



HAL
open science

Multifonctionnalité de systèmes de culture combinés à des bandes fleuries : Une approche interdisciplinaire pour relier la biodiversité et les services écosystémiques rendus

Lola Seree

► To cite this version:

Lola Seree. Multifonctionnalité de systèmes de culture combinés à des bandes fleuries : Une approche interdisciplinaire pour relier la biodiversité et les services écosystémiques rendus. Agronomie. Université Paris-Saclay, 2022. Français. NNT : 2022UPASB006 . tel-03654092

HAL Id: tel-03654092

<https://pastel.hal.science/tel-03654092>

Submitted on 28 Apr 2022

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

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

Multifonctionnalité de systèmes de culture
combinés à des bandes fleuries :
Une approche interdisciplinaire pour relier la
biodiversité et les services écosystémiques rendus

Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n°581 Agriculture, alimentation, biologie, environnement et
santé (ABIES)

Spécialité de doctorat : Agro-écologie

Graduate School : Biosphera. Référent : AgroParisTech

Thèse préparée dans les unités de recherche :

Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE, UMR Agronomie, 78850, Thiverval-
Grignon, France.

Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Ecologie Systématique et Evolution,
91405, Orsay, France.

sous la direction de **Muriel VALANTIN-MORISON**, Directrice de recherche,
le co-encadrement de **Antoine GARDARIN**, Maître de conférences,
et le co-encadrement de **François CHIRON**, Maître de conférences

Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 23 mars 2022, par

Lola SEREE

Composition du Jury

Jane LECOMTE Professeure, Université Paris-Saclay	Présidente
Aude VIALATTE Directrice de recherche, INRAE Toulouse	Rapporteuse & Examinatrice
Olivier THEROND Ingénieur de recherche, INRAE Nancy	Rapporteur & Examineur
Claire LAVIGNE Directrice de recherche, INRAE Avignon	Examinatrice
Rodolphe SABATIER Chargé de recherche, INRAE Avignon	Examineur
Muriel VALANTIN-MORISON Directrice de recherche, INRAE, Université Paris-Saclay	Directrice de thèse

Titre : Multifonctionnalité de systèmes de culture combinés à des bandes fleuries : une approche interdisciplinaire pour relier la biodiversité et les services écosystémiques rendus

Mots clés : agroécologie, régulations biologiques, communautés multitrophiques, agriculture biologique, agriculture de conservation des sols

Résumé : La dépendance de l'agriculture aux pesticides peine à se réduire et la biodiversité dans les milieux agricoles continue de décliner. Les systèmes de culture d'aujourd'hui doivent progresser vers un renforcement des processus écologiques pour tendre vers une gestion agroécologique de la santé des cultures, ce qui nécessite d'approfondir nos connaissances sur la régulation effectuée par les prédateurs et parasitoïdes, ainsi que leurs déterminants. Par ailleurs, très peu de connaissances établies en parcelles agricoles existent sur la multifonctionnalité de systèmes de grandes cultures.

La thèse a pour objectifs d'évaluer (i) comment des bandes fleuries pérennes insérées dans des systèmes de culture contrastés, modifient les communautés multitrophiques, les régulations biologiques, et les biens et services écosystémiques qui peuvent en résulter, et (ii) la multifonctionnalité des systèmes de culture adossés à une bande fleurie. À cette fin, un réseau de 31 agriculteurs qui mettent en place des systèmes de cultures en agriculture biologique, de conservation des sols (ACS) ou conventionnels, est mobilisé dans le bassin parisien. Au sein de ce réseau, nous avons comparé des couples de parcelles de grandes cultures avec et sans bande fleurie, et caractérisé la biodiversité, les services de régulation biologique sur plusieurs cultures, le service culturel et des performances agronomiques et économiques.

Nos résultats montrent tout d'abord que l'effet des bandes fleuries dépend du type de système de culture dans lequel elles sont implantées et du taxon considéré. La régulation des bioagresseurs du colza est peu affectée par la présence d'une bande fleurie mais elle augmente avec les ressources trophiques fournies par les adventices dans les parcelles.

Sur féverole, les ressources trophiques en bord de champ permettent d'augmenter les abondances de syrphes et de momies de pucerons verts, mais cela ne s'est pas traduit par une régulation accrue des pucerons. L'analyse du réseau trophique suggère que les oiseaux sont peu connectés aux arthropodes épigés et ne prédatent pas les prédateurs. Nos résultats indiquent aussi un rôle important des carabes dans les régulations biologiques d'insectes phytophages.

Dans un second temps, une enquête auprès des citoyens sur la perception esthétique et de la biodiversité de parcelles agricoles nous a révélé une préférence marquée pour les systèmes de culture dont le sol est le plus couvert et dont la végétation, cultivée ou non, est diversifiée. Ces systèmes s'apparentent à ceux en ACS.

Enfin, nous avons évalué la multifonctionnalité des systèmes de culture, dans des parcelles avec ou sans bandes fleuries. Les systèmes de culture ayant fortement recours à la biodiversité montrent un profil plus équilibré entre les biens et services fournis. Les systèmes de culture en ACS ou très diversifiés sont un peu moins performants sur le plan agronomique et économique mais sont plus performants sur le service culturel, et semblent plus favorables à la biodiversité lorsqu'ils sont associés à une bande fleurie.

En conclusion, nous montrons une complémentarité entre la présence d'une bande fleurie et les différents systèmes de culture dans la fourniture de biens et services écosystémiques. Ils suggèrent que les systèmes basés sur la biodiversité, dans la parcelle et ses abords, renforcent le profil de multifonctionnalité des systèmes de culture.

Title: Multifunctionality of cropping systems combined with wildflower strips: an interdisciplinary approach to link biodiversity and ecosystem services

Keywords: agroecology, biological regulation, multitrophic communities, organic farming, conservation tillage farming

Abstract: Agriculture's dependence on pesticides is struggling to be reduced and biodiversity in agricultural landscape continues to decline. Today's cropping systems need to move towards strengthening ecological processes in order to move towards agro-ecological management of crop health, which requires a deeper understanding of the regulation by predators and parasitoids, as well as their determinants. Furthermore, very little knowledge exists on the multifunctionality of field crop systems.

The objectives of this thesis are to evaluate (i) how perennial flower strips inserted in contrasting cropping systems modify multitrophic communities, biological regulations, and the resulting ecosystem goods and services, and (ii) the multifunctionality of cropping systems supported by flower strips. To this end, a network of 31 farmers implementing organic, conservation tillage and conventional farming systems is being mobilised in the Paris basin. Within this network, we compared pairs of field crop plots with and without flower strips, and characterised biodiversity, biological regulation services on several crops, cultural service and agronomic and economic performance.

Our results show first of all, that the effect of flower strips depends on the type of cropping system in which they are implemented and, on the taxon, considered. The regulation of oilseed rape pests is few affected by the presence of a flower strip but increases with the trophic resources provided by weeds in the plots.

On faba bean, trophic resources at the edge of the field increased the abundance of hoverflies and green aphid mummies, but this did not translate into increased aphid regulation. Food web analysis suggests that birds are weakly connected to epigeous arthropods and do not predate on predators. Our results also indicate an important role for carabid beetles in the biological regulation of phytophagous insects.

In a second step, a survey of citizens on the aesthetic and biodiversity perception of agricultural fields revealed a strong preference for cropping systems with the most soil cover and diverse vegetation, both cultivated and uncultivated. These systems are similar to those in conservation tillage.

Finally, we assessed the multifunctionality of cropping systems in plots with and without flower strips. Cropping systems with high biodiversity use show a more balanced profile between the goods and services provided. Cropping systems with conservation tillage or high diversity are slightly less efficient in terms of yield and profits but are more efficient in terms of cultural services, and seem to be more favourable to biodiversity when associated with a flower strip.

In conclusion, we show a complementarity between the presence of a flower strip and the different cropping systems in the provision of ecosystem goods and services. They suggest that biodiversity-based systems, in the field and its surroundings, strengthen the multifunctionality profile of cropping systems.

Avant-propos

Ce travail de thèse a débuté le 1^{er} janvier 2019 et a été financé par le Métaprogramme INRAE EcoServ – consacré aux services rendus par les écosystèmes continentaux dépendants des activités agricoles et forestières – ainsi que par la Fondation François Sommer.

Ce travail de thèse s’appuie sur un réseau d’agriculteurs, initié en 2017-2018 dans le bassin parisien, et porte le nom de réseau Scarabée pour Système de Culture Agroécologiques, Régulations biologiques & Biodiversité. Autour de ce réseau, des partenaires académiques ou non sont également impliqués.

Sur le volet biodiversité, les suivis oiseaux et chiroptères sont réalisés en étroite collaboration avec l’Office Français pour la Biodiversité (OFB – Olivier Crouzet & Bruno Landier) et le Parc Naturel de la Haute Vallée de la Chevreuse (PNR – Grégory Patek), qui ont pris en charge conjointement avec le laboratoire ESE, les passages d’écoutes oiseaux et de pose d’Audiomoth (enregistreur à chauve-souris) durant tout le projet de thèse.

Des enquêtes menées par Aude Barbottin (INRAE UMR SAD-APT) sont réalisées auprès des agriculteurs du réseau afin de décrire plus finement leurs systèmes de culture et les itinéraires techniques appliqués sur les parcelles suivies.

Pour le volet communication et restitution aux agriculteurs, nous recevons également l’appui des chambres d’agriculture du 28, du 78, du 91, d’Île de France et de l’association Hommes & Territoires (28).



Remerciements

« Le but n'est pas seulement le but, mais le chemin qui y conduit (Lao Tseu) »

En rendant ce manuscrit de thèse, un but est atteint certes, mais ces remerciements sont le moyen de faire la rétrospective du chemin qui m'y a conduit. Et quel chemin ! Parsemé de rencontres les plus diverses et constructives... Je ne m'étalerais pas trop ici, car ce ne sont pas quelques lignes de remerciements dans ce manuscrit qui rendront compte de l'entièreté de ma gratitude envers les personnes qui m'ont accompagnées sur ce chemin.

Tout d'abord, merci à mes trois encadrants de thèse, Muriel, Antoine et François, pour m'avoir accompagnée durant ces 3 ans (et 3 mois). Merci pour les nombreuses réunions et relectures qui ont guidé et enrichi ce travail. Je vous suis reconnaissante d'avoir su répondre présent(e) quand j'en avais besoin et de m'avoir fait confiance pour le reste. Je ne peux m'empêcher de faire une mention toute spéciale à Antoine et François pour continuer de faire du terrain et de m'avoir accompagnée sur mon terrain (notamment pour le montage des cages !) ou de m'avoir emmenée avec vous, à la rencontre de vos talents de naturaliste (oiseaux, bota...). J'aurais aimé en profiter davantage ! (Si les oiseaux n'étaient pas si tôt...).

Un immense merci à toutes celles et ceux qui m'ont soutenu et accompagné dans la récolte des données sur le terrain ou en laboratoire. En effet, ce manuscrit n'aurait pas pris cette tournure sans l'aide précieuse en premier lieu d'Éléonore Courteau, mon bras droit et technicienne référente de mes expérimentations lors de ma première année. De vraies guerrières dans les colzas : Force & honneur !

Une grosse pensée de gratitude aux autres membres de l'équipe technique et tout particulièrement à Dominique, Arnaud et Alexandre, merci d'avoir toujours répondu présents (au montage, re-montage et re-re-montage des cages parfois !) et surtout lors du premier confinement. A Richard, Véronique et Emmanuel qui ont aussi apporté leur aide sur le terrain ou dans le traitement des échantillons. Une petite mention spéciale pour Arnaud et les données économiques, c'était pas un cadeau mais tu m'as bien aidée pour constituer cette base et faire les coûts !

Je n'oublie pas les ornithologues Olivier Crouzet, Arnaud Lechv'ien, Bruno Landier et Gregory Patek, pour les suivis oiseaux et chiroptères. Merci pour vos compétences et nos échanges autour du monde des oiseaux qui m'ont aidé à comprendre leur biologie et mes résultats.

Merci à tous les agriculteurs du réseau pour avoir rendu possible ce travail, d'avoir accepté nos suivis les plus fous et répondus à nos questions. Nos échanges sur les parcelles, lors des entretiens ou des restitutions ont grandement fait mûrir ma vision de l'agriculture et prendre conscience de toute sa complexité.

Malgré les incertitudes et le stress engendré par les impacts du premier confinement sur mes expérimentations de 2^{ème} année, je dois un grand (très grand) merci à Muriel et Alexandre Pery (Directeur ABIES & AgroParisTech) pour m'avoir soutenue et permise d'assurer le suivi minimal de mes expérimentations lors de cette période.

Un grand merci aux membres de mon Comité de Pilotage, Jean-Pierre Sarthou, Aude Barbottin, Emmanuelle Porcher, Elsa Bonnaud et Dominique Carval, pour vos conseils avisés qui ont fait murir cette thèse. Vos retours ont beaucoup compté pour moi. Merci également aux rapporteurs Aude Vialatte, Olivier Thérond, et aux examinateurs, Jane Lecomte, Claire Lavigne et Rodolphe Sabatier, d'avoir accepté d'évaluer mes travaux de recherche.

Je souhaite adresser un clin d'œil tout particulier à Aude, ma 'socio-agronome'. J'ai réellement apprécié ta bienveillance, ta disponibilité, tes précieux conseils et ta rigueur. Je garderais précieusement mon plaid et mon petit panda souvenir !

Je tiens à remercier profondément Sophie Legras, pour m'avoir épaulée sur la partie culturelle, de la formalisation de la problématique, à la rédaction d'un article scientifique, en passant par l'accompagnement de ma stagiaire et la construction d'une enquête, ton aide m'a beaucoup apportée pour appréhender le monde des sciences économiques et sociales.

Merci à Jean-David Chapelin-Viscardi et Alexis Saintilan pour leur aide indispensable à l'identification des arthropodes et leur expertise.

Une grosse pensée à Marianne Doehler (the first !), Yola Pano, Léna Jego, Estelle Achille, Martin Quignard et Solène Morelle que j'ai eu le plaisir de co-encadrer. Passer de « l'autre côté » m'a aussi fait prendre conscience de plein de choses. Un IMMENSE merci à Marianne, Audrey, Léna et Yola pour avoir carburé sur le terrain, dans le traitement des échantillons, sur vos rapports... et le tout dans la joie et la bonne humeur !

Maud, Paola, Margot, Blanche, merci pour les petites pauses, les discussions en tout genre et vos retours d'expériences.

Au Scooby-gang, Cécile, Mélissandre, Justine, merci pour votre soutien et d'avoir ri et pleuré avec moi. Cécile, nos discussions sans tabous, Mélissandre, ma coloc hors pair, Justine, pour m'avoir nourrie, habillée et pour avoir économiser du souffle aux courageux lecteurs de cette thèse en relisant et reprenant une bonne partie de mes phrases de 8 kilomètres de long, un peu comme celle-ci, non... ?! Et plus généralement, merci à tous les membres de cette unité qui la font vivre au travers des apéros, des gazettes, des pauses cafet' ou des hunger games.

Michèle Fanucci, merci pour m'avoir grandement facilité la vie dans les démarches administratives ! Quel bonheur d'avoir quelqu'un de si compétent !

Je tiens également à remercier sincèrement Foteini Paschalidou, je n'oublie pas que tu m'as aidée sur mon tout premier article, sur mon stage de M2, écrit pendant ma première année de thèse, ni ton coup de pouce pour participer à mon premier colloque !

Merci à de nombreuses personnes au sein du laboratoire ESE, où il y a toujours eu une âme bienveillante pour m'aider, bien que je sois peu présente (voir que j'ai carrément abandonné mon bureau en cours de route). Christophe pour les identifications (et le terrain !), Marion pour les fourmis, Nicolas pour les SEM. Merci d'avoir pris du temps.

Merci aux unités SAVE et ABSYS pour m'avoir accueilli en cours de route. Ce fut une grande chance de pouvoir côtoyer une si grande diversité de chercheurs travaillant sur des thématiques similaires ou complémentaires, qui m'ont permis de prendre du recul, même si les conditions sanitaires ont grandement réduit nos occasions d'échanger. Je ne peux m'empêcher d'avoir une pensée pour Arthur et Noémie, acolytes pendant mon stage de M2 au sein de SAVE, et pour Adrien Rusch et Raphaël Rouzes dont l'encadrement de top niveau m'a poussé à poursuivre en thèse.

Enfin, d'un point de vue plus personnel, merci à mes parents pour m'avoir soutenue tout au long de mes études, promis maintenant c'est fini ! Et à Guillaume, pour avoir réussi à maintenir ma santé mentale à flot.

Je ne pourrais citer chaque personne, tant la richesse des personnes côtoyées et les interactions que nous avons eues est grande pour mener à bien ce travail, mais un grand merci à tous ceux qui se reconnaîtront de près ou de loin au cours de ces pages.

LISTE DES ABBREVIATIONS

AB : Agriculture biologique

ACS : Agriculture de conservation des sols

CAU : *Conventional as usual*

Conv : Agriculture conventionnelle

IDEA : Indicateur de durabilité des exploitations agricoles

IFT : Indice de Fréquence de Traitement

MASC : Multi-attribute Assessment of the Sustainability of Cropping systems

OFB : Office Français de la Biodiversité

PIC : Protection intégrée des cultures

PNR : Parc Naturel Régional

SBB : Systèmes basés sur la biodiversité

SBB+ : Systèmes basés sur la biodiversité avec une bande fleurie

Table des matières

INTRODUCTION

1.	Contexte général : limites et remises en question du modèle agricole productiviste contemporain.....	21
2.	Vers un changement de modèle agricole ?.....	23
2.1.	Prise de conscience sociétale et mesures mises en place pour accompagner des changements de modes de production agricole.....	23
2.2.	Les différentes formes d'agricultures reposant sur de moindres perturbations émergentes mises en place par les agriculteurs.....	24
3.	Les services écosystémiques comme objet de recherche pour soutenir les systèmes de culture agroécologiques et les politiques publiques.....	30
3.1.	Cadre conceptuel de définition des services écosystémiques et de la multifonctionnalité.....	30
3.2.	La biodiversité dans les parcelles et le paysage agricole comme support à la fourniture de multiples fonctions et services écosystémiques.....	33
4.	La gestion agroécologique de la santé des cultures : une gestion des milieux pour conserver une biodiversité fonctionnelle assurant la santé des cultures.....	38
4.1.	La lutte biologique par conservation et gestion des habitats comme levier d'action agroécologique : qui fait la régulation ?.....	38
4.2.	Les leviers mobilisables pour favoriser les régulations biologiques dans les champs cultivés.....	41
4.3.	Mobiliser les concepts de l'écologie pour l'étude des agroécosystèmes.....	44
5.	Problématique.....	52
5.1.	Questions et hypothèses de recherche.....	55
6.	Organisation du manuscrit	57

MATERIEL ET METHODES DE LA THESE

1.	Dispositif expérimental : le réseau de parcelles.....	61
2.	Mise en place de bandes fleuries dans les parcelles agricoles.....	62
3.	Les cultures suivies.....	64
3.1.	Biologie des insectes du colza.....	64
3.2.	Biologie des insectes de la féverole.....	67
4.	Résumé des échantillonnages et des données acquises.....	69
4.1.	Caractérisation des systèmes de culture étudiés et des itinéraires techniques des parcelles suivies.....	69
4.2.	Constitution d'une base de données sur les traits fonctionnels des communautés de prédateurs.....	71
4.3.	Suivis effectués sur l'ensemble du réseau de 2018 à 2020 (Chapitre 1).....	72
4.4.	Suivis effectués sur les parcelles de colza (Chapitre 2.A et 3).....	72
4.5.	Suivis effectués sur les parcelles de féverole (Chapitre 2.B et 5).....	73
4.6.	Enquête auprès de citoyens sur leur perception esthétique et envers la biodiversité des états du milieu générés par les systèmes de culture (Chapitre 4).....	74
4.7.	Indicateurs pour l'étude de la multifonctionnalité (Chapitre 5).....	74

Chapitre 1 : Systèmes de culture et bandes fleuries : une combinaison de leviers à activer pour favoriser la biodiversité à différents niveaux trophiques ?.....

1.	Introduction.....	82
1.1.	Effets des systèmes de culture et des bandes fleuries sur l'abondance et la diversité des taxons.....	82
1.2.	La variabilité de réponses des taxons réside pour partie dans leurs caractéristiques fonctionnelles.....	84
1.3.	Quels effets des communautés sur les régulations biologiques dans l'agroécosystème.....	88

2.	Matériels et méthodes.....	89
2.1.	Site d'étude.....	89
2.2.	Échantillonnage des communautés d'arthropodes épigés.....	94
2.3.	Échantillonnage des communautés d'oiseaux.....	95
2.4.	Description du paysage.....	96
2.5.	Traits fonctionnels des oiseaux, carabes et araignées.....	96
2.6.	Analyses statistiques.....	99
3.	Résultats.....	101
3.1.	Structure des communautés d'oiseaux et d'invertébrés à l'échelle pluriannuelle (dispositif BACI).....	101
3.2.	Effets conjugués des bandes fleuries et du système de culture dans lequel elles sont implantées deux ans après leur semis.....	106
4.	Discussion.....	118
4.1.	Les communautés d'invertébrés et d'oiseaux sont influencées principalement par l'année et la culture à l'échelle interannuelle.....	118
4.2.	Structure des communautés d'araignées à l'échelle annuelle.....	119
4.3.	Structure des communautés de carabes à l'échelle annuelle.....	121
4.4.	Structure des communautés d'oiseaux à l'échelle annuelle.....	122
5.	Limites & perspectives.....	124
6.	Conclusion.....	125

Chapitre 2 : Effets conjoints des bandes fleuries et des systèmes de culture sur les régulations de bioagresseurs.....129

Partie A : Effets conjoints des bandes fleuries et des systèmes de culture sur le parasitisme de ravageurs du colza.....131

Weeds within field enhance the parasitism of winter oilseed rape pests more than wildflower strips

1.	INTRODUCTION.....	137
2.	METHODS.....	139
2.1.	Study sites.....	139
2.2.	Assessment of the parasitism of pollen beetle and stem flea beetle larvae.....	139
2.3.	Nectar resources at the edge and within field.....	140
2.4.	Statistical analyses.....	141
3.	RESULTS.....	138
3.1.	Effect of strategy and of distance to the edge on the parasitism rate.....	142
3.2.	Effect of accessible nectar on the parasitism rate.....	143
4.	DISCUSSION.....	145
4.1.	Effect of the eco-friendly oilseed rape management on the parasitism rates.....	145
4.2.	Effect of nectar resources on parasitism rates.....	146
5.	CONCLUSION.....	147
	Supplementary Materials.....	149

Partie B : Effets conjoints de bandes fleuries et de techniques agricoles sur la régulation biologique des pucerons de la féverole par les prédateurs aphidiphages et les parasitoïdes.....157

Flower strips, crop management and landscape composition effects on two aphid species and their natural enemies in faba bean

1.	INTRODUCTION.....	163
2.	METHODS.....	165
2.1.	Study sites.....	165
2.2.	Invertebrate sampling: temporal dynamics of aphids and their antagonists.....	166
2.3.	Floristic survey to determine the nectar resources at the edge of the field.....	167
2.4.	Description of cropping techniques and of the landscape.....	167
2.5.	Data analyses.....	168
3.	RESULTS.....	170
3.1.	Response of aphid antagonists to local and landscape variables.....	171
3.2.	Response of aphid population growth rate to antagonists, local and landscape variables.....	173

4.	DISCUSSION.....	175
4.1.	Responses of aphid antagonists to local and landscape variables.....	175
4.2.	Effects of cropping techniques, aphid antagonists and landscape variables on the growth rate of aphid populations.....	176
5.	Application for management.....	178
	Supplementary materials.....	179

Chapitre 3 : Déterminer le rôle des oiseaux dans les relations multitrophiques en combinant des approches taxonomiques et fonctionnelles.....187

Exploring multitrophic interactions in oilseed rape fields reveals the prevailing role of Carabidae

1.	INTRODUCTION.....	194
2.	MATERIALS AND METHODS.....	196
2.1.	Study sites and field management surveys.....	196
2.2.	Experimental design.....	197
2.3.	Arthropod sampling.....	198
2.4.	Bird surveys.....	198
2.5.	Bird, Araneae, and Carabidae functional traits.....	198
2.6.	Functional community indices.....	199
2.7.	Data analysis.....	199
3.	RESULTS.....	201
3.1.	Bird exclusion effects on arthropods.....	202
3.2.	Effects of bird abundance on arthropods (approach A).....	202
3.3.	Effects of predator trophic level on prey abundance (approach B).....	203
3.4.	Effects of predator functional diversity on prey abundance (approach C).....	203
4.	DISCUSSION.....	205
4.1.	Carabidae as the only ground-dwelling predator negatively related to phytophagous insect communities.....	205
4.2.	Intraguild predation not disrupting links between ground-dwelling arthropods and their prey.....	206
4.3.	Low effect of functional diversity on trophic network in oilseed rape fields.....	207
4.4.	Pesticide intensity and tillage effects on abundance, trophic level, and functional diversity indices.....	208
4.5.	Conclusion.....	208
	Supplementary Materials.....	210

Chapitre 4 : Perceptions esthétique et écologique des états du milieu générés par les techniques agricoles et la mise en place de bandes fleuries au cours d'une année.....225

No-tillage, soil cover and diversified flower strips improve the perception of arable fields by local residents

1.	Introduction.....	231
2.	Materials and Methods.....	233
2.1.	General principles of the questionnaire.....	233
2.2.	Identification of the main combinations of cropping techniques affecting the visual aspect of the aboveground of field crop.....	233
2.3.	Panel description.....	238
2.4.	Data analysis.....	238
3.	Results.....	240
3.1.	Individual photo preferences of agricultural fields per period and associated keywords.....	240
3.2.	Classification of the temporal sequences representing temporal successions of the visual aspect of the fields and differences with choices for individual photos.....	242
3.3.	Classification of the temporal sequences representing wildflower strips over the seasons.....	244
4.	Discussion.....	245
4.1.	The vegetation cover of the soil and the presence of flowers in the fields are key elements in the aesthetic appreciation of agricultural fields.....	245
4.2.	The vegetation cover of the soil and the presence of flowers in the fields are also key elements in the biodiversity-friendly management perception.....	246
4.3.	Perception aesthetic and of biodiversity sustained by different wildflower strips across seasons.....	247

5. Application management and conclusion.....	248
Supplementary Materials.....	250

Chapitre 5 : Multifonctionnalité de systèmes de culture combinés ou non à la mise en place d'une bande fleurie.....267

1. Introduction.....	272
1.1. Multifonctionnalité des agroécosystèmes : bref état de l'art et limites.....	273
1.2. Tour d'horizon des typologies de systèmes de culture.....	275
2. Méthodologie.....	278
2.1. Parcelles et systèmes de culture retenus pour l'évaluation de la multifonctionnalité.....	278
2.2. Indicateurs de régulations biologiques.....	279
2.3. Indicateurs des services culturels.....	280
2.4. Indicateurs de performances agronomiques et économiques.....	282
2.5. Indicateurs de biodiversité.....	285
2.6. Radars.....	285
3. Résultats.....	286
3.1. Multifonctionnalité des systèmes de culture reposant sur la biodiversité avec ou sans bande fleurie.....	286
3.2. Multifonctionnalité des systèmes de culture avec ou sans bande fleurie.....	287
4. Discussion.....	290
4.1. Multifonctionnalité et bouquets de services rendus par les systèmes de cultures alternatifs.....	290
4.2. Multifonctionnalité des systèmes de culture avec ou sans bande fleurie.....	291
4.3. Perspectives de recherches.....	294
5. Conclusion.....	295

DISCUSSION GENERALE.....297

1. L'effet des bandes fleuries sur les auxiliaires et les régulations biologiques varie selon les systèmes de culture et les taxons étudiés.....	299
1.1. Interaction entre bandes fleuries et systèmes de cultures sur la structure des communautés d'auxiliaires.....	299
1.2. Interactions entre bande fleurie et systèmes de cultures sur les régulations biologiques.....	301
2. L'effet des bandes fleuries et des systèmes de culture sur les autres services et la multifonctionnalité.....	310
2.1. Services culturels.....	310
2.2. Performances agronomiques et économiques.....	311
3. Repenser la bande fleurie dans son environnement spatio-temporel.....	313
3.1. Quantifier les ressources à l'échelle du paysage.....	313
3.2. Mener des actions concertées d'aménagement à l'échelle d'un territoire.....	314
3.3. Prendre en compte les variations saisonnières.....	315
4. Choix des indicateurs pour décrire les effets des variables explicatives ou les réponses des communautés.....	316
4.1. Décrire les effets des systèmes de culture selon des gradients de perturbation.....	317
4.2. Décrire les effets des bandes fleuries et des adventices selon des gradients de ressources trophiques.....	318
4.3. Quels descripteurs des communautés pour analyser leur réponse aux systèmes de culture et leurs effets sur le fonctionnement de l'agroécosystème.....	319
4.4. Indicateurs utilisés pour évaluer la multifonctionnalité des systèmes de culture combinés ou non à une bande fleurie.....	321
5. Avantages et limites du dispositif.....	321
5.1. Hétérogénéité spatiale et temporelle.....	321
5.2. Mobiliser l'interdisciplinarité pour évaluer la multifonctionnalité des systèmes de culture.....	323
6. Perspectives de recherches.....	325
7. Conclusion générale.....	327

REFERENCES.....330

ANNEXES.....359

Introduction



Crédits photos : Lola Serée

1. Contexte général : limites et remises en question du modèle agricole productiviste contemporain

Ces dernières décennies se sont accompagnées d'une expansion de l'artificialisation des sols, notamment en lien avec l'étalement urbain (en France : +1,4 % par an depuis 2006 en moyenne ; AFB, 2018) et le changement d'utilisation des sols afin de répondre à la croissance démographique et à la demande alimentaire (ex : déforestation, extension de l'agriculture). En parallèle, les systèmes agricoles se sont intensifiés depuis l'après-guerre et les pratiques ont évolué afin d'accroître la productivité. Les exploitations ont alors eu recours à un usage important d'intrants de synthèse (produits phytosanitaires et engrais minéraux de synthèse) et à une forte mécanisation entraînant la simplification des systèmes de culture. A l'échelle du paysage agricole, l'intensification s'accompagne d'une baisse de la diversité végétale cultivée au profit de plantes à forte valeur ajoutée (Waligora, 2016), d'une augmentation de la taille moyenne des parcelles et d'une fragmentation des habitats non cultivés (bois, prairies naturelles, zones humides) et des composantes linéaires (haies, talus) qui constituent les habitats semi-naturels (Tschamtko et al., 2005 ; Tricault, 2010).

L'intensification des systèmes agricoles et l'homogénéisation des types de milieux n'est pas sans conséquences sur la biosphère : pollutions atmosphériques et des eaux de surfaces et souterraines, changement climatique, érosion des sols et de la biodiversité (Tilman et al., 2002) avec des rendements qui atteignent parfois leurs limites (Bennett et al., 2012). Ces changements globaux, induits pour partie par les activités anthropiques, sont l'une des principales causes de la sixième crise d'extinction de masse des espèces sur Terre. Ainsi, en Allemagne, ce sont 76 % de la biomasse des insectes volants qui ont disparu en 27 ans (Hallmann et al., 2017). En France métropolitaine, selon le rapport de l'Agence Française pour la Biodiversité de 2018, l'abondance des oiseaux communs spécialistes a diminué de 22 % sur la période 1989-2017. Les populations d'oiseaux des milieux agricoles ont chuté de 33 % tandis que les espèces généralistes ont augmenté de 19 %. De même, les populations de chauves-souris ont également chuté de 38 % en 10 ans (2006-2010).

De nombreux travaux ont montré que les pratiques agricoles sont pour partie responsables du déclin de la biodiversité à l'échelle globale. La simplification des systèmes de culture (ex : diminution de la durée de la rotation, absence d'intercultures), et des pratiques, telles que le travail du sol, le drainage et l'usage de produits de synthèse (phytosanitaires et fertilisants), ont des effets négatifs significatifs sur la faune et la flore naturelle (Chaplin-Kramer et al., 2011; Fischer et al., 2018; McLaughlin and Mineau, 1995). L'utilisation de produits phytosanitaires à large spectre, contre les bioagresseurs des cultures, contribue fortement à la baisse de populations de nombreux autres taxons que ceux initialement visés. Ils touchent des taxons tels que les microhyménoptères parasitoïdes (Geiger et al., 2010; Pekár, 2012; Ulber, Klukowski, et Williams 2010; Hanson, Smith, et Hedlund 2015), les araignées (Pekár, 2012), les

plantes et les carabes (Geiger et al., 2010), ou encore les chauves-souris insectivores (Barré, Le Viol, et al., 2018) et les oiseaux (Hallmann et al., 2014). De plus, la baisse d'abondance des insectes, en lien avec l'intensification de l'agriculture, pourrait avoir conduit à celle des oiseaux insectivores dans les terres agricoles (Benton et al., 2002). Ainsi, ces produits phytosanitaires ont des impacts sur d'autres maillons du réseau trophique que les bioagresseurs initialement visés. Cela modifie les services écosystémiques associés qui en résultent (Loeuille et al., 2013), tels que la prédation des insectes phytophages ou la pollinisation (Geiger et al., 2010; Loeuille et al., 2013). C'est toute la structure de la chaîne trophique et des interactions entre espèces qui se trouve alors modifiée par ces changements d'utilisation des terres.

Les exploitations agricoles intensives posent la question de leur durabilité tant environnementale qu'économique. En effet, l'utilisation d'intrants de synthèse (et notamment les engrais azotés) ou le travail du sol nécessitent des énergies fossiles à fort impact environnemental. De plus, des phénomènes de résistance aux traitements phytosanitaires émergent chez certains insectes ravageurs et adventices, ce qui rend les traitements inefficaces (Slater et al., 2011; Hawkins et al., 2019). Enfin, l'emploi de ces produits phytosanitaires soulève des questions de santé publique. En effet, plusieurs substances actives sont impliquées dans le développement de certaines maladies, telles que des cancers ou la maladie de Parkinson (Inserm, 2013; Kim, Kabir, et Jahan, 2017). Des alternatives à l'agriculture intensive, reposant sur de moindres perturbations chimiques ou physiques, se développent de plus en plus partout dans le monde et notamment en France. Elles combinent des techniques et des infrastructures agroécologiques favorables au maintien des populations d'auxiliaires, ce qui permet d'assurer certaines fonctions de régulations biologiques. Toutefois, un réseau trophique plus complexe (c'est-à-dire, plus d'espèces présentes à différents niveaux trophiques) ne se traduit pas toujours par une meilleure régulation biologique (par exemple le parasitisme, Macfadyen et al., 2009; Gagic et al., 2012), contrairement à l'idée commune d'une relation positive entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Gagic et al., 2012). Ainsi, afin d'accompagner la transition agroécologique, il est indispensable de mieux comprendre comment les pratiques et les aménagements agroécologiques modifient ces chaînes trophiques et le fonctionnement d'agroécosystèmes reposant sur de moindres perturbations.

2. Vers un changement de modèle agricole ?

2.1. Prise de conscience sociétale et mesures mises en place pour accompagner des changements de modes de production agricole

A l'heure actuelle, au-delà de la seule question autour de la production de biomasse végétale ou animale, des questionnements sur l'impact de l'agriculture sur l'environnement mais également sur son rôle économique, social ou culturel sont soulevés. En effet, une part de la population, en constante augmentation, est de plus en plus soucieuse des effets de l'agriculture sur leur santé (effets des produits phytosanitaires, qualité des aliments et de l'eau) et sur l'environnement, avec notamment une préoccupation grandissante pour la préservation de la biodiversité, du sol et des ressources. Ainsi, le modèle agricole productiviste est profondément remis en cause, et une demande croissante des consommateurs envers des produits de qualité, de terroir ou biologiques voit le jour. Entre 2015 et 2020, la consommation alimentaire de produits biologiques a doublé (Agence Bio, 2021).

En France, les politiques publiques sont engagées depuis presque 16 ans en faveur de la réduction des produits phytosanitaires (le Grenelle de l'environnement en 2008 et Ecophyto R&D, 2010). Cependant, l'utilisation des produits phytosanitaires, mesurée par l'indicateur NODU (nombre de doses unités), a augmenté de 12 % sur la période 2009-2016. Entre 2017 et 2018, le printemps humide et l'annonce du retrait du glyphosate a entraîné une augmentation de 24 %, puis une baisse de 43 % entre 2018 et 2019 (présence de stocks au sein des exploitations) (Ecophyto, 2020 ; Ministère de la Transition écologique, 2021).

D'après les résultats du réseau FERME DEPHY (action majeure du plan Ecophyto rassemblant plus de 3000 exploitations agricoles engagées dans une démarche volontaire de réduction de l'usage des produits phytosanitaires), les systèmes de production en grandes cultures et polyculture-élevage sont ceux où la réduction des produits phytosanitaires est la plus faible (- 14 % contre - 25 % en arboriculture et - 38 % en cultures légumières entre 2010 et 2017). Cependant, ces deux systèmes sont ceux qui en consommaient déjà le moins à l'échelle parcellaire, à l'inverse de l'arboriculture (IFT¹ blé dix fois inférieur à l'IFT pommes). Par ailleurs, malgré une demande accrue des consommateurs et une volonté politique d'atteindre 20 % de la surface agricole utile (SAU) en agriculture biologique en 2020, celle-ci

¹ IFT : Indice de Fréquence de Traitement : indicateur de suivi de l'utilisation des produits phytopharmaceutiques (pesticides) à l'échelle de l'exploitation agricole ou d'un groupe d'exploitations. L'IFT comptabilise le nombre de doses de référence utilisées par hectare au cours d'une campagne culturale. Il peut également être décliné par grandes catégories de produits (herbicides ; fongicides ; insecticides et acaricides ; autres produits) <https://agriculture.gouv.fr/indicateur-de-frequence-de-traitements-phytosanitaires-ift>

n'atteignait que 8,5 % de la SAU en 2019. Il faut néanmoins noter une augmentation de 13 % des surfaces par rapport à 2018, ce qui montre une dynamique de conversion importante des agriculteurs.

La thèse s'intéresse aux systèmes en grandes cultures, où le recours aux pesticides n'est pas le plus intense, mais où des marges de progression demeurent possibles sur certaines cultures (Encadré 1). De plus, les cultures minoritaires (ex : légumineuse comme la féverole) nécessitent d'être davantage étudiées.

Encadré 1 : Contexte de la région d'étude et des cultures suivies

Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons aux systèmes de grandes cultures annuelles et principalement aux cultures de colza et de féverole dans le Bassin Parisien.

Le Bassin Parisien est caractérisé par des paysages ouverts de plaines agricoles (« openfield »). Au total, l'Île-de-France compte 50 % de son territoire en terres agricoles et l'Eure-et-Loir, 77 %. Les cultures dominantes sont le colza, le blé, l'orge et la betterave.

Le nombre de matières actives utilisées sur la culture de colza a augmenté de façon conséquente entre 1994 et 2011 passant de 5,3 matières actives à 8,2 respectivement (EFESE – écosystèmes agricoles, 2017). Sur cette même période, les traitements herbicides, fongicides et insecticides couvrent plus de 80 % des surfaces : de 98 à 100 % pour les herbicides, de 84 à 93 % pour les fongicides et de 88 % à 97 % pour les insecticides (EFESE -écosystèmes agricoles 2017). L'indice de Fréquence de traitement (IFT) pour les insecticides était de 2,1 (6,4 pour l'IFT total) en 2017 (Agreste, 2019). C'est la seconde culture recevant le plus fort IFT en France, la première étant la pomme de terre (Agreste, 2019).

Par ailleurs, la réglementation des produits phytosanitaires se durcit. En Europe, en 1990, 800 substances actives étaient autorisées (Aubertot et al., 2005), elles n'étaient plus que 468 en 2021 (Ladet, 2021). De nombreux insecticides sont progressivement retirés du marché suite à des études sur leurs impacts néfastes. Ce fut le cas des néonicotinoïdes qui étaient couramment utilisés pour protéger les plants de betterave ou de céréales contre des pucerons, mais qui sont impliqués dans le déclin des abeilles. De plus, un nombre croissant de résistances des insectes ravageurs aux insecticides voient le jour, comme par exemple, les méligèthes face aux pyréthrianoïdes. Il faut ajouter à cela, le coût croissant de développement et d'homologation de nouveaux produits, qui induit un ralentissement des Autorisations de Mise sur le Marché (AMM), notamment pour les cultures "mineures", pourtant intéressantes pour la diversification des rotations. Tout ceci implique de **renforcer les recherches sur des gestions alternatives des bioagresseurs de culture en se basant sur la régulation par les organismes auxiliaires des cultures.**

2.2. Les différentes formes d'agricultures reposant sur de moindres perturbations mises en place par les agriculteurs

2.2.1. Principes et bienfaits de systèmes de culture reposant sur de moindres perturbations

En opposition aux modèles agricoles basés sur les intrants de synthèse, des modèles alternatifs se développent. Ils reposent sur des intrants d'origine naturelle (ex : biostimulants, biopesticides) ou sur la biodiversité et les services écosystémiques associés, ce qui permet de limiter les externalités négatives de l'agriculture (Thérond et al., 2017).

Commune à toute forme de production agricole, la Protection Intégrée des Cultures (PIC ou IPM : Integrated Pest Management; Stenberg, 2017) a été initiée il y a 50 ans et promulguée dans le cadre du plan Écophyto. La PIC a pour objectif de réduire l'utilisation des pesticides afin de minimiser l'impact environnemental de l'agriculture, tout en maximisant les résultats économiques de l'agriculteur. La PIC se concentre sur la re-conception de systèmes de cultures permettant une gestion préventive de la santé des cultures (Barzman et al., 2015). Ainsi, elle combine une diversité de leviers tels que la rotation des cultures, la résistance variétale, les cultures pièges, l'augmentation des auxiliaires, mais aussi l'optimisation de l'utilisation de produits de contrôles chimiques et biologiques, plutôt que l'utilisation de produits chimiques uniquement. Elle inclut souvent la surveillance des bioagresseurs et des seuils économiques (Osteen et Fernandez-Cornejo, 2013). Néanmoins, cette approche n'a pas eu les résultats escomptés (Deguine et al., 2021). En effet, les agriculteurs peuvent percevoir la lutte intégrée comme complexe, difficile à mettre en œuvre et exigeant du temps, du travail et des connaissances. De plus, les avantages économiques semblent moindres ou imprévisibles par rapport à l'agriculture conventionnelle ou biologique (Rossi et al., 2019). Certains agriculteurs peuvent également juger l'approche PIC insuffisante, et souhaiter aller plus loin dans la gestion agroécologique des systèmes de culture.

En grandes cultures, deux formes d'agriculture pouvant inspirer l'agroécologie^{Encadré2} existent de nos jours. D'une part, l'Agriculture Biologique (AB), qui représente 8,3 % de la Surface Agricole Utile (SAU) en 2019 en France (Agreste, 2020). D'autre part, l'Agriculture de Conservation des Sols (ACS), qui représenterait 1,7 % des agriculteurs (Lechat, 2020).

L'agriculture biologique n'a recours à aucun intrant de synthèse d'origine non biologique. Elle favorise le recyclage naturel des nutriments (ex : cycle de la matière organique), maintient ou régénère la qualité du sol (Badgley et al., 2007) et promeut la diversité biologique (Bengtsson et al., 2005; Djoudi et al., 2018; Tuck et al., 2014). Elle se base sur des techniques comme l'épandage de matière organique, l'allongement de la rotation des cultures et les cultures intermédiaires (souvent minoritaires pour

permettre le travail du sol tels que les faux-semis et les déchaumages entre deux cultures pour diminuer le stock d'adventices; Badgley et al. 2007; Figure 1).

L'agriculture de conservation a pour objectif de maintenir la fertilité des sols et de limiter l'érosion. Elle a été officiellement définie par la FAO en 2001, comme reposant sur trois grands principes devant être appliqués simultanément : (i) la couverture maximale des sols (ex : résidus des cultures précédentes, plantes de couverture), (ii) l'absence de retournement du sol par le labour associé à une forte réduction, voire une suppression, du travail du sol et (iii) des rotations ou successions culturales longues et diversifiées (ex : alternance de familles de plantes, cultures intermédiaires, associations de culture). La diversification et l'allongement de la rotation, associés au maintien d'une couverture du sol, participe à la maîtrise des adventices et à diminuer la pression des insectes phytophages (Petit et al., 2017; Ratnadass et al., 2012). Toutefois, il existe une grande variabilité de pratiques au sein des exploitations rattachées à l'agriculture de conservation des sols. Par exemple, il existe différents degrés de travail du sol : de très superficiel (Techniques Culturales Simplifiées ou TCS) jusqu'au semis direct sous couvert. Cette variabilité de pratiques se retrouve également au sein de l'agriculture biologique, où l'intensité du travail du sol ou encore la durée et la diversité des rotations peut varier drastiquement entre agriculteurs (Chabert et Sarthou, 2017).

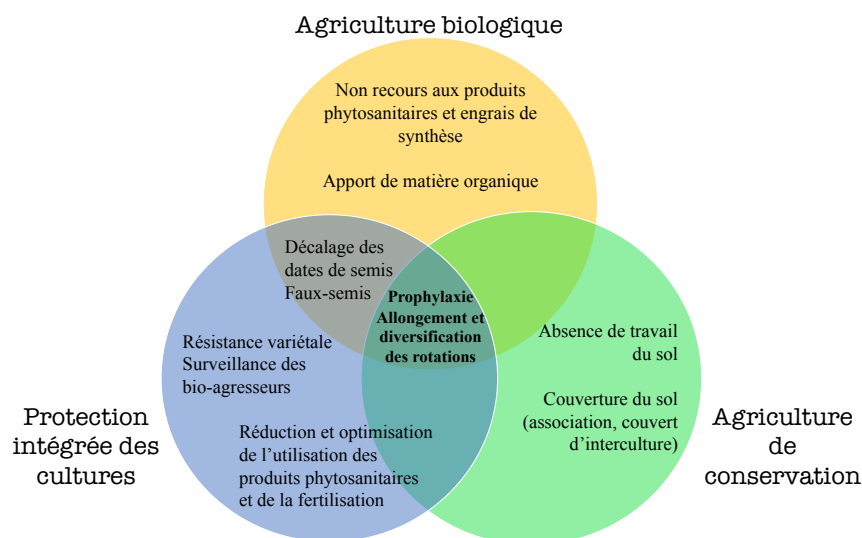


Figure 1: Schéma récapitulatif des grands principes (liste non-exhaustive) de l'agriculture biologique (jaune), de l'agriculture de conservation (vert), de la protection intégrée des cultures (bleu) et principes communs (à l'intersection des 3 cercles).

Ces systèmes de culture basés sur la réduction des perturbations ou des intrants ont fait l'objet de nombreux travaux mettant en avant leur capacité à soutenir la biodiversité par rapport aux systèmes conventionnels intensifs. Par exemple, les exploitations en agriculture biologique soutiennent une richesse spécifique en oiseaux, plantes ou insectes plus élevée que dans celles conventionnelles

(Bengtsson, Ahnström, et Weibull 2005; Holzschuh, Steffan-Dewenter, et Tschardtke, 2008; Tuck et al., 2014; Lichtenberg et al., 2017; Djoudi et al., 2018). De même, dans les systèmes de culture sans travail du sol, les communautés d'arthropodes du sol sont favorisées par rapport aux systèmes de culture avec un travail du sol conventionnel (Marti et Olson, 2007; Tamburini et al., 2016). D'une part, ceci est lié à la baisse des effets délétères directs du recours aux produits phytosanitaires ou aux outils mécaniques. D'autre part, les systèmes reposant sur de faibles intrants ou perturbations, sont généralement caractérisés par une forte hétérogénéité spatiale intra-parcellaire et offrent ainsi une plus large variété de niches et d'habitats écologiques disponibles pour tout un panel d'espèces (Kleijn et al., 2011). Au niveau du sol, l'agriculture de conservation augmente le nombre de nombreux organismes, tels que les bactéries, les champignons, les vers de terre anéciques et les arthropodes phytophages et rhizophages. L'agriculture biologique améliore principalement la voie bactérienne de la chaîne alimentaire du sol et les vers de terre endogés et anéciques (Henneron et al., 2015).

Encadré 2 : Définition de l'agroécologie

L'agroécologie est considérée à la fois comme une science, un ensemble de pratiques agricoles et un mouvement social (Wezel et al., 2018). « *En tant que science, elle donne la priorité à la recherche-action, aux approches holistiques et participatives et à la transdisciplinarité, en incluant différents systèmes de connaissances. En tant que pratique, elle se fonde sur l'utilisation durable des ressources renouvelables locales, sur les connaissances et les priorités des agriculteurs locaux, sur l'utilisation judicieuse de la biodiversité pour fournir des services écosystémiques et de la résilience, et sur des solutions qui apportent des avantages multiples (environnementaux, économiques, sociaux) du local au mondial. En tant que mouvement, elle défend les petits exploitants et l'agriculture familiale, les agriculteurs et les communautés rurales, la souveraineté alimentaire, les chaînes de commercialisation locales et courtes, la diversité des semences et des races indigènes, une alimentation saine et de qualité* » (www.agroecology-europe.org).

Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons à la discipline scientifique et à la construction de connaissances sur le renforcement des régulations biologiques et d'autres fonctions des agroécosystèmes.

2.2.2. Les freins à la mise en place de systèmes de culture reposant sur de moindres perturbations

De nombreux freins sociotechniques empêchent la mise en place de pratiques relevant de l'agroécologie. A l'échelle de l'agriculteur, certaines cultures peuvent être difficiles à mener sans avoir recours à des produits phytosanitaires, comme le colza, peu cultivé en agriculture biologique et dans une moindre mesure, les légumineuses.

Le colza est une culture d'intérêt économique en France et en Europe. Il peut être destiné à l'alimentation humaine, à la fabrication d'huile alimentaire ou, plus récemment, à la production de biocarburant. Cette culture subit de fortes pressions biotiques, notamment par les fortes abondances d'insectes phytophages, considérés alors comme des ravageurs de culture (mélégèthes, altises et charançons). Ces ravageurs peuvent avoir des conséquences négatives sur le rendement et entraîner des pertes économiques (Hansen, 2004; Zaller et al., 2008). A l'heure actuelle, la principale méthode de contrôle repose sur la lutte chimique. Toutefois, cette méthode montre ses limites, car certains insectes phytophages développent des résistances aux produits phytosanitaires utilisés. C'est par exemple le cas des mélégèthes, qui deviennent résistantes aux pyréthriinoïdes (Slater et al., 2011; Thieme et al., 2010). En agriculture biologique, il est donc difficile de cultiver du colza dans les conditions actuelles. Ainsi, peu d'agriculteurs en AB prennent le risque de cultiver cette culture, pourtant intéressante dans la diversification de la rotation (autre famille que les Poacées, bon précédent de céréales) et rémunératrice.

Dans la transition agroécologique des systèmes agricoles, les légumineuses, telles que la féverole ou la lentille, sont un atout pour diversifier l'assolement et apporter de l'azote dans le sol. Ces légumineuses sont souvent cultivées en AB, mais surtout pour l'élevage ou en tant qu'engrais vert. En effet, les agriculteurs français peinent à satisfaire les exigences du marché des légumineuses « graines » pour l'alimentation humaine, notamment à cause d'un insecte, la bruche, qui cause des dégâts aux grains. Le taux de grains bruchés accepté dans les lots destinés à l'alimentation humaine est de 1 à 3 %. Or très souvent ce seuil est dépassé, engendrant un déclassement des lots en alimentation animale (seuil de 10 %), moins rémunératrice. A l'heure actuelle, la lutte contre les bruches repose principalement sur de la lutte au champ via un insecticide chimique, qui a peu d'impact car les insectes sont protégés dans la graine, ou sur de la lutte au stockage.

Les régulations biologiques reposent sur des auxiliaires, dont la période de venue, le nombre et la fréquence sont très variables et incertains. Il en va de même, pour la capacité des auxiliaires à limiter le développement des populations de ravageurs. Ainsi, de nombreux agriculteurs sont réticents à l'idée de les considérer comme un élément formel de lutte biologique (Schellhorn et al., 2015). Par exemple, les parasitoïdes sont les ennemis naturels de nombreux ravageurs de cultures et assurent une part importante de leur régulation, ce qui peut se traduire par un service pour l'agriculteur. Cependant, certains parasitent leur hôte, ravageur, après qu'il ait occasionné des dégâts sur la plante (ex : cas des altises d'hiver sur le colza, des bruches sur la féverole). Dans ce cas, la régulation des populations de ravageurs a lieu l'année donnée, mais ses effets sur les dégâts des cultures s'exprimeront uniquement l'année suivante et à l'échelle du paysage, grâce à la diminution du nombre d'individus de la nouvelle génération.

Des recherches sont donc nécessaires afin d'évaluer l'efficacité des auxiliaires sur la régulation des bioagresseurs et identifier les déterminants (ex : pratiques agricoles, ressources) de leur efficacité à

l'échelle locale et paysagère. Cela permettra la mise en place de moyens efficaces pour piloter la biodiversité.

A l'échelle des filières agricoles, les mélanges variétaux et la diversification des cultures posent des problèmes de récoltes et de débouchés (Meynard et al., 2018). Sur le plan financier, la mise en œuvre de pratiques agroécologiques s'accompagne généralement d'une baisse de rendement mais pas nécessairement d'une baisse de rentabilité. En effet, cette perte de rendement peut être compensée par la diminution des charges liées aux coûts des intrants (en agriculture biologique ou intégrée), du travail mécanique (en agriculture de conservation des sols) (Colnenne-David et al., 2017; Lechenet et al., 2017) ou par une meilleure valorisation de la production.

Synthèse – Vers un changement de modèle agricole ?

De nombreuses recherches antérieures ont posé le constat que l'agriculture intensive est aujourd'hui le modèle agricole dominant. Cependant, ce modèle a des effets délétères envers la biodiversité, la qualité de l'eau et des sols, et la santé humaine, conduisant à sa remise en cause. Malgré une prise de conscience grandissante, les politiques publiques semblent pour le moment inefficaces pour démarrer et accompagner une vraie transformation des modes de production.

Bien que des dynamiques de changements de pratiques soient enclenchées, il apparaît essentiel d'approfondir les recherches afin de mieux comprendre les impacts sur les chaînes trophiques et le fonctionnement de ces agroécosystèmes. Cela permettra d'identifier des stratégies efficaces de réduction des perturbations chimiques et physiques tout en maintenant des exploitations agricoles économiquement viables et en cohérence avec la perception et les attentes des citoyens du territoire dans lequel ces exploitations s'inscrivent.

Ainsi, l'agroécologie promeut un remplacement des interventions coûteuses en intrants et en énergie par des régulations biologiques, dont les déterminants nécessitent de poursuivre les efforts de recherche, notamment sur des cultures moins étudiées, mais qui revêtent un intérêt important dans la rotation des cultures (ex : colza, légumineuses).

En actionnant des leviers favorables à la biodiversité (ex : diminution des perturbations, aménagements agroécologiques, diversification), les agriculteurs bénéficient d'autres services écosystémiques que la production, tels que la régulation des bioagresseurs ou le stockage de carbone. Cela contribue également à fournir des services culturels, qui pourraient être valorisés et permettre de mettre en avant ces systèmes de culture alternatifs.

3. Les services écosystémiques comme objet de recherche pour soutenir les systèmes de culture agroécologiques et les politiques publiques

3.1. Cadre conceptuel de définition des services écosystémiques et de la multifonctionnalité

Les écosystèmes, de par les nombreuses espèces qui les constituent et leurs interactions, sont à la base de multiples processus écologiques qui contribuent à diverses activités humaines. Ainsi, les écosystèmes rendent des « services » aux sociétés humaines. **Les services écosystémiques peuvent être définis comme les biens, caractéristiques, fonctions ou processus écologiques qui contribuent directement ou indirectement au bien-être de l'homme**, c'est-à-dire aux avantages matériels ou non que l'homme retire du fonctionnement des écosystèmes (*Costanza et al., 1997 ; Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005 in Costanza et al., 2017*).

Différentes classifications des biens et services produits sont proposées (ex : Millenium Ecosystem Assesment (MEA), 2005 ; Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) ; Figure 2). Dans le cadre de cette thèse, nous nous appuyerons sur la classification de la Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) version 5.1. et utilisée dans l'Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques (EFESE - écosystèmes agricoles, 2017). Les services de support - ou de soutien - intégrés dans le MEA (ex : formation des sols, conservation de la biodiversité) sont ici considérés comme faisant partie des structures, processus et fonctions sous-jacents qui caractérisent les écosystèmes. Les trois catégories de services retenues sont (i) l'approvisionnement ou la production (ex : biomasse, matériel génétique), (ii) les régulations (ex : climat, régulations biologiques) et (iii) les services culturels (ex : récréatif, esthétique).

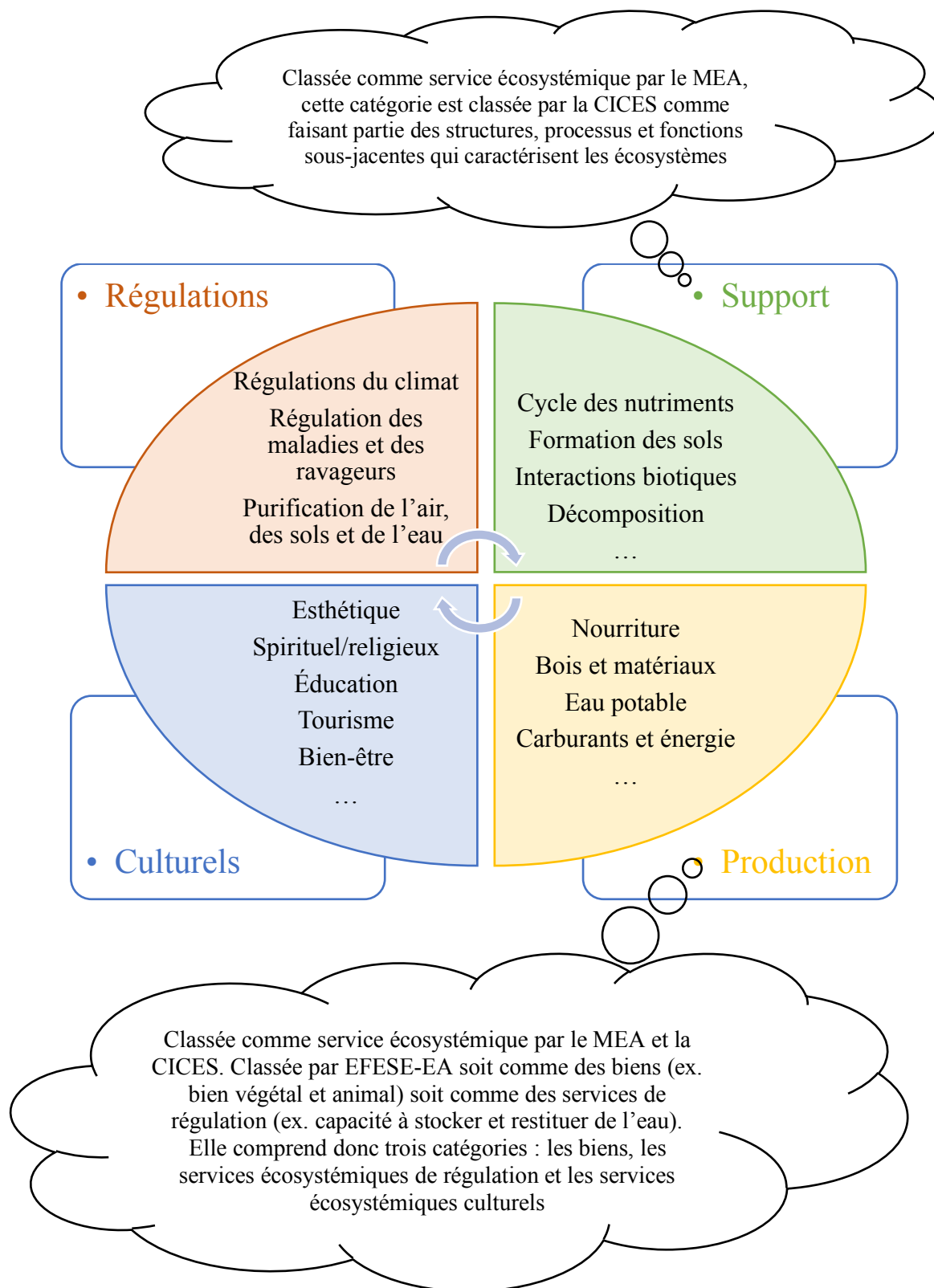


Figure 2 : Classification des biens et services produits selon différentes entités. MEA = Millenium Ecosystem Assessment ; CICES = Common International Classification of Ecosystem Services ; EFES-ÉA = Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémique – Écosystèmes Agricoles.

La multifonctionnalité peut être définie comme la capacité des écosystèmes à fournir simultanément de multiples fonctions et services (Manning et al., 2018) et est donc par nature, plus englobante que la notion de service écosystémique. Le but original du concept de multifonctionnalité était de développer des stratégies d'utilisation des sols durables, qui répondent à de multiples objectifs, et ainsi réduire les conflits d'usage entre les différents acteurs d'un territoire (Hölting et al., 2019). Ce concept a initialement émergé dans les années 1990 dans la sphère politique pour percoler ensuite dans le milieu scientifique. A l'inverse le concept de service écosystémique a d'abord émergé dans le domaine scientifique et remplace aujourd'hui le terme de multifonctionnalité dans la sphère politique (Bonnal et al., 2012). Deux types de multifonctionnalité peuvent être distinguer : la multifonctionnalité des fonctions des écosystèmes -'EF-multifunctionality'- et la multifonctionnalité des services écosystémiques -'ES-multifunctionality'- (Manning et al., 2018). La première s'intéresse aux processus biologiques, géochimiques et physiques qui se produisent au sein d'un écosystème, et à leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes (recherche fondamentale). La seconde est plus pertinente « pour la recherche appliquée dans laquelle les parties prenantes ont des objectifs de gestion définissables » (Manning et al., 2018). C'est cette dernière qui sera retenue dans le cadre de cette thèse, bien que de nombreux indicateurs de fourniture de service refléteront plus des biens ou des fonctions que des services (ex : mesures d'abondance de ravageurs ou de prédateurs, marge semi-nette). Nous avons adopté une approche multifonctionnelle plutôt que multicritère car bien que cette dernière soit largement employée en agronomie, elle diverge en quelques points de l'évaluation de la multifonctionnalité, plus englobante. L'approche multicritère s'est appuyée sur la formalisation d'indicateurs d'impact des pratiques agricoles dans ses trois dimensions et s'est traduite par la mise en place de nombreux outils opérationnels (ex : MASC, IDEA) permettant de quantifier la durabilité d'exploitations agricoles. Cependant, dans cette approche, la biodiversité n'est pas évaluée explicitement, mais estimée au travers de proxy de travail du sol ou d'utilisation de produits phytosanitaires (Bonnet et al., 2021). De plus, elle se focalise généralement plus sur le cycle des éléments, sur l'analyse des compartiments de l'écosystème, vu comme des stocks (et en lien avec la pollution), et peu sur le fonctionnement de l'agroécosystème.

Les méthodes d'évaluation quantitatives de la multifonctionnalité sont relativement récentes, mais en plein essor. Les premières évaluations datent de 2007 et actuellement, environ 15 études de ce type sont publiées par an, dont la moitié sont réalisées dans le domaine de l'écologie et des sciences du sol (Hölting et al., 2019). Les méthodes quantitatives traditionnellement employées reposent principalement sur l'agrégation des mesures en un seul indice de multifonctionnalité (84 % des études) et deux approches sont possibles. La première est une approche par la moyenne (valeur moyenne de plusieurs fonctions/services normalisés) qui sous-tend que les fonctions individuelles ou les services sont substituables les uns aux autres. La seconde est l'approche des seuils discret ou continu (nombre de fonctions/services qui dépassent simultanément une ou plusieurs valeurs seuils), mais qui ne prend pas

en compte les fonctions et services écosystémiques de bas niveau qui peuvent résulter de compromis (Allan et al., 2015 ; Byrnes et al., 2014). Des méthodes plus descriptives, telles que des analyses multivariées de types ACP (Marsboom et al., 2018), des diagrammes floraux ou radar (Chabert et Sarthou, 2020) ou encore des bagplots (Jopke et al., 2015), peuvent être utiles pour identifier des bouquets ou faisceaux de services, ainsi que des compromis et des synergies entre fonctions et services.

