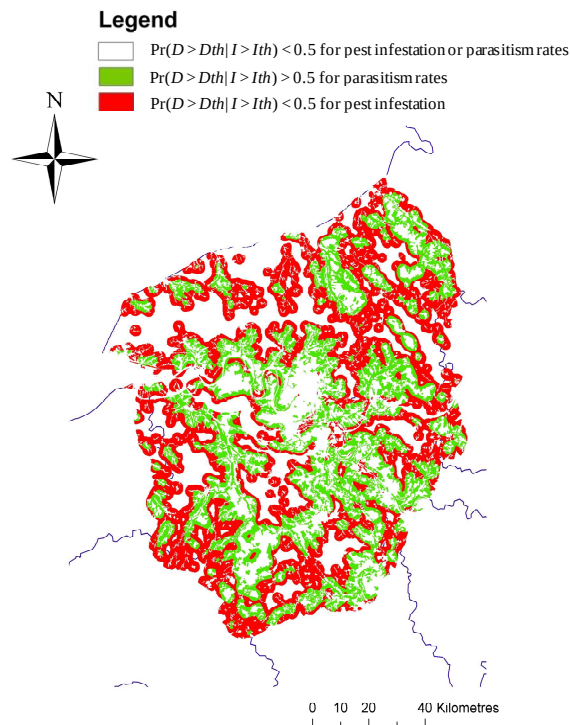


Figure 6. 8: Superposition of binary maps derived from applying an arbitrary threshold of 0.5 to posterior probability maps of pollen beetle infestation above D_{th2} and of parasitism rates above D_{thp2} for the Haute-Normandie region. White areas represent areas with probability inferior to 0.5 for pollen beetle infestation above D_{th2} ; Red areas represent areas with probability superior to 0.5 for pollen beetle infestation above D_{th2} ; Green areas represent areas with probability superior to 0.5 for parasitism rates above D_{th2} .

Conclusion: Dans ce travail, nous avons évalué les performances d'indicateurs paysagers simples calculés à des étendues spatiales différentes pour classer des situations d'infestations importantes du ravageur et de régulation naturelle efficace en fonction de différentes règles de décision. Nous avons montré que les indicateurs "proportion de forêt" et "proportion d'habitats semi-naturels" sont des indicateurs performants pour évaluer des situations à risques d'infestations de méligèthes, particulièrement lorsqu'ils sont calculés à des étendues spatiales relativement larges. Les indicateurs "proportion de forêt", "proportion d'habitats semi-naturels" et "proportion de colza de l'année de précédente avec un travail du sol post-récolte simplifié" sont des indicateurs informatifs qui ont montré de bonnes performances pour discriminer les situations par rapport à un taux de parasitisme important. En se basant sur l'indicateur "proportion de forêt", nous avons pu produire différentes cartes régionales indiquant des paysages structurellement à risques d'infestations ou supportant une régulation biologique efficace. Les connaissances et les outils de ce travail présentent un intérêt en termes de conception de stratégies de protection intégrée des cultures cherchant à optimiser les régulations naturelles.

CHAPITRE 7

Discussion générale et perspectives

Chapitre 7 : Discussion générale et perspectives

1 Bilan du travail et retour sur la démarche de notre étude

1.1 Bilan des connaissances produites et retour sur les objectifs du travail

Dans notre travail, nous sommes partis du constat que les populations de ravageurs et d'ennemis naturels étaient affectées par des processus opérant à différentes échelles allant de la parcelle au paysage et impliquant des habitats cultivés et semi-naturels. Nous avons fait l'hypothèse qu'une prise en compte conjointe de ces deux types d'habitat permettait d'identifier les facteurs influençant la dynamique des populations de ravageur, leurs dégâts et leurs régulations naturelles. Cette étape d'identification des déterminants a pour objectifs à long terme la coordination des pratiques agricoles dans l'espace et l'optimisation des paysages agricoles pour limiter les infestations de *Meligethes aeneus* et favoriser sa régulation naturelle. Pour étudier les facteurs influençant les populations de méligèthes et leur contrôle biologique, nous avons utilisé différentes approches. Nous avons d'abord effectué un travail de synthèse des connaissances autour des relations entre habitats semi-naturels, pratiques agricoles et régulation naturelle des ravageurs. Nous nous sommes ensuite intéressés aux effets relatifs du contexte paysager et des pratiques agricoles locales sur la pression exercée par le ravageur sur la culture. Afin de préciser les effets du contexte paysager, nous nous sommes alors intéressés aux habitats sources de ravageurs au printemps et aux caractéristiques locales et paysagères qui influencent l'abondance du ravageur au sein de ces habitats. Puis, nous avons étudié l'influence des habitats semi-naturels et des pratiques agricoles dans le paysage sur la régulation naturelle du ravageur. Nous avons ensuite examiné l'alimentation des parasitoïdes adultes pour produire des connaissances sur cet aspect encore inconnu. Enfin, nous avons comparé différents indicateurs paysagers sur leurs capacités à classer des situations paysagères par rapport à différents seuils d'infestation de méligèthes et de contrôle biologique efficace.

Comme les différents facteurs influençant le contrôle naturel des ravageurs au sein des agroécosystèmes sont multiples, **notre première question de recherche portait sur les effets des habitats semi-naturels et des pratiques agricoles sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels.** Il s'agissait ici de réaliser une synthèse des connaissances actuelles sur ce sujet de manière à faire émerger l'importance d'une prise en compte conjointe des effets des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels pour comprendre les interactions trophiques entre ennemis naturels, ravageurs et peuplement cultivé.

Dans cette étude, nous avons montré que les habitats semi-naturels et les pratiques agricoles (à l'échelle de l'itinéraire technique et du système de culture) influencent fortement les dynamiques des populations d'arthropodes phytophages et zoophages. Nous avons mis en évidence que classiquement les études autour de l'effet du contexte paysager sur la régulation naturelle des ravageurs par leurs ennemis naturels prennent assez peu en compte les effets des pratiques agricoles à l'échelle locale et la diversité des pratiques agricoles réparties dans le

paysage. **Une prise en compte explicite des habitats cultivés et semi-naturels et une description claire des pratiques agricoles aux échelles locale et paysagère sont essentielles pour concevoir des stratégies de protection des cultures innovantes basées sur la mobilisation de la régulation naturelle des ravageurs.** En effet, la prise en compte et la mise en évidence de leviers de nature agronomique, comme le travail du sol ou la diversité végétale intra-parcellaire, ou agroécologique, comme la gestion des habitats semi-naturels, pour stimuler la régulation naturelle des ravageurs, dessinent de nouvelles pistes de gestion des populations d'arthropodes.

Notre deuxième question de recherche concernait l'identification et la hiérarchisation des influences relatives des pratiques agricoles à l'échelle locale et du contexte paysager sur la densité et les dégâts de *Meligethes aeneus*. Pour cela nous avons utilisé une approche multi-modèles combinant des variables explicatives à l'échelle locale et des variables paysagères calculées à différentes étendues spatiales autour de la parcelle. Nous avons mis en évidence que les densités des population de mélégièthes à l'échelle de la parcelle étaient principalement et positivement influencées par des variables paysagères, à savoir la proportion d'habitats boisés et herbacés, à des étendues spatiales relativement larges (dans un rayon de 1500 m à 2000 m autour de la parcelle). Les pratiques agricoles testées dans notre approche ne sont jamais apparues comme des variables explicatives importantes de la densité du ravageur. Par ailleurs, des paysages complexes avec des proportions importantes en habitats semi-naturels hébergent des populations de mélégièthes plus importantes au printemps. Ensuite, nous avons montré que les dégâts résultant des attaques de mélégièthes étaient influencés par des variables locales et paysagères. En effet, le pourcentage de boutons floraux détruits était positivement corrélé à la proportion en habitats boisés calculée à des étendues spatiales allant de 1500 m à 2000 m de rayon autour de la parcelle, et négativement corrélé à l'indice de nutrition azotée de la culture calculé au début des attaques de mélégièthes. Le contexte paysager, à travers la proportion en habitats boisés, apparaît toujours comme plus important que l'indice de nutrition azotée sur les dégâts de mélégièthes à toutes les échelles spatiales considérées. La corrélation négative entre l'indice de nutrition azotée et les dégâts de mélégièthes provient de l'effet positif important de la fertilisation azotée (et des reliquats azotés) sur les capacités de compensation de la culture. **L'étude développée ici nous a permis de mettre en évidence que le contexte paysager détermine la pression exercée par les population de mélégièthes sur la culture (densité et dégâts) et que l'état azoté de la culture (et donc la fertilisation azotée) peut contrebalancer le pourcentage de boutons détruits par les mélégièthes via son rôle sur les capacités de compensation de la culture.**

Notre troisième question de recherche portait sur le rôle fonctionnel des habitats semi-naturels dans la dynamique de population du ravageur pour l'explication des effets du contexte paysager observés dans notre approche multi-échelles sur l'abondance et les dégâts de mélégièthes. Pour cela nous avons utilisé des données issues de deux localités différentes : un sous-échantillon de notre zone d'étude en Haute-Normandie et une expérimentation similaire menée en Midi-Pyrénées en 2006. Nous avons clairement mis en évidence qu'en Haute-Normandie plus de 95 % des populations de mélégièthes capturées à l'émergence provenaient d'habitats boisés. En revanche, les données provenant du sud de la France ont montré des résultats sensiblement différents puisqu'aucun mélégièthe n'a été piégé

en forêt et que l'essentiel des captures provenait d'habitats herbacés. Le type d'habitat source de méligèthes au printemps semble donc varier en fonction de la zone géographique et/ou de l'année étudiée. Le rôle important des habitats boisés pour l'hivernation des populations de méligèthes en Haute-Normandie nous permet d'expliquer les effets positifs des forêts sur la densité et les dégâts de méligèthes observés dans notre étude précédente.

Il s'agissait ensuite de relier l'abondance du ravageur à l'émergence dans ces différents habitats semi-naturels à des variables locales et paysagères. Nous avons montré que plusieurs variables liées aux caractéristiques locales ou paysagères des zones étudiées semblent importantes et redondantes entre les années pour expliquer l'abondance de méligèthes à l'émergence, il s'agit de: l'altitude relative des zones d'hivernation, l'épaisseur de la litière, la hauteur du couvert végétal, l'humidité relative du milieu, et la proximité de la zone piégée par rapport aux parcelles de colza de l'année précédente. La proximité aux colzas de l'année précédente influence positivement l'abondance du ravageur au printemps suggérant que la nouvelle génération du ravageur, émergeant des parcelles de colza durant l'été, migre vers des zones d'hivernation dans l'environnement paysager proche. Les habitats supportant des populations de méligèthes plus importantes à l'émergence après l'hivernation étaient plutôt situés en hauteur, avec des litières épaisses, un couvert végétal bas et des sols plutôt secs. Ces caractéristiques locales laissent supposer que leurs effets favorisent la survie hivernale des méligèthes. **Les résultats de ce travail semblent indiquer que la configuration spatiale détermine les flux de ravageurs à la fin de l'été entre les habitats sources de méligèthes et les zones d'hivernation et que les caractéristiques locales influencent la survie hivernale et donc l'abondance des méligèthes au printemps.**

Notre quatrième question de recherche a consisté à étudier les effets du travail du sol post-récolte des parcelles de colzas de l'année précédente et du contexte paysager sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes. Nous avons trouvé que le parasitisme était principalement dû à trois espèces de parasitoïdes univoltins (*Tersilochus heterocerus*, *Phradis morionellus* et *Phradis interstitialis*, tous trois Hyménoptères de la famille des Ichneumonidés) et que la proportion de méligèthes régulée par les parasitoïdes pouvait être extrêmement variable avec des taux de parasitisme allant de 0 à 98 %. De manière générale, des paysages complexes présentaient des taux de parasitisme plus importants. Notre approche combinant différentes variables explicatives a montré que le taux de parasitisme total des larves de méligèthes était influencé par différentes variables paysagères calculées dans l'environnement paysager immédiat de la parcelle (250 m de rayon) et à des échelles plus larges (1500 m à 2000 m de rayon). En considérant l'étendue spatiale circulaire de 250m de rayon autour de la parcelle, nous avons montré que le taux de parasitisme dû à *Tersilochus heterocerus* était positivement corrélé à la proportion d'habitats semi-naturels et à la proximité des parcelles de colza de l'année précédente. En considérant les étendues spatiales plus larges (1500 m à 2000 m de rayon), nous avons trouvé que le taux de parasitisme dû à *T. heterocerus* était positivement corrélé à la proportion d'habitats semi-naturels et négativement corrélé à la proportion de surface en colza de l'année précédente labourée après la récolte. Le taux de parasitisme résultant de l'espèce *T. heterocerus* est ainsi positivement influencé par une proportion importante de colza de l'année précédente avec un travail du sol post-récolte simplifié. Les taux de parasitisme dus à *Phradis morionellus* et *Phradis interstitialis* sont

apparus être essentiellement influencés par la proportion d'habitats semi-naturels calculée dans des rayons de 1250 m et 1500 m autour de la parcelle. **Nous avons donc montré ici que des facteurs à des échelles spatiales différentes influencent le taux de parasitisme des larves de méligèthes et que le travail du sol post-récolte ainsi que la complexité du paysage sont deux facteurs importants permettant d'expliquer le taux de parasitisme et la capacité de régulation l'année suivante.**

Notre cinquième question de recherche visait à produire des connaissances factuelles sur l'état nutritionnel du parasitoïde majoritaire *Tersilochus heterocerus* à l'état adulte prélevé au champ. Pour cela, nous avons analysé les teneurs en glucides des parasitoïdes échantillonnés à trois périodes distinctes de leur cycle : à l'émergence des adultes, au début de la floraison du colza et à la fin de la floraison du colza. Notre étude a démontré que *T. heterocerus* à l'état adulte se nourrit de ressources sucrées. Nous avons d'abord montré qu'au moment de l'émergence, les parasitoïdes adultes possèdent des quantités de sucres relativement faibles et principalement composées de tréhalose, de glucose et de fructose. Ensuite, nous avons constaté que les premiers parasitoïdes adultes capturés au champ pouvaient avoir consommé la majeure partie de leurs réserves en sucres et que la quantité de sucres contenue par μg de parasitoïdes augmentait avec le temps passé depuis le début de la floraison du colza. Ainsi, nos résultats indiquent clairement que cette espèce univoltine se nourrit de ressources sucrées à l'état adulte et suggèrent qu'elle exploite le nectar à l'intérieur de la parcelle ou dans l'environnement parcellaire immédiat. **Les connaissances ainsi produites nous ont permis (i) de clarifier une zone de manque de connaissances, et (ii) de mettre en évidence l'importance de fournir des sources de nourriture à l'intérieur ou autour des parcelles pour maintenir ou stimuler les populations de parasitoïdes.** Les résultats autour de cette question de recherche vont dans le sens de l'hypothèse énonçant que les effets positifs de la complexité du paysage observés sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes viendraient notamment d'une plus grande disponibilité en nectar dans ces types de paysage. Cependant la précision des effets du paysage via les comportements alimentaires des parasitoïdes nécessiterait des expériences complémentaires (voir section 1.3 ci-après).

Enfin, notre sixième question de recherche visait à évaluer et à comparer les performances de plusieurs indicateurs paysagers calculés à différentes échelles spatiales pour prédire des situations de fortes infestations de méligèthes ou de régulation biologique efficace. Nous avons montré qu'il existait une grosse variabilité dans les performances des indicateurs paysagers pour classer les différentes situations. Certains indicateurs paysagers ont montré de mauvaises performances, pas meilleures qu'une décision aléatoire, alors que d'autres se sont révélés être performants pour discriminer les différentes situations. Ainsi, les proportions de forêt et d'habitats semi-naturels se sont avérées être de bons indicateurs pour évaluer les risques d'infestation de méligèthes par rapport à différents seuils économiques, particulièrement lorsqu'ils ont été calculés à des échelles spatiales relativement larges. Les proportions de forêt, d'habitats semi-naturels et de colza de l'année de précédente avec un travail du sol post-récolte simplifié sont des indicateurs informatifs qui ont montré de bonnes performances pour discriminer les situations par rapport à un taux de parasitisme important. Comme l'indicateur "proportion de forêt" s'est révélé être un bon

indicateur pour prédire les infestations de méligèthes et le taux de parasitisme, nous avons (i) identifié les seuils de décision optimaux pour cet indicateur dans différentes situations, (ii) calculé les probabilités postérieures d'infestation de méligèthes et de taux de parasitisme importants et (iii) produit des cartes de zones à risque de fortes infestations ou à régulation biologique importante au sein de la région Haute-Normandie en fonction des valeurs prises par cet indicateur paysager. **L'ensemble de la méthodologie et des résultats présentés dans cette partie représente des connaissances et des outils utilisables pour évaluer et concevoir des paysages fonctionnels capables de fournir des services écosystémiques comme la régulation naturelle des ravageurs. De plus, les indicateurs paysagers permettent de formuler de nouvelles hypothèses quant aux dynamiques de populations des différents niveaux trophiques et à leurs interactions à l'échelle régionale.**

1.2 Discussion de nos résultats par rapport à l'état des connaissances

La compréhension des interactions entre le peuplement cultivé et les populations de ravageurs est une question importante en protection intégrée puisqu'elle concerne l'une des deux stratégies importantes permettant de réguler les populations : la stratégie ascendante ou "*bottom-up*". L'idée principale qui sous-tend cette stratégie considère que les insectes phytophages sélectionnent leur hôte par rapport à sa capacité à augmenter leur fitness et celle de leur descendance. Cette notion de qualité de la plante comme déterminisme de la sélection de l'hôte est reprise par différents auteurs (White et al., 1984 ; Price, 1991). Ainsi l'hypothèse du stress associé aux plantes ("*The Plant Stress Hypothesis*") proposée par White et al. (1984) explique que des plantes stressées seraient de meilleurs hôtes en raison d'une meilleure qualité nutritionnelle due à une diminution de la synthèse de protéines, une augmentation des acides aminés libres dans les tissus de la plante et à une diminution de la synthèse de composés chimiques intervenant dans les mécanismes de défenses de la plante. En revanche, l'hypothèse de la vigueur des plantes ("*The Plant Vigor Hypothesis*") formulée par Price (1991) propose que les insectes phytophages sélectionneraient des plantes plus vigoureuses avec une croissance plus rapide.

Des travaux récents sur la sélection de l'hôte par les méligèthes pour l'alimentation et l'oviposition ont montré une préférence pour des plantes avec des boutons floraux plus larges et à des stades de développement plus avancés (Nilsson, 1994, Hopkins et Ekbom, 1999). De plus, il a été montré que le méligèthe localisait et sélectionnait son hôte par rapport à des signaux olfactifs et particulièrement aux émissions d'isothiocyanates. Ces résultats suggèrent des mécanismes de sélection importants basés sur les caractéristiques de la plante et une influence des pratiques agricoles sur cette sélection via leurs effets sur la qualité de la plante. En effet, différents travaux ont montré que la fertilisation azotée, la date de semis ou la densité du peuplement cultivé influençaient la qualité de la plante hôte et donc la densité des populations de ravageurs (voir introduction point 4.4.1, (p. 20)). Dans notre étude, nous avons montré que la sélection de l'habitat (i.e. la parcelle de colza) par les populations n'était pas influencée par les effets ascendants de la qualité de la ressource mais par des variables paysagères calculées à des échelles spatiales relativement larges variant entre 1500 m et 2000 m de rayon autour de la parcelle. Si l'on considère les résultats issus de nos travaux ainsi que

ceux sur l'importance de la qualité de la ressource sur la sélection de la plante hôte, il apparaît clair que le contexte paysager détermine la densité de population à l'échelle de la parcelle et que les processus de sélection de l'hôte s'opèrent à des échelles plus fines à l'intérieur de la parcelle. Nous avons ensuite montré l'importance du contexte paysager et de l'état de nutrition azotée de la culture sur la proportion de boutons floraux détruits par les attaques de méligèthes. Nous démontrons donc ici l'importance des mécanismes ascendants gouvernés par les pratiques agricoles (i.e. fertilisation azotée) sur les capacités de compensation des attaques de méligèthes. Ces résultats confirment l'importance de la fertilisation azotée sur les capacités de compensation de la culture (Williams et Free, 1979 ; Valantin-Morison et al., 2007).