3.2. La biodiversité dans les parcelles et le paysage agricole comme support à la fourniture de multiples fonctions et services écosystémiques

Les systèmes de culture cherchant à réduire leurs externalités négatives, s'appuient sur le développement et la gestion de l'(agro)-biodiversité, afin de générer des services écosystémiques et réduire drastiquement l'utilisation d'intrants de synthèse ('*biodiversity based agriculture*' ; Duru et al. 2015). Ils reposent notamment sur la diversification biologique (Kremen et Miles, 2012) et sur l'intensification des interactions écologiques qui favorisent les processus écologiques utiles au fonctionnement de l'agroécosystème, tels que la fertilité, les régulations et la productivité (Duru et al., 2015). Cela contraste avec l'agriculture conventionnelle, dans laquelle les facteurs de production limitants sont compensés par une utilisation parfois élevée d'intrants de synthèse (Duru et al., 2015). La biodiversité, associée et planifiée², pourrait être le support de processus écologiques qui participent aux services de régulation biologiques.

3.2.1. Services de régulations biologiques

La biodiversité est le support du fonctionnement des agroécosystèmes. En effet, de multiples espèces et individus, présents à différents niveaux trophiques, sont vecteurs de services écosystémiques qui soutiennent directement la production agricole. Par exemple, les vers de terre et les autres macro et micro-invertébrés du sol sont impliqués dans le maintien de la fertilité des sols, les pollinisateurs jouent un rôle dans la production de certaines cultures ou bien encore les prédateurs (vertébrés et invertébrés), les parasitoïdes ou les micro-organismes entomopathogènes participent à la protection des cultures vis-à-vis des insectes phytophages (Zhang et al., 2007). La gestion de la biodiversité pour piloter les services

² La biodiversité associée est la part de la biodiversité qui colonise naturellement un agroécosystème via l'environnement proche (Brustel et al., 2018).

La biodiversité planifiée est définie comme la biodiversité choisie par le producteur. Elle se compose des différentes espèces et variétés végétales cultivées ainsi que des différentes espèces et races animales élevées (Duprat et al., 2018).

de régulations biologiques³ reste toutefois complexe et doit se réfléchir à l'échelle des communautés multi-trophiques d'organismes. En effet, des études ont montré les effets en cascade de l'exclusion des niveaux trophiques supérieurs, comme les oiseaux et les chauves-souris, sur les niveaux trophiques inférieurs et le rendement des cultures. Par exemple sur cacao, l'exclusion des chauves-souris et des oiseaux augmentait l'abondance des insectes herbivores, malgré la libération simultanée de mésoprédateurs tels que les fourmis et les araignées, et affectait négativement le rendement final jusqu'à 31 % (Maas et al., 2013). Néanmoins, selon le contexte paysager, le rôle prédominant des oiseaux varie : c'est un atout pour le contrôle biologique dans les paysages simplifiés et un désavantage dans les paysages complexes, car la prédation intragilde perturbe la régulation des ravageurs de culture (Martin et al., 2013 ; Olimpi et al., 2020). Cependant, l'inverse a également été mis en avant (Gras et al., 2016). Dans la même philosophie, l'intensité de gestion locale ou paysagère (ex: pression phytosanitaire, intensité du travail du sol, proportion d'AB dans le paysage) pourrait également affecter les effets nets des niveaux trophiques supérieurs sur le fonctionnement des agroécosystèmes en matière de services de régulations biologiques, mais cela reste à démontrer. Riggi et Bommarco (2019) ont récemment mis en évidence que la gestion des sols agricoles qui renforce la mésofaune du sol, par exemple en ajoutant des engrais organiques, a le potentiel d'augmenter le contrôle biologique descendant (c'est-à-dire 'top-down') par les prédateurs arthropodes généralistes (ex : araignées, carabes, staphylins). Très peu d'études à ce jour ont pris en compte les interactions simultanées entre proies alternatives, insectes phytophages, mésoprédateurs et prédateurs pour étudier le potentiel de contrôle biologique.

Par ailleurs, au-delà des services de provision et de régulation biologique que sous-tend la biodiversité, celle-ci peut également promouvoir certains services culturels : soit par la biodiversité elle-même (ex : richesse en oiseaux et papillons augmentant le bien-être psychologique Fuller et al., 2007; conservation de la biodiversité patrimoniale), soit indirectement par la gestion des habitats (cultures et abords) pour favoriser la biodiversité, comme la mise en place d'aménagements ou de pratiques agroécologiques modifiant l'apparence des paysages agricoles et leur perception esthétique par les citoyens (Boeraeve et al., 2020).

Toutefois, il reste complexe de démontrer les impacts de la régulation sur le fonctionnement de la plante et sur le rendement, car de nombreux facteurs sont en jeu, comme les capacités de compensation des cultures, l'année climatique ou bien encore la fertilisation.

³ « Ensemble des interactions et des transformations opérant au sein des systèmes biotechniques de l'agroécosystème. La régulation biologique regroupe les concepts de régulation naturelle, pollinisation et lutte biologique » (Sagorin et al., 2018).

3.2.2. Services culturels

Les liens entre les usages récréatifs et les écosystèmes passent par la notion de paysage, définie comme « *une portion du territoire telle que perçue par les populations* » par la Convention Européenne du Paysage. En contexte agricole, l'agriculture, par ses pratiques et la biodiversité cultivée, est le moteur principal de la dynamique des paysages. Le changement des systèmes de production (c.à.d. simplification et spécialisation des systèmes) a entraîné une certaine banalisation du paysage. Ainsi, les agriculteurs peuvent modifier l'apparence des écosystèmes et piloter les déterminants biophysiques clés du potentiel récréatif des agroécosystèmes. Cela passe notamment par la gestion de la biomasse exportée (récolte, gestion des résidus de récolte laissés sur place, etc.), par le choix des cultures et de leur assolement, ou bien encore par la gestion du parcellaire et des habitats semi-naturels qui détermine la structure du paysage (talus, haies, bosquets, arbres isolés...). Les agriculteurs rendent ainsi des services culturels à la société (Définition Encadré 3). Par exemple, les zones de compensation écologique (ex : bandes fleuries) et les espèces en fleurs présentes sont généralement jugées plus esthétiques que les zones cultivées et les prairies intensives (Junge et al., 2015). Par ailleurs, le caractère plaisant d'un paysage ou les activités récréatives effectuées dépendent, à des degrés divers, de la biodiversité rencontrée. En effet, certains travaux ont mis en avant qu'une augmentation de la richesse en espèces procurait des avantages psychologiques (notion de bien-être) (Fuller et al., 2007) ou améliorait la dimension esthétique des paysages (Lindemann-Matthies et al., 2010b).

Encadré 3 : Définition des services culturels

Les services culturels peuvent être définis comme « *la contribution des écosystèmes aux avantages non matériels (par exemple, capacités et expériences) découlant des relations entre l'homme et les écosystèmes* » (Chan, Satterfield, et Goldstein 2012). On peut les distinguer en deux sous-catégories : les activités récréatives sans prélèvement et les activités récréatives avec prélèvement. Les activités récréatives sans prélèvement sont définies comme les « *avantages immatériels* » en termes de bien-être physique et mental, d'expérience esthétique, ou encore de relations sociales que les humains dérivent d'interactions « *physiques et expérientielles* » avec les écosystèmes agricoles » (EFESE-écosystèmes agricoles, 2017). Les activités récréatives avec prélèvement sont définies comme « *la capacité de l'écosystème à servir de support aux activités récréatives avec prélèvement, i.e. la chasse et la cueillette. Le service écosystémique correspond alors aux habitats susceptibles d'héberger les espèces sauvages (animales et végétales) pouvant faire l'objet de prélèvements.* »

Toutefois, les déterminants de l'attrait des écosystèmes agricoles ou de l'intérêt à y pratiquer des activités récréatives, résident aussi dans la **dimension culturelle associée aux paysages qui nécessite d'être mieux décrite**. En contexte agricole, la compréhension de cette production paysagère par l'agriculture ne peut s'affranchir d'une analyse plus fine des pratiques des agriculteurs (Caillaud et

Marie, 2009), notamment afin d'identifier comment les citoyens perçoivent les états du milieu résultant des combinaisons de pratiques mises en place. Par exemple, en agriculture biologique, le non-recours aux herbicides implique généralement un recours au travail du sol à travers la réalisation de faux-semis et de déchaumages entre deux cultures, empêchant la mise en place de couvert d'interculture et nécessitant un espacement large des rangs pour biner. En revanche, des systèmes en non travail du sol ont davantage recours à la mise en place d'un couvert d'interculture, qui est détruit chimiquement. Ces différentes stratégies de gestion des parcelles se traduisent par des états visuels contrastés (illustrés en Figure 3), dont la perception par les citoyens nécessite d'être mieux décrite.

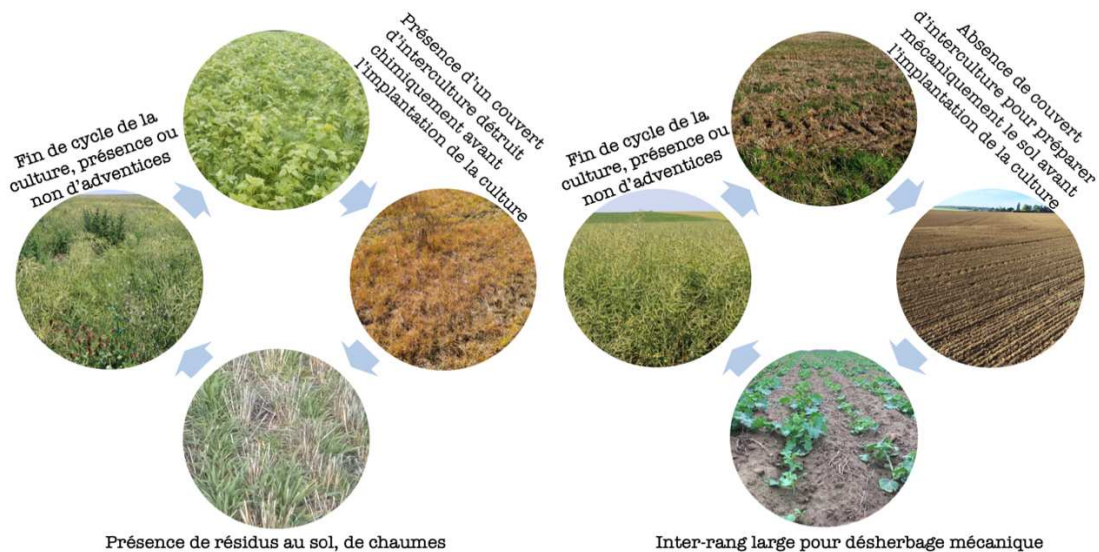


Figure 3 : Successions d'états du milieu résultants de pratiques associées à l'agriculture de conservation (à gauche) et à l'agriculture biologique (à droite) impactant l'aspect visuel des parcelles agricoles.

3.2.3. Conservation de la biodiversité : des enjeux multiples et multi - acteurs

Nous sommes actuellement dans un contexte de déclin majeur de la biodiversité, alors qu'elle joue un rôle majeur dans nos socio-écosystèmes, notamment dans l'établissement de services écosystémiques. Les services écosystémiques sont généralement mis en avant par les politiques publiques, dans la volonté de protéger des espèces qui assurent certaines fonctions essentielles au maintien des sociétés humaines, comme par exemple les pollinisateurs qui assurent la pollinisation de 75 % des espèces cultivées dans le monde (Klein et al., 2007). Or, les objectifs de conservation de la biodiversité en tant que telle et de la biodiversité fonctionnelle divergent en quelques points. La conservation de la biodiversité va s'intéresser à toutes les espèces présentes, alors que pour la gestion des services écosystémiques (pollinisation, régulation biologique), les espèces rares (ou menacées), et donc peu abondantes, sont généralement considérées moins importantes puisqu'elles jouent un rôle

fonctionnel mineur (Kleijn et al., 2011). Néanmoins, selon les travaux d'Isbell et al. (2011), même les espèces rares peuvent favoriser le fonctionnement des écosystèmes. En effet, des ensembles d'espèces différentes peuvent assurer la même fonction, mais à des pas de temps différents (notion de stabilité, de redondance écologique), ou encore des fonctions différentes (multifonctionnalité). Il reste donc encore des incertitudes si peu ou beaucoup d'espèces sont nécessaires au maintien du fonctionnement des agroécosystèmes et des services écosystémiques associés. Les surfaces agricoles représentent 38 % des terres émergées dans le monde (Thérond et al., 2017), et 52 % en France (Groupe Banque Mondiale, 2019). Elles ont donc un rôle non négligeable à jouer dans la conservation de la biodiversité, la préservation des ressources naturelles et de la qualité des habitats.

Synthèse – Services écosystémiques et production agricole

Les terres agricoles ne peuvent plus être perçues seulement comme des zones de production de biens, mais également comme pourvoyeuses de multiples bénéfices à la société, au travers notamment de la biodiversité animale et végétale qu'elles peuvent supporter et des services de régulation et culturels qui peuvent en découler. Par son occupation du sol, l'agriculture pourrait donc faire partie de la solution. Toutefois, l'identification des systèmes de culture favorisant la fourniture de bouquets de services reste un enjeu majeur dans le contexte de la transition agroécologique, où la multifonctionnalité des systèmes de culture est mise en avant afin de répondre aux enjeux des multiples acteurs des territoires agricoles.

Premièrement, il est nécessaire de renforcer les connaissances sur les interactions multi-trophiques dans les agroécosystèmes, selon l'intensité de gestion locale et paysagère, afin d'identifier les répercussions sur les chaînes trophiques et les possibles implications en termes de régulations biologiques.

Deuxièmement, des recherches sont nécessaires pour explorer la variabilité qui se cache derrière la réponse des indicateurs de fonctions et de services écosystémiques.

Dernièrement, l'inclusion d'une large variété d'indicateurs de fonctions et de services, incluant les différentes catégories de services écosystémiques (c.à.d. culturels, régulateurs, production), pourrait permettre de contribuer à mieux identifier les bouquets de services fournis par certains systèmes de culture, ainsi que les synergies et les compromis qui s'opèrent.

Ces connaissances pourraient être utiles pour appuyer la mise en place de paiements pour services environnementaux. Passer par des « bouquets de services » pourrait constituer un atout pour renforcer l'acceptation des citoyens à contribuer à ces paiements et ainsi soutenir le changement de pratiques des agriculteurs.

4. La gestion agroécologique de la santé des cultures : une gestion des milieux pour conserver une biodiversité fonctionnelle assurant la santé des cultures

Dans le contexte actuel, un changement de paradigme s'opère et une transition agroécologique des systèmes agricoles s'amorce. Toutefois, cette transition basée sur une régulation biologique des bioagresseurs nécessite des connaissances fines sur la biologie des espèces et sur les interactions plantes – bioagresseurs – prédateurs au sein des communautés, et plus largement sur les réseaux trophiques (Deguine et al., 2016), afin de comprendre comment cela affecte le fonctionnement des agroécosystèmes et les services écosystémiques. Il est également nécessaire de mieux comprendre comment la composition et la structure des communautés déterminent les régulations biologiques, en se basant sur des mesures d'abondance, de richesse spécifique, d'équitabilité ou bien encore fonctionnelles.

4.1. La lutte biologique par conservation et gestion des habitats comme levier d'action agroécologique : qui fait la régulation ?

La lutte biologique a recours aux ennemis naturels⁴ des insectes phytophages pour les réguler (approche 'top-down') (Mackauer, 1989; Eilenberg, Hajek, et Lomer, 2001). Elle est un outil supplémentaire aux alternatives à l'utilisation de produits phytosanitaires, car son impact environnemental est généralement nul ou faible. Il existe trois grands types de lutte biologique :

- la **lutte biologique par acclimatation (ou classique)** qui a pour but de lutter contre les ravageurs exotiques en introduisant leurs prédateurs, parasites ou pathogènes naturels depuis leur zone d'origine ;
- la **lutte biologique par inondation ou inoculation** qui consiste à introduire en grand nombre par un ou plusieurs lâchers l'ennemi naturel du ravageur dont il est question, pour que ceux-ci le régulent (Eilenberg, Hajek, et Lomer, 2001) ;

⁴ « Organismes qui de par leur mode de vie, développement et/ou alimentation, régulent les populations de ravageurs de culture. On distingue trois types d'ennemis naturels : les prédateurs : se nourrissant aux dépens d'autres animaux (proies) ; les parasitoïdes : hyménoptères (guêpes) ou diptères (mouches) dont les larves se développent aux dépens d'un individu en entraînant sa mort et les microorganismes parasites : nématodes, bactéries, champignons ou virus entraînant de par leur développement la mort des bioagresseurs » (Joseph et al., 2018).

- la **Lutte Biologique par Conservation (LBC)** qui a pour but de favoriser les prédateurs naturellement présents dans le milieu, en améliorant leurs habitats potentiels via les pratiques culturales ou l'aménagement du paysage (Barbosa, 1998), dans une optique de maintien à long terme de leur population et ainsi une régulation permanente des insectes phytophages (Ehler, 1998).

En grandes cultures, la lutte biologique classique ou par inondation ne peut pas facilement s'opérer car il faut (i) produire l'ennemi naturel du ou des ravageurs visés en grand nombre et (ii) que les individus introduits restent sur le lieu de lâcher. Dans la suite de l'introduction et dans la thèse, nous nous intéresserons donc à la lutte biologique par conservation, plus pertinente en grandes cultures. Nous nous concentrerons en particulier sur les cultures de colza et de féverole.

4.1.1. Les parasitoïdes

Les parasitoïdes font essentiellement partie de la famille des hyménoptères tels que les *Tersilochus sp.* (Hymenoptera: Ichneumonidae) et de quelques familles de diptères appartenant essentiellement à la famille des Tachinidae (Diptera: Tachinidae). Ils effectuent principalement leur cycle aux dépens des stades juvéniles de nombreux insectes (œufs, larves et nymphes) en pondant à l'intérieur (endoparasite) ou à la surface (ectoparasite). Les insectes parasitoïdes sont de manière générale spécialistes, visant un hôte spécifique, d'où leur utilisation en lutte biologique pour réguler une espèce particulière.

Deux ravageurs importants du colza, les altises (Chrysomelidae : *Psylliodes chrysocephala*, Linnaeus, 1758) et les méligèthes (Nitidulidae : *Brassicogethes aeneus*, Fabricius, 1775), peuvent être régulés par des parasitoïdes (Figure 4). Cependant, ces derniers dépendent de ressources florales, notamment en nectar, pour leur survie, leur longévité et leur fécondité (Gillespie et al., 2016; Tylianakis et al., 2004; Vollhardt et al., 2010). De plus, étant hôte-spécifique, l'application de pesticides peut avoir des effets délétères majeurs pour eux, car une fois dans leur hôte, ils sont sans moyen d'évitement. Sur féverole, un autre ravageur important, le puceron vert du pois (Aphididae : *Acyrtosiphon pisum*, Harris, 1778) peut aussi être parasité par des parasitoïdes (ex : Braconidae : *Aphidius ervi*, Haliday, 1834; Luquet et al., 2021).

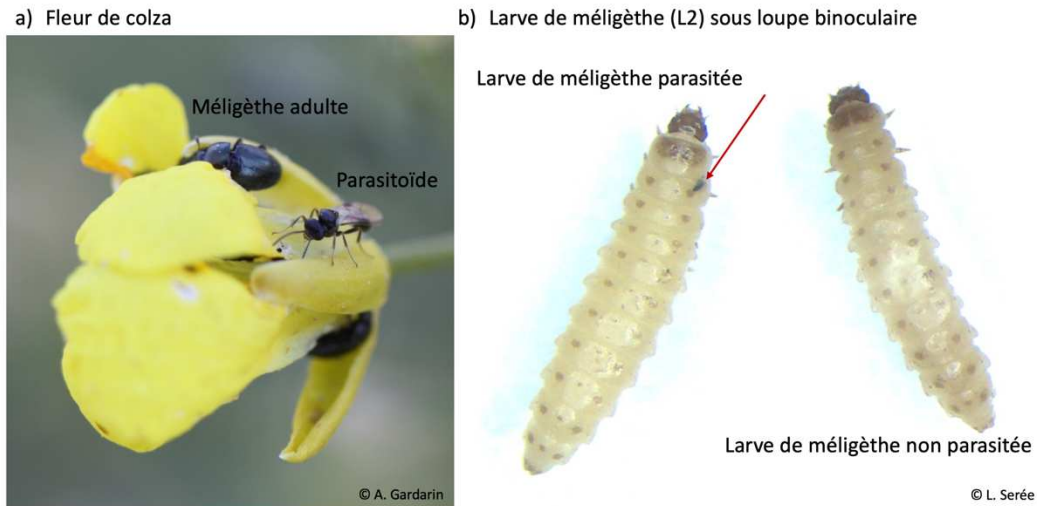


Figure 4 : Photo a) d'un parasitoïde sur une fleur de colza et b) d'une larve de méligèthe parasitée ou non.

4.1.2. Les prédateurs généralistes

Les principaux arthropodes prédateurs sont les coccinelles (*Coleoptera: Coccinellidae*), les carabes et les staphylins (*Coleoptera: Carabidae* et *Staphylinidae*), les larves de syrphes (*Diptera: Syrphidae*), les chrysopes (*Neuroptera: Chrysopidae*), les araignées (*Araneae*), les opilions (*Opiliones*) ainsi que certaines punaises (*Hemiptera: Heteroptera*) ou acariens (*Acari*). Il est intéressant de se focaliser sur des arthropodes prédateurs généralistes (Symondson, Sunderland, et Greenstone, 2002). En effet, la non-exclusivité de leur lien trophique leur permet de survivre en l'absence du ravageur visé, ceci permettant un contrôle des ravageurs sur le long terme (Boreau de Roince et al., 2010). A contrario, un large spectre d'hôtes et de proies, entraîne une dilution de la prédation sur le ravageur visé (Duffy et al., 2018). De plus, la compétition et la prédation intragilde peuvent nuire à l'efficacité du contrôle biologique (Bertrand, 2015 ; Grass et al., 2017 ; Bosc et al., 2018).

Les oiseaux et les chauves-souris insectivores sont également des auxiliaires généralistes mobilisables dans des stratégies de lutte biologique et participent au service de régulation biologique (Charbonnier et al., 2014; Maine etBoyles , 2015; Martin et al., 2013; Tschumi et al., 2018). Par exemple, sur luzerne, les oiseaux peuvent diminuer l'abondance des charançons de 33 % (Kross et al., 2016). Toutefois, des connaissances sont à produire quant au rôle réel des oiseaux dans la régulation biologique. En effet, il est avéré que les oiseaux consomment de fortes quantités de méso-prédateurs, surtout pendant la phase de nourrissage des oisillons au printemps. Les syrphes et les coccinelles peuvent représenter jusqu'à 77 % des proies consommées par les moineaux friquets sur céréales (Grass et al., 2017). En contexte forestier, les araignées peuvent représenter 75 % de la biomasse des proies

consommées par les mésanges charbonnières (Naef-Daenzer et al., 2000). Ainsi, les oiseaux peuvent diminuer le service de régulation des insectes phytophages en accroissant la prédation intragilde.

Contrairement à la lutte biologique classique, qui engage un ennemi naturel unique face à un ravageur de culture, la LBC repose sur l'action conjuguée d'un cortège d'auxiliaires (Tricault, 2010). Cependant, les méthodes de lutte actuelles (mécaniques, chimiques) visent généralement un seul bioagresseur. Elles peuvent engendrer des déséquilibres au sein de la communauté des prédateurs et des phytophages et, potentiellement, laisser une niche vacante pour d'autres espèces phytophages. C'est pourquoi l'approche communauté, malgré sa complexité, est importante dans la compréhension des chaînes trophiques et des implications en termes de régulation biologique dans les agroécosystèmes afin de fournir des mesures de gestion des habitats adaptées.

4.2. Les leviers mobilisables pour favoriser les régulations biologiques dans les champs cultivés

4.2.1. Favoriser l'action des auxiliaires par les systèmes de culture

Les systèmes de culture ont des effets significatifs sur les dynamiques et les densités de populations de nombreux taxons et influent donc sur les services qu'ils peuvent rendre. Par exemple, l'agriculture biologique promeut la diversité des micro-organismes et des espèces prédatrices qui peuvent contrôler les bioagresseurs des cultures (Tuck et al., 2014). Une récente méta-analyse a mis en évidence que l'agriculture biologique a un meilleur potentiel de lutte biologique contre les ravageurs et les pathogènes, mais pas pour les adventices dont les niveaux d'infestation sont bien supérieurs en agriculture biologique que conventionnelle (Muneret et al., 2018). Toutefois, des pratiques spécifiques, telles que les types et les quantités de pesticides appliqués, les rotations de cultures, les différentes variétés, les niveaux de diversification ou les niveaux de fertilisation, pourraient potentiellement être des facteurs plus importants des niveaux d'infestation des ravageurs que les types de système de culture 'biologique' et 'conventionnel' (Muneret et al., 2018).

Par ailleurs, la réduction du travail du sol favorise des communautés d'arthropodes prédateurs, dont les coccinelles, les araignées, les fourmis, les parasitoïdes (Marti et Olson, 2007; Sharley et al., 2008) et augmente le contrôle biologique (Tamburini et al., 2016). La diversification des cultures dans l'espace et dans le temps, ainsi que la mise en place de couverts végétaux d'interculture, permettent également d'augmenter les abondances des prédateurs et de réduire les dommages causés aux cultures par les herbivores (Letourneau et al., 2011). Cependant, certaines pratiques peuvent favoriser des proies

alternatives, qui détournent les ennemis naturels des insectes phytophages. Cela peut d'une part diminuer le service de régulation (ex : les collemboles sont des proies appréciées par les arthropodes prédateurs tels que les carabes), mais d'autre part être un atout dans le maintien des populations d'auxiliaires dans la parcelle en l'absence de ravageurs (Chailleux et al., 2014).

A des niveaux trophiques supérieurs, les oiseaux et les chauves-souris sont eux aussi impactés par les pratiques culturales, notamment le travail du sol et l'utilisation de produits phytosanitaires. L'arrêt des herbicides leur est généralement plus bénéfique que le non travail du sol (Barré et al., 2018 ; Barré et al., 2018b). Il a été mis en évidence que l'abondance des oiseaux et des chauves-souris insectivores est positivement corrélée à celle des arthropodes (Benton et al., 2002 ; Charbonnier et al., 2014), et est plus élevée dans les systèmes conduits en agriculture biologique (Freemark et Kirk, 2001 ; Wickramasinghe et al., 2003).

4.2.2. Favoriser l'action des auxiliaires par l'aménagement du paysage et la conservation des habitats

Les milieux semi-naturels sont des milieux très divers, allant des prairies extensives aux haies en passant par les bandes fleuries et enherbées. Ces milieux fournissent plusieurs ressources clés pour le cycle de développement des ennemis naturels, comme des hôtes et des proies de substitution, du nectar et du pollen dont certains prédateurs et parasitoïdes adultes ont besoin pour atteindre leur maturité sexuelle et donc se reproduire, des sites d'hivernation, mais aussi des refuges lors des travaux ou traitements sur la parcelle, ou encore des conditions microclimatiques favorables (Landis, Wratten, et Gurr, 2000). Les aménagements écologiques et les habitats semi-naturels revêtent une importance toute particulière dans les régions à dominante de cultures annuelles. En effet, ces systèmes sont fortement perturbés et les ressources apportées fluctuent de manière considérable au cours d'une année. A certains moments de la saison culturale, les ressources apportées par la culture ne répondent pas aux exigences écologiques des espèces (ex : absence de pollen, nectar ; perturbation du sol lors de l'hivernation et du développement larvaire de nombreux insectes et araignées). Cependant, lors de la phase de croissance de la culture, celle-ci peut être source de proies importantes pour les prédateurs ou d'hôtes pour le développement des parasitoïdes. La dynamique source-puit entre cultures annuelles et habitats semi-naturels s'inverse donc au cours du temps ('*spillover effects*', voir Rand, Tylianakis, et Tschardtke, 2006; Blitzer et al., 2012; Tschardtke et al., 2012).

Bianchi, Booij et Tschardtke (2006) relèvent dans une méta-analyse, que des paysages comprenant une forte proportion d'habitats semi-naturels favorisent l'activité des populations d'auxiliaires dans 74 % des cas, comme par exemple les coccinelles (Woltz et Landis, 2014). D'autres travaux plus récents

ont également mis en évidence un effet bénéfique de la proportion d'habitats semi-naturels sur la biodiversité des organismes auxiliaires (vertébrés ou invertébrés), ainsi que sur les services de régulation des populations de bioagresseurs et de pollinisation (Chaplin-Kramer et al., 2011; Rusch et al., 2016; Holland et al., 2017). Néanmoins, la présence d'habitats semi-naturels ne se traduit pas systématiquement par une meilleure régulation des populations d'insectes phytophages des cultures (Karp et al., 2018). En effet, les habitats semi-naturels peuvent également servir de réservoir aux insectes phytophages, comme par exemple des méligèthes qui hivernent dans les éléments semi-naturels (Rusch et al., 2012). Par ailleurs, augmenter la proportion d'habitats semi-naturels dans des paysages avec peu de lisières (notion de connectivité) n'a pas d'effet sur l'abondance des arthropodes (Martin et al., 2019).

De plus, de nombreuses études ont montré un effet bénéfique des bandes fleuries sur l'abondance de divers groupes taxonomiques (Haaland et al., 2011) tels que les abeilles et les syrphes (Warzecha et al., 2018), les bourdons et les papillons (Korpela et al., 2013), les chrysopes, les coccinelles (Tschumi et al., 2016) ou encore les carabes (Lys et Nentwig, 1992). Cet effet positif des bandes fleuries sur les organismes est également lié à la durée d'implantation de celles-ci. Ainsi, des effets notables sur l'abondance des carabes ont été observés à partir d'une à trois années d'implantation (Lys et Nentwig, 1992), de trois à quatre années pour les araignées (Ganser et al., 2019), ou encore au bout de quatre à six années sur la richesse spécifique des oiseaux (Zollinger et al., 2013). Par ailleurs, la composition des espèces végétales semées dans les bandes joue un rôle important dans l'attractivité et l'accessibilité aux ressources nectarifères pour les espèces animales (Balzan, Bocci, et Moonen, 2014 ; van Rijn et Wäckers, 2016). En outre, les bandes fleuries, en augmentant l'abondance ou la diversité des ennemis naturels, peuvent également améliorer le service de régulation des insectes phytophages (Holland et al., 2008; Tschumi et al., 2015, 2016b; Pollier et al., 2019) et notamment le parasitisme des larves de méligèthes (Büchi, 2002). Elles améliorent également d'autres services comme la pollinisation, la conservation de plantes et insectes rares, la réduction de l'érosion ou encore apporter une valeur esthétique et récréative (Wratten et al., 2012). Toutefois, des effets neutres des bandes fleuries ont également été rapportés sur l'abondance des staphylins, des coccinelles, des hyménoptères parasitoïdes ou encore des araignées (Hausammann, 1996 ; Sutter, Albrecht, et Jeanneret, 2018).

Enfin, l'effet des bandes fleuries dépend également du contexte paysager dans lequel elles s'intègrent. Certaines études ont montré qu'elles avaient un effet plus marqué lorsqu'elles sont loin des bois ou dans des paysages simples (Haenke et al., 2009 ; Saunders et Luck, 2018). D'autres études ont mis en évidence que l'effet le plus fort sur l'abondance des auxiliaires est constaté lorsque l'ajout de bandes fleuries se fait au sein de paysages à complexité intermédiaire (Grab et al., 2018) ou forte (Woltz et al., 2012).

Des connaissances sont donc à produire sur les effets des bandes fleuries sur les populations d'auxiliaires à divers niveaux trophiques, ainsi que sur les interactions entre prédateurs et mésoprédateurs et les conséquences sur la régulation biologique en grandes cultures, autres que les céréales. En effet, en favorisant l'abondance des araignées, des chrysopes mais également des oiseaux, les bandes fleuries pourraient accroître la prédation de ces derniers sur les mésoprédateurs, ce qui entraînerait un dis-service dans le processus de régulation biologique.

De plus, peu de connaissances sont disponibles sur l'efficacité des bandes fleuries selon le système de culture dans lequel elles sont implantées. A l'instar des études sur le paysage, nous pouvons supposer (i) que la mise en place d'une bande fleurie pourrait être d'autant plus efficace qu'elle est insérée dans un système de culture valorisant cette diversité accrue en favorisant son transfert dans la parcelle et en favorisant les mécanismes de régulation ou (ii) que les bandes fleuries sont les plus efficaces dans des situations appauvries en ressources et en habitats (ex : en agriculture conventionnelle), par effet de contraste avec les moindres ressources présentes dans la parcelle (Scheper et al., 2013; Marja et al., 2019).

Ainsi, des connaissances sont nécessaires sur les interactions positives ou négatives entre les bandes fleuries et le paysage environnant, ainsi qu'entre les bandes fleuries et les systèmes de culture ou les pratiques agricoles des parcelles adjacentes. Ces connaissances permettront de piloter la gestion d'aménagements agroécologiques, en cohérence avec le contexte local et territorial dans lesquels ils s'inscrivent.

4.3. Mobiliser les concepts de l'écologie pour l'étude des agroécosystèmes

4.3.1. La compréhension des relations proies-prédateurs et des interactions trophiques comme fondement de la gestion agroécologique de la santé des cultures

La gestion des ravageurs de culture, tout en réduisant les perturbations physiques (ex : travail du sol) ou chimiques (ex : intensité d'utilisation de produits phytosanitaires, en particulier les insecticides), nécessite de connaître leur période de présence sur les cultures et le réseau trophique dans lequel ils s'inscrivent, c'est-à-dire les interactions trophiques entretenues avec les autres maillons de ce réseau, dont les relations de proies-prédateurs. Un réseau trophique est un ensemble de chaînes alimentaires en relation les unes avec les autres au sein d'un écosystème (Figure 5). Ces chaînes alimentaires peuvent être influencées et modulées par des processus '*bottom-up*' ou '*top-down*' (Singer et al., 2014).

L'approche 'bottom-up' s'appuie sur les caractéristiques du couvert végétal pour limiter le développement des insectes phytophages et leurs dégâts, tandis que l'approche 'top-down' consiste à stimuler les populations de prédateurs pour réguler les insectes phytophages ravageurs des cultures (Gurr et al., 2003). La première approche repose principalement sur l'impact des techniques agricoles sur le fonctionnement du couvert et des insectes phytophages (travail du sol, choix variétal, nutrition azotée), en permettant de stimuler les mécanismes de défense du couvert cultivé et ses capacités de compensation et d'évitement. La deuxième approche repose majoritairement sur des pratiques agricoles à l'échelle du paysage et sur la gestion des habitats et la mise en place d'aménagements paysagers à proximité des parcelles, afin de favoriser le développement des auxiliaires des cultures (Juhel, 2017). Cependant, ces processus de régulation 'top-down' peuvent également conduire à de la prédation intragilde (Bosc et al., 2018), à de la compétition ou à de l'hyper-parasitisme, ce qui peut entraîner un dis-service dans le processus de régulation biologique.

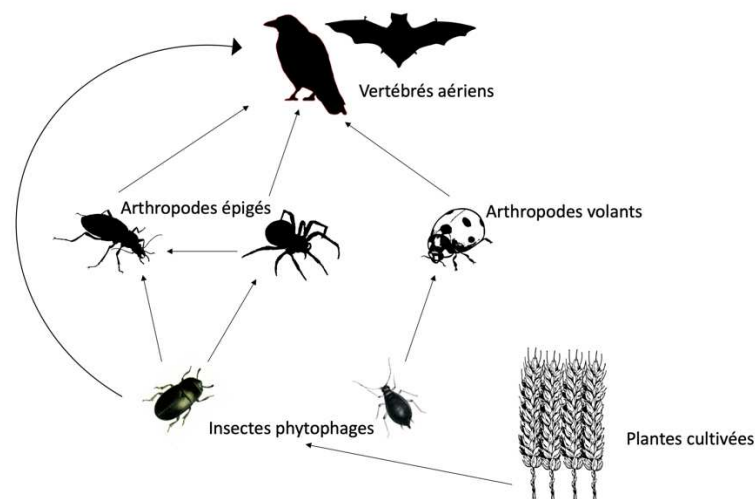


Figure 5 : Exemple de réseau trophique (simplifié) au sein d'un agroécosystème. Les plantes cultivées sont consommées par des insectes phytophages eux-mêmes prédatés par des vertébrés ou des invertébrés qui peuvent également se prédateur au sein d'une même guildes⁵.

Il existe un débat dans la communauté scientifique sur le rôle de la biodiversité dans la fourniture de fonctions et de services (BEF : '*Biodiversity and Ecosystem Functioning*'), et notamment sur les conséquences de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Plusieurs articles ont mis en avant que la perte aléatoire de biodiversité peut réduire la production de biomasse, le piégeage du carbone, les taux de décomposition de la litière et la stabilité de la biomasse, ou encore accroître le développement de maladies (Plas, 2019). Une biodiversité élevée aurait donc un effet positif sur diverses fonctions de l'écosystème (Meyer et al., 2016). Cependant, il semblerait que seules certaines espèces de

⁵ Ensemble d'espèces appartenant à un même groupe taxonomique ou fonctionnel qui exploitent une ressource commune de la même manière en même temps, donc partageant la même niche écologique.

la communauté assurent la majeure partie d'une fonction donnée. C'est un phénomène qui pourrait être associé à l'effet d'échantillonnage' ou '*mass effect*', qui se produit lorsque des communautés diverses sont plus susceptibles de contenir et d'être dominées par l'espèce la plus productive (Cardinale et al., 2006). Des recherches sont donc nécessaires afin de déterminer si peu ou au contraire beaucoup d'espèces sont nécessaires pour assurer le fonctionnement de l'écosystème, notamment au niveau des régulations biologiques.

La plupart des études BEF se sont concentrées sur les effets de la diversité taxonomique. Cependant, des mesures de la diversité fonctionnelle peuvent être de meilleurs prédicteurs du fonctionnement des écosystèmes (Gagic et al., 2015; Plas, 2019). **L'identification des descripteurs des communautés d'ennemis naturels, afin de comprendre les relations multi-trophiques et favoriser les régulations biologiques, est un enjeu majeur dans les recherches en lutte biologique par conservation et gestion des habitats.**

4.3.2. Effets de l'abondance, de la diversité taxonomique et de l'équitabilité des communautés d'ennemis naturels

L'abondance et la diversité des espèces d'ennemis naturels améliorent généralement la régulation biologique des ravageurs des cultures (Dainese et al., 2019). La richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces au sein d'une communauté, est corrélée positivement à la probabilité qu'elles aient des traits bioécologiques⁶ et des fonctions complémentaires dans l'espace ou le temps (Deguine et Ratnadass, 2016). C'est un atout dans la mise en œuvre de la lutte biologique par conservation, car les diverses espèces vont prédateur à des stades différents et à différentes périodes dans la saison ou dans l'espace (Symondson, Sunderland, et Greenstone, 2002; Letourneau et al., 2009). Cette complémentarité entre espèces permet ainsi d'augmenter le potentiel de contrôle biologique des populations d'herbivores (Symondson, Sunderland, et Greenstone, 2002; Letourneau et al., 2009). Par exemple, les prédateurs généralistes comme les carabes, et les prédateurs aphidiphages comme les coccinelles, peuvent participer à la régulation biologique des populations de pucerons de manière synergique, c'est-à-dire de façon plus importante que la somme de leurs impacts individuels. En effet, il a été montré en laboratoire, que le déplacement des coccinelles sur des plants de luzerne, entraîne la chute des pucerons au sol, les rendant plus vulnérables à la prédation par les carabes (Losey et Denno, 1998). Thies et al. (2011) ont

⁶ Les traits biologiques (ex : caractérisant le cycle de vie, les potentialités de résistance, la morphologie) et écologiques (ex : sensibilité ou tolérance pour certaines caractéristiques de l'habitat, nutriments, salinité) ou « *traits d'histoire de vie* » représentent l'ensemble des caractéristiques relatives à la biologie des organismes ainsi que leurs relations avec l'environnement (Archaimbault et al., 2010).

également montré que les abondances de pucerons augmentaient de 97 % lorsque les prédateurs aphidiphages et les parasitoïdes étaient exclus, de 28 % quand seulement les prédateurs épigés étaient exclus et de 199 % lorsque tous (prédateurs épigés, aphidiphages et parasitoïdes) étaient exclus. Ces résultats soulignent les effets synergiques des différents prédateurs pour la régulation biologique des pucerons sur céréales en Europe. Dans une méta-analyse, Letourneau et al. (2009) ont montré qu'il y avait une relation forte entre la diversité des prédateurs et la diminution des herbivores dans les systèmes agricoles. L'augmentation de la richesse spécifique des prédateurs peut donc améliorer la stabilité de la régulation biologique dans le temps et l'espace. Néanmoins de potentiels effets négatifs de la diversité de ces prédateurs peuvent subvenir, tels que de la prédation intragilde, de l'hyper-parasitisme⁷ ou encore des changements de comportements (Finke et Denno, 2004; Bosc et al., 2018) (Figure 6). Par exemple, dans une étude, une plus grande richesse et équitabilité des communautés de parasitoïdes a augmenté le taux d'hyper-parasitisme et diminué le taux de parasitisme des pucerons sur blé (Gagic et al., 2012). Une autre étude a également révélé que lorsque les plants de luzerne étaient courts (après la coupe), les carabes étaient capables de grimper aux plantes et de s'attaquer aux momies⁸ de pucerons, réduisant le parasitisme et entraînant une augmentation des taux de croissance des populations de pucerons *Acyrtosiphon pisum* (Snyder et Ives, 2001). Une diversité taxonomique d'organismes élevée n'est donc pas forcément révélatrice d'un optimum de régulation des herbivores. De plus, la perte de diversité à travers les niveaux trophiques peut influencer les fonctions de l'écosystème encore plus fortement que la perte de diversité au sein des niveaux trophiques (Cardinale et al., 2012). Au-delà de la diversité, l'équitabilité⁹ des communautés de prédateurs et de pathogènes peut également être un atout dans le contrôle biologique de ravageurs, comme par exemple ceux de la pomme de terre (Crowder et al., 2010). Les mêmes mécanismes de complémentarité des niches, qui sous-tendent généralement les effets de la richesse en espèce, sont attribués aux effets de l'équitabilité (Crowder et al., 2010).

⁷ Comportement d'une espèce parasitoïde qui parasite une autre espèce parasitoïde.

⁸ Stade pupe immobile des parasitoïdes de pucerons.

⁹ Régularité dans la distribution des abondances des espèces qui composent une communauté.

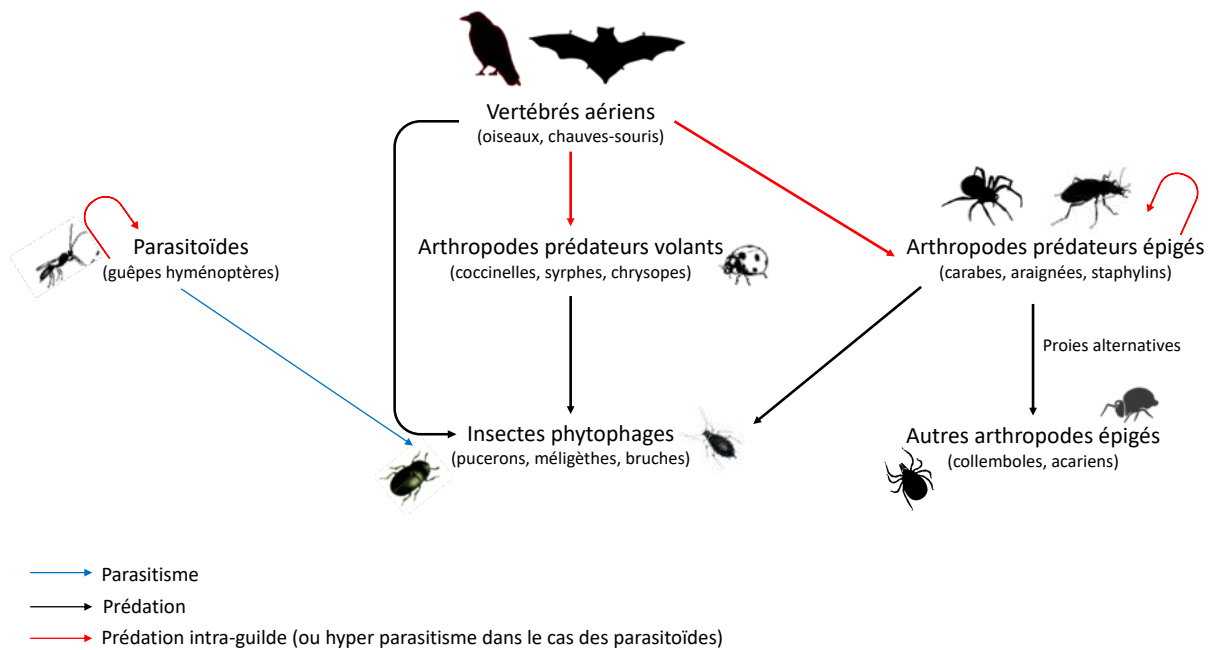


Figure 6 : Exemple de réseau trophique avec des interactions positives (prédation, parasitisme) ou négatives (hyper-parasitisme, prédation intragilde) entre différents niveaux trophiques.

4.3.3. Utiliser les traits fonctionnels pour identifier les relations impliquées dans les régulations biologiques : approche traits-fonctions-services

Un trait fonctionnel peut être défini comme les caractéristiques morpho-physio-phénologiques qui ont un impact indirect sur la condition physique, via leurs effets sur trois composantes de la performance individuelle : la croissance, la reproduction et la survie (Violle et al., 2007). A cette définition, Pey et al., (2014), ajoutent la notion de traits comportementaux, mesurables à l'échelle individuelle. Deux types de traits sont distingués : (i) les traits de réponse, associés à une réponse aux facteurs environnementaux, tels que le stress ou les perturbations, et (ii) des traits d'effets, associés à un effet sur l'écosystème, tels que les réseaux trophiques ou les cycles biogéochimiques. L'approche par les traits permet de se soustraire à l'identité de l'espèce et ainsi de décontextualiser les mécanismes sous-jacents.

Selon les études, diverses métriques fonctionnelles reposant sur un seul trait (approche trait unique comme c'est le cas du CWM^{Encadré4} ou du CTI^{Encadré4}) ou sur la combinaison de plusieurs traits (approche multi-trait comme les indices de diversité fonctionnelle Fdis, ou RaoQ^{Encadré4}) sont proposées pour étudier les relations proies-prédateurs. Par exemple, Rusch et al. (2015) ont mis en évidence que la composition fonctionnelle des communautés d'arthropodes prédateurs du sol (carabes, araignées et staphylins), au travers du CWM de la taille du corps, de la stratégie de chasse et de l'habitat, prédit mieux les taux de prédation des pucerons que les variables d'activité-densité ou de richesse. Plus

précisément, ils ont montré que plus la taille moyenne des prédateurs au sol augmentait, plus les taux de prédation des pucerons diminuaient, tandis que la proportion d'araignées ayant une préférence pour les terres agricoles était positivement liée aux taux de prédation. Ils ont approfondi, en montrant que la distribution des tailles de ces prédateurs suggère que la prédation intra-groupe, ou intragilde, est un processus clé qui détermine la relation entre la composition de la communauté de prédateurs et le niveau de régulation des pucerons. Par ailleurs, Gagic et al. (2015) ont aussi mis en évidence que des mesures de diversité fonctionnelle multi-trait pouvaient mieux prédire les fonctions fournies par certains groupes animaux que les indices basés uniquement sur le nombre ou l'abondance des espèces.

La complémentarité fonctionnelle entre les espèces (à travers l'équitabilité fonctionnelle^{Encadré4}, une facette de la diversité fonctionnelle) est un concept majeur en écologie fonctionnelle. Elle est utilisée pour décrire la structure de la communauté et comprendre le fonctionnement de l'écosystème en termes de régulations biologiques. En effet, il est supposé que le partitionnement de niche diminue la compétition et augmente l'efficacité d'utilisation des ressources, notamment dans des environnements hétérogènes spatialement ou temporellement (Díaz et Cabido, 2001; Loreau, 2000), ce qui participe à fournir certains services écosystémiques, comme le contrôle biologique de ravageurs (Greenop et al., 2018). Dans le cas spécifique de la prédation, le partitionnement de niche permet une prédation à différents stades de vie des proies, à différents endroits et périodes de la saison (Rusch, Bommarco, et Ekbom, 2017), ce qui pourrait conduire à un meilleur contrôle biologique sur le long terme. La redondance fonctionnelle (c'est-à-dire lorsque plusieurs espèces ont le même effet sur un processus de l'écosystème) peut également permettre un meilleur contrôle biologique à long terme lorsque la disparition d'une ou plusieurs espèces après une perturbation peut être compensée par les espèces restantes.

Ainsi, au sein d'un niveau trophique donné, les traits (ex : taille, régime alimentaire) peuvent permettre de comprendre (i) l'effet de ce niveau trophique sur un processus et / ou un service écosystémique ; (ii) la réponse de ce niveau trophique aux niveaux trophiques supérieurs ; et (iii) l'effet de ce niveau trophique sur les niveaux trophiques inférieurs (Lavorel et al., 2013). Cette approche trait-fonction sera mobilisée dans le cadre de cette thèse afin de mieux comprendre les relations de prédation à l'échelle des communautés, sur plusieurs niveaux trophiques, et d'évaluer les potentiels de régulation biologiques sous l'influence de la gestion des agroécosystèmes.

Encadré 4 : Indices de diversité fonctionnelle par une approche trait unique ou multi-trait

CWM : La moyenne pondérée d'un trait à l'échelle de la communauté ou '*Community Weighed Mean*' correspond à la moyenne des valeurs d'un trait (ex : taille des individus, stratégie de chasse), pondérée par l'abondance relative de chaque espèce portant la valeur de trait. Cette métrique peut être vue comme définissant les traits dominants d'une communauté et être directement liée à l'hypothèse de Grime (1998), qui considère que les traits des espèces les plus abondantes déterminent les processus de l'écosystème (Ricotta et Moretti, 2011).

CTI : L'indice trophique de la communauté ou '*Community Trophic Index*' est un indicateur de niveau trophique moyen, qui prend en compte les variations du régime alimentaire au sein des communautés. C'est une approximation de la hauteur trophique (Jeliazkov et al., 2016).

La diversité fonctionnelle est définie comme la distribution de la diversité et de l'abondance des traits au sein d'une communauté (Mason et al., 2005).

Feve : L'équitabilité fonctionnelle est définie par la régularité de la distribution des traits dans une communauté (Mason et al., 2005).

Fdis : La dispersion fonctionnelle est la distance moyenne dans l'espace multidimensionnel des traits des espèces individuelles par rapport au centroïde de toutes les espèces (Laliberté et Legendre, 2010).

RaoQ : L'entropie quadratique de Rao décrit la variation de la composition des traits des espèces au sein de la communauté, pondérée par leur abondance relative (Spake et al., 2016).

Synthèse – Protection agroécologique des cultures

Afin de s'appuyer sur la biodiversité, plutôt que sur des intrants, pour assurer la régulation des ravageurs de culture, il est nécessaire : (i) de mieux comprendre le rôle des auxiliaires et des interactions proies-prédateurs à travers une approche fonctionnelle des communautés et (ii) de mieux comprendre les effets des combinaisons de bandes fleuries et de systèmes agricoles reposant sur de moindres perturbations qui peuvent renforcer le contrôle biologique.

Les effets des bandes fleuries ou de pratiques agricoles (au travers d'indicateurs de perturbations ou d'une typologie de système de culture) sont relativement bien étudiés sur l'abondance et la diversité des prédateurs, ainsi que sur le service de régulation biologique en interaction avec le contexte paysager dans lequel ils s'inscrivent. Néanmoins, les connaissances restent extrêmement lacunaires concernant les possibles interactions entre les effets des bandes fleuries et des systèmes de cultures. Or, ces connaissances pourraient être utiles au déploiement d'infrastructures et de pratiques agroécologiques efficaces, dans une démarche de lutte biologique par conservation, dans la région d'étude.

Les relations multi-trophiques entre proies et prédateurs restent encore insuffisamment étudiées et sont probablement fortement contexte-dépendants (ex : effets des activités humaines, ressources du paysage). Elles nécessitent donc d'être appréhendées sous l'angle fonctionnel et taxonomique, afin de mieux comprendre les mécanismes en jeu dans les processus de régulations biologiques. Cela permettra de mieux orienter les aménagements agroécologiques et les pratiques agricoles, afin qu'ils soient pertinents pour la protection agroécologique des cultures reposant sur la biodiversité.

5. Problématique

Dans une optique de gestion agroécologique de la santé des cultures, la gestion des espèces phytophages doit reposer plus amplement sur la régulation effectuée par les prédateurs et les parasitoïdes. Néanmoins, de nombreuses incertitudes demeurent quant à leur rôle réel dans la régulation biologique. En effet, tous les phytophages ne réagissent pas à une augmentation des prédateurs. Est-ce lié à des interactions négatives entre la diversité des prédateurs et la régulation biologique selon les pratiques et les aménagements mis en place ? Relativement peu d'études se sont intéressées à toute la chaîne trophique, c'est-à-dire aux interactions plante – herbivore - méso-prédateur et prédateur. Selon la méta-analyse de Mäntylä, Klemola, et Laaksonen (2011), seulement une étude en milieu agricole tempéré a analysé cela.

Par ailleurs, les effets des bandes fleuries et les effets des systèmes de culture sur la biodiversité sont relativement bien connus, mais ce n'est pas le cas de l'interaction entre ces deux composantes et des services de régulation.

D'autre part, peu d'études prennent en compte simultanément la prédation et le parasitisme. En effet, selon la méta-analyse de Chaplin-Kramer et al. (2011), seules deux études sur les 46 analysées ont évalué ces deux services en même temps et seulement une prenait en compte les impacts de multiples prédateurs sur les insectes phytophages. De même, peu d'études prennent en considération plusieurs insectes phytophages simultanément. Les niveaux de contrôle biologique par les oiseaux insectivores restent également méconnus, notamment dans la détermination des taux de prédation et des effets en cascades des insectivores sur les dégâts et le rendement des cultures (Orłowski et al., 2014). L'approche communauté multi-trophiques est donc particulièrement intéressante pour évaluer les fonctions et les services écosystémiques résultant de la biodiversité tout en prenant en compte les interactions trophiques entre les espèces.

En outre, la majorité des études comparent les systèmes de culture qualitativement. Ainsi, elles comparent les modes de culture « agriculture biologique » ou « agriculture de conservation des sols » à « agriculture conventionnelle », ou bien catégorisent le type de travail du sol (labour, travail du sol simplifié, semis-direct) pour en évaluer l'impact sur la biodiversité et les services de régulation. Néanmoins, ceci ne permet pas de prendre en compte la forte variabilité de pratiques qui peut exister au sein d'un même mode de conduite, ni le report de pratiques. Par exemple, dans les systèmes en non labour, le désherbage mécanique (ex : faux-semis) et chimique (utilisation d'herbicides) peut être plus ou moins intensif en fonction des exploitants et entraîner des effets contrastés sur la biodiversité. Finalement, assez peu d'études vont au-delà de la catégorisation des systèmes de culture « agriculture biologique », « agriculture de conservation des sols » et « agriculture conventionnelle ». Ainsi les organismes présents dans un champ cultivé subissent ou non des perturbations physiques et chimiques

via la combinaison de pratiques de travail du sol ou de pesticides. Les ressources trophiques du milieu peuvent augmenter sous l'effet de mélanges d'espèces et d'insertion de bandes fleuries, et bénéficier à tout un cortège d'espèces. Il apparaît donc nécessaire de caractériser plus finement les systèmes de culture étudiés au travers d'indicateurs de perturbation physique, chimique et des ressources trophiques.

Enfin, malgré une expansion forte des études portant sur la multifonctionnalité des agroécosystèmes, peu d'études intègrent des indicateurs de régulations biologiques ou de services culturels autres que ceux monétarisés (ex : éco-tourisme), et encore moins d'études intègrent des fonctions dans les quatre catégories de services écosystémiques. De plus, les effets des systèmes de culture sur la multifonctionnalité et les bouquets de services restent largement méconnus.

Ainsi les objectifs de cette thèse visent à évaluer comment des **systèmes de culture contrastés** et des **bandes fleuries pérennes** modifient :

- (i) les **communautés** d'un point de vue taxonomique et fonctionnel à différents niveaux trophiques,
- (ii) le fonctionnement des agroécosystèmes en termes de **régulations biologiques** d'un complexe de bioagresseurs des grandes cultures,
- (iii) des **services culturels**,
- (iv) la **multifonctionnalité** des services de régulations et culturels en incluant un **volet économique et agronomique**.

Nous allons, à travers cette thèse, analyser comment les systèmes de culture affectent les réseaux trophiques, en s'appuyant sur un gradient de perturbations physiques ou chimiques induites par la fréquence de travail du sol ou l'application de pesticides. Nous consacrerons un volet conséquent aux régulations biologiques, afin d'explorer l'influence des systèmes de culture et de certaines pratiques agricoles combinés à la présence de ressources florales sur divers couples de prédateurs – proies à différents niveaux trophiques et de parasitoïdes – hôtes. Ce travail sera effectué sur deux cultures différentes : colza et féverole. Ensuite, nous intégrerons une perspective multifonctionnelle, en explorant les bouquets de services fournis par divers systèmes de culture, adossés ou non à une bande fleurie (Figure 7). Dans cette thèse, l'objectif n'est pas de relier les services les uns aux autres de façon directe, mais d'évaluer des systèmes de culture selon leur capacité à fournir plusieurs biens, fonctions ou services de façon simultanée.

La Figure 7, ci-dessous, servira de fil conducteur au fil des chapitres, afin de faire ressortir (i) les composantes du milieu étudié, (ii) les organismes et relations trophiques considérés et (iii) le ou les services écosystémiques fournis, s'il y a lieu.

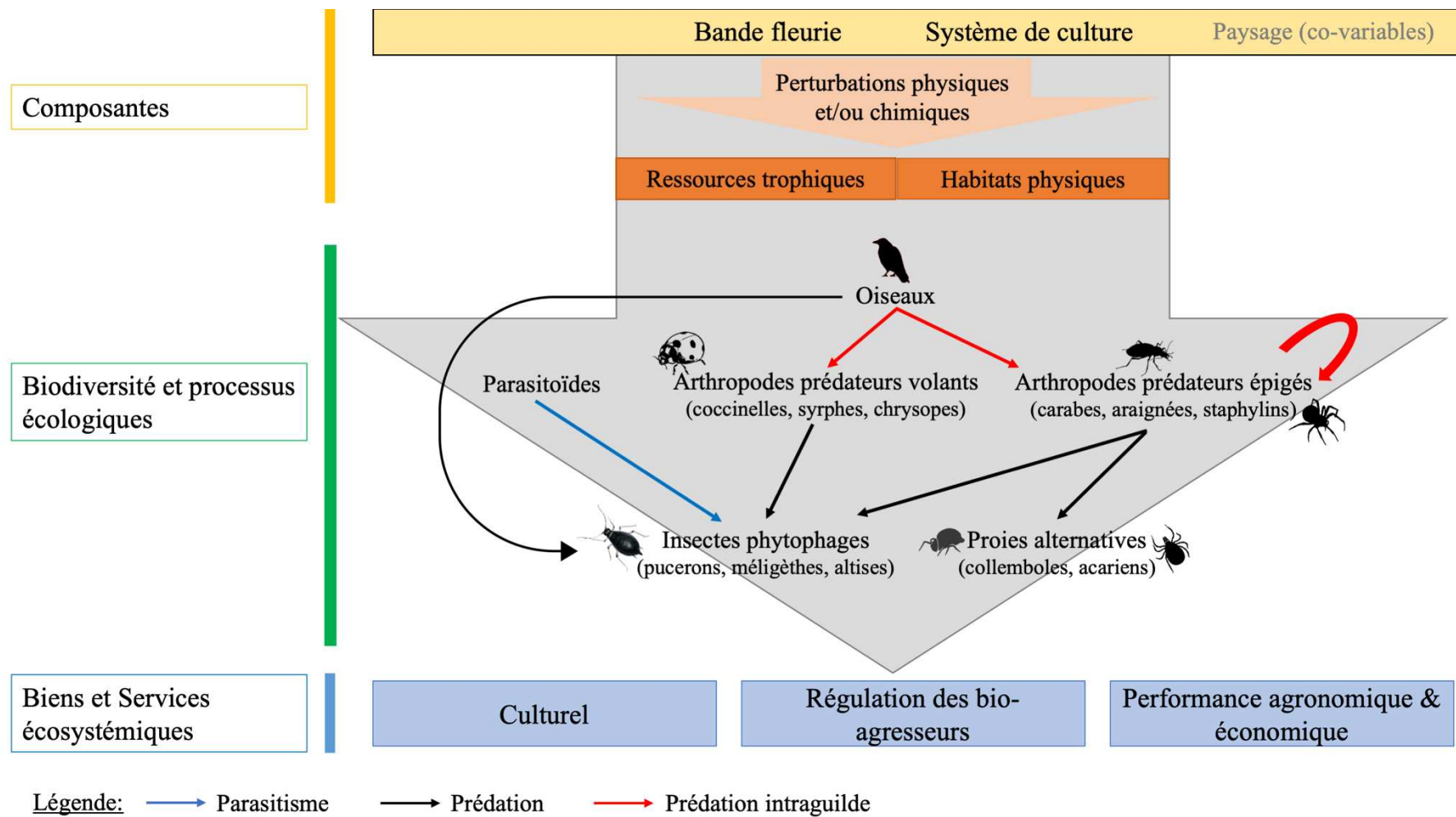


Figure 7 : Représentation schématique conceptuelle des effets des systèmes de culture au travers de gradients de perturbations physiques et/ou chimiques et des aménagements écologiques de type bande fleurie sur la biodiversité (en vert), leurs possibles interactions et les processus écologiques (flèches) et services écosystémiques en résultant (encadrés bleu). La composante biologique « parasitoïdes » ne sera pas explicitement mesurée : seul le processus de parasitisme sera évalué.

5.1. Questions et hypothèses de recherche

○ Question de recherche générale

Comment des systèmes de culture, combinés à des bandes fleuries, influent-ils la biodiversité présente, le fonctionnement des agroécosystèmes et les biens et services rendus ?

○ Hypothèse générale

Un **effet bénéfique de la combinaison de bandes fleuries avec des systèmes de culture minimisant les perturbations** (physiques ou chimiques) sur la biodiversité est attendu. En effet, cette combinaison pourrait permettre d'apporter des ressources trophiques dans ou à proximité des parcelles. Elle pourrait également recréer de l'hétérogénéité spatiale intra-parcellaire et aux abords de parcelles, offrant ainsi des niches écologiques et des habitats disponibles pour différentes espèces à différentes périodes de l'année, ce qui assurerait une meilleure répartition et exploitation des ressources au sein des chaînes trophiques, et favoriserait ainsi l'expression des processus de régulations biologiques. La combinaison de ces deux leviers devrait également améliorer la perception esthétique des parcelles agricoles.

Trois axes seront étudiés au travers de questions sous-jacentes à la question de recherche générale :

○ **Axe I : Interactions trophiques et services de régulation biologique**

a- Quelle est la réponse des communautés d'invertébrés et d'oiseaux face à l'insertion d'une bande fleurie ? Cette réponse dépend-elle du système de culture dans lequel elle est implantée ?

Hypothèses : L'insertion d'une bande fleurie aurait un effet positif sur l'abondance des individus des communautés des différents niveaux trophiques (arthropodes épigés et oiseaux), grâce à l'apport de ressources trophiques supplémentaires et complémentaires, ainsi qu'un habitat pérenne dans ou aux abords des parcelles.

L'effet de la bande fleurie sur les communautés devrait dépendre du système dans lequel elle est implantée. Nous faisons l'hypothèse que l'effet sera le plus fort dans les systèmes les moins perturbés, par synergie. Une hypothèse alternative serait que l'effet de la bande fleurie soit plus fort lorsque les perturbations dans la parcelle sont plus élevées et les ressources moindres, par effet de contraste.

b- Les bandes fleuries et les techniques agissent-elles de concert sur la régulation biologique des insectes phytophages ? Ces effets diffèrent-ils selon la culture (colza, féverole), le type de régulation (prédation et parasitisme) et les organismes suivis (altises, méligèthes, pucerons) ?

Hypothèses : Les bandes fleuries riches en ressources et les parcelles reposant sur de moindres perturbations chimiques ou physiques devraient être favorables à l'abondance

des prédateurs et au parasitisme. Ce qui affecterait négativement, directement ou indirectement, les ravageurs de culture.

L'effet de la bande, combiné au système de culture, devrait différer selon la phénologie de l'interaction proie-prédateur (ex : les altises doivent être parasitées plus tôt que les méligèthes) et de leurs besoins (ex : les parasitoïdes dépendent plus des ressources florales locales que les coccinelles pour vivre).

c- Quels sont les effets en cascade de l'exclusion des oiseaux sur la structure d'un réseau trophique ? Quels sont les effets de la diversité fonctionnelle de prédateurs sur les interactions trophiques et le potentiel de régulation des insectes phytophages ?

Hypothèses : Les oiseaux pourraient avoir un effet direct négatif sur les niveaux trophiques inférieurs, pouvant mener à de la prédation intragilde et ainsi favoriser indirectement les insectes phytophages.

Une diversité et une équitabilité fonctionnelle accrue des prédateurs devrait favoriser le potentiel de contrôle biologique d'insectes phytophages.

○ **Axe II : Services culturels**

Comment les états du milieu, générés par les pratiques agricoles ou la présence de bandes fleuries, sont-ils perçus par les citoyens, d'un point de vue esthétique et écologique ?

Hypothèses : Des parcelles agricoles ou des bandes fleuries avec plus de diversité (ex : interculture, espèces associées, adventices) devraient être jugées plus esthétiques et favorables à la biodiversité, que des parcelles ou des bandes fleuries avec un couvert homogène et peu diversifié ou présentant du sol nu.

○ **Axe III : Multifonctionnalité et bouquets de services**

Comment les systèmes de culture, adossés ou non à une bande fleurie, modulent l'expression des processus écologiques et la multifonctionnalité ?

Hypothèses : Il est attendu que la multifonctionnalité soit plus élevée dans les systèmes de culture avec de faibles perturbations physiques ou chimiques, combinées à des bandes fleuries. Des effets synergiques entre les indicateurs de régulations biologiques et culturels sont également attendus dans ces combinaisons, tandis qu'un compromis avec les indicateurs de performances économiques et agronomiques est attendu.

L'originalité de la thèse réside dans l'étude de la combinaison de leviers, souvent analysés séparément (système de culture, bande fleurie), par l'approche communauté (communautés multi-trophiques de prédateurs et communautés de phytophages des cultures) et multi-services, ainsi que par un couplage d'approches différentes (expérimentales et observations, taxonomique et fonctionnelle).

6. Organisation du manuscrit

Ce manuscrit se décompose en cinq chapitres. Cette première partie introductive a posé le contexte scientifique et socio-économique, amenant à la problématique de la thèse.

Dans la partie suivante seront présentés le dispositif d'étude, la démarche générale et les données acquises.

Le premier chapitre explorera les effets de l'insertion d'une bande fleurie au sein de systèmes de culture contrastés sur la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés d'oiseaux et d'arthropodes épigés (Question de recherche Axe I-a).

Le deuxième chapitre visera à identifier les combinaisons de bande fleurie et de systèmes de culture favorables à la régulation biologique d'insectes phytophages (Question de recherche Axe I-b). Ce chapitre se divisera en deux parties. Une première traitant de la régulation des altises d'hiver et des méligèthes du colza par le parasitisme (Chapitre 2.A). Une seconde traitant de la régulation des pucerons par les prédateurs aphidiphages et le parasitisme sur féverole (Chapitre 2.B).

Le troisième chapitre (Question de recherche Axe I-c) abordera le rôle des oiseaux dans les relations trophiques, dont la prédation intraguilde et la régulation d'insectes phytophages, d'un point de vue taxonomique et fonctionnel.

Le quatrième chapitre s'attachera à définir des critères pertinents pour évaluer le potentiel esthétique et naturel de bandes fleuries et des systèmes de culture, à travers la perception qu'ont les citoyens des états du milieu générés par les pratiques agricoles (Question de recherche Axe II).

Le cinquième chapitre évaluera la multifonctionnalité et les bouquets de services fournis par différents systèmes de culture, associés ou non à une bande fleurie au travers d'indicateurs de régulations biologiques et culturels issus des Chapitre 2, 3 et 4. Nous y associerons également des indicateurs de conservation de la biodiversité, de performances agronomiques et économiques (Questions de recherche Axe III).

Enfin, une discussion générale apportera une vision réflexive à ce travail de recherche afin de mettre en lien les résultats des différents chapitres, les avantages et limites du dispositif d'étude, ainsi que les perspectives de recherche.

Matériel et méthodes de la thèse



Crédits photos : Lola Serée (en haut) et Antoine Gardarin (en bas)

1. Dispositif expérimental : le réseau de parcelles

Afin d'étudier les effets de systèmes de culture agroécologiques variés et d'aménagements écologiques sur les services écosystémiques, un réseau de parcelles d'agriculteurs a été constitué dans le Bassin Parisien. Il s'étend sur les départements de l'Eure-et-Loir (28), des Yvelines (78) et de l'Essonne (91) (Figure 8). La région d'étude est à dominante agricole, très majoritairement en grandes cultures. Très peu d'élevage est présent dans la région. Des agriculteurs ont été rencontrés et choisis, afin de disposer d'une gamme de systèmes de grandes cultures contrastés. Une partie de ces agriculteurs faisait déjà partie de groupes, animés par les chambres d'agriculture, autour de la biodiversité ou de la réduction des traitements phytosanitaires (groupes DEPHY).

Le réseau de parcelles suivies est composé de 31 agriculteurs aux systèmes de culture contrastés. Au lancement du réseau, 10 agriculteurs étaient en Agriculture Biologique (AB), 9 en Agriculture de Conservation des Sols (ACS) (avec des degrés variables dans la mobilisation des trois principes) et 12 en agriculture conventionnelle ou intégrée, dont quatre sont considérés comme des témoins représentatifs de l'agriculture conventionnelle, car n'étant pas impliqués dans des démarches de réduction d'usages d'intrants, de travail du sol ou visant à favoriser la biodiversité. Depuis 2018, trois agriculteurs en ACS et deux conventionnels se sont convertis à l'AB et un agriculteur conventionnel est passé en ACS.

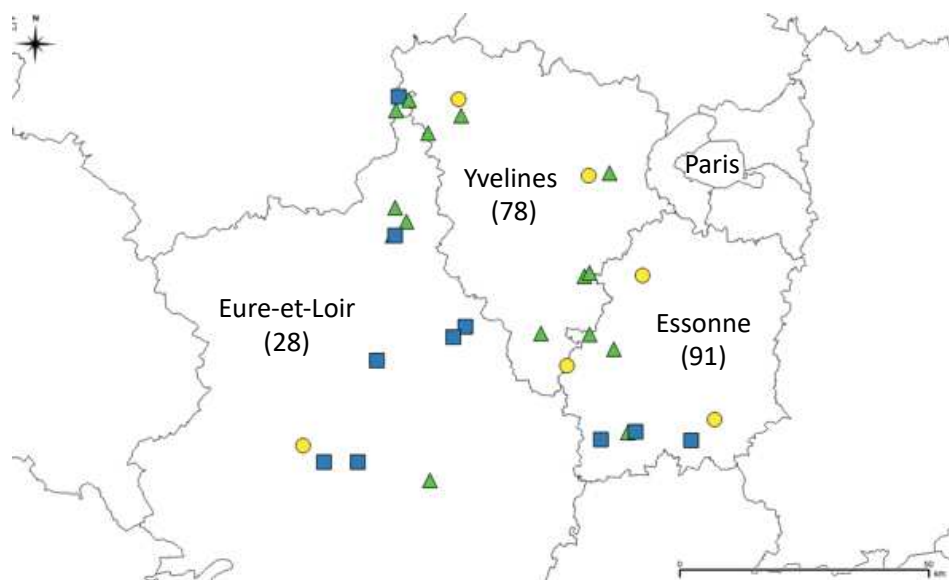


Figure 8 : Réseau de parcelles suivies sur les départements d'Eure et Loir (28), des Yvelines (78) et de l'Essonne (91). Les triangles verts représentent les parcelles suivies en agriculture biologique, les carrés bleus celles suivies en agriculture conventionnelle et les ronds jaunes celles en agriculture de conservation des sols.

Une ou deux bandes fleuries multi-espèces ont été implantées chez 25 des agriculteurs du réseau durant l'automne 2018. Des couples de parcelles aménagées (avec une bande fleurie) et non aménagées (témoin sans bande fleurie) ont été sélectionnés, afin d'être comparés dans un même contexte paysager et pédologique et avec le même système de culture. L'analyse de ces couples de parcelles permet de prendre en compte la variabilité des contextes pédoclimatiques et paysagers du réseau d'étude.

Notre échelle d'étude sera celle de la parcelle. Le paysage sera pris en compte en utilisant des variables paysagères comme co-variables (ex : proportion d'habitats semi-naturels). L'échelle paysagère ne sera pas étudiée explicitement ici car nous avons souhaité orienter notre travail de recherche vers une échelle plus locale, gérable par l'agriculteur. De plus, de nombreux travaux récents suggèrent que le paysage aurait un effet moindre sur les services de régulations biologiques, lorsque les agroécosystèmes sont gérés de manière favorable à la biodiversité et à ses services de régulation biologiques (Chabert et Sarthou, 2017; Petit et al., 2017; Tamburini et al., 2016).

Nous avons également fait le choix de nous placer dans des paysages simplifiés, représentatifs de la région d'étude. Les aménagements paysagers ont des effets locaux bénéfiques potentiellement supérieurs dans ces paysages simples, où la superficie d'habitats naturels est faible (Tschardt et al., 2002).

2. Mise en place de bandes fleuries dans les parcelles agricoles

Les bandes fleuries implantées sont composées de 42 espèces indigènes, majoritairement pérennes et dont les semences sont, pour beaucoup, d'origine locale (nord du Bassin Parisien). Le choix du mélange semé est issu d'une expérimentation analytique menée à GRIGNON (2013-2017), visant à comparer les effets de mélanges d'espèces pérennes contrastés par leur diversité spécifique et fonctionnelle. La composition botanique a également bénéficié de l'expertise de l'association Hommes et Territoires. Les dates de floraison des plantes choisies s'échelonnent tout au long de l'année avec pour objectif d'apporter des ressources en dehors de la floraison du colza ou des légumineuses cultivées et permettre ainsi le maintien des populations d'auxiliaires. Les caractéristiques principales des espèces semées (période de floraison, accessibilité au nectar) sont répertoriées en ANNEXE 1. Les bandes fleuries seront décrites de manière fonctionnelle grâce à des relevés botaniques sur les bandes semées, ainsi qu'à l'analyse de traits associés ou non à la fourniture de ressources trophiques et d'habitats (nectar, pollen, date de floraison, architecture de la plante...) (Gardarin et al., 2018 ; Gontijo, 2019).

Les bandes fleuries mesurent entre 3 et 6 m de large et 400 à 800 m de long, pour une surface moyenne de 2500 m². Elles ont été semées en novembre 2018, à une densité de 13 kg/ha, soit 900 graines/m². Parmi les 29 bandes fleuries semées (4 des 25 agriculteurs ont deux bandes), 22 sont intra-

parcellaires, tandis que 7 sont adjacentes à une haie, un bord de chemin ou une bordure de végétation spontanée.

Le semis des bandes a été effectué par l'UMR Agronomie (par Gilles Grandeau, Dominique Le Floch et Éléonore Courteau), après une préparation minutieuse du sol, généralement réalisée au préalable par les agriculteurs. Une dizaine de bandes s'étant mal implantées en 2018 (mauvaise germination à cause de conditions trop sèches à l'automne 2018, ou bien trop d'adventices), elles ont été re-semées avec succès durant l'automne-hiver 2019-20. Durant l'année suivant le semis, la végétation des bandes était dominée par des espèces spontanées (vulpin, ray-grass, matricaire...). En général, une ou deux fauches réalisées en mai-juin ont été nécessaires pour empêcher leur montée à graines et réduire leur compétitivité, et ainsi permettre aux espèces semées, au développement plus lent, de s'installer. Cette fauche est cependant susceptible d'avoir eu des effets négatifs sur la faune présente dans les bandes. Les années suivantes, la seule gestion a consisté en une fauche ou un broyage unique, réalisé entre novembre et février. Chaque année, nous observons en moyenne 22 espèces semées par bande. Elles représentaient en moyenne 30 % de la couverture végétale en 2019, 66 % en 2020 et 70 % en 2021.

La Figure 9 présente quelques exemples de bandes fleuries à différentes périodes. L'évolution de la composition des bandes fleuries est présentée en ANNEXE 2.



Figure 9 : Exemples de bandes fleuries à différentes périodes de l'année (Crédits photos : Antoine Gardarin).

3. Les cultures suivies

3.1. Biologie des insectes du colza

3.1.1. Principaux ravageurs

Le colza (*Brassica napus L.*) est attaqué par des espèces généralistes, telles que les limaces et les pigeons, mais également par plusieurs espèces spécialistes des crucifères, telles que les méligèthes (*Brassicogethes aeneus*), les altises d'hiver (*Psylliodes chrysocephalus*) et les charançons (*Ceutorhynchus spp.*) (Figure 10).

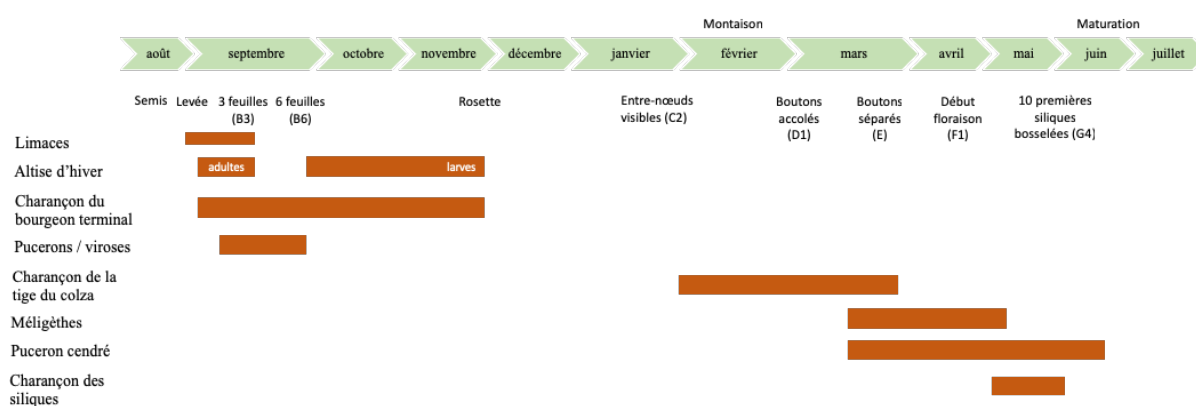


Figure 10 : Principaux stades phénologiques du colza et périodes à risques selon les ravageurs (sources : Terres Inovia).

Dans le cadre de cette thèse, nous nous focaliserons sur deux bioagresseurs majeurs du colza : les méligèthes et les altises d'hiver.

3.1.2. Les méligèthes – *Brassicogethes sp.* (Coleoptera : Nitidulidae)

Les premiers adultes arrivent sur la culture dès que les températures atteignent 12°C, afin de s'alimenter et de se reproduire sur le colza. Ils provoquent des dégâts dans les boutons floraux du colza, en y consommant du pollen et en pondant leurs œufs à l'intérieur de ceux-ci dès le début du printemps. Un mois plus tard, après s'être développées dans les fleurs, les larves tombent de la canopée et se nymphosent dans les premiers centimètres du sol. Les adultes de la nouvelle génération émergent au début de l'été (en juin) et volent vers les bords de champs pour se nourrir sur toutes les plantes en fleur (Figure 11). Ils migrent ensuite durant le milieu de l'été (mi-juillet) vers les habitats semi-naturels pour hiverner (Figure 11). La proportion d'habitats semi-naturels et leur proximité aux cultures (Juhel, 2017), ainsi que la proportion de colza dans le paysage l'année précédente (Rusch et al., 2012) ont donc un impact significatif sur la densité de populations des méligèthes présentes durant l'année en cours.

Les méligèthes peuvent être parasitées par trois espèces de parasitoïdes : *Tersilochus heterocerus*, *Phradis morionellus* et *Phradis interstitialis*. Des taux à 30-40 % de parasitisme ont été observés (Hokkanen, 2008), mais ceux-ci sont très variables, tombant parfois à 0 % (Büchi, 2002). Ces parasitoïdes sont des espèces univoltines et koinobiontes, c'est-à-dire que la larve hôte continue son développement tout en étant parasitée. Le parasitoïde se développe et se nymphose durant la phase de nymphose de l'hôte dans le sol. Après un mois, il devient un adulte qui passera l'hiver dans un cocon, dans le sol des champs de colza de l'année précédente, jusqu'au printemps suivant, où ils émergent et se dispersent dans de nouveaux champs de colza (Williams et Cook, 2010). Comme ils passent plus de neuf mois dans le sol, les parasitoïdes sont sensibles au travail du sol, contrairement aux méligèthes qui migrent vers d'autres sites pour hiverner (Rusch et al., 2012). De plus, le paysage et les techniques culturales jouent également un rôle dans les taux de parasitisme observés. En effet, l'augmentation de la proportion de colza dans le paysage est associée à une baisse du taux de parasitisme, probablement par effet de dilution (Thies, Steffan-Dewenter, et Tschamtkke, 2008; Riggi et al., 2017).

Les larves de méligèthes peuvent être prédatées par les carabes, les staphylins, les araignées ou encore les limaces durant leur phase de nymphose au sol (Gagnon, 2017; Öberg et al., 2011). Des taux de mortalité de 16 à 27 % dus aux prédateurs ont été enregistrés (Büchi, 2002). Des analyses de pièges photos et de caméras ont par ailleurs mis en évidence qu'elles pouvaient également être prédatées par des coccinelles et des oiseaux dans les boutons floraux (Gagnon, 2017). Des analyses génétiques ont appuyé ces résultats en mettant en avant que les méligèthes étaient des proies représentant une possible part importante du régime alimentaire de certains oiseaux (Orłowski et al., 2014).

Ainsi, les pratiques culturales et la mise en place de bandes fleuries apportant refuges et ressources trophiques aux auxiliaires revêtent donc un intérêt tout particulier comme méthodes alternatives de contrôle des populations de méligèthes.

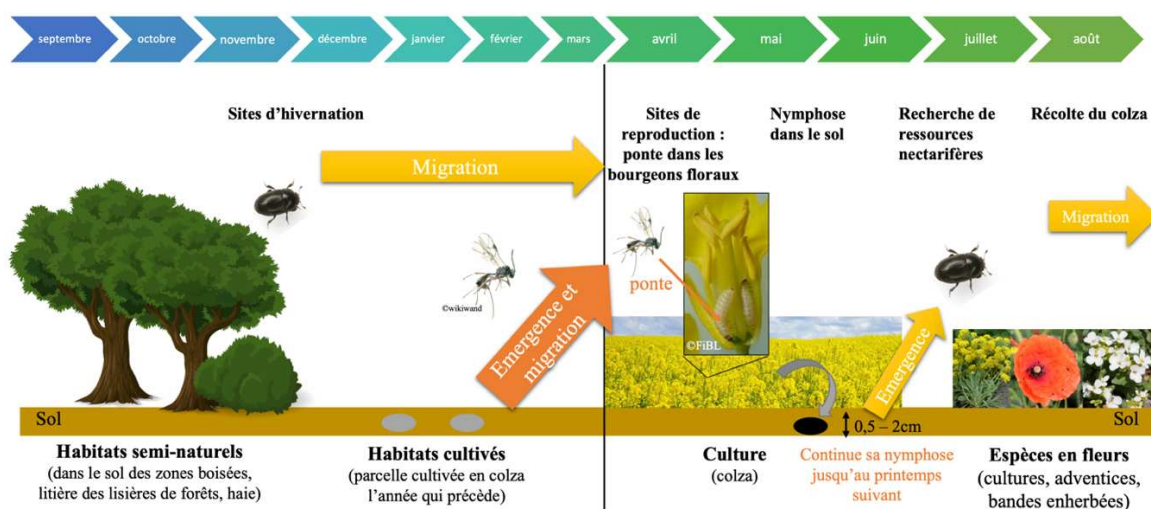


Figure 11 : Habitats fréquentés par les méligèthes au cours de leur cycle de développement. Le cycle de son principal parasitoïde, *Tersilochus heterocerus*, est présenté en parallèle en orange.

3.1.3. Les altises d'hiver-*Psylliodes chrysocephala* (Coleoptera : Chrysomelidae)

Au début de l'automne (fin août – début septembre), les altises d'hiver migrent vers les cultures de colza d'hiver pour se nourrir des cotylédons et des feuilles et s'y reproduire. Après la reproduction, les femelles déposent leurs œufs sur le sol, près des pieds de colza (cela peut avoir lieu durant tout l'automne et l'hiver si le climat est doux). Les larves minent les pétioles des feuilles et entrent ensuite dans la tige. A maturité, au printemps, elles quittent la plante et nymphosent dans le sol pendant 8 à 12 semaines. La nouvelle génération d'adultes émerge à la fin du printemps (à partir de mi-mai), se nourrit sur les feuilles, tiges et gousses du colza ou autres brassicacées. Au milieu de l'été (mi-juillet), elles entrent en estivation pour 1 ou 2 mois (abris de végétation, haies, bois) avant de reprendre leur activité en automne (Williams et Cook, 2010) (Figure 12).

Les larves d'altises peuvent être parasitées par des hyménoptères parasitoïdes tels que *Tersilochus tripartitus* et *Tersilochus microgaster* (Barari et al., 2005). Néanmoins, le niveau de parasitisme varie selon les années et les pays. Par exemple, en Allemagne, les niveaux de parasitisme au champ étaient de 25 %, 44 % et 23 % respectivement en 2001, 2002 et 2003 (Ulber et Wedemeyer, 2004) et seulement 10,8 % au Royaume-Uni en 2000 (Ferguson et al., 2006). La compréhension des déterminants de cette variabilité est une étape clé pour promouvoir la lutte biologique contre les ravageurs du colza. Tout comme les méligèthes, les prédateurs des altises d'hiver peuvent être des arthropodes du sol, tels que les carabes, les staphylyns et les araignées, lorsque les larves tombent au sol pour nymphoser (Ekbom et al., 2014). Il est également possible qu'elles soient consommées par certains oiseaux (Wilson et al., 1999). Néanmoins, étant protégées à l'intérieur des plants durant leur développement larvaire, elles ne sont exposées à la prédation que sur une courte période durant cette phase et sont peut-être davantage prédatées au stade adulte par les vertébrés aériens.

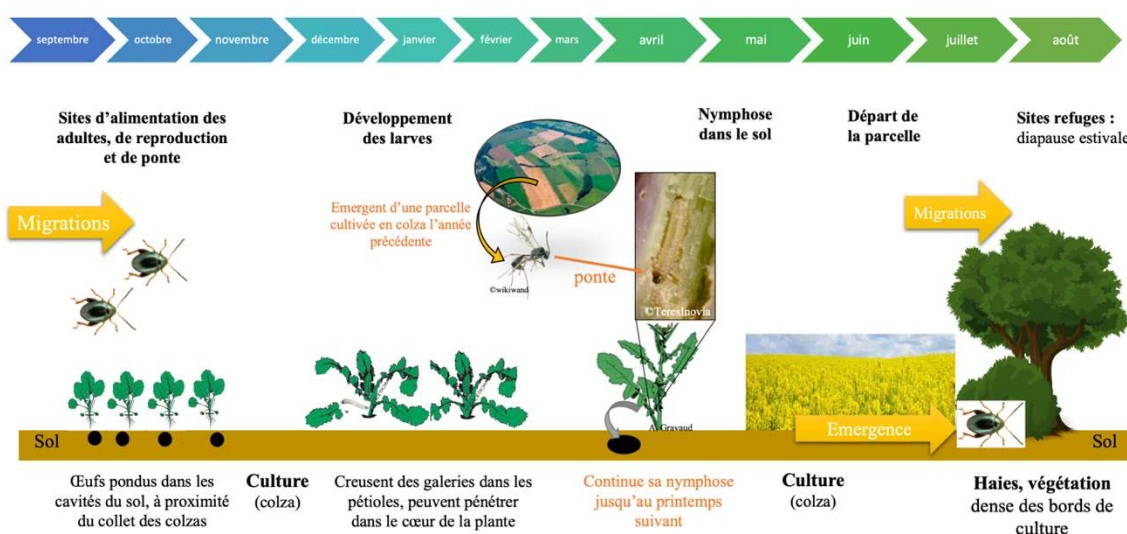


Figure 12 : Habitats fréquentés par les altises d'hiver au cours de leur cycle de développement. Le cycle de son principal parasitoïde, *Tersilochus microgaster*, est présenté en parallèle en orange.

3.2. Biologie des insectes de la féverole

Les principaux bioagresseurs de la féverole sont les pucerons (Hemiptera : Aphidoidea), les sitones (Coleoptera : Curculionidae) et les bruches (Coleoptera : Bruchidae). La bruche de la féverole, *Bruchus rufimanus*, arrive dans les parcelles un peu avant leur floraison en mai. Elle n'effectue qu'une génération par an. Les adultes pondent leurs œufs sur les gousses à partir de la fin du mois de mai jusqu'à début juin, puis les larves percent la gousse et la graine pour y achever leur développement. Les larves perforent un trou pour permettre à l'adulte de sortir, occasionnant de forts dommages aux grains préjudiciables pour la commercialisation en alimentation humaine (Figure 13). Alors que les prédateurs des bruches sont méconnus, leur principal parasitoïde est *Triaspis thoracica* (Hymenoptera : Braconidae). En mai, ce parasitoïde pond dans les œufs des bruches, puis la larve du parasitoïde se développe aux dépens de la larve de bruche, au sein de la graine. Depuis les parcelles et les lieux de stockage, les bruches et leurs parasitoïdes émergent des semences en été et en automne. Les bruches gagnent ensuite les sites où elles vont passer l'hiver (a priori haies, bosquets, bois). La biologie de leurs parasitoïdes à cette période n'est pas connue.

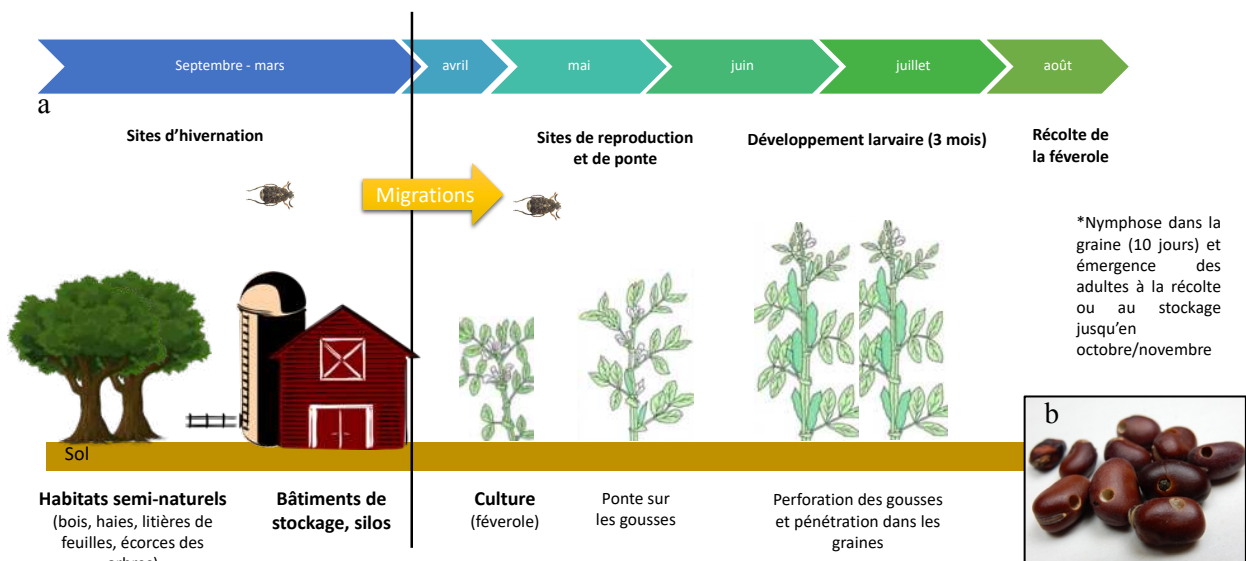


Figure 13: Cycle de développement de la bruche de la féverole (a) et (b) grains de féverole présentant des dégâts de bruches.

Les pucerons noirs sur féverole (*Aphis fabae*, Scopoli, 1763) forment des colonies qui restent accrochées aux plants. Ils ont un cycle de développement relativement court (45-52 jours) et produisent ainsi plusieurs générations d'individus parthogéniques et une génération sexuée successivement par an. Son activité de succion peut entraîner des pertes de rendement et même la mort de la plante entière (Völkl et Stechmann, 1998).

Les pucerons verts (*Acyrtosiphon pisum*, Harris, 1776) sont moins grégaires et ont la particularité de se laisser tomber au sol lorsque les plants sont agités, accroissant les risques de prédation au sol par les carabes par exemple. Ils causent des dégâts directement en s'alimentant sur les plantes et ainsi que par la transmission de virus (Nuessly et al., 2004).

Les principaux prédateurs de pucerons sont les coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae), les syrphes (Diptera : Syrphidae) ou encore les chrysopes (Neuroptera : Chrysopidae) (prédateurs aphidiphages). Par exemple, la densité de pucerons a été significativement réduite de 75 % en moyenne (sur l'ensemble des distances) dans les parcelles adjacentes à des bandes fleuries par rapport aux parcelles de pommes de terre sans bande fleurie. Cette diminution serait en lien avec l'augmentation simultanée des abondances de syrphes, coccinelles et chrysopes, ainsi que du nombre d'œufs dans les parcelles adjacentes aux bandes fleuries (Tschumi et al., 2016).

4. Résumé des échantillonnages et des données acquises

Cette partie présente de manière synthétique les différents relevés effectués au sein du réseau d'agriculteurs et méthodes employées afin de répondre aux questions de recherche soulevées. Diverses parcelles au sein du réseau d'agriculteurs sur les cultures d'intérêts ont été suivies de 2018 à 2020, mobilisant des piégeages, observations et de l'expérimentation. Le détail du matériel et méthodes est donné au sein de chaque chapitre.

4.1. Caractérisation des systèmes de culture étudiés et des itinéraires techniques des parcelles suivies

Des enquêtes réalisées auprès des agriculteurs (en collaboration avec Aude Barbottin de l'UMR SAD-APT) nous permettront de décrire plus finement leur système de culture grâce au relevé des itinéraires techniques mis en œuvre sur les parcelles suivies. Pour évaluer les effets des systèmes de culture sur la biodiversité et ses fonctions, les effets des techniques culturales et des aménagements seront traduits en indicateurs de perturbation physiques, chimiques, et de ressources trophiques, suivant un gradient (Figure 14). L'idée est d'analyser les relations entre les indicateurs développés et les différentes composantes biologiques étudiées ici, comme par exemple l'Intensité de Fréquence de Traitement (IFT) à mettre en relation avec les abondances de prédateurs ou de bioagresseurs. Nous avons réalisé au sein de chaque Chapitre des analyses exploratoires (de type ACP) des variables issues des itinéraires techniques des parcelles suivies (ex : nombre de passage de travail du sol, apport de matière organique dans la rotation, IFT insecticide, herbicide, total). La fréquence de travail du sol et l'IFT total ou insecticide sont ressortis comme les deux indicateurs les mieux corrélés aux axes, les plus discriminants et sur deux axes orthogonaux.

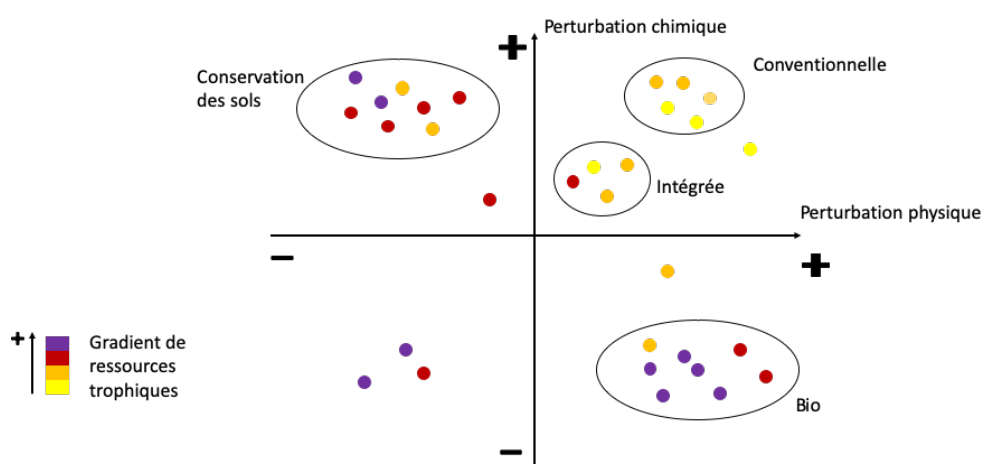


Figure 14 : Schéma théorique a priori de l'intensité de perturbation physique, chimique ou de ressources trophiques selon le type de système de culture.

- **Caractérisation des perturbations chimiques**

Afin de caractériser les perturbations chimiques des systèmes de culture étudiés, les Indices de Fréquence de Traitement (IFT) seront calculés. L'IFT comptabilise le nombre de doses de référence utilisées par hectare au cours d'une campagne culturale. Plus particulièrement, l'IFT total ou insecticide seront pris en compte. L'IFT total reflète en partie la pression de tous les produits phytopharmaceutiques utilisés sur les communautés étudiées mais ne tient pas compte de la toxicité des molécules actives. Nous utilisons l'IFT insecticide pour évaluer les effets directs de ces traitements sur les populations d'insectes phytophages, de parasitoïdes, de la faune épigée, des arthropodes volants et des oiseaux et indirects en diminuant la ressource en proies pour les niveaux trophiques supérieurs.

- **Caractérisation des perturbations physiques**

Pour caractériser les perturbations physiques des systèmes de culture étudiés nous tiendrons compte du nombre de passages de travail du sol effectués au cours d'une saison culturales (de la gestion de l'interculture qui précède à la récolte).

- **Caractérisation des ressources trophiques**

Les ressources trophiques peuvent être apportées par le système de culture (c.à.d. la parcelle) et la bande fleurie. Pour caractériser les ressources trophiques apportées par la bande fleurie ou les adventices dans la parcelle pour les auxiliaires, l'abondance de fleurs dont le nectar est accessible dans la bande fleurie, en bordure de parcelle, ou dans la parcelle est mesurée. Pour cela, nous avons réalisé des transects (20 points d'observations de 1 m² espacés de 2 m) au moment du vol des organismes et noté les espèces de dicotylédones présentes et leur stade. La densité de chaque espèce a également été notée en classes (Classe 1: 1 % ou moins ; Classe 2: 2-10 % ; Classe 3: 11-30 % ; Classe 4: 31-75 % ; Classe 5: 76-100 %). Les espèces offrant du nectar accessible ont ensuite été sélectionnés sur le stade des espèces fleurissant au bon moment, au regard de l'organisme considéré, et dont l'espèce produit du nectar réellement accessible sur la base de modèle morpho-métrique (Gardarin et al., 2021) ou du nectar extra-floral. La somme des recouvrements des espèces fournissant du nectar accessible est alors calculée et mise en corrélation avec les mesures de parasitisme et les abondances de prédateurs.

4.2. Constitution d'une base de données sur les traits fonctionnels des communautés de prédateurs

Pour mieux comprendre la réponse des communautés aux systèmes de culture, aux gradients de perturbations ou aux bandes fleuries et les possibles implications pour les régulations biologiques, nous avons mobilisé l'approche des traits fonctionnels. Sur la base de recherches bibliographiques et de données expertes, nous avons recueilli neuf traits pour les carabes, six pour les araignées et dix pour les oiseaux (Tableau 1), qui sont les trois taxons pour lesquels une identification à l'espèce a été possible.

Au sein de chaque chapitre, seuls les traits dont le taux de remplissage dépassait les 75 % ont été conservés. Lorsque deux sources existent pour un même trait et une même espèce, mais avec des modalités différentes, nous avons choisi la source la plus proche géographiquement ou par le type de milieu. Dans quelques cas, la valeur moyenne de la famille a pu être attribuée pour une espèce (cas notamment des carabes du genre *Amara* ou *Harpalus* dont plusieurs espèces ont été échantillonnées mais dont certaines espèces sont peu décrites fonctionnellement).

Tableau 1 : Recensement des traits fonctionnels mobilisés dans le chapitre correspondant pour les carabes, les araignées et les oiseaux. Une case pleine bleue indique pour chaque taxon que le trait considéré a été utilisé dans le chapitre 1 et une case verte pour le chapitre 3 (voir les chapitres concernés pour un détail des sources bibliographiques et hypothèses de réponse ou d'effet derrière chaque trait répertorié).

Trait	Carabes		Araignées		Oiseaux	
Régime alimentaire	■				■	
Taille	■	■	■	■		■
Affinité à l'humidité	■					
Stade d'hivernation	■					
Stratégie de chasse		■	■	■	■	■
Strate utilisée		■		■		■
Période d'activité annuelle		■		■		■
Période d'activité journalière		■		■		■
Mode de dispersion		■		■	■	■
Indice de spécialisation total					■	
Indice de spécialisation à l'habitat						■
Période de reproduction						■
Nombre moyen d'œufs par an						■
Proportion de vertébrés, invertébrés, plantes ou débris dans le régime alimentaire		■				■

4.3. Suivis effectués sur l'ensemble du réseau de 2018 à 2020 (Chapitre 1)

Au printemps, une semaine de piégeage barber et deux suivis d'oiseaux au printemps ont été réalisés sur l'ensemble des couples de parcelles adjacentes ou non à une bande fleurie, avant l'insertion de la bande fleurie (pour constituer un état initial de la biodiversité en 2018), puis pendant deux ans (en 2019 et 2020). 38 parcelles (soit 18 couples) ont été suivies chaque année pour les piégeages d'invertébrés épigés à l'aide des barber. 30, 26 et 22 transects oiseaux ont été réalisés respectivement en 2018, 2019 et 2020 (voir la Figure 16 pour les cultures suivies). Les pièges barber étaient positionnés à 5 et 30 m de la bande fleurie ou de la bordure de champ spontanée. Les suivis d'oiseaux ont été réalisés en tenant compte d'un rayon d'observation et d'écoute allant de 0 à 25 m et de 25 à 100 m de part et d'autre d'un transect de 100 m dans la bande fleurie ou sur le bord témoin.

4.4. Suivis effectués sur les parcelles de colza (Chapitre 2.A et 3)

Afin d'étudier l'effet des systèmes de culture et de la présence d'une bande fleurie sur la régulation de ravageurs du colza, nous avons récolté des larves d'altises et de méligèthes sur 25 parcelles en 2019 et 2020 à 5 et 30 m de la bordure (Chapitre 2.A). Nous avons mesuré le taux de parasitisme après mise en élevage des larves d'altises ou après observation sous loupe binoculaire des larves de méligèthes. Des relevés du recouvrement des plantes produisant du nectar ont été réalisés au moment du prélèvement des larves dans les parcelles de colza. Trois transects de 40 m avec 20 points d'observations d'1 m² (un point d'observation tous les 2 m) ont été menés dans la bande fleurie semée ou en bordure spontanée, ainsi qu'à 5 m et 30 m dans la parcelle.

Nous avons également mené une expérimentation avec des cages d'exclusion des oiseaux pour identifier leur rôle dans une chaîne multitrophique composée d'arthropodes prédateurs épigés, d'insectes phytophages et de proies alternatives (Chapitre 3). Cette expérimentation n'est pas liée à la présence d'une bande fleurie. Nous avons suivi 17 et 13 parcelles respectivement en 2019 et 2020. Nous avons mis en place des cages de 30 m² recouvertes d'un filet laissant passer les insectes mais pas les plus gros vertébrés tels que les oiseaux. Une zone témoin de la même dimension mais sans filet était matérialisée 100 m plus loin dans la même parcelle. Des suivis d'oiseaux et des piégeages barber pour échantillonner les communautés de prédateurs épigés (ex : carabes, araignées), d'insectes phytophages (ex : méligèthes, altises, cicadelles) et de proies alternatives (ex : collemboles, acariens) ont été réalisés dans chacune des zones 'cage' ou 'témoin' en mai 2019 et 2020.

Nous avons été limités dans notre panel de parcelles en colza et de systèmes de culture car très peu d'agriculteurs en AB ont cultivé du colza.

4.5. Suivis effectués sur les parcelles de féverole (Chapitre 2.B et 5)

Afin d'étudier l'effet des systèmes de culture et de la présence d'une bande fleurie sur la régulation de ravageurs de la féverole, nous avons observé et compté au champ les abondances de deux espèces de pucerons (*A. pisum* et *A. fabae*) et de leurs prédateurs aphidiphages. Ces observations ont été effectuées au printemps, entre fin avril et fin juin dans des parcelles de féverole d'hiver ou de printemps, en adaptant la période de comptage à la phénologie de la culture. Trois comptages espacés de 15-20 jours ont été réalisés. A chaque comptage, ont été déterminés deux transects de 50 m, parallèles à la bordure de champ ou à la bande fleurie et situés à 5 m et à 30 m dans la parcelle. Au niveau de chaque transect, nous avons compté sur 30 plants : le nombre de pucerons noirs (*A. fabae*) ou verts (*A. pisum*), le nombre de coccinelles, syrphes ou chrysopes et noté leurs stades (ex : œufs, larves, pupes, adultes) ainsi que le nombre de momies dorées, indicateur d'un puceron vert parasité. Des relevés du recouvrement en espèces fleurissant ont également été réalisés pendant la deuxième date de comptage. Trois transects de 40 m avec 20 points d'observations de 1 m² (un point d'observation tous les 2 m) ont été menés dans la bande fleurie semée ou en bordure spontanée.

Afin d'étudier l'effet des systèmes de culture et de la présence d'une bande fleurie sur la régulation de ravageurs de la féverole, nous avons également évalué les taux de parasitisme d'un autre insecte ravageur de la féverole : la bruche. Au moins cent gousses ont été collectées en juillet, juste avant la récolte, le long d'un transect de 50 m parallèle à la bordure de champ ou à la bande fleurie et situé à 5 m et à 30 m dans la parcelle. Nous avons laissé les gousses dans des sacs kraft pendant quatre mois. Puis, nous avons compté sur chaque graine le nombre de trous causés par les *Bruchus spp.* ou les parasitoïdes (Figure 15). Nous avons ensuite classé les graines en fonction du nombre de *Bruchus spp.* ou de parasitoïdes observés (par exemple : aucun dommage ; un *Bruchus spp.* et zéro parasitoïde ; deux *Bruchus spp.* et un parasitoïde).

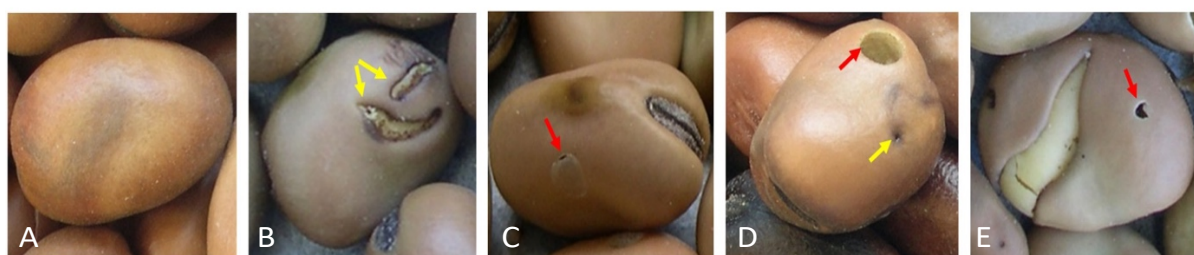


Figure 15 : Graines de féverole saines et infestées par *Bruchus spp.* (A) graine saine ; (B) dommages superficiels causés par une larve de bruche (flèches jaunes) qui s'est nourrie de la partie externe du cotylédon ; (C) tache circulaire ou fenêtre (flèche rouge) sur le tégument de la graine derrière laquelle se trouve encore une bruche adulte ; (D) graine infestée présentant un trou d'émergence (flèche rouge) d'une bruche adulte et le trou d'entrée (flèche jaune) et le chemin pris par une larve pour atteindre les cotylédons ; (E) trou d'émergence (flèche rouge) d'un adulte parasitoïde de bruche. (Source : Carrillo-Perdomo et al., 2019).

4.6. Enquête auprès de citoyens sur leur perception esthétique et envers la biodiversité des états du milieu générés par les systèmes de culture (Chapitre 4)

En préalable au chapitre sur la multifonctionnalité, il nous fallait déterminer un ou des indicateurs du potentiel culturel des parcelles suivies pour intégrer une dimension socio-culturelle. Par un sondage en ligne, nous avons fait classer à 500 répondants des photos de parcelles agricoles. Nous sommes passés par un institut de sondage (Kantar) pour obtenir un panel de répondants équilibré (ex : genre, âge, niveau d'étude) et situé dans les départements suivis (Yvelines, Essonne, Eure-et-Loir) et limitrophes (Loiret et Eure) pour rester dans un contexte de paysages ruraux similaires.

Les photos étaient présentées seules, correspondant à quatre périodes différentes de la croissance d'une culture (interculture, préparation du lit de semences, reprise de végétation en sortie d'hiver et fin de cycle), ou combinées en une séquence temporelle (frise composée de quatre photos, une par période mentionnée précédemment) afin de représenter les successions d'états végétatifs des trois systèmes de cultures majoritaires de la région (agriculture biologique, de conservation des sols ou conventionnelle). Nous leur avons également fait évaluer trois niveaux de diversité en espèces de bandes fleuries, combinées ou non à une fauche l'été. Nous avons demandé aux répondants de classer les photos ou les frises de la moins à la plus esthétique et de la moins à la plus à favorable à la biodiversité.

L'étude du classement des photos seules ou en séquence temporelle nous permettra de dégager comment certaines techniques culturales influencent la perception des états du milieu par les citoyens.

4.7. Indicateurs pour l'étude de la multifonctionnalité (Chapitre 5)

Pour étudier la multifonctionnalité et d'éventuels compromis ou synergies dans les niveaux d'expression des fonctions, biens et services fournis dans des systèmes de culture contrastés, adossés ou non à une bande fleurie, nous allons mobiliser les données des chapitres précédents. Nous avons choisi d'utiliser des indicateurs de biodiversité, de régulations biologiques et de services culturels en complément de ceux plus couramment employés que sont les performances agronomiques et économiques. Dix indicateurs seront évalués sur colza et neuf sur féverole.

Pour le colza, nous confronterons trois indicateurs de régulations biologiques (Taux de parasitisme des altises, des méligèthes (Chapitre 2.A) et somme des prédateurs épigés (Chapitre 3)), deux indicateurs de performances agronomiques et économiques (Rendement et marge semi-nette, Chapitre 5), deux indicateurs de services culturels (esthétisme de la bande fleurie ou de la parcelle, Chapitre 4) et trois

indicateurs de biodiversité (indices de diversité de Shannon des communautés d'oiseaux, d'araignées et de carabes, Chapitre 3).

Pour la féverole, nous confronterons quatre indicateurs de régulations biologiques (Taux de parasitisme des pucerons verts, ratio prédateur-proie syrphes ou coccinelle - pucerons (Chapitre 2.B) et taux de parasitisme des bruches (Chapitre 5)), trois indicateurs de performances agronomiques et économiques (Rendement, marge semi-nette et taux de grains bruchés, Chapitre 5), deux indicateurs de services culturels (esthétisme de la bande fleurie ou de la parcelle, Chapitre 4). Les indicateurs de biodiversité n'ont pas pu être évalués.

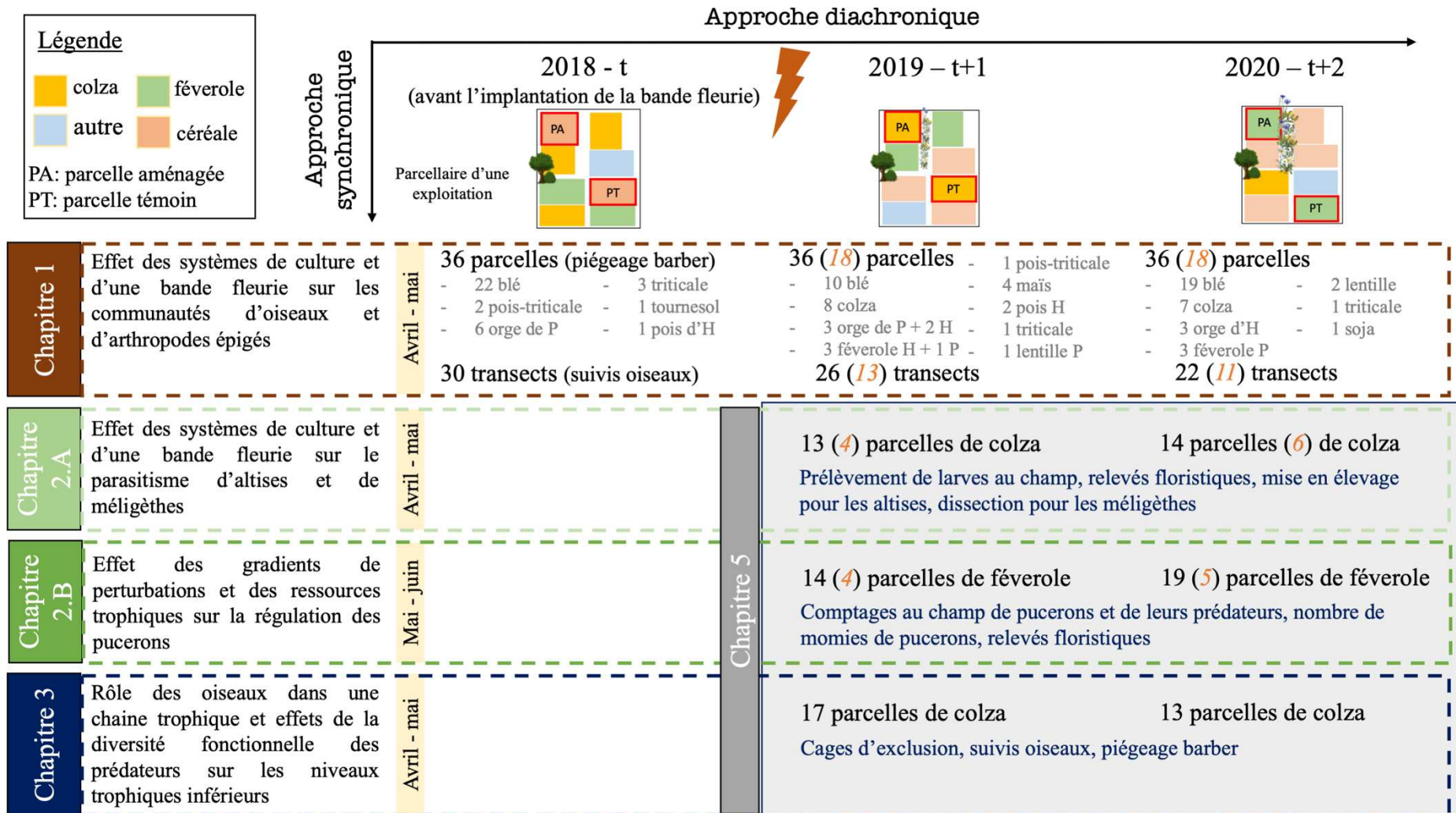


Figure 16 : Schéma synthétique méthodologique des suivis effectués au sein de chaque chapitre. Les chiffres entre parenthèse indiquent le nombre de parcelles suivies avec une bande fleurie.

*Chapitre 1 : Systèmes de culture et
bandes fleuries : une combinaison
de leviers à activer pour favoriser
la biodiversité à différents niveaux
trophiques ?*



Crédits photos : Antoine Gardarin

Résumé du Chapitre 1 : Interaction bande fleurie – système de culture

Intérêt et position du chapitre dans la thèse

Ce premier chapitre évalue les effets de l'insertion d'une bande fleurie pérenne et intra-parcellaire dans différents systèmes de culture sur les communautés d'oiseaux et d'invertébrés en comparaison de bordures de champs spontanées.

Nous étudierons comment ces effets se manifestent au cours des deux premières années suivant l'implantation de la bande fleurie sur l'abondance et la diversité de différents taxons, puis nous explorerons les effets sur différents traits de réponses (Figure I.0). Ce premier chapitre se veut plutôt descriptif des principales communautés d'oiseaux ou d'arthropodes épigés rencontrés pour les parcelles et paysages agricoles étudiés.

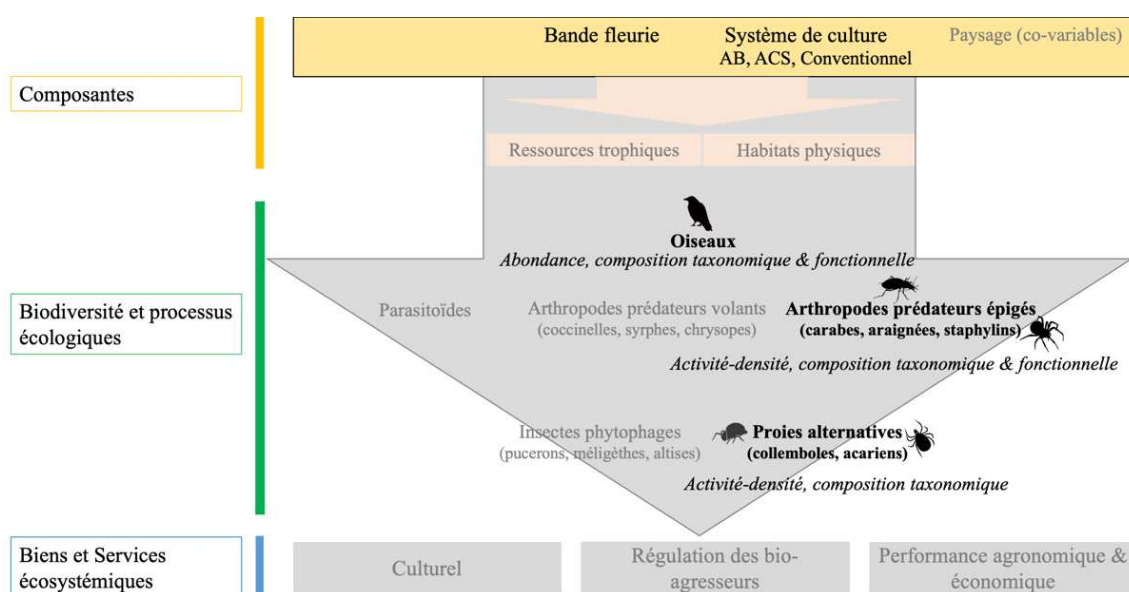


Figure I.0 : Schéma résumé des composantes étudiées dans le Chapitre 1 et les taxons suivis. Les variables utilisées sont indiquées en italique.

Contexte

Tandis que les études sur les effets des systèmes de culture et des aménagements agroécologiques sur la biodiversité et ses fonctions grandissent, les connaissances sur l'interaction entre ces deux composantes restent très lacunaires. La structure des communautés peut être influencée par la disponibilité des ressources, les conditions (micro)-climatiques et le régime de perturbation selon les exigences écologiques de chaque espèce. Notamment, les bandes fleuries peuvent apporter des habitats pérennes par l'absence de travail du sol et de pesticides ainsi que des ressources trophiques diversifiées et des conditions microclimatiques favorables à certaines espèces. Nous supposons que l'effet des bandes sera plus ou moins fort selon le type de système de culture adjacent (agriculture conventionnelle, biologique ou de conservation des sols), pouvant lui-même être source d'habitats favorables et de ressources.

Questions de recherche

- (i) Quel est l'effet de l'insertion d'une bande fleurie sur la structure des communautés d'invertébrés et d'oiseaux ?
- (ii) Cet effet dépend-il du système de culture dans lequel la bande est insérée ?

Méthodologie

Des couples de parcelles (avec et sans bande fleurie) ont été déterminées chez 25 agriculteurs. Un état initial des communautés d'oiseaux (à vue et à l'ouïe) et d'invertébrés (pièges barber) a été réalisé au printemps 2018 sur les couples de parcelles, avant la mise en place de la bande fleurie. Le même suivi a été réalisé après une et deux années d'implantation (2019 et 2020). Un focus sur les données de 2020, pour les couples de parcelles en céréales d'hiver a été effectué pour évaluer l'interaction entre la bande fleurie et le système de culture sur la composition fonctionnelle des communautés d'oiseaux, d'araignées et de carabes. Des indices mono-trait (CWM : moyennes pondérées de trait à l'échelle de la communauté) de ces trois taxons ont été calculés pour des traits fonctionnels dont nous supposons une réponse à la bande fleurie ou au système de culture et d'effet sur les régulations biologiques (ex : régime alimentaire, taille).

Résultats principaux

A l'échelle interannuelle, la composition des communautés d'invertébrés et les abondances de prédateurs épigés et d'oiseaux dépendent principalement de l'année étudiée et dans une moindre mesure du type de culture.

En 2020, sur les cultures de céréales d'hiver en 2020, les communautés de carabes ne sont pas influencées significativement ni par le système de culture, ni par la présence d'une bande, ni par leur interaction contrairement aux araignées et aux oiseaux. La mise en place d'une bande fleurie favorise davantage les abondances d'araignées dans les parcelles en agriculture biologique et celle des oiseaux dans les parcelles en agriculture conventionnelle. L'insertion d'une bande fleurie a un effet positif sur la proportion d'araignées chassant au sol dans les parcelles conventionnelles et un effet négatif sur celles tissant des toiles en nappe dans tous les systèmes de culture. Les communautés d'oiseaux sont plus abondantes et diversifiées dans les parcelles en agriculture de conservation, mais leur composition fonctionnelle ne varie pas.

Apports pour la thèse ou la recherche en générale

Nous montrons dans ce premier chapitre que l'effet des bandes fleuries varie selon le système de culture dans lequel on l'implante et selon les exigences écologiques du taxon considéré. L'analyse de la composition fonctionnelle des communautés nous apporte des éléments de connaissances sur les types fonctionnels présents. Par exemple, les communautés de carabes dans les céréales d'hiver sont constituées respectivement de 80, 53 et 87 % d'individus zoophages en agriculture biologique, de conservation des sols et conventionnelle. La proportion d'insectes consommée par les oiseaux reste relativement similaire entre les systèmes de culture (~30 %).

L'effet combiné des bandes fleuries et des systèmes de cultures sur les régulations des bioagresseurs nécessite cependant d'être mesuré plus finement et sur plusieurs cultures présentant des assemblages d'espèces différents. C'est ce que nous allons explorer dans le Chapitre 2.

Partenariats & stages

Cette expérimentation a bénéficié de l'appui technique de l'OFB et du PNR de la Haute Vallée de Chevreuse.

L'UMR SAD-APT a effectué les enquêtes auprès des agriculteurs pour le recueil des itinéraires techniques.

Les laboratoires Eco-entomologie et Arachne ont réalisé les identifications des arthropodes.

1. Introduction

1.1. Effets des systèmes de culture et des bandes fleuries sur l'abondance et la diversité des taxons

L'intensification de l'agriculture et la simplification des paysages des dernières décennies ont fortement participé à la baisse d'abondance ou de biomasse de nombreux taxons d'invertébrés (Hallmann et al., 2017) et de vertébrés tels que les oiseaux (Reif et Vermouzek, 2019) ainsi qu'au changement dans la composition des communautés (Gossner et al., 2016). Par exemple, Dross et al. (2018) ont observé un changement dans la composition des communautés d'oiseaux le long d'un gradient croissant de surfaces cultivées dans le paysage. Ces auteurs ont mis en évidence que les communautés d'oiseaux localement riches en espèces et dominées par des espèces généralistes ou spécialistes des prairies laissaient place à des communautés moins diversifiées et dominées par des espèces granivores spécialistes des terres arables. Une simplification et un changement dans la composition des communautés sont susceptibles d'altérer les fonctions exercées par cette communauté, notamment vis-à-vis des régulations biologiques.

Plusieurs leviers peuvent être mis en place à l'échelle de la parcelle et de l'exploitation agricole pour **limiter le déclin de la biodiversité en grandes cultures**. D'une part, **en réduisant l'intensité des pratiques dans les parcelles cultivées** (par exemple pas de recours au travail du sol, ou suppression des produits phytosanitaires), et d'autre part, **en préservant ou en recréant des habitats à proximité des parcelles cultivées favorables à la biodiversité** (ex : bandes fleuries, haies, jachères...). Plusieurs méta-analyses ont montré que l'agriculture biologique favorise des communautés (ex : oiseaux, carabes, plantes) plus abondantes et plus diversifiées que les systèmes de culture conventionnels (Bengtsson, Ahnström, et Weibull 2005; Tuck et al. 2014). L'agriculture biologique augmente en moyenne de 30 % la richesse spécifique des plantes, arthropodes et oiseaux confondus (Tuck et al., 2014). Toutefois les résultats sont très variables entre les études et les taxons considérés (Bengtsson, Ahnström, et Weibull 2005; Fuller et al. 2005). De même, l'agriculture de conservation des sols favorise l'abondance des communautés du sol tels que les bactéries, les champignons, les vers de terre anéciques (Henneron et al., 2015) mais aussi celle des arthropodes telles que les coccinelles, les araignées ou les fourmis (Marti and Olson, 2007). La richesse spécifique des araignées bénéficie également du non travail du sol, et augmente de 14,5 % par rapport au travail du sol conventionnel (Mashavakure et al., 2019). En revanche, ces systèmes défavoriseraient l'abondance des oiseaux spécialistes des milieux agricoles en comparaison avec des systèmes de culture conventionnels (Filippi-Codaccioni et al., 2009).

D'autre part, la mise en place de bandes fleuries à proximité ou au sein des parcelles cultivées, permet d'apporter des ressources alimentaires telles que du pollen et du nectar. Ces ressources favorisent la

fécondité et la longévité de nombreux organismes auxiliaires qui en dépendent totalement ou partiellement au cours de leur cycle de vie, tels que les parasitoïdes et certains prédateurs (Balzan et al., 2014; van Rijn et Wäckers, 2016). Ces aménagements fournissent également des proies et des hôtes alternatifs (ex : hôtes d'hivernation pour les parasitoïdes) qui viennent en supplément et souvent en complément des ressources déjà présentes dans la parcelle. Ils sont donc importants pour le maintien des auxiliaires (Landis et al., 2005). Enfin, ils servent aussi de zones refuges lorsque des interventions ont lieu dans la parcelle (traitements phytosanitaires, travail du sol, moisson), et maintiennent des conditions microclimatiques favorables au cours des saisons pour la reproduction, l'estivation ou l'hivernation (Landis et al., 2000). Dans des régions dominées par les grandes cultures annuelles, ces habitats pérennes à proximité des parcelles offrent des refuges non négligeables après les moissons pour le maintien des populations de petits vertébrés, d'insectes herbivores tels que les pucerons ou les orthoptères, et de leurs prédateurs respectifs (Humbert et al., 2012; Iuliano et Gratton, 2020; Villegas et al., 2013). Ils fournissent également aux oiseaux une gamme de ressources en plantes et invertébrés, en été comme en hiver (Vickery et al., 2002).