Les résultats de notre travail sont en adéquation avec ceux de Zaller et al. (2008) qui ont trouvé que la densité de méligèthes était influencée par différentes variables paysagères calculées à des échelles spatiales allant de 1000 m à 2000 m de rayon. Plus particulièrement, ces auteurs ont trouvé une influence positive et significative de la proportion d'habitats non cultivés dans des rayons allant de 1250 m à 1750 m sur l'abondance des populations, ce qui correspond à nos propres conclusions. Nous avons vérifié l'hypothèse selon laquelle l'effet positif de la proportion de forêt sur l'abondance et les dégâts de méligèthes provient du rôle de ces habitats pour leur hibernation. En revanche, Thies et al. (2003) ont montré un effet négatif de la proportion de zones non cultivées sur les dégâts de méligèthes, avec la part la plus importante de variabilité expliquée lorsque la proportion en zones non-cultivées est calculée dans des cercles de 1.5 km de diamètre et donc à des échelles spatiales plus petites que celles mises en évidence dans nos travaux. Nous avons montré qu'il existait plusieurs hypothèses pour expliquer ces différences. Tout d'abord, des différences dans les approches méthodologiques utilisées peuvent expliquer les influences opposées que semble avoir la complexité du paysage sur les dégâts de méligèthes. En effet, Thies et al. (2003) ont utilisé 10 plants de colza au centre de chaque paysage alors que dans notre étude et celle de Zaller et al. (2008) les populations ont été prélevées en parcelles agricoles. On peut donc supposer que les populations de ravageurs ne répondent pas de la même manière à ces deux approches. Ensuite, sur la base des résultats de nos travaux, nous avons émis une autre hypothèse concernant l'effet de la structure du paysage à des échelles plus larges que celles explorées dans notre travail et qui influencerait les dynamiques des nouvelles générations de méligèthes avant l'hivernation (cette hypothèse est détaillée dans la section 2.2 ci-après).

Nos résultats sur la stratégie descendante ou "*top-down*" impliquant l'alimentation des parasitoïdes et l'influence du contexte paysager à différentes étendues spatiales sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes sont en accord avec des études récentes sur le sujet (Thies et Tschardtke, 1999; Büchi, 2002 ; Thies et al., 2003 ; Zaller et al., 2009) et plus généralement avec les résultats de la méta-analyse de Bianchi et al. (2006). Nous avons d'abord mis en évidence qu'il n'y avait pas de lien entre l'abondance de l'hôte (i.e. les larves de méligèthe) et le taux de parasitisme, confirmant ainsi les résultats de Thies et al. (2003) sur le fait qu'il n'y a pas de relation de densité-dépendance entre densité de l'hôte et taux de parasitisme. Ensuite, Thies et Tschardtke (1999) et Büchi (2002) ont mis en évidence que le taux de parasitisme des larves de méligèthe était positivement influencé par la présence d'habitats semi-naturels dans l'environnement immédiat de la parcelle. Büchi (2002) a plus

particulièrement montré des taux de parasitisme des larves de méligèthes significativement plus importants dans les parcelles de colza avec des bandes fleuries contiguës que dans des parcelles avec des prairies extensives contiguës. De plus, Zaller et al. (2009) ont trouvé que le taux de parasitisme des larves de méligèthe était positivement corrélé à la longueur des bords de champs et des haies dans un rayon de 250 m autour de la parcelle suggérant également une influence positive des habitats non cultivés dans l'environnement proche de la parcelle. Ces résultats indiquent un effet positif des habitats semi-naturels et semblent en accord avec nos résultats sur l'effet de l'environnement parcellaire immédiat et l'exploitation de nectar au sein ou aux abords des parcelles. Nous avons ensuite montré un effet négatif de la proportion de colza de l'année précédente avec un travail du sol post-récolte profond sur le taux de parasitisme. Ces résultats sont en accord avec des résultats récents obtenus en conditions contrôlées sur la survie des parasitoïdes dans différentes conditions de travail du sol (Nilsson, 2010). Enfin, Thies et al. (2003) ont montré que le taux de parasitisme des larves de méligèthes était positivement corrélé à la proportion en zones non cultivées dans le paysage particulièrement dans un diamètre de 1.5 km. Les résultats issus de nos travaux ainsi que ceux de la littérature récente sur le sujet, suggèrent un déterminisme plus complexe du taux de parasitisme des larves de méligèthes, qui sous-tend différents processus liés aux comportements des parasitoïdes à des échelles spatiales différentes. Ainsi, l'hypothèse formulée en fin du chapitre 4 pour expliciter les effets de l'environnement paysager à différentes étendues spatiales sur le taux de parasitisme dû à *Tersilochus heteroceris* est qu'ils peuvent être associés à des processus résultant de différents comportements de dispersion des parasitoïdes. Ces processus impliquent la survie hivernale des parasitoïdes, des mouvements de dispersion à des échelles spatiales importantes pour localiser les habitats hébergeant leurs hôtes (i.e. les parcelles de colza) ainsi que des mouvements exploratoires à des échelles plus petites dans l'environnement paysager immédiat pour trouver des ressources trophiques nécessaires à leur survie. Nous suggérons que l'influence de l'environnement paysager immédiat serait plutôt l'expression de mouvements de prospection, généralement plus lents avec des trajectoires tortueuses, alors que l'influence d'étendues spatiales plus larges résulterait de mouvements de déplacement nets sur de longues distances pour localiser leurs ressources. En effet, il a été montré que la dispersion d'individus au sein d'un paysage peut se faire par ces deux types de déplacement (Van Dyck et Baguette, 2005 ; Delattre et al., 2010). Des travaux récents ont ainsi rapporté que les déplacements des individus entre les taches d'habitats dans le paysage résultaient plus de mouvements directs et rapides lorsque les taches sont disséminées dans le paysage (Zollner et Lima, 1999 ; Baguette and Van Dyck, 2007 ; Schtickzelle et al., 2007). Zollner et Lima (1999) ont montré par modélisation que des mouvements de déplacement plus directs dans le paysage étaient une meilleure stratégie de dispersion lorsque les ressources énergétiques des individus sont limitées et qu'ils encourent des risques importants de prédation, ce qui est le cas lors des déplacements sur de longues distances. L'hypothèse que nous avons formulée semble donc cohérente avec l'ensemble de ces travaux.

Nous ne pouvons statuer clairement sur les mécanismes réellement mis en œuvre derrière l'influence positive de la complexité du paysage sur le taux de parasitisme. Ils sont variés et proviennent de la capacité des habitats semi-naturels à fournir des ressources et à assurer des

fonctions nécessaires à toutes les étapes du cycle de vie des parasitoïdes (Landis et al., 2000 ; Chapitre 1). Nous ne pouvons qu'en faire l'hypothèse à ce stade de notre travail.

Tout d'abord, les populations de parasitoïdes ont pu bénéficier d'une plus grande diversité et disponibilité en nectar dans des paysages plus complexes (Steffan-Dewenter et al., 2002). En effet, nous avons montré que les parasitoïdes adultes de *Tersilochus heterocerus* prélevés au champ se nourrissaient de ressources sucrées et donc très certainement de nectar trouvé à l'intérieur ou en bordure de parcelles. L'hypothèse que les adultes se soient alimentés sur d'autres ressources, comme le miellat d'Hémiptères (autre source sucrée importante) ou directement sur son hôte, sont peu envisageables (Jourdheuil, 1960 ; Chapitre 5). Ces résultats nouveaux sont cohérents avec des travaux récents impliquant d'autres modèles d'étude qui ont mis en évidence que les parasitoïdes pouvaient prélever des sucres à l'état sauvage (Casas et al., 2003 ; Desouhant et al., 2010). Plusieurs auteurs ont démontré que l'alimentation sur des ressources sucrées comme le nectar augmentait de manière importante la longévité, la fécondité, les capacités de prospection des parasitoïdes et ainsi l'impact sur les populations de ravageurs (Wäckers et al., 2005 ; Lavandero et al., 2005). Ainsi, cette plus grande disponibilité et diversité de nectar dans les paysages complexes a pu augmenter la fitness des parasitoïdes et ainsi favoriser la régulation naturelle des ravageurs (Wäckers et al., 2005). Le fait d'avoir une proportion importante d'habitats semi-naturels dans le paysage augmente potentiellement la surface de zones où les parasitoïdes ont pu trouver des méligèthes (*Meligethes aeneus* mais éventuellement d'autres espèces comme *M. viridescens* par exemple – Jourdheuil, 1960) se nourrissant sur des plantes hôtes alternatives (e.g. crucifères sauvages ou autres) au sein de ces habitats. Ainsi, comme ce sont des habitats non perturbés, notamment par un travail du sol, et qu'ils constituent souvent des refuges adéquats avec un microclimat plus favorable (Landis et al., 2000), ils pourraient, en plus de fournir des ressources trophiques, favoriser la survie et l'émergence des parasitoïdes au printemps de l'année suivante. Un important pool de parasitoïdes peut ainsi être maintenu au sein de ces habitats.

Les différences d'échelles spatiales mises en évidence entre notre étude et celle de Thies et al. (2003) démontrent que l'échelle à laquelle une espèce répond dépend à la fois de ses traits fonctionnels mais également des propriétés et de la structure même du paysage (i.e. composition et configuration). En effet, si les échelles spatiales les plus explicatives de la densité d'une population sont fonction des capacités de dispersion des individus, la structure du paysage module la manière dont les espèces répondent à leur environnement. C'est donc bien l'interaction de ces deux composantes que font ressortir les échelles spatiales les plus importantes pour les populations de méligèthes et de parasitoïdes. Des études sur les capacités de dispersion de *Meligethes aeneus* ont ainsi montré des distances de migration très importantes (de l'ordre de 12 km en deux jours) et supérieures aux échelles spatiales explorées dans notre étude. Les différences d'échelles spatiales mises en évidence pour les populations de ravageurs et de parasitoïdes entre notre étude et celles évoquées précédemment révèlent une propriété des paysages dans lesquels ces études ont été menées et relatent le degré de connectivité fonctionnelle. Par exemple, les échelles spatiales les plus importantes pour les populations de méligèthes révèlent la distance moyenne parcourue par les

Tableau 7. 1: Etudes sur les relations entre complexité du paysage et régulation naturelle des insectes ravageurs (une partie de ces études étant commune à la synthèse réalisée par Bianchi et al. (2006) et de nouvelles études ayant été incorporées depuis la synthèse présentée au chapitre 1).

Bianchi et al. 2005	Oberg et al. 2007
Boccaccio et al. 2009	Ostman et al. 2001a
Bonmarco et al. 1998	Ostman et al. 2001b
Costamagna et al. 2004	Prasifka et al. 2004
den Belder et al. 2002	Purtauf et al. 2005
Drapella et al. 2009	Purtauf et al. 2005b
Eilers and Klein 2009	Rand and Tscharntke 2007
Elliot et al. 1998	Roschewitz et al. 2005
Elliot et al. 2002a	Schmidt et al., 2005a
Elliot et al. 2002b	Schmidt et al. 2003
Galecka 1966	Schmidt et al. 2005b
Gardiner et al. 2009a	Schmidt et al. 2008
Gardiner et al. 2009b	Sedivy 1995
Gardiner et al. 2010	Thies and Tscharntke 1999
Haenke et al. 2009	thies et al. 2003
Holland and Fahrig 2000	Thies et al. 2005
Holzschuh et al. 2010	Thomson et al. 2010
Klug 2003	Vollhardt et al 2008
Krause and Poehling 1996	Weibull and ostman 2003
Marino and Landis 1996	Weibull et al. 2003
Menalled et al. 1999	Werling and Gratton 2010
Menalled et al. 2003	Zaller et al. 2008a
Meyer et al. 2009	Zaller et al. 2008b
Monmamy et al. 2009	Zaller et al. 2009

populations entre les sites d'émergence (i.e. habitats semi-naturels) et les sites d'alimentation / reproduction (i.e. les parcelles de colza).

1.3 Retour sur la démarche et limites de notre étude

Nous avons tout d'abord choisi dans notre travail de considérer les interactions entre les trois niveaux trophiques étudiés. Cette approche constitue un atout de notre travail et un élément majeur pour évaluer des stratégies de protection intégrée valorisant les régulations biologiques. En effet cette approche adopte une vision plus systémique et ne s'attache pas aux facteurs influençant un seul de ces niveaux comme c'est souvent le cas dans la majorité des travaux actuels.

Pour replacer notre démarche dans un contexte plus général et de manière à donner un aperçu actualisé de la prise en compte des différents niveaux trophiques dans ce type d'approche, nous avons sélectionné et analysé les résultats d'études ayant pour objectif de tester l'hypothèse selon laquelle l'efficacité de la régulation naturelle des ravageurs augmenterait avec la diversité ou la complexité du paysage (une partie de ces études étant commune à la synthèse réalisée par Bianchi et al. (2006) et de nouvelles études ayant été incorporées depuis la synthèse présentée au chapitre 1). Nous avons trouvé 50 études publiées entre 1966 et 2010 (Tableau 7.1). Sur ces 50 études, 88 % se sont intéressées aux ennemis naturels, 30 % se sont intéressées aux ravageurs et 18 % seulement (9 études) ont considéré les deux niveaux trophiques ensemble. Sur ces 9 études, 5 (soit 55 % des cas mais avec deux études publiées sur les mêmes données) ont trouvé une baisse des populations ou des impacts des ravageurs avec une augmentation de la complexité du paysage, 3 (33 %) ont trouvé une augmentation des populations de ravageurs et une (11 %) n'a trouvé aucun effet sur les ravageurs.

Ces résultats montrent bien que les études prenant en compte les différents niveaux trophiques sont rares et qu'il est primordial de s'intéresser aux réels impacts de la régulation sur les ravageurs et sur la culture lorsque l'on cherche à identifier les différents leviers d'action pour augmenter les régulations biologiques au sein des agroécosystèmes. Cette faible prise en compte de l'ensemble des niveaux trophiques dans les études publiées et particulièrement de l'impact sur la culture peut provenir de l'intérêt relativement récent des agronomes pour ces problématiques mais peut être également due à un biais de publication. Ce type d'approche est donc à renforcer pour une meilleure connaissance de l'effet des régulations biologiques dans les systèmes de production.

Nous avons considéré dans notre travail l'impact des populations de ravageurs sur la culture à travers la variable "pourcentage de boutons détruits". Afin de considérer l'ensemble des niveaux trophiques et la conséquence d'une régulation naturelle plus importante sur la production agricole, il aurait également été intéressant d'étudier l'impact sur la quantité et la qualité des récoltes (e.g. perte de rendement et qualité de l'huile). En effet, il existe très peu d'études reliant les effets de la régulation biologique sur le rendement (mais voir Östman et al., 2003) bien que cette étape constitue un défi majeur pour le développement de stratégies reposant sur l'action des ennemis naturels. Notre intention première était bien de quantifier les

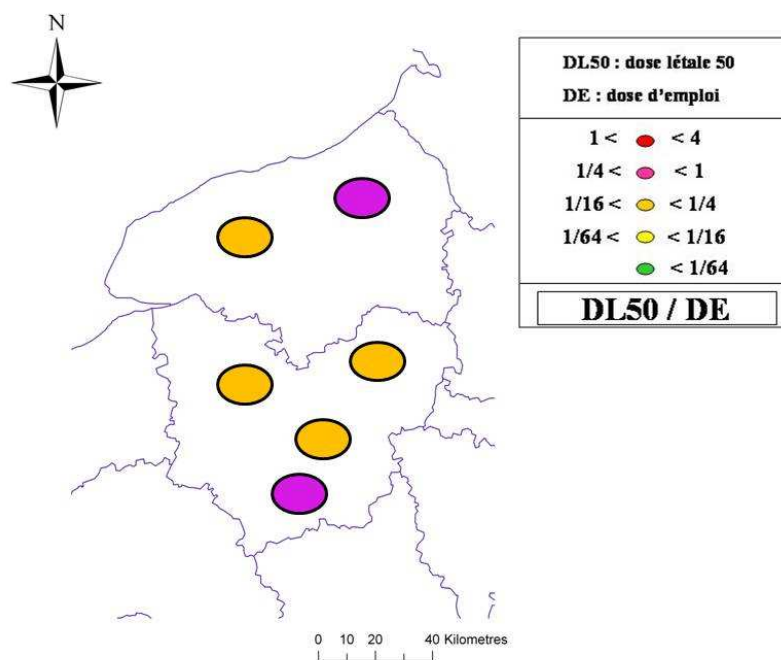


Figure 7. 1: Carte de la région Haute-Normandie représentant les valeurs de l'indicateur DL50/DE (DL50= Dose létale pour 50 % de la population; DE = dose d'emploi) (Y. Ballanger, CETIOM).

pertes de rendement et de qualité associées aux attaques de méligèthes. Pour cela nous avons initialement opté pour la mise en place de deux zones différentes au sein des parcelles agricoles : une zone non traitée avec des insecticides de printemps qui permettait l'expression des dégâts dus aux attaques de méligèthes et une zone témoin traitée très fréquemment qui permettait l'expression du potentiel de rendement de la culture. La matière active utilisée (tau-fluvalinate) pour cette zone, jusqu'alors connue pour son efficacité, a rencontré d'importantes résistances de la part des populations de méligèthes, rendant la plupart des traitements inefficaces (Figure 7.1). Dès lors, les pertes de rendement obtenues par différence entre le rendement potentiel et le rendement sans traitement n'ont pas pu être exploitées dans ce travail. Une alternative à cette approche aurait été d'utiliser des procédés d'exclusion des ravageurs pour mesurer le rendement potentiel de la culture. La mise en place de tels procédés ne nous a pas été possible car il s'agit là de manipulations relativement coûteuses et difficiles à mettre en place sur un réseau de parcelles agricoles soumises aux contraintes de l'agriculteur.

Dans notre démarche, nous avons étudié les infestations de méligèthes et le taux de parasitisme des larves durant deux années sur un réseau de parcelles agricoles dans différents types de paysages. Les travaux qui ont exploré les relations entre la structure du paysage et la régulation naturelle des méligèthes n'utilisent qu'une année d'expérimentation (Thies et al., 2003 ; Zaller et al., 2008a ; Zaller et al., 2008b ; Zaller et al., 2009). Comme les taux de parasitisme d'une année donnée influenceront les populations de méligèthes qui attaqueront les colzas de l'année suivante, il n'existe pas de lien direct entre le taux de parasitisme et les infestations de méligèthes une même année. Bien que dans notre démarche nous ayons réalisé des mesures durant deux années consécutives, il semblerait important de considérer des mesures sur des pas de temps plus longs pour : (i) étudier la stabilité des populations de parasitoïdes ou du taux de parasitisme dans le temps dans un contexte paysager donné et (ii) mettre en relation les taux de parasitisme d'une année donnée avec les infestations de méligèthes de l'année suivante.

Une des limites importantes de notre démarche réside également dans le fait que nous n'avons pris en compte qu'une espèce d'insecte ravageur et les espèces de parasitoïdes qui lui sont associées. De la même manière que nous avons montré l'importance de considérer l'ensemble des niveaux de la chaîne trophique, il est important de considérer les communautés de bioagresseurs et d'ennemis naturels de manière à mettre en évidence de potentiels effets antagonistes ou complémentaires entre espèces. Ainsi Tscharntke et al. (2007) expliquent que la régulation naturelle des insectes ravageurs ne dépend jamais d'une seule espèce mais d'une communauté d'ennemis naturels. Le développement de stratégies de gestion des populations utilisant les services de régulation naturelle et plus généralement la lutte biologique par conservation, nécessite donc la prise en compte de ces communautés dans leur ensemble (Tscharntke et al., 2007). Nous aurions donc pu considérer à la fois d'autres ennemis naturels comme les carabes (mais les connaissances sont limitées sur la diversité des ennemis naturels des méligèthes; voir section 4.3 de l'introduction) mais également d'autres insectes ravageurs du colza comme le charançon de la tige (*Ceutorhynchus napi* Gyll.) ou le charançon des siliques (*Ceutorhynchus assimilis* Paykull) voire même des ravageurs importants d'autres cultures. En effet, des approches similaires à celles développées dans ce

travail mais intégrant des communautés de ravageurs et d'auxiliaires des cultures permettraient de nuancer les résultats et d'orienter les stratégies de gestion des populations à l'échelle du paysage vers des compromis entre espèces.

A l'heure actuelle, relativement peu d'études considèrent la qualité des habitats cultivés à travers les effets des pratiques agricoles aux échelles locales et paysagères. Dans notre travail, nous avons montré l'influence que peuvent avoir la fertilisation azotée sur les dégâts de méligèthes à l'échelle locale et le travail du sol post-récolte des parcelles de colza de l'année précédente sur le taux de parasitisme des larves de méligèthe. Ces résultats n'avaient encore jamais été rapportés. Une prise en compte explicite des pratiques agricoles à l'échelle de l'itinéraire technique ou du système de culture dans le paysage et dans le temps peut donc s'avérer important pour identifier les facteurs influençant les dynamiques de population dans le paysage. Nous aurions pu prendre en compte d'autres variables susceptibles d'affecter la qualité de l'habitat pour les méligèthes et leurs ennemis naturels comme la diversité végétale à l'intérieur des parcelles. En effet, nous avons montré au Chapitre 1 l'influence que pouvait avoir ce paramètre sur la manière dont les ravageurs localisent leurs plantes hôtes (Hypothèse de la concentration de la ressource) et sur l'impact des ennemis naturels sur les ravageurs (Hypothèse des ennemis naturels). Comme nous avons travaillé sur des parcelles menées en agriculture conventionnelle, nous avons supposé que la diversité végétale y était relativement faible et nous n'avons donc pas cherché à quantifier cette variable.

En plus des différents types de travail du sol post-récolte réalisés sur les parcelles des années précédentes, nous avons cherché à examiner l'effet des pratiques insecticides sur les cultures environnantes au printemps. En effet, comme les produits insecticides influencent fortement la dynamique des populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Chapitre 1), la prise en compte de la pression insecticide dans le paysage (à travers un indice comme l'IFT par exemple) pourrait permettre d'expliquer des niveaux d'infestation de méligèthes ou des taux de parasitisme différents. Des travaux récents ont en effet montré que l'utilisation d'insecticides sur céréales (i.e. parcelles sources de parasitoïdes au printemps) et sur colza pouvait engendrer des mortalités importantes dans les populations de parasitoïdes lorsque les périodes de traitements coïncident avec l'apparition des populations (Ulber et al., 2010). Lors de nos enquêtes auprès des agriculteurs, il s'est avéré que les infestations de pucerons sur céréales étaient faibles ou inexistantes pour les mois de mai et de juin durant les deux années de notre étude. Nos enquêtes ont également révélé que la pression insecticide sur les parcelles de colza était faible voire nulle à cette période. Ce sont les raisons pour lesquelles nous n'avons pas pris en compte la pression de produits insecticides dans le paysage sur les populations de parasitoïdes.

Nous avons délibérément choisi d'étudier l'impact de pratiques agricoles spécifiques sur la base des connaissances relatives à notre modèle d'étude. Cependant, dans l'optique d'une approche intégrant les communautés de ravageurs et d'auxiliaires des cultures, il pourrait être intéressant d'étudier les effets des systèmes de cultures biologiques et conventionnels à l'échelle de la parcelle mais également à l'échelle du paysage sur ces communautés. Une approche similaire à celle développée par Rundlöf et al. (2008) sur l'influence des systèmes de cultures biologiques et conventionnels aux échelles locale et paysagère sur la diversité et

l'abondance d'espèces de papillons pourrait ainsi être particulièrement pertinente sur les questions de contrôle biologique des ravageurs par leurs ennemis naturels.

Dans notre démarche, nous avons complété les approches à l'échelle du paysage par des approches à des échelles plus fines permettant d'apporter des éléments de connaissance nécessaires à la compréhension des effets observés à l'échelle du paysage. Ainsi, nous avons précisé le rôle des habitats semi-naturels pour l'hivernation des méligèthes et l'importance de fournir des ressources glucidiques pour les populations de parasitoïdes. Cependant, nous n'avons pas pu prendre en compte ni tester l'ensemble des hypothèses permettant d'expliquer les effets positifs de la complexité du paysage. Un élément important que nous n'avons pu explorer est l'étude des états nutritionnels des parasitoïdes adultes en fonction de la complexité du paysage. En effet, les aléas liés à l'échantillonnage des parasitoïdes adultes et le nombre de spécimens nécessaire à l'analyse par chromatographie nous ont contraints à travailler sur des individus issus d'un très petit nombre de parcelles ne nous permettant pas de comparer les effets de la complexité du paysage. En se basant sur la méthodologie présentée dans notre travail, il semblerait donc très pertinent de réaliser les mêmes expérimentations dans un gradient de complexité du paysage pour permettre de tester l'hypothèse selon laquelle un paysage plus complexe supporte des sources de nectar plus diverses et plus disponibles dans le temps favorisant ainsi la fitness des populations de parasitoïdes. De plus, l'analyse des effets positifs des habitats semi-naturels sur le taux de parasitisme mis en évidence dans notre étude nécessiterait de tester en plus de l'hypothèse d'une plus grande disponibilité en nectar, les hypothèses relatives aux hôtes alternatifs et aux zones d'hivernation et de refuges.

2 Implications des connaissances produites pour la protection intégrée des cultures

2.1 Quels leviers d'actions et quelles orientations pour la gestion intégrée de *Meligethes aeneus* ?

Par nature, la mise au point de stratégies de protection intégrée implique de combiner des méthodes de lutte mobilisables à différentes échelles (Meynard et al., 2003). Les résultats de ce travail ouvrent des perspectives en termes de développement de telles solutions. Tout d'abord notre travail a permis de mettre clairement en évidence la relation positive forte entre la complexité du paysage et la pression du ravageur ainsi que l'effet du statut azoté de la culture sur ses capacités de compensation des dégâts. Ces résultats mettent en avant l'importance d'une bonne adéquation entre les pratiques agricoles qui s'opèrent à l'échelle de la parcelle et la structure du paysage environnant. Ainsi les connaissances produites dans ce travail complétées par des expérimentations factorielles pourraient permettre un pilotage plus fin des apports azotés de printemps en fonction du risque d'infestation associé à la complexité du paysage. De telles stratégies peuvent s'avérer importantes notamment pour des systèmes de culture biologiques.

Ensuite, le rôle des habitats semi-naturels vis-à-vis des populations de *M. aeneus* et le fait qu'ils soient sources de méligèthes au printemps expliquent l'effet positif de la complexité du

paysage sur l'abondance et les dégâts du ravageur. En se basant sur ces connaissances, la mise en place de cultures pièges ("*trap crops*") ou de stratégies de type "*push-pull*" à l'échelle du paysage apparaît comme une piste intéressante de gestion des populations. En effet, connaissant la provenance des individus dans le paysage et les étendues spatiales importantes impliquées par leurs dispersions, il serait par exemple possible d'imaginer optimiser la répartition spatiale de bandes de navette (*Brassica rapa*) dans le paysage par exemple. La navette est connue pour être une espèce plus attractive pour les méligèthes et ce jusqu'à la floraison (i.e. stade à partir duquel le ravageur n'est plus nuisible pour le colza) et permet donc de concentrer les populations (Cook et al., 2006 ; Rusch et al., 2009). La mise en place de telles stratégies à l'échelle du paysage permettrait de maintenir les populations sur des cultures pièges et ce dès leur sortie d'hivernation, et ainsi de limiter le risque qu'elles localisent d'autres parcelles hôtes (risque encouru lorsque ces stratégies sont conçues à l'échelle de la parcelle voire de l'exploitation). La conception de ces stratégies de gestion pourrait être facilitée par une approche par modélisation.

L'effet positif sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes, d'une réduction du travail du sol post-récolte sur les parcelles de colza de l'année précédente, met en évidence que raisonner à l'échelle du paysage un élément de l'itinéraire technique de la culture qui suit le colza dans la succession, peut permettre de conserver à long terme un pool d'auxiliaires important et ainsi augmenter la régulation biologique dans le paysage environnant. Nous mettons ainsi en avant un levier agronomique important, considéré à l'échelle du paysage, pour le développement de stratégies de protection intégrée maximisant la régulation biologique. Cependant, il convient d'évaluer l'intérêt de cette pratique dans un contexte agronomique plus large notamment en prenant en compte d'autres bioagresseurs, comme les maladies, qui peuvent être favorisées par un travail du sol réduit (Roger-Estrade et al., 2010).

Nos résultats sur l'influence de la complexité du paysage à différentes échelles spatiales et sur l'alimentation des parasitoïdes adultes au champ suggèrent l'importance que peuvent jouer les habitats semi-naturels dans l'environnement parcellaire immédiat. Notamment la fourniture de nectar au sein et/ou aux abords des parcelles apparaît comme un levier potentiel à l'échelle locale pour augmenter la régulation naturelle des ravageurs. La sélection et l'évaluation des variétés de colza sur leurs productions de nectar pourraient ainsi permettre de fournir une partie des ressources nécessaires aux parasitoïdes. De même, l'implantation de bandes fleuries permettant de fournir du nectar aux populations de parasitoïdes particulièrement à des périodes où il y a peu de ressources au sein même des parcelles, apparaît comme une piste intéressante. Cependant, dans une perspective de gestion intégrée des populations il convient d'évaluer les plantes candidates sur leurs capacités à favoriser les populations d'ennemis naturels et pas les populations de ravageurs. Une étude récente a ainsi permis une évaluation de l'impact de différentes espèces végétales candidates pour stimuler la régulation biologique de ravageurs du chou via leurs parasitoïdes (Winkler et al., 2005).

L'influence positive de la complexité du paysage sur le taux de parasitisme des larves de méligèthes met en avant les leviers d'action potentiels qui existent à l'échelle du paysage pour maximiser la régulation biologique des ravageurs (voir point 2.2 ci-après). Cependant, nos travaux ont également montré une augmentation de la pression du ravageur et des dégâts avec la complexité du paysage et l'absence de relation de densité-dépendance entre le taux de

parasitisme et l'abondance de l'hôte. Cette ambivalence de l'effet de la complexité du paysage met en évidence l'importance de considérer les différents niveaux trophiques, les types d'habitats impliqués, leurs effets réels sur les populations et des échelles de gestion plus larges (voir point 2.2). Il semble donc primordial de préciser les voies d'action de la complexité du paysage sur les différents niveaux trophiques et donc de tester l'ensemble des hypothèses sous-jacentes (évoquées précédemment) à cet effet positif des habitats semi-naturels dans le paysage. Seule cette étape permettra d'identifier clairement le rôle de chaque habitat et pourra ainsi orienter les stratégies de gestion des populations de ravageurs maximisant la régulation biologique.

Enfin, l'évaluation de la performance des indicateurs paysagers détaillée au chapitre 6 met en évidence des outils et des méthodologies utiles à la protection intégrée des cultures. De tels indicateurs paysagers peuvent permettre d'évaluer le risque d'infestation de méligèthes notamment dans des régions où le colza n'est encore pas ou peu cultivé. En effet, comme le colza est une culture en expansion, l'utilisation de ces indicateurs peut permettre d'estimer, dans des régions où il n'existe pas de recul sur cette problématique, les zones où la configuration paysagère exprime un risque important d'infestation ou un contrôle biologique efficace. De plus, ces indicateurs peuvent être utilisés pour concevoir et évaluer des paysages multifonctionnels. Selon Opdam et al. (2003), l'aménagement du paysage visant à intégrer un certain nombre de services écosystémiques nécessite de tels outils pour les phases de diagnostics et de co-conceptions avec les acteurs (pouvoirs publics, propriétaires, agriculteurs...). Ces indicateurs présentent également un intérêt en matière de recherche autour de la conception de stratégies innovantes de gestion des bioagresseurs. En effet, ces indicateurs paysagers peuvent également permettre de formuler des pistes de gestion et de nouvelles hypothèses autour des dynamiques de populations à des échelles plus larges que celles explorées dans notre étude. Nous faisons ici référence aux zones « refuges » pour le ravageur où l'action limitée des ennemis naturels permet de maintenir des populations de méligèthes importantes d'une année sur l'autre via des échanges d'individus entre paysages. De telles zones impliquent la nécessité d'y stimuler la régulation biologique des populations de ravageurs (notamment via un certain nombre de leviers mis en évidence précédemment) pour limiter les échanges d'individus entre des zones présentant des niveaux de régulation naturelle différents.

2.2 Ambivalence de l'effet de la complexité du paysage, métapopulation et stratégies de gestion à l'échelle régionale

Nous avons évoqué précédemment l'importance de considérer l'ensemble des niveaux trophiques lorsque l'on cherche à optimiser les régulations naturelles dans les agroécosystèmes. Cette prise en compte permet de faire émerger des effets antagonistes ou ambivalents de la complexité du paysage du point de vue de la recherche de stratégies de gestion des populations. Notre aperçu de la bibliographie sur le sujet donné en section 1.3 (p. 147) montre bien que dans une part non négligeable d'études les ravageurs et leurs ennemis naturels ont trouvé un bénéfice dans l'augmentation de la complexité du paysage. Ainsi, plusieurs études ont montré un effet positif de la complexité du paysage sur les populations de

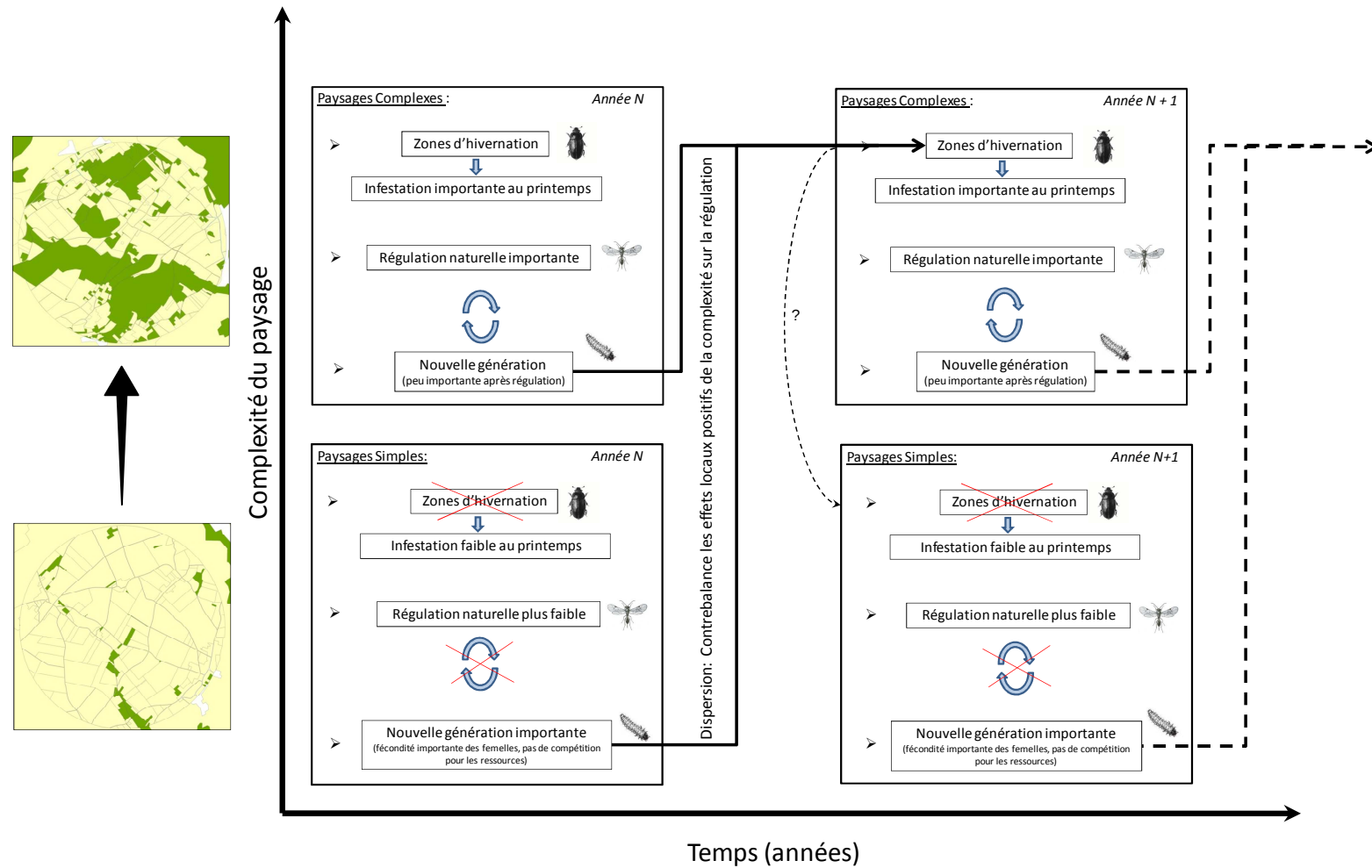


Figure 7. 2: Représentation schématique simplifiée des relations probables entre la complexité du paysage et les dynamiques de populations de méléghes et leur régulation naturelle.

pucerons sur céréales (*Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Walk. et *Rhopalosiphum padi* L.) ainsi que sur leur taux de parasitisme (Roschewitz et al., 2005b ; Thies et al., 2005 ; Rand and Tscharrntke, 2007). L'ensemble des résultats de notre travail montre que tant les populations de méligèthes que de parasitoïdes ont bénéficié de l'augmentation de la complexité du paysage. Ainsi, les situations paysagères dans lesquelles les plus forts taux de parasitisme ont été mesurés ont également montré les taux d'infestation de méligèthes les plus importants. Les cartes produites au chapitre 6 sur la base des valeurs des indicateurs paysagers mettent bien en évidence qu'une part importante de situations paysagères favorables aux infestations de méligèthes le sont également pour leur régulation biologique (i.e. taux de parasitisme > 70 %). Nos résultats ainsi que ceux de Thies et al. (2003) ne montrent aucun effet de l'abondance de l'hôte (i.e. les larves de méligèthes) sur le taux de parasitisme.