Dans une revue menée par Haaland, Naisbit, et Bersier (2011), les auteurs concluent que **les bandes fleuries semées abritent des communautés d'insectes plus abondantes et plus diversifiées que les habitats cultivés. Cela se traduit généralement par une augmentation de 16 % en moyenne du contrôle biologique des ravageurs de culture**, avec toutefois une grande variabilité dans les réponses entre études (Albrecht et al., 2020). L'origine de cette variabilité est cependant mal connue : dépend-elle des espèces phytophages étudiées ? De la composition en plantes semées des bandes fleuries ? Du contexte paysager dans lequel elles s'inscrivent ? D'interactions trophiques de type prédation intraguilde ? Ou bien encore d'interactions avec les pratiques mises en place dans la parcelle adjacente ? Une hypothèse possible est que la mise en place d'une bande fleurie pourrait être d'autant plus efficace qu'elle est insérée dans un système de culture valorisant la biodiversité, en favorisant son transfert dans la parcelle adjacente et ainsi les mécanismes de régulation. La littérature suggère cependant l'inverse, les bandes fleuries sont les plus efficaces dans des situations appauvries en ressources et en habitats (ex : en agriculture conventionnelle), par effet de contraste avec les moindres ressources présentes dans la parcelle (Marja et al., 2019; Scheper et al., 2013).

En agriculture biologique, bien que la présence de ressources (adventices, proies pour les prédateurs) soit généralement supérieure aux systèmes de culture conventionnels (Fuller et al. 2005; Gabriel et Tschamtko 2007; Kragten et al. 2011), le travail du sol fréquent défavorise de nombreuses espèces vivant dans ou à la surface du sol, notamment lors de la phase d'hivernation (Clark, Gage, et Spence 1997; Holland, 2004). L'ajout d'une bande fleurie pourrait alors apporter un habitat peu perturbé, complémentaire, et ainsi favoriser tout un cortège d'espèces, et leurs interactions (Boinot et al. 2019; Ganser, Knop, et Albrecht 2019). En revanche, en agriculture de conservation des sols, l'efficacité des

bandes fleuries sur l'abondance de divers organismes pourrait être moindre. En effet, les parcelles sont moins perturbées du fait de la réduction, voire de l'absence de travail du sol, conjugué à la présence de ressources alimentaires au travers des adventices et de proies alternatives (Henneron et al. 2015; Nichols et al. 2015).

Afin d'adapter les itinéraires techniques des différents systèmes de culture pour favoriser l'expression des processus écologiques, il est nécessaire de comprendre les déterminants de la variabilité des réponses des communautés aux perturbations et aux aménagements agroécologiques dans les agroécosystèmes et de hiérarchiser leurs effets. Il est également nécessaire d'identifier dans quel type de système l'efficacité de la bande fleurie est la plus élevée.

1.2. La variabilité de réponses des taxons réside pour partie dans leurs caractéristiques fonctionnelles

Une partie de la variabilité dans la réponse des différents taxons peut être expliquée par les traits fonctionnels des espèces et les types fonctionnels présents. Un trait fonctionnel est une caractéristique de l'individu, souvent moyenné à l'échelle de l'espèce, que l'on peut lier à son fonctionnement (ex : taille, mode de dispersion) et qui agit sur ses performances (Violle et al., 2007), c'est-à-dire sa reproduction, sa survie ou encore sa biomasse. Deux types de traits sont distingués : les traits de réponse, associés à une réponse aux facteurs environnementaux tels que le stress ou les perturbations, et les traits d'effets, associés à un effet de l'individu sur l'écosystème, tels que le fonctionnement des réseaux trophiques ou les cycles biogéochimiques.

Les types fonctionnels, plus pertinents à l'échelle des communautés, correspondent à un ensemble d'organismes ou d'espèces, partageant des réponses similaires à l'environnement biotique ou abiotique, comme (i) la disponibilité des ressources, (ii) les conditions (micro)-climatiques ou (iii) le régime de perturbation, et ayant des effets similaires sur le fonctionnement de l'écosystème comme la productivité primaire par exemple (Díaz and Cabido, 2001).

Les traits de réponse et les traits d'effets peuvent être intrinsèquement liés. Soit parce qu'ils sont les mêmes, soit parce qu'il existe un compromis entre les deux, comme par exemple entre l'acquisition et la conservation des ressources chez les plantes (Lavorel and Garnier, 2002). Il serait alors possible de prédire le fonctionnement de l'écosystème face à des changements environnementaux via l'analyse commune des traits de réponse en relation avec les facteurs environnementaux et/ou biotiques et des effets fonctionnels des espèces comme l'ont conceptualisé Lavorel et Garnier (2002) (Figure I.1). Selon l'hypothèse du rapport de masse (*mass-ratio hypothesis*), le fonctionnement des écosystèmes est piloté

par les traits des espèces les plus abondantes (Grime, 1998). Cela sous-tend une relation entre les traits moyens pondérés de la communauté et les processus écosystémiques, dont l'un des descripteurs est le CWM¹⁰ (Garnier et al., 2004). Les indices fonctionnels pondérés, comme le CWM, expliquent généralement mieux les fonctions des écosystèmes, ce qui démontre l'importance de prendre en compte la distribution de l'abondance des traits dans les communautés (Gagic et al., 2015). Enfin, l'approche par les traits permet de se soustraire à l'identité de l'espèce, elle-même souvent dépendante du contexte biogéographique, et ainsi de décontextualiser les mécanismes sous-jacents.

Ainsi utiliser le « Community Weighted Mean » comme descripteur des communautés pourrait nous permettre de mieux comprendre le lien entre pratiques agricoles et fonctionnement de l'écosystème.

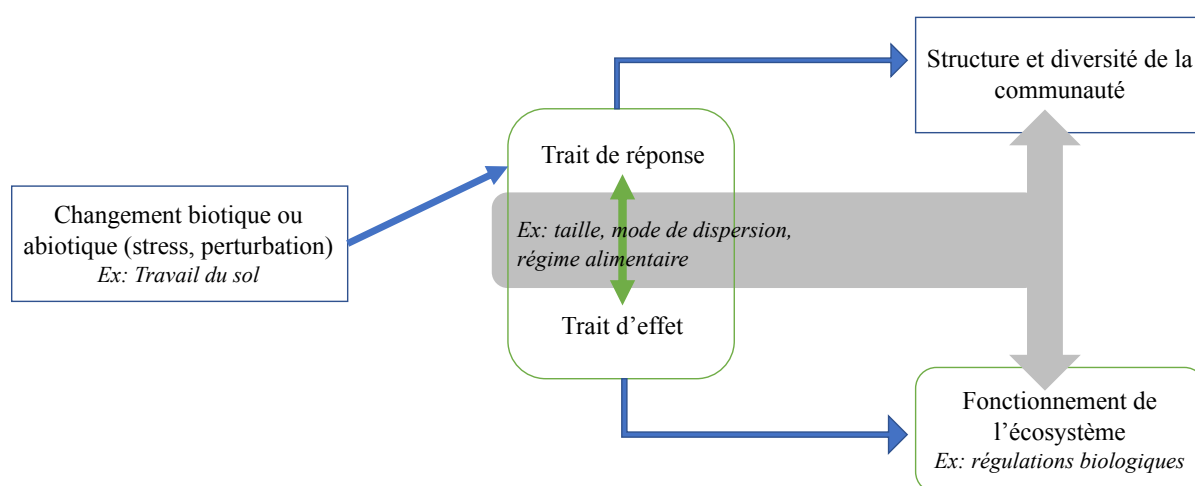


Figure I.1 : Cadre conceptuel qui relie les traits associés aux réponses à ceux qui déterminent les effets sur les écosystèmes. Adapté de Lavorel et Garnier, 2002.

1.2.1. Réponse à la ressource trophique des espèces présentes

La distribution des espèces dans le paysage et dans les parcelles cultivées est liée en partie aux ressources nécessaires à leur développement. Winqvist et al. (2014) ont montré que la richesse en espèces des carabes phytophages et omnivores diminue avec l'augmentation du rendement alors que celle des carnivores n'a pas été affectée, indiquant que les espèces carnivores deviennent plus dominantes avec l'intensification locale. Les rendements plus élevés sont souvent corrélés à un apport important d'engrais inorganiques et de produits phytosanitaires qui ont pour conséquences une réduction

¹⁰ CWM : Community Weighted Mean of traits, valeur des traits fonctionnels pondérés par l'abondance relative de chaque espèce.

de la diversité et de l'abondance des adventices (Geiger et al., 2010). Cela pourrait expliquer la diminution du nombre d'espèces phytophages et omnivores selon ces auteurs.

D'autres travaux ont mis en évidence qu'une plus grande richesse en espèces végétales peut favoriser les carabes se nourrissant de plantes (Harvey et al., 2008; Woodcock and Pywell, 2010). Par effet de débordement (Rand et al., 2006), la présence d'une bande fleurie, comprenant généralement une structure et une diversité de la végétation plus complexe que des bords de champ spontanés, pourrait impacter la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés d'arthropodes épigés présents dans les parcelles cultivées adjacentes. Cela pourrait interférer dans le type de régulation biologique effective, à savoir une prédation des graines d'adventices plutôt que des proies et insectes ravageurs. Néanmoins, cela ne semble pas vérifié puisque qu'une étude sur le colza a montré que le pourcentage d'espèces prédatrices dans les assemblages de carabes était deux fois plus élevé dans les parcelles adjacentes à une mesure agro-environnementale (ex : jachère fleurie, prairie) que dans les parcelles témoins (Boetzl et al., 2019).

L'absence de travail du sol dans les bandes fleuries et dans les parcelles conduites en agriculture de conservation des sols favorise l'abondance de détritivores, tels que les collemboles et les acariens, par la non-destruction de leurs habitats (Kladivko, 2001). Ces détritivores peuvent servir de proies à divers prédateurs tels que les carabes et les araignées et pourrait donc favoriser leurs populations (Roubinet et al., 2017). De même, l'absence de labour, en favorisant des invertébrés du sol tels que les vers de terre et les larves de carabes, bénéficie également aux oiseaux insectivores (Cunningham et al. 2004; Chiron et al. 2014). Néanmoins, les systèmes de culture sans travail du sol présentent généralement une plus grande banque de graines (Feldman et al., 1997), et les bandes fleuries, en apportant des ressources complémentaires ou supplémentaires à la parcelle dans le temps (notamment l'hiver), pourraient alors favoriser des communautés de carabes et d'oiseaux omnivores (Barré et al., 2018b).

A l'inverse des communautés de carabes dont la proportion de prédateurs semble augmenter avec l'intensité de gestion des parcelles agricoles, les oiseaux quant à eux voient leur proportion d'insectivores diminuer avec l'intensité d'utilisation de pesticides (Jeliazkov et al., 2016) ou le travail du sol (Filippi-Codaccioni et al., 2009).

Enfin, les bandes fleuries sont des éléments linéaires qui ont une grande longueur d'interface relativement à leur faible surface et qui apportent des ressources trophiques supplémentaires. Ceci pourrait favoriser les effectifs d'oiseaux spécialisés grâce à leurs capacités d'exploitation des ressources supérieures (Mills et al., 2020) mais ne devrait pas augmenter le nombre d'espèces.

1.2.2. Réponse au microclimat des espèces présentes

Les facteurs abiotiques tels que la température, la lumière et l'humidité sont importants et influencent davantage la sélection de l'habitat que les facteurs biotiques (Thiele 1977, dans Pfiffner et Luka 2003). Les systèmes de culture conventionnels, avec une forte densité de semis et une fertilisation élevée, ont généralement des couverts de culture plus denses, ce qui peut altérer le microclimat et défavoriser les espèces à affinité xérophile (adaptées aux milieux secs) (Pfiffner et Luka, 2003) ou héliophile et thermophile. En agriculture de conservation des sols, les densités de semis sont généralement plus denses pour parer aux problèmes de levé et accompagné d'association ou de couverts d'interculture qui maintiennent la couverture du sol et des conditions microclimatiques potentiellement plus humides. En agriculture biologique, les densités de semis sont généralement moins denses et les inter-rangs sont plus larges afin de permettre des opérations de désherbage mécanique pendant la croissance de la culture. Ces pratiques entraînent des conditions plus ouvertes et a priori un (micro)-climat plus chaud et sec, favorables aux espèces de carabes xérophiles. Cela se traduit par une abondance plus élevée de ces espèces dans les systèmes en agriculture biologique (Pfiffner and Luka, 2003). La présence d'une bande fleurie et les systèmes de culture conventionnels ou de conservation des sols devraient donc favoriser les carabes à affinité plus hygrophile par une couverture végétale plus dense contrairement à l'agriculture biologique.

1.2.3. Réponse aux perturbations selon les stades d'hivernations et les stratégies de chasse des espèces présentes

Deux grands types de perturbations peuvent être distingués dans les systèmes de culture : **les perturbations physiques (travail mécanique du sol) et les perturbations chimiques (traitements phytosanitaires), qui entraînent toutes deux des effets létaux (mortalité directe) ou sub-létaux (ex : changement de comportements, suppression de ressources et d'habitats)** (Desneux et al., 2007; Holland et Luff, 2000).

Les parcelles cultivées et leurs bordures, où la végétation est permanente et le travail du sol absent, constituent des sites d'hivernation, d'estivation ou de reproduction importants pour de nombreux arthropodes. En effet, ces habitats apportent des ressources et constituent des sites peu perturbés, réduisant la mortalité directe causée par le travail du sol ou la dégradation de l'habitat (Thorbeck et Bilde, 2004). Ainsi, Ribera et al. (2001), ont observé que les espèces de carabes hivernant au stade larvaire étaient uniquement associées aux sites de montagne moins gérés et non aux parcelles cultivées en céréales. En cause, la destruction des sites d'hivernation des larves par certaines pratiques agricoles. Les communautés d'araignées sont également impactées par le travail du sol. En particulier celles qui se

déplacent sur le sol et sur les surfaces végétales à la recherche de leurs proies sont favorisées par le non-travail du sol, notamment grâce à la présence de micro-habitats favorables aux stratégies de chasse en embuscade (Mashavakure et al., 2019). La présence d'une bande fleurie et l'agriculture de conservation des sols, où le travail du sol est absent, devraient donc favoriser des communautés de carabes hivernant au stade larvaire ainsi que des communautés d'araignées chassant au sol ou en embuscade par l'apport et le maintien d'habitats non perturbés physiquement.

Les perturbations chimiques et/ou physiques des pratiques agricoles induisent des changements dans la structure du couvert (de la culture et des adventices). Ainsi, en agriculture conventionnelle, un couvert dense et homogène n'est pas attendu pour être favorable aux oiseaux qui se nourrissent et nichent au sol, contrairement aux trouées plus fréquentes en agriculture de conservation des sols ou en agriculture biologique (ex: cas des alouettes, Odderskær et al. 1997; Donald et Morris 2005).

Ainsi, il est nécessaire de mieux comprendre les effets des systèmes de culture et des aménagements agroécologiques sur les communautés et leur rôle fonctionnel. Un changement de composition des communautés, associé à une baisse de la biodiversité générale, pourrait altérer le fonctionnement des agroécosystèmes et les services écosystémiques associés. Dans le cadre de l'agroécologie, le remplacement, total ou partiel, des pesticides au profit d'une régulation biologique, implique une exploration des effets conjoints de systèmes de culture et de bandes fleuries qui promeuvent ces interactions trophiques dont les réponses sont fortement contexte-dépendantes (Karp et al., 2018).

1.3. Quels effets des communautés sur les régulations biologiques dans l'agroécosystème

Au sein des communautés, toutes les espèces ne contribuent pas de la même manière à la prédation. Par exemple, les espèces de plus grande taille ont généralement des besoins nutritifs plus importants et donc consomment des aliments (proies ou graines d'adventices) de plus grande taille ou en plus grande quantité (Honek et al., 2007). Des études antérieures ont montré que les taux de prédation augmentaient avec le CWM de la taille des carabes (Perez-Alvarez et al., 2021; Russell et al., 2017). Or, il a été montré un effet positif de l'agriculture biologique sur la taille de la communauté de carabes (Gallé et al., 2019). Les systèmes de culture pourraient donc influencer sur les types fonctionnels présents, notamment en termes de taille ou de régime alimentaire et ainsi influencer sur le type et l'intensité des régulations biologiques effectives dans les cultures. De même, la mise en place d'un aménagement agroécologique, telle qu'une bande fleurie, pourrait agir sur les espèces présentes selon leurs traits de réponse aux perturbations, au

microclimat et aux ressources induites. Cela pourrait avoir des conséquences sur le fonctionnement de l'agroécosystème. Par conséquent, la compréhension de l'impact des bandes fleuries sur la composition fonctionnelle des communautés de prédateurs est un enjeu fort dans la mise en œuvre des moyens de lutte biologique par conservation et gestion des habitats.

Ainsi, une meilleure compréhension des effets des filtres environnementaux induits par les pratiques agricoles et la mise en place de bandes fleuries sur la composition des communautés (en termes d'abondance relative et de traits fonctionnels) pourrait nous permettre de mieux prédire le fonctionnement des écosystèmes et d'estimer les processus écosystémiques tels que les régulations biologiques.

L'objectif de ce chapitre est donc de déterminer :

- (i) Quel est l'effet de l'insertion d'une bande fleurie sur la structure des communautés d'invertébrés et d'oiseaux ?
- (ii) Cet effet dépend-il du système de culture dans lequel la bande est insérée ?

2. Matériels et méthodes

2.1. Site d'étude

À l'automne 2018, une bande fleurie pérenne (de 3 à 6 m de large et de 200 à 700 m de long) a été semée chez 25 agriculteurs du bassin Parisien, répartis dans les Yvelines, l'Essonne, l'Eure et l'Eure-et-Loir (Figure I.2). La bande fleurie se compose d'un mélange de 42 espèces indigènes (voir la composition du mélange semé en ANNEXE 1) sélectionnées pour fournir des habitats physiques et diverses ressources trophiques aux arthropodes tout au long de l'année (Gardarin et al., 2018). Les bandes ont été semées à l'intérieur des parcelles dans deux-tiers des cas, et en bordure de parcelle, le long d'une bordure pérenne préexistante dans les autres cas. Dans ce chapitre, seules les parcelles ayant une bande fleurie intra-parcellaire ont été retenues afin d'éviter les effets confondants avec d'autres types de bordure qui jouxtent les bandes fleuries (ex : haie, chemin).

Chez chaque agriculteur, un couple de parcelles composé d'une parcelle avec bande et d'une parcelle sans bande de la même culture, a été suivie à l'été 2018 (avant l'insertion de la bande), en 2019 (7 mois après l'implantation de la bande) et en 2020 (19 mois après).

Ce type de dispositif expérimental BACI (pour Before-After Control Impact, Christie et al., 2019) permet de comparer la différence moyenne entre les sites de contrôle et d'implantation de la bande fleurie, avant et après le changement, ici avant et après la mise en place de la bande fleurie. Les

conceptions BACI utilisent les différences entre les sites de contrôle (témoin) et les sites où une bande fleurie sera implantée comme hypothèse nulle pour évaluer les différences après leur mise en place qui existeraient en l'absence d'une intervention, évitant ainsi le biais dû à l'absence de contrôle (Thiault et al., 2017).

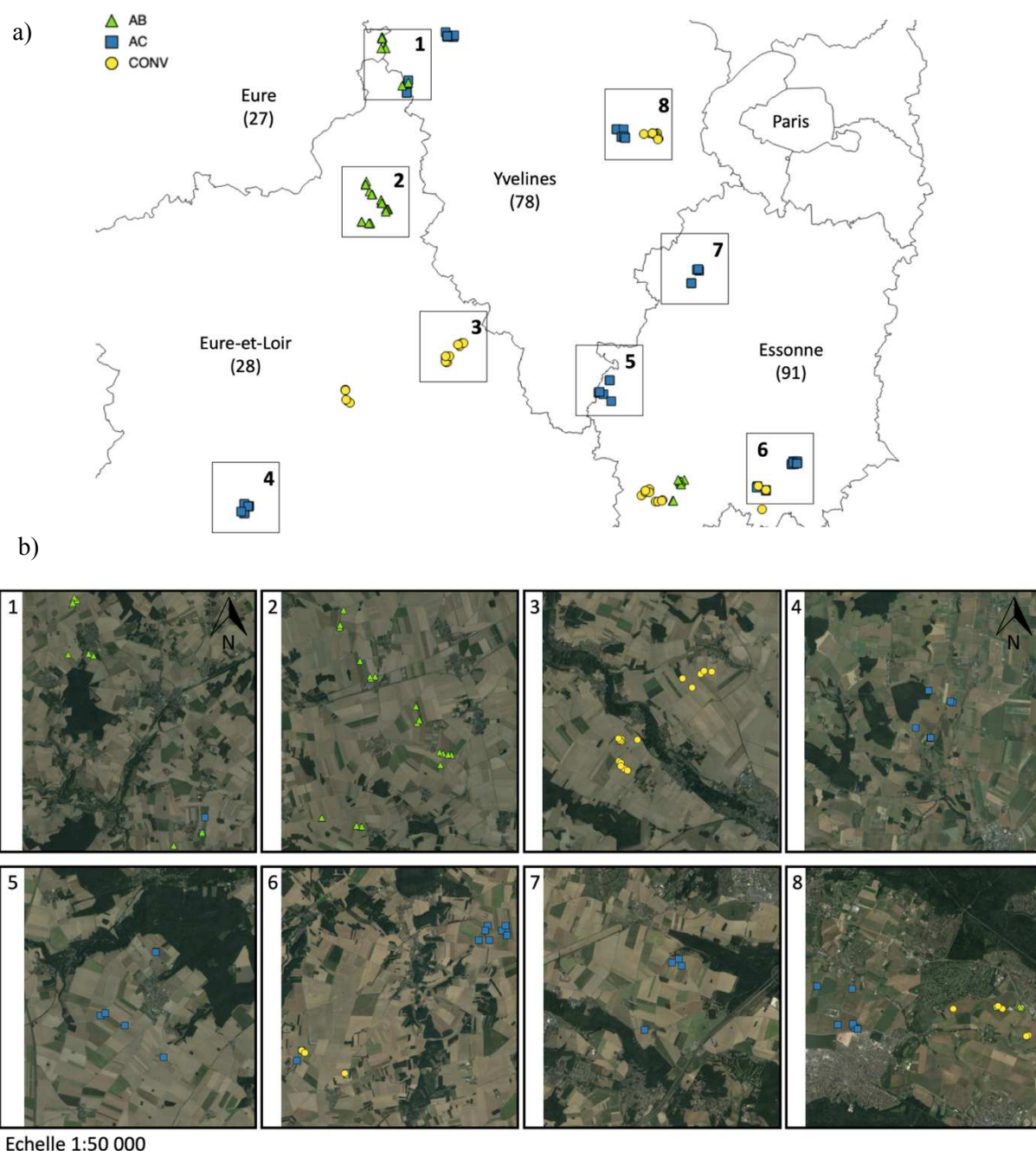


Figure I.2 : (a) Carte des parcelles suivies au sein du réseau de parcelles d'agriculteurs. (b) Photographies aériennes de certaines zones d'étude matérialisées par des carrés numérotés dans la figure I.2-a.

Dans un premier temps, nous évaluerons l'effet général de la mise en place d'une bande fleurie et du système de culture sur l'abondance des oiseaux et des invertébrés épigés et sur la structure des communautés en utilisant le dispositif BACI (ce qui correspond aux trois années de relevés des couples bande – témoin).

Concernant les invertébrés épigés, nous avons sélectionné 18 couples de parcelles (suivies pendant les 3 années) ayant une bande fleurie intra-parcellaire (soit n=36 parcelles par an ; Tableaux I.1 et I.2). Parmi les couples suivis, 5 bandes ont été ressemées à l'automne 2019 en raison d'une mauvaise implantation et sont donc âgées de 9 mois en 2020.

Concernant les oiseaux, nous avons sélectionné 15, 13 et 11 couples de parcelles respectivement en 2018, 2019 et 2020 (Tableaux I.1 et Figure I.3).

Néanmoins, parfois d'une année sur l'autre, la culture implantée dans la parcelle témoin n'est pas forcément la même que celle associée à la bande. Or, il est connu que certaines cultures affectent la composition des communautés (Meyer et al., 2019). Nous avons donc privilégié dans ces cas-là une parcelle témoin au plus proche possible de l'initiale mais de la même culture que celle présente sur la parcelle aménagée avec une bande fleurie (8 couples avec changement de témoin). L'alternative aurait été de conserver la même parcelle témoin durant les 3 années de suivis, même lorsque les cultures étaient différentes de la parcelle aménagée. Nous avons choisi la première option pour deux raisons. D'une part, l'effet « type de culture » est important chez les oiseaux. D'autre part, ces derniers sont capables de sélectionner d'une année sur l'autre une autre parcelle témoin de même culture pour leur reproduction. Ce dispositif nous permet ainsi de comparer pour une année donnée, chez un même agriculteur une parcelle avec bande fleurie et une parcelle témoin de la même culture en minimisant l'effet culture sur la composition fonctionnelle des communautés.

Dans un second temps, nous évaluerons l'effet de la présence d'une bande fleurie, en interaction avec le système de culture, sur l'abondance, la richesse spécifique et la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés d'araignées, de carabes et d'oiseaux dans les parcelles cultivées.

L'étude de l'interaction entre le système de culture et la bande fleurie sur les 3 années aurait été difficile car trois agriculteurs ont changé de système entre 2018 et 2020 et il aurait été nécessaire d'évaluer une interaction triple entre le système de culture, la présence d'une bande et son âge. Ainsi, nous nous focaliserons alors sur les données de l'année 2020 pour évaluer cette interaction.

Concernant les invertébrés, dix couples de parcelles en céréales d'hiver (n=20 parcelles) ont été retenus (le plus représenté, un couple en orge d'hiver et neuf couples en blé). Deux couples de parcelles étaient conduits selon une agriculture dite conventionnelle, cinq couples étaient conduits en agriculture de conservation des sols et trois couples étaient en agriculture biologique (Tableau I.1 et Figure I.3).

Concernant les oiseaux, plus mobiles et moins inféodés à la parcelle, nous avons sélectionné 14 couples de parcelles (n=28). Les parcelles suivies n'étaient pas nécessairement en céréales, mais au moins une des cultures adjacentes à la bande fleurie était commune avec la parcelle témoin. Cinq couples de parcelles étaient conduits selon une agriculture dite conventionnelle, cinq couples étaient conduits en agriculture de conservation des sols et quatre couples étaient en agriculture biologique (Tableau I.1 et Figure I.3).

La distance moyenne entre la parcelle témoin et la parcelle avec bande par couple est d'environ 1174 m (min = 120 m ; max = 4932 m).

Tableau I.1 : Description théorique de la classification des systèmes de culture biologique, de conservation des sols et conventionnel. La moyenne observée à l'échelle de la rotation des agriculteurs du réseau est donnée.

Système de culture		Biologique	Conservation	Conventionnel
Pesticide Nombre moyen de traitement sur la rotation (± écart-type)	Insecticide	Aucun 0	Occasionnel $0,8 \pm 0,7$	Fréquent $1,1 \pm 0,4$
	Herbicide	Aucun 0	Très fréquent $2,7 \pm 1,2$	Fréquent $2,1 \pm 0,3$
	Fongicide	Aucun 0	Fréquent $1,7 \pm 0,7$	Fréquent $2,3 \pm 1,1$
Type de fertilisation		Organique	Minéral/Organique	Minéral
Travail du sol (± écart-type)	Labour <i>Fréquence sur la rotation</i>	Très fréquent $0,8 \pm 0,2$	Aucun 0	Fréquent $0,6 \pm 0,2$
	Travail superficiel	Fréquent à très fréquent	Aucun à occasionnel	Fréquent à très fréquent
Rotation	Durée (années) ¹	Longue 6 ± 1	Longue 5 ± 1	Courte 4 ± 1
	Nombre de cultures différentes dans la rotation (± écart-type)	Élevé $4,5 \pm 0,7$	Moyen $3,8 \pm 0,7$	Faible $3,7 \pm 0,8$
Couvert d'interculture Nombre d'intercultures semées dans la rotation (± écart-type)		Rare $0,6 \pm 0,5$	Très fréquent $1,8 \pm 1,2$	Occasionnel $1,0 \pm 0,6$
Apport de matière organique		Fréquent	Rare	Rare

¹Note : La durée de la rotation culturale est celle de la rotation type indiquée par les agriculteurs lors d'entretiens. En l'absence de rotation type, ce qui concerne de nombreux agriculteurs en système biologique, une durée de 6 ans est retenue arbitrairement. Elle correspond aux 6 ans de données disponibles sur les cultures via le Réseau Parcelle Graphique (RPG). Les différents indicateurs sont alors estimés selon cette durée. Pour avoir une idée de la diversification de la rotation, il faut plutôt se baser sur le nombre de cultures différentes dans la rotation.

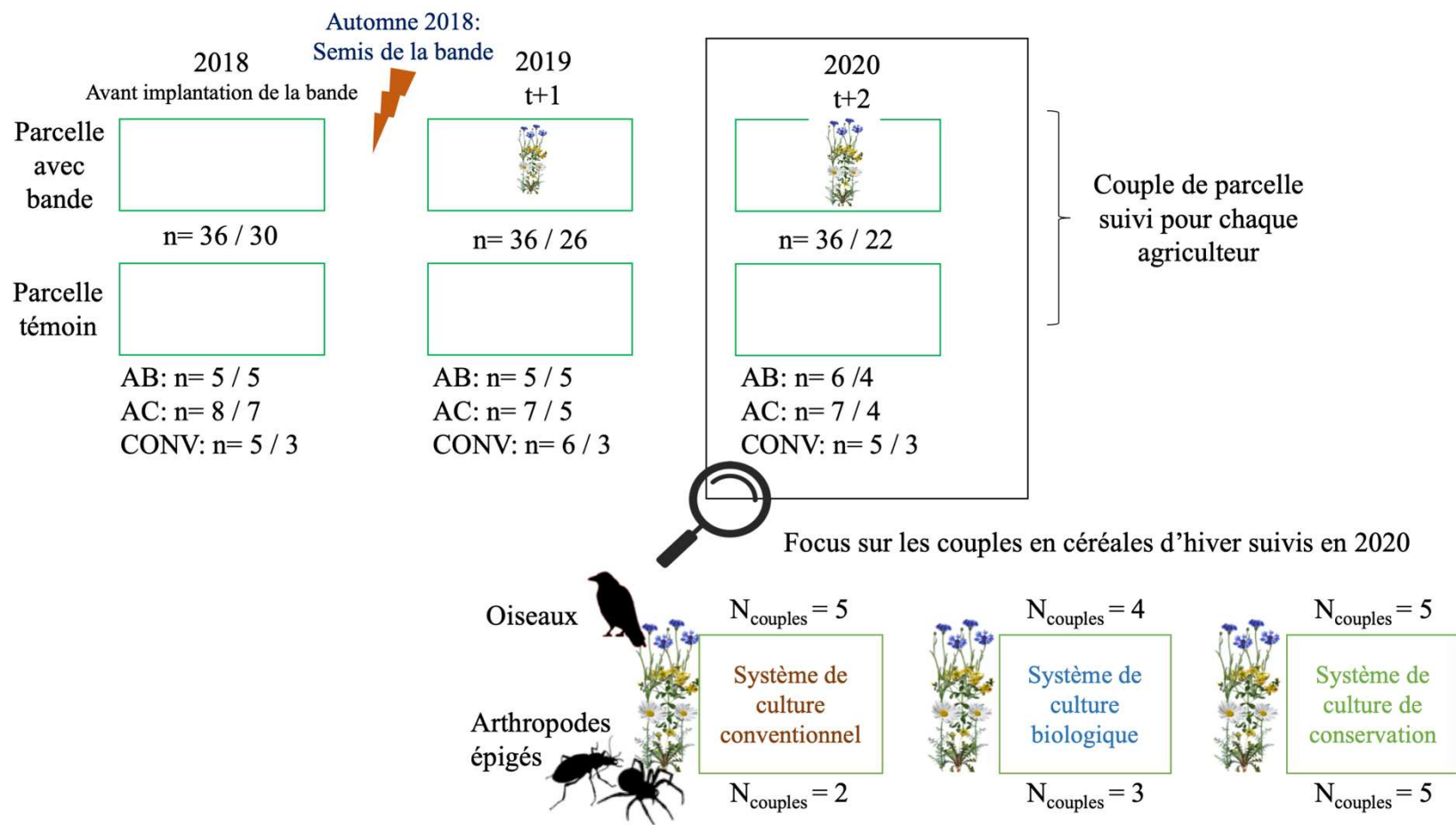


Figure I.3 : Schéma du dispositif d'étude et nombre de parcelles suivies par année, taxon et système de culture. AB = Agriculture biologique, AC = Agriculture de conservation des sols, CONV = Agriculture conventionnelle. A gauche du « / » est recensé le nombre de parcelles suivies pour les arthropodes et à droite celles pour les oiseaux.

2.2. Échantillonnage des communautés d'arthropodes épigés

Un piégeage barber a été réalisé la dernière semaine de mai sur une durée de sept jours afin d'échantillonner les communautés d'arthropodes épigés se déplaçant à la surface du sol. Cette période de l'année correspond au pic d'activité des prédateurs épigés. Deux pièges barber (pot en plastique transparent de 9,5 cm de diamètre sur 7 cm de hauteur) remplis de 150 mL d'une solution d'eau salée (50 g/l de sel, avec 2 ml/l de détergent inodore) ont été positionnés à 5 m et à 30 m de la bande fleurie ou du bord de champ témoin et espacés entre eux de 30 m (Figure I.4). Un toit opaque (couvercle de pot de fleur) a été positionné quelques centimètres au-dessus de chaque pot afin de le protéger de la pluie. Ces toits n'ont probablement pas causé d'ombre supplémentaire car les pièges étaient placés dans un couvert végétal dense qui couvrait déjà le sol. Les organismes piégés ont ensuite été conservés dans de l'éthanol à 70°C. Les acariens (Sous-classe : Acari), les collemboles (Classe : Collembola), les limaces (Classe : Gastropoda), les cloportes (Sous-ordre : Oniscidea), les diplopodes (Classe : Diplopoda), les chilopodes (classe : Chilopoda), les forficules (Ordre : Dermaptera), les staphylins (Famille : Staphylinidae), les carabes (Famille : Carabidae), les opilions (Ordre : Opiliones) et les araignées (Ordre : Araneae) ont été dénombrés. Seuls les taxons marcheurs ont été retenus pour l'étude (ex : mouches, coccinelles exclues). De plus, la maille du filtre utilisé lors du lavage des pièges barber ayant changée entre 2018 et 2019, les densités d'activités des collemboles et acariens ne seront pas comparées entre ces deux années, mais pourront être comparés au sein d'une même année entre parcelles et entre 2019 et 2020.

Les carabes ont été identifiés à l'espèce à l'aide de la clef d'identification « Clef de détermination des Carabidés, paysages agricoles du Nord-Ouest de la France » par J.-L. Roger *et al.* Les espèces des genres *Amara*, *Harpalus*, et *Microlestes* ont été identifiées par l'entomologiste Jean-David Chapelin-Viscardi. Les araignées ont été identifiées par l'arachnologue Alexis Saintilan au genre en 2018 et 2019 puis à l'espèce en 2020.

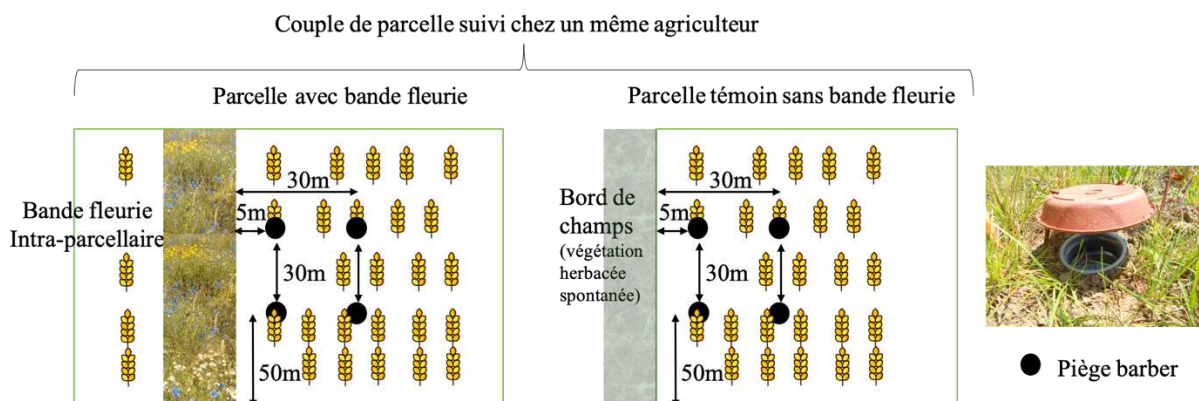


Figure I.4 : Dispositif d'échantillonnage de la faune épigée pour un couple de parcelles à l'aide de pièges barber.

2.3. Échantillonnage des communautés d'oiseaux

Chaque année, au printemps, deux ornithologues expérimentés ont réalisé un transect pour échantillonner les oiseaux le long de la bande et de son témoin (10 min, et parcourant au maximum 200 m), le matin (6h00-10h30), et en l'absence de vent modéré ou fort, de pluie et de brouillard. Au moins une des cultures de part et d'autre du transect effectué dans la bande et son témoin était commune.

La première visite a eu lieu début avril pour détecter les reproducteurs précoces et la seconde en mai-juin pour les reproducteurs arrivés plus tard en fin de saison, après la migration. L'ordre des points étudiés a été alterné entre les deux visites afin de minimiser les effets de l'heure du jour sur la probabilité de détection des oiseaux. Au cours d'une même année, chaque couple de parcelles a été suivi par le même ornithologue.

Afin de tenir compte d'un effet potentiel de la bande plus marqué dans un rayon proche, tous les oiseaux vus ou entendus dans un rayon de moins de 25 m, et de 25 à 100 m, de part et d'autre du transect ont été répertoriés séparément. Seuls les oiseaux posés ont été comptés. Les oiseaux en vol n'ont pas été pris en compte car n'ayant pas de lien sûr avec la bande. Pour chaque espèce, l'abondance maximale sur les deux visites a été utilisée comme une mesure standardisée de l'abondance relative par transect dans les analyses ultérieures (méthodologie d'analyse des données STOC – Fontaine et al. 2020). Afin de limiter le biais lié à la grégarité de certaines espèces d'oiseaux (ex : pigeons, corbeaux freux, étourneaux sansonnets), l'abondance par espèce est plafonnée à 10 individus. La richesse des espèces correspond au nombre total d'espèces par transect et par année.

2.4. Description du paysage

La proportion d'habitats semi-naturels (forêts, landes) dans une zone tampon d'un kilomètre autour du bord des parcelles suivies a été déterminée par analyse spatiale sur QGIS 2.18 à partir des BD-forêts Version 2 de l'IGN (Institut National de l'Information Géographique et forestière). Les parcelles suivies pour les arthropodes épigés et les oiseaux ont été digitalisées (système de projection : Lambert 93 ; EPSG : 2140). Des tampons d'un kilomètre ont ensuite été intersectés avec la carte d'occupation des sols par les différents types de formation végétale et la proportion d'habitats semi-naturels dans le tampon a ainsi été déterminée. La proportion d'habitats semi-naturel (HSN) dans le paysage est considérée pour tenir compte d'un potentiel gradient local dont les effets sur de nombreux taxons ont déjà été observé. En effet, les HSN peuvent apporter des ressources alimentaires, des sites refuges, d'hivernation ou encore de nidification, qui vont influencer le nombre d'espèce et d'individus, ainsi que les régulations biologiques (Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011; Holland et al., 2017; Rusch et al., 2016).

2.5. Traits fonctionnels des oiseaux, carabes et araignées

Nous avons sélectionné des traits fonctionnels impliqués dans les réponses aux pratiques agricoles et aux bandes fleuries, en lien avec la disponibilité en ressources, le microclimat et les perturbations. Le détail des hypothèses de réponse ou d'effet pour chaque trait est explicité dans le Tableau I.2. Pour les carabes nous avons recueilli des informations sur le régime alimentaire, l'affinité à l'humidité, le stade d'hivernation et la taille des espèces échantillonnées (Tableau I.2). Le régime alimentaire est séparé en trois groupes : carnivores, phytophages et omnivores. Bien que cette séparation soit relativement simpliste, elle permet de mettre en avant de possibles changements dans la composition des communautés. Pour les araignées, qui sont toutes prédatrices, nous avons recueilli des informations sur la stratégie de chasse et la taille des espèces (Tableau I.2). Pour les oiseaux, nous avons pris en compte le régime alimentaire, la stratégie de chasse et l'indice de spécialisation regroupant la spécialisation alimentaire, du comportement de recherche alimentaire, de la strate d'alimentation, au site de nidification et à l'habitat (Tableau I.2).

Tableau I.2 : Hypothèses de réponse des traits sélectionnés face au système de culture ou à la bande fleurie et d'effet en termes de régulations biologiques et sources des données de traits recueillies.

Trait	Réponse	Hypothèse de réponse	Hypothèse d'effet sur la régulation biologique	Taxon	Catégorie	Source
Régime alimentaire	Ressources	Les bandes fleuries en apportant ressources et habitats devraient favoriser l'abondance et la diversité des taxons et ainsi augmenter la complexité du réseau trophique et augmenter la proportion de prédateurs.	Le rôle trophique de l'espèce dans la chaîne alimentaire dépend du régime alimentaire (phytophage ou prédateur) et affecte le contrôle biologique (Roubinet et al., 2017).	Carabes Oiseaux	Zoophage-omnivore-phytophage Proportion d'insectes, de végétaux et de vertébrés dans le régime alimentaire (%)	J.-D. Chapelin-Viscardi (Snow and Perrins, 1998)
Affinité à l'humidité	Microclimat	Les systèmes de culture avec une plus grande couverture végétale et les bandes fleuries devraient favoriser les espèces préférant des conditions plus humides.	Pas d'effet attendu de ce trait sur les relations trophiques.	Carabes	Hétérophilie ; xérophilie ; hygrophilie	(Hanson et al., 2016) ; Base de données BETSI
Stratégie de chasse	Perturbations	Le travail du sol impacte les micro-habitats au sol (ex : cachettes) et la structure de la végétation qui vont influencer sur le type de stratégie de chasse (Mashavakure et al., 2019).	Avec l'utilisation de la strate, la stratégie de chasse est l'un des principaux traits déterminant la complémentarité des prédateurs car elle affecte l'étendue spatiale des mouvements des prédateurs (Schmitz, 2009).	Araignées (à la famille) Oiseaux	Chasse embusquée, chasse au sol, toile en nappe, orbitale ou en réseau, autre chasse, spécialiste Glane, creuse, poursuit, charognard, sautillante (1/0)	(Cardoso et al., 2011) (Storchová and Hořák, 2018)
Stade d'hivernation	Perturbations	Les systèmes de culture pratiquant le travail du sol pourraient impacter les espèces qui sont à un stade immobile ou fragile au moment du travail du sol (Ribera et al., 2001a). Les carabes hivernant au stade adulte sont principalement en bordure de champ (Holland et al., 2009), les bandes fleuries pourraient être d'autant plus bénéfiques aux carabes hivernant au stade adulte dans les champs pratiquant le labour en apportant des sites d'hivernation à proximité des parcelles qui permettent une recolonisation plus rapide.	Les carabes hivernant au stade larvaire dans les parcelles ont potentiellement une action plus précoce sur la consommation de proies et la régulation de bio-agresseurs (Holland et al., 2009).	Carabes	Adulte ; larve ; les deux (1/0)	(Roume, 2011) (Baulechner et al., 2019)

Taille	Perturbations	Les espèces de plus petite taille sont plus associées à des environnements perturbés (Ribera et al., 2001a).	Les individus de plus grande taille consomment plus de proies (Russell et al., 2017), ce qui pourrait favoriser le contrôle biologique dans les parcelles moins perturbées.	Carabes Araignées	Trait continu (mm)	Base de données BETSI Araneae.eu
Indice de spécialisation	Perturbations	Les communautés sont moins spécialisées dans les systèmes les plus perturbés (Filippi-Codaccioni et al., 2009) donc la présence d'une bande fleurie étroite, peu perturbée, devrait favoriser les groupes d'oiseaux plus spécialisés, par son effet refuge, et grâce à de meilleures capacités d'exploitation des ressources dans ce milieu (Mills et al., 2020).	Il n'est pas attendu d'effet de l'indice de spécialisation moyen sur les régulations biologiques.	Oiseaux	Trait continu (0-1)	(Morelli et al., 2019)

2.6. Analyses statistiques

2.6.1. Facteurs locaux structurant la composition des communautés d'invertébrés et d'oiseaux à l'échelle pluriannuelle et annuelle

Afin de comprendre les différences de composition en espèces entre parcelles aménagées ou non, des analyses multivariées non-métriques (NMDS : Non-metric Multidimensional Scaling) ont été réalisées à l'aide de la fonction `metaMDS` du package *vegan* d'une part sur l'ensemble des taxons d'invertébrés sur les trois ans, et d'autre part pour les communautés de carabes, d'araignées et d'oiseaux en 2020. Des tests de similarité des communautés ont été réalisés avec la fonction '`anosim`' du package *vegan* selon les variables : *année*, *type de bordure* (bande ou témoin), *âge de la bande* (c.-à-d. avant/après : t = avant l'insertion de la bande fleurie, t+1= 7 mois après l'insertion de la bande et t+2= 19 mois après l'insertion de la bande), *type de culture* et *système de culture* sur les 3 ans. La même approche est réalisée sur les données de 2020 avec les variables *type de bordure* et *système de culture*.

Des tests de SIMPER ont ensuite été réalisés pour déterminer le pourcentage des contributions de chaque espèce aux dissimilarités de Bray-Curtis entre paires de sites (bandes et témoins). Le test SIMPER prend en compte les dissimilarités réelles et pas seulement celles représentées sur les deux axes de la NMDS, permettant une meilleure interprétation des structures de groupes préétablis (package *vegan*, Oksanen et al. 2013). Les espèces qui contribuent significativement à la différence entre deux groupes mais pour moins de 5 % aux différences entre les deux communautés ne seront pas discutées.

2.6.2. Effets de l'insertion d'une bande fleurie sur l'activité-densité des arthropodes prédateurs épigés et de l'abondance des oiseaux à l'échelle pluriannuelle

Afin d'analyser si l'insertion d'une bande fleurie dans des parcelles favorise l'activité-densité des arthropodes prédateurs épigés et l'abondance des oiseaux, nous avons réalisé des modèles linéaires généralisés mixtes avec une distribution binomiale négative ('`glmer.nb`', package *lme4*, Bates et al. 2015). Les facteurs : *type de bordure* (bande ou témoin), *âge de la bande* (avant/après ; t = avant l'insertion de la bande fleurie, t+1= 7 mois après l'insertion de la bande et t+2= 19 mois après l'insertion de la bande), *distance* et *système de culture*, ainsi que l'interaction triple entre le *type de bordure*, *l'âge de la bande* et la *distance* ont été intégrés en facteurs fixes. Cette triple interaction nous permet de prendre en compte la variation de l'effet de la bande selon la période (qui sous-tend l'effet année et âge de la bande) et la distance à la bordure.

Nous avons pris en compte, comme co-variable, la proportion d'habitats semi-naturels dans un rayon de 1000 m. La variable *parcelle* emboîtée dans la variable *agriculteur* a été placée en variable aléatoire

pour tenir compte de la dépendance entre les parcelles d'un couple du même agriculteur et celles suivies plusieurs années.

Modèle : `glmer.nb(Y ~ type de bordure * Age de la bande * distance + Système de culture + scale(HSN_1000) + (1|Agriculteur/parcelle), glmerControl(optimizer = "bobyqa", optCtrl = list(maxfun = 100000)), data = data)`.

Une Anova de type II est ensuite réalisée pour évaluer l'effet global de chaque variable, suivie de tests post-hoc pour identifier les modalités qui diffèrent ('lsmeans', package lsmeans, Lenth & Lenth, 2018). Le bon ajustement des modèles a été vérifié visuellement à l'aide du package DHARMA (Hartig & Hartig, 2017).

2.6.3. Effets combinés des bandes fleuries et des systèmes de culture sur l'abondance, la richesse spécifique et la composition fonctionnelle des arthropodes épigés et des oiseaux à l'échelle annuelle

Afin d'analyser la réponse des prédateurs épigés et des oiseaux à la présence d'une bande fleurie selon le système de culture dans lequel elle est implantée, nous avons réalisé des modèles linéaires mixtes avec une distribution binomiale négative pour les densités d'activités de carabes et d'araignées ('glmer.nb', package lme4) et une distribution gaussienne ('lme', package nlme, Pinheiro et al. 2017) pour la richesse spécifique des carabes, des araignées (transformation $\log(x+1)$) ainsi que pour l'abondance et la richesse spécifique en oiseaux (transformation $\log(x+1)$).

Les facteurs *type de bordure*, *système de culture*, *distance* et l'interaction entre le *type de bordure* et la *distance* ainsi qu'entre le *type de bordure* et le *système de culture* ont été intégrés en facteurs fixes pour les prédateurs épigés. Pour les oiseaux, nous avons sélectionné seulement les données dans un rayon de 0-25 m afin d'évaluer l'effet de la bande et de retirer l'effet distance du modèle. Nous avons pris en compte comme co-variable, la proportion d'habitats semi-naturels (1000 m). La variable *agriculteur* a été placée en variable aléatoire pour tenir compte de la dépendance entre les parcelles d'un couple du même agriculteur.

Pour évaluer l'effet des bandes fleuries en interaction avec le système de culture sur la composition fonctionnelle de prédateurs, nous avons calculé les valeurs moyennes pondérées de la communauté (CWM), c'est-à-dire la moyenne des valeurs des traits pondérés par les abondances relatives de chaque espèce pour chaque modalité de trait (Ricotta et Moretti, 2011). Nous avons utilisé la fonction *imputeMCA* du package *missMDA* pour compléter les valeurs manquantes. La fonction *functcomp* du package *FD* (Laliberté et al., 2014) a ensuite été utilisée pour calculer les CWM pour chaque modalité de trait. Les mêmes variables explicatives que pour les modèles sur l'abondance et la richesse ont été prises en compte.

Ex : modèle prédateurs épigés : lme ($Y \sim$ type de bordure + Système de culture + distance + scale(HSN) + type de bordure : Système de culture + type de bordure : distance + I|Agriculteur)

Ex : modèle oiseaux : lme ($Y \sim$ type de bordure * Système de culture + scale(HSN) + I|Agriculteur)

Une Anova de type II est ensuite réalisée pour évaluer l'effet global de chaque variable, suivi de comparaisons deux à deux pour identifier les modalités qui diffèrent ('lsmeans'). La normalité des résidus du modèle a été évaluée via le test de Shapiro associé à des diagnostics visuels.

3. Résultats

3.1. Structure des communautés d'oiseaux et d'invertébrés à l'échelle pluriannuelle (dispositif BACI)

3.1.1. Effets de l'insertion d'une bande fleurie sur les communautés d'invertébrés

A l'échelle interannuelle, sur les trois années de suivis, la structure des communautés d'invertébrés est expliquée principalement par l'année (ANOSIM $R^2=0,29$; $p=0,001$), un peu moins par l'âge de la bande qui contient une partie de l'effet année dans son information (témoin ou bande avant l'insertion à t, à t+1 et à t+2 ; ANOSIM $R^2=0,11$; $p=0,001$) et très peu par le type de culture (ANOSIM $R^2=0,04$; $p=0,143$) ou le système de culture (ANOSIM $R^2=0,02$; $p=0,084$) (Figure I.5).

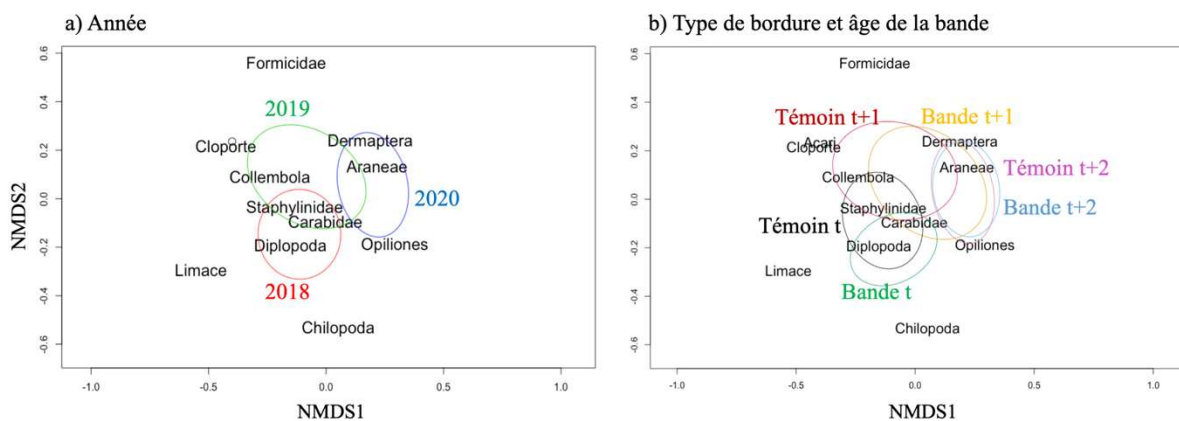


Figure I.5 : Analyse multivariée des communautés d'invertébrés basée sur le rang (NMDS). Les ellipses représentent a) les années et b) le type de bordure et l'âge de la bande.

Les résultats du test de SIMPER nous indiquent que la différence de composition entre années est principalement liée au groupe des collemboles (33 %) tandis que les autres groupes contribuent pour moins de 8 % chacun.

Les carabes (Contribution=0,08 ; moyenne 2018=67 ; moyenne 2020=19 ; p=0,001) étaient plus abondants en 2018 qu'en 2020. Les collemboles (Contribution=0,36 ; moyenne 2019=326 ; moyenne 2020=50 ; p=0,001), les acariens (Contribution=0,08 ; moyenne 2019=54 ; moyenne 2020=6 ; p=0,001) et les araignées (Contribution=0,07 ; moyenne 2019=30 ; moyenne 2020=55 ; p=0,001) étaient plus abondants en 2019 qu'en 2020.

Les bandes fleuries âgées d'un an ont favorisé l'activité-densité des collemboles (Contribution=0,34 ; bande à t+1=265 ; témoin à t+1=247 ; p=0,005) et défavorisé celle des acariens dans les parcelles cultivées adjacentes (Contribution=0,08 ; bande à t+1=29 ; témoin à t+1=55 ; p=0,001) par rapport aux parcelles témoin sans bande fleurie. Les bandes fleuries de deux ans ont très faiblement défavorisé l'activité-densité des araignées (Contribution=0,10 ; bande à t+2=52 ; témoin à t+2=56 ; p=0,001) et des opilions dans les parcelles cultivées adjacentes (Contribution=0,08 ; bande à t+2=26 ; témoin à t+2=27 ; p=0,001) par rapport aux parcelles témoin. L'activité-densité des autres taxons n'a pas été affectée par la présence d'une bande.

3.1.2. Effets de l'insertion d'une bande fleurie sur l'activité-densité des principaux arthropodes prédateurs épigés

L'insertion d'une bande fleurie n'a pas eu d'effet significatif sur l'activité-densité des prédateurs épigés (carabes, araignées, staphylins, opilions) car l'interaction entre la présence d'une bande fleurie et l'âge, avant/après l'implantation de la bande, n'est jamais apparue significative. L'activité-densité de ces taxons est principalement déterminée par l'âge de la bande (qui reflète l'effet année très fort décrit dans la partie qui précède) et par le type de culture en place, généralement plus élevée en colza. Nous notons également une activité-densité de staphylins plus élevée dans les parcelles en agriculture conventionnelle que dans celles en agriculture de conservation des sols (Figure I.6 & Tableau I.3).

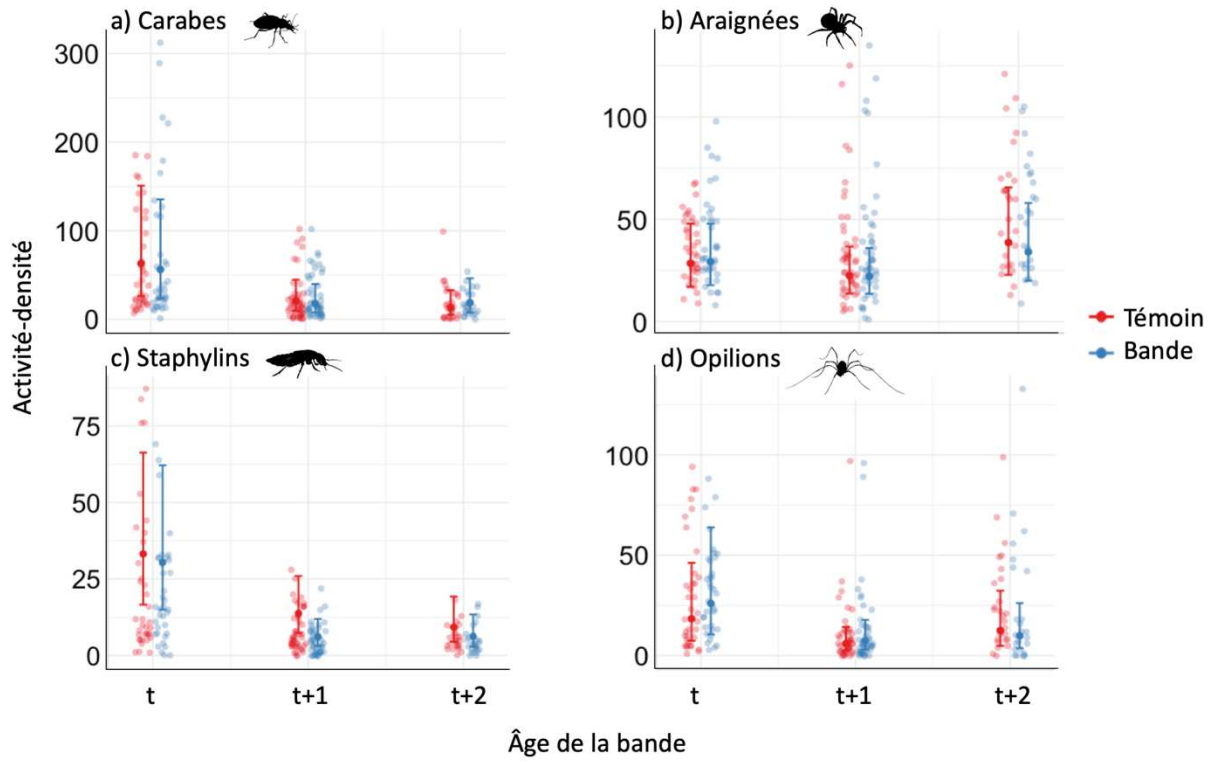


Figure I.6 : Activité-densité a) des carabes, b) des araignées, c) des staphylins et d) des opilions, selon la présence d'une bande fleurie ou non et l'âge de la bande (t= avant l'insertion de la bande, t+1=7 mois, t+2=19 mois). L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

Tableau I.3 : Résultats issus des Anova et des tests post-hoc évaluant l'activité-densité des arthropodes prédateurs épigés en fonction du type de bordure (bande ou témoin), de l'âge de la bande, de la distance à la bordure, de la culture, du système de culture et de l'interaction type de bordure \times distance \times âge de la bande. Seuls les résultats significatifs sont présentés. Codes : *** : $<0,001$; ** : $<0,01$; * : entre 0,01 et 0,05.

Activité-densité	Variable	χ^2 Effet	Df Z-ratio	P	
Carabes	Âge de la bande	77,25	2	$<0,001$ ***	
	<i>t - t+1</i>	1,13	7,16	$<0,001$ ***	
	<i>t - t+2</i>	1,31	7,57	$<0,001$ ***	
	Culture	16,32	5	0,006**	
	<i>Céréales d'hiver - Colza</i>	-0,73	-3,84	0,002**	
Araignées	Âge de la bande	26,56	2	$<0,001$ ***	
	<i>t - t+1</i>	0,26	2,92	0,004**	
	<i>t - t+2</i>	-0,24	-2,41	0,016*	
	<i>t+1 - t+2</i>	-0,49	-5,08	$<0,001$ ***	
	Culture	24,25	5	$<0,001$ ***	
	<i>Autre culture de printemps - colza</i>	-0,62	-2,92	0,041*	
	<i>Céréales d'hiver - Colza</i>	-0,49	-4,46	$<0,001$ ***	
	<i>Céréales de printemps - Colza</i>	-0,62	-3,40	0,009**	
	<i>Colza - légumineuses de printemps</i>	0,66	3,54	0,005**	
Staphylins	Âge de la bande	104,22	2	$<0,001$ ***	
	<i>t - t+1</i>	1,23	8,57	$<0,001$ ***	
	<i>t - t+2</i>	1,44	8,99	$<0,001$ ***	
	Système de culture	6,69	2	0,035*	
	<i>Conventionnel - conservation</i>	0,59	2,57	0,010*	
	Type de bordure \times Âge de la bande	7,56	2	0,023*	
	<i>Témoin t+1 - bande t+1</i>	0,59	2,91	0,004**	
	<i>Bande t - bande t+1</i>	1,59	7,80	$<0,001$ ***	
	<i>Bande t - bande t+2</i>	1,60	7,17	$<0,001$ ***	
	Type de bordure \times distance	4,90	1	0,027*	
	<i>Témoin 5m - bande 5m</i>	0,44	2,36	0,019*	
	Opilions	Âge de la bande	44,23	2	$<0,001$ ***
		<i>t - t+1</i>	1,21	6,92	$<0,001$ ***
<i>t - t+2</i>		0,67	3,46	$<0,001$ ***	
<i>t+1 - t+2</i>		-0,54	-2,81	$<0,001$ ***	
Culture		11,40	5	0,044*	
<i>Légumineuse hiver - légumineuse printemps</i>		-1,13	-2,65	0,087.	
Distance \times Âge de la bande		7,05	2	0,030*	
<i>30m t - 30m t+1</i>		0,88	4,10	$<0,001$ ***	
<i>30m t - 30m t+2</i>		0,63	2,59	0,010*	
<i>5m t - 5m t+1</i>		1,53	6,91	$<0,001$ ***	
<i>5m t - 5m t+2</i>		0,71	2,88	0,004**	
<i>5m t+1 - 5m t+2</i>		-0,82	-3,35	$<0,001$ ***	
<i>30m t+1 - 5m t+1</i>		0,46	2,57	0,010*	

3.1.3. Effets de l'insertion d'une bande fleurie sur l'abondance d'oiseaux

A l'échelle interannuelle, sur les trois années de suivis, les effectifs totaux en oiseaux varient avec l'âge de la bande, la distance et leur interaction mais pas avec la présence d'une bande fleurie ni la proportion d'habitats semi-naturels. L'abondance des oiseaux était plus élevée en 2019 (t+1) et 2020 (t+2) qu'en 2018 (t) (Tableau I.4 & Figure I.7).

Les effectifs en oiseaux étaient globalement moins élevés dans un rayon de 0 à 25 m d'observation que de 25 à 100 m, mais cet effet s'applique essentiellement avant l'insertion de la bande fleurie que ce soit sur la zone témoin ou en bord de bande (t) puisqu'au temps t+2, les effectifs d'oiseaux étaient plus élevés de 0 à 25 m que de 25 à 100 m indépendamment du type de bordure (Tableau I.4 & Figure I.7).

Tableau I.4 : Résultats issus des Anova et des tests post-hoc évaluant l'abondance des oiseaux en fonction de la présence d'une bande fleurie, de l'âge de la bande, de la distance d'observation, de la culture, du système de culture et de l'interaction entre bande-distance-période. Seuls les résultats significatifs sont présentés. Codes : *** : <0,001 ; ** : <0,01 ; * : entre 0,01 – 0,05.