Cet effet ambivalent de la complexité du paysage provient en partie du fait que le taux de parasitisme d'une année donnée influence les populations de ravageurs qui attaqueront les parcelles de colza l'année suivante. Ce décalage temporel entre l'action des parasitoïdes et l'effet potentiel de cette régulation sur la culture (de l'année suivante) laisse le champ libre à d'autres mécanismes influençant les dynamiques de populations du ravageur qui vont pouvoir compenser l'effet de la régulation naturelle effectuée localement une année donnée. Ainsi, l'effet ambivalent du paysage peut s'expliquer par l'arrivée de nouveaux individus qui viennent contrebalancer l'action de la régulation naturelle (Figure 7.2). Cette compensation s'opère très certainement avant l'hivernation par des dispersions d'individus de la nouvelle génération de méligèthes (i.e. qui émerge en juin/juillet des parcelles de colza) depuis des zones où les populations ont été pas ou moins bien régulées vers des zones de paysages complexes offrant alimentation et sites d'hivernation. En effet, les taux de parasitisme très importants observés dans les paysages complexes durant les deux années de notre étude impliquent une régulation efficace du ravageur à l'échelle locale (Chapitre 4 ; Chapitre 6). De plus, les infestations importantes de méligèthes au printemps, et du même ordre de grandeur pour les deux années de notre étude, suggèrent que la part importante régulée de la population de ravageur est en partie contrebalancée par l'arrivée de nouveaux individus qui permettent de maintenir un pool important de ravageurs dans ces paysages (Chapitre 2). Les parcelles de colza situées dans des paysages plus simples et ayant donc présenté des densités de populations de méligèthes adultes au printemps plus faibles peuvent supporter des densités non négligeables de larves et donc de méligèthes de la nouvelle génération (Hokkanen, 2000 ; Chapitre 6). Nous faisons donc ici l'hypothèse que les individus de la nouvelle génération provenant de paysages avec une régulation naturelle moins efficace migrent vers des paysages plus complexes offrant des sites d'hivernation et participent ainsi à contrebalancer l'action de la régulation entre les années.

Cette hypothèse semble en accord avec les capacités de dispersion importantes dont les méligèthes peuvent faire preuve. Ainsi, des expérimentations de capture-marquage-recapture ont permis d'estimer qu'ils étaient capables de parcourir à 1 à 3 km par jour et jusqu'à 12 km en deux jours (Taimr et al., 1967, Stechmann and Schütte, 1976). De plus, différentes études ont rapporté des captures importantes de méligèthes dans des vents de haute altitude durant l'été, suggérant des flux de migrations massives de la nouvelle génération sur de longues distances (Mauchline, 2003, Chapman et al., 2004).

Cette hypothèse semble également en accord avec l'existence de zones d'asynchronie spatiale (mises en évidence dans le chapitre 6 sur la base d'indicateurs paysagers) entre des populations de ravageurs importantes et un contrôle biologique efficace à des échelles supérieures à celles explorées dans notre étude. De telles zones serviraient alors de sources de méligèthes permettant de réalimenter des paysages au sein desquels la majeure partie des populations du ravageur avait été régulée.

Une étude récente (Kazachkova et al., 2007) sur la diversité génétique des populations de *Meligethes aeneus* prélevées dans différentes régions de Suède semble également en accord avec l'hypothèse formulée. Dans ce travail, les auteurs ont d'abord mis en évidence une faible structuration génétique des populations confirmant le flux de gènes important entre les populations et l'existence de dispersions d'individus sur de longues distances. Ils ont ainsi montré que des individus séparés de 5,3 km avaient la même distance génétique que des individus isolés de plus de 530 km et que les taux de migration d'individus entre régions étaient généralement très importants. Ces données suggèrent donc un flux de gènes substantiel et des distances de dispersion importantes entre les différentes populations de méligèthes. De plus, durant trois années consécutives, les auteurs ont comparé la variabilité génétique entre des individus de la nouvelle génération prélevés en automne, avant l'hivernation et des individus prélevés au printemps de l'année d'après, c'est-à-dire après l'hivernation sur les mêmes sites. Les analyses de variances moléculaires ont révélé que la part de variabilité expliquée par la période de prélèvement était la plus importante, indiquant des flux de gènes considérables entre ces deux dates de prélèvement pour une même génération (Kazachkova et al., 2007).

Enfin, de manière plus générale, l'hypothèse émise ici sur les échanges de populations de méligèthes qui semble expliquer les effets ambivalents du paysage, semble en accord avec la théorie des métapopulations. Une métapopulation est composée d'un ensemble de sous-populations séparées spatialement dans des patches d'habitats différents et capables d'échanger des individus. Ces processus permettent à une espèce donnée de persister à l'échelle régionale puisque les phénomènes d'extinctions locales sont compensés par les processus de dispersion et de migration à des échelles plus larges. Le modèle de métapopulation de type « *source / puits* » apparaît particulièrement réaliste par rapport aux effets ambivalents mis en évidence dans notre étude puisqu'il implique des habitats de qualités différentes avec des populations locales ayant des taux d'extinction importants qui ne peuvent persister sans l'immigration de nouveaux individus provenant d'autres populations.

La théorie des métapopulations a été développée initialement par Levins (1969) pour évaluer des stratégies d'application de produits insecticides pour lutter contre des insectes ravageurs des cultures. Il cherchait plus particulièrement à savoir s'il était plus efficace de déclencher les traitements de manière synchrone ou asynchrone dans un espace donné. Dans son étude, Levins conclut que des traitements simultanés permettraient une réduction plus importante des populations et un meilleur contrôle du ravageur que des traitements asynchrones qui permettraient alors aux ravageurs de trouver localement des refuges et de recoloniser des taches d'habitats. La réduction des populations de manière simultanée, c'est-à-dire la même année, semble donc être une piste intéressante de gestion des populations. Ceci

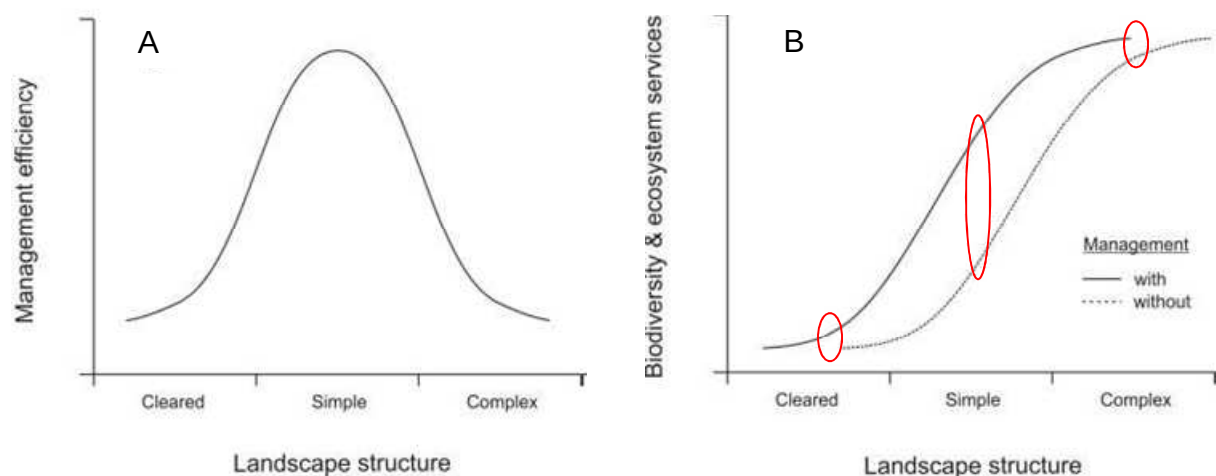


Figure 7. 3: Efficacité (A) et marges de manœuvre (B) relatives à la mise en place de pratiques à des échelles locales pour préserver la biodiversité et stimuler les services écosystémiques par rapport au contexte paysager (D'après Tscharntke et al., 2005). Les auteurs considèrent que l'efficacité se mesure par l'augmentation de la biodiversité ou des services imputable aux pratiques par comparaison avec des sites sans aménagement. Les auteurs ont classé les paysages en 3 types différents : extrêmement simplifié (< 1% d'habitats semi-naturels), simple (entre 1-20 % d'habitats semi-naturels), et complexe (> 20 % d'habitats semi-naturels). L'efficacité des pratiques locales est considérée comme meilleure et les marges de manœuvre plus importantes dans les paysage simples. En effet, dans les paysages extrêmement simplifiés, le pool d'espèces est structurellement trop faible pour permettre une bonne efficacité des pratiques locales. Dans les paysages complexes, l'efficacité des pratiques locales est également considérée comme faible car la biodiversité et les services écosystémiques sont déjà importants (e.g. taux de parasitisme dans notre étude).

implique la restauration et l'optimisation des fonctions de régulation naturelle des ravageurs dans les agroécosystèmes particulièrement dans les paysages « refuges » pour le ravageur.

L'hypothèse du niveau intermédiaire de complexité du paysage, formulée par Tscharntke et al. (2005) (*“The intermediate landscape-complexity hypothesis”*), suggère une meilleure efficacité des stratégies de gestion à l'échelle locale dans des paysages simples (ou de complexité intermédiaire) que dans des paysages complexes ou extrêmement simplifiés (Figure 7.3 ; Chapitre 1). Dans cette hypothèse les auteurs différencient des paysages extrêmement simplifiés (< 1% d'habitats semi-naturels ; *“cleared”* sur la Figure 7.3), des paysages simples ou de complexité intermédiaire (entre 1-20 % d'habitats semi-naturels ; *“simple”* sur la Figure 7.3), et des paysages complexes (> 20 % d'habitats semi-naturels ; *“complex”* sur la Figure 7.3). Ainsi, les marges de manœuvre relatives à la mise en place de pratiques visant à stimuler la régulation naturelle des ravageurs par exemple, semblent plus importantes dans des paysages simples que dans des paysages extrêmement simplifiés ou complexes (Figure 7.3). Cette hypothèse correspond aux résultats de nos travaux sur la régulation naturelle des populations de méligèthes. En effet, dans notre zone d'étude les paysages complexes arborent déjà une régulation naturelle importante et la mise en place de stratégies de gestion basée sur l'implantation de bordures fleuries ou sur une réduction du travail du sol post-récolte par exemple, pourrait permettre d'optimiser la régulation mais n'aurait globalement que peu d'effet en comparaison de la régulation importante préexistante (Chapitre 4 ; Chapitre 6). En revanche, dans des paysages ayant des niveaux intermédiaires de complexité avec une régulation naturelle moins importante (e.g. zones refuges), les marges de manœuvre semblent plus importantes et la mise en place de telles stratégies de gestion devrait permettre d'augmenter la régulation naturelle à l'échelle locale voire régionale.

L'effet ambivalent de la complexité du paysage (impliquant la dispersion d'individus entre des paysages avec des niveaux de régulation différents), la théorie des métapopulations, ainsi que des marges de manœuvre plus importantes dans les paysages plus simples, mettent en évidence la nécessité de développer des stratégies de gestion à des échelles spatiales plus larges que celles explorées dans notre étude (e.g. échelle régionale, *“area-wide pest management”*). Le déploiement de stratégies de gestion à l'échelle régionale devrait permettre de prendre en compte les dynamiques de populations de ravageurs et d'ennemis naturels et de limiter les échanges importants de populations de ravageurs venant diminuer l'effet de la régulation naturelle observée localement une année donnée. Paradoxalement, une optimisation de la régulation naturelle dans des paysages plus simples, où les populations de méligèthes adultes au printemps sont en effectifs plus faibles apparaît comme une piste intéressante pour limiter les migrations d'individus (i.e. nouvelle génération) entre paysages et permettre une meilleure gestion des populations à l'échelle régionale (Figure 7.3).

3 Perspectives

3.1 Etude des processus de dispersion des populations de ravageurs et de leurs ennemis naturels à différentes échelles

Il serait intéressant de poursuivre notre travail notamment sur les processus de dispersion des populations à différentes échelles. Tout d'abord, l'étude de la dispersion des populations de méligèthes entre les sites d'émergence printanière et les parcelles de colza ainsi que l'étude de la dispersion de la nouvelle génération vers les sites d'hivernation semblent deux étapes importantes à étudier pour une meilleure compréhension des dynamiques des (méta)populations et pour prolonger notre travail. Si la première étape a été plutôt bien étudiée, notamment par notre étude, la seconde en revanche constitue une inconnue primordiale qu'il reste encore à explorer. En effet, il est connu qu'après l'émergence la nouvelle génération de méligèthe se nourrit sur un certain nombre de plantes à fleurs pendant l'été (observations personnelles ; Y. Ballanger, com. pers.) mais aucune donnée n'est ensuite disponible sur leurs comportements jusqu'à l'émergence des sites d'hivernation au printemps suivant. L'effet ambivalent du paysage observé sur notre réseau de parcelles suggère des migrations d'individus de la nouvelle génération entre paysages simples et complexes. Il serait donc intéressant d'utiliser des outils de génétique des populations (marqueurs microsatellites, AFLP...) ou de suivi des populations (radars, techniques isotopiques...) pour produire des connaissances sur les phénomènes de dispersion et de migration des populations de méligèthes. Les outils développés en génétique des populations permettent d'estimer la structure génétique des populations et ainsi d'estimer les migrations potentielles et les flux de gènes entre populations. Différentes études récentes ont ainsi mis en évidence de faibles différenciations génétiques entre populations pour différentes espèces d'insectes ravageurs suggérant des processus de migration sur de longues distances (Franck et al., 2007 ; Dalmon et al., 2008). Une étude récente (Chapman et al., 2010) a étudié les processus de migration de différentes espèces de lépidoptères en combinant les résultats issus de radars entomologiques verticaux, permettant d'analyser les populations d'insectes migrant jusqu'à 1200 m au-dessus du sol et leur comportement de dispersion, et un modèle de dispersion atmosphérique qui simule le transport de particules aériennes. Ces auteurs ont ainsi mis en évidence des processus de migration importants (jusqu'à 2000 km) entre les sites de reproduction et d'hivernation. L'étude du comportement et de la dispersion des nouvelles générations de méligèthes avant l'hivernation apparaît comme une étape majeure du développement de stratégies de gestion des populations de méligèthes.

Les mouvements de prospection des parasitoïdes qui s'opèrent à des échelles plus fines entre la parcelle et l'environnement parcellaire immédiat, pourraient être facilement étudiés à l'aide de techniques de marquage utilisant des éléments traces comme le rubidium, le strontium, le césium, le manganèse ou l'iridium (Lavandero et al., 2004). Le marquage utilisant le rubidium est celui que l'on retrouve le plus dans la bibliographie (Hagler et Jackson, 2001). Il est considéré comme n'ayant pas d'impact sur la longévité et les comportements des parasitoïdes à faibles doses (Lavandero et al., 2004). Ce genre de technique est relativement simple à mettre en pratique et consiste à augmenter artificiellement le niveau

naturel de rubidium dans les organismes étudiés soit en marquant directement les populations d'insectes ravageurs ou d'ennemis naturels par pulvérisation de la solution, soit en marquant un habitat spécifique comme un bord de champ qui marquera alors les organismes venus se nourrir du pollen ou du nectar par exemple. Les teneurs en rubidium des individus capturés en dehors du site de lâcher ou de marquage peuvent ensuite être analysées et ainsi révéler les mouvements potentiels des individus. Ce genre d'approche est souvent utilisé pour étudier les mouvements des parasitoïdes entre les abords d'une parcelle et la parcelle. Ainsi Lavandero et al. (2005) et Scarratt et al. (2008) ont montré que cette technique permettait de suivre les mouvements de prospection des parasitoïdes entre des bordures fleuries et des parcelles cultivées. Il serait donc intéressant d'étudier la dispersion et les mouvements de prospection des parasitoïdes par deux approches différentes : (i) par marquage des individus à l'émergence dans les parcelles de céréales et capture dans les parcelles de colza environnantes pour étudier les distances de dispersion entre sites d'émergence et sites de reproduction ; (ii) par marquage des ressources florales dans les habitats semi-naturels de l'environnement paysager immédiat d'une parcelle de colza et capture dans la parcelle contiguë pour étudier les comportements de prospection alimentaire (ou "*foraging*").

3.2 Modélisation

La précision de paramètres importants du cycle de vie et des comportements du ravageur et de leurs ennemis naturels (e.g. mortalité hivernale, distance de dispersion, ...) pourrait permettre de développer des approches de modélisation spatialement explicites pour simuler les dynamiques d'attaques de méligèthes et leur régulation naturelle en fonction de données climatiques et de la structure d'un paysage. De telles approches pourraient permettre d'évaluer différentes stratégies de gestion des populations allant de l'aménagement de l'environnement paysager immédiat à des stratégies de gestion à l'échelle régionale. Ainsi, plusieurs études récentes ont modélisé l'effet de l'environnement paysager à différentes échelles sur la régulation naturelle des ravageurs (Bianchi et Wäckers, 2008 ; Vollhardt et al., 2010 ; Zhang et al., 2010). Un modèle développé par Bianchi et Wäckers (2008) a ainsi montré que l'effet positif des bandes fleuries en bordure de parcelle sur les populations de parasitoïdes était dû à l'augmentation de la longévité des individus et à l'attraction d'individus venant du paysage environnant. Vollhardt et al., (2009) ont testé l'influence de la ressource en fleur sur une espèce de parasitoïde des pucerons se nourrissant à la fois de nectar et de miellat à l'aide d'un modèle individu-centré. Cette étude a permis de montrer que la ressource en nectar augmentait la longévité des parasitoïdes et le taux de parasitisme lorsque les populations de pucerons étaient en faible densité dans la parcelle. Une distribution aléatoire de la ressource en fleur au sein de la parcelle est alors apparue comme la meilleure stratégie pour augmenter la longévité et le taux de parasitisme que les bandes fleuries en bordures ou au sein de la parcelle. Enfin, Zhang et al. (2010) ont cherché les meilleures configurations spatiales entre habitats cultivés et non-cultivés pour augmenter les services de régulation biologique et ont quantifié les différentes stratégies en termes économiques pour des systèmes conventionnels et biologiques. Les auteurs ont ainsi montré que pour les systèmes biologiques, l'augmentation de la surface en habitats semi-naturels se traduisait

systématiquement par une augmentation de la marge économique pour l'agriculteur. La stratégie la plus avantageuse en terme économique étant obtenue avec une faible surface d'habitats semi-naturels répartis de manière aléatoire dans le paysage (i.e. en « archipels »).

3.3 Indicateurs paysagers et conception de paysages fonctionnels

Le développement de paysages multifonctionnels nécessite la construction d'indicateurs permettant de relier les caractéristiques du paysage aux biens et aux services qu'il rend. Les méthodes et les résultats présentés dans ce travail peuvent servir de base au développement de paysages permettant d'optimiser la fonction de régulation des ravageurs. Dans notre approche s'intéressant à un nombre limité d'espèces, nous avons mis en évidence des indicateurs paysagers performants relativement simples et donc facilement interprétables du fait de leur lien avec les propriétés et le cycle de vie des organismes étudiés. Cependant, la conception de paysages fonctionnels implique d'intégrer les effets du contexte paysager sur les diverses communautés de bioagresseurs et de leurs ennemis naturels, soulevant ainsi un certain nombre de difficultés méthodologiques. La diversité des caractéristiques de ces organismes, des facteurs influençant les dynamiques de population et des échelles spatiales impliquées, ainsi que les différences de réponse des organismes au contexte paysager, laissent entrevoir les difficultés associées à la conception d'indicateurs fiables et de paysages fonctionnels. Nous proposons ici un cadre de travail général qui pourrait orienter la conception de paysages fonctionnels du point de vue de leur régulation.

En se basant sur les connaissances issues de la bibliographie ou de dires d'experts, nous pourrions d'abord classer les espèces de bioagresseurs et d'ennemis naturels selon leurs profils écologiques de manière à limiter le nombre d'expérimentations nécessaires et à faciliter le passage à la communauté. L'idée ici serait de retenir relativement peu de critères mais qui permettraient de bien discriminer les profils entre eux. Cette étape permettrait en effet de faciliter les extrapolations et les généralisations entre espèces. Différentes classes de critères peuvent être utilisées pour déterminer ces profils. La distance de dispersion (différentes classes) semble être un critère important puisqu'il conditionnera les échelles spatiales pour lesquelles les espèces vont répondre à la structuration des paysages. Ensuite, les types d'habitat (cultivés et/ou non-cultivés) nécessaires à la réalisation du cycle de vie des espèces étudiées semblent être des éléments importants à prendre en compte pour classer les espèces. Enfin, la surface d'habitat (différentes classes) nécessaire pour maintenir une population minimum (à définir en fonction des objectifs) semble également un critère important pour classer les différentes espèces surtout pour les ennemis naturels.

La deuxième étape d'un tel travail consisterait en la construction d'indicateurs permettant de relier les caractéristiques des différents profils écologiques des arthropodes aux propriétés du paysage et aux échelles spatiales pertinentes. Ainsi, différents travaux ont proposé la construction d'indicateurs paysagers permettant d'intégrer les caractéristiques d'une espèce aux propriétés d'un paysage. Verboom et al. (2001) ont par exemple proposé un indice de connectivité pour une espèce donnée reliant les caractéristiques paysagères aux capacités de dispersion de l'espèce depuis une tache d'habitat donnée. Cet indice se calcule pour une tache i par la somme des taches d'habitats favorables autour de la tache i pondérée par la surface de

chaque tache et par leur éloignement à la tache i . La contribution de chaque tache à une distance donnée décroît exponentiellement avec les capacités de dispersion de l'espèce étudiée. En moyennant les valeurs prises par cet indice dans l'ensemble des taches à l'échelle d'un paysage il est ainsi possible d'obtenir une valeur de la connectivité moyenne du paysage pour l'espèce donnée. Il est ensuite possible de calculer de tels indicateurs pour l'ensemble des grands profils et leurs paramètres identifiés au préalable.

Enfin, une étape d'agrégation à l'échelle du paysage de l'ensemble des indicateurs calculés pour chaque profil peut permettre de dégager des tendances générales et ainsi d'évaluer un paysage donné pour l'ensemble des profils. A chaque étape du travail, l'évaluation des indicateurs pour chaque profil et pour l'ensemble des profils peut être réalisée à l'aide de données issues de relevés de terrain et de la méthodologie présentée au chapitre 6 de notre étude, en intégrant par exemple des seuils d'infestation ou de régulation.

La prise en compte d'autres critères que la régulation des ravageurs comme la conservation d'espèces patrimoniales ou d'autres services écosystémiques comme la pollinisation, devrait être également intégrée pour permettre une évaluation plus systémique des scénarios paysagers.

REFERENCES

Références

- Alford, D.V., Nilsson C., Ulber B., 2003. Insect pests of oilseed rape crops. In D. V. Alford (Ed.), *Biocontrol of oilseed rape pests* (pp. 9–41). Blackwell Science, Oxford, UK.
- Altieri, M. A., and Schmidt, L. L. 1986. The dynamics of colonizing arthropod communities at the interface of abandoned, organic and commercial apple orchards and adjacent woodland habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 16, 29-43.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 19-31.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2003. Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil & Tillage Research* 72, 203-211.
- Andow, D. A., and Risch, S. J. 1985. Predation in diversified agroecosystems: relations between a coccinellid predator *Coleomegilla maculata* and its food. *J. Appl. Ecol.* 22, 357-372.
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.P., Balent, G., Monteil, C., 2007. Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecological Modelling* 205, 423-436.
- Aubertot, J.N., Barbier, J.M., Carpentier, A., Gril, J.J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I., Voltz, M., 2005. Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Rapport d'expertise scientifique collective, INRA et CEMAGREF.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impact of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108, 205-217.
- Baessler, C., Klotz, S., 2006. Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115, 43-50.
- Baguette, M., Hance, T., 1997. Carabid beetles and agricultural practices: influence of soil ploughing. *Biological Agriculture & Horticulture* 15, 185-190.
- Baguette, M., Van Dyck, H., 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22, 1117-1129.
- Bajwa, W.I., Kogan, M., 2004. Cultural practices: springboard to IPM. *Integrated pest management: potential, constraints and challenges*. CABI Publishing, Wallingford UK.
- Balachowsky, A. S., 1963. *Traite d'Entomologie appliquée à l'Agriculture. Tome I. Coleoptera (II: Second volume)*, Masson et Cie, Paris.
- Barbottin, A., Makowski, D., Bail, M.I., Jeuffroy, M.H., Bouchard, C., Barrier, C., 2008. Comparison of models and indicators for categorizing soft wheat fields according to their grain protein contents. *European Journal of Agronomy* 29, 175-183.
- Basedow, T. 1990. The frequency of aphids and their natural enemies in sugarbeet fields in relation to different factors of intensive farming. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 19, 170-176.

- Bauerfeind, S.S., Theisen, A., Fischer, K., 2009. Patch occupancy in the endangered butterfly *Lycaena helle* in a fragmented landscape: effects of habitat quality, patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation* 13, 271-277.
- Belder, E.d., Elderson, J., Brink, W.J.v.d., Schelling, G., 2002. Effect of woodlots on thrips density in leek fields: a landscape analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 91, 139-145.
- Bengtsson, J., Ahnstrom, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42, 261-269.
- Bengtsson, J., Angelstam, P., Elmqvist, T., Emanuelsson, U., Folke, C., Ihse, M., Moberg, F., Nystrom, M., 2003. Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio* 32, 389-396.
- Berndt, L.A., Wratten, S.D., Scarratt, S.L., 2006. The influence of floral resource subsidies on parasitism rates of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand vineyards. *Biological Control* 37, 50-55.
- Berryman, A.A., Hawkins, B.A., 2006. The refuge as an integrating concept in ecology and evolution. *Oikos* 115, 192-196.
- Bianchi, F., 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, 177-193.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the royal society* 273, 1715-1727.
- Bianchi, F.J.J.A., Wackers, F.L., 2008. Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control* 46, 400-408.
- Bianchi, F.J.J.A., Werf, W.v.d., 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, 1290-1304.
- Blazejewska, A. 1958. Zimowanie slodyszka rzepakowego (*Meligethes aeneus* Fabr.). *Studia Societatis Scientiarum Torunensis* 4, 5-30.
- Blight, M.M., Smart, L.E., 1999. Influence of visual cues and isothiocyanate lures on capture of the pollen beetle, *Meligethes aeneus* in field traps. *Journal of Chemical Ecology* 25, 1501-1516.
- Bockstaller, C., Guichard, L., Makowski, D., Aveline, A., Girardin, P., Plantureux, S., 2008. Agri-environmental indicators to assess cropping and farming systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 28, 139-149.
- Bommarco, R., 1999. Feeding, reproduction and community impact of a predatory carabid in two agricultural habitats. *Oikos* 87, 89-96.
- Booij, C. J. H., and Noorlander, J. 1992. Farming systems and insect predators. *Agric. Ecosyst. Environ.* 40, 125-135.
- Brewer, M.J., Struttman, J.M., Mornhinweg, D.W., 1998. *Aphelinus albipodus* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) parasitism on *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) infesting barley plants differing in plant resistance to aphids. *Biological Control* 11, 255-261.

- Broatch, J. S., Dosdall, L. M., O'Donovan, J. T., Harker, K. N., and Clayton, G. W. 2010. Responses of the specialist biological control agent, *Aleochara bilineata*, to vegetational diversity in canola agroecosystems. *Biol. Control* 52, 58-67.
- Brooks, D. R., Bohan, D. A., Champion, G. T., Haughton, A. J., Hawes, C., Heard, M. S., Clark, S. J., Dewar, A. M., Firbank, L. G., Perry, J. N., Rothery, P., Scott, R. J., Woiwod, I. P., Birchall, C., Skellern, M. P., Walker, J. H., Baker, P., Bell, D., Browne, E. L., Dewar, A. J. G., Fairfax, C. M., Garner, B. H., Haylock, L. A., Horne, S. L., Hulmes, S. E., and Mason, N. S. 2003. Invertebrate responses to the management of genetically modified herbicide-tolerant and conventional spring crops. I. Soil-surface-active invertebrates. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 358, 1847-1862.
- Bruyn, L. d., Scheirs, J., and Verhagen, R. 2002. Nutrient stress, host plant quality and herbivore performance of a leaf-mining fly on grass. *Oecologia* 130, 594-599.
- Büchi, R., 2002. Mortality of pollen beetle (*Meligethes* spp.) larvae due to predators and parasitoids in rape fields and the effect of conservation strips. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 90, 255-263.
- Büchs, W. 2003. Impact of On-Farm Landscape Structures and Farming Systems on Predators. In "Biocontrol of Oilseed Rape Pests" (Alford D.V. Ed), pp 245-278. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Büchs, W., Harenberg, A., and Zimmermann, J. 1997. The invertebrate ecology of farmland as a mirror of the intensity of the impact of man? - An approach to interpreting results of field experiments carried out in different crop management intensities of a sugar beet and an oil seed rape rotation including set-aside. *Biol. Agric. Hortic.* 15, 83-107.
- Bunce, R. G. H., Metzger, M. J., Jongman, R. H. G., Brandt, J., Blust, G. d., Elena-Rossello, R., Groom, G. B., Halada, L., Hofer, G., Howard, D. C., Kovar, P., Mucher, C. A., Padoa-Schioppa, E., Paelinx, D., Palo, A., Perez-Soba, M., Ramos, I. L., Roche, P., Skanes, H., and Wrba, T. 2008. A standardized procedure for surveillance and monitoring European habitats and provision of spatial data. *Landscape Ecology* 23, 11-25.
- Burel F, Baudry J 1999. *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*, Lavoisier, Paris
- Burnham KP, Anderson DR 2002 *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer, New York
- Carcamo, H.A., 1995. Effect of tillage on ground beetles (Coleoptera: Carabidae): a farm-scale study in Central Alberta. *Canadian Entomologist* 127, 631-639.
- Carcamo, H.A., Herle, C.E., Otani, J., McGinn, S.M., 2009. Cold hardiness and overwintering survival of the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 133, 223-231.
- Carrascal, L.M., Galvan, I., Gordo, O., 2009. Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology. *Oikos* 118, 681-690.
- Carre, G., 2008. Biodiversité, paysages et conservation de la communauté d'abeilles dans les agroécosystèmes. Thèse de Doctorat. Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse.

- Casas, J., Driessen, G., Mandon, N., Wielaard, S., Desouhant, E., Van Alphen, J., Lapchin, L., Rivero, A., Christides, J.P., Bernstein, C., 2003. Energy dynamics in a parasitoid foraging in the wild. *Journal of animal ecology* 72, 691-697.
- Chabert, A., Beaufreton, C., 2005. Impact of some agricultural practices on carabidae beetles. *Bulletin OILB/SROP* 28, 101-109.
- Champeaux, C., 2006. Recours à l'utilisation de pesticides en grandes cultures: évolution de l'indicateurs de fréquence de traitements au travers des enquêtes « pratiques culturales » du SCEES entre 1994 et 2001. Rapport INRA-Ministère de l'agriculture et de la pêche.
- Chan, K. Y. 2001. An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity - implications for functioning in soils. *Soil Tillage Res.* 57, 179-191.
- Chapman, J.W., Nesbit, R.L., Burgin, L.E., Reynolds, D.R., Smith, A.D., Middleton, D.R., Hill, J.K., 2010. Flight Orientation Behaviors Promote Optimal Migration Trajectories in High-Flying Insects. *Science* 327, 682-685.
- Chapman, J.W., Reynolds, D.R., Smith, A.D., Smith, E.T., Woiwod, I.P., 2004. An aerial netting study of insects migrating at high altitude over England. *Bulletin Of Entomological Research* 94, 123-136.
- Chardon, J.P., Adriaensen, F., Matthysen, E., 2003. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* 18, 561-573.
- Chatterjee, S., Price, B., 1991. *Regression Analysis by Example*, 2nd edn. New York: Wiley.
- Chong, I. G., and Jun, C. H. 2005. Performance of some variable selection methods when multicollinearity is present. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 78, 103-112.
- Clough Y, Kruess A, Tscharntke T 2007. Local and landscape factors in differently managed arable fields affect the insect herbivore community of a non-crop plant species. *J Appl Ecol* 44:22-28
- Clough, Y., Kruess, A., and Tscharntke, T. 2007. Organic versus conventional arable farming systems: functional grouping helps understand staphylinid response. *Agric. Ecosyst. Environ.* 118, 285-290.
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D., and Tscharntke, T. 2005. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *J. Biogeogr.* 32, 2007-2014.
- Colnenne, C., Meynard, J.M., Reau, R., Justes, E., Merrien, A., 1998. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter oilseed rape. *Annals Of Botany* 81, 311-317.
- Cook, R.J., 2006. Toward cropping systems that enhance productivity and sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 18389-18394.
- Corbett, A., Rosenheim J.A., 1996. Impact of a natural enemy overwintering refuge and its interaction with the surrounding landscape. *Ecological Entomology* 21, 155-164.
- Costanza, R., Arge, R.d., Groot, R.d., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Belt, M.v.d., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature (London)* 387, 253-260.

- Craig, T. P., and Ohgushi, T. 2002. Preference and performance are correlated in the spittlebug *Aphrophora pectoralis* on four species of willow. *Ecol. Entomol.* 27, 529-540.
- Cronin J. T., Reeve j. D., 2005. Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the royal society* 272, 2225-2235.
- Cross, J.V., Solomon, M.G., Babandreier, D., Blommers, L., Easterbrook, M.A., Jay, C.N., Jenser, G., Jolly, R.L., Kuhlmann, U., Lilley, R., Olivella, E., Toepfer, S., Vidal, S., 1999. Biocontrol of pests of apples and pears in northern and central Europe: 2. Parasitoids. *Biocontrol Science and Technology* 9, 277-314.
- Daily, G.C., Matson, P.A., 2008. Ecosystem services: from theory to implementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 9455-9456.
- Dalmon, A., Halkett, F., Granier, M., Delatte, H., Peterschmitt, M., 2008. Genetic structure of the invasive pest *Bemisia tabaci*: evidence of limited but persistent genetic differentiation in glasshouse populations. *Heredity* 100, 316-325.
- Danks, H.V., 1996. The wider integration of studies on insect cold-hardiness. *European Journal Of Entomology* 93, 383-403.
- Davies, K.E., Margules, C.R., Lawrence, J.E. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* 81:1450–1461.
- De Bruyn, L., Scheirs, J., Verhagen, R., 2002. Nutrient stress, host plant quality and herbivore performance of a leaf-mining fly on grass. *Oecologia* 130, 594-599.
- Deguine, J.P., Ferron, P., Russell, D., 2008. Sustainable pest management for cotton production. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 28, 113-137.
- Dejoux, J.F., 1999. Evaluation d'itinéraires techniques du colza d'hiver en semis très précoces. Analyse agronomique, conséquences environnementales et économiques. Mémoire de thèse, INA P-G, Paris, France.
- Delattre, T., Burel, F., Humeau, A., Stevens, V.M., Vernon, P., Baguette, M., 2010. Dispersal mood revealed by shifts from routine to direct flights in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina*. *Oikos*, on line.
- Dennis, P., Fry, G. L. A., and Thomas, M. B. 1993. The effects of reduced doses of insecticide on aphids and their natural enemies in oats. *Nor. J. Agric. Sci.*, 7, 311-325.
- Dennis, P., Fry, G.L.A., 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40, 95-115.
- Denys, C., Tscharnkte, T., 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130, 315-324.
- Desneux, N., Denoyelle, R., and Kaiser, L. 2006. A multi-step bioassay to assess the effect of the deltamethrin on the parasitic wasp *Aphidius ervi*. *Chemosphere* 65, 1697-1706.
- Desouhant, E., Lucchetta, P., Giron, D., Bernstein, C., 2010. Feeding activity pattern in a parasitic wasp when foraging in the field. *Ecological Research* 25, 419-428.
- Detourne, D., Ballanger, Y., Delorme, R., 2008. Pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) insecticide resistance on winter oilseed rape: conclusions after a nine-year monitoring.

- AFPP - 8eme Conference Internationale sur les Ravageurs en Agriculture, Montpellier SupAgro, France, 22-23 Octobre 2008, 466-475.
- Dinter, A. 2002. Microcosm studies on intraguild predation between female erigonid spiders and lacewing larvae and influence of single versus multiple predators on cereal aphids. *J. Appl. Entomol.* 126, 249-257.
- Dosdall, L. M., and Stevenson, F. C. 2005. Managing flea beetles (*Phyllotreta* spp.) (Coleoptera: Chrysomelidae) in canola with seeding date, plant density, and seed treatment. *Agron. J.* 97, 1570-1578.
- Dosdall, L. M., Clayton, G. W., Harker, K. N., O'Donovan, J. T., and Stevenson, F. C. 2004. The effects of soil fertility and other agronomic factors on infestations of root maggots in canola. *Agron. J.* 96, 1306-1313.
- Dosdall, L. M., Herbut, M. J., Cowle, N. T., and Micklich, T. M. 1996. The effect of seeding date and plant density on infestations of root maggots, *Delia* spp. (Diptera: Anthomyiidae), in canola. *Can. J. Plant Sci.* 76, 169-177.
- Douglas, D. J. T., Vickery, J. A., and Benton, T. G. 2010. Variation in arthropod abundance in barley under varying sowing regimes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 135, 127-131.
- Drapela, T., Moser, D., Zaller, J.G., Frank, T., 2008. Spider assemblages in winter oilseed rape affected by landscape and site factors. *Ecography* 31, 254-262.
- Duelli, P., Obrist, M.K., 2003. Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology* 4, 129-138.
- Duffield, S., 1991. Does the size of area you spray with insecticides influence the extent of side-effects on invertebrate populations? *Game Conservancy Review*, 64-65.
- Dunning, J.B., Danielson, J.B., Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169-175.
- Ehler, L.E., 2006. Integrated pest management (IPM): definition, historical development and implementation, and the other IPM. *Pest Management Science* 62, 787-789.
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *Biocontrol* 46, 387-400.
- Eilers, E.J., Klein, A.M., 2009. Landscape context and management effects on an important insect pest and its natural enemies in almond. *Biological Control* 51, 388-394.
- El Titi, A., 2003. Effects of tillage on invertebrates in soil ecosystems. In "Soil tillage in agroecosystems" (El Titi, A. Ed.). CRC Press, pp. 261-296.
- Elliot N.C., Kieckhefer R.W., Lee J., French B.W., 1998. Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology* 14, 239-252.
- Elliott, N.C., Onstad, D.W., Brewer, M.J., 2008. History and ecological basis for areawide pest management. *Areawide pest management: theory and implementation*.
- Ellis, P.R., Farrell, J.A., 1995. Resistance to cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) in six brassica accessions in New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 23, 25-29.
- Emden, H. F. van, 1991. The role of host plant resistance in insect pest mis-management. *Bull. Entomol. Res.* 81, 123-126.