Effectifs	Variable	χ^2 Estimate	Df Z.ratio	P
	<i>Différences</i>			
Oiseaux	Age de la bande	26,57	2	<0,001***
	<i>t - t+1</i>	-0,65	-5,64	<0,001***
	<i>t - t+2</i>	-0,74	-5,56	<0,001***
	Distance	9,16	1	0,002**
	<i>0-25 - 25-100</i>	-0,30	-3,09	0,002**
	Age de la bande \times distance	42,88	2	<0,001***
	<i>t 0-25m - t 25-100m</i>	-1,19	-6,65	<0,001***
	<i>t+2 0-25m - t+2 25-100m</i>	0,46	2,51	0,012*

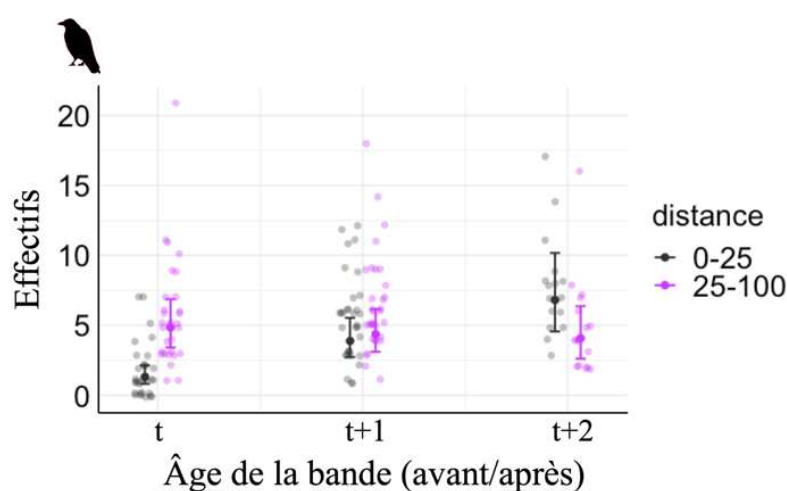


Figure I.7 : Nombre d'oiseaux échantillonnés selon le rayon d'observation (m) et l'âge de la bande (avant/après : t= avant l'insertion de la bande, t+1=7 mois, t+2=19 mois) indépendamment du type de bordure (bande ou témoin). L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

Résumé des résultats de la partie 3.1

Ces premières analyses s'appuyant sur l'ensemble des parcelles suivies au cours des trois ans (dispositif BACI) révèlent un effet prédominant de l'année sur la composition des communautés d'invertébrés et sur l'activité-densité des prédateurs épigés ainsi que sur les effectifs d'oiseaux. Aucun taxon n'a bénéficié significativement de l'insertion d'une bande fleurie par rapport à des bordures de champ spontanée au cours du temps. Seuls les staphylins ont répondu au système de culture et à l'interaction entre le type de bordure et l'âge de la bande. Ils étaient plus abondants dans les systèmes conventionnels et dans les parcelles sans bande fleurie. La culture de colza était favorable à l'activité-densité des araignées et des carabes.

3.2. Effets conjugués des bandes fleuries et du système de culture dans lequel elles sont implantées deux ans après leur semis

3.2.1. Approche communautés

A l'échelle de la communauté, les assemblages de carabes ne sont influencés ni par la présence d'une bande fleurie (ANOSIM $R^2=0,02$; $p=0,262$) ni par le type de système de culture (ANOSIM $R^2=0,05$; $p=0,169$).

Concernant les assemblages d'araignées, ceux-ci ne sont pas non influencés par la présence d'une bande fleurie (ANOSIM $R^2=-0,04$; $p=0,910$) mais le sont par le système de culture (ANOSIM $R^2=0,10$; $p=0,038$). Les résultats du test de SIMPER indiquent que *Drassyllus lutetianus* est plus abondante en agriculture biologique ($\mu = 9,50$) qu'en agriculture conventionnelle ($\mu = 2,13$; contribution=0,07 ; $p=0,001$) ou de conservation des sols ($\mu = 2,80$; Contribution=0,06 ; $p=0,001$). *Oedothorax apicatus* est plus abondante en agriculture biologique ($\mu = 11,75$) qu'en agriculture de conservation des sols ($\mu = 4,70$; Contribution=0,10 ; $p=0,022$) tandis que *Diplocephalus graecus* est plus abondante en conventionnel ($\mu = 10,00$) qu'en conservation des sols ($\mu = 0,65$; Contribution=0,09 ; $p=0,007$).

3.2.2. Les araignées

Au total, 2411 araignées ont été récoltées sur les couples de parcelles en céréales suivies en 2020. 56 espèces appartenant à 14 familles ont été identifiées. Les Linyphidés et les Lycosidés sont les deux familles comportant le plus d'individus piégés. Les six espèces les plus abondantes représentent 72 % des individus capturés (Figure I.8).

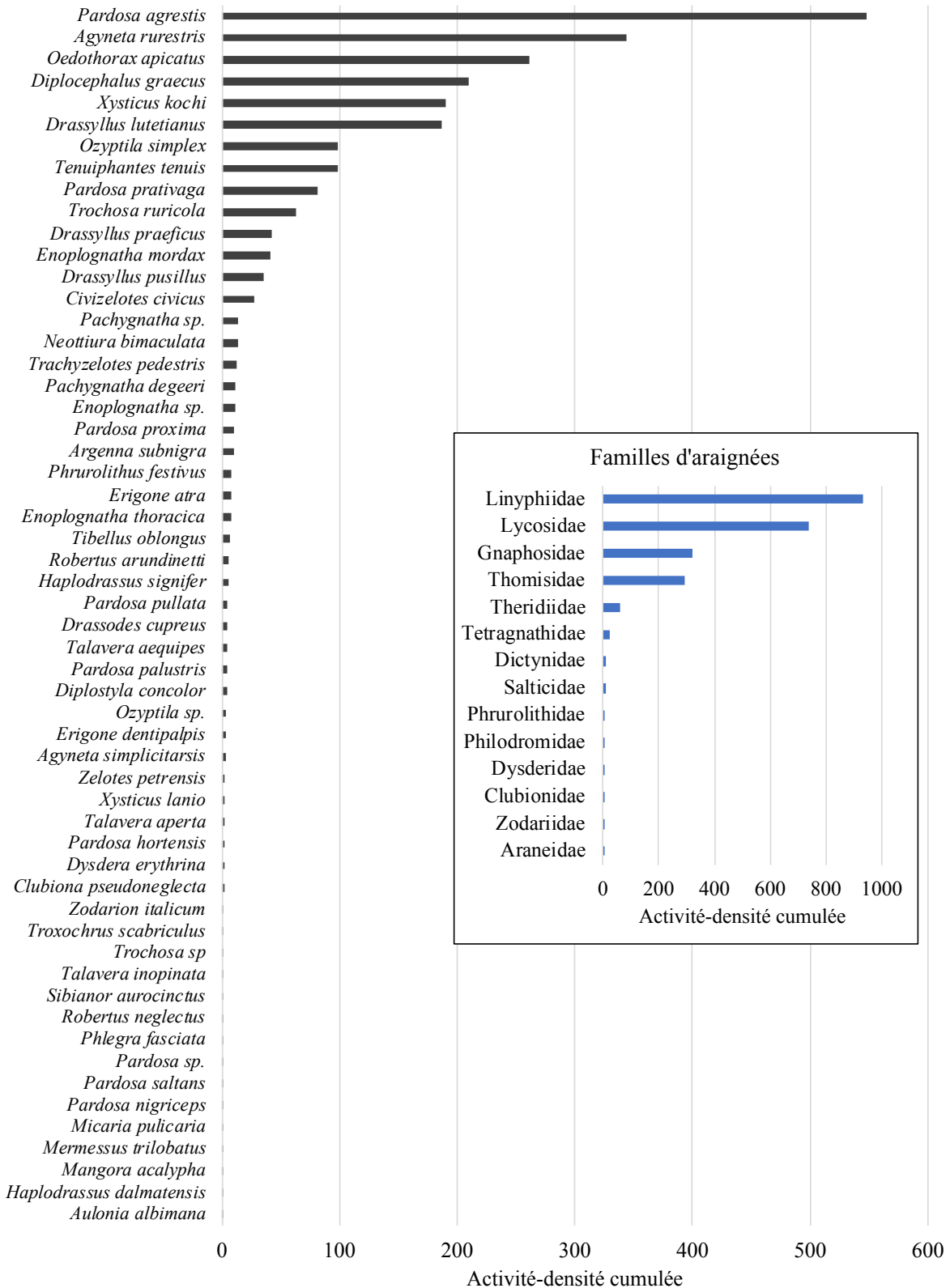


Figure I.8 : Liste des espèces d'araignées échantillonnées sur les parcelles du réseau. La somme cumulée des individus par espèce sur l'ensemble des parcelles suivies est représentée en abscisse.

Le système de culture n'a d'effet ni sur l'activité-densité ($\chi^2=1,69$, Df=2, $p=0,430$), ni sur la richesse spécifique des araignées ($\chi^2=6,09$, Df=2, $p=0,224$; Figure I.9). L'activité-densité des araignées est plus élevée à 5 m qu'à 30 m d'environ 14 % (Contraste 5m-30m=0,14 ; $z=2,10$; $p=0,036$). La présence d'une bande fleurie ne favorise pas l'activité-densité des araignées de manière générale ($\chi^2=0,09$; Df=1 ; $p=0,767$), toutefois elle permet d'augmenter en moyenne de 23 % leur activité-densité en agriculture biologique ($z=-2,01$; $p=0,044$) mais elle diminue de 22 % dans les parcelles en agriculture de conservation des sols ($z=2,20$; $p=0,028$) comparées aux parcelles témoins.

La richesse spécifique tend à être plus élevée dans les parcelles adjacentes à un bord de champ témoin plutôt qu'adjacentes à une bande fleurie ($\chi^2=6,09$; Df=1 ; $p=0,014$; Contraste témoin-bande=0,09 ; $t=1,97$; $p=0,060$).

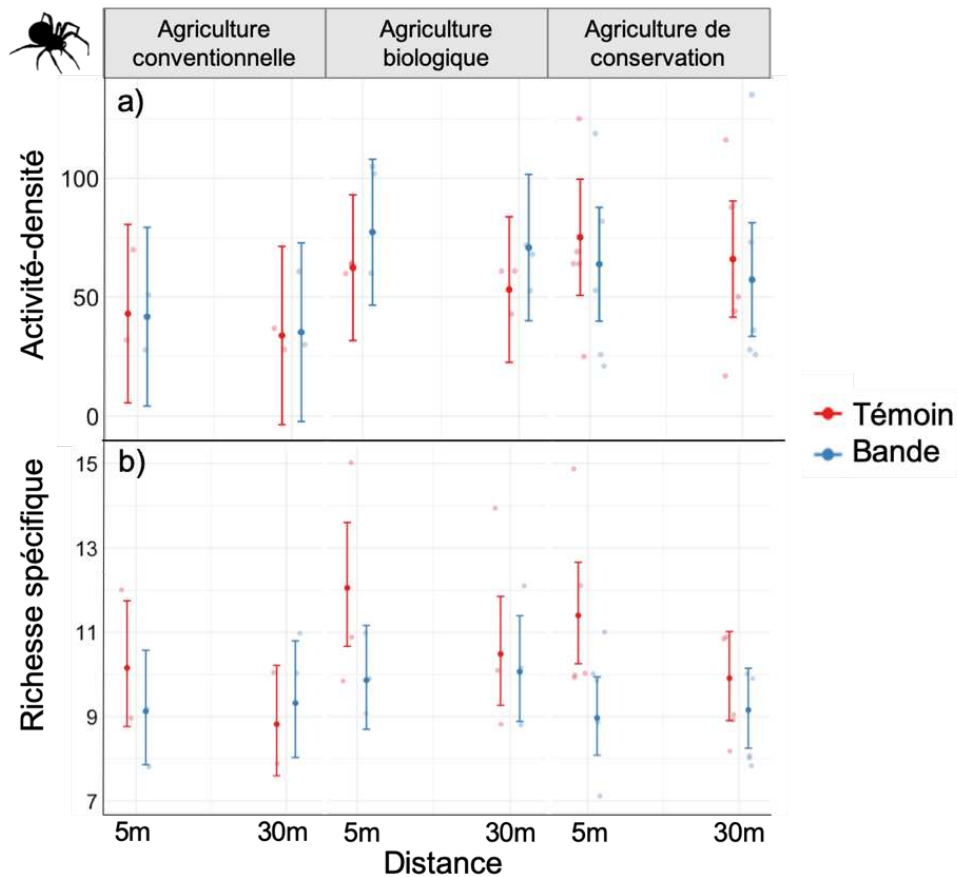


Figure I.9 : Activité-densité (a) et richesse spécifique (b) des araignées selon le type de bordure (bande ou témoin), le système de culture et la distance à la bordure. L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

En moyenne (\pm écart-type), les communautés d'araignées sont composées de $13,3 \pm 9,8$ % d'araignées avec une stratégie de chasse en embuscade, $39,3 \pm 19,0$ % chassent au sol, $29,9 \pm 19,9$ % tissent des toiles en nappes ('sheet web') et $10,9 \pm 14,0$ % sont classées 'autre type de chasse' (chassent sur le feuillage et poursuivent leurs proies). La proportion d'araignées qui tissent des toiles orbitales ('orb web') ou en réseau ('space web') est très faible, ainsi que la proportion d'araignées spécialistes (< 5 %).

La proportion d'araignées avec une stratégie de chasse en embuscade est 10 % moins élevée en agriculture biologique qu'en agriculture de conservation des sols ($t=-2,98$; $p=0,021$; Figure 10), et augmente avec la proportion d'habitats semi-naturels dans un rayon de 1000 m dans le paysage ($\chi^2=10,11$; $Df=1$; $p=0,001$). La proportion d'araignées qui se déplacent au sol pour chasser augmente avec la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage ($\chi^2=6,53$; $Df=1$; $p=0,011$) et diminue de 20 % dans les parcelles conventionnelles témoins comparées à celles adjacentes à une bande fleurie ($t=-3,29$; $p=0,003$; Figure I.10).

La proportion d'araignées tissant des toiles en nappe est en moyenne plus élevée de 10 % dans les parcelles témoins que celles adjacentes à une bande fleurie ($t=2,24$; $p=0,035$; Figure I.10) et diminue avec la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage ($\chi^2=4,34$; $Df=1$; $p=0,037$).

La proportion d'araignées avec un autre type de chasse, ou tissant des toiles en réseau ne varie pas significativement selon la présence d'une bande fleurie, du système de culture ou de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage.

La taille moyenne des espèces d'araignées composant la communauté est généralement plus élevée dans les parcelles adjacentes à une bande fleurie comparées à celles sans bande fleurie (Estimate=-0,37 ; $t=-2,59$; $p=0,016$) et essentiellement dans les systèmes conventionnels (Estimate=-1,09 ; $t=-3,84$; $p=0,001$; Figure I.11) et de conservation des sols (Estimate=-0,41 ; $t=-2,09$; $p=0,047$). La taille des araignées augmente également avec la proportion d'habitats semi-naturels ($\chi^2=25,72$; $Df=1$; $p<0,001$; Figure I.11) autour des parcelles.

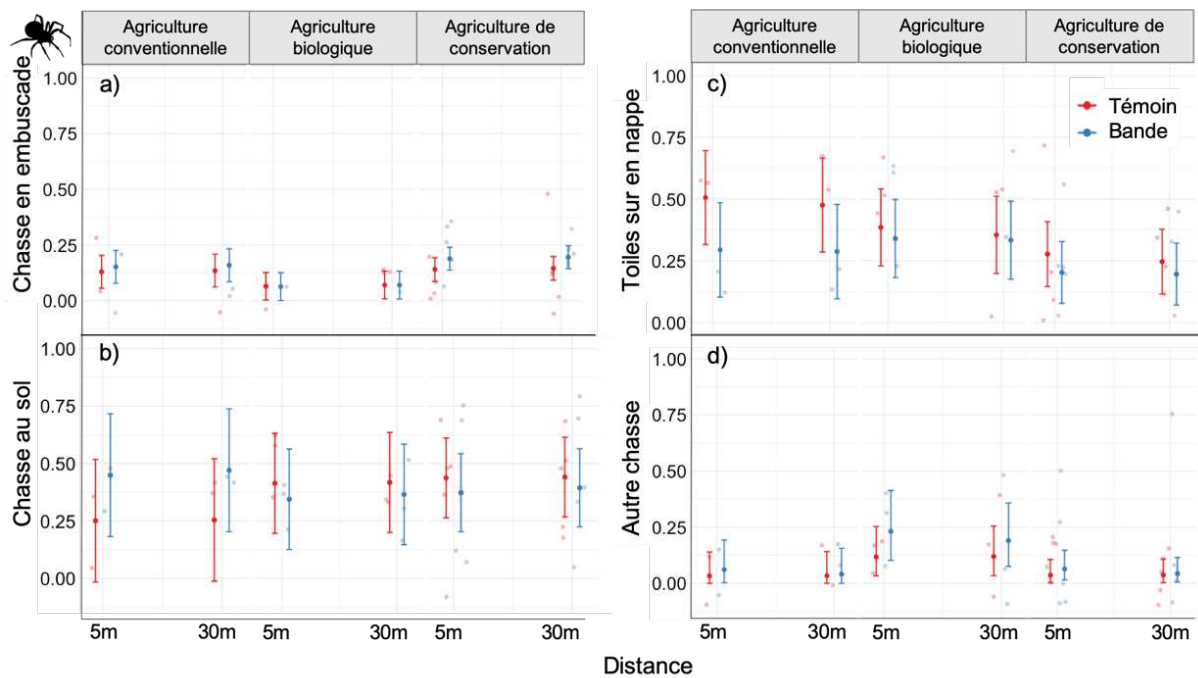


Figure I.10 : Proportion des araignées chassant a) en embuscade, b) au sol, c) tissant des toiles en nappe ou d) en courant sur le feuillage et en poursuivant ses proies ('autre chasse'), selon le type de bordure (bande ou témoin), le système de culture et la distance à la bordure. L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

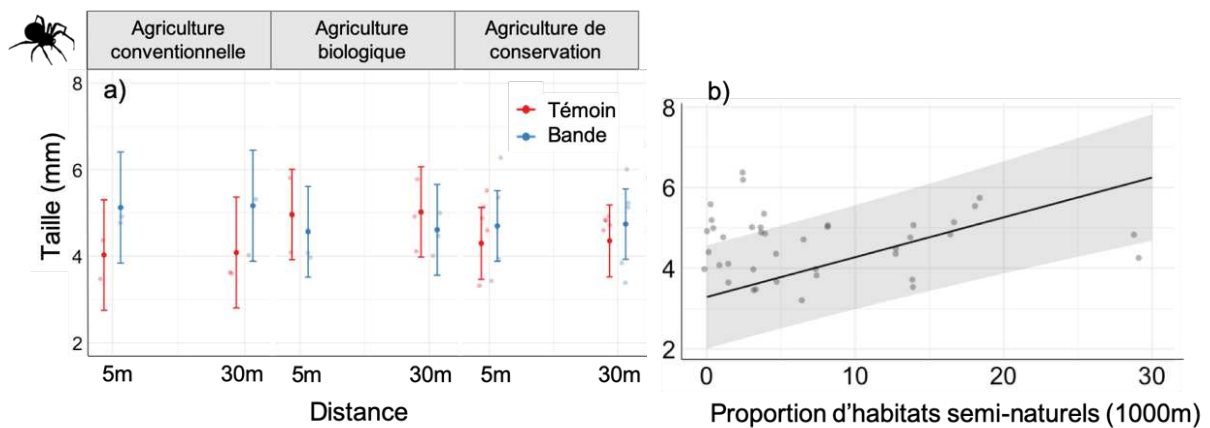


Figure I.11 : Taille moyenne des espèces composant les communautés d'araignées selon a) le type de bordure (bande ou témoin), le système de culture et la distance à la bordure, et b) selon la proportion d'habitats semi-naturels (1000m). L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

3.2.3. Les carabes

Au total, 2093 carabes ont été récoltées sur les couples de parcelles en céréales suivies en 2020. 43 espèces ont été identifiées. Les six espèces les plus abondantes représentent 80 % des individus capturés (Figure I.12).

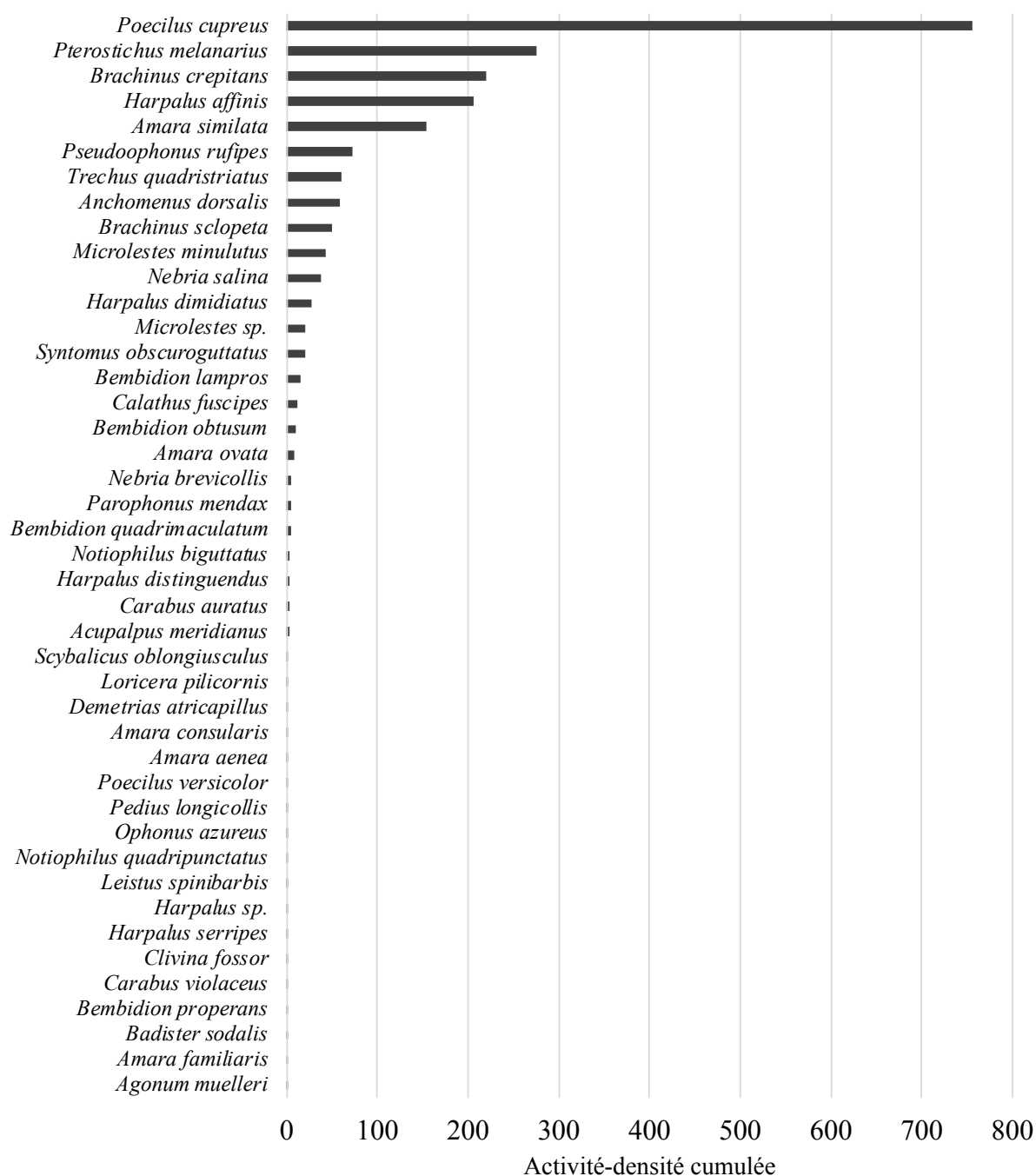


Figure I.12 : Liste des espèces de carabes échantillonnées sur les parcelles du réseau. La somme cumulée des individus par espèce sur l'ensemble des parcelles suivies est représentée en abscisse.

L'activité-densité des carabes n'est expliquée par aucune de nos variables d'intérêt : ni la présence d'une bande fleurie ($\chi^2=0,19$, Df=1, $p=0,663$), ni le système de culture ($\chi^2=2,80$, Df=2, $p=0,246$), ni la distance ($\chi^2=0,17$, Df=1, $p=0,684$), ni la proportion d'habitats semi-naturels ($\chi^2=0,14$, Df=1, $p=0,707$). Il en est de même pour la richesse spécifique des carabes (Figure I.13).

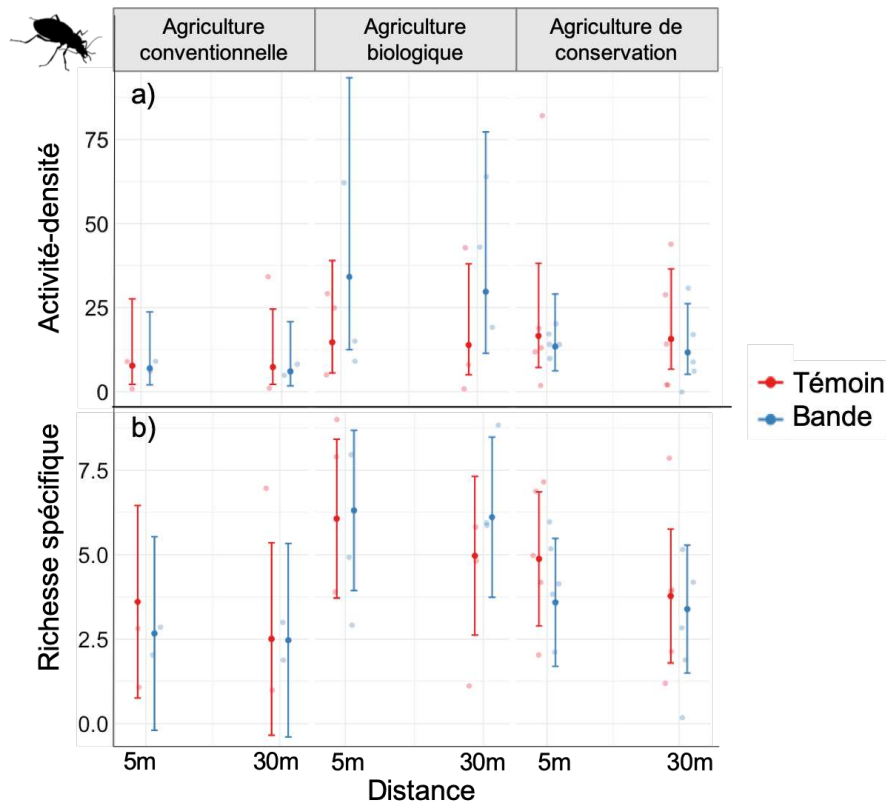


Figure I.13 : Activité-densité (a) et richesse spécifique (b) des communautés de carabes selon le type de bordure (bande ou témoin), le système de culture et la distance à la bordure. L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

En moyenne (\pm écart-type), les communautés de carabes sont composées de $67,5 \pm 30,0$ % d'individus zoophages, de $29,5 \pm 28,0$ % d'individus omnivores et de $0,5 \pm 1,7$ % d'individus majoritairement phytophages.

La proportion de carabes omnivores n'est expliquée par aucune de nos variables d'intérêt. En revanche, la proportion de carabes zoophages diminue avec la proportion d'habitats semi-naturels ($\chi^2=4,32$; Df=1 ; $p=0,038$) et varie selon le système de culture ($\chi^2=6,33$; Df=2 ; $p=0,042$), mais les comparaisons deux à deux ne sont pas significatives (Contraste conventionnel-conservation Estimate=0,26 ; $t=2,14$; $p=0,069$; Contraste conventionnel-biologique Estimate=0,05 ; $t=0,39$; $p=0,706$; Contraste biologique-conservation Estimate=0,21 ; $t=2,03$; $p=0,082$; Figure I.14).

En moyenne, les communautés de carabes sont composées de $31,6 \pm 28,8$ % d'individus hygrophiles, de $30,2 \pm 29,8$ % d'individus xérophiles et de $35,7 \pm 31,0$ % d'individus hétérophiles. La composition des communautés selon leur préférence à l'humidité ne varie pas significativement selon nos variables d'intérêts. Seule la proportion de carabes hygrophiles tend à être plus élevée à 5 m qu'à 30 m ($\text{Estimate}=0,15$; $t=1,77$; $p=0,090$; Figure I.14).

En moyenne, les communautés de carabes sont composées de $45,5 \pm 29,8$ % d'individus hivernant au stade adulte, de $26,2 \pm 25,0$ % d'individus hivernant au stade larvaire et de $25,6 \pm 31,9$ % d'individus hivernant au stade larvaire ou adulte. Aucune de nos variables d'intérêts n'a eu d'effet significatif sur la composition des communautés selon leur stade d'hivernation (Figure I.14).

La taille moyenne des individus n'a pas non plus été significativement affectée par la présence d'une bande fleurie, la distance ou le système de culture.

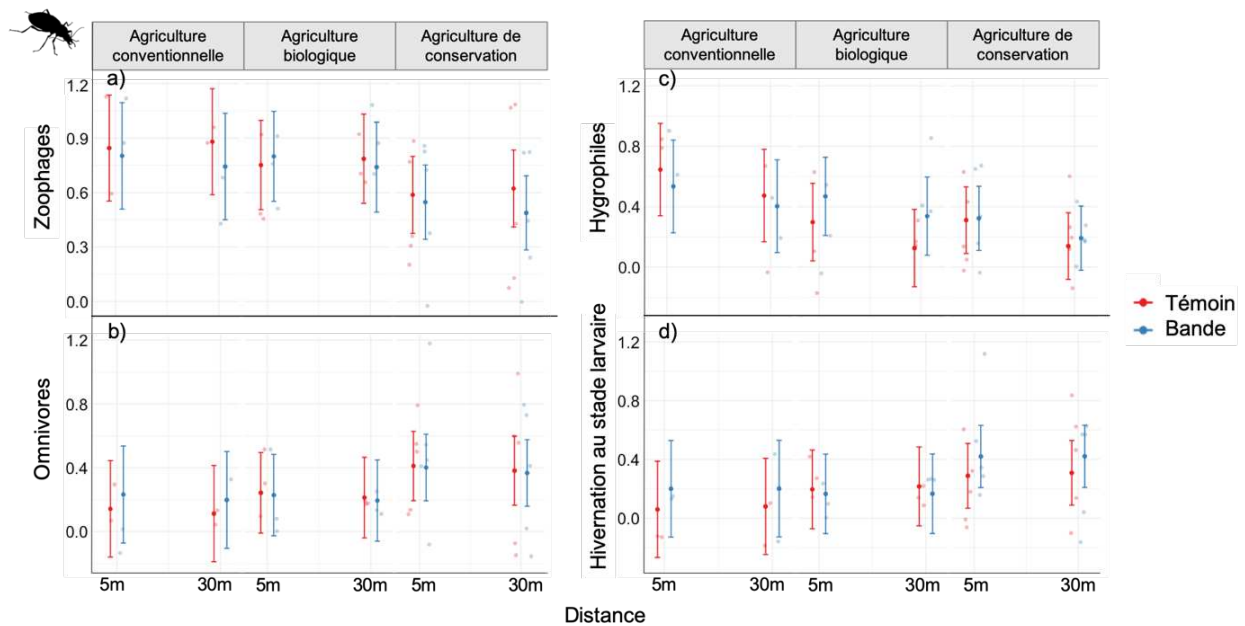


Figure I.14 : Proportion de la communauté de carabes a) zoophages, b) omnivores, c) hygrophiles et d) hivernant au stade larvaire selon le type de bordure (bande ou témoin), le système de culture et la distance à la bordure. L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

3.2.4. Les oiseaux

Au total, 204 oiseaux ont été contactés sur les couples de parcelles suivies en 2020. 16 espèces ont été détectées. Trois d'entre elles représentent 62 % des individus contactés (Figure 15).

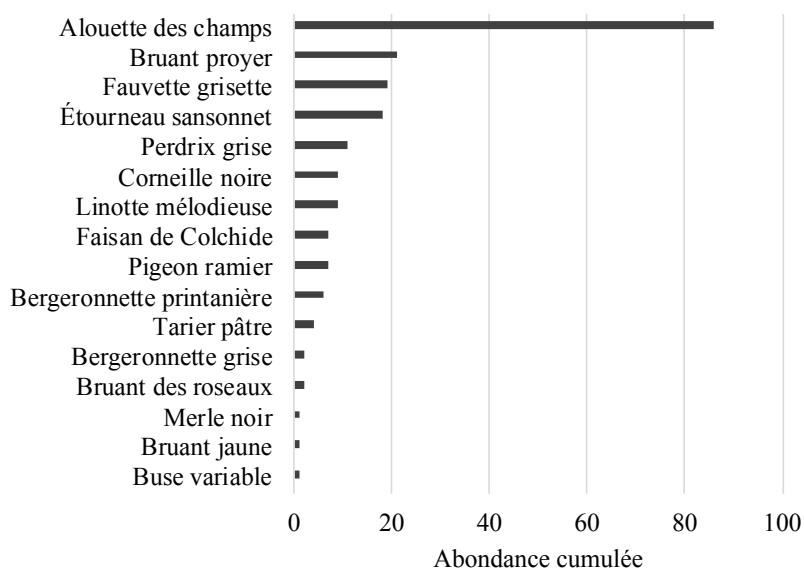


Figure I.15 : Liste des espèces d'oiseaux échantillonnées sur les parcelles du réseau. La somme cumulée des individus par espèce sur l'ensemble des parcelles suivies est représentée en abscisse.

Les assemblages d'oiseaux ne sont pas expliqués par la présence d'une bande fleurie (ANOSIM $R^2=0,01$; $p=0,280$), ni par le système de culture adjacent (ANOSIM $R^2=0,04$; $p=0,151$), mais majoritairement par les cultures de part et d'autre du transect (ANOSIM $R^2=0,32$; $p=0,003$; Figure I.16).

L'abondance des oiseaux ne diffère pas significativement selon l'effet seul du type de bordure seul (Anova: $\chi^2=3,39$; $p=0,065$), mais selon le système de culture seul (Anova: $\chi^2=10,60$; $p=0,005$) et en interaction avec le type de bordure (Anova: $\chi^2=6,79$; $p=0,034$; Figure I.17). L'abondance des oiseaux est ainsi moins élevée dans les systèmes conventionnels que dans ceux conduits en agriculture de conservation des sols (Estimate=-0,72 ; $t=-3,18$; $p=0,010$). La présence d'une bande fleurie a un effet positif significatif seulement dans les systèmes conventionnels (Estimate témoin conventionnel – bande conventionnel=-0,94 ; $t=-2,93$; $p=0,015$).

La richesse spécifique des oiseaux ne diffère pas selon le type de bordure mais selon le système de culture (Anova: $\chi^2=22,58$; $p<0,001$) et est moins élevée en agriculture conventionnelle (Estimate=- 2,25 ; $t=-2,63$; $p<0,001$) et en agriculture biologique (Estimate=-1,35 ; $t=-2,63$; $p=0,025$) qu'en agriculture de conservation des sols (Figure I.17).

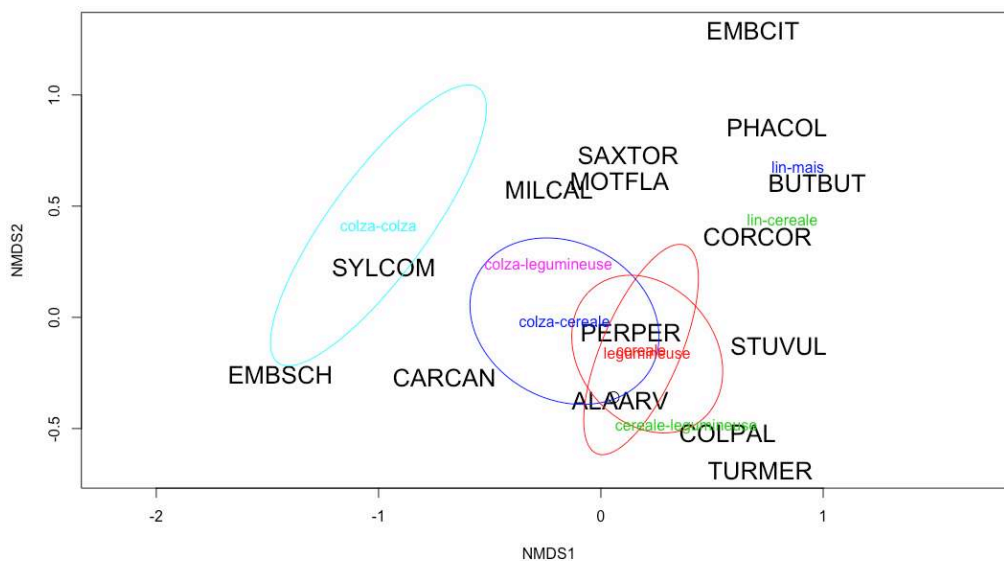


Figure I.16 : Analyse multivariée NMDS des communautés d'oiseaux en 2020. Les ellipses représentent les groupements d'individus selon les cultures adjacentes aux transects.

Code oiseaux : *ALAARV* : alouette des champs ; *BUTBUT* : buse variable ; *CARCAN* : linotte mélodieuse ; *COLPAL* : pigeon ramier ; *CORCOR* : corneille noire ; *EMBCIT* : bruant jaune ; *EMBSCH* : bruant des roseaux ; *MILCAL* : bruant proyer ; *MOTFLA* : bergeronnette printanière ; *PHACOL* : faisan de Colchide ; *PERPER* : perdrix grise ; *SAXTOR* : tarier pâtre ; *SYLCOM* : fauvette grisette ; *STUVUL* : Étourneau sansonnet ; *TURMER* : merle noir (*MOTALB* : bergeronnette grise est masquée par *ALAARV*).

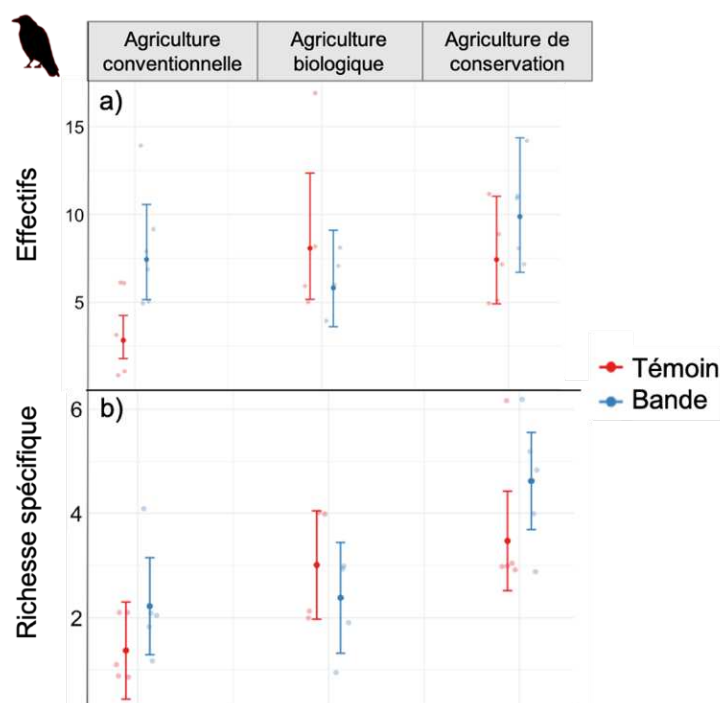


Figure I.17 : Effectifs (a) et richesse spécifique (b) des oiseaux selon le type de bordure (bande ou témoin) et le système de culture. L'erreur standard autour de la moyenne est représentée.

Les communautés d'oiseaux sont dominées par des espèces chassant en glanant ou en creusant. En moyenne (\pm écart-type), les végétaux représentent deux-tiers ($66,5 \pm 11,8$ %) de la part du régime alimentaire des communautés et les insectes un tiers ($31,9 \pm 11,1$ %), tandis que les vertébrés représentent une part infime de l'alimentation des communautés échantillonnées ($1,6 \pm 6,3$ %) (Figure I.18). Aucune de nos variables d'intérêts (type de bordure et système de culture) n'a eu d'effet significatif sur la composition fonctionnelle des communautés d'oiseaux en termes de stratégie de chasse ou de régime alimentaire.

L'indice moyen de spécialisation des communautés diminue avec l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage ($\chi^2=4,71$; $df=1$; $p=0,030$; Figure I.19) mais n'est pas influencé par la présence d'une bande fleurie, ni par le système de culture adjacent.

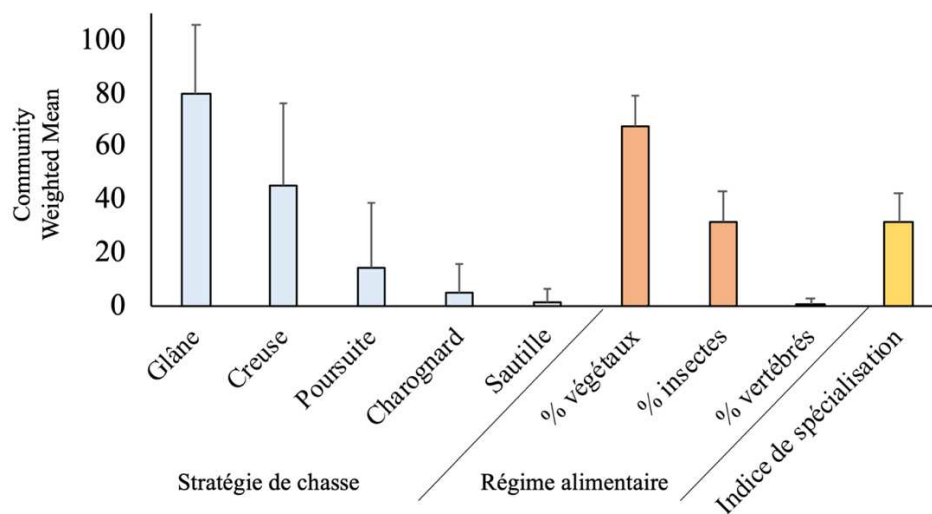


Figure I.18 : *Community Weighted Mean of traits* -valeur des traits fonctionnels pondérés par l'abondance relative de chaque espèce- des communautés d'oiseaux échantillonnées sur l'ensemble des couples de parcelles suivies en 2020.

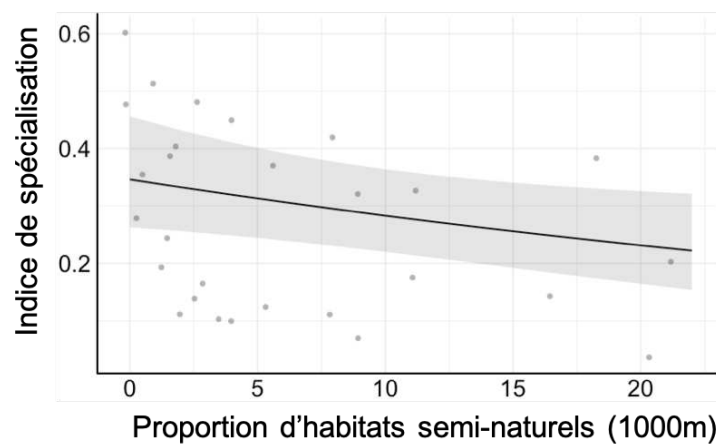


Figure I.19 : Indice de spécialisation moyen des communautés d'oiseaux en fonction de la proportion d'habitats semi-naturels dans un rayon de 1000 m.

Résumé des résultats de la partie 3.2

La présence d'une bande fleurie pérenne a un effet positif sur l'activité-densité des araignées dans les parcelles en agriculture biologique mais négatif en agriculture de conservation des sols. Leur richesse en espèce est plus élevée près des bordures de champ avec une végétation spontanée. Le système de culture et la présence d'une bande influencent la composition fonctionnelle des communautés en termes de stratégie de chasse. La taille moyenne des espèces composant les communautés d'araignées est plus élevée dans les parcelles en agriculture conventionnelle et de conservation des sols adjacente à une bande fleurie, ainsi que dans les milieux comprenant plus d'habitats semi-naturels alentours.

Nos résultats n'indiquent pas d'effet des bandes ou des systèmes de culture sur les carabes, que ce soit sur leur activité-densité ou leur richesse en espèce.

Les abondances et la richesse spécifique des oiseaux sont plus élevées dans les parcelles en agriculture de conservation des sols. La présence d'une bande fleurie n'est bénéfique aux abondances d'oiseaux que dans les parcelles conventionnelles.

Ni les communautés de carabes, ni celles d'oiseaux n'ont vu leur composition fonctionnelle répondre au système de culture, à la présence d'une bande fleurie ou à leur interaction.

4. Discussion

4.1. Les communautés d'invertébrés et d'oiseaux sont influencées principalement par l'année et la culture à l'échelle interannuelle

A l'échelle pluriannuelle, la composition des communautés d'invertébrés et d'oiseaux et l'abondance (ou activité-densité) des différents taxons sont principalement déterminées par l'année d'observation et par la culture en place.

Les conditions climatiques, et divers aléas à l'échelle des populations (effets stochastiques sur la démographie) vont entraîner des variations interannuelles des abondances des espèces et des effets d'échantillonnage. De plus, dans les systèmes de cultures annuelles, la rotation des cultures entraîne tous les ans un changement de culture sur une parcelle donnée. La composition des communautés et leur abondance va donc varier selon le type de culture en place pour une même parcelle et son précédent (Meyer et al., 2019). Ainsi, en comparaison du type de culture et des fluctuations interannuelles des populations, l'effet de la gestion des cultures sur la composition des communautés n'est que peu détectable dans notre étude.

Néanmoins, quelques effets sont notables pour **les staphylins, dont l'activité-densité est plus élevée dans les systèmes conventionnels** qu'en agriculture de conservation des sols. Pourtant, une précédente étude a montré qu'ils étaient plus abondants dans les parcelles avec du mulch ou traitées à l'herbicide (deux caractéristiques fréquentes en agriculture de conservation des sols) que dans celles labourées (Miñarro et al., 2009). L'activité-densité plus élevée dans les parcelles conventionnelles, pourrait s'expliquer par la densité de proies. Clough et al., (2007) ont montré des différences d'abondances entre systèmes de culture mais qui variaient selon le régime alimentaire des staphylins. Ainsi, les staphylins prédateurs sont plus abondants en agriculture conventionnelle que biologique, probablement en raison d'une plus grande densité de pucerons dans les champs de blés conventionnels que dans les champs de blés biologiques (Clough et al., 2007). Faute d'identification à l'espèce des staphylins nous n'avons pas pu analyser leur composition fonctionnelle.

En 2020, l'activité-densité des araignées était plus élevée dans les parcelles adjacentes à une bordure de végétation spontanée qu'à une bande fleurie. Les araignées recolonisent les parcelles par l'extérieur, notamment à partir des éléments semi-naturels utilisés pour hiverner (*spillover effect*, Rand et al., 2006, tels que les prairies pour les araignées des champs de céréales (Michalko and Birkhofer, 2021). Les bandes fleuries intra-parcellaires, sont probablement trop récentes et pas assez larges pour servir de sites d'hivernation et permettre une meilleure recolonisation des parcelles.

Concernant les oiseaux, ceux-ci étaient plus abondants entre 25 et 100 m qu'entre 0 et 25 m avant l'insertion de la bande fleurie, mais cet effet s'inverse deux ans après l'implantation des bandes fleuries (à t+2). Cette variation interannuelle de l'effet distance pourrait être dû à un effet observateur.

Les bandes fleuries d'un an ont favorisé les collemboles. De nombreux carabes ou araignées peuvent également consommer des collemboles (= proies alternatives), présent au même moment et ainsi soutenir les populations de prédateurs tout au long de l'année. Par exemple, *T. quadriastratus* (7^{ème} espèce la plus abondante sur notre réseau) est considéré comme un spécialiste des collemboles dans la clef d'identification « Clef de détermination des Carabidés, paysages agricoles du Nord-Ouest de la France » par J.-L. Roger *et al* mais également comme un prédateur de pucerons (Roume, 2011). Ainsi, **la présence d'une bande fleurie pourrait favoriser l'abondance de proies alternatives aux prédateurs épigés** à des périodes de l'année où les ravageurs manquent et donc **maintenir leurs populations**. Cela devrait **augmenter d'une part le potentiel de contrôle biologique** à l'automne ou en début de printemps sur céréales d'hiver, lorsque le couvert de la culture est encore peu développé et bas pour leur permettre l'accès aux pucerons (Landis et Van der Werf 1997; Firlej et al. 2013; Raymond, Ortiz-Martínez, et Lavandero 2015), et d'autre part sur les cultures suivantes.

4.2. Structure des communautés d'araignées à l'échelle annuelle

Une précédente étude a montré que la densité d'araignées hivernantes était plus élevée dans les bandes fleuries âgées de 2 à 4 ans, mais pas dans celles âgées d'un an, comparées à des parcelles de blé témoin (Ganser et al., 2019). Dans cette étude, nous avons pu montrer sur un pas de temps relativement court **qu'en agriculture biologique, moins de deux ans après leur implantation, les bandes fleuries peuvent être favorables à la densité des araignées dans la parcelle adjacente**.

En termes de diversité, la richesse spécifique des araignées est plus faible dans les parcelles contenant des bandes fleuries pérennes, en comparaison aux parcelles témoin. Les parcelles témoins sont délimitées par des bordures spontanées herbacées aux modes de gestion très variés, et dans des conditions écologiques contrastées (parfois fossé humide), ce qui pourrait expliquer une richesse d'araignées plus importante, alors que les bandes intra-parcellaires ont été semées au sein de parcelles dont les conditions écologiques sont plus homogènes. De plus, l'activité-densité des araignées est plus élevée à 5 m qu'à 30 m, ce qui souligne l'importance des effets de bordure. Comme évoqué précédemment, les araignées recolonisent les parcelles de l'extérieur, ce qui pourrait expliquer le fait que nous ne mettons pas en évidence un effet seul du système de culture, mais de son interaction avec la présence de la bande. Ainsi, **en agriculture biologique, la présence d'une bande fleurie favorise leur activité-densité, par exemple en fournissant des habitats refuges permettant une recolonisation plus rapide après le travail du sol**. À l'inverse, en agriculture de conservation des sols, nous observons un effet négatif inattendu de la présence d'une bande sur l'activité-densité des araignées. Nous pouvons émettre l'hypothèse que la présence d'une bande fleurie implique une augmentation des résidus en surface, qui réduisent l'activité-densité des individus et la recolonisation des parcelles depuis l'extérieur.

De manière générale, la proportion d'araignées chassant au sol était bien supérieure à la proportion d'araignées tissant des toiles. Cette différence peut être liée à la méthode de piégeage de type barber, plus adaptée à la collecte des arthropodes marchant au sol que ceux utilisant les strates végétales et aériennes (Mashavakure et al., 2019). Il n'est donc pas intéressant de discuter ici de cet assemblage, mais plutôt de comparer les différences entre parcelles pour une même stratégie de chasse, le biais s'appliquant de manière similaire.

La proportion d'araignées dans la communauté avec une stratégie de chasse dite 'en embuscade' (ex : *Ozyptila spp.*, *Xysticus spp.* de la famille des Thomisidae) est plus faible dans les parcelles en agriculture biologique par rapport à celles en agriculture de conservation des sols. Le labour couramment employé en agriculture biologique contrairement aux systèmes en agriculture de conservation des sols a pour conséquences de briser les mottes du sol et d'enfouir les résidus de culture. Cette pratique détruit des habitats et des refuges propices aux chasses par embuscade et à la construction de sacs de soie pour piéger les proies (Mashavakure et al., 2019). Néanmoins cela ne semble pas affecter celles chassant au sol et sans toiles, dont les espèces *D. lutetianus* (8 % des individus piégés) et *O. apicatus* (11 % des individus piégés) sont plus actives dans les parcelles en agriculture biologique. Les araignées qui chassent activement sont plus efficaces pour capturer des proies sédentaires tandis que les araignées qui chassent en embuscade sont plus efficaces pour capturer des proies très mobiles, (Michalko et al., 2019).

La proportion d'araignées dans la communauté chassant au sol et la taille moyenne des espèces composant les communautés est plus élevée dans les parcelles conventionnelles adjacentes à une bande fleurie que sans. Ces deux traits sont intrinsèquement liés : les araignées chassant activement sont plus grandes que celles tissant des toiles (Pedley and Dolman, 2014). La grande majorité des espèces chassant au sol sont des Lycoses (ex : *Trochosa spp.*, *Pardosa spp.*), qui hivernent en dehors des parcelles, dans des habitats semi-naturels herbacés ou ligneux (Mestre et al., 2018). De plus, les habitats semi-naturels herbacés montrent des densités d'araignées agrobiontes plus élevées que les habitats ligneux (Mestre et al., 2018). **Ainsi, la présence d'une bande fleurie adjacente aux parcelles conventionnelles a pu servir de site d'hivernation (refuge favorable par effet de contraste avec la parcelle conventionnelle) et favoriser la recolonisation des parcelles.** Des communautés d'araignées de plus grande taille en moyenne pourraient se traduire en un plus grand potentiel de contrôle biologique par une consommation accrue de proies pour assouvir les besoins nutritifs (Rudolf, 2012). Néanmoins, la prédation intragilde au sein d'une même communauté augmente lorsque les individus sont de plus grande taille et peut entraîner une baisse des taux de prédation sur un ravageur ou une proie donnée (ex : cartes de prédateurs de pucerons, Rusch et al. 2015 ; Rudolf 2012). Toutefois, peu de couples de parcelles (seulement 2) ont été échantillonnés et l'on observe une grande variabilité de réponse. Ainsi, ces résultats sont à prendre avec précaution.

La proportion d'araignées tissant des toiles en nappe ('*sheet web*') a diminué dans toutes les parcelles adjacentes à une bande fleurie indépendamment du type de système de culture. Néanmoins, ce sont

surtout de petites Linyphides, qui tissent leurs toiles sur la strate basse de la végétation et plutôt sur des graminées ou des espèces herbacées sans inflorescences (commentaires personnels, Saintilan Alexis). La structure herbacée moins complexe des bords de champs témoin leur est donc certainement plus favorable que la structure complexe de dicotylédones des bandes fleuries. Une hypothèse alternative serait que la structure de la végétation des bandes fleuries leur soit finalement favorable (points d'accroche pour la toile). Cependant, une fois les toiles tissées les femelles sont peu mobiles, pouvant expliquer l'activité-densité moins élevée dans les parcelles adjacentes à une bande fleurie.

En parallèle, la proportion d'araignées qui chassent au sol ou en embuscade augmente avec la proportion d'habitats semi-naturels tandis que celles tissant des toiles en nappes diminue. Il semblerait qu'il y ait **un remplacement d'espèces dans la communauté le long d'un gradient de complexité paysagère**, c'est à dire au travers de la proportion d'habitats semi-naturels et de la présence de bandes fleuries aux abords des parcelles qui complexifie la structure de la végétation vis-à-vis des bordures herbacées spontanées. **Dans les paysages et aux abords de parcelles plus complexes se trouvent des espèces chassant au sol et de plus grande taille** (ex : les araignées échantillonnées dans les haies sont de plus grande taille que celles retrouvées dans les bordures herbacées des champs ; Gallé et al. 2018). **Tandis que dans des paysages et abords de parcelles plus simplifiés et plus ouverts se trouvent des espèces tissant des toiles, plus petites, capables d'effectuer du ballooning (cas des Linyphides)** (Gallé et al., 2018).

4.3. Structure des communautés de carabes à l'échelle annuelle

L'activité-densité et la richesse spécifique des carabes ne sont pas significativement influencées par la présence d'une bande fleurie, ni par le système de culture. Les bandes fleuries, âgées alors de 19 mois, sont probablement encore trop jeunes pour avoir augmenté le nombre d'individus de ce taxon. En effet, si l'on compare aux effets relatés dans la littérature, ceux-ci surviennent généralement après deux à trois années d'implantation, en lien avec le développement de la couverture végétale (Frank and Reichhart, 2004; Ganser et al., 2019).

Les communautés de carabes échantillonnées sont principalement zoophages (aux deux-tiers) et ne comprennent que très peu de phytophages. Les espèces décrites comme principalement phytophages dans notre étude concernent exclusivement des *Amara spp.* Dans les parcelles de céréales d'hiver, seul 2 individus de l'espèce *Amara aenea* ont été capturés, dont le taux de zoophagie est donné à 35 % (base de données BETSI). Dans les parcelles de colza, l'espèce dominante était *Amara similata*. Cette espèce est décrite avec un taux de zoophagie à 8 % dans la base de données BETSI et donc considérée comme principalement phytophage. Néanmoins, Schlein & Büchs (2006) et Haschek et al. (2012) ont montré que cette espèce consommait de nombreuses larves de ravageurs du colza. Cela met en lumière son rôle probablement sous-estimé dans le contrôle biologique et la nécessité de développer

nos connaissances sur les régimes alimentaires des espèces rencontrées dans les parcelles cultivées (ex : Analyses génétiques des contenus stomacaux, tests de choix alimentaires, cartes de prédation couplées à des caméras).

La proportion de carabes zoophages tend à être plus élevée dans les systèmes conventionnels et biologique qu'en agriculture de conservation des sols. Cela concorde avec une proportion plus élevée de carabes omnivores (mais tests non significatifs dans notre étude) dans les systèmes sans labour (Menalled et al., 2007), qui soutiennent une banque de graines plus accessible que dans les systèmes pratiquant le travail du sol et notamment le labour qui enfouit les graines en inversant les horizons. A l'inverse, **le travail du sol réduit l'accessibilité des semences pour les carabes phytophages au profit des espèces carnivores** capables de se nourrir de proies vivant au sol dans les parcelles perturbées physiquement.

Concernant l'affinité à l'humidité, la présence d'une bande fleurie n'a pas eu d'influence sur la proportion de carabes hygrophiles qui aurait pu être favorisés par le développement d'une végétation plus dense, maintenant un microclimat humide à proximité des parcelles (Perner and Malt, 2003). La proportion de carabes hygrophiles n'est influencée que par la distance à la bordure ou à la bande : elle est plus élevée à 5 m qu'à 30 m, là où les conditions édaphiques leur sont peut-être plus favorables.

Contrairement à nos attentes, la présence d'une bande fleurie et les systèmes en agriculture de conservation des sols, apportant un habitat non perturbé, n'ont pas significativement favorisé les communautés de carabes hivernant au stade larvaire contrairement à Boinot et al. (2019). L'absence d'effet des systèmes en agriculture biologique ou conventionnelle sur le nombre de carabes hivernant à l'état larvaire peut être lié au type de travail du sol effectué avant l'implantation des céréales d'hiver. Il semblerait que les espèces de carabes hivernant au stade larvaire soient sensibles à la herse rotative sauf si le champ a été labouré précédemment. En effet, cela permet probablement de les enfouir et de les protéger de la herse (Mesmin et al., 2020). Par exemple, dans notre étude, la totalité des céréales d'hiver en agriculture biologique sont labourées pour préparer le lit de semence.

4.4. Structure des communautés d'oiseaux à l'échelle annuelle

A l'instar de précédentes études, les parcelles conduites en agriculture de conservation des sols montrent des abondances et une richesse spécifique en oiseaux plus élevée que les systèmes conventionnels (Barré et al., 2018b; Filippi-Codaccioni et al., 2009). Les oiseaux insectivores sont généralement favorisés par les systèmes sans ou avec peu de travail du sol, comparés aux omnivores mais pas aux granivores (Filippi-Codaccioni et al., 2009). Or dans notre étude, nous ne montrons pas d'effet du système de culture sur la proportion d'insectes ou de végétaux consommés dans le régime alimentaire des communautés d'oiseaux. **L'agriculture de conservation des sols semble donc**

bénéfique dans notre étude à un cortège plus large d'espèces que l'agriculture conventionnelle, quel que soit leur régime alimentaire. L'effet de l'agriculture de conservation des sols peut être dû aux **ressources plus nombreuses** (sans qu'elles soient ciblées sur les insectes) et à leur **accessibilité**. En effet, plus la végétation est uniforme et dense, moins le nombre d'oiseaux et le panel d'espèces capables de nicher et de s'alimenter sont importants (Wilson et al., 2005). La couverture végétale de la culture est généralement plus hétérogène en agriculture de conservation des sols que conventionnelle (plus d'échec de levée), laissant des trouées favorables aux populations d'oiseaux se nourrissant au sol (ex : Alouette des champs, Donald 2010) dans les parcelles agricoles. De même, les couverts permanents ou d'interculture (fréquent en agriculture de conservation des sols) sont aussi bénéfiques à une diversité d'espèces d'oiseaux (ex : refuges, protection, halte migratoire) sur toute l'année (Barré et al., 2018b; Wilcoxon et al., 2018).

La présence d'une bande fleurie dans les systèmes conventionnels a doublé l'abondance des oiseaux par rapport aux sites témoins, probablement grâce à l'apport de ressources alimentaires supplémentaires, en graines et en insectes. Cet effet ne se retrouve pas dans les autres systèmes de cultures, en raison de ressources peut-être déjà suffisamment nombreuses dans les parcelles soumises à de moindres perturbations physiques du sol (ex : agriculture de conservation des sols) ou chimiques (ex : agriculture biologique).

Par ailleurs, la présence d'une bande fleurie ou le type de système de culture adjacent n'a eu **aucun effet sur la composition fonctionnelle des communautés d'oiseaux** en termes de proportion d'insectes ou de végétaux consommés, ni sur les stratégies de chasse. La présence d'une bande a donc essentiellement un effet attractif, par effet d'opportunités pour les ressources, mais ne détermine pas la composition fonctionnelle des communautés d'oiseaux. Le cortège d'espèces exploitant les champs cultivés et les abords de bandes fleuries reste donc similaire. Ce sont des espèces adaptées aux milieux herbacés ouverts (bande sans strate arbustive ou arborée).

La présence d'une bande fleurie ou le type de système n'ont **pas eu d'effet sur la spécialisation des communautés d'oiseaux** échantillonnées. Bien que les pratiques puissent être contrastées entre systèmes (ex : pas de travail du sol ou pas de produits phytosanitaires), les parcelles restent des habitats agricoles de grandes cultures annuelles soumis à des perturbations régulières. Les espèces spécialistes ne semblent pas favorisées par l'habitat très linéaire et peu large de la bande fleurie bien que la végétation en théorie plus dense dans les bandes fleuries que dans la culture (notamment en début de saison) aurait pu offrir des sites de nidification appropriés aux oiseaux qui se nourrissent au sol dans les parcelles cultivées adjacentes (Josefsson et al., 2013). De plus, les habitats linéaires et les lisières sont des éléments où la prédation est généralement accrue (Andrén, 1995).

En revanche, les communautés d'oiseaux sont moins spécialisées lorsque la proportion d'habitats semi-naturels augmente. La diversification des habitats, notamment de lisières, favorise l'arrivée des

espèces généralistes qui exploitent ces lisières et les champs voisins. Cela pourrait augmenter la diversité des espèces et contribuer à certains processus écologiques comme les régulations biologiques.

Par ailleurs, nous avons mis en évidence un **effet du type de culture sur la composition taxonomique des communautés d'oiseaux**. Les cultures de céréales semées en hiver peuvent être moins favorables aux populations d'oiseaux que lorsqu'elles sont semées au printemps. En cause, d'une part, le labour précédent le semis de la culture qui enfouit des ressources en graines dont de nombreux oiseaux granivores se nourrissent en hiver. D'autre part, le couvert trop développé de la culture d'hiver au printemps non favorable aux espèces nidifiant ou s'alimentant sur les strates basses telles que les alouettes des champs (Newton, 2004). De plus, le colza, de par la structure haute et dense de son couvert, n'attire pas le même cortège d'espèce que les céréales. Ainsi, on retrouve davantage d'espèces exploitant les strates arbustives dans la culture de colza (ex : fauvette grisette, bruant des roseaux) tandis que l'on retrouve davantage d'espèces exploitant les strates herbacées dans les cultures de céréales (ex : alouette des champs, bruant proyer, perdrix).

5. Limites & perspectives

L'approche BACI (Before - After Impact Control) permet de tenir compte des différences initiales entre sites avant un changement ('Before impact' et 'Before control') à l'inverse de nombreux dispositifs tenant compte juste de la variation avant et après un changement (BA : Before – After) mais sans site témoin ou ne tenant compte que de la variation entre un site témoin et un site avec changement (CI : Control Impact, la majorité des études). L'approche BACI estime généralement mieux les effets d'un changement, néanmoins la faible puissance statistique des dispositifs BACI pour les échantillons de petite taille est un problème (Christie et al., 2019). Une des limites de notre dispositif est que nous n'avons qu'un suivi avant l'implantation de la bande. Effectuer plus de répétitions sur les couples de parcelles avant et après un changement (ex : un aménagement agroécologique telle qu'une bande fleurie) pourra renforcer les résultats de ce type de dispositif, notamment pour des communautés qui varient beaucoup spatialement et temporellement. De plus, les organismes relativement peu mobiles (tels que les carabes) sont dépendant de la rotation des cultures (Meyer et al., 2019). La variabilité spatiale au sein d'une parcelle et entre parcelles peut être grande et les effets difficiles à détecter, nécessitant plus de répétitions dans la parcelle et sur le nombre de parcelles par modalité.

Par ailleurs, l'hétérogénéité des bandes fleuries entre sites nécessite d'être mieux décrite, afin d'en tenir compte vis-à-vis des réponses des communautés et identifier si les effets sont liés à la fourniture de ressources trophiques ou de refuges (ex : surface occupée par la bande relativement à la taille de la parcelle, diversité en espèce et répartition des abondances, recouvrement, hauteur végétale, dérangements observés, proies accessibles...).

Le nombre d'individus capturés par la méthode des pièges barber dépend à la fois de leur abondance et de leur activité. Par conséquent des espèces très actives mais peu abondantes peuvent être surreprésentées dans la communauté échantillonnée (Rouabah et al., 2015). De plus, la densité de végétation ou de résidus au sol peut jouer sur l'activité des individus, diminuant le nombre piégé dans les habitats complexes (ex : en agriculture de conservation des sols) comparé à des environnements plus ouverts (ex : en agriculture conventionnelle) (Collard et al., 2018). Les pièges barber devraient toujours être accompagnés de mesures des états du milieu des parcelles afin de tenir compte de la structure du sol et des résidus sur les activités-densités des arthropodes épigés.

Par ailleurs, nous n'avons pu échantillonner que peu de couples de parcelles par modalité de système de culture. Il faudrait donc augmenter la taille du jeu de données pour confirmer les relations observées en augmentant le nombre de couples suivis dans davantage de situations de production (ex : système de culture, cultures, à l'échelle de la parcelle et du paysage). De plus, il faudrait continuer les suivis annuels pour suivre l'évolution des réponses des communautés au cours du temps et du vieillissement de la bande fleurie. De plus, on observe une grande variabilité dans les réponses obtenues pour les parcelles conduites en agriculture de conservation des sols. Parmi ceux définis comme tels, ils ont en commun le non retournement du sol par le labour, mais la fréquence de travail superficiel du sol et la diversification de la rotation peuvent différer. Avec plus de parcelles, il serait donc intéressant, soit (i) de faire une typologie des systèmes de culture plus fine, par exemple en divisant la catégorie 'agriculteur de conservation des sols' selon leur ancienneté ou de diviser la catégorie 'agriculteurs conventionnels' en fonction de ceux effectuant des traitements insecticides de ceux n'en effectuant pas, soit (ii) d'utiliser des gradients de pratiques, comme un gradient de perturbation par le travail du sol ou l'utilisation de pesticides au travers de l'Indice de Fréquence de Traitement (IFT).

Enfin, pour mieux identifier l'effet des bandes fleuries ou des systèmes de culture sur les arthropodes, il pourrait être intéressant de piéger en sortie d'hiver (Boinot et al., 2019; Ganser et al., 2019), avant que ceux-ci ne dispersent dans le paysage. Il en est de même pour les oiseaux, dont les bandes fleuries pérennes pourraient offrir des ressources en hiver et en migration ou lors de leur migration pré-nuptiale, lors de la recherche de territoire pour la reproduction suivante.

6. Conclusion

Nous avons montré que les communautés d'invertébrés et d'oiseaux sont pour partie structurées par le type de culture (ex : colza, céréale). En contexte de grandes cultures annuelles, la rotation des cultures implique d'explorer les effets des systèmes de culture et des bandes fleuries sur une variété de cultures qui supportent des couples de proies-prédateurs différents.

Nous allons dans les chapitres suivants renforcer notre compréhension des effets des bandes fleuries ou des systèmes de culture sur la réponse des communautés et les possibles implications en termes de régulations des bioagresseurs. Pour ce faire nous allons d'une part mesurer les régulations biologiques de façon directe (ex : parasitisme, taux de croissance) et d'autre part étudier les relations trophiques structurant les communautés à plusieurs niveaux trophiques.

*Chapitre 2 : Effets conjoints des
bandes fleuries et des systèmes de
culture sur les régulations de
bioagresseurs*

Chapitre 2

Partie A : Effets conjoints des bandes fleuries et des systèmes de culture sur le parasitisme de ravageurs du colza



Crédits photos : Antoine Gardarin

Résumé du Chapitre 2.A : Parasitisme des ravageurs du colza

Intérêt et position du chapitre dans la thèse

Dans le chapitre précédent nous avons analysé l'effet de l'insertion d'une bande fleurie sur les communautés d'invertébrés et d'oiseaux ainsi, que son interaction avec le système de culture. Nous avons analysé la réponse des communautés et discuté des potentiels impacts de la composition fonctionnelle en termes de prédation et de régulations biologiques mais sans évaluer de liens directs sur les ravageurs. Dans ce chapitre, nous mesurons les effets des bandes et de techniques sur la régulation de plusieurs insectes dans le cadre de la lutte biologique par conservation.

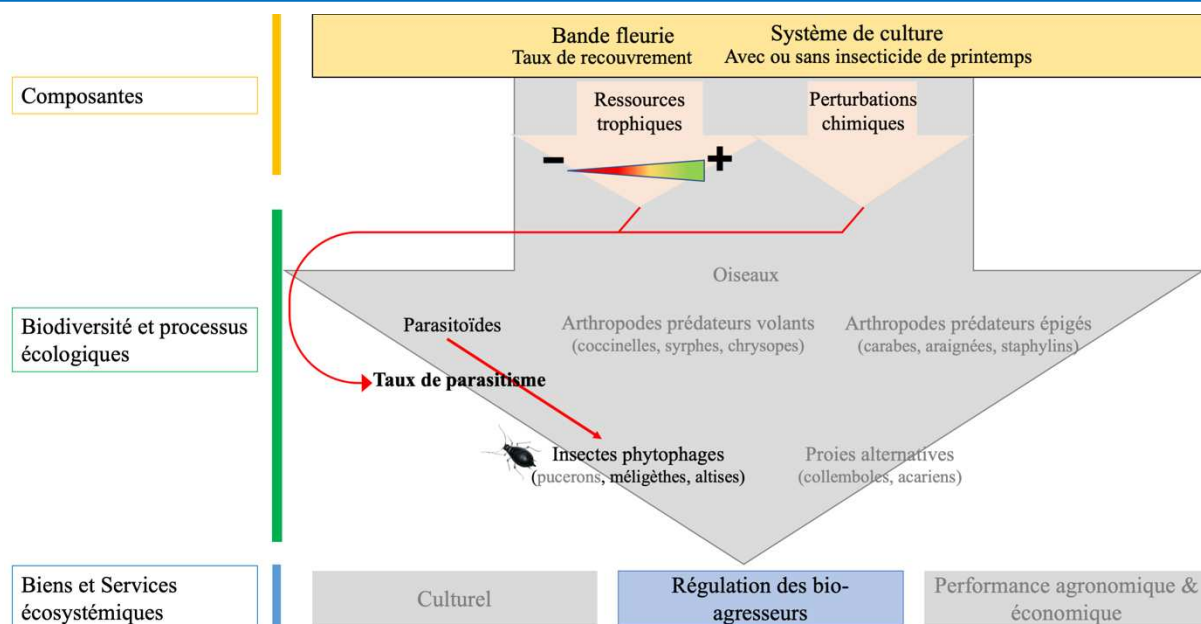


Figure II.A.0 : Schéma résumé des composantes étudiées dans le Chapitre 2.A, les organismes suivis et le service de régulation biologique par parasitisme qui en résulte.

Contexte

Les méligèthes (*Brassicogethes aeneus*) et les altises d'hiver (*Psylliodes chrysocephala*) sont parmi les principaux ravageurs du colza en Europe et peuvent occasionner des pertes de rendement élevées. La résistance croissante de leurs populations aux insecticides, et les préoccupations environnementales grandissantes, plaident pour le renforcement des régulations biologiques comme alternatives à la lutte chimique. Ces deux ravageurs peuvent être parasités par des microhyménoptères parasitoïdes au printemps, qui dépendent de ressources trophiques en nectar à l'état adulte. La présence d'une bande fleurie combinée à l'absence de traitement insecticide devrait favoriser la régulation par parasitisme des altises d'hiver et des méligèthes du colza. Cet effet devrait diminuer avec la distance à la bordure et varier selon la quantité de ressources apportée en bordure ou dans la parcelle.

Questions de recherche

- (i) La mise en place d'une stratégie de gestion basée sur la présence d'une bande fleurie combinée à l'absence de traitement insecticide au printemps favorise-t-elle le parasitisme des altises d'hiver et des méligèthes du colza ?
- (ii) Cet effet diminue-t-il en s'éloignant de la bande fleurie ?
- (iii) Cet effet est-il lié à la quantité de ressources en nectar accessible dans la bordure (semées ou spontanée) et dans la parcelle ?

Méthodologie

Nous avons comparé les taux de parasitisme de deux ravageurs du colza (les altises d'hiver et les méligèthes) dans des parcelles de colza adjacentes à une bande fleurie et ne recevant pas de traitement insecticide (appelé stratégie *eco-friendly*) à une situation de référence, c'est-à-dire sans bande fleurie et avec des traitements insecticides au printemps (stratégie conventionnelle). Nous avons suivi 12 et 13 parcelles respectivement en 2019 et 2020. Dix d'entre elles étaient adjacentes à une bande fleurie pérenne semée en 2018. Nous avons collecté des larves d'altises et de méligèthes à 5 m et à 30 m de la bordure de champ ou à la bande fleurie. Les taux de parasitisme ont été déterminés par la suite au laboratoire. Nous avons également réalisé des relevés botaniques des espèces en fleur en bord de parcelle (bande fleurie ou bordure spontanée) et dans les parcelles (adventices). Nous avons ainsi estimé le pourcentage de recouvrement des espèces produisant du nectar au moment du vol des parasitoïdes et dont ce nectar leur est morphologiquement accessible compte-tenu de la forme de la fleur.

Résultats principaux

Le taux de parasitisme moyen par parcelle s'élève à 30 % pour les altises d'hiver et à 20 % pour les méligèthes. Le taux de parasitisme des méligèthes est deux fois plus élevé dans la stratégie *eco-friendly* (18,3 %) en comparaison à la référence (9,6 %), mais cette tendance n'est pas significative. Le taux de parasitisme des altises d'hiver n'est pas influencé par le type de stratégie testé. Le taux de parasitisme des deux espèces diminue significativement avec la distance au bord du champ. Le recouvrement en espèces offrant du nectar accessible au moment du vol des parasitoïdes d'altises ou de méligèthes n'a pas différé significativement entre les bandes fleuries semées et les bordures de champ spontanées. Indépendamment du type de stratégie, la quantité de ressources en bord de champ n'a pas eu d'effet sur les taux de parasitisme des deux espèces. En revanche, l'augmentation des ressources en nectar fournies par les adventices dans la parcelle a permis d'augmenter les taux de parasitisme des deux espèces. Dans le cas des méligèthes, lorsque les ressources dans la parcelle sont disponibles, cela augmente le taux de parasitisme uniquement pour les parcelles sous gestion conventionnelle.

Apports pour la thèse ou la recherche en générale

Nous mettons en avant de faibles signaux positifs de la présence d'une bande fleurie sur la régulation par parasitisme de deux ravageurs du colza (altises d'hiver et méligèthes). Ce faible effet pourrait s'expliquer par une fourniture trop faible de ressources trophiques en mars-avril dans les bandes fleuries. Néanmoins nous montrons que les taux de parasitisme répondent à la ressource présente dans les parcelles, suggérant ainsi des moyens d'action. Des recherches ultérieures devraient être menées pour explorer davantage de combinaisons de bandes fleuries et de systèmes de culture. Nous allons par ailleurs poursuivre l'exploration de ces effets combinés des ressources offertes par la bande fleurie et des techniques culturales sur d'autres ravageurs et leurs ennemis naturels dans le chapitre suivant.

Productions scientifiques

Un article scientifique est en préparation pour *Agricultural Ecosystem & Environment*.

Partenariats & stages

L'UMR SAD-APT a effectué les enquêtes auprès des agriculteurs pour le recueil des itinéraires techniques.

Weeds within field enhance the parasitism of winter oilseed rape pests more than wildflower strips

Lola Serée¹⁻², Aude Barbottin³, François Chiron², Muriel Valantin-Morison¹ & Antoine Gardarin¹

¹ Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE, Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France.

² Université Paris-Saclay, AgroParisTech, CNRS, Ecologie Systématique Evolution, 91405, Orsay, France.

³ Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE, SADAPT, 78850 Thiverval-Grignon, France.

Abstract

Pollen beetles (*Brassicogethes spp.*) and stem flea beetle (*Psylliodes chrysocephala*) are among the main pests of oilseed rape crop in Europe and responsible for high yield losses. Increasing pesticide resistance and environmental concerns advocate for alternatives to chemical control, such as natural pest control. Flower strips are a promising tool to provide nectar resources and to enhance parasitism rate of oilseed rape pest species. However, how amount of resources around or within the field, and how management strategy increases parasitism is still unclear.

We followed 25 oilseed rape fields in 2019 and 2020. Among them, ten are adjacent to a sown wildflower strip. We compared eco-friendly strategy (wildflower strip without insecticide in spring) to the conventional one (no wildflower strip and chemical control). In spring, we collected manually larvae of stem flea beetle and pollen beetle at 5 m and 30 m from the wildflower strip or from the spontaneous field margin and determined parasitism rate. We performed botanical survey in wildflower strip or spontaneous field margin and within the field to assess the availability of accessible nectar resources.

The parasitism of stem flea beetle was not influence by the type of strategy tested while we observed a weak positive effect of the eco-friendly strategy on pollen beetle parasitism. The parasitism rate of both species decreased significantly with the distance to the field edge.

Field edge resources unlike within field resources (i.e., weeds) did not significantly influence the parasitism rate of stem flea beetle and pollen beetle. An interaction between management strategy and nectar resource was only observed for pollen beetles.

Further research is needed (i) to improve the composition of wildflower strip in order to provide more accessible nectar resources at the beginning of the spring and (ii) to explore more management strategy options.

Keywords: Pollen beetle, stem flea beetle, natural pest control, accessible nectar

1. INTRODUCTION

Winter oilseed rape crops have economic and agronomic interests and are grown on about 8.5% of all European arable land (FAO 2016, in Ruser et al., 2017). However, this crop is subject to high pest pressure such as pollen beetle (*Brassicogethes aeneus*, Coleoptera: Nitidulidae), stem flea beetle (*Psylliodes chrysocephala*, Coleoptera: Chrysomelidae) and stem weevils (*Ceutorhynchus spp.*, Coleoptera: Curculionidae) (Williams, 2006). Their management has become difficult in organic cropping systems or cropping systems without insecticides (Valantin-Morison et Meynard 2008). It became also a key issue in conventional cropping systems. For instance, population abundance of stem flea beetle has increased in Sweden following the neonicotinoid ban (Lundin, 2021). Stem flea beetle and pollen beetle show also increasingly resistance to pyrethroids, one of the last family of substance authorized to control them after the ban of neonicotinoids in European Union (Robert et al., 2017; Slater et al., 2011; Willis et al., 2020). In addition, oilseed rape is a mass-flowering crop very attractive to pollinators, where insecticide applications caused deleterious effects particularly when these are applied during flowering to control inflorescence insects such as pollen beetle (Mänd et al., 2010). It is therefore necessary to provide efficient biodiversity-friendly management strategies of crop protection against pests through natural biological regulations instead of chemical inputs.

Most of oilseed rape pests have the particularity to be difficult to access by predators due to their localization on the plant. For instance, larvae of stem flea beetle are protected in stem and pollen beetle larvae develop in buds or flowers. They are exposed to predation by generalist predators only shortly when they fall to the soil to pupate, towards mid-April and mid-May in France for *P. chrysocephala* and *B. aeneus* respectively. Among the natural biological regulations to promote, parasitoids appear as key biocontrol agents to target oilseed rape pests (Ulber et al., 2010b). In Europe, the main parasitoid of pollen beetle is *Tersilochus heterocerus* (Holmgren) and the main parasitoid of stem flea beetle is *Tersilochus microgaster* (Ulber et al., 2010b). They are sufficiently widespread and abundant across Europe to be of potential economic importance for conservation biological control of the target pests (Ulber et al., 2010b).

Across Europe, larval parasitism rates of pollen beetle were on average within the range of 25-50% in unsprayed crops, occasionally exceeding 80% (Ulber et al., 2010b) highlighting that parasitoids could be efficient to oilseed rape pest biological control. Nevertheless, the level of stem flea beetle parasitism varies between years and countries. For instance, in Germany the field parasitism levels were 25%, 44% and 23% respectively in 2001, 2002 and 2003 (Ulber and Wedemeyer, 2004) and only 10.8% in UK in 2000 (Ferguson et al., 2006). Understanding the determinants of this variability is a key step to promote biological control of oilseed rape pests.

The above-mentioned *Tersilochus spp.* are koinobiont endoparasitoids (Ulber et al., 2010b). After their larval development, they pupate and overwinter in the soil. They emerge the next spring, nine

months later and then disperse to colonize new oilseed rape crops. At a landscape scale, higher parasitism rate of *T. heterocerus* is often associated with complex landscapes, through a lower proportion of arable land (Scheid et al., 2011) or with high proportions of semi-natural habitats (Schmidt, Thies, et Tschamtko, 2004; Rusch et al. 2012) surrounding the study sites. Semi-natural habitats near or along agricultural fields provide nectar and pollen resources for parasitoids but also more moderate microclimate than fields during their foraging (Rusch et al., 2010). Indeed, most of parasitoids species need plant-derived sugar-rich food such as nectar at adult stage for their survival (Vollhardt et al., 2010). These resources enhance their longevity and fecundity which can translate into higher reproductive success and parasitism rate (Gillespie et al., 2016; Tylianakis et al., 2004).

As for flower fields (Krimmer et al., 2021), flower strips could be a valuable management option to provide trophic resources close to the crop to favour biological control by parasitoids. For instance, Büchi (2002) found significantly higher parasitism rates of pollen beetle in oilseed rape fields adjacent to a wildflower strips than to an extensively managed meadow, which may be explained by an increased level of nectar resources close to flower strips. They also show that parasitism rates were higher at 3 m than at 30 m from the flower strip (Büchi, 2002) questioning until which distances flower strips could have an effect. The parasitism of stem flea beetles has been far less investigated. Their parasitoids are active from February to March (Ulber et al., 2010b), when nectar resources may be even more limiting due to the few numbers of flowering plants at this period. In a recent factorial field experiment, perennial wildflower strips increased the parasitism of *P. chrysocephala*, *B. aeneus* and of *Ceutorrhynchus pallidactylus*, with an effect depending on the amount of available and accessible nectar to parasitoids (Gardarin et al., 2021).

In addition to field margin resources, weeds in the field could also be beneficial to parasitoids by bringing nectar and pollen resources and alternative hosts (Norris and Kogan, 2000). These resources can act as a ‘relay’ in the field as parasitism rates declined exponentially with increasing distance from floral patches, reaching zero beyond 14 m (Tylianakis et al., 2004).

This study investigates to what extent a management strategy based on a wildflower strip combined with no spring insecticide treatment as an alternative to conventional plant protection treatments to help conservation biological control of two main pests of oilseed rape, stem flea beetle and pollen beetle. We compared parasitism rates in fields close to a wildflower strip without insecticide treatment (called hereafter ‘eco-friendly strategy’) to a reference situation, i.e. without flower strip and with insecticide treatments in spring (called hereafter ‘conventional strategy’).

We expected (i) a positive effect of eco-friendly management on parasitism rates of stem flea beetles and pollen beetles but (ii) with a decreasing efficiency when moving away from the flower strip. We also expected that (iii) the effect of wildflower strips would depend on the amount of accessible nectar resources at the field edge and within the field.

2. METHODS

2.1. Study sites

The northern half of France is dominated by the cultivation of arable crops (mostly cereals and oilseed rape) in open field landscapes. We followed 12 and 13 fields in 2019 and 2020 respectively, with ten of them being adjacent to a sown wildflower strip. Each flower strip (approximately 4 m x 500 m) was sown in autumn 2018 with a mixture of 42 native and mostly perennial species. The plant species were selected to provide physical habitats and diverse trophic resources to arthropods throughout the year (Gardarin et al., 2018). We asked farmers not to treat with insecticide within 50 m of the wildflower strips with the aim to increase their benefits.

We digitized the land cover types (i.e., cropped and non-cropped) within a 500 m radius around each field based on intensive land surveys using QGIS software (version 3.12; www.qgis.org). We calculated the proportion of semi-natural habitats (including woody habitats, fallows, hedges, and wildflowers strips) within each buffer. The proportion of semi-natural habitats cover within a radius of 500 m was between 0.18 and 38.54% (median=7.48%, one plot with 63.72%) of the landscape buffer areas. As our sampled fields were mainly in open landscape we did not introduce landscape effect in models.

2.2. Assessment of the parasitism of pollen beetle and stem flea beetle larvae

Over a network of 41 oilseed rape conventional fields monitored by agricultural extension services in the study region (DRIAAF, 2020), oilseed rape plants were infested with stem flea beetle larvae ranging from 0 to over 30 individuals per plant, with an average of four larvae per plant in 2019 and 2.5 larvae per plant in 2020. This level of infestation is among the highest values for ten past years. In the same network, the pollen beetle pressure was also the highest in the last ten years, with an average of 6 (2019) to 10 (2020) individuals per flowering stem at the sensitive stage, just before flowering.

Pollen beetle

At the end of the blooming periods (BBCH stage 66, i.e. in early May 2019 and late April 2020), we collected a minimum of 100 last instar larvae measuring more than 3 mm from oilseed rape flowers. They were caught randomly along a transect of 50 m at 5 m and 30 m from the wildflower strip or from the spontaneous field margin. Larvae were stored in 70° alcohol. Under a binocular microscope, we recorded the presence of *Tersilochus heteroceris* (Thomson, 1889) (Hymenoptera: Ichneumonidae) eggs in the larvae, this species being the main parasitoid of *B. aeneus* in the area (Rusch et al., 2011).

Parasitism rates were calculated as the number of larvae containing at least one parasitoid egg divided by the total number of hosts.

Steam flea beetle

In April 2019 and 2020, we collected 100 (when possible) last instar larvae from the petioles of basal leaves of oilseed rape. They were caught randomly along a transect of 50 m at 5 m and 30 m from the wildflower strip or from the spontaneous field margin. One and four fields had to be excluded from the analysis of stem flea beetle parasitism, respectively in 2019 and 2020, due to an insufficient number of stem flea beetle larvae in the plants. The larvae were placed in hermetic plastic boxes (9.5 cm in diameter, 7 cm high) two-thirds filled with sieved moist soil. Boxes were made of a sand and soil mix (50:50), beforehand sterilized.

The rearing boxes were placed at room temperature (about 20°C) for six months. We recorded the emerging adults of *P. chrysocephala* (which developed from non-parasitized larvae) during the first two months after collection in the field. Rearing boxes were then stored at 4°C for three months to simulate winter temperatures, before being returned to room temperature. Parasitoids emerged after the release from low temperatures and were recorded over a period of two months, until no further emergence occurred. The parasitoids were morphologically similar to *Tersilochus microgaster* (Szépligeti, 1899; Hymenoptera, Ichneumonidae) and *T. obscurator* (Aubert, 1959; Hymenoptera, Ichneumonidae), according to published identification tools (Barari et al., 2005), and could not be assigned to either species with certainty. For simplicity, we named it as *T. microgaster* in this study.

Percent parasitism was calculated as the number of emerging parasitoids on the number of stem flea beetle emerging added to the number of emerging parasitoids.

2.3. Nectar resources at the edge and within field

Botanical surveys were performed during the sampling of each oilseed rape pests to assess the nectar resources provided to parasitoids by sown wildflower strips, by the spontaneous vegetation of the field margin (always herbaceous) and by the weeds in the field. We realized three transects: at the field edge, at 5 m and at 30 m from the field border. Every 2 m along a 40 m transect (20 plots of 1m²), we attributed a cover class to each dicotyledonous species (as a putative nectar-producing resource) according to its percent cover (Class 1: 1% or less; Class 2: 2-10%; Class 3: 11-30%; Class 4: 31-75%; Class 5: 76-100%) and we noted the phenological stage of each species (vegetative, flowering, fruiting). We then calculated the cover of flowering plants (%) providing nectar for parasitoids as the sum of cover of the plant species cover producing available and accessible nectar (Supplementary Materials Appendix

II.A.A). Nectar was considered to be available when it was produced during the period of parasitoid activity. Floral nectar accessibility depended on morphological matching between plant and parasitoid traits measured for each parasitoid and plant within the assemblage (Gardarin et al., 2021). We considered the ability of the insect to penetrate the flower and its ability to reach the nectar, which depended on corolla shape, nectar depth, insect head size and the size of the mouthparts.

2.4. Statistical analyses

We analysed the parasitism rate of stem flea beetle and pollen beetle separately. We ran generalized linear mixed models (GLMM) and assuming a binomial distribution with the ‘glmer’ function (nlme package, Pinheiro et al., 2017). We used the ‘cbind’ function command with the number of parasitized larvae as the ‘successes’ and the number of larvae without parasitism as ‘failures’.

We performed two models for each species, in the one hand with the type of strategy (eco-friendly vs conventional) and in the other hand with the gradient of accessible nectar resources at each distance. In the first models, we introduced as explanatory fixed effects variables, *strategy*, *distance* to the field edge (5 m or 30 m), the *year* and the first order interaction between *strategy* and *distance*. In the second model, we introduced as explanatory fixed effects variables, the *strategy*, the *distance*, the *year*, the *mean cover of plants providing accessible nectar* at the field edge (spontaneous vegetation or wildflower strip) or in the field (weeds). We tested the first-order interactions between the *cover of plant providing accessible nectar in the fields* and (i) the *strategy* and (ii) the *distance*.

We accounted for the spatial dependence of observations between distances in same fields by introducing the ‘field name’ variable as a random-effect variable. Wald chi-square tests (Type II sums of squares) using the function ‘ANOVA’ from the package ‘car’ (Fox et al. 2012) were used to calculate p-values. Subsequent post-hoc analyses were conducted by calculating estimated marginal means by using the package ‘emmeans’ (Lenth & Lenth, 2018).

All variables were standardized (i.e. by subtracting the mean and dividing by the standard deviation). Correlations between covariates in full models were assessed with variance inflation factors (all VIF < 5; James et al. 2013). Diagnostic residual plots were conducted with DHARMA (Hartig et Hartig, 2017) and confirmed a good fit for all. Spatial correlation in the residuals was checked with the ‘bubble’ function from the ‘sp’ package and with Correlogram (package ‘ncf’), and no spatial correlation was detected. All analyses were performed with a significance threshold of 5 % in R statistical software version 3.5.2 (2018-12-20).

3. RESULTS

3.1. Effect of strategy and of distance to the edge on the parasitism rate

The mean level parasitism of stem flea beetle (mean=29.55%, \pm 21.78%) and pollen beetle (mean=20.21%, \pm 18.59%) are highly variable between fields, ranging from 0 to 90.47% and 0 to 43.75% respectively. We do not observe an effect of the year on parasitism rate for the both species (Table II.A.1, Figure II.A.1). The parasitism rate of stem flea beetle decreased significantly with the distance to the field edge and was not influenced by the type of strategy tested (Table II.A.1, Figure II.A.1). As for stem flea beetle, parasitism rate of pollen beetle decreased with distance from the field edge. Parasitism rates were higher at 5 m than at 30 m, for stem flea beetles and pollen beetles respectively (Table II.A.1, Figure II.A.1). For this latter species, we observed a positive effect of eco-friendly strategy (Table II.A.1, Figure II.A.1), although this effect is weak.

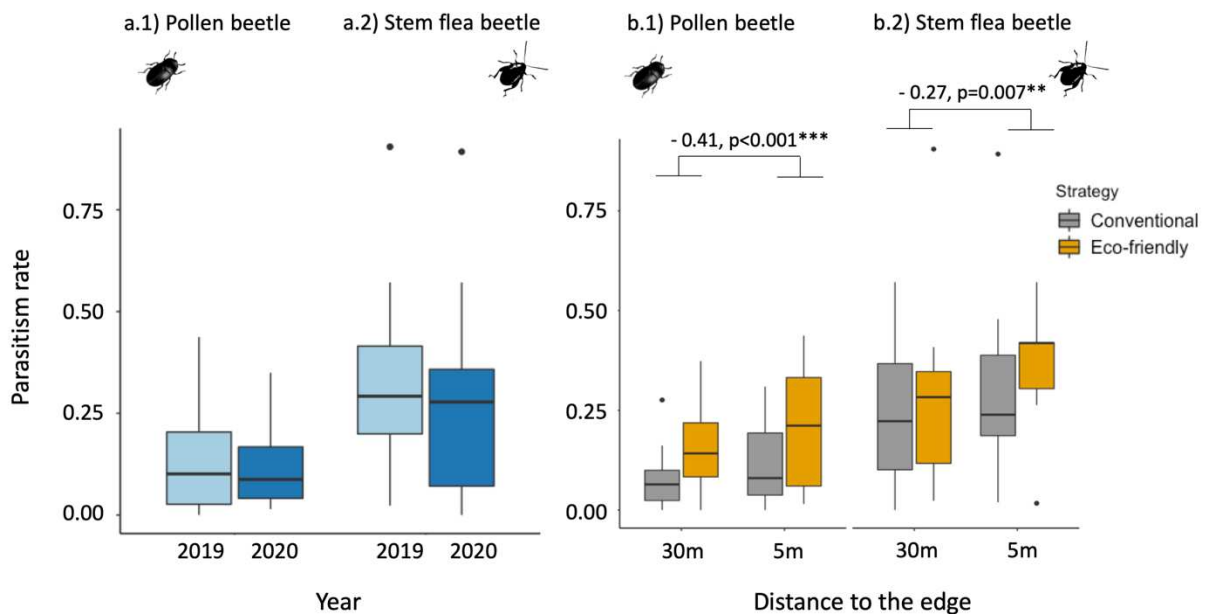


Figure II.A.1. Mean level parasitism of a.1) pollen beetle and a.2) stem flea beetle depending on the year of sampling or b) the distance to the field edge and the management strategy. Boxplots show median and the 1st and 3rd quartiles.

Table II.A.1. Wald chi-square tests of GLMMs for the parasitism rate of steam flea beetle and pollen beetle in oilseed rape fields conducted with an ‘eco-friendly’ or a conventional strategy of management. Significant results are in bold. Significance levels: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Response variable	Fixed effects	Chi2	Df	p-value	
		<i>Contrast</i>	<i>Estimate</i>	<i>z.ratio</i>	<i>p-value</i>
Steam flea beetle parasitism rate	Year	0.58	1	0.445	
	Distance	7.71	1	0.006**	
		<i>30m – 5m</i>	<i>-0.27</i>	<i>-2.69</i>	<i>0.007**</i>
	Strategy	0.01	1	0.908	
	Distance × strategy	1.47	1	0.226	
Pollen beetle parasitism rate	Year	0.05	1	0.816	
	Distance	34.13	1	<0.001***	
		<i>30m – 5m</i>	<i>-0.41</i>	<i>-5.87</i>	<i><0.001***</i>
	Strategy	2.83	1	0.093.	
	Distance × strategy	0.42	1	0.515	

3.2. Effect of accessible nectar on the parasitism rate

During the sampling of stem flea beetle, 29 plant species were found in spontaneous field margins (18 species with accessible nectar to stem flea beetle parasitoids) and 18 in wildflower strips (11 species with accessible nectar, Figure II.A.S2). During the sampling of pollen beetle, 44 plant species were found in spontaneous field margins (21 species with accessible nectar) and 33 in wildflower strips (24 species with accessible nectar, Figure II.A.S2). Complete list of flowering species sampled with nectar accessible for each parasitoids is given Table II.A.S2. In addition, the flower species composition between spontaneous field margin and wildflower strip at the beginning of the season, during the sampling of stem flea beetle were quite similar while the composition differs more later, during the sampling of pollen beetle (Figure II.A.S3).

The mean cover of plants providing accessible nectar at the field edge to *T. microgaster* (parasitoid of stem flea beetle) or to *T. heteroceris* (parasitoid of pollen beetle) did not significantly differ between the two management strategies: wildflower strip or herbaceous spontaneous field margin (Figure II.A.2).

As for the edge resources, within field nectar resources were highly variable within strategy and within field resources were comparable in the two management situations (Wilcoxon test: $W=172$, $p=1$ and $W=359$, $p=0.244$ respectively for *Tersilochus sp.* and *Tersilochus heteroceris*). Weed species between conventional and eco-friendly strategy fields were quite similar, with at least a half in common.

Field edge resources did not seem to influence parasitism rate of stem flea beetles and pollen beetles (Table II.A.2). Within field resources, on the other hand seems to enhance parasitism rate for pollen beetles whatever the distance to the edge or reinforce for it stem flea beetle when nectar resource is higher close to edge (Table II.A.2). An interaction between management strategy and nectar resource was only observed for pollen beetles. For this specie, when food resources are available, it increases the

parasitism rate, even more if the field is under conventional management (Table II.A.2). The observed predation rates are then comparable to those of the eco-friendly situation.

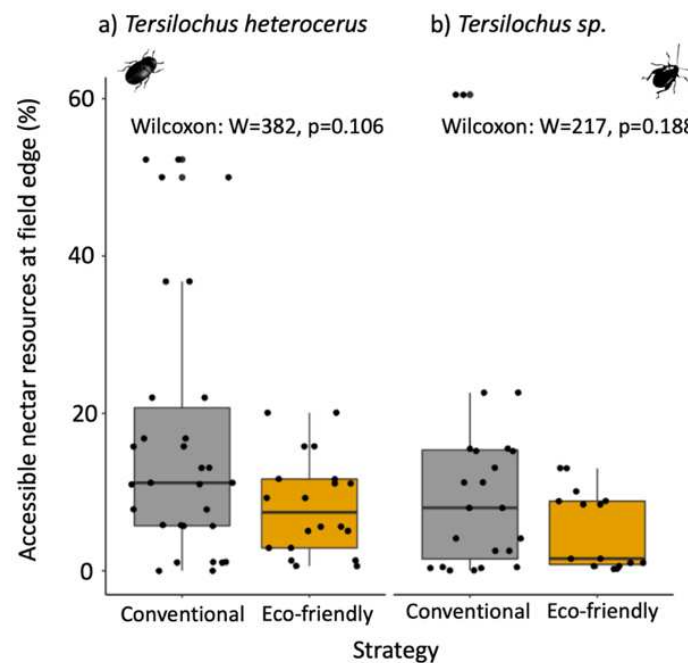


Figure II.A.2. Percent cover of nectar resources accessible to a) *Tersilochus heterocerus* (parasitoids of pollen beetle) and b) *Tersilochus sp.* (parasitoids of stem flea beetle) in field margin depending on the management strategy. Conventional = spontaneous herbaceous field margin. Eco-friendly = wildflower strip. Boxplots show median and the 1st and 3rd quartiles.

Table II.A.2. Effect of the management strategy of oilseed rape (eco-friendly vs conventional), distance to field edge and of nectar resources to parasitoids on the parasitism rate of steam flea beetle and pollen beetle larvae. Reference levels for factors: distance = 30m; Strategy = conventional; Year = 2019. P-values lower than 0.05 are written in bold. Significance levels: *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001.

Response variable	Fixed effects	Estimate	Standard error	Z value	p-value
Steam flea beetle parasitism rate	Intercept	-1.41	0.54	-2.62	0.009**
	Year 2020	-0.49	0.65	-0.75	0.452
	Distance 5m	0.37	0.11	3.38	<0.001***
	Strategy Eco-friendly	0.10	0.64	0.16	0.873
	Accessible nectar at the field edge	0.10	0.35	0.29	0.772
	Accessible nectar in the field (weeds)	-0.66	0.60	-1.10	0.273
	Distance X Accessible nectar in the field (weeds)	0.37	0.18	2.02	0.043*
Strategy X Accessible nectar in the field (weeds)	1.04	0.68	1.54	0.123	
Pollen beetle parasitism rate	Intercept	-2.81	0.42	-6.69	<0.001***
	Year 2020	-0.07	0.52	-0.13	0.899
	Distance 5m	0.34	0.07	4.70	<0.001***
	Strategy Eco-friendly	0.68	0.53	1.27	0.203
	Accessible nectar at the field edge	-0.27	0.28	-0.99	0.32
	Accessible nectar in the field (weeds)	0.51	0.21	2.43	0.015*
	Distance X Accessible nectar in the field (weeds)	0.01	0.08	0.17	0.862
Strategy X Accessible nectar in the field (weeds)	-0.86	0.28	-3.14	0.002**	

4. DISCUSSION

4.1. Effect of the eco-friendly oilseed rape management on the parasitism rates

Perennial wildflower strips are a promising way to enhance conservation biological control as they provide physical habitats and diversified trophic resources to predators and parasitoids of crop pests (Mei et al., 2021). In our study, we compare the efficiency of this layout coupled with no spring insecticide spraying in the crop (eco-friendly management) on the parasitism rate of two main pest of the oilseed rape: stem flea beetle and pollen beetle.

The use of flower strip have been shown to increase natural regulation of pest as they favour the presence of their natural enemies such as carabid beetle, spiders (Collins et al., 2002; Ganser et al., 2019; Haaland et al., 2011), which contributed synergistically to pollen beetle mortality when they fall to the soil to pupate (Riggi et al., 2017). This positive effect of flower strip is even greater than no pesticide used are applied (Krimmer et al., 2021). In our study, eco-friendly strategy did not significantly increase the parasitism rate of stem flea beetles while it had a weak positive effect on the parasitism rate of pollen beetles. The parasitism rates of both species were higher at 5 m than 30 m from the field margin but were not reinforced in the eco-friendly strategy as expected.

Previous studies have shown contrasting effect of the use of insecticides on the parasitism rate of pollen beetles. For instance, in the experiment of Brandes et al., (2018), testing three types of insecticides, the parasitism of pollen beetle larvae by *T. heterocerus* and *Phradis spp.* was not affected, while for Jansen & Gomez (2014) it decreased. According to Brandes et al., (2018), the effect of insecticides is probably linked to a density-dependent reaction of parasitoids since a reduced larval density of hosts reduces the attractiveness to parasitoids. In our study, the majority of farmers in the conventional fields treated only once, against stem weevils at the beginning of March, during the fly period of *T. microgaster*. The insecticides used are few persistent and this could explain the absence or the low differences between the two crop management strategies we observed on parasitism of stem flea beetle. Parasitoids such as *T. heterocerus* are active later in the season (late April – early May in Germany and UK) and prefer L2-larvae stage of pollen beetle to oviposition (Ulber et al., 2010b). According to the treatment calendar of conventional farmers and their biology, they were not impacted by insecticide treatments in our case. In addition, Krimmer et al., (2021) have found that pesticide use interacts negatively with the positive effect of flower fields highlighting the necessity to combine flower strips with a pesticide free-area close to field to sustain parasitism rate of oilseed rape pests.

4.2. Effect of nectar resources on parasitism rates

We expected that the effect of wildflower strips on pest parasitism, in comparison with grassy spontaneous field margins, would depend on the trophic resources they provide to parasitoids. In a factorial field experiment, the percent cover of plant providing available and accessible nectar to parasitoids was positively related to stem flea beetle and pollen beetle parasitism (Gardarin et al., 2021). Here, the parasitism rates were highly variable but this variability could not be related to the amount of accessible resources at field edge contrary to our hypothesis. In general, there were few flowering plants in March and April. In addition, although the species were chosen to provide food resources throughout the whole season, the nectar of sown species such as *Bellis perennis* was not accessible to parasitoids (as shown by morphometrics models) while wild wide spread species such as *Taraxacum spp.* or *Veronica spp.* have provide accessible resources. The latter were present in spontaneous field margin and thus decrease the expected efficiency of flower strips compared to spontaneous field edge.

The very small effect of wildflower strips might also be explained by their young age (less than two years) and their relatively small size (<1 ha). Krimmer et al., (2021) have recently highlighted that newly established flowering fields implemented the previous year did not sufficiently improve the parasitism rate of pollen beetle unlike older flower fields (5-6 years) or calcareous grasslands. They have also shown that flower field larger than 1.5 ha promote parasitism better than smaller.

Although in our case resources provided by flower strip were similar to those available in spontaneous borders, the presence of weeds offering floral resources within the field influence the parasitism rate. Higher weeds resources at 5 m allowed better parasitism rate of stem flea beetle. In addition, the parasitism rate of pollen beetle also increased with higher weed resources. This effect was greater in conventional fields in comparison to eco-friendly managed ones. Weed resources are certainly difficult to manage for a farmer, but a strategy of developing areas within the field that are not regulated by herbicides would undoubtedly make it possible to maximise this resource and therefore the associated biological regulation service.

Our study was conducted in relatively simplified openfield landscapes. In this context, we could have expected a strong effect of flower strips, as suggested by previous works who found that wildflower strips had a stronger effect on several natural enemies further away from woodlands or in simple to intermediate landscapes (Grab et al., 2018; Haenke et al., 2009; Saunders and Luck, 2018). Similarly, at a local scale, the effectiveness of wildflower strips on pollinators increased with the local contrast in flower richness created by the strips on pollinators (Scheper et al., 2015), but the case of parasitoids has been poorly documented.

As we have studied the flower resource at a local scale, it could be interesting to carry on at a landscape scale and to assess if parasitism rate (i) is linked to the amount of resources in the landscape by quantifying nectar resources at landscape level (e.g. Timberlake et al., 2021), (ii) depends of the ecological contrast created with landscape flower resources, and (iii) is driven by connectivity between floral resources from the field where they emerge to the oilseed rape field where they search their host.

5. CONCLUSION

Winter oilseed rape is a crop with high stakes by providing food resources for honey bee (Rollin et al., 2013) and breaking the cycles of cereals for instance, yet it rely on pesticides. It is thus necessary to find environmentally friendly alternatives management to these pesticides.

Previous studies shown perennial wildflower strip as a promising way to enhance biological control as they are favourable to generalist predators (e.g., carabid beetle, spiders) but also to parasitoids of oilseed rape pests. Nevertheless, we highlighted that the efficiency of flower strip would depends on their floral composition and the implementation of adapted agricultural management practices.

Firstly, further research is needed to improve the composition of wildflower strip in order to provide more accessible nectar resources at the beginning of the spring.

Secondly, the implementation of this strategy must be accompanied by a reflection on the management of other factors influencing the quality of habitats, notably weed management. We advocate to explore more management strategy options, with no herbicides treatments as well for instance. Furthermore, the suppression of insecticides is only possible if other technical levers are implemented, such as, among others, combinations with gelatinous legumes (against stem flea beetle) or with early flowering varieties (against pollen beetle).

Lastly, we need to identify spatial mosaics, i.e. combinations of fields and semi natural habitats, as well as combinations of cropping systems, that support high parasitoids populations and facilitate the colonisation of oilseed rape fields by parasitoids.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

LS, AB, MVM, FC and AG conceived the ideas and designed the methodology; LS, AG and AB collected the data; LS analysed the data and wrote the first draft of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and approved the final version for publication.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was funded by INRAE (metaprogram EcoServ), the François Sommer Foundation, AgroParisTech, *Office Français de la Biodiversité*, *Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité*, and LabEx BASC.

We would like to thank Eleonore Courteau, Arnaud Butier, Alexandre Morisseau, Dominique Le Floch, Audrey Fabarez, Emmanuel Frankenreiter and Solene Morelle for their technical assistance in the collection of field data and larvae dissection. We are grateful to all the farmers involved in the study.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Appendix II.A.A: Estimation of nectar accessibility to *Tersilochus sp.* (parasitoid of *Psylliodes chrysocephala*) and *Tersilochus heterocerus* (parasitoid of *Brassicogethes aeneus*).

We estimated the amount of nectar provided by the plants by summing, in each field margin (spontaneous vegetation or flower strip), the percent cover of, assessed in vegetation surveys, providing available and accessible nectar to *Tersilochus spp.*

Plant species producing floral or extrafloral nectar were selected from vegetation surveys. Nectar was considered to be **available** when it was produced during the period of parasitoid activity (Table II.A.S1), by selecting species at flower stage or producing extrafloral nectar. Nectar **accessibility** depended on morphological matching between plants and parasitoid. Extrafloral nectar, which is not enclosed in a perianth but produced on bracts or stipules, was considered to be always accessible. We determined the **accessibility of floral nectar**, with a mechanistic trait-based approach, by adapting the geometric model proposed by van Rijn et Wäckers (2016).

Flower traits related to nectar availability (presence of floral and extrafloral nectar) and accessibility (flower opening diameter, corolla height, nectar depth and nectar tube diameter) were measured in a previous study (Gardarin et al., 2021).

To determine the access of parasitoids to the nectar provided by plants, we carried out morphological measurements on parasitoids (Table II.A.S1), to determine their degree of access to the nectar provided by plants, as a function of the size of their mouthparts and head, which limit corolla penetration. Parasitoid individuals, preserved in 70% ethanol, were obtained (1) from our rearing experiments (from *Psylliodes chrysocephala*) or (2) by field sampling in a complementary experiment (Gardarin et al., 2021) for *Tersilochus heterocerus*. For each parasitoid species, we measured, on at least 10 individuals, proboscis length, proboscis width (at mid-length) and the maximum dorsal head width, including the eyes. Observations were carried out under a binocular microscope (Leica M80, 60×) linked to a video camera (Moticam 10, Motic), and measurements were made with ImageJ v1.50i digital image analysis software (National Institute of Health, Bethesda, <http://imagej.nih.gov/ij>).

Table II.A.S1. Morphological measurements of the heads and mouthparts of the parasitoids (Gardarin et al., 2021).

Host	Parasitoid	Period of parasitoid activity	Head diameter (mm)	Proboscis length (mm)	Proboscis width (mm)
<i>Psylliodes chrysocephala</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Tersilochus</i> sp. 1 (Hymenoptera, Ichneumonidae)	Mid-February to end of March (Ulber et al., 2010; personal field observations)	0.834 ± 0.058	0.168 ± 0.029	0.047 ± 0.016
<i>Brassicogethes aeneus</i> (Fabricius, 1775)	<i>Tersilochus heterocerus</i> (Thomson, 1889)	April (Ulber et al., 2010; personal field observations)	0.606 ± 0.040	0.148 ± 0.028	0.028 ± 0.012

A decision tree (Gardarin et al., 2021) was built to take into account the three constraints limiting nectar accessibility: (1) ability of the insect to penetrate the flower, which is dependent on head size and flower opening, (2) ability to reach the nectar, which depends on proboscis length, nectar depth and corolla height, and (3) proboscis width and nectar tube diameter in the presence of nectar (Figure II.A.S1).

Using the decision tree, we matched flower and insect traits for the two parasitoids species combined with all plant species providing nectar when adult parasitoids are active. We finally estimated the amount of nectar provided by the plants by summing, for each flower strip corresponding to a treatment, the percent cover of plants providing available and accessible nectar, as assessed in vegetation surveys. Separate estimates were obtained for each parasitoid species.

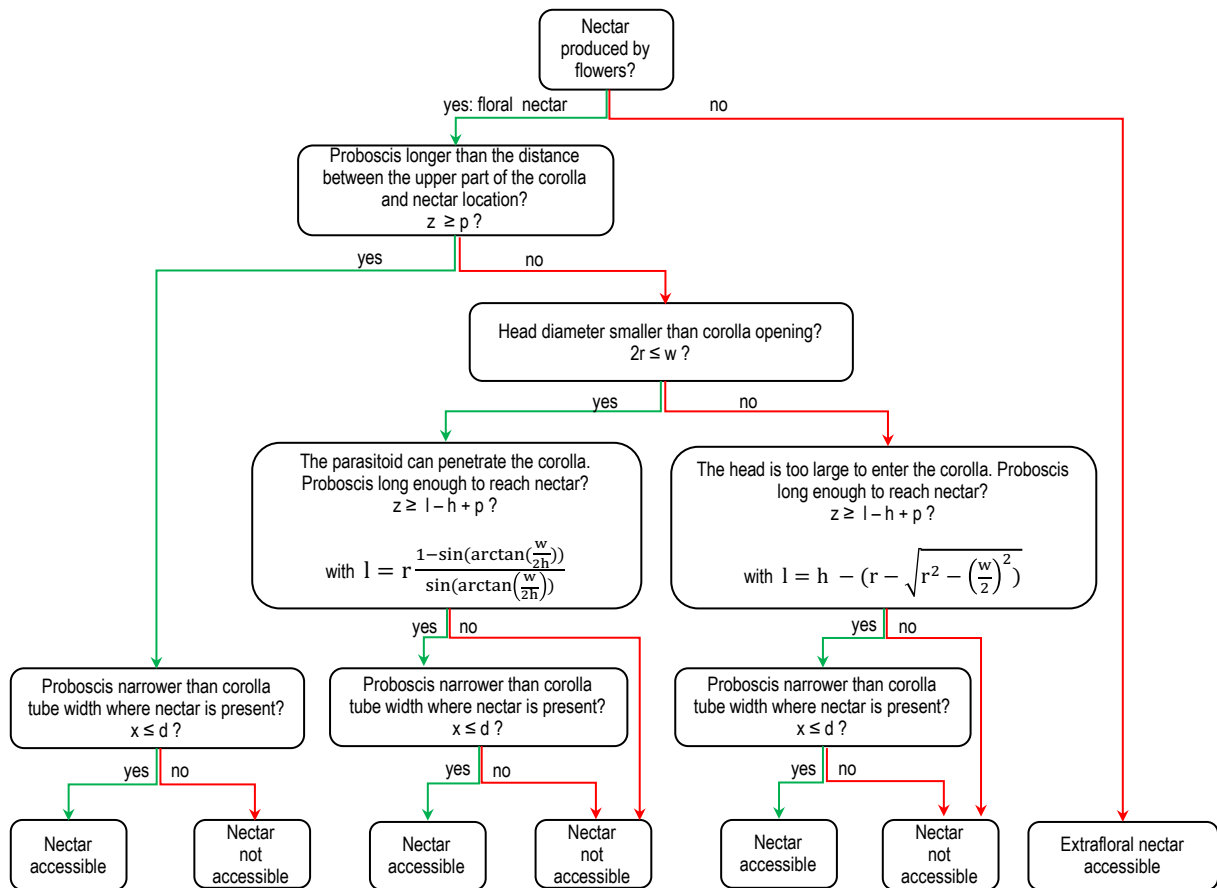


Figure II.A.S1. Decision tree from Gardarin *et al.* (2021) used to determine the accessibility of nectar to insects as a function of insect traits (radius of insect head r , proboscis length x and proboscis width z) and flower traits (width of flower opening w , corolla height h , nectar depth p , nectar tube diameter d).

Table II.A.S2: List of flowering species sampled with nectar accessible to parasitoids of oilseed rape pest according to the previous morphological model. The species sown in the flower strips are in grey.

Plante	<i>Tersilochus</i> sp. (host of <i>Psylliodes chrysocephala</i>)	<i>Tersilochus heteroceris</i> (host of <i>Brassicogethes aeneus</i>)
<i>Alliaria petiolata</i>	Yes	Yes
<i>Alopecurus myosuroides</i>	No	No
<i>Anchusa arvensis</i>	No	No
<i>Anthriscus caucalis</i>	Yes	Yes
<i>Anthriscus sylvestris</i>	No	No
<i>Barbarea vulgaris</i>	Yes	Yes
<i>Bellis perennis</i>	No	No
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Yes	Yes
<i>Cardamine hirsuta</i>	Yes	Yes
<i>Carduus crispus</i>	No	No
<i>Carum carvi</i>	Yes	Yes
<i>Centaurea cyanus</i>	No	No
<i>Centaurea scabiosa</i>	No	No
<i>Cerastium fontanum</i>	Yes	Yes
<i>Cerastium glomeratum</i>	Yes	Yes
<i>Cirsium arvense</i>	No	No
<i>Euphorbia helioscopia</i>	Yes	Yes
<i>Fumaria officinalis</i>	No	No
<i>Galium aparine</i>	Yes	Yes
<i>Galium mollugo</i>	No	No
<i>Geranium dissectum</i>	Yes	Yes
<i>Geranium molle</i>	Yes	Yes
<i>Geranium pusillum</i>	Yes	Yes
<i>Geranium sp</i>	Yes	Yes
<i>Glechoma hederacea</i>	Yes	Yes
<i>Hesperis matronalis</i>	No	No
<i>Knautia arvensis</i>	Yes	Yes
<i>Lamium album</i>	Yes	Yes
<i>Lamium hybridum</i>	Yes	Yes
<i>Lamium purpureum</i>	Yes	Yes
<i>Lathyrus sativus</i>	No	No
<i>Lens culinaris</i>	No	No
<i>Lepidium draba</i>	Yes	Yes
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Yes	Yes
<i>Lycopsis arvensis</i>	No	No

<i>Matricaria perforata</i>	Yes	Yes
<i>Matricaria recutita</i>	No	No
<i>Medicago lupulina</i>	No	No
<i>Onobrychis viciifolia</i>	No	No
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Yes	Yes
<i>Plantago lanceolata</i>	No	No
<i>Primula veris</i>	No	No
<i>Ranunculus acris</i>	No	No
<i>Ranunculus sardous</i>	No	No
<i>Raphanus raphanistrum</i>	Yes	Yes
<i>Scandix pecten-veneris</i>	Yes	Yes
<i>Senecio vulgaris</i>	No	No
<i>Sherardia arvensis</i>	Yes	Yes
<i>Silene latifolia</i>	No	No
<i>Silybum marianum</i>	No	No
<i>Sinapis arvensis</i>	Yes	Yes
<i>Sisymbrium officinale</i>	Yes	Yes
<i>Sonchus asper</i>	Yes	Yes
<i>Stellaria holostea</i>	Yes	Yes
<i>Stellaria media</i>	Yes	Yes
<i>Taraxacum officinale</i>	Yes	Yes
<i>Tragopogon pratensis</i>	No	No
<i>Trigonella foenum-graecum</i>	No	No
<i>Veronica arvensis</i>	Yes	No
<i>Veronica hederifolia</i>	Yes	Yes
<i>Veronica persica</i>	Yes	Yes
<i>Veronica polita</i>	Yes	Yes
<i>Vicia faba</i>	Yes	Yes
<i>Vicia hirsuta</i>	No	No
<i>Vicia sativa</i>	No	No
<i>Viola arvensis</i>	No	No

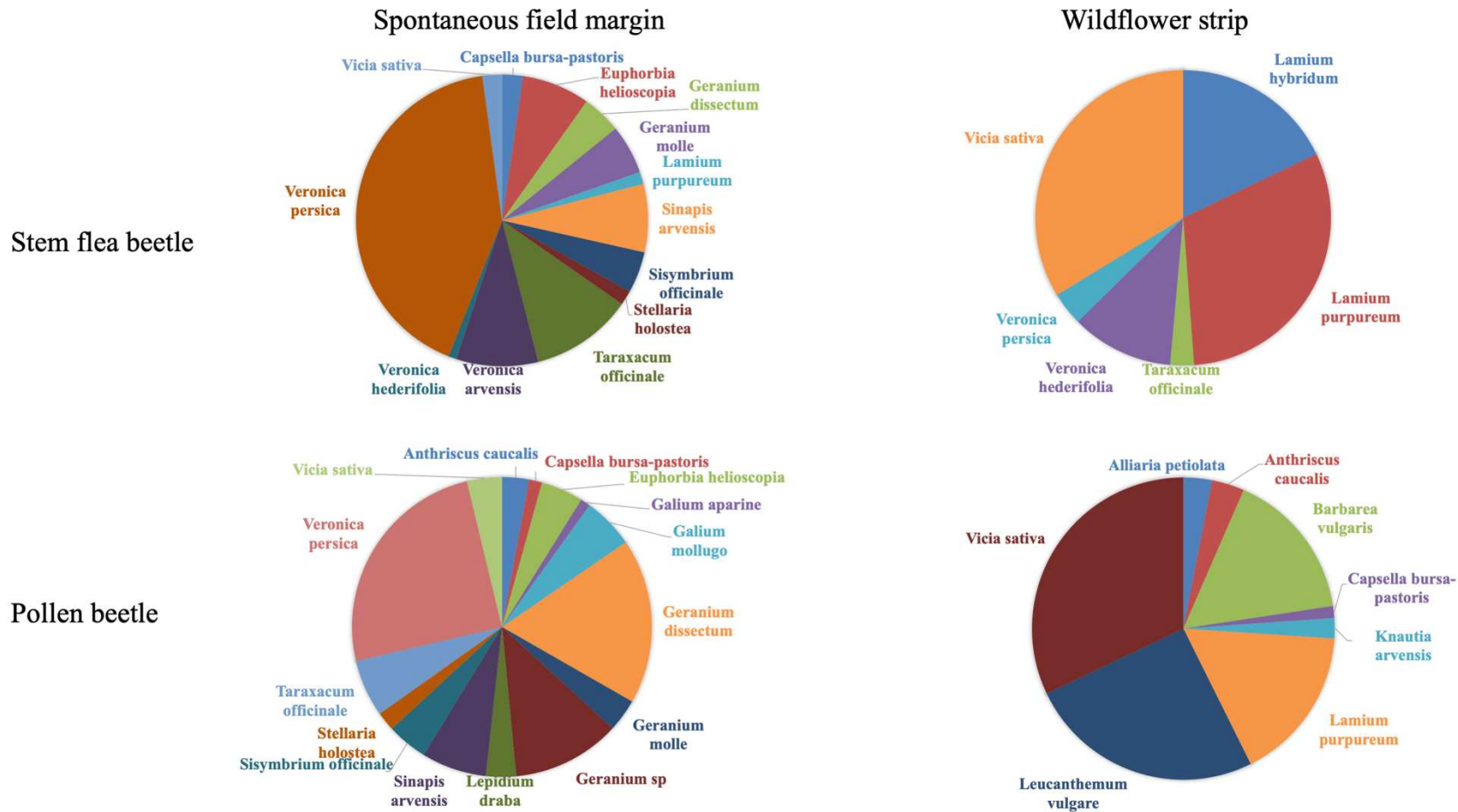
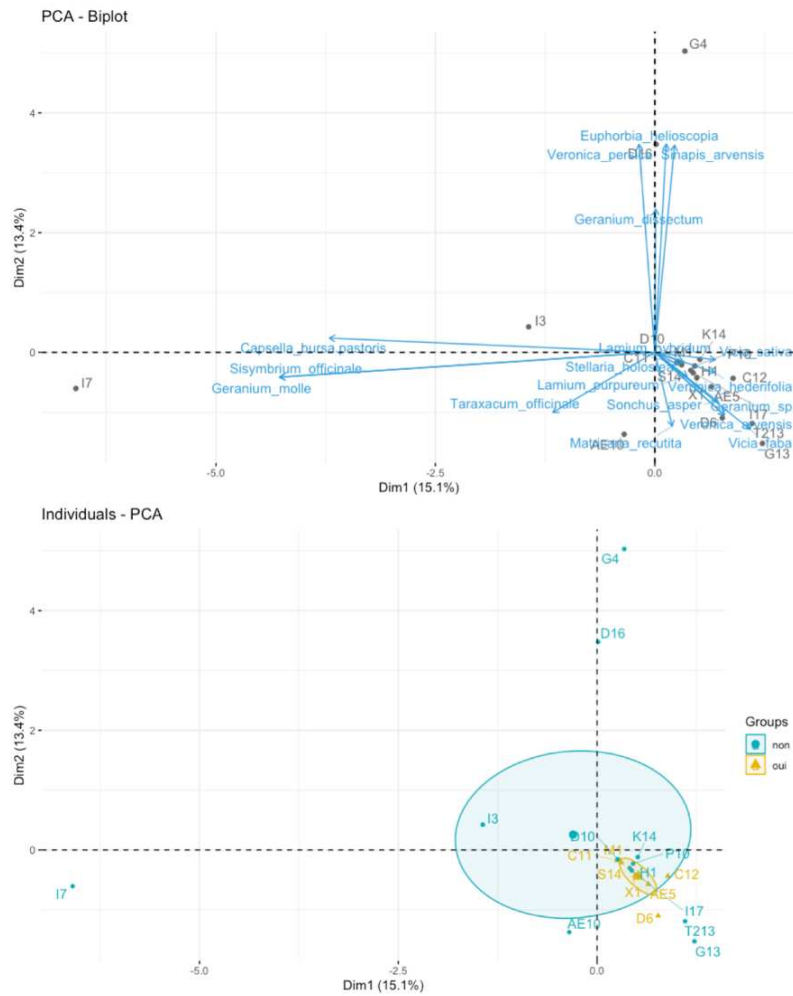


Figure II.A.S2: Relative abundance of mean cumulated percent of accessible nectar resources species for parasitoids of stem flea beetle and pollen beetle over all spontaneous field margins and all sown wildflower strips. Species with less than 1% recovery are not shown.

a) April



b) May

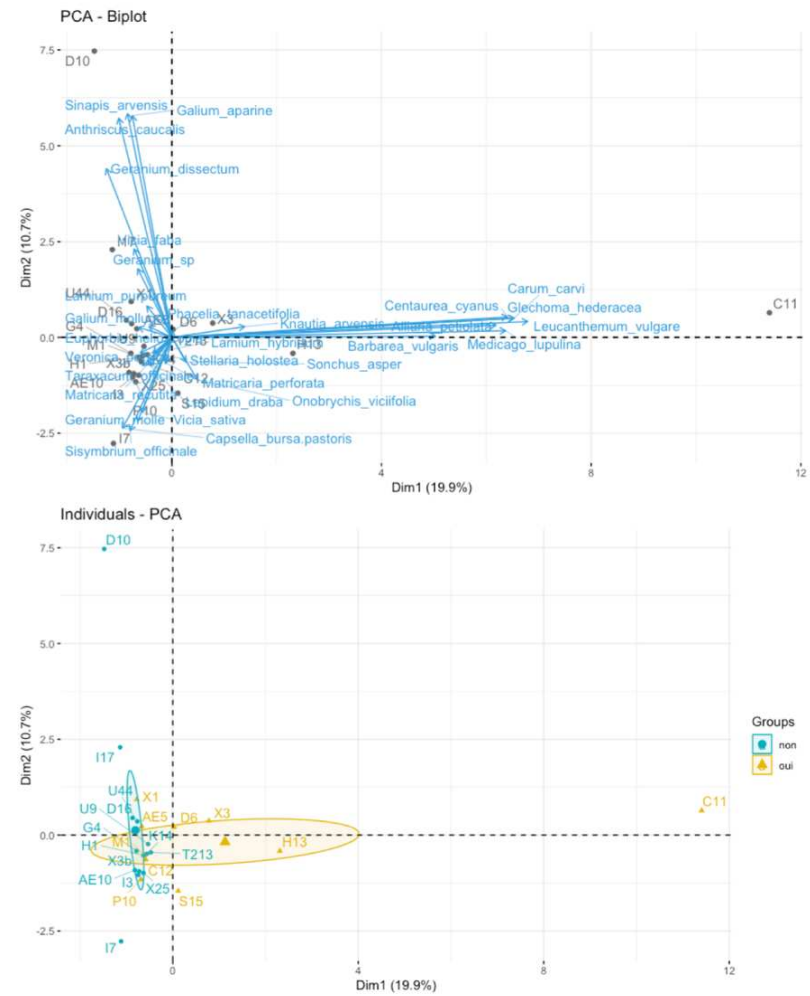


Figure II.A.S3: Floristic composition of oilseed rape field margins depending on the presence of a sown wildflower strip in a) April (during the sampling of stem flea beetle) and in b) May (during the sampling of pollen beetle).