- Evans, E. W., and England, S. 1996. Indirect interactions in biological control of insects: pests and natural enemies in alfalfa. *Ecol. Appl.* 6, 920-930.
- Evans, K.A., Allen-Williams, L.J., 1994. Laboratory And Field Response Of The Pollen Beetle, *Meligethes Aeneus*, To The Odor Of Oilseed Rape. *Physiological Entomology* 19, 285-290.
- Evenson, R. E., and Gollin, D. 2003. Assessing the impact of the green revolution, 1960 to 2000. *Science (Washington)* 300, 758-762.
- Fadamiro, H.Y., Chen, L., 2005. Utilization of aphid honeydew and floral nectar by *Pseudacteon tricuspis* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of imported fire ants, *Solenopsis* spp. (Hymenoptera: Formicidae). *Biological Control* 34, 73-82.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review Of Ecology Evolution And Systematics* 34, 487-515.
- Ferguson AW, Holdgate R, Mason NS, Clark SJ, Williams IH, 2007. Non inversion tillage to conserve functional biodiversity for biocontrol of oilseed rape pests. *Proc. XVI Int Plant Protection Congress, 2007.15-18 Octobre 2007, Glasgow; BCPC* 2:818-819.
- Ferguson, A.W., Klukowski, Z., Walczak, B., Clark, S.J., Muggleston, M.A., Perry, J.N., Williams, I.H., 2003. Spatial distribution of pest insects in oilseed rape: implications for integrated pest management. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 95, 509-521.
- Ferron, P., Deguine, J.P., 2005. Crop protection, biological control, habitat management and integrated farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 25, 17-24.
- Fiedler, A.K., Landis, D.A., Wratten, S.D., 2008. Maximizing ecosystem services from conservation biological control: the role of habitat management. *Biological Control* 45, 254-271.
- Finch, S., Collier, R.H., 2003. Host-plant selection by insects - the "missing link". *Bulletin OILB/SROP* 26, 103-108.
- Finke, D.L., Denno, R.F., 2006. Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia* 149, 265-275.
- Francis, F., Lognay, G., Wathelet, J. P., and Haubruge, E. 2001. Effects of allelochemicals from first (*Brassicaceae*) and second (*Myzus persicae* and *Brevicoryne brassicae*) trophic levels on *Adalia bipunctata*. *J. Chem. Ecol.* 27, 243-256.
- Franck, P., Reyes, M., Olivares, J., Sauphanor, B., 2007. Genetic architecture in codling moth populations: comparison between microsatellite and insecticide resistance markers. *Molecular Ecology* 16, 3554-3564.
- Fritzsche, R. 1957. Zur Biologie und Ökologie der Rapsschädlinge aus der Gattung *Meligethes*. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 40, 222-280.
- Frouz, J., Kindlmann, P., 2001. The role of sink to source re-colonisation in the population dynamics of insects living in unstable habitats: an example of terrestrial chironomids. *Oikos* 93, 50-58.
- Gantner, M., Jaskiewicz, B., 2002. Beetles (Coleoptera) occurring on hazel (*Corylus* L.) in different habitat conditions. *ACTA Scientiarum Polonorum* 1, 55-66.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G.E., DiFonzo, C.D., 2009. Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity And Distributions* 15, 554-564.

- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharnkte, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Part, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Onate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hanke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11, 97-105.
- Geiger, F., Bianchi, F.J.J.A., Wackers, F.L., 2005. Winter ecology of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hom., Aphididae) and its parasitoid *Diaeretiella rapae* (McIntosh) (Hym., Braconidae: Aphidiidae). *Journal of Applied Entomology* 129, 563-566.
- Giron, D., Casas, J., 2003. Lipogenesis in an adult parasitic wasp. *Journal of Insect Physiology* 49, 141-147.
- Gonzalez-Zamora, J.E., Leira, D., Bellido, M.J., Avilla, C., 2004. Evaluation of the effect of different insecticides on the survival and capacity of *Eretmocerus mundus* Mercet to control *Bemisia tabaci* (Gennadius) populations. *Crop Protection* 23, 611-618.
- Griffiths, G.J.K., Holland, J.M., Bailey, A., Thomas, M.B., 2008. Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biological Control* 45, 200-209.
- Grilli, M.P. 2010. The role of landscape structure on the abundance of a disease vector planthopper: a quantitative approach. *Landscape Ecology* 25, 383-394.
- Gu, H., Fitt, G.P., Baker, G.H., 2007. Invertebrate pests of canola and their management in Australia: a review. *Australian Journal of Entomology* 46, 231-243.
- Gurr, G. M., Wratten, S.D., Tylianakis, J., Kean, J., Keller, M., 2005. Providing plant foods for natural enemies in farming systems: Balancing practicalities and theory. In: Wackers F. L., van Rijn P., Bruin J. (Eds.), *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: a Protective Mutualism and its Applications*. Cambridge University Press, pp. 326-347.
- Gurr, G., Wratten, S., 2000. Biological control: measures of success. *Biological control: measures of success*.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Luna, J.M., 2003. Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4, 107-116.
- Gustafson, E.J., Parker, G.R., 1992. Relationships Between Landcover Proportion And Indexes Of Landscape Spatial Pattern. *Landscape Ecology* 7, 101-110.
- Hagler, J.R., Jackson, C.G., 2001. Methods for marking insects: Current techniques and future prospects. *Annual Review of Entomology* 46, 511-543.
- Halaj, J., Wise, D.H., 2001. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *American Naturalist* 157, 262-281.
- Häni F.J., Boller E.F., S., K., 1998. Natural regulation at the farm level. Enhancing Biological control, Habitat management to promote natural enemies of agricultural pests, 161-232.
- Hanski, I. and Gaggiotti, O.E. 2004. "Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations". Academic Press, San Diego, USA.
- Hanski, I. and Gilpin, M. E. 1997. "Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution". Academic Press, San Diego, USA.

- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41-49.
- Hanski, I., 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87, 209-219.
- Hanski, I., Kuussaari, M., Nieminen, M., 1994. Metapopulation Structure And Migration In The Butterfly *Melitaea-Cinxia*. *Ecology* 75, 747-762.
- Hassell, M. P., Comins, H. N., and May, R. M. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature (Lond.)* 353, 255-258.
- Hausammann, A. (1996). Strip-management in rape crop: is winter rape endangered by negative impacts of sown weed strips? *J. Appl. Entomol.* 120, 505-512.
- Hawes, C., Haughton, A. J., Bohan, D. A., and Squire, G. R. 2009. Functional approaches for assessing plant and invertebrate abundance patterns in arable systems. *Basic Appl. Ecol.* 10, 34-42.
- Hawkes, C. 2009. Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *J Anim Ecol* 78(5):894-906
- Hawkins, B.A., Cornell, H.V., 1994. Maximum Parasitism Rates And Successful Biological-Control. *Science* 266, 1886-1886.
- Hawkins, B.A., Thomas, M.B., Hochberg, M.E., 1993. Refuge Theory And Biological-Control. *Science* 262, 1429-1432.
- Haynes, K.J., Diekötter T., Crist T.O., 2007a. Resource complementation and the response of an insect herbivore to habitat area and fragmentation. *Oecologia* 153, 511-520.
- Haynes, K.J., Dilleuth, F.P., Anderson, B.J., Hakes, A.S., Jackson, H.B., Jackson, S.E., Cronin, J.T., 2007b. Landscape context outweighs local habitat quality in its effects on herbivore dispersal and distribution. *Oecologia* 151, 431-441.
- Heard, M. S., Clark, S. J., Rothery, P., Perry, J. N., Bohan, D. A., Brooks, D. R., Champion, G. T., Dewar, A. M., Hawes, C., Haughton, A. J., May, M. J., Scott, R. J., Stuart, R. S., Squire, G. R., and Firbank, L. G. 2006. Effects of successive seasons of genetically modified herbicide-tolerant maize cropping on weeds and invertebrates. *Ann. Appl. Biol.* 149, 249-254.
- Heimpel, G. E., Jervis, M. A., 2005. Does floral nectar improve biological control by parasitoids? In: Wackers F. L., van Rijn P., Bruin J. (Eds.), *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: a Protective Mutualism and its Applications*. Cambridge University Press, pp. 326-347.
- Heinz, SK, Strand, E 2006. Adaptive patch searching strategies in fragmented landscapes. *Evol Ecol* 20(2):113-130
- Herzog, D. C., and Funderburk, J. E. 1985. Plant resistance and cultural practice interactions with biological control. *Biological control in agricultural IPM systems*, 67-88.
- Hesketh, H., Roy, H. E., Eilenberg, J., Pell, J. K., and Hails, R. S. 2010. Challenges in modelling complexity of fungal entomopathogens in semi-natural populations of insects. *Biocontrol* 55, 55-73.
- Hillel, D., and C. Rosenzweig. 2005. The role of biodiversity in agronomy. *Adv. Agron.* 88:1-34.
- Hirzel, A. H., Nisbet, R. M., and Murdoch, W. W. 2007. Host-parasitoid spatial dynamics in heterogeneous landscapes. *Oikos* 116, 2082-2096.

- Hochberg, M.E., Holt, R.D., 1995. Refuge Evolution And The Population-Dynamics Of Coupled Host-Parasitoid Associations. *Evolutionary Ecology* 9, 633-661.
- 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, 241-246.
- Hokkanen, H.M.T., 2008. Biological control methods of pest insects in oilseed rape. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 38, 104-109.
- Hokkanen, H.M.T., Husberg G. B., Söderblom M., 1988. Natural enemy conservation for the integrated control of the rape blossom beetle *Meligethes aeneus* F. *Annales Agriculturae Fenniae* 27, 281-294.
- Hole, D.G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, P.V., Evans, A.D., 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* 122, 113-130.
- Holland, J.D., Bert, D.G., Fahrig, L., 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience* 54, 227-233.
- Holland, J.M., 2004. The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103, 1-25.
- Holt, R. D. 1996. Food webs in space: an island biogeographic perspective. In "Food webs – Integration of patterns and dynamics" (Polis, G. A. and Winemiller, K. O., Eds). Chapman & Hall, pp. 313–323.
- Holtschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., and Tschamntke, T. 2007. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *J. Appl. Ecol.* 44, 41-49.
- Hopkins, R. J., and Ekbom, B. 1996. Low oviposition stimuli reduce egg production in the pollen beetle *Meligethes aeneus*. *Physiol. Entomol.* 21, 118-122.
- Hopkins, R.J., Ekbom, B., 1996. Low oviposition stimuli reduce egg production in the pollen beetle *Meligethes aeneus*. *Physiological Entomology* 21, 118-122.
- Hopkins, R.J., Ekbom, B., 1999. The pollen beetle, *Meligethes aeneus*, changes egg production rate to match host quality. *Oecologia* 120, 274:278.
- Hopkins, R.J., Ekbom, B., 1999. The pollen beetle, *Meligethes aeneus*, changes egg production rate to match host quality. *Oecologia* 120, 274:278.
- Horrihan, L., Lawrence, R.S., Walker, P., 2002. How sustainable agriculture can address the environmental and human health harms of industrial agriculture. *Environmental Health Perspectives* 110, 445-456.
- Hughes, G., McRoberts, N., Burnett, F.J., 1999. Decision making and diagnosis in disease management. *Plant Pathology* 48, 147-153.
- Husberg, G.B., Hokkanen, H.M.T., 2001. Effects of *Metarhizium anisopliae* on the pollen beetle *Meligethes aeneus* and its parasitoids *Phradis morionellus* and *Diospilus capito*. *Biocontrol* 46, 261-273.
- Jeffries, M.J., Lawton, J.H., 1984. Enemy Free Space And The Structure Of Ecological Communities. *Biological Journal Of The Linnean Society* 23, 269-286.
- Jervis, M.A., Kidd, N.A.C., Fitton, M.G., Huddleston, T., Dawah, H.A., 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History* 27, 67-105.

- Jimenez-Valverde, A., Lobo, J.M., 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology* 31, 361-369.
- Johnson, J.B., Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends In Ecology & Evolution* 19, 101-108.
- Jones, C. G., and Coleman, J. S. 1988. Plant stress and insect behavior: cottonwood, ozone and the feeding and oviposition preference of a beetle. *Oecologia* 76, 51-56.
- Jonsson, M., Lindkvist, A., Anderson, P., 2005. Behavioural responses in three ichneumonid pollen beetle parasitoids to volatiles emitted from different phenological stages of oilseed rape. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115, 363-369.
- Jourdheuil P 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire. Etude relative à quelques Hyménoptères parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères. – *Annales Des Epiphyties* (11) : 445–660.
- Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature*, UK 326, 388-390.
- Kareiva, P. 1990. The spatial dimension in pest-enemy interactions. In "Critical issues in biological control."
- Kazachkova, N., Meijer, J., Ekbom, B., 2007. Genetic diversity in pollen beetles (*Meligethes aeneus*) in Sweden: role of spatial, temporal and insecticide resistance factors. *Agricultural and Forest Entomology* 9, 259-269.
- Kean, J.M., Barlow, N.D., 2000. Can host-parasitoid metapopulations explain successful biological control? *Ecology* 81, 2188-2197.
- Keller, S. and Häni, F. 2000. Ansprüche von Nützlingen und Schädlingen an den Lebensraum. In "Streifenförmige ökologische Ausgleichsflächen in der Kulturlandschaft: Ackerkrautstreifen, Buntbrache, Feldränder" (Nentwig W., Ed.). Verlag Agrarökologie., Bern, Hannover. pp. 199-217. Verlag Agrarökologie, Bern.
- Kendall, D.A., 2003. Soil tillage and epigeal predatory arthropod. In "Soil tillage in agroecosystems" (El Titi, A. Ed.). CRC Press, pp. 297-342.
- Kladivko, E. J. 2001. Tillage systems and soil ecology. *Soil Tillage Res.* 61, 61-76.
- Kleijn, D, van Langevelde, F 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic Appl Ecol* 7(3):201-214
- Kogan, M. 1994. Plant resistance in pest management. In "Introduction to Insect Pest management" (Metcalf, R.L. and Luckmann, W.H. Eds.), 3rd Edition. Pp 73-128. Wiley, New York.
- Kogan, M. 1998. Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annu. Rev. Entomol.* 43, 243-270.
- Koss, A. M., Jensen, A. S., Schreiber, A., Pike, K. S., and Snyder, W. E. 2005. Comparison of predator and pest communities in Washington potato fields treated with broad-spectrum, selective, or organic insecticides. *Environ. Entomol.* 34, 87-95.
- Koutros, S., Lynch, C.F., Ma, X.M., Lee, W.J., Hoppin, J.A., Christensen, C.H., Andreotti, G., Freeman, L.B., Rusiecki, J.A., Hou, L.F., Sandler, D.P., Alavanja, M.C.R., 2009.

- Heterocyclic aromatic amine pesticide use and human cancer risk: Results from the US Agricultural Health Study. *International Journal Of Cancer* 124, 1206-1212.
- Kozar, F., Brown, M. W., and Lightner, G. 1994. Spatial distribution of homopteran pests and beneficial insects in an orchard and its connection with ecological plant protection. *J. Appl. Entomol.* 117, 519-529.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* 30, 889-900.
- Kruess, A., Tscharnkte, T., 1994. Habitat Fragmentation, Species Loss, And Biological-Control. *Science* 264, 1581-1584.
- 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.
- Langer, V., 2001. The potential of leys and short rotation coppice hedges as reservoirs for parasitoids of cereal aphids in organic agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 87, 81-92.
- Langhof, M., Gathmann, A., Poehling, H. M., and Meyhofer, R. 2003. Impact of insecticide drift on aphids and their parasitoids: residual toxicity, persistence and recolonisation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 94, 265-274.
- Lavandero I, B., Wratten, S.D., Didham, R.K., Gurr, G., 2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: a double-edged sword? *Basic and Applied Ecology* 7, 236-243.
- Lavandero, B., Wratten, S., Hagler, J., Jervis, M., 2004. The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. *International Journal Of Pest Management* 50, 147-151.
- Lavandero, B., Wratten, S., Shishehbor, P., Worner, S., 2005. Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. *Biological Control* 34, 152-158.
- Lawton, J.H., Brown, V.K., 1993. Redundancy in ecosystems. In "Biodiversity and Ecosystem Function" (Schulze, E.D. & Mooney, H.A., Eds.), vol. 99. Springer-Verlag, Berlin, pp. 255-268.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.P., Trommetter, M., 2009. Agriculture and biodiversity: promoting synergies. *Agriculture et biodiversité: valoriser les synergies*, 178 pp.
- Leather, S.R., 1993a. Overwintering in six arable aphid pests: a review with particular relevance to pest management. *Journal of Applied Entomology* 116, 217-233.
- Leather, S.R., Walters, K.F.A., Bale, J.S., 1993b. The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press.
- Lee, J.C., Andow, D.A., Heimpel, G.E., 2006. Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. *Ecological Entomology* 31, 470-480.
- Lee, J.C., Heimpel, G.E., 2008. Floral resources impact longevity and oviposition rate of a parasitoid in the field. *Journal of animal ecology* 77, 565-572.