Chapitre 2 :

Partie B : Effets conjoints de bandes fleuries et de techniques agricoles sur la régulation biologique des pucerons de la féverole par les prédateurs aphidiphages et les parasitoïdes



Crédits photos : Lola Serée

Résumé du Chapitre 2.B : Régulation des pucerons sur féverole

Intérêt et position du chapitre dans la thèse

Dans le chapitre précédent nous avons étudié l'effet de la présence d'une bande fleurie combinée à l'absence d'insecticide sur le parasitisme de deux ravageurs du colza. Dans ce chapitre, nous allons nous intéresser à deux espèces de pucerons ravageurs sur féverole et leur régulation par parasitisme mais également par des prédateurs aphidiphages, un peu moins spécialistes. Nous approfondirons l'effet des ressources accessibles et des techniques sur leur régulation, dans des parcelles contrastées selon un gradient de perturbations physiques et chimiques. L'étude de gradients de perturbations induits par les techniques agricoles a pour objectif de mieux comprendre la variabilité des réponses exprimées au sein d'un même type de système de culture, notamment en agriculture de conservation (Chapitre 1) et de mieux discerner l'effet des ressources de l'effet des pratiques que dans le Chapitre 2.A.

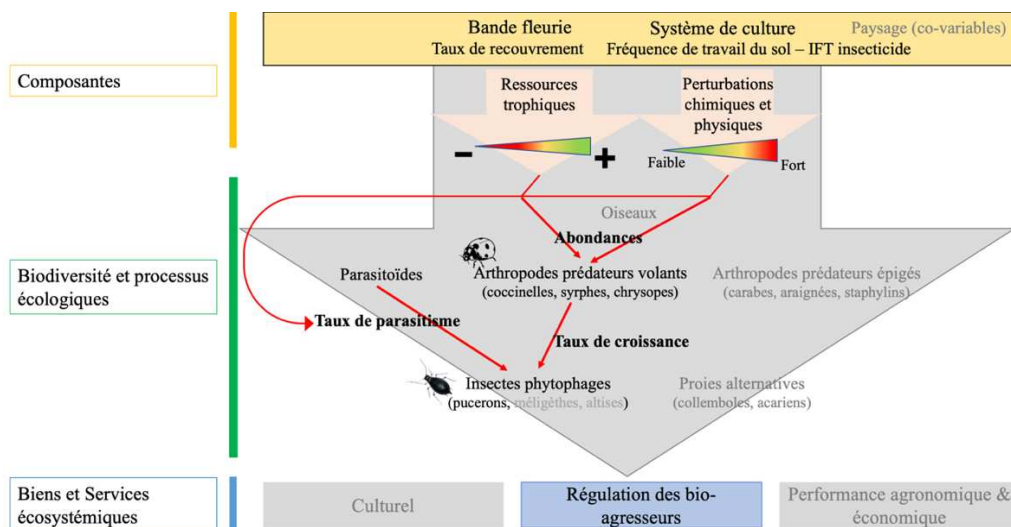


Figure II.B.0 : Schéma résumé des composantes étudiées dans le Chapitre 2.B, les organismes suivis et les services de régulations biologiques par parasitisme et prédation qui en résultent.

Contexte

Les bandes fleuries sont favorables au développement de nombreux auxiliaires, et ainsi améliorent le contrôle biologique de ravageurs de cultures, notamment sur la culture de blé. Cependant, on sait relativement peu de choses sur la façon dont l'efficacité des bandes est affectée par la gestion locale des parcelles et la composition du paysage. De plus, encore moins de connaissances sont disponibles sur les légumineuses telles que la féverole, soumise à de forts niveaux de pression en pucerons (*Acyrtosiphon pisum* et *Aphis fabae*). Certaines espèces de coccinelles et de syrphes hivernent dans le sol et pourraient donc être désavantagées par le travail du sol. De plus, certains prédateurs et parasitoïdes ont besoin de ressources en pollen et en nectar pour accroître leur espérance de vie et leur fécondité, ressources qui peuvent faire défaut dans les parcelles lorsque le travail du sol est fréquent ou après l'application d'herbicides. Dans ce contexte, les bandes fleuries peuvent fournir des habitats et des ressources complémentaires ou supplémentaire mais dont les effets pourraient différer selon le système de culture mis en place dans les parcelles étudiées et le paysage environnant.

Questions de recherche

- (i) La ressource en nectar à l'échelle de la parcelle favorise-t-elle la régulation biologique des pucerons sur féverole ?
- (ii) Ces effets diffèrent-ils selon le type de régulation (prédation ou parasitisme), l'espèce de puceron, les pratiques agricoles ou le contexte paysager ?

Méthodologie

Nous avons suivi 13 parcelles de féverole en 2019, et 19 en 2020. Nous avons compté les pucerons (*Aphis fabae* et *Acyrtosiphon pisum*) et leurs antagonistes (Syrphes, coccinelles et momies comme mesure du parasitisme par les parasitoïdes) à trois dates au printemps entre fin avril et fin juin, par observation visuelle. Nous avons évalué les ressources en nectar fournies dans les bandes fleuries et les bordures spontanées des champs et avons recueilli des données sur itinéraires techniques (IFT insecticide et nombre de passage pour le travail du sol) des parcelles et la composition du paysage environnant (proportion d'habitats semi-naturels, de légumineuses et d'agriculture biologique dans un rayon de 500m).

Résultats principaux

Le pourcentage d'espèces en fleurs dans les bordures de champs fournissant du nectar accessible aux prédateurs a un effet positif sur l'abondance des larves de syrphes et des momies de pucerons sur les plants de féverole. L'effet positif des ressources en nectar sur les syrphes et les parasitoïdes diminue avec l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage, mais aucune interaction n'est observée avec les techniques dans la parcelle. La dynamique temporelle des deux populations de pucerons n'est pas affectée par leurs prédateurs ni par le parasitisme. La dynamique des populations d'*A. fabae* est principalement déterminée par les techniques, dont les taux de croissance sont impactés négativement puis positivement par l'utilisation d'insecticide au cours du temps. En revanche, la dynamique des populations d'*A. pisum* est principalement déterminée par la composition du paysage et est négativement liée à l'utilisation d'insecticides. Néanmoins, l'application d'insecticides n'a pas empêché l'augmentation des taux de croissance des deux espèces de pucerons, soulignant la nécessité de méthodes alternatives pour contrôler les populations de pucerons.

Apports pour la thèse ou la recherche en général

La littérature montre généralement des effets de bandes fleuries sur la régulation des pucerons en céréales, mais où les pressions sont moins fortes. Dans cette étude, nous n'avons pas mis en évidence de liens top-down entre l'abondance des prédateurs aphidiphages et la dynamique des populations d'*A. fabae* et d'*A. pisum*, mais à l'inverse plutôt des processus bottom-up (augmentation des prédateurs lorsque le nombre de proies augmente). Néanmoins, nous avons pu montrer que le recouvrement en plantes produisant du nectar accessible (enrichi en mai-juin par le semis de bandes fleuries) favorise le nombre de larves de syrphes et de momies d'*A. pisum*, témoins d'un potentiel de régulation biologique par prédation et par parasitisme. Enfin, les deux espèces de pucerons n'ont pas répondu aux mêmes facteurs ni aux mêmes échelles et les effets de leurs déterminants ont varié au cours du temps. Cela implique de poursuivre les recherches sur des complexes de bio-agresseurs au cours d'une saison culturale afin d'adapter la gestion de la culture en tenant compte des spécificités de chaque organisme et de l'environnement de la parcelle.

Partenariats & stages

L'UMR SAD-APT a effectué les enquêtes auprès des agriculteurs pour le recueil des itinéraires techniques. Cette expérimentation a permis le co-encadrement de deux stages de fin d'étude (un stage de Master 2 en 2019 et un stage d'ingénieur agronome en 2020) pour les comptages au champ et les analyses statistiques.

Productions scientifiques

Un article scientifique en révision dans *Agricultural, Ecosystem & Environment*.

Flower strips, crop management and landscape composition effects on two aphid species and their natural enemies in faba bean

Lola Serée¹⁻², François Chiron², Muriel Valantin-Morison¹, Aude Barbottin³ & Antoine Gardarin¹

¹ INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France.

² Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Ecologie Systématique Evolution, 91405, Orsay, France.

³ INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, SADAPT, 78850 Thiverval-Grignon, France.

Abstract

Wildflower strips and biodiversity-friendly management are promoted as ways of enhancing biodiversity and natural pest control in agroecosystems. Their efficacy for providing resources and shelters for natural enemies has been well studied, but little is known about how wildflower strip efficacy is mediated by local field management and landscape composition. In this study, we explored the effects of floral resources in perennial flower strips on faba bean aphids and their antagonists in contrasting cropping systems and landscapes. We surveyed 13 faba bean crops in northern France in 2019, and 19 in 2020. We sampled aphids (*Aphis fabae* and *Acyrtosiphon pisum*) and their antagonists (Syrphidae, Coccinellidae and mummy-forming parasitoids) on three dates during the spring, by visual observation. We assessed the floral resources provided by wildflower strips and spontaneous field margins and collected data on field management practices and land use in the surrounding landscape. We found that the percentage of flowering species in field edges providing accessible nectar to predators had a positive effect on the abundance of Syrphidae and aphid mummies on faba bean plants. The positive effect of nectar resources on Syrphidae and parasitoids decreased with increases in the proportion of semi-natural habitats in the landscape, but no interaction was observed with local management techniques. The temporal dynamics of *Aphis fabae* and *Acyrtosiphon pisum* populations were unaffected by their antagonists. The dynamics of *A. fabae* populations was driven principally by local management practices (i.e. insecticide spraying and tillage). Conversely, the temporal dynamics of *A. pisum* populations was driven principally by landscape composition (i.e. the proportion of semi-natural habitats and leguminous plants) and was negatively related to insecticide use. Nevertheless, insecticide spraying did not prevent increases in the growth rates of both aphid species, highlighting the need for alternative methods for controlling aphid populations.

Keywords: *Aphis fabae*, *Acyrtosiphon pisum*, conservation biological control, Coccinellidae, Syrphidae, nectar resources

1. INTRODUCTION

Chemical control to keep pest populations below damage thresholds in agriculture has its limitations. On the one hand, increasing numbers of pest species are becoming resistant to insecticides (e.g. *Myzus persicae*; Bass et al., 2014), and on the other hand, many molecules cause (i) direct deleterious effects (mortality and sublethal effects) on natural enemies (predators and parasitoids), favouring subsequent pest outbreaks (Cloyd, 2012; Desneux et al., 2007), and (ii) indirect deleterious effects on trophic networks and higher trophic levels feeding on pests, such as birds, by reducing trophic resources, and through the accumulation of pesticide residues (Benton et al., 2002; Chaiyarat et al., 2014; Hallmann et al., 2014). There is growing evidence to suggest that semi-natural habitats, by considering their proportion and heterogeneous spatial arrangement in agricultural landscapes, can enhance pest control (Chaplin-Kramer et al., 2011; Martin et al., 2019; Rusch et al., 2016), although they may also favour the colonisation of fields by pests, such as aphids in winter wheat (Alignier et al., 2014). Conservation biological control (CBC) aims to improve pest regulation through the conservation of natural enemies in agroecosystems (Gontijo, 2019). CBC involves habitat manipulation and agricultural practices designed to favour the development and survival of natural enemies (Landis, 2017; Landis et al., 2000).

Conflicting results have emerged from different studies on the response of natural enemies to landscape variables and the effect of natural enemies on pests. Further studies are required to determine how landscape effects can be modulated by local farm management (Karp et al., 2018). Cropping practices and field edge management are also important levers that can be used in the framework of agroecological crop protection (Deguine et al., 2017). In this context, one alternative to chemical control is enhancing the regulation of crop pests by their natural enemies through conservation biological control.

Wildflower strips are a promising way to enhance biological control by providing nectar and pollen resources or shelters to a wide range of predators and parasitoids (Bianchi et al., 2006; Holland et al., 2008; Pollier et al., 2019; Tschumi et al., 2016a, 2015). For instance, Hatt et al. (2017) reported the presence of significantly fewer aphids in wheat plots between wildflower strips than in control wheat plots. This result may reflect the larger amounts of adult hoverflies found in the presence of wildflower strips, whereas no significant difference in abundance was observed for adult lacewings, ladybirds and parasitoids (Hatt et al., 2017). In a recent meta-analysis, Albrecht et al. (2020) found that flower strips enhanced pest control services in adjacent fields by 16% on average, but with a high degree of variability. This supports the assertion made by Begg et al. that “the greatest limitation to the development of effective CBC lies [...] in its ability to deliver effective, reliable and robust biological control of pests” (Begg et al., 2017). There are several possible reasons for variability in the efficacy of flower strips to enhance pest control services.

First, it is the plant species composition of the flower strip, rather than its simple presence, that determines the level of provision of trophic resources and physical habitats for predators and parasitoids (Balzan, Bocci, and Moonen 2014; van Rijn and Wäckers 2016). Indeed, the effect of flower strips depends on their functional composition and structure, including the amount of available and accessible nectar they provide for predators (van Rijn and Wäckers, 2016). Tschumi et al. (2016b) reported that flower strips with compositions targeting particular species to favour biological control could reduce the number of aphids in adjacent potato crops by 75%.

Second, the efficacy of flower strips for CBC interacts with the landscape context, resulting in contrasting results. Wildflower strips have been reported to have a stronger effect on the abundance of Syrphidae and species richness further away from woodlands or in simplified landscapes (Haenke et al. 2009; Saunders and Luck 2018). By contrast, other studies have found that the addition of flower strips most strongly affects natural enemies within landscapes of intermediate (Grab et al. 2018) or high complexity in terms of the proportion of semi-natural habitat (Woltz, Isaacs, and Landis 2012).

Third, agricultural practices would be expected to modulate the CBC response to flower strips. The interaction between landscape and agricultural practices has been studied (Ricci et al., 2019), but interactions between flower strips and agricultural practices, in terms of their effects on the fauna and CBC, have yet to be investigated (but see Marshall and Moonen, 2002, mostly for plants). Some Coccinellidae and Syrphidae species overwinter in the soil (Emden and Harrington, 2007; Sarthou et al., 2014) and might therefore be disadvantaged by tillage. For these species, a perennial strip would provide a less disturbed complementary habitat with resources non-substitutable from those in different habitats (Jeanneret et al., 2021). Moreover, some predators and parasitoids need pollen and nectar resources to extend their longevity and fecundity (He et al., 2021), and such resources may be lacking in cropping systems with high rates of tillage or herbicide application (Marshall et al., 2003). In this context, flower strips may provide supplementary resources (i.e., providing substitutable, additional resources in similar, nearby patches). However, flower strips may also act as an ecological trap, depending on their management, with mowing or ploughing during the summer or winter (Ganser et al., 2019; Timberlake et al., 2021). Insecticide sprayed on the field may also limit the benefits of predator spillover from the flower strips into the field. Thus, compensatory effects, synergies or antagonisms may occur between local resources within the flower strip and field management over the season.

In summary, the many possible interactions between field management, flower strips and landscape context limit our ability to understand and develop efficient conservation biological control strategies.

The aim of our study was to evaluate how perennial wildflower strips, agricultural practices and their interactions with landscape context affect aphid control by predators and parasitoids in faba bean crops. Leguminous crops have several agronomic advantages (e.g. crop diversification, nitrogen input; Kumar and Goh, 2002; Kumar et al., 2018), but are susceptible to pests, including the aphids *Acyrtosiphon*

pisum (Harris, 1776) and *Aphis fabae* (Scopoli, 1763). *A. fabae* can reduce the growth of the plant (Nuessly et al., 2004). Its sucking activity can result in yield losses and even the death of the whole plant (Völkl and Stechmann, 1998). *A. pisum* causes similar damage on pea and faba bean, through both direct feeding damage and the transmission of mosaic viruses (Nuessly et al., 2004), such as cucumovirus in snap bean (Nault et al., 2004), broad bean wilt virus (Ferriol et al., 2013) or pea enation mosaic virus (Lee et al., 2021). It can affect all stages of the crop (Stoddard et al., 2010). Cereal aphids have been the focus of many CBC studies (Hatt et al., 2017; Holland et al., 2008; Tschumi et al., 2016a), but few studies have investigated legume crops, in which the effect of natural enemies is generally weaker, perhaps due to a high concentration of nitrogen in tissues leading to a more rapid growth of aphid populations (Diehl et al., 2013).

In this study, we explored the effects of floral resources in perennial flower strips on faba bean aphids and their antagonists in contrasting cropping systems and landscapes. We first hypothesised that the number of aphid antagonists (Coccinellidae, Syrphidae and mummy-inducing parasitoids) would be affected positively by flower resources and negatively by insecticides and soil tillage in faba bean fields. We also expected to see a negative effect of both aphid antagonists and disturbances (insecticides and tillage) on the dynamics of aphid populations. We hypothesised that wildflower strips would have a stronger effect in less disturbed fields (i.e. those with few insecticide applications or tillage operations). Finally, we expected the effect of flower resources to be weaker in landscapes with a higher proportion of semi-natural habitats than in homogeneous landscapes with few semi-natural habitats.

2. METHODS

2.1. Study sites

We studied 13 faba bean fields in 2019 and 18 in 2020. All these fields were located in northern France, a region dominated by the cultivation of arable crops (mostly cereals and oilseed rape) in open field landscapes.

We selected faba bean fields to cover a large gradient of resources provided by dicotyledonous species in their immediate surroundings. We chose 22 fields bordered by a spontaneous margin and we included nine fields (the maximum we found in the study area) in which farmers had sown wildflower strips in 2018 (each approximately 4 m x 500 m). Each flower strip was sown with a mixture of 42 native, mostly perennial species, for a total sowing density at 13 kg/ha (See Table II.B.S2 for details per species). The plant species were selected so as to provide physical habitats and diverse trophic resources to arthropods throughout the year (Gardarin et al., 2018). The mixture of species sown was selected on

the basis of the results of a previous analytical experiment comparing the effects of plant assemblages contrasting in terms of their specific and functional diversity (Gardarin et al., submitted).

These monitored strips (sown or naturally occurring) were located at the edges of fields subjected to various combinations of tillage and insecticide use practices (See section 2.4; Fig. II.B.S1; Table II.B.S1). Sixteen fields were cropped with winter faba bean varieties, and 15 were cropped with spring faba bean varieties.

2.2. Invertebrate sampling: temporal dynamics of aphids and their antagonists

Aphids and aphid mummies were counted three times fortnightly between May and June, to estimate population dynamics and biological regulation. The sampling period encompassed the period after *A. fabae* colonisation, and the periods of exponential colony development and regression. Counts on spring faba bean varieties took place two weeks later than those on winter faba bean varieties, according to the phenological stage of the crop. Visual observations of invertebrates were performed 5 and 30 m from the wildflower strips or the field edge, on 30 plants randomly chosen along a 50 m row parallel to the field edge. We recorded the number of each species of aphid and the number of mummies on each plant. If the number of *A. fabae* visibly exceeded 200, the size of the colony was estimated by counting the number of aphids per centimetre and multiplying by the length of the colony and the number of colonised stem faces. The numbers of Syrphidae and Coccinellidae present on the plant were counted at the same time, according to their stage of development (i.e. egg, larva, pupa, and adult for Coccinellidae and egg, larva and pupa for Syrphidae). We also noted the other predators, from the Araneae, Chrysopidae, Formicidae and Heteroptera, for example, seen on plants. At each date, for each predatory taxon (e.g. Coccinellidae, Syrphidae) we summed the abundances for the 30 plants per distance for each field.

For each species, the growth rate r of aphid populations between two successive counts (hereafter referred to as ‘T1-T2’ for growth of the population between the first two counts and ‘T2-T3’ for the growth of the population between the last two counts) was calculated as follows:

$$r = \frac{\ln(N_{t+1} + 1) - \ln(N_t + 1)}{\Delta t}$$

Where N_t = the number of aphids at date t , N_{t+1} = the number of aphids at date $t+1$ and Δt = the number of days between two observations.

2.3. Floristic survey to determine the nectar resources at the edge of the field

Botanical surveys were performed during the second aphid count, to assess the nectar resources provided to predators by sown wildflower strips and the spontaneous vegetation of the field margin (always herbaceous). The vegetation was assessed in 20 plots of 1 m² each, distributed along a 40 m transect (2 m between each plot), resulting in 20 m² of surface covered. In each plot, we attributed a cover class to each dicotyledonous species (as a putative nectar-producing resource) according to its percent cover (Class 1: 1% or less; Class 2: 2-10%; Class 3: 11-30%; Class 4: 31-75%; Class 5: 76-100%) and we noted the phenological stage of each species (vegetative, flowering, fruiting). We then calculated the cover of flowering plants (%) providing accessible nectar for predatory Syrphidae based on a morphological model coupling the size of the flower and the size of the head and mouthparts of Syrphidae, compiled for *Episyrphus balteatus*, *Eupeodes corollae*, *Sphaerophoria scripta* and *Syrphus ribesii* species (See details in Supplementary Materials Appendix II.B.B, Table II.B.S3 and Fig. II.B.S2). This approach was not extended to the other predators as we lack knowledge on how they reach flower resources and we lack data on their feeding mouthparts. Coccinellidae and Chrysopidae adults, which can feed on aphids, should be though less dependent on nectar resources than Syrphidae. Similarly, we did not identify the parasitoids responsible of the mummies we observed, preventing us from extending our morphological trait-matching approach to parasitoids.

2.4. Description of cropping techniques and of the landscape

We noted the cropping techniques applied to each sampled field during interviews with farmers in 2019 and 2020. We collected detailed information about tillage operations, from soil preparation for sowing until harvest (e.g., ploughing, ploughing in of stubble, hoeing), and information about the insecticides sprayed on the crop (product name, date, dose and area treated). Based on this information, we calculated two continuous variables: the number of tillage operations carried out during the growing season and a treatment frequency index for insecticides (TFI: number of reference doses applied per hectare, Sattler, Kächele, and Verch 2007). Seven fields were cropped with no insecticide and no tillage, 19 fields were cropped with no insecticide but with one to six tillage operations, four fields were cropped with both insecticides (from 1 to 2.25 applications per hectare) and tillage management (from 1 to 5 operations) and one field was cropped without tillage but with insecticide treatment (Supplementary Materials Appendix II.B.A, Table II.B.S1).

The land cover and land use about 500 m from the edge of each field was digitised from the “BD-Ortho 2014” (IGN: *Institut National de l'Information Géographique et Forestière*) in QGIS 2.18 and coupled to landscape surveys. We focused on a relatively small scale because we were interested in

short-distance flights for foraging, the type of dispersal relevant for biocontrol in crop fields, rather than migratory flights, which take place over longer distances (Woltz et al., 2012). We calculated the proportion of semi-natural elements (including forest, bushes, hedges, grassland, fallow and other ecological areas, such as wildflower strips), and the proportion of leguminous crops (faba bean, pea and lentil) around each field.

We calculated the areal proportion of fields under organic farming in the surrounding environment (500 m) based on a national database updated in 2019 by the French authorities (<https://cartobio.org>).

2.5. Data analyses

2.5.1. Response of aphid antagonists to local and landscape variables

We assessed the effect of local and landscape variables on the abundance of predators *sensu lato*, i.e. Syrphidae (i.e. larvae and pupae), Coccinellidae (i.e. larvae, pupae and adults) and mummies of *A. pisum*. Araneae, Chrysopidae, Formicidae and Heteroptera could not be taken into account because their abundances were too low. We ran generalised linear mixed models based on maximum likelihood estimation and assuming a negative binomial distribution, “nbinom1” for *Syrphidae* and mummies, and “nbinom2” for Coccinellidae, with ‘Template Model Builder’ (glmmTMB package, Magnusson et al., 2020). This function provides two parameterisations of the negative binomial that differ in terms of the dependence of the variance (σ^2) on the mean (μ). For family = nbinom1, the variance increases linearly with the mean as $\sigma^2 = \mu(1 + \alpha)$, with $\alpha > 0$; for family = nbinom2, the variance increases quadratically with the mean as $\sigma^2 = \mu(1 + \mu/\theta)$, with $\theta > 0$ (Brooks et al., 2017). The parameter chosen for model adjustment (nbinom1 or nbinom2) was that giving the lowest AIC. The probability of producing a structural zero was modelled as equal for all observations with $ziformula = \sim 1$ (Brooks et al., 2017). As explanatory fixed-effect variables, we included the cover of plants providing accessible nectar in the field edge (spontaneous vegetation or wildflower strip), the number of tillage operations, the TFI for insecticides, the distance to the field edge (5 or 30 m), the total number of aphid individuals, the date of the visit (i.e. which count), the type of variety (winter or spring faba bean), the year (2019 or 2020), the areal proportion of semi-natural habitats, leguminous and organic fields in the landscape. We investigated interactions between local resources and local management or landscape context, by testing the first-order interactions between flower resources and (i) the number of tillage operations, the TFI for insecticides, the type of variety and (ii) proportion of semi-natural habitats. We considered the spatial and temporal dependence of observations between counting dates, by introducing field name as a random-effect variable. All variables were standardized to the same scale (i.e. by subtracting the mean and dividing by the standard deviation).

2.5.2. Response of aphid growth rate to antagonists, local and landscape variables

We analysed the growth rate of *A. fabae* and *A. pisum* separately, as a function of their predators and of local and landscape variables. We ran linear mixed models by maximum likelihood estimation and assuming a Gaussian distribution with the ‘lme’ function (nlme package, Pinheiro et al., 2017). We analysed each counting period (T1-T2 and T2-T3) separately, to distinguish the exponential development phase from subsequent colony regulation. We introduced, as explanatory fixed-effect variables, the mean number of Syrphidae and Coccinellidae between two successive counts, the rate of parasitism for the *A. pisum* growth rate model, the cover of plants providing accessible nectar at the edge of the field, the TFI for insecticides, the number of tillage operations, the proportion of semi-natural habitat or leguminous crops and the proportion of organic fields. We also accounted for the distance to the field edge, the number of the other aphid species (e.g., *A. pisum* abundance was included as explanatory variable for *A. fabae* growth rate, and vice versa, because each species could be considered as alternative prey for aphidophagous predators and decrease predation on the focal species), the type of variety (winter or spring faba bean) and the year (2019 or 2020). We assessed the effects of local resources and management on biological control by predators, by testing the first-order interactions between aphid antagonist and (i) flower resources, (ii) the number of tillage operations, (iii) the insecticide TFI and (iv) type of variety. We accounted for the spatial and temporal dependence of observations between counting dates, by introducing field name as a random-effect variable.

All variables were standardized (i.e. by subtracting the mean and dividing by the standard deviation). Correlations between covariates in full models were assessed with variance inflation factors (all VIF < 5; James et al., 2013). All models were then simplified by a multi-model inference approach (Grueber et al., 2011; Harrison et al., 2018). Models were ranked according to Akaike’s information criterion (AICc; Burnham and Anderson 2002), which can be used to select the most parsimonious model from a set of candidate models. In the case of AICc differences of less than 2 with respect to the best models (Grueber et al., 2011), we used a model-averaging procedure to account for the uncertainty of model selection, and likelihood theory to produce parameter estimates with the ‘MuMIn’ package (Barton & Barton, 2015). Diagnostic residual plots of all full models confirmed a good fit for all. Spatial correlation in the residuals was checked with the ‘bubble’ function from the ‘sp’ package and with Correlogram (package ‘nfc’), and no spatial correlation was detected. All analyses were performed with a significance threshold of 5 % in R statistical software version 3.5.2 (2018-12-20).

3. RESULTS

In total, 88 dicotyledonous plant species flowered during the vegetation surveys, and the trait matching approach indicated that only 55 produced nectar accessible to Syrphidae (Table II.B.S4). Wildflower strips provided a significantly larger cover of flowering plants (mean=39.7 % \pm 26.6 SD) and a larger cover of plants providing accessible nectar (31.5 % \pm 25.4%) than spontaneous field margins (total resources: 17.0 \pm 16.0 %; accessible nectar: 12.3 % \pm 11.6 %; Fig. II.B.S3).

The abundance (mean number per field) of aphid antagonists was low at the beginning of the season. The abundance of Coccinellidae increased over time from 0.80 \pm 1.32 individuals at T1 to 3.20 \pm 5.05 at T2, and to 13.11 \pm 22.11 at T3. The abundance of Syrphidae and mummies increased between T1 and T2, from 0.39 \pm 1.11 individuals to 3.71 \pm 3.86 individuals, and from 1.34 \pm 3.38 mummies to 7.03 \pm 14.87 mummies, decreasing slightly thereafter, between T2 and T3, to 3.03 \pm 3.94 individuals for Syrphidae and 6.44 \pm 9.73 mummies (Fig. II.B.S4).

The growth rates of *A. fabae* (0.10 \pm 0.10 aphid·aphid⁻¹·day⁻¹) and *A. pisum* (0.06 \pm 0.12) populations were positive during the first period (between T1 and T2). During the second period (T2-T3), *A. fabae* populations decreased strongly in size, with a negative growth rate (-0.19 \pm 0.21), whereas *A. pisum* populations neither grew nor decreased in size (0.00 \pm 0.10) (Fig. II.B.1).

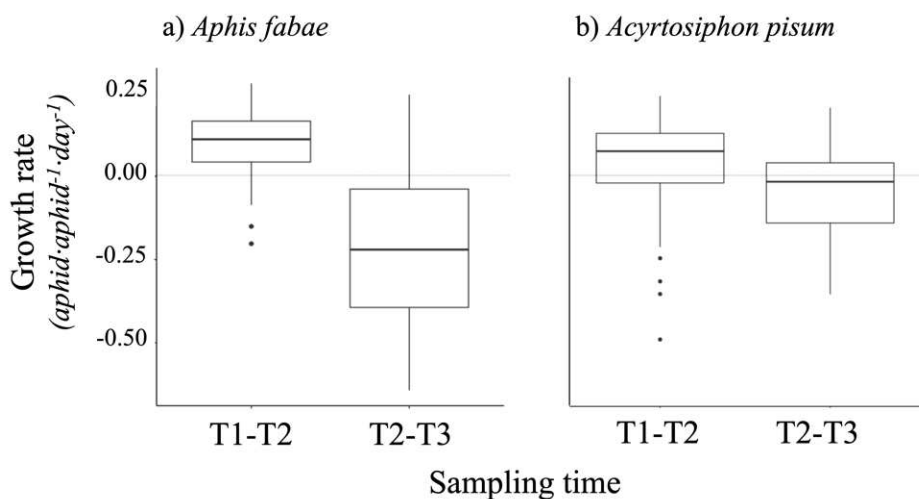


Figure II.B.1: Growth rate of *Aphis fabae* (a) and *Acyrthosiphon pisum* (b) populations between two successive sampling time in faba bean crops.

3.1. Response of aphid antagonists to local and landscape variables

At field level, the abundances of Syrphidae, Coccinellidae and aphid parasitoids (assessed by counting mummies) were positively related to the number of prey (Table II.B.1). Agricultural practices had no significant effect on aphid antagonists other than a lower abundance of Syrphidae in spring faba bean than in winter faba bean crops and a higher abundance of Coccinellidae with a higher number of tillage (Table II.B.1).

The abundances of Syrphidae and mummies were positively related to the cover of flowering species providing accessible nectar at the field edge (Table II.B.1; Fig. II.B.2), whereas no such relationship was observed for Coccinellidae. Interestingly, this local resource effect interacted with landscape composition. The positive effect of nectar resources on the abundance of Syrphidae and mummies weakened with increasing semi-natural habitat cover (in a 500 m landscape buffer zone; Table II.B.1; Fig. II.B.2). The abundance of Coccinellidae was not related to flower resources alone, but the effect of nectar resources weakened with increasing insecticides TFI (Table II.B.1).

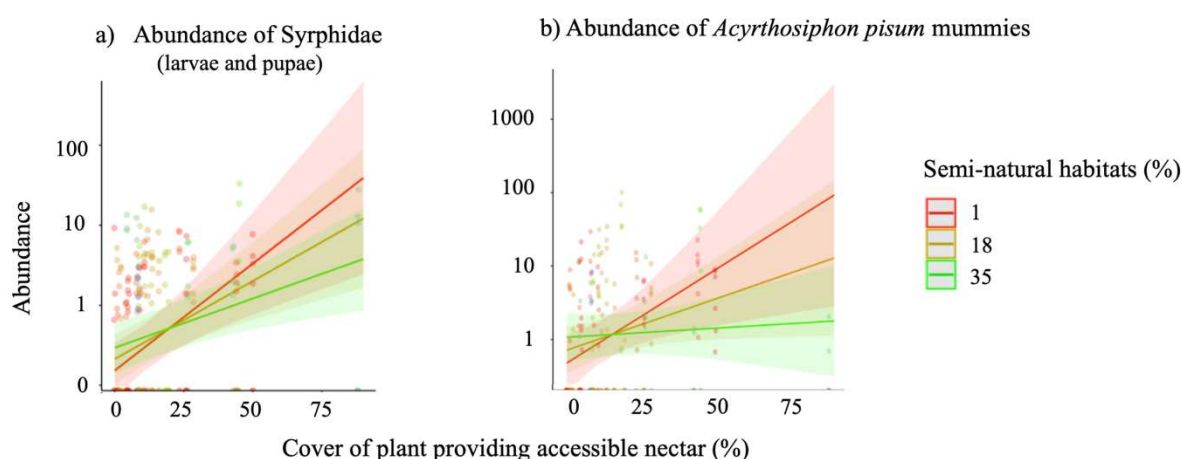


Figure II.B.2: The abundance of (a) Syrphidae (larvae and pupae) and (b) *Acyrthosiphon pisum* mummies as a function of the percentage cover of plants providing accessible nectar (determined for Syrphidae) in interaction with the proportion of semi-natural habitats (500 m). The slope of the interaction is represented for the mean and the standard deviation value of semi-natural habitat (18 ± 17 %).

Table II.B.1: Effect of local and landscape variables on the abundances of Syrphidae, Coccinellidae and parasitized aphids (mummies). Significant effects ($P < 0.05$) are indicated in bold typeface. All variables were standardised.

Response variable	Explanatory variable	Estimate	Std. error	Z value	P-value
Syrphidae (larvae and pupae)	Intercept (Ref= 2019, 5 m, winter faba bean, Count T1)	-0.59	0.37	-1.62	0.106
	Year 2020	-0.21	0.19	-1.09	0.277
	Tillage	-0.09	0.11	-0.81	0.419
	Insecticide TFI	0.22	0.16	1.33	0.184
	Distance 30 m	0.21	0.15	1.44	0.151
	Variety (spring faba bean)	-0.63	0.28	-2.23	0.026*
	Number of aphids	0.13	0.06	2.09	0.038*
	Flower resources	0.90	0.25	3.64	<0.001***
	% Legumes	-0.12	0.10	-1.22	0.224
	% Organic fields	-0.21	0.13	-1.59	0.111
	% Semi-natural habitat	0.05	0.09	0.50	0.619
	Count T2	2.25	0.33	6.90	<10⁻⁴***
	Count T3	2.07	0.32	6.45	<10⁻⁴***
	Flower resources x tillage	-0.01	0.10	-0.08	0.933
	Flower resources x insecticide TFI	0.45	0.35	1.29	0.198
	Flower resources x crop (spring faba bean)	-0.66	0.33	-2.00	0.046*
Flower resources x % semi-natural habitat	-0.37	0.14	-2.65	0.008**	
Coccinellidae (adult, larvae and pupae)	Intercept (Ref= 2019, 5 m, winter faba bean, Count T1)	-0.07	0.40	0.16	0.870
	Year 2020	-0.45	0.33	-1.34	0.179
	Tillage	0.39	0.18	2.13	0.033*
	Insecticide TFI	-0.16	0.21	-0.77	0.443
	Distance 30 m	0.07	0.18	0.41	0.686
	Variety (spring faba bean)	-0.14	0.47	-0.29	0.770
	Number of aphids	0.31	0.13	2.40	0.016*
	Flower resources	-0.05	0.34	-0.15	0.885
	% Legumes	-0.08	0.15	-0.55	0.583
	% Organic fields	-0.24	0.21	-1.12	0.261
	% Semi-natural habitat	0.04	0.15	0.24	0.807
	Count T2	1.04	0.30	3.45	<0.001***
	Count T3	2.67	0.26	10.25	<10⁻⁴***
	Flower resources x tillage	0.17	0.19	0.87	0.384
	Flower resources x insecticide TFI	-0.69	0.34	-0.77	0.040*
	Flower resources x crop (spring faba bean)	0.53	0.45	1.17	0.243
Flower resources x % semi-natural habitat	-0.15	0.20	-0.77	0.442	
Parasitized aphids (mummies)	Intercept (Ref= 2019, 5 m, winter faba bean, Count T1)	0.11	0.38	0.29	0.772
	Year 2020	0.14	0.24	0.58	0.561
	Tillage	0.04	0.14	0.27	0.788
	Insecticide TFI	0.04	0.17	0.22	0.827
	Distance 30 m	0.22	0.17	1.29	0.196
	Variety (spring faba bean)	0.21	0.39	0.55	0.584
	Number of <i>Acyrtosiphon pisum</i>	0.35	0.05	6.44	<10⁻⁴***
	Flower resources	0.59	0.30	1.98	0.048*
	% Legumes	0.07	0.10	0.70	0.486
	% Organic fields	-0.29	0.19	-1.51	0.130
	% Semi-natural habitat	-0.07	0.13	-0.56	0.579
	Count T2	1.19	0.26	4.49	<10⁻⁴***
	Count T3	1.09	0.27	4.05	<10⁻⁴***
	Flower resources x tillage	0.14	0.12	1.19	0.233
	Flower resources x insecticide TFI	-0.12	0.33	-0.38	0.708
	Flower resources x crop (spring faba bean)	-0.51	0.40	-1.28	0.201
Flower resources x % semi-natural habitat	-0.47	0.17	-2.75	0.006**	

3.2. Response of aphid population growth rate to antagonists, local and landscape variables

Population growth rate of aphids was not related to the percent cover of plants providing accessible resources at the field edge or the number of predators, for either of the aphid species considered.

During the first period, the growth rate of *A. fabae* populations displayed a weak negative relationship to insecticide TFI (Table II.B.2), with no significant effect of other variables. During the same period, the growth rate of *A. pisum* populations was also negatively related to insecticide TFI, but increased with the proportion of semi-natural habitat in the surrounding landscape (Table II.B.2).

During the second period, the growth rate of *A. fabae* and *A. pisum* populations increased with the number of aphids of the other species (Table II.B.2). The growth rate of *A. fabae* populations displayed a weak positive relationship to insecticide TFI and was negatively related to the number of tillage operations (Table II.B.2), with no effect of landscape variables. The growth rate of *A. pisum* populations was negatively related to the proportion of semi-natural habitats and increased with the proportion of legume crops in the landscape (Table II.B.2).

Table II.B.2: Effect of aphid antagonists, local and landscape variables on the growth rate of *aphid* populations. The best models and explanatory variables, selected after multi-model inference for each species and each period are shown. Estimates from the full average of best models are presented. Significant variables are shown in bold typeface ($P < 0.05$). All variables were standardized. ‘Imp’ is the sum of Akaike weights associated with each variable in all selected models.

Response variables	Period	Explanatory variables	Estimate	Std. error	Adjusted SEM	Z value	P-value	Imp
Growth rate of <i>Aphis fabae</i> populations	T1-T2	Intercept (Ref= 2019, 5 m)	0.10	0.02	0.02	5.88	<0.001	
		Year 2020	-9.47·10 ⁻⁸	7.64·10 ⁻⁵	7.83·10 ⁻⁵	1.00·10 ⁻³	0.999	<0.01
		Insecticide TFI	-0.04	0.02	0.02	2.37	0.018*	1.00
		Tillage	-3.00·10 ⁻⁵	1.03·10 ⁻³	1.05·10 ⁻³	0.03	0.977	<0.01
		Distance 30 m	3.00·10 ⁻⁸	3.16·10 ⁻⁵	3.22·10 ⁻⁵	1.00·10 ⁻³	0.999	<0.01
		Abundance of Coccinellidae	8.91·10 ⁻⁹	1.42·10 ⁻⁵	1.46·10 ⁻⁵	1.00·10 ⁻³	1.000	<0.01
		Flower resources	3.13·10 ⁻⁵	1.05·10 ⁻³	1.06·10 ⁻³	0.03	0.977	<0.01
		% Organic fields	9.67·10 ⁻⁴	5.84·10 ⁻³	5.93·10 ⁻³	0.16	0.870	0.04
	% Semi-natural habitat	-6.09·10 ⁻⁵	1.46·10 ⁻³	1.48·10 ⁻³	0.04	0.967	<0.01	
	T2-T3	Intercept (Ref= 2019)	-0.20	0.03	0.03	7.28	<10 ⁻⁴	
		Year 2020	8.06·10 ⁻³	0.03	0.03	0.27	0.790	0.10
		Insecticide TFI	0.08	0.03	0.03	2.94	0.003**	1.00
		Tillage	-0.06	0.03	0.03	2.22	0.026*	1.00
		Abundance of <i>Acyrtosiphon pisum</i>	0.07	0.02	0.03	2.84	0.005**	1.00
Abundance of Syrphidae		3.93·10 ⁻⁴	4.41·10 ⁻³	4.53·10 ⁻³	0.09	0.931	0.02	
Flower resources		-5.04·10 ⁻⁴	5.27·10 ⁻³	5.42·10 ⁻³	0.10	0.926	0.02	
% Organic fields		6.05·10 ⁻⁴	6.14·10 ⁻³	6.33·10 ⁻³	0.10	0.924	0.03	
Growth rate of <i>Acyrtosiphon pisum</i> populations	T1-T2	Intercept (Ref= 2019)	0.105	0.027	0.082	3.70	2.15·10 ⁻³	
		Year 2020	-0.08	0.03	0.04	2.19	0.028*	1.00
		Insecticide TFI	-0.04	0.02	0.02	2.16	0.031*	1.00
		Abundance of Syrphidae	1.19·10 ⁻⁴	1.51·10 ⁻³	1.54·10 ⁻³	0.08	0.938	0.01
		% Semi-natural habitat	0.05	0.02	0.02	2.83	0.005**	1.00
		% Organic fields	2.64·10 ⁻⁴	3.07·10 ⁻³	3.16·10 ⁻³	0.08	0.934	0.02
	T2-T3	Intercept (Ref= 2019)	0.04	0.02	0.02	1.52	0.129	
		Year 2020	0.06	0.03	0.03	1.92	0.054	1.00
		Insecticide TFI	1.59·10 ⁻³	6.68·10 ⁻³	6.75·10 ⁻³	0.24	0.813	0.07
		Abundance of <i>Aphis fabae</i>	0.03	0.01	0.01	2.16	0.031*	1.00
		Abundance of Coccinellidae	-8.68·10 ⁻⁴	4.47·10 ⁻⁴	4.56·10 ⁻⁴	0.02	0.985	0.98
		Abundance of Syrphidae	4.72·10 ⁻⁴	3.69·10 ⁻³	3.72·10 ⁻⁴	0.13	0.889	0.02
		Flower resources	1.27·10 ⁻⁹	5.81·10 ⁻⁶	5.99·10 ⁻⁶	0.00	0.999	<0.01
		% Semi-natural habitat	-0.03	0.01	0.01	2.23	0.026*	1.00
% Legumes	0.03	0.01	0.01	2.59	0.010**	1.00		
Insecticide TFI x abundance of Syrphidae	-1.41·10 ⁻⁵	5.77·10 ⁻⁴	5.82·10 ⁻⁴	0.02	0.981	<0.01		
Flower resources x abundance of Syrphidae	1.54·10 ⁻⁹	4.90·10 ⁻⁶	4.95·10 ⁻⁶	0.00	0.999	<0.01		

4. DISCUSSION

Our results show that increasing the percentage of flowering species with accessible nectar at the field scale by sowing wildflower strips in faba bean crops increases the abundances of Syrphidae and mummies. This positive effect of nectar resources decreased with the proportion of semi-natural habitats in the surrounding landscape, without interaction with local management practices. Nevertheless, this effect was not translated into greater regulation of the aphid population, because neither aphid predator levels nor aphid parasitism rates had any effect on aphid population dynamics.

4.1. Responses of aphid antagonists to local and landscape variables

Contrary to our initial hypothesis, insecticide use and tillage frequency had no significant effect on the abundance of Syrphidae or on the number of *A. pisum* mummies. The abundance of Coccinellidae was however positively affected by the tillage frequency and not affected by insecticide use. Ladybird first and second instars are known to be very sensitive to insecticides, but this susceptibility depends on species and type of insecticide (Afza et al., 2019). The insecticides used in these fields were mostly pyrethroids, rapid-action contact pesticides that are unlikely to prevent recolonization by insects after treatment. The positive effect of tillage frequency on the mean number of Coccinellidae per field could be due to an effect of organic farming. Indeed, in our study (Figure S1), and more generally (Puech et al. 2014), organic farming relies on a higher frequency of ploughing and other tillage methods than conventional ones. The lack of synthetic pesticides seems to predominate over the increased tillage intensity, explaining why organic cropping systems harbour a wide range of natural enemies, such as Coccinellidae (Poupelin 2012; Makwela 2019). The absence of a negative effect of tillage on Syrphidae suggests that these insects did not overwinter in the field surveyed and that their populations colonised the crop mostly from the surrounding landscape.

The abundances of Coccinellidae, Syrphidae and mummies increased with increasing aphid abundance, suggesting a prevailing bottom-up effect. Indeed, the principal natural enemies were aphidophagous and gravid Syrphidae, which usually oviposit close to their prey because first-instar larvae have a limited dispersal ability (Almohamad et al., 2009). Plants providing accessible nectar resources increased the abundance of Syrphidae and mummies, but were not related to the abundance of Coccinellidae, as shown in several other studies (Hatt et al., 2017; Ramsden et al., 2015). Adult insects require nectar, in addition to pollen, to enhance survival and reproduction (Lundgren, 2009; Rodríguez-Gasol et al., 2020). Hoverflies can make use of other resources (e.g. the extra-floral nectar of faba bean crops, aphid honeydew, flower pollen), but we have shown that nectar is generally a limiting resource that can be increased by planting wildflower strips. The lack of effect on the abundance of Coccinellidae may reflect a lower requirement for flower resources at the adult stage, because adults can also feed on

prey, such as aphids (Weber and Lundgren, 2009). Floral resources may become essential for ladybirds when prey is scarce (Lundgren, 2009), notably when individuals emerge and search habitats for mating and ovipositing. Flower alone is not nutritionally and metabolically satisfactory for ovigenesis of most predaceous ladybird beetles, however, combined with prey food, they accelerate oviposition (Hatt and Osawa, 2019). In this study, aphids were abundant (mean of 607 aphids per ladybird), potentially accounting for the lack of attractiveness of flowers to these insects.

There was no interaction between the effect of flower resources and of local management on Syrphidae and mummies, suggesting that neither antagonism nor synergy occurred. For Coccinellidae however, a negative interaction was found between nectar resources and insecticide treatments. We do not think this result is robust because these variables had no significant effects alone (with additive effects only). Wildflower strips may, therefore, be valuable for predators and parasitoids in all cropping systems.

Interestingly, the positive effect of flower resources on the abundance of mummies and Syrphidae was smaller in landscapes containing higher proportions of semi-natural habitats. These results are consistent with previous studies highlighting a greater effect of flower resources on predators and parasitoids in simplified landscape (Haenke et al., 2009; Saunders and Luck, 2018) as in our case. Highly complex landscapes may benefit little from the addition of resources, because these areas already contain a rich community of beneficial insects (Isaacs et al., 2009). It is the intermediate landscape complexity, which stipulate that “landscape-moderated effectiveness of local conservation management is highest in structurally simple rather than in cleared (i.e. extremely simplified) or in complex landscape (Tschardt et al., 2012).

4.2. Effects of cropping techniques, aphid antagonists and landscape variables on the growth rate of aphid populations

As expected, the temporal dynamics of *A. fabae* and *A. pisum* populations were influenced by cropping techniques, but *A. pisum* populations also responded to landscape composition.

Insecticide treatment frequency index (TFI) had a negative effect on the growth rate of *A. fabae* and *A. pisum* populations during the first counting period, although this growth rate remained positive (i.e. population size increased). However, the effect of insecticide TFI on *A. fabae* populations was positive during the second period. Thus, insecticide treatments controlled aphid populations just after their application, but did not prevent the aphid population from growing again afterwards. The negative effect of tillage frequency on the growth rate of *A. fabae* populations suggests that tillage did not impair biological control by predators and parasitoids, which were themselves not directly affected by tillage for Syrphidae and aphid mummies or positively for Coccinellidae.

However, contrary to our expectations, we detected no direct top-down effect of the abundance of Coccinellidae or Syrphidae on the dynamics of *A. fabae* or *A. pisum* populations, despite the many reports of effective biological control by these aphidophagous predators (Thies et al., 2011; Tschumi et al., 2016b). We observed a bottom-up effect of aphids on their predators, but the numbers of these specialist predators over the growing season probably remained too small to prevent aphid population outbreaks (mean of 408 aphids per predator; Hasken and Poehling, 1995). Indeed, mostly studies have reported effective biological control of aphids by aphidophagous predators on wheat (Thies et al., 2011), on which the number of aphids is generally smaller than on legume crops because *A. fabae*, unlike *Rhopalosiphum padi* or *Sitobion avenae* on cereals, forms colonies of numerous aphids in a sleeve around the stems (Ighil et al., 2011). In addition, aphids feeding on legume crops achieve a higher nutritional status than those on other crops, and this may enhance the growth and survival of aphid populations (Emden and Harrington, 2007). We detected no effect of the rate of parasitism on the growth rate of *A. pisum* populations. According to Thies et al. (2005), parasitoids would be able to control aphid populations only at low aphid densities, which was not the case here.

We also found that the growth rates of *A. pisum* and *A. fabae* populations late in the season increased with the number of aphids of the other species. This simultaneous increase in both populations may dilute the biological control effect due to the large increase in prey numbers, with any increase in one population favouring a decrease in predation on the other aphid population (Sánchez-Hernández et al., 2021).

Only *A. pisum* responded to landscape composition in our study. The growth rate of populations of this species increased with the proportion of semi-natural habitat, including fallow and grassland in the early part of the season, and with the proportion of legumes (i.e. mostly lentil, faba bean and pea) later in the season. Fallow and grassland may contain leguminous species (e.g. *Trifolium spp.*, *Medicago spp.*) that are host plants for *A. pisum*, like cultivated legume species (Kordan et al., 2018; Wale et al., 2000). Nevertheless, later in the season, the growth rate of *A. pisum* populations decreased with the proportion of semi-natural habitat, possibly due to an indirect positive effect of their natural enemies, leading to biological control. We found no relationship between landscape composition and aphid antagonist populations, but previous studies have reported beneficial effects of the proportion of semi-natural habitat on the biodiversity of predators (vertebrates or invertebrates) and pest control in the field (Chaplin-Kramer et al. 2011; Veres et al. 2013; Rusch et al. 2016; Holland et al. 2017; but see Karp et al. 2018). Nevertheless, Syrphidae are less abundant within forests, and their abundances are highest in wildflower strips and north-facing forest edges, suggesting that the total perimeter of the semi-natural patches in the landscape may be a better explanatory variable than the area of semi-natural habitat (Sarhou et al., 2014).

5. Application for management

Our results support the idea that, over and above the existing effects of landscape composition, the biological control of aphids can be managed through cropping practices in the field (e.g. by managing insecticide applications) and by planting flower strips (Begg et al., 2017). We found that it was not so much the simple presence of a flower strip, as the proportion of the plant cover within it providing accessible nectar that was strongly related to the presence of hoverfly larvae in the adjacent crop, as already reported for adult hoverflies (van Rijn and Wäckers, 2016). We also found that flower strips had a greater impact in simplified landscapes. These results provide a basis for the deployment of biological control in various landscape and agricultural contexts. However, the different responses of the two-aphid species studied to these levers limits the generic scope of our results and should encourage additional studies on a diversity of pests with contrasting patterns of behaviour.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

LS, FC, MVM, and AG conceived the ideas and designed the methodology; LS, AG and AB collected the data; LS analysed the data; AG and LS wrote the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and approved the final version for publication.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was funded by INRAE (metaprogram EcoServ), the François Sommer Foundation, AgroParisTech, *Office Français de la Biodiversité*, *Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité*, and LabEx BASC.

We would like to thank Eleonore Courteau, Herminie Meynard, Audrey Fabarez, Léna Jégo, Alexandre Morisseau, Dominique Le Floch, Emmanuel Frankenreiter and Arnaud Butier for their technical assistance in the collection of field data. We thank all the farmers involved in the study.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Appendix II.B.A: Overview of the cropping techniques implemented in the fields survey.

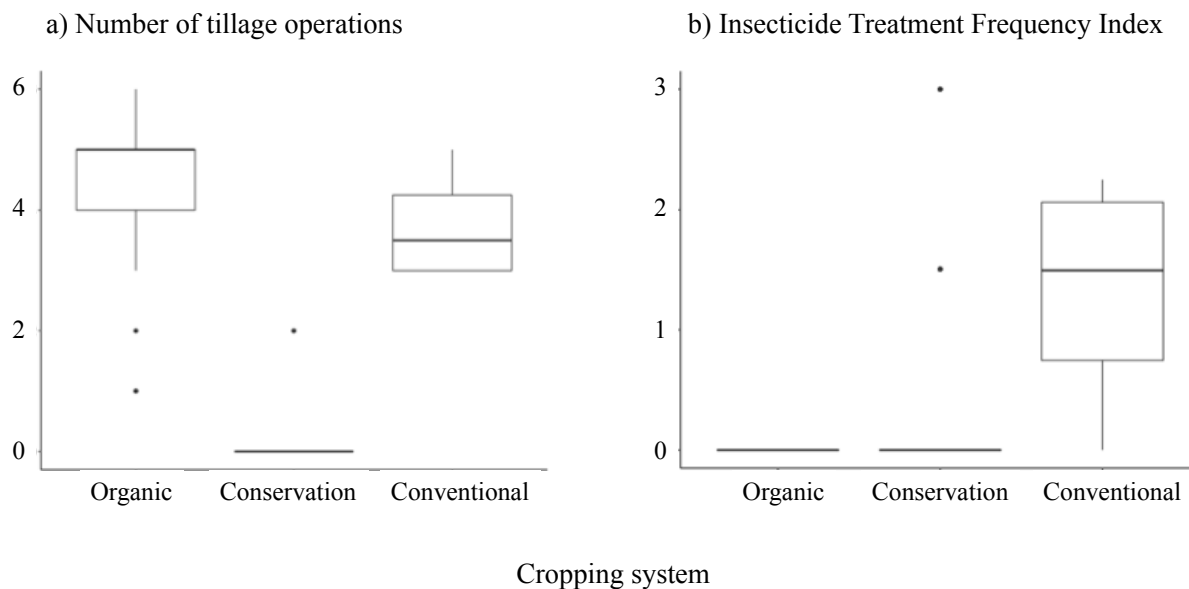


Figure II.B.S1: Mean number of tillage operations and Insecticide Treatment Frequency Index (TFI) depending on cropping system (organic, conservation or conventional). Organic farming was characterized by a high number of tillage operations but no insecticide sprayed compared to conventional and conservation cropping systems, while conservation systems do not perform ploughing and only a few employed superficial tillage.

Table II.B.S1: Number of fields surveyed depending on the combination of the number of tillage operations and insecticide Treatment Frequency Index (TFI) for spring or winter faba bean.

Variety	Number of fields	Number of tillage operations							
		0	1	2	3	4	5	6	
Spring faba bean	0	3		1	1	2	2		
	1-2		1				1		
	2-3	1			1	1			
Winter faba bean	0	3	1		2	6	4	2	

Table II.B.S2: List of sown species and their density.

Sown species	Density (mg/m ²)
<i>Achillea millefolium</i>	1.79
<i>Alliaria petiolata</i>	9.27
<i>Anthemis tinctoria</i>	3.36
<i>Anthriscus sylvestris</i>	6.70
<i>Barbarea vulgaris</i>	49.77
<i>Bellis perennis</i>	4.19
<i>Carum carvi</i>	20.77
<i>Centaurea cyanus</i>	44.71
<i>Centaurea scabiosa</i>	52.59
<i>Cichorium intybus</i>	22.42
<i>Daucus carota</i>	21.82
<i>Echium vulgare</i>	28.30
<i>Festuca arundinacea</i>	163.17
<i>Galium mollugo</i>	4.22
<i>Geum urbanum</i>	33.28
<i>Glechoma hederacea</i>	10.97
<i>Hesperis matronalis</i>	28.53
<i>Hypericum perforatum</i>	6.35
<i>Knautia arvensis</i>	7.10
<i>Leucanthemum vulgare</i>	19.80
<i>Lotus corniculatus</i>	24.65
<i>Malva sylvestris</i>	27.02
<i>Medicago sativa</i>	27.29
<i>Melilotus officinalis</i>	32.80
<i>Onobrychis viciifolia</i>	183.34
<i>Origanum vulgare</i>	11.01
<i>Pastinaca sativa</i>	85.59
<i>Pimpinella saxifraga</i>	16.21
<i>Plantago lanceolata</i>	22.81
<i>Ranunculus acris</i>	15.06
<i>Reseda luteola</i>	1.31
<i>Securigera varia</i>	19.10
<i>Senecio jacobaea</i>	4.35
<i>Stellaria media</i>	1.90
<i>Tanacetum vulgare</i>	1.50
<i>Taraxacum officinale</i>	7.18
<i>Trifolium repens</i>	9.12
<i>Trisetum flavescens</i>	3.18
<i>Veronica hederifolia</i>	25.23
<i>Veronica persica</i>	1.88
<i>Vicia sativa</i>	131.40

Appendix II.B.B: Estimation of nectar accessibility to Syrphidae.

We estimated the amount of nectar provided by the plants by summing, in each field margin (spontaneous vegetation or flower strip), the percent cover of, assessed in vegetation surveys, providing available and accessible nectar to Syrphidae. We focused on Syrphidae because (1) they were dominant aphid predators in our study, (2) the adults require nectar as a source of energy and (3) they have a limited access to floral nectar depending on morphological constraints.

Plant species producing floral or extrafloral nectar were selected from vegetation surveys. Nectar was considered to be **available** when it was produced during the period of predator observations, by selecting species at flower stage or producing extrafloral nectar between the first and the third aphid count. Nectar **accessibility** depended on morphological matching between plants and predators. Extrafloral nectar, which is not enclosed in a perianth but produced on bracts or stipules, was considered to be always accessible. We determined the **accessibility of floral nectar**, with a mechanistic trait-based approach, by adapting the geometric model proposed by van Rijn et Wäckers (2016).

Flower traits related to nectar availability (presence of floral and extrafloral nectar) and accessibility (flower opening diameter, corolla height, nectar depth and nectar tube diameter) were measured in a previous study (Gardarin *et al.*, submitted).

To determine the access of aphidophagous Syrphidae to the nectar provided by plants, we retrieved from the literature the size of their mouthparts and head, which limit corolla penetration. We focused on the four dominant aphidophagous species (Table II.B.S1) that were found in malaise traps in a complementary unpublished experiment. Altogether, these four species represented 91 % of all Syrphidae trapped individuals.

Table II.B.S3: Morphological measurements of the head and mouthpart size of the Syrphidae, retrieved from the literature (Gilbert, 1985a; Gilbert, 1985b).

	Head width (mm)	Absolute proboscis length (mm)
<i>Episyrphus balteatus</i>	3.04	2.89
<i>Eupeodes corollae</i>	3.14	3.25
<i>Sphaerophoria scripta</i>	2.30	3.44
<i>Syrphus ribesii</i>	3.67	3.43

A decision tree (Gardarin *et al.*, 2021) was built to take into account the three constraints limiting nectar accessibility: (1) ability of the insect to penetrate the flower, which is dependent on head size and flower opening, (2) ability to reach the nectar, which depends on proboscis length, nectar depth and corolla height, and (3) proboscis width and nectar tube diameter in the presence of nectar (Figure II.B.S2). Here, we hypothesized that there was no constraint related to the proboscis width (width of the labral sucking

tube) with regards to nectar tube diameter, and that sucking was always possible, even in narrow tubes (Gilbert, 1981).

Using the decision tree, we matched flower and insect traits for all four Syrphidae species. In general, floral nectar accessibility was the same for all four species. We considered that nectar was accessible in general to Syrphidae when it was the case for the four selected species. If results on nectar accessibility were not congruent across Syrphidae species (situation met in only a few instances), we considered that nectar was not accessible in general to these predators.

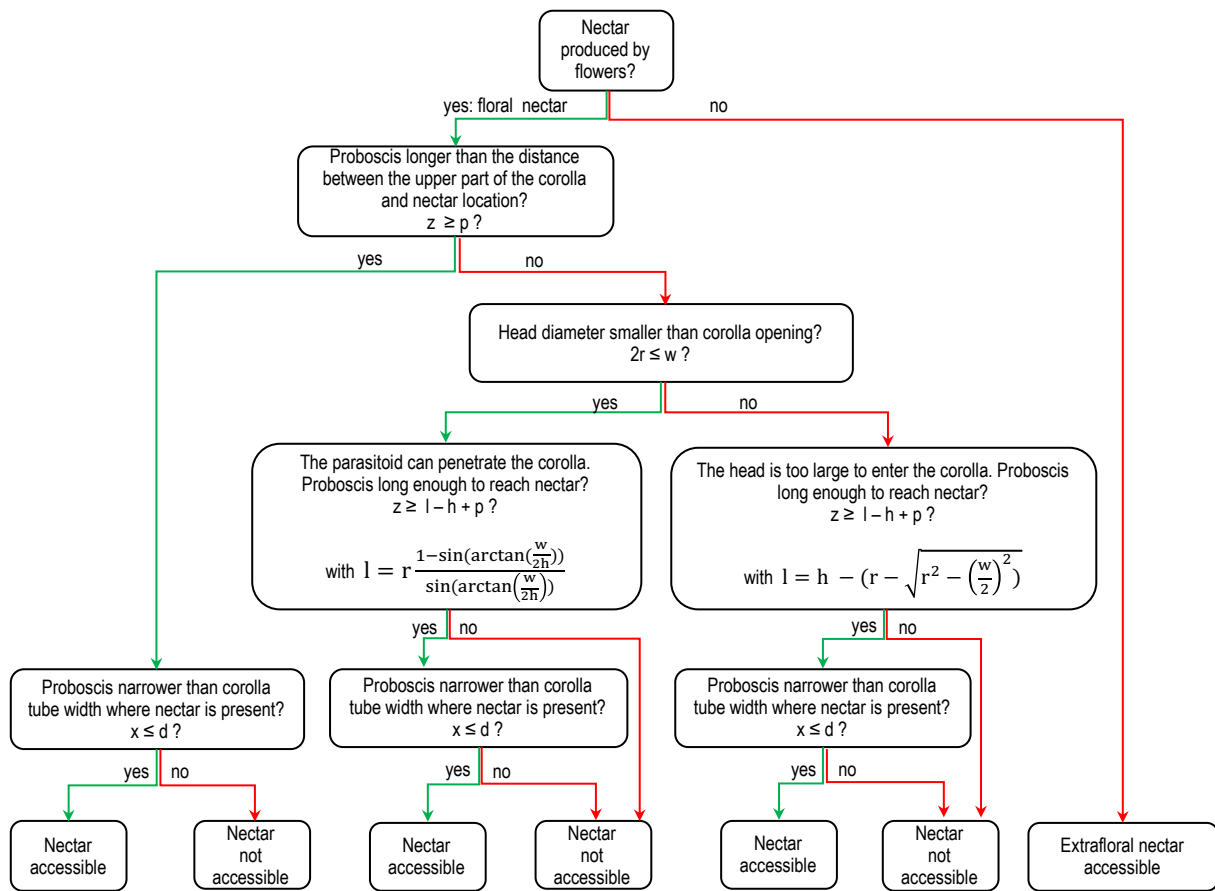


Figure II.B.S2. Decision tree from Gardarin *et al.* (2021) used to determine the accessibility of nectar to insects as a function of insect traits (radius of insect head r , proboscis length x and proboscis width z) and flower traits (width of flower opening w , corolla height h , nectar depth p , nectar tube diameter d).