- Lee, J.C., Heimpel, G.E., Leibe, G.L., 2004. Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 111, 189-199.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology, 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam.
- Lemaire, G., Gastal, F., Plenet, D., Le Bot, J., 1997. Nitrogen uptake by plants and crop yields. *Controlling Nitrogen Concentration In Agrosystems*, 121-139.
- Lerin J., 1987. Compensation in winter rape following simulated pollen beetle damage. INRA.
- Lerin, J., 1988. Yield losses associated with 2 successive pests (*Ceuthorrhynchus napi* Gyll. and *Meligethes aeneus* F.) on winter rape (cultivar Bienvenu). *Agronomie* 8, 251-256.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., Moreno, C.R., 2009. Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review Of Ecology Evolution And Systematics* 40, 573-592.
- Levin, S.A., 1992. The Problem Of Pattern And Scale In Ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15, 237-240.
- Lewis, W.J., Lenteren, J.C.v., Phatak, S.C., Tumlinson, J.H., III, 1997. A total system approach to sustainable pest management. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 12243-12248.
- Loreau, M., and Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature (Lond.)* 412, 72-76.
- Losey JE, Vaughan M (2006) The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56(4):311-323
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56, 311-323.
- Lovell, S.T., DeSantis, S., Nathan, C.A., Olson, M.B., Mendez, V.E., Kominami, H.C., Erickson, D.L., Morris, K.S., Morris, W.B., 2010. Integrating agroecology and landscape multifunctionality in Vermont: An evolving framework to evaluate the design of agroecosystems. *Agricultural Systems* 103, 327-341.
- Luo, S.P., Li, J.C., Liu, X.X., Lu, Z.Y., Pan, W.L., Zhang, Q.W., Zhao, Z.W., 2010. Effects of six sugars on the longevity, fecundity and nutrient reserves of *Microplitis mediator*. *Biological Control* 52, 51-57.
- Luz, C., and Fargues, J. 1999. Dependence of the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*, on high humidity for infection of *Rhodnius prolixus*. *Mycopathologia* 146, 33-41.
- Lys, J. A., Zimmermann, M., and Nentwig, W. 1994. Increase in activity density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management. *Entomol. Exp. Appl.* 73, 1-9.
- MacArthur R.H., and Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *17:373-387*
- Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R. J., Craze, P. G., Planque, R., Symondson, W. O. C., and Memmott, J. 2009a. Do differences in food web structure between

- organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecol. Lett.* 12, 229-238.
- Macfadyen, S., Gibson, R., Raso, L., Sint, D., Traugott, M., and Memmott, J. 2009b. Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 14-18.
- Makowski, D., Taverne, M., Bolomier, J., Ducarne, M., 2005. Comparison of risk indicators for sclerotinia control in oilseed rape. *Crop Protection* 24, 527-531.
- Makowski, D., Tichit, M., Guichard, L., Van Keulen, H., Beaudoin, N., 2009. Measuring the accuracy of agro-environmental indicators. *Journal of Environmental Management* 90, S139-S146.
- Marczali, Z., and Nadazy, M. 2006. Wintering characteristic of the *Meligethes* species in Hungary. *Journal of Central European Agriculture* 7, 283-288.
- Marino P. C., Landis D. A., 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications* 6, 276-284.
- Marino P. C., Landis D. A., Hawkins B.A., 2006. Conserving parasitoid assemblages of North American pest Lepidoptera: Does biological control by native parasitoids depend on landscape complexity. *Biological Control* 37, 173-185.
- Marshall, E.J.P., 2004. Agricultural landscapes: field margin habitats and their interaction with crop production. *Journal of Crop Improvement* 12, 365-404.
- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504-509.
- Mattson, W. J., and Haack, R. A. 1987. The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. In "Insect outbreaks."
- Mauchline, A.L. (2003) Behavioural and chemical ecology of *Meligethes aeneus*: effects of non-host plant volatiles. PhD thesis, The Open University, UK.
- Maudsley, M., Seeley, B., Lewis, O., 2002. Spatial distribution patterns of predatory arthropods within an English hedgerow in early winter in relation to habitat variables. *Agriculture Ecosystems & Environment* 89, 77-89.
- McGarigal K, Marks BJ 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. USDA Forest Service General Technical Report NWGTR- 351. Corvallis, Oregon
- McGeoch, M.A., Price, P.W., 2005. Scale-dependent mechanisms in the population dynamics of an insect herbivore. *Oecologia* 144, 278-288.
- MEA, Millennium Ecosystem Assessment 2005. Ecosystems and Human Well-being. A Framework for Assessment. Island Press, New York, NY.
- Meek, B., Loxton D., Sparks T., Pywell R., Pickett H., Nowakowski M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation* 106, 259-271.
- Meyhofer, R., Hindayana, D., 2000. Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97, 115-122.
- Meynard, J.M., Dore, T., Lucas, P., 2003. Agronomic approach: cropping systems and plant diseases. *Comptes Rendus Biologies* 326, 37-46.

- Milford, G.F.J., Evans, E.J., 1991. Factors causing variation in glucosinolates in oilseed rape. *Outlook on Agriculture* 20, 31-37.
- Moilanen, A., Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79, 2503-2515.
- Moon, D. C., and Stiling, P. 2000. Relative importance of abiotically induced direct and indirect effects on a salt-marsh herbivore. *Ecology* 81, 470-481.
- Moser, D., Drapela, T., Zaller, J.G., Frank, T., 2009. Interacting effects of wind direction and resource distribution on insect pest densities. *Basic And Applied Ecology* 10, 208-215.
- Müller, H.J., 1941. Weitere Beiträge zur Biologie des Rapsglanzkäfers, *Meligethes aeneus* F. (Ueber das Winterlager und die Massenbewegung im Frühjahr). *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 51, 529-595.
- Murdoch, W.W., Luck, R.F., Swarbrick, S.L., Walde, S., Yu, D.S., Reeve, J.D., 1995. Regulation Of An Insect Population Under Biological-Control. *Ecology* 76, 206-217.
- Nentwig, W., 1988. Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. 1. Succession of predacious arthropods and long-term change in the ratio of phytophagous and predacious arthropods in a meadow. *Oecologia* 76, 597-606.
- Nicholls, C.I., Altieri, M.A., 2004. Designing species-rich, pest-suppressive agroecosystems through habitat management. *Agroecosystems analysis*, 49-61.
- Nickel, J.L., 1973. Pest situation in changing agricultural systems - a review. *Bulletin of the Entomological Society of America* 19, 136-142.
- Nilsson C, Andreasson B, 1987. Parasitoids and predators attacking pollen beetle (*Meligethes aeneus*) in spring and winter rape in southern Sweden. *IOBC/wprs Bulletin* 10, 64-73.
- Nilsson, C., 1985. Impact of ploughing on emergence of pollen beetle parasitoids after hibernation. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 100, 302-308.
- Nilsson, C., 1987. Yield losses in summer rape caused by pollen beetles (*Meligethes* spp.). *Swedish Journal of Agricultural Research* 17, 105-111.
- Nilsson, C., 1994. Pollen Beetle (*Meligethes aeneus* spp) in oilseed rape crops (*Brassica napus* L.): Biological interactions and crop losses. Dissertation. Swedish University of Agricultural Sciences.
- Nilsson, C., 2010. Impact of soil tillage on parasitoids of oilseed rape pests. In: Williams, I. H. (Eds.), *Biocontrol-Based Integrated Management Of Oilseed Rape Pests*. Springer London, pp. 45-76.
- Norris, R. F., and Kogan, M. 2005. Ecology of interactions between weeds and arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 50, 479-503.
- Norton, L., Johnson, P., Joys, A., Stuart, R., Chamberlain, D., Feber, R., Firbank, L., Manley, W., Wolfe, M., Hart, B., Mathews, F., Macdonald, D., Fuller, R.J., 2009. Consequences of organic and non-organic farming practices for field, farm and landscape complexity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129, 221-227.
- Oberg, S., Mayr, S., Dauber, J., 2008. Landscape effects on recolonisation patterns of spiders in arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123, 211-218.
- Ockinger E. Possible metapopulation structure of the threatened butterfly *Pyrgus armoricanus* in Sweden. *Journal of Insect Conservation* 2006;10(1):43–51.

- OILB-SROP, 1973. Statuts. Srop 1, 25p.
- Olson, D.M., Fadamiro, H., Lundgren, J.G., Heimpel, G.E., 2000. Effects of sugar feeding on carbohydrate and lipid metabolism in a parasitoid wasp. *Physiological Entomology* 25, 17-26.
- Olson, D.M., Wackers, F.L., 2007. Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology* 44, 13-21.
- Opdam, P., Foppen, R., Vos, C., 2001. Bridging the gap between ecology and spatial planning in landscape ecology. *Landscape Ecology* 16, 767-779.
- Opdam, P., Steingrover, E., van Rooij, S., 2006. Ecological networks: A spatial concept for multi-actor planning of sustainable landscapes. *Landscape and Urban Planning* 75, 322-332.
- Opdam, P., Verboom, J., Pouwels, R., 2003. Landscape cohesion: an index for the conservation potential of landscapes for biodiversity. *Landscape Ecology* 18, 113-126.
- O'Rourke, M.E., Liebman, M., Rice, M.E., 2008. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in conventional and diversified crop rotation systems. *Environmental Entomology* 37, 121-130.
- Osborne, P., 1960. Observation on the natural enemies of *Meligethes aeneus* F. and *M. viridescens* (Coleoptera: Nitidulidae). *Parasitology* 50, 91-110
- Östman, O., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2001. Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* 2, 365-371.
- Östman, O., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2003. Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economics* 45, 149-158.
- Östman, O., Ekbom, B., Bengtsson, J., and Weibull, A. C. 2001b. Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecol. Appl.* 11, 480-488.
- O'Sullivan, C.M., Gormally, M.J., 2002. A comparison of ground beetle (Carabidae: coleoptera) communities in an organic and conventional potato crop. *Biological Agriculture & Horticulture* 20, 99-110.
- Otway, S.J., Hector, A., Lawton, J.H., 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of animal ecology* 74, 234-240.
- Ouin, A., Aviron, S., Dover, J., Burel, F., 2004. Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103, 473-479.
- Patt, J. M., Hamilton, G. C., and Lashomb, J. H. 1997. Foraging success of parasitoid wasps on flowers: interplay of insect morphology, floral architecture and searching behavior. *Entomol. Exp. Appl.* 83, 21-30.
- Perovic, D.J., Gurr, G.M., Raman, A., Nicol, H.I., 2010. Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: A cost-distance approach. *Biological Control* 52, 263-270.
- Perrin, R. M. 1977. Pest management in multiple cropping systems. *Agro-Ecosystems* 3, 93-118.

- Petersen, H., 2002. Effects of non-inverting deep tillage vs. conventional ploughing on collembolan populations in an organic wheat field. *European Journal of Soil Biology* 38, 177-180.
- Pfiffner, L., Wyss, E., 2003. Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests. *Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods*.
- Pickett C. H., Bugg R.L., 1998. *Enhancing Biological Control: Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests*. University of California Press, Berkeley.
- Pickett, C.H., Roltsch, W.J., Corbett, A., Daane, K.M., 2000. Habitat management for enhancing biological control: benefits and pitfalls. *California Conference on Biological Control II, The Historic Mission Inn Riverside, California, USA, 11-12 July, 2000*, 81-85.
- Pierre, J., Mesquida, J., Marilleau, R., Pham-Delegue, M.H., Renard, M., 1999. Nectar secretion in winter oilseed rape, *Brassica napus* - quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. *Plant Breeding* 118, 471-476.
- Pimentel, D. 1961. Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54: 76-86.
- Pimentel, D. and Warneke, A., 1989. Ecological effects of manure, sewage sludge and other organic wastes on arthropod populations. *Agric. Zool. Rev.* 3, pp. 1-30.
- Plantegenest M., Le May C., Fabre F., 2007. Landscape epidemiology of plant diseases. *Journal of the Royal Society* 4, 963-972.
- Podlaska, J., Markus, J., Dmoch, J., oboda, T., Pietkiewicz, S., Lewandowski, M., 1996. Compensation of damage caused by pollen beetle (*Meligethes aeneus*) on winter oilseed rape under different plant density and fertilisation I. Some morphological characteristics. *Rosliny Oleiste* 17, 311-318.
- Powell, W. 1986. Enhancing parasitoid activity in crops. *Insect parasitoids. 13th Symposium of the Royal Entomological Society of London, 18-19 September 1985 at the Department of Physics Lecture Theatre, Imperial College, London*, 319-340.
- Prasifka, J.R., Heinz, K.M., Minzenmayer, R.R., 2004. Relationships of landscape, prey and agronomic variables to the abundance of generalist predators in cotton (*Gossypium hirsutum*) fields. *Landscape Ecology* 19, 709-717.
- Price, P.W., 1991. The Plant Vigor Hypothesis And Herbivore Attack. *Oikos* 62, 244-251.
- Price, W. P., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N., Weis, A. E., 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11:41-65.
- Primot, S., Valantin-Morison, M., Makowski, D., 2006. Predicting the risk of weed infestation in winter oilseed rape crops. *Weed Research* 46, 22-33.
- Prokopy, R.J., Mason, J.L., Christie, M., Wright, S.E., 1995. Arthropod pest and natural enemy abundance under second-level versus first-level integrated pest management practices in apple orchards: a 4-year study. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 57, 35-47.
- Pulliam H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132, 652-661.

- Purtauf T., Thies C., Ekschmitt K., Wolters V., Dauber J., 2005. Scaling properties of multivariate landscape structure. *Ecological indicators* 5, 295-304.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tscharntke, T., Wolters, V., 2005. Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture Ecosystems & Environment* 108, 165-174.
- Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlishaw, G., Mace, G.M. (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.* 267:1947–1952.
- Pywell, R.F., James, K.L., Herbert, I., Meek, W.R., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T.H., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation* 123, 79-90.
- Rahim, A., Hashmi, A., Khan, N.A., 1991. Effects of temperature and relative humidity on longevity and development of *Ooencyrtus papilionis* Ashmead (Hymenoptera: Eulophidae), a parasite of the sugarcane pest, *Pyrilla perpusilla* Walker (Homoptera: Cicadellidae). *Environmental Entomology* 20, 774-775.
- Rand, T. A., Tylianakis, J. M., and Tscharntke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol. Lett.* 9, 603-614.
- Rand, T.A., Tscharntke, T., 2007. Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos* 116, 1353-1362.
- Rhainds, M., English-Loeb, G., 2003. Testing the resource concentration hypothesis with tarnished plant bug on strawberry: density of hosts and patch size influence the interaction between abundance of nymphs and incidence of damage. *Ecological Entomology* 28, 348-358.
- Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.F., Bouvier, J.C., Sauphanor, B., Lavigne, C., 2009. The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology* 24, 337-349.
- Richardson, D.M., 2008. Summary of findings from a participant country pollen beetle questionnaire. *Bulletin OEPP* 38, 68-72.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community Diversity - Relative Roles Of Local And Regional Processes. *Science* 235, 167-171.
- Riechert, S.E., Lockley, T., 1984. Spiders as biological control agents. *Annual Review of Entomology* 29, 299-320.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Jr., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 491-522.
- Risch, S.J., 1983. Intercropping as cultural pest control: prospects and limitations. *Environmental Management* 7, 9-14.
- Roger-Estrade, J., Anger, C., Bertrand, M., Richard, G., 2010. Tillage and soil ecology: Partners for sustainable agriculture. *Soil and Tillage Research*. In Press, Corrected Proof.
- Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43, 95.

- Roschewitz I., Gabriel D., Tschardt T., Thies C., 2005a. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology* 42, 873-882.
- Roschewitz I., Hücker M., Tschardt T., Thies C., 2005b. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108, 218-227.
- Rosenheim, J. A. 2007. Special Feature: Intraguild predation. *Ecology* 88, 2679-2728.
- Rundlof, M., Bengtsson, J., Smith, H.G., 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology* 45, 813-820.
- Rundlof, M., Smith, H.G., 2006. The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology* 43, 1121-1127.
- Rusch A, Valantin-Morison M 2009. Effect of nitrogen fertilization, cultivar and species on attractiveness and nuisibility of two major pests of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) and stem weevil (*Ceutorhynchus napi* Gyl.). IOBC/wprs Bulletin (in press).
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J., 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems, and semi-natural habitats at the landscape scale: a review. *Adv. Agron.* 109, 219-259.
- Russell, E.P., 1989. Enemies hypothesis: A review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18, 590-599.
- Ryall, K. L., and Fahrig, L. 2005. Habitat loss decreases predator-prey ratios in a pine-bark beetle system. *Oikos* 110, 265-270.
- Salerno, G., Colazza, S., and Conti, E. 2002. Sub-lethal effects of deltamethrin on walking behaviour and response to host kairomone of the egg parasitoid *Trissolcus basalis*. *Pest Manag. Sci.* 58, 663-668.
- Sarfraz, R. M., Dosdall, L. M., and Keddie, A. B. 2009. Bottom-up effects of host plant nutritional quality on *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) and top-down effects of herbivore attack on plant compensatory ability. *Eur. J. Entomol.* 106, 583-594.
- Sarthou, J. P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., and Bouyjou, B. 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Eur. J. Entomol.* 102, 539-545.
- Scarratt, S.L., Wratten, S.D., Shishehbor, P., 2008. Measuring parasitoid movement from floral resources in a vineyard. *Biological Control* 46, 107-113.
- Scherr, S.J., McNeely, J.A., 2008. Biodiversity conservation and agricultural sustainability: towards a new paradigm of 'ecoagriculture' landscapes. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B-Biological Sciences* 363, 477-494.
- Schlapfer, F., Schmid, B., 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications* 9, 893-912.
- Schmidt, M.H., Roschewitz, I., Thies, C., Tschardt T., 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology* 42, 281-287.

- Schmitz, O. J. 2009. Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecology* 90, 2339-2345.
- Schooley RL, Wiens JA. Spatial ecology of cactus bugs: area constraints and patch connectivity. *Ecology* 2005;86(6): 1627–39.
- Schooley, R.L., 2006. Spatial heterogeneity and characteristic scales of species-habitat relationships. *Bioscience* 56, 533-537.
- Schtickzelle, N., Joiris, A., Dyck, H.v., Baguette, M., 2007. Quantitative analysis of changes in movement behaviour within and outside habitat in a specialist butterfly. *BMC Evolutionary Biology* 7, (22 January 2007).
- Scriber, J.M., 1984. Nitrogen nutrition of plants and insect invasion. In “Nitrogen in Crop Production”, (Hauck, R.D. Ed.). American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Sharma, H. C., and Ortiz, R. 2002. Host plant resistance to insects: an eco-friendly approach for pest management and environment conservation. *J. Environ. Biol.* 23, 111-135.
- Siegel, S., and Castellan, N. J., 1988. Non parametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, New York, USA.
- Smart, L.E., Blight, M.M., 2000. Response of the pollen beetle, *Meligethes aeneus* to traps baited with volatiles from oilseed rape, *Brassica napus*. *Journal of Chemical Ecology* 26, 1051-1064.
- Smith, A.C., Koper, N., Francis, C.M., Fahrig, L., 2009. Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* 24, 1271-1285.
- Snyder, W.E., Snyder, G.B., Finke, D.L., Straub, C.S., 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters* 9, 789-796.
- Sotherton, N.W., 1984. The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Annals of Applied Biology* 105, 423-429.
- Staley, J.T., Stewart-Jones, A., Pope, T.W., Wright, D.J., Leather, S.R., Hadley, P., Rossiter, J.T., van Emden, H.F., Poppy, G.M., 2010. Varying responses of insect herbivores to altered plant chemistry under organic and conventional treatments. *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* 277, 779-786.
- Stechmann, D.H., Schutte, F., 1976. Dispersal Of Blossom Beetle (*Meligethes-Aeneus* F - Col, Nitidulidae) Before Hibernation. *Anzeiger Fur Schadlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz* 49, 183-188.
- Steffan-Dewenter I, Münzenberg U, Bürger C, Thies C, Tscharntke T, 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter I, Tscharntke T. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands – a mini review. *Biological Conservation* 2002;104(3):275–84.
- Steingrover, E.G., Geertsema, W., van Wingerden, W., Designing agricultural landscapes for natural pest control: a transdisciplinary approach in the Hoeksche Waard (The Netherlands). *Landscape Ecology* 25, 825-838.
- Stephens, M.J., France, C.M., Wratten, S.D., Frampton, C., 1998. Enhancing biological control of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) by sowing buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) in an orchard. *Biocontrol Science and Technology* 8, 547-558.

- Stephens, P.A., Buskirk, S.W., Hayward, G.D., Del Rio, C.M., 2005. Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *Journal of Applied Ecology* 42, 4-12.
- Steppuhn, A., Wackers, F.L., 2004. HPLC sugar analysis reveals the nutritional state and the feeding history of parasitoids. *Functional Ecology* 18, 812-819.
- Stern, V.M., Smith, R.F., Van den Bosch, F., Hagen, K.S., 1959. The integrated control concept. *Hilgardia* 29, 81-101.
- Stinner, B. R., and House, G. J. 1990. Arthropods and other invertebrates in conservation-tillage agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 35, 299-318.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., Snoo, G.R.d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63, 337-365.
- Straub, C. S., and Snyder, W. E. 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology* 87, 277-282.
- Straub, C.S., Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control* 45, 225-237.
- Sutherland, J.P., Sullivan, M.S., Poppy, G.M., 2001. Distribution and abundance of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in wildflower patches and field margin habitats. *Agricultural and Forest Entomology* 3, 57-64.
- Swets, J.A., 1988. Measuring The Accuracy Of Diagnostic Systems. *Science* 240, 1285-1293.
- Swift, M.J., Vandermeer, J., Ramakrishnan, P.S., Anderson, J.M., Ong, C.K., Hawkins, B.A., 1996. Biodiversity and agroecosystem function. Functional roles of biodiversity: a global perspective. John Wiley & Sons Ltd, Chichester UK.
- Tahvanainen, J.O., and Root, R.B. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10(4), 321.
- Taimr , L. , Sedivy , J. , Bergmannova , E. & Hanker , I . 1967. Further experience obtained in studies on dispersal flights of *Meligethes aeneus* F., marked with P 32 (Coleoptera) . *Acta Entomologica Bohemoslovaca* , 64 , 325 – 332 .
- Tatchell, G.M., 1983. Compensation In Spring-Sown Oil-Seed Rape (*Brassica-Napus* L) Plants In Response To Injury To Their Flower Buds And Pods. *Journal of Agricultural Science* 101, 565-573.
- Tenenhaus, M. (1998). La regression PLS. Theorie et pratique. Technip, Paris, France.
- Termorshuizen, J.W., Opdam, P., 2009. Landscape services as a bridge between landscape ecology and sustainable development. *Landscape Ecology* 24, 1037-1052.
- Thies C., Tschardt T., 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285, 893-895.
- Thies, C., Roschewitz, I., Tschardt, T., 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 272, 203-210.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T., 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18-25.

- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2008. Interannual landscape changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions. *Agriculture Ecosystems & Environment* 125, 266-268.
- Thomas, C.D., Singer, M.C., Boughton, D.A., 1996. Catastrophic extinction of population sources in a butterfly metapopulation. *American Naturalist* 148, 957-975.
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, R.T., Stewart, K.E., Simcox, D.J., Pearman, G.S., Curtis, R., Goodger, B., 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 268, 1791-1796.
- Thomas, S.R., Noordhuis, R., Holland, J.M., Goulson, D., 2002. Botanical diversity of beetle banks: effects of age and comparison with conventional arable field margins in southern UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93, 403-412.
- Thorbek, P., Bilde, T., 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* 41, 526-538.
- Thrupp, L.A., 1998. Cultivating diversity: agrobiodiversity and food security. *Cultivating diversity: agrobiodiversity and food security.*, vii + 80 pp.
- Tietjen, W.J., Cady, A.B., 2007. Sublethal exposure to a neurotoxic pesticide affects activity rhythms and patterns of four spider species. *Journal of Arachnology* 35, 396-406.
- Tilman, D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671-677.
- Tischendorf, L., Fahrig, L., 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90, 7-19.
- Tomme, A.M., Evans, E.J., 1992. Analysis Of Post-Flowering Compensatory Growth In Winter Oilseed Rape (*Brassica-Napus*). *Journal of Agricultural Science* 118, 301-308.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., van Nouhuys, S., Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*.
- Tscharntke, T., Brandl, R., 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49, 405-430.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857-874.
- Turner M (2001). *Landscape ecology in theory and practice*, Springer-Verlag, New-york
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Wratten, S.D., 2004. Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology* 85, 658-666.
- Ulber, B., Williams, I. H., Klukowski, Z., Luik, A., Nilsson, C., 2010. Parasitoids of oilseed rape pests in Europe: Key species for conservation biocontrol. In: Williams, I. H. (Eds.), *Biocontrol-Based Integrated Management Of Oilseed Rape Pests*. Springer London, pp. 45-76.
- Ulber, B., Klukowski Z., and Williams, I.H. 2010. Insecticide impact on parasitoids. In "Biocontrol-based Integrated Management of Oilseed Rape Pests" (I.H. Williams, Ed.). Springer, London, (Chapter 13).

- Ulmer, B.J., Dosdall, L.M., 2006. Emergence of overwintered and new generation adults of the crucifer flea beetle, *Phyllotreta cruciferae* (Goeze) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Crop Protection* 25, 23-30.
- Valantin-Morison, M., Meynard, J.M., 2008. Diagnosis of limiting factors of organic oilseed rape yield. A survey of farmers' fields. *Agronomy for Sustainable Development* 28, 527-539.
- Valantin-Morison, M., Meynard, J.M., Dore, T., 2007. Effects of crop management and surrounding field environment on insect incidence in organic winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Crop Protection* 26, 1108-1120.
- Van Dyck, H., Baguette, M., 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* 6, 535-545.
- Vanbergen, A.J., Jone, T.H., Hail, R.S., Watt, A.D., Elston, D.A., 2007. Consequences for a host-parasitoid interaction of host-plant aggregation, isolation, and phenology. *Ecological Entomology* 32, 419-427.
- Vandermeer, J., 1989. The ecology of intercropping. The ecology of intercropping. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Verbeylen, G., De Bruyn, L., Adriaensen, F., Matthysen, E., 2003. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18, 791-805.
- Verboom, J., Foppen, R., Chardon, P., Opdam, P., Luttikhuisen, P., 2001. Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation* 100, 89-101.
- Vialatte, A., Plantegenest, M., Simon, J.C., Dedryver, C.A., 2007. Farm-scale assessment of movement patterns and colonization dynamics of the grain aphid in arable crops and hedgerows. *Agricultural and Forest Entomology* 9, 337-346.
- Vollhardt, I.M.G., Bianchi, F., Wackers, F.L., Thies, C., Tscharnkte, T., Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biological Control* 53, 204-213.
- Wäckers, F. L., van Rijn, P., 2005. Food for protection: an introduction. In: Wäckers F. L., van Rijn P., Bruin J. (Eds.), *Plant-Provided Food for Carnivorous Insects: a Protective Mutualism and its Applications*. Cambridge University Press, pp. 1-14.
- Wäckers, F.L., 2001. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Insect Physiology* 47, 1077-1084.
- Walker, M. K., Stufkens, M. A. W., and Wallace, A. R. 2007. Indirect non-target effects of insecticides on Tasmanian brown lacewing (*Micromus tasmaniae*) from feeding on lettuce aphid (*Nasonovia ribisnigri*). *Biol. Control* 43, 31-40.
- Wang, Q.S., Shen, D.A., and Ma, Z.Q. 1993. Effects of different pesticides on populations of main pest insects and natural enemies at the seedling stage in soyabean fields. *Entomol. Knowl.* 30(6): 333-335.
- Wanner, H., Gu, H., Dorn, S., 2006. Nutritional value of floral nectar sources for flight in the parasitoid wasp, *Cotesia glomerata*. *Physiological Entomology* 31, 127-133.

- Waring, G.L. and Cobb, N.S. 1992. The impact of plant stress on herbivore population dynamics. In "Plant-insect interactions" (Bernays, E.A. Ed.), vol 4. CRC, Boca Raton, Fla, pp 167–226.
- Weibull, A. C., Ostman, O., and Granqvist, A. 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodivers. Conserv.* 12, 1335-1355.
- Weibull, A.C., Ostman, O., Granqvist, A., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* 12, 1335-1355.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T., 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters* 6, 961-965.
- White, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63:90-105.
- Whittingham, M.J., Stephens, P.A., Bradbury, R.B., Freckleton, R.P., 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of animal ecology* 75, 1182-1189.
- Wiegand, T., Moloney, K.A., Naves, J., Knauer, F., 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: A spatially explicit perspective. *American Naturalist* 154, 605-627.
- Wiegand, T., Revilla, E., Moloney, K.A., 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* 19, 108-121.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial Scaling In Ecology. *Functional Ecology* 3, 385-397.
- Wilby, A., Thomas, M.B., 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters* 5, 353-360.
- Wilby, A., Villareal, S. C., Lan, L. P., Heong, K. L., and Thomas, M. B. (2005). Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecol. Entomol.* 30, 497-501.
- Williams I. H., Free J.B., 1979. Compensation of oil seed rape (*Brassica napus* L.) plants after damage to their buds and pods. *Journal of Agricultural Science* 92, 53-59.
- Williams, I. H., 2010. The Major Insect Pests of Oilseed Rape in Europe and Their Management: An Overview. In: Williams, I. H. (Eds.), *Biocontrol-Based Integrated Management Of Oilseed Rape Pests*. Springer London, pp. 1-44.
- Williams, I.H., Frearson, D., Barari, H., McCartney, A., 2007. First field evidence that parasitoids use upwind anemotaxis for host-habitat location. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 123, 299-307.
- Williams, I.H., Frearson, D., Barari, H., McCartney, A., 2007. Migration to and dispersal from oilseed rape by the pollen beetle, *Meligethes aeneus*, in relation to wind direction. *The Royal Entomological Society* 9, 279-286.
- Winkler, K., 2005. Assessing the risks and benefits of flowering field edges: strategic use of nectar sources to boost biological control. *Assessing the risks and benefits of flowering field edges: strategic use of nectar sources to boost biological control*, x + 118 pp.

- Winkler, K., Wackers, F., Bukovinszky-Kiss, G., Lenteren, J.v., 2006. Sugar resources are vital for *Diadegma semiclausum* fecundity under field conditions. *Basic and Applied Ecology* 7, 133-140.
- With, K. A., Cadaret, S. J., and Davis, C. (1999). Movement responses to patch structure in experimental fractal landscapes. *Ecology* 80, 1340-1353.
- Woodcock, B.A., Potts, S.G., Westbury, D.B., Ramsay, A.J., Lambert, M., Harris, S.J., Brown, V.K., 2007. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology* 32, 302-311.
- Wyss, E., 1996. The effects of artificial weed strips on diversity and abundance of the arthropod fauna in a Swiss experimental apple orchard. *Agriculture Ecosystems & Environment* 60, 47-59.
- Yachi, S. and Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 1463–1468.
- Yamamura, K. 1999. Relation between plant density and arthropod density in cabbage fields. *Researches on Population Ecology* 41, 177-182.
- Zabel, J., Tschamntke, T., 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116, 419-425.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmöger, C., Frank, T., 2008a. Effect of within-field and landscape factors on insect damage in winter oilseed rape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C., Frank, T., 2008b. Insect pests in winter oilseed rape affected by field and landscape characteristics. *Basic and Applied Ecology* 9, 682-690.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C., Frank, T., 2009. Parasitism of stem weevils and pollen beetles in winter oilseed rape is differentially affected by crop management and landscape characteristics. *Biocontrol* 54, 505-514.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics* 64, 253-260.
- Zhang, W., van der Werf, W., Swinton, S.M., 2010. Spatially optimal habitat management for enhancing natural control of an invasive agricultural pest: Soybean aphid. *Resource and Energy Economics* In Press, Corrected Proof.
- Zollner, P.A., Lima, S.L., 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80, 1019-1030.
- Zweig, M.H., Campbell, G., 1993. Receiver Operating Characteristic (Roc) Plots - A Fundamental Evaluation Tool In Clinical Medicine (Vol 39, Pg 561, 1993). *Clinical Chemistry* 39, 1589-1589.

- 2010 Simon S, Rusch A, Wyss E, Sarthou JP. How to manage agrobiodiversity in organic farming systems to enhance natural pest control? In: Organic Farming, prototype for sustainable agricultures? Springer, Book Chapter: *in preparation*.
- 2010 Rusch A, Suchail S, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Nutritional state of pollen beetle parasitoids foraging in the field. *Subm. to Biological Control*.
- 2010 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. *Subm. to Agriculture, Ecosystems and Environment. Special Issue: Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes: toward a unification of approaches*.
- 2010 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle biocontrol. *Accepted in Landscape Ecology*.
- 2010 Rusch A, Valantin-Morison M, , Roger-Estrade J, Sarthou JP. Local and landscape determinants of pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) abundance in overwintering habitats. *Accepted in Agricultural and Forest Entomology*.
- 2010 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. *Advances in Agronomy*. DOI: 10.1016/S0065-2113(10)09006-1
- 2010 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Integrating crop and landscape management into new crop protection strategies to enhance biological control of oilseed rape insect pest. In: Ed. Williams IH, Biocontrol-based integrated pest management of oilseed rape pest. Springer. 2010. (Book Chapter).
- 2010 Mediène S, Valantin-Morison M, Sarthou JP, de Tourdonnet S, Gosme M, Bertrand M, Roger-Estrade J, Aubertot JN, Rusch A, Motisi N, Pelosi C, Doré T. Designing agroecosystems management to handle biotic interactions for a more sustainable agriculture: A review. *Accepted in Agriculture for sustainable development*.
- 2010 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Natural pest control in agroecosystems: effect of crop management and landscape context. European Society of Agronomy Congress. 29 Aug-01Sept. 2010. Poster
- 2010 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Influence of crop management and landscape diversity on *Meligethes aeneus* attacks and its biological control. IOBC/WPRS. Working group: "Landscape management for functional biodiversity". Cambridge. Oral presentation.

- 2009 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Crop management and landscape context on pollen beetle (*Meligethes aeneus* Fabr.) and its biological control. Farming System Design Symposium. Aug. 23-26, Monterey California. Poster.
- 2008 Rusch A, Valantin-Morison M. Effect of nitrogen fertilization, cultivar and species on attractiveness and nuisibility of two major pest of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) and stem weevil (*Ceutorhynchus napi* Gyl.). OILB/IOBC. 29-30 Sept. Paris.(Poster).
- 2008 Rusch A, Valantin-Morison M. Effect of nitrogen fertilization, cultivar and species on attractiveness and nuisibility of two major pest of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) and stem weevil (*Ceutorhynchus napi* Gyl.). Xth congress of the European Society of Agronomy. Bologna. 15-18 Sept. (Poster)
- 2007 Rusch A, Valantin-Morison M, Sarthou JP, Roger-Estrade J. Analyse des effets de l'environnement parcellaire en interaction avec les systèmes de cultures sur les attaques de méligèthes du colza d'hiver : Méthodologie. Xth congress of the European Society of Agronomy. Bologna. 15-18 Sept. (Poster)

Analyse des déterminants des attaques de *Meligethes aeneus* Fabr. (Coleoptera, Nitidulidae) et de sa régulation biologique à l'échelle d'un paysage agricole : Contribution à l'amélioration de la protection intégrée du colza.

Résumé : L'étude de l'influence des pratiques agricoles et du contexte paysager sur les populations de bioagresseurs et de leurs ennemis naturels est une étape essentielle à la conception de systèmes de culture minimisant l'usage des produits phytosanitaires et optimisant les régulations biologiques. L'objectif principal de ce travail était d'analyser et de comprendre l'influence des pratiques agricoles et des habitats semi-naturels sur les attaques de méligèthes (*Meligethes aeneus* Fabr.), l'un des principaux insectes ravageurs du colza en Europe, et sa régulation naturelle via ses parasitoïdes univoltins *Tersilochus heterocerus*, *Phradis morionellus* et *P. interstitialis*. Dans notre approche exploratoire multi-échelle nous avons d'abord mis en évidence que la densité et les dégâts de méligèthes étaient positivement corrélés à la complexité du paysage, calculée dans un rayon allant de 1500 m à 2000 m autour de la parcelle. Nous avons également mis en évidence l'importance de l'état de nutrition azotée de la culture sur les dégâts de méligèthes à travers les capacités de compensation de la plante. L'effet positif important de la complexité du paysage observé sur notre site d'étude provient du rôle majeur joué par les habitats semi-naturels, et particulièrement des forêts, sur l'hivernation des méligèthes. A différentes échelles spatiales, la complexité du paysage, la proximité aux colzas de l'année précédente et la proportion de colza de l'année précédente avec un travail du sol simplifié ont influencé positivement le taux de parasitisme des larves de méligèthes. Ensuite, en comparant les teneurs en sucres des parasitoïdes à l'émergence et au champ, nous avons pu montrer que les parasitoïdes adultes émergeaient avec des teneurs en sucres relativement faibles et que ces dernières augmentaient avec le temps passé au champ depuis le début de la floraison du colza. Enfin, nous avons montré que certains indicateurs paysagers comme la proportion de forêt ou la proportion d'habitats semi-naturels permettaient d'identifier des situations paysagères à risque de fortes infestations ou favorables à une régulation biologique efficace. Notre étude met en évidence l'importance de considérer conjointement les pratiques agricoles et la structure du paysage pour comprendre les dynamiques de populations et les interactions trophiques dans les agroécosystèmes. L'ensemble des résultats et des connaissances produites dans ce travail permet de formuler de nouvelles pistes de gestion des populations de méligèthes utilisant la régulation naturelle.

Mots-clés : *Meligethes aeneus* ; Lutte biologique par conservation ; Paysage ; Pratiques agricoles ; Colza ; Protection intégrée.

Analysing the effects of crop management and landscape context on *Meligethes aeneus* Fabr. (Coleoptera, Nitidulidae) populations and its biological control.: implications in integrated management of oilseed rape pests.

Abstract: Studying the effects of crop management and landscape context on pest populations and natural pest control at multiple spatial scales is a pre-requisite for developing innovative crop protection strategies and increasing the sustainability of agroecosystems. The aim of this study was to explore the relative importance of oilseed rape crop management and landscape context on pollen beetle (*Meligethes aeneus* Fabr.) density, damage and parasitism rates by its main parasitoids *Tersilochus heterocerus*, *Phradis morionellus* and *P. interstitialis*. In our multi-scale analysis we found that pest abundance and crop damage were mainly determined by and positively correlated with landscape complexity at scales ranging from 1500 m to 2000 m. The positive effect of landscape complexity on pollen beetle density and crop damage in our study region was due to the role of semi-natural habitats for overwintering. Pollen beetle damage was also affected by local management as it was negatively correlated with the nitrogen nutrition status of the plants. We found that various variables at different spatial scales influenced parasitism rates. Parasitism rates were positively influenced by landscape complexity, proximity to previous year oilseed rape fields and the proportion of these latter with reduced tillage. By comparing the nutritional state of parasitoids at the time of emergence and foraging in the field, we found that parasitoids emerge with relatively small amounts of sugars and that the total amount of sugars at the end of flowering was always significantly higher than the total amount of sugars at the beginning of flowering. Finally, by studying the accuracy of simple landscape indicators to predict pollen beetle infestations and successful biological control, we found that some indicators were informative and had good discriminatory ability. Using indicators values, optimal thresholds and posterior probabilities, we were able to compute maps of areas at risk for pest infestation and/or allowing successful biological control of pollen beetle. Our study demonstrated the importance of taking into account both farming practices and semi-natural habitats scattered in the landscape to understand population dynamics and biological control in agroecosystems. Our findings open new perspectives in terms of integrated pest management strategies maximizing biological control at the landscape scale.

Keywords: *Meligethes aeneus*; Conservation biological control; Landscape context; Crop management; Oilseed rape; Integrated pest management.