Table II.B.S4: List of all flowering species sampled with nectar accessible or not to Syrphidae according to the previous morphological model. The mean cover (with standard deviation SD) of each plant species per field and its cumulated sum among all fields sampled is given (Standard deviation is not given for species that occurred once).

Species	Accessible	Mean cover \pm SD (%)	Cumulated sum (%)
<i>Achillea millefolium</i>	yes	0.14 \pm 0.05	0.55
<i>Agrimonia eupatoria</i>	yes	0.65	0.65
<i>Althaea hirsuta</i>	no	0.35	0.35
<i>Ammi majus</i>	yes	0.05	0.05
<i>Anagallis arvensis</i>	no	2.99 \pm 3.40	17.95
<i>Anthemis tinctoria</i>	yes	5.26 \pm 6.01	31.58
<i>Anthriscus sylvestris</i>	yes	0.05	0.05
<i>Aphanes arvensis</i>	yes	1	1
<i>Barbarea sp.</i>	yes	2.35	2.35
<i>Barbarea vulgaris</i>	yes	0.63 \pm 0.60	3.15
<i>Bellis perennis</i>	yes	2.30 \pm 1.98	25.30
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	yes	0.20 \pm 0.22	0.60
<i>Carduus nutans</i>	no	0.05	0.05
<i>Centaurea cyanus</i>	yes	3.77 \pm 6.28	33.90
<i>Centaurea scabiosa</i>	yes	0.94 \pm 0.77	3.75
<i>Cerastium glomeratum</i>	yes	0.1	0.10
<i>Cicuta virosa</i>	yes	0.10	0.10
<i>Cirsium arvense</i>	yes	0.3	0.30
<i>Cirsium vulgare</i>	yes	0.08 \pm 0.04	0.15
<i>Convolvulus arvensis</i>	yes	1.23 \pm 1.33	9.85
<i>Cornus sanguinea</i>	yes	0.05	0.05
<i>Crepis setosa</i>	yes	0.53 \pm 0.64	1.60
<i>Crepis sp.</i>	yes	0.10	0.10
<i>Echium vulgare</i>	yes	0.55 \pm 0.42	1.10
<i>Erigeron acris</i>	no	0.30	0.30
<i>Euphorbia helioscopia</i>	yes	0.40	0.40
<i>Fallopia convolvulus</i>	yes	9.25	9.25
<i>Filago vulgaris</i>	no	2.25	2.25
<i>Fumaria officinalis</i>	no	0.05	0.05
<i>Galium aparine</i>	yes	0.83 \pm 1.16	6.60
<i>Galium mollugo</i>	yes	4.68 \pm 6.11	18.70
<i>Geranium dissectum</i>	yes	3.56 \pm 4.70	67.73
<i>Geranium molle</i>	yes	1.55 \pm 2.35	10.85
<i>Geranium pusillum</i>	yes	8.04 \pm 11.30	16.08
<i>Geum urbanum</i>	yes	0.20	0.20
<i>Hesperis matronalis</i>	no	0.15 \pm 0.14	0.60
<i>Hypericum perforatum</i>	no	0.38 \pm 0.04	0.75
<i>Hypochaeris radicata</i>	yes	0.05 \pm 0.00	0.10
<i>Knautia arvensis</i>	no	0.55 \pm 0.52	1.65
<i>Lactuca serriola</i>	yes	0.10	0.10
<i>Lamium album</i>	yes	0.50	0.50
<i>Lapsana communis</i>	no	3.95	3.95
<i>Lepidium draba</i>	yes	6.93	6.93

<i>Leucanthemum vulgare</i>	yes	9.62 ± 8.02	48.08
<i>Lotus corniculatus</i>	no	1.00	1.00
<i>Lythrum hyssopifolia</i>	no	0.30	0.30
<i>Malva sylvestris</i>	no	0.72 ± 0.81	2.15
<i>Matricaria perforata</i>	yes	0.77 ± 1.04	3.85
<i>Matricaria recutita</i>	yes	14.48 ± 25.08	159.30
<i>Medicago lupulina</i>	no	0.86 ± 1.32	4.30
<i>Medicago sativa</i>	no	14.95 ± 28.53	59.80
<i>Melilotus officinalis</i>	no	0.68 ± 0.55	2.05
<i>Myosotis arvensis</i>	no	0.38 ± 0.04	0.75
<i>Onobrychis viciifolia</i>	no	1.30 ± 1.02	10.40
<i>Papaver rhoeas</i>	no	1.49 ± 1.91	10.40
<i>Pastinaca sativa</i>	yes	1.75 ± 2.85	7.00
<i>Picris echioides</i>	yes	3.61 ± 5.04	7.23
<i>Plantago lanceolata</i>	no	3.83 ± 4.06	11.48
<i>Polygonum persicaria</i>	no	0.95 ± 1.13	1.90
<i>Potentilla reptans</i>	yes	1.51 ± 1.44	7.53
<i>Ranunculus acris</i>	yes	1.45	1.45
<i>Ranunculus arvensis</i>	yes	0.40	0.40
<i>Ranunculus bulbosus</i>	yes	1.10 ± 0.71	2.20
<i>Reseda lutea</i>	no	0.12 ± 0.03	0.35
<i>Reseda luteola</i>	no	0.05	0.05
<i>Rumex crispus</i>	no	0.05 ± 0.07	0.10
<i>Senecio jacobaea</i>	yes	0.10	0.10
<i>Senecio vulgaris</i>	no	0.63 ± 0.69	1.90
<i>Sherardia arvensis</i>	yes	0.35	0.35
<i>Silene inflata</i>	no	0.05	0.05
<i>Silene latifolia</i>	no	0.29 ± 0.24	1.75
<i>Sinapis arvensis</i>	yes	0.98 ± 1.60	4.90
<i>Sisymbrium officinale</i>	yes	0.43 ± 0.53	1.70
<i>Sonchus asper</i>	yes	0.41 ± 0.58	5.30
<i>Stellaria media</i>	yes	0.15	0.15
<i>Taraxacum officinale</i>	yes	0.92 ± 1.13	9.20
<i>Tordylium maximum</i>	yes	3.65	3.65
<i>Torilis arvensis</i>	yes	5.83 ± 7.81	11.65
<i>Trifolium campestre</i>	no	7.43 ± 10.43	14.85
<i>Trifolium pratense</i>	no	0.06 ± 0.03	0.25
<i>Trifolium repens</i>	yes	1.18 ± 1.06	5.90
<i>Veronica arvensis</i>	yes	0.32 ± 0.36	1.90
<i>Veronica persica</i>	yes	0.86 ± 1.17	7.70
<i>Vicia faba</i>	no	0.10	0.10
<i>Vicia hirsuta</i>	no	1.42 ± 2.24	4.25
<i>Vicia sativa</i>	no	2.70 ± 3.22	40.55
<i>Viola arvensis</i>	no	0.65 ± 0.49	1.30

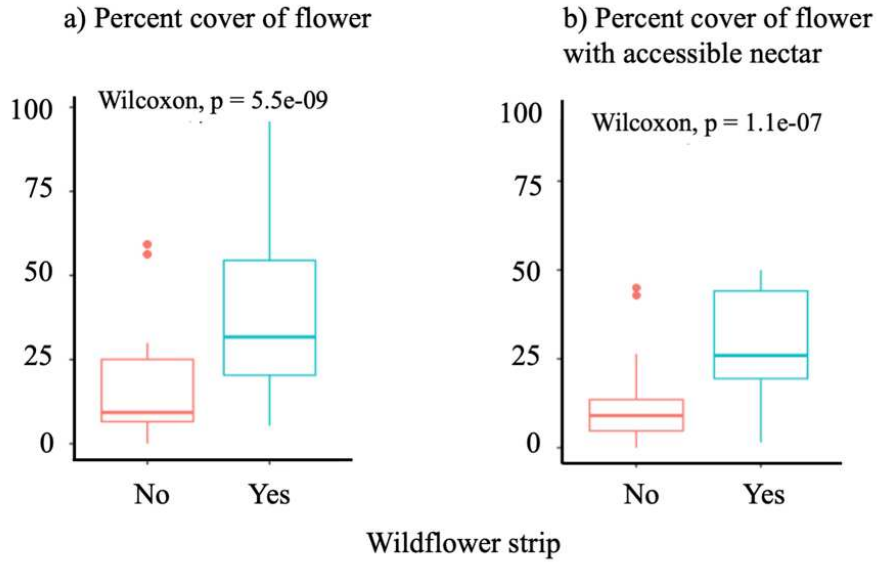


Figure II.B.S3: Percent cover of all dicotyledonous flowering species with or without the presence of a wildflower strip for a) all species recorded and b) for species providing accessible nectar to Syrphidae.

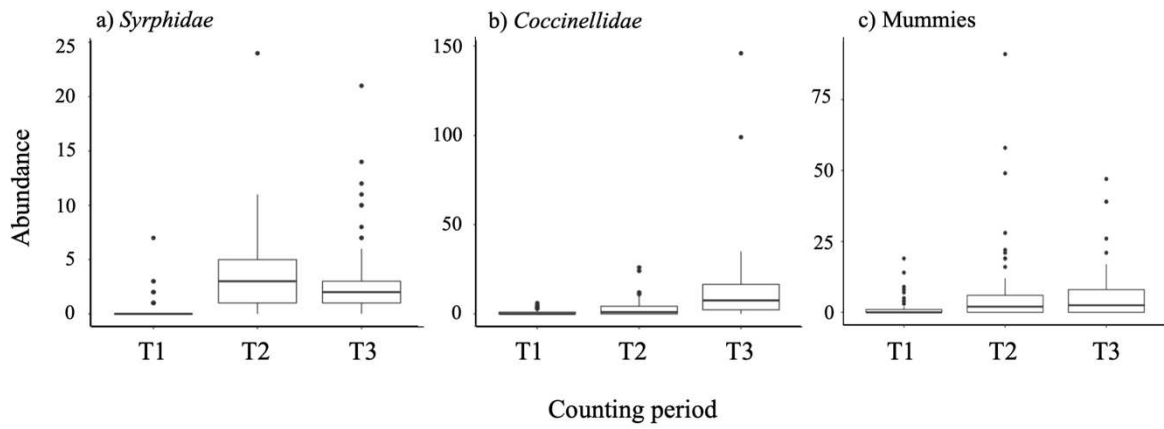


Figure II.B.S4: Temporal dynamics of the abundance of a) *Syrphidae* (larvae and pupae), b) *Coccinellidae* (adult, larvae and pupae) and c) Mummies of *Acyrthosiphon pisum* per counting date (T1, T2 and T3) in faba bean.

*Chapitre 3 : Déterminer le rôle des
oiseaux dans les relations
multitrophiques en combinant des
approches taxonomiques et
fonctionnelles*



Avant-propos

Ce chapitre bénéficie d'un avant-propos car la problématique initiale a été ré-orientée au cours de la 2^{ème} année de thèse, suite au premier confinement Covid.

L'objectif initial était d'analyser la contribution des oiseaux et des prédateurs arthropodes épigés (ex : carabes, araignées) dans la régulation biologique des méligèthes du colza. Pour ce faire, en 2019, 17 parcelles de colza avaient été suivies. Nous avons mis en place sur chaque parcelle deux zones d'échantillonnage de 30m² : l'une empêchant l'accès des oiseaux aux plants de colza et aux proies à l'aide d'un filet (cage d'exclusion), et l'autre, laissant l'accès à tout le cortège d'espèces (témoin sans cage). Deux passages d'écoute oiseaux (début avril et début mai) avaient été réalisés sur les zones témoins. Nous avons effectué des relevés de méligèthes à différents stades. Tout d'abord, nous avons dénombré le nombre de méligèthes adultes sur 10 hampes florales par zone, à deux périodes : une première fois à début floraison (début avril) et une seconde fois deux semaines plus tard, à floraison-début silique. Ensuite, des pièges entonnoirs (25 cm de diamètre) reliés à un flacon collecteur étaient positionnés sous les pieds de colza (5 par zone), durant trois semaines consécutives et relevés hebdomadairement pour récolter les larves de méligèthes tombant des fleurs de colza au sol pour se nymphoser. Ajouté aux relevés entonnoirs, nous avons également posé deux pièges barber par zone (cage ou témoin) pendant une semaine pour piéger les arthropodes prédateurs épigés présents, durant le pic de larves de méligèthes tombant au sol pour se nymphoser. Enfin, pour suivre l'émergence de la nouvelle génération de méligèthe adulte, nous avons mis en place des pièges à émergence, complétés par des prélèvements de sol pour estimer leur mortalité durant la phase de nymphose (en lien avec l'abondance des prédateurs épigés).

Malheureusement, au printemps 2020, les restrictions sanitaires (de personnel et de déplacement) ne nous ont pas permis d'assurer le suivi dynamique des populations de méligèthes. Nous avons tout de même pu assurer le piégeage barber et les suivis oiseaux. Ainsi, nous avons réorienté notre question de recherche sur le rôle des oiseaux dans la chaîne trophique, non pas en ciblant sur les méligèthes, mais en tenant compte du nombre total d'insectes phytophages et de proies alternatives piégés à l'aide des barber.

Résumé du Chapitre 3 : Relations multitrophiques

Intérêt et position du chapitre dans la thèse

Dans les chapitres précédents nous avons étudié les effets des systèmes de culture conjugués à la présence d'une bande fleurie sur la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés d'invertébrés et d'oiseaux mais sans étudier leurs possibles interactions (Chapitre 1). Nous avons également étudié les relations entre proies (mélégèthes, altises, pucerons) et prédateurs (prédateurs aphidiphages, parasitoïdes) mais sans considérer l'ensemble des interactions multi-trophiques (Chapitre 2.1 et 2.2). Ce chapitre 3 a pour vocation d'explorer les relations multi-trophiques et notamment le rôle des oiseaux dans les chaînes trophiques en culture de colza en mobilisant une analyse taxonomique (abondances) et fonctionnelle des communautés.

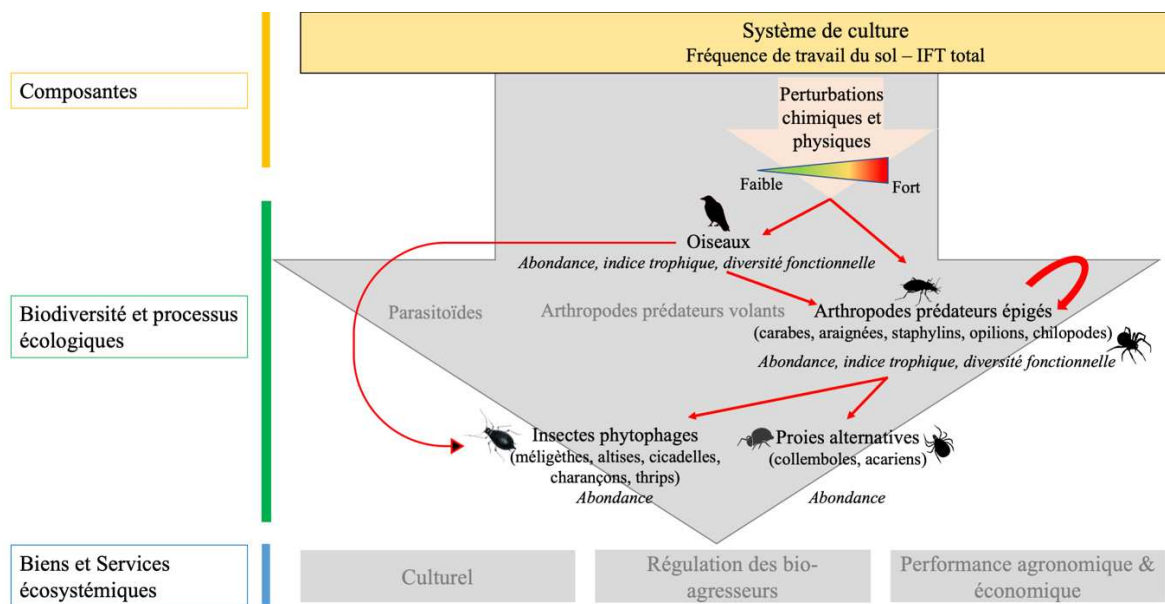


Figure III.0 : Schéma résumé des composantes étudiées dans le Chapitre 3 et les taxons suivis. Les variables utilisées sont indiquées en italique.

Contexte

De précédents travaux ont montré que les oiseaux peuvent consommer des insectes ravageurs tels que les larves de mélégèthes mais également des prédateurs intermédiaires tels que les araignées et les carabes (prédation intragilde). Ces derniers participent par ailleurs à la régulation des insectes phytophages du colza mais prédatent également des proies alternatives, ce qui pourrait entraîner une prédation accrue sur les insectes phytophages par compétition apparente ou au contraire diluer leur prédation. L'effet global des oiseaux sur les arthropodes (herbivores et prédateurs) et des arthropodes sur les niveaux trophiques inférieurs (insectes phytophages et proies alternatives) est donc difficile à prévoir sans tenir compte de toute la complexité des interactions de la chaîne trophique. L'approche fonctionnelle mobilisant les traits des espèces apporte des éléments pour mieux comprendre le rôle des espèces dans la chaîne trophique, comme la prise en compte des régimes alimentaires, des stratégies de chasse et ainsi d'identifier les mécanismes impliqués dans les relations trophiques.

Questions de recherche

- (i) Quel est le rôle des oiseaux dans la structure d'un réseau trophique ?
- (ii) Quels sont les effets de la diversité fonctionnelle des prédateurs sur les interactions trophiques et le potentiel de régulation des insectes phytophages ?

Méthodologie

Pour identifier l'impact de la présence ou de l'absence des oiseaux sur le réseau trophique, nous avons mis en place 17 et 13 cages d'exclusion de 30 m² au printemps 2019 et 2020. Les cages empêchent les oiseaux d'accéder aux proies dans des parcelles de colza. Les cages sont accompagnées d'une zone témoin sur chaque parcelle, laissant accès à la prédation par les oiseaux. Des écoutes d'oiseaux sur les zones témoins ont été réalisées ainsi que des piégeages barber pour échantillonner la faune du sol au sein des zones comprenant une cage et dans les zones témoin. L'étude du réseau trophique comprenant les oiseaux en haut de la chaîne trophique, les araignées, les carabes et les prédateurs autres (chilopodes, staphylins, opilions) en niveau intermédiaire et les insectes phytophages et les proies alternatives (acariens, collemboles) au niveau trophique inférieur a été réalisée par une approche taxonomique et fonctionnelle (ex : niveau trophique de la communauté). Des analyses statistiques de chemins (SEM) seront mobilisés pour étudier les effets directs et indirects des relations entre taxons.

Résultats principaux

Les oiseaux ne sont pas reliés aux autres groupes trophiques du sol dans notre étude. Ils n'ont donc ni contribué ni perturbé les autres relations trophiques.

L'abondance des insectes phytophages dans le colza est négativement reliée à l'abondance, le niveau trophique moyen (CTI) et l'équitabilité fonctionnelle des communautés de carabes, soulignant le rôle important joué par ceux-ci dans les agroécosystèmes.

L'utilisation de pesticides a un effet direct négatif sur l'abondance de certains prédateurs comme les carabes mais pas sur celle des insectes phytophages.

Apports pour la thèse ou la recherche en générale

L'originalité de notre étude réside dans son approche des communautés multitrophiques, la comparaison de différents indices fonctionnels reflétant les processus écologiques associés à la prédation, et la recherche des effets directs et indirects, plus rarement étudiés.

Nous avons également souligné la nécessité de combiner les approches taxonomiques et fonctionnelles pour décrire les différentes facettes des communautés qui sont impliquées dans les régulations biologiques.

Partenariats & stages

Cette expérimentation a bénéficié de l'appui technique de l'OFB, du PNR de la Haute Vallée de Chevreuse et du laboratoire ESE pour le suivi des oiseaux.

L'UMR SAD-APT a effectué les enquêtes auprès des agriculteurs pour le recueil des itinéraires techniques.

Cette expérimentation a permis le co-encadrement de deux stages de Master 1 de 5 mois (un en 2019 et un en 2020) pour le suivi des expérimentations, le dépouillement des échantillons, la construction d'une base de données sur les traits fonctionnels et les analyses statistiques.

Les laboratoires Eco-entomologie et Arachne ont réalisé des identifications des arthropodes.

Productions scientifiques

Un article scientifique paru dans la revue *Ecology and Evolution*.

Une présentation orale en avril 2021 au colloque international IOBC – ICBC2 : Second International Congress of Biological Control.

Exploring multitrophic interactions in oilseed rape fields reveals the prevailing role of Carabidae

Lola Serée¹⁻³, Antoine Gardarin¹, Olivier Crouzet², Aude Barbottin⁴, Muriel Valantin-Morison¹ & François Chiron³

¹ INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France.

² Office Français de la Biodiversité (OFB), 78610 Auffargis, France.

³ Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Ecologie Systématique Evolution, 91405, Orsay, France.

⁴ INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, SADAPT, 78850 Thiverval-Grignon, France.

Pour citer cet article :

Serée, L., Gardarin, A., Crouzet, O., Barbottin, A., Valantin-Morison, M., & Chiron, F. (2021). Exploring multitrophic interactions in oilseed rape fields reveals the prevailing role of Carabidae. *Ecology and evolution*, 11(21), 15377-15388.
<https://doi.org/10.1002/ece3.8229>

Les données sont archivées sur Dryad <https://doi.org/10.5061/dryad.0p2ngf22m>.

Abstract

In cropped fields, birds are often at the highest position in the food chain, feeding on pest arthropods and their intermediate predators in a process known as intraguild predation. The net effects of bird predation on phytophagous insect populations (feeding on plants) are difficult to predict without comprehensively describing prey-predator communities and their complex interplay. We sampled bird and arthropod communities in 30 oilseed rape fields in the spring of 2019 and 2020 in France. To assess the top-down control of arthropods by birds, we used a vertebrate exclusion experiment. Using a taxonomic and functional trait-based approach, we determined the direct and indirect influences of birds on arthropod predators and phytophagous insect populations in arable crops. We observed a negative relationship between the abundance of Carabidae and phytophagous insects but not with the other predator group suggesting the key role of Carabidae on phytophagous insects in agroecosystem. We found no statistical evidence of intraguild predation from birds towards intermediate predators. Despite the lack of overall effect of predator functional diversity on their prey, we highlighted the negative relationship between the functional complementarity (through functional evenness) of Carabidae and the abundance of phytophagous insects. This result suggests that functional complementarity between Carabidae species could help to reduce phytophagous insect populations. We analysed the effect of agricultural practices on these multitrophic interactions, showing that pesticide intensity only had detrimental effects on Carabidae abundance, while the frequency of tillage did not affect the studied communities. Complementary indices used to depict communities are helpful to better understand the mechanisms underlying trophic relationships.

Keywords: avian predation, biological control, food web, functional diversity, trophic level interactions

1. INTRODUCTION

Recent studies have reported a massive decline in flying insect biomass and bird populations over the last decades (Hallmann et al., 2017; Rosenberg et al., 2019). The intensive use of synthetic pesticides and fertilisers as well as semi-natural habitat loss in agroecosystems are known stressors of biodiversity (Fischer et al., 2018). Birds, particularly those feeding on insect prey during breeding, are highly sensitive to pesticide use (Newton, 2004). The decrease in bird populations has caused important changes to bird community composition. Jeliaskov et al. (2016) stressed the lower trophic level of bird communities in fields sprayed with high doses of pesticides compared to those exposed to low doses. Pesticides are also detrimental to arthropod predators like Carabidae or Araneae species (Geiger et al., 2010; Pekár, 2012). Past and ongoing changes in agroecosystems are thus disrupting the entire trophic network by altering resource provisioning for predators at different trophic levels. The impact of these changes on predator interactions and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants are yet to be fully elucidated.

In cropped fields, the lack of predatory species may disturb the biological control of phytophagous arthropods, which are sometimes perceived as pests (Mäntylä et al., 2011). Theoretical studies on trophic interactions predict that the loss of arthropods and vertebrates feeding on insects will increase herbivore abundance and reduce plant biomass in a process commonly known as trophic cascade (Polis et al., 2000). For instance, in cacao systems, bird and bat exclusion increased phytophagous insect abundance and negatively affected fruit development with a 31% decrease in the final crop yield, despite the concurrent release from predation of intermediate predators such as ants and spiders (Maas et al., 2013). Theoretical predictions suggested that predators of higher trophic levels feeding on intermediate predators, known as intraguild predation, could indirectly weaken the top-down control of herbivores. Because of their body size and feeding habits, most farmland birds are generalist insectivores during the breeding season, and as top predators, they feed on a diversity of arthropods, including herbivores (e.g., lepidopteran species in *apple orchards*: Mols & Visser, 2002; in *maize*: Maine & Boyles, 2015) and their arthropod predators (King, Symondson, & Thomas, 2015; Orłowski & Karg, 2013). This consumption of intermediate predators such as Araneae, Coccinellidae, or Syrphidae by insectivorous birds might reduce biological pest control (Martin et al., 2013; Grass et al., 2017; Bosc et al., 2018). Communities of intermediate arthropod predators are structured by the abundance of their prey (Warner et al., 2008), whether crop herbivores or alternative prey, as well as by intraguild predation (Roubinet et al., 2017). The overall effect of birds on arthropods is thus difficult to predict without considering the full complexity of food webs. Previous studies of predator-prey interactions often focused on specific predators belonging to one or several arthropod taxa (Mäntylä et al., 2011). In temperate annual crops, however, predator-prey interactions rarely included vertebrates unlike studies conducted in tropical agroforestry systems (Mäntylä et al., 2011).

In addition to the species trophic position, the functional diversity of predators can shape communities of phytophagous insects. Indeed, ecosystem functions depend not on the diversity of species per se but on the diversity of functional characteristics of organisms present in the ecosystem (Hooper et al., 2005). Functional diversity can be defined as the mean value and range of the functional traits of organisms present in a given ecosystem (Díaz and Cabido, 2001). Functional traits are defined as any morphological, physiological, phenological, or behavioural feature measurable at the individual level (Pey et al., 2014). Theory predicts that functionally diverse predatory guilds might partition the prey resource leading to increased herbivore suppression (Frago, 2016). Yet, from a multitrophic level approach, higher functional diversity in top predator communities could imply intraguild predation on intermediates predators and thus decrease herbivore suppression. The effects of predator diversity depends on the hunting behaviour of predator species and the habitat range of predator and prey species (defined as the spatial extent to which a microhabitat is used by a species (Schmitz, 2007)). Within communities, a higher functional diversity of traits based on diet breadth, habitat domain, and hunting strategy of predaceous arthropods can facilitate biological control (Northfield et al., 2017; Greenop et al., 2018). As a facet of functional diversity, functional evenness between species, defined as the regularity of trait distribution within a community (Mason et al., 2005), may further increase top-down control. Functional evenness increases resource-use efficiency in heterogeneous semi-natural environments, whether spatially or temporally (Díaz & Cabido, 2001). In perennial crops, diversified microhabitats increase the functional evenness of bird communities with a higher predation rate on plasticine prey (Barbaro et al. 2017). Improving functional diversity and functional evenness in annual temperate crops is crucial to reduce pesticide-based pest control. Oilseed rape is one of the most cultivated flowering annual crops in France (1 million ha in 2021; Agreste 2021). However, it is the arable crop receiving the second highest number of insecticide treatments in France (Agreste, 2019). Strategies promoting the biological control of phytophagous insects feeding on this crop are necessary to reduce insecticide use (Lundin et al. 2020). Understanding the relative contribution of functional and taxonomic biodiversity to top-down control in crops like oilseed rape is thus essential (Gagic et al. 2015).

This study aimed to test the theoretical cascading effects of farmland birds on arthropod communities (i.e., ground-dwelling predators, phytophagous insects, and alternative prey) in oilseed rape, and especially, the interrelations between ground-dwelling predators. In this crop, *Brassicoglyphus* spp. (Coleoptera: *Nitidulidae*), *Psylliodes* spp. (Coleoptera: *Chrysomelidae*), and *Ceutorhynchus* spp. (Coleoptera: *Curculionidea*) are the main pests. These phytophagous insects can be consumed by birds (Gagnon, 2017). At their last instar larvae, these insects fall from the plant to pupate in the soil and are exposed to ground-dwelling arthropod predators (Riggi et al., 2017), suggesting possible synergies and complementarity in prey consumption between arthropods and birds. In this work, the influence of bird predation on arthropod communities was assessed using an experimental design that excluded birds from sections of the fields. Trophic-level effects were investigated using a taxonomic (abundance of

taxonomic groups) and functional approach. For the latter, we tested whether the single-trait metrics of functional composition such as mean trophic level (Jeliaskov et al., 2016) perform as well as functional multi-trait metrics. As pesticides and tillage frequency may influence arthropod and vertebrate populations (Geiger et al., 2010; Chiron et al., 2014), the trophic network was analysed by controlling for the effect of agricultural practices.

We made the following hypotheses: (i) predator numbers (i.e., bird and intermediate ground dwelling predator abundance) have an overall direct negative effect on phytophagous insect abundance, or alternatively (ii) a trophic cascade effect from top predators to intermediate ground-dwelling predator communities can alter the abundance of phytophagous insects. Additionally, we expected (iii) mean trophic level, functional diversity, and functional complementarity of predator communities to have a negative effect on the abundance of phytophagous insects and alternative prey.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Study sites and field management surveys

This study was conducted in northern France in an area over 7000 km² (Fig. S1). This region is characterised by the intensive cultivation of arable crops (wheat, oilseed rape, and barley) and open field landscapes. In 2019 and 2020, we respectively selected 17 and 13 oilseed rape fields with contrasting cropping systems to cover a gradient of pesticide uses and tillage operations. We determined the cropping techniques of each sampled field by interviewing farmers. We collected detailed information about tillage operations from soil preparation for sowing to harvest (e.g., ploughing, stubble ploughing, hoeing) as well as the herbicides, fungicides, insecticides, and molluscicides sprayed on the field (name, date, doses, and treated area). Based on this information, we calculated two continuous variables: the number of tillage operations carried out during the growing season and the treatment frequency index for all pesticides combined (TFI: number of reference doses applied per hectare; Sattler et al., 2007) (Table S1).

We digitized the land cover types (i.e., cropped and non-cropped) within a 500 m radius around each field based on intensive land surveys from the year of biodiversity sampling using QGIS software (version 2.18; www.qgis.org). Barbaro et al. (2017) showed that bird communities best respond to landscape metrics within a 500 m buffer. We thus calculated the proportion of semi-natural habitats (including woody habitats, fallows, hedges, and wildflowers strips) within each buffer. The proportion of semi-natural cover types within a radius of 500 m was between 0 and 28% (median=4%) of the landscape buffer areas. Since the majority were in open landscapes (only two buffers above 15%) without substantial variations in semi-natural cover types, this variable was excluded from our analyses.

Moreover, the effect of landscape applied to the cage and control plot located in the same field, thus minimising landscape bias.

2.2. Experimental design

To study the effect of birds on arthropods, we used an exclusion design (Fig. III.1). Exclusion cages were set up with wooden sticks and measured 4.50 x 6.50 m², with a height of 2.20 m. A net (mesh size = 25.4 mm x 25.4 mm) covered the cage to allow the movement of arthropods but not aerial vertebrates (birds and bats). We expected no effect of bats in our experiment because prey studied at this time are diurnal and within the crop canopy, not flying, thus we did not consider bat populations effect on trophic chain in this study. Exclusion cages were positioned 50 m from the field edge and at least 100 m from a semi-natural element or urban area. On each field, we defined a control plot of the same size as the exclusion cage (but without the net) situated 100 m away from the cage and at the same distance from the field edge or other landscape elements. The shortest distance between two sites was 380 m. Oilseed rape fields were sown between 20 August and 10 September. We set up the cages in late February until harvest in early July.

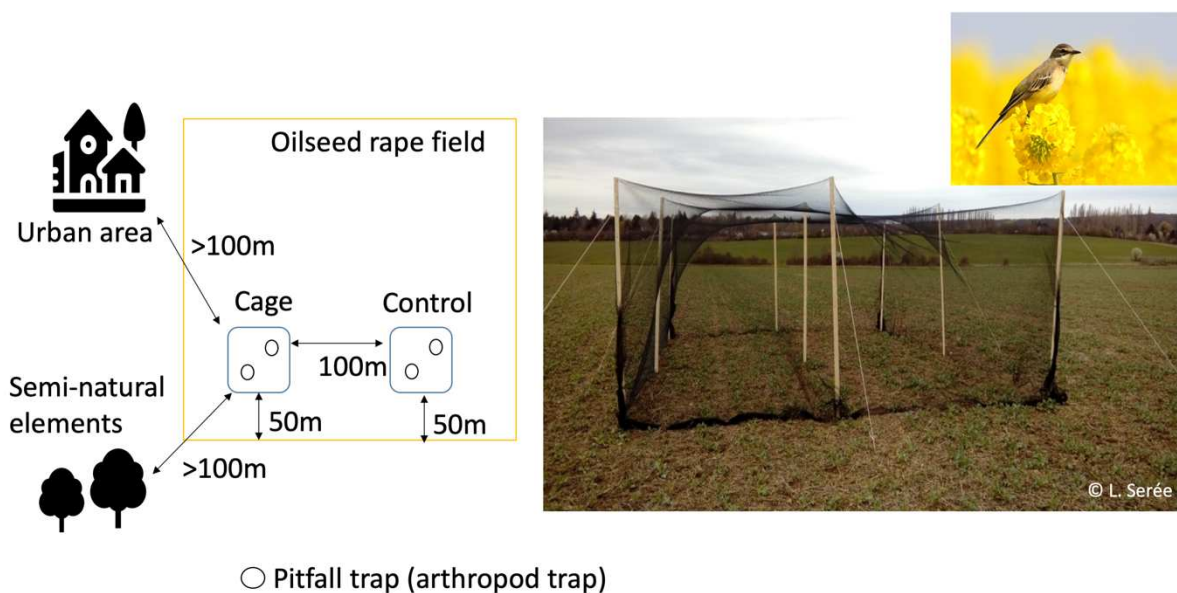


Figure III.1: Design of the bird exclusion experiment, photograph of a bird exclusion cage in an oilseed rape field in late February and photograph of a Western Yellow Wagtail (*Motacilla flava*) on oilseed rape.

2.3. Arthropod sampling

Arthropod sampling occurred mid-May at the end of flowering stage when most herbivore larvae (*Psylliodes chrysocephala*, *Ceutorrhynchus spp.*, and *Brassicogethes aeneus*) that fed within the oilseed rape petioles, stems, and flowers leave the plant to pupate in the soil. These larvae become highly exposed to predation by ground-dwelling arthropods and birds (Gagnon, 2017; Riggi et al., 2017).

Two pitfall traps filled with 150 mL of saltwater solution (50 g/l salt, with 2 ml/l of odourless detergent) were used to catch arthropods for 7 days in each cage and control plot. We identified Carabidae and Araneae at the species level. We also distinguished Chilopoda (class), Opiliones (order), Staphylinidae (family), Collembola (class), Acari (subclass), Thysanoptera (order), Cicadomorpha (infra-order), Curculionidae (family), Nitidulidae (family), and Chrysomelidae (family). We pooled the activity densities (hereafter, abundances for simplicity) of arthropods in the two pitfall traps for each treatment (i.e., cage and control plot). We summed the abundances of Chilopoda, Opiliones, and Staphylinidae in the “other predator” group and Collembola and Acari in the “alternative prey” group. Thysanoptera, Cicadomorpha, Curculionidae, Nitidulidae, and Chrysomelidae were grouped as “phytophagous insects” (see Table III.S1 for a summary of data).

2.4. Bird surveys

Each year during spring, two birders visited the control plot twice early in the morning (6:00 - 10:30 am) in the absence of wind, rain, and fog. The first visit occurred from 8 to 23 April (to detect early-season breeders) and the second from 16 to 29 May (late-season breeders). As the detectability of birds is influenced by observer experience, count duration and distance to the observer, skilled birders identified all bird species within a 100 m radius around the control plot and during 10 minutes each visit. We rotated the order of the points surveyed between two visits to minimise time-of-day effects. Each plot was always surveyed by the same birder. The two visits allowed us to identify the full breeding bird community during the insect sampling period. For each species, the sum of abundances for the two visits was used as a standardized estimate of abundance per plot for further analyses. Species richness was the total number of species.

2.5. Bird, Araneae, and Carabidae functional traits

To compute the functional multi-trait indices of predator communities, we selected relevant traits as key indicators of species effect or response to predation (Philpott et al., 2009; Rusch et al., 2015). For birds, we built a species-trait matrix based on the breeding period, hunting strategy, stratum use, body

size, habitat specialisation, proportion of vertebrates, arthropods, and plants in the diet, and mean number of eggs laid per year (Julliard et al., 2006; Chiron et al., 2014; Storchová and Hořák, 2018). For Carabidae and Araneae, we retained the daily and annual activity periods, dispersal mode, stratum use, hunting strategy, and body size. For Carabidae, we added the proportions of plants, detritivore, and living prey in the diet (Tables III.S3 and III.S4).

To consider diet variations within predatory communities, we computed the community trophic index (CTI) as a proxy of “trophic height” (Jeliazkov et al. 2016). Since Araneae predate arthropods, we did not calculate their CTI. CTI values ranged from 1 (all species of the sampled community are at the “lower level” of the trophic chain with birds eating plants and Carabidae eating detritus) to 3 (all species are carnivorous) (see Appendix III.S1 for more details).

2.6. Functional community indices

To assess the effect of predator functional diversity (i.e., birds, Carabidae, and Araneae) on the food web, we calculated three trait-based indices: functional evenness (Feve), functional diversity via Rao’s quadratic entropy (RaoQ), and functional dissimilarity (Fdis) using the FD package (Laliberté et al., 2014). Feve describes the regularity of abundance distribution in a functional trait space (Villéger et al., 2008), while RaoQ describes the variation of species trait composition within the community, weighted by their relative abundance (Spake et al., 2016). Fdis is the mean distance of individual species to the centroid of all species in the multidimensional trait space (Laliberté and Legendre, 2010). Due to its collinearity with the RaoQ index ($r_{\text{cor}} = 0.96$; Fig. S2), we report Fdis results in Appendix III.S4. Because species traits were represented by a combination of continuous and categorical variables, we used Gower’s method to calculate the distance matrix and then standardised all trait scores (Laliberté and Legendre, 2010).

2.7. Data analysis

All analyses were carried out using R version 3.5.2 (2018-12-20). We divided our analyses into two steps. First, we analysed variations in abundance, CTI, and functional diversity indices per taxonomical group (birds, Carabidae, and Araneae) between the cages and control plots (experimental treatments). We ran generalised linear mixed models fitted with penalised quasi-likelihood and assuming Poisson (for abundance) or Gaussian distributions of errors (for CTI and functional diversity indices) using glmmPQL (MASS package). We included “year”, experimental treatment, and their interaction as fixed effects. To consider the nested design and spatial dependence between control and cage plots, we used “field name” as a random component. We assessed the statistical differences between plots using ANOVA of type II and post-hoc tests (lsmeans package). Complete results are presented in Table III.S4.

To assess trophic cascade effects, we evaluated multitrophic prey-predator relationships with structural equation modelling (SEM) using the “piecewiseSEM” R package (Lefcheck, 2016). This method is based on path analyses, where each path represents a hypothesised causal relationship. We took birds as top-predators of phytophagous insects, intermediate ground-dwelling predators, or alternative prey. We also tested predation from Carabidae and other predators to Araneae and the link between Carabidae and other predators. Since year had no substantial effect on arthropod and bird abundance data, we merged the data from the two annual campaigns into a single dataset. We included all collected abundance data (cage and control) by assigning 0 to bird abundance in the cage treatment. We computed the marginal R^2 (considering only the fixed effect variance) and the estimates for each relationship. Following Grace et al. (2018), we calculated standardised estimates (std.estimates) based on the observational-empirical approach using R^2 , because it could not be calculated for glmmPQL class models (Appendix III.S2). We tested 10 models separately: models 1 and 2 described the relationships between taxa based on their abundances (approach A), models 3 and 4 based on CTI indices (approach B), and models 5 to 10 based on the three aforementioned functional indices of predatory groups (RaoQ, Feve, and Fdis; approach C). To avoid model over-parametrisation, we independently tested models with only pesticide (TFI, models 1, 3, 5 and 7) or tillage frequencies (models 2, 4, 6 and 8). We removed “other predators” from CTI and functional diversity-based models, because *Chilopoda*, *Opiliones*, and *Staphylinidae* could not be identified at the species level (Fig. III.2).

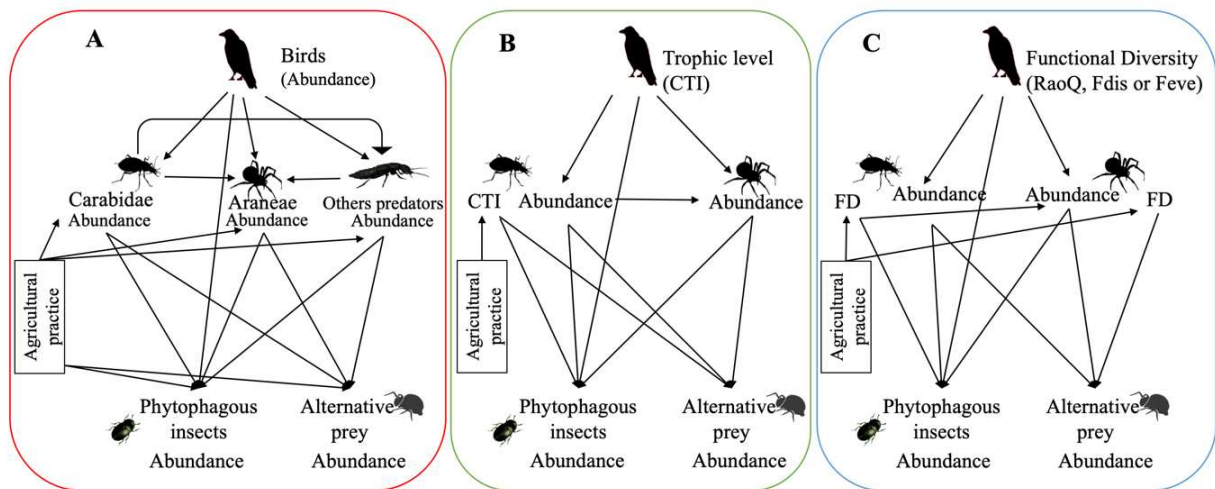


Figure III.2: Hypothetical food web relationship using structural equation models in oilseed rape crop. (A) taxonomic approach based on abundance; (B) trophic approach with community trophic index (CTI); (C) functional approach based on functional diversity (FD) indices with Rao’s quadratic entropy (RaoQ), functional evenness (Feve), or functional dissimilarities (Fdis) depending on the model.

Because of over-dispersion with glmer (both with “Poisson” or “Negative binomial” distribution), we used glmmPQL mixed models (using Penalized Quasi Likelihood and Wald F tests; Bolker et al., 2009; Breslow and Clayton, 1993; Venables and Ripley, 2002), assuming a “Poisson” (for count data like abundances) or “Gaussian” distribution (for functional indices), with “field name” as the random component. We assessed the overall fit of the piecewise SEM using Shipley’s test of direct separation (χ^2 of Fisher’s C test statistics) and checked whether the models could be improved with the inclusion of any of the missing paths. For abundance-based models (approach A), we added a link between alternative prey and phytophagous insects. We rejected models if χ^2 fell below the significance level ($p < 0.05$), indicating the inconsistency of the model with the data. For each approach (A, B, C), we summarised the statistical results for all tested models (Table III.1) and graphically depicted the SEM network for models within a $\Delta AIC < 2$ from the best-supported model.

The effect of agricultural practices (i.e., TFI and tillage frequency) and the proportion of semi-natural habitat within a 500 m radius could not be directly related to bird abundance due to the sampling design with exclusion cages. We thus tested the effect of agricultural practices and landscape composition on the abundance of birds on a separate model on control plots only. We used a mixed model (glmmPQL) assuming a “Poisson” distribution on data collected on control plots to check for confounding effects on trophic interactions. Spatial correlation in the residuals was checked with Correlogram and the ‘spline.correlog’ function from the ‘ncf’ package. No spatial correlation was detected. Pesticide application (value=-0.06; DF=13; t-value=-0.57; p=0.58), tillage frequency (value=-0.16; DF=13; t-value=-1.62; p=0.13), and the proportion of semi-natural habitat (value=-0.01; DF=13; t-value=-0.07; p=0.95) had no effect on bird abundance.

3. RESULTS

Alternative prey (mean=845.0; min-max=64-3729) represented the highest number of trapped individuals per taxonomic group in the 30 fields sampled in 2019 and 2020, including both control and cage plots. Few phytophagous insects were recorded (mean=8.7; min-max=0-39). The abundance of ground-dwelling predators ranged from 11 to 114 individuals (mean=71.3), with a similar abundance of Carabidae (mean=29.0; min-max=5-85) and Araneae (mean=28.5; min-max=0-92), while the other predator group was half as abundant (mean=13.7; min-max=1-55). The total number of birds in control plots ranged from 2 to 25 individuals (mean=11.7). The three most abundant bird species were *Alauda arvensis* (Eurasian skylark) (26% of total bird abundance), *Sylvia communis* (Common whitethroat) (19%), and *Emberiza calandra* (Corn bunting) (11%) (see Fig. III.S3 for the full species list).

3.1. Bird exclusion effects on arthropods

Araneae were less abundant in the bird exclusion plot (-24.4%) than the control plot (Chisq=8.02; $p=0.005$; Fig. III.3; Table III.S4 for complete results). We observed no significant effect of bird exclusion on the abundance of Carabidae, other predators, phytophagous insects, or alternative prey (Table III.S4).

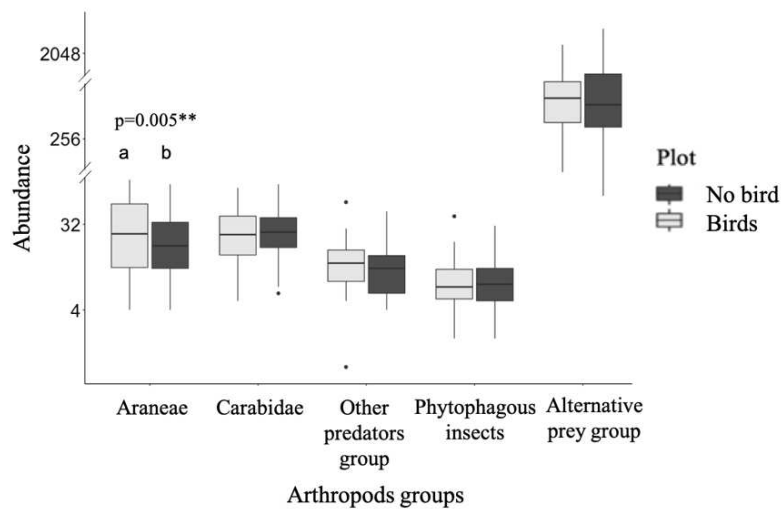


Figure III.3: Boxplots of the number of arthropods with and without birds. “Other predators” corresponds to the sum of Staphylinidae, Opiliones, and Chilopoda abundances. “All phytophagous insects” include Thysanoptera, Cicadomorpha, Curculionidae, Nitidulidae, and Chrysomelidae. “Alternative prey” includes Collembola and Acari.

3.2. Effects of bird abundance on arthropods (approach A)

For the abundance-based models, models 1 and 2 fitted the data weakly (Fisher’s $C=5.113$, $df=2$, $p=0.078$ for model 1 and Fisher’s $C=4.993$, $df=2$, $p=0.082$ for model 2; Tables III.1, III.S5).

In model 1 with pesticide use (TFI), phytophagous insect abundance was negatively related to Carabidae abundance (std.estimate=-0.44; $p=0.048$; Fig. III.4-A1; Table III.S6). Alternative prey was negatively related to Araneae (std.estimate=-0.29; $p=0.027$; Fig. III.4-A1; Table III.S5), and a negative trend was observed with Carabidae (std.estimate=-0.17; $p=0.063$; Fig. III.4-A1; Table III.S5). The abundances of Carabidae, other predators, and Araneae were unrelated. Birds were not significantly related to any other taxa, although a negative trend was detected between bird and Carabidae abundances (std.estimate=-0.27; $p=0.058$; Table III.S5). Carabidae abundance was negatively related to pesticide use (TFI) (std.estimate=-0.41; $p=0.048$; Table III.S5), while phytophagous insects and other taxonomical groups were not (Fig. III.4). These relationships were no longer significant in model 2 with tillage frequency (Fig. III.4-A2; Table III.S6).

3.3. Effects of predator trophic level on prey abundance (approach B)

Bird communities were composed of seed- and insectivorous-eating species, with very few vertebrate predators (mean CTI=1.46, min-max=1.2-1.8; Table III.S1), while Carabidae communities were mainly carnivorous (mean CTI = 2.57, min-max=2.31-2.79).

Carabidae and Araneae were poorly explained in these models (low marginal R^2). However, Araneae abundance was slightly positively related to the trophic level of the bird community (std.estimate=0.13; $p=0.01$; Fig. III.4-B; Table III.S7). In addition to the abovementioned negative relation with Carabidae abundance, phytophagous insects were also negatively related to the trophic level of Carabidae communities (std.estimate=-0.33; $p=0.02$; Fig. III.4-B; Table III.S7).

3.4. Effects of predator functional diversity on prey abundance (approach C)

We found weak but positive and significant relationships between Araneae abundance and the functional diversity (RaoQ) or evenness (Feve) of birds (Fig. 4). No relationship was observed between phytophagous insect or alternative prey abundance and the functional diversity (RaoQ) of their predators represented by Carabidae, Araneae, and birds (Fig. III.4-C1; model 10 in Table III.S8). Phytophagous insect and alternative prey abundance was nevertheless negatively related to Carabidae functional evenness (Feve) and abundance (Fig. III.4-C2; models 6 and 8 in Table III.S8).

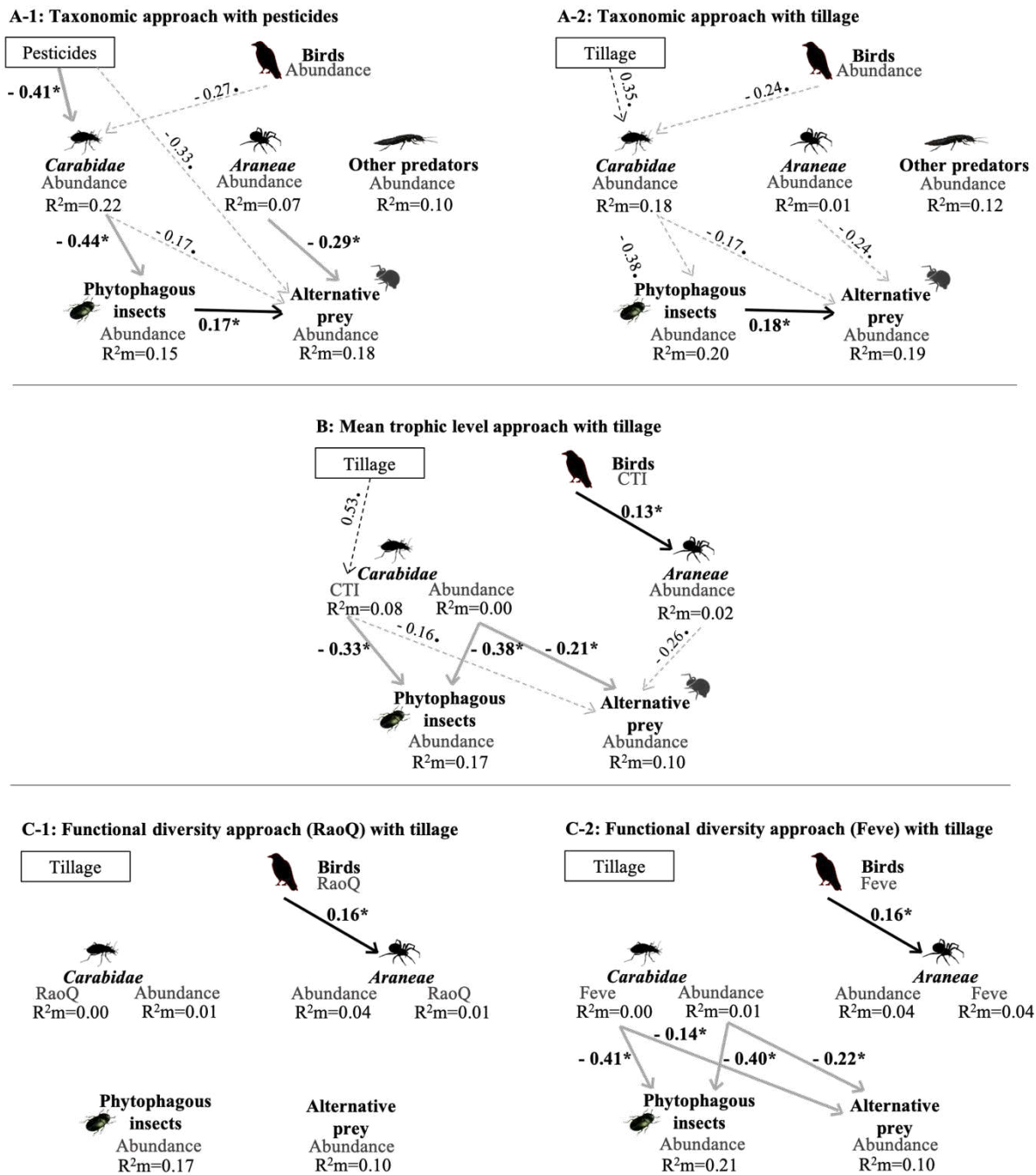


Figure III.4: Structural equation modelling showing direct and indirect relationships between (A) the abundance of predators and phytophagous arthropods (model 1 in A-1 and 2 in A-2; Table III.1), (B) the mean trophic level of predators (model 4; Table 1), and (C) the functional diversity (RaoQ) and functional evenness (Feve) of predators on the one hand and the abundance of phytophagous arthropods on the other (model 6 in C-1 and 8 in C-2; Table III.1). Black and grey lines indicate positive and negative relationships, respectively. Solid lines represent significant relationships ($p < 0.05$) and dotted lines represent trends ($0.05 < p < 0.10$). We reported standardised estimates (with ‘*’ for significant relationships and ‘.’ for trends) for each arrow and marginal R^2 (R^2m). Other predators correspond to the sum of abundances of Staphylinidae, Opiliones, and Chilopoda individuals. Phytophagous insects include Thysanoptera, Cicadomorpha, Curculionidae, Nitidulidae, and Chrysomelidae. Pesticide is the treatment frequency index.

Table III.1: Statistical results of the models assessing the multitrophic network. We modelled networks using a taxonomic approach A (abundance of taxa), a trophic-level approach B (CTI), and a trait-based functional approach C (RaoQ and Feve). To avoid model over-parametrisation, the model structure alternatively included the treatment frequency index (TFI) or tillage frequency (Tillage) as agricultural practices. Delta AIC from the best model is given.

Approach	Models	Agricultural practice variable	Fischer's C test	Df	P-value	Δ AIC
A (Abundances)	1	TFI	5.113	2	0.08	1.12
	2	Tillage	4.993	2	0.08	0.00
B (Mean trophic level)	3	TFI	28.90	20	0.09	3.89
	4	Tillage	25.08	20	0.20	0.00
C Functional diversity (RaoQ)	5	TFI	36.84	26	0.08	3.94
	6	Tillage	32.90	26	0.17	0.00
C Functional diversity (Feve)	7	TFI	35.16	26	0.11	3.19
	8	Tillage	31.97	26	0.19	0.00

4. DISCUSSION

Our study highlights that the abundance of phytophagous insects in oilseed rape was mainly driven by the abundance, mean trophic level, and functional evenness of Carabidae communities. Bird and other predator abundances were not connected to other groups, while Araneae abundance was only negatively related to the abundance of alternative prey. Thus, birds did not contribute to or disrupt the other putative trophic relationships.

4.1. Carabidae as the only ground-dwelling predator negatively related to phytophagous insect communities

Only Carabidae abundance was negatively related to phytophagous insect abundance, while both Carabidae and Araneae were negatively related to alternative prey, suggesting a top-down control effect. Since the negative relationship between phytophagous insects and Carabidae was stronger than with alternative prey, this is unlikely to reduce the impact of generalist predators on pest populations.

Nevertheless, it may help them survive periods of low pest availability (Leroux and Loreau, 2008). The unexpected positive relationship between phytophagous insect and alternative prey abundances could relate to the favourable soil conditions for both prey groups. For instance, pollen beetle and epigeal Collembola have a higher mortality when the proportion of soil clay is high (Filho et al., 2016; Riggi et al., 2017). We did not detect any relationship between birds, Araneae, and other ground-dwelling predators with phytophagous insects. This could be due to the low recorded abundance of phytophagous insects or to a mismatch between the spatial niche of birds and Araneae towards phytophagous insects collected on the soil surface in spring. When oilseed rape is at a reproductive stage, birds might prospect in tall dense vegetation rather than on the soil surface. This might have a limited effect on the abundance of ground-dwelling predators and phytophagous arthropods such as stem flea beetles, pollen beetles, and weevils, which are mainly exposed to predation on the soil surface when they fall to pupate in the soil in spring. Birds are probably more able to feed on foliar or flying insects. For instance, Sylviidae species (e.g., the common whitethroat *Sylvia communis*, the second most abundant species in our study) can feed on aphids at the top of the oilseed rape plant, while *Alauda arvensis*, skylark, needs more open vegetation to feed on the ground. Yet the existence of open or heterogeneous crop covers depends on the sowing conditions, farming practices, and cropping systems. Further field work and analysis at different crop growth stages coupling behavioural monitoring and sentinel prey experiments are needed to describe prey-predator relationships.

In addition to abundance, the mean trophic level of Carabidae was negatively related to the abundance of phytophagous insects, indicating that the higher proportion of predatory species in Carabidae communities promotes phytophagous regulation. The diet of species in the predator community was therefore relevant for Carabidae. Nevertheless, accounting for the proportion of predatory bird species did not reveal any relationship between birds and arthropods, perhaps because of the relatively low number of insectivorous birds in these homogeneous and simplified agricultural landscapes (Jeliaskov et al., 2016).

4.2. Intraguild predation not disrupting links between ground-dwelling arthropods and their prey

Although birds likely predate on other natural enemies like ground-dwelling predators including spiders and carabids species, we found no evidence that they disrupt biological control exerted by these arthropods contrary to our second hypothesis. Indeed, the absence of relationships suggests that birds do not disrupt the biological control exerted by Carabidae. As suggested by Martin et al. (2013) who studied lepidopteran pest on cabbage, birds in open agricultural landscapes mostly have a pest reduction effect rather than an antagonistic effect on biological control. Nevertheless, we cannot exclude intraguild

predation from birds to foliar natural enemies as it was not investigated in this study. Moreover, as birds switch their prey and behaviour during the breeding season in response to the needs of their young (Grass et al., 2017; Naef-Daenzer et al., 2000), it could be interesting to investigate multitrophic relationships at different times throughout the year. For instance, later in the summer, birds like swallows (Hirundininae) and swifts (Apodidae) feed on the new adult generation of pollen beetle or weevils (Orłowski et al., 2014).

The unexpected increase in Araneae abundance when birds were present (i.e., control plot versus cage) suggested no intraguild predation conversely to previous studies (Bosc et al., 2018; Gras et al., 2016; Maas et al., 2013; Mestre et al., 2013). However, our results provided no reliable explanations for this positive relationship, which did not hold true in SEM models based on abundances. We reject a potential bias in the experimental design caused by less Araneae ballooning within the cage due to net filtering, since the proportion of individuals was quite similar in both treatments (98% in the cage vs 97% in the control plot).

4.3. Low effect of functional diversity on trophic network in oilseed rape fields

Our results showed a negative relationship between the functional evenness of Carabidae towards phytophagous insects and alternative prey populations. Carabidae communities with a more even distribution of species across the trait space more efficiently reduce prey populations, which supports the functional complementarity hypothesis (Gagic et al., 2015 ; Sánchez-Hernández et al., 2021). In the case of predation traits, niche partitioning among Carabidae species enables predation on different prey life stages at different locations or periods during the season, which generally improves biological control (Rusch et al., 2017).

The lack of effect of the functional diversity indices of birds and Araneae could be explained by simplified predator communities due to important biotic and abiotic filters in arable cropping systems. This reduces species diversity and selects species adapted to human-disturbed environments, leading to communities with a narrow trait range and low functional diversity (Michalko and Birkhofer, 2021). As shown by Barbaro et al. (2017), bird insectivory increases with the functional evenness of avian communities but only in more heterogeneous landscapes. Despite the relatively high amount of insect biomass in oilseed rape compared to other crops in spring, the simplified field landscapes where our experiment was performed did not support functionally diversified bird communities.

4.4. Pesticide intensity and tillage effects on abundance, trophic level, and functional diversity indices

Despite the known negative effect of soil disturbance on soil arthropods (Henneron et al., 2015), their abundances were not related to tillage frequency. Arthropod sampling was conducted more than 6 months after the last tillage event and crop sowing. This time interval could have allowed arthropod communities to homogenise over the crop mosaics, thereby preventing us from detecting effects of local soil management.

We found a negative relationship between pesticide use (through TFI) and Carabidae abundances but not with the abundance of other ground-dwelling predators, neither with those of phytophagous insects and alternative prey. Among pesticides, insecticides have direct lethal or sub-lethal effects on Carabidae (Holland and Luff, 2000). For instance, in our study, pyrethroids were the main insecticides applied in autumn and spring, reducing the activity of Carabidae and thus decreasing trap captures (Tooming et al., 2014). No effect of pesticides and tillage was found for spiders, perhaps because most of species found in arable crops colonize the crops in early spring after hibernation in surrounding non-crop habitats (Michallko and Birkhofer, 2021), making them lowly sensitive to local management intensity during this period.

5. Conclusion

Only Carabidae were related to phytophagous insects, while birds, Araneae, and other predators were not, suggesting the prevailing efficiency of Carabidae communities in regulating ground-dwelling phytophagous insects in agroecosystems. We showed a negative relationship between the functional evenness of Carabidae (but not functional diversity) and the abundance of their prey. This is supported by previous studies showing the positive effect of the functional evenness of Carabidae abundance on biological control (Crowder et al., 2010). Therefore, cropping systems sustaining community evenness are more likely to promote the regulation of phytophagous insects in annual crops like oilseed rape. Reducing or eliminating pesticide use may also increase Carabidae abundance with expected beneficial effects on biological control. By comparing trophic networks under different metrics, we showed that different facets of Carabidae communities explain trophic relationships, not only their abundance but also the proportion of predatory species and functional evenness, thus leading to a better understanding of biological control mechanisms.

ACKNOWLEDGEMENT

This work was funded by INRAE (metaprogram EcoServ), the François Sommer Foundation, AgroParisTech, Office Français de la Biodiversité, Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité, and Labex BASC.

We would like to thank Eleonore Courteau, Arnaud Lec’hvien, Alexandre Morisseau, Dominique Le Floch, Arnaud Butier, Marianne Doehler, Yola Pano, and Bruno Landier for their technical help in collecting the field data as well as Jean-David Chapelin-Viscardi and Alexis Saintilan for their expertise in arthropod identification.

AUTHORS’ CONTRIBUTION

LS, FC, MVM, and AG conceived the ideas and designed methodology; LS, FC, AB, and OC collected the data; LS analysed the data; FC and LS led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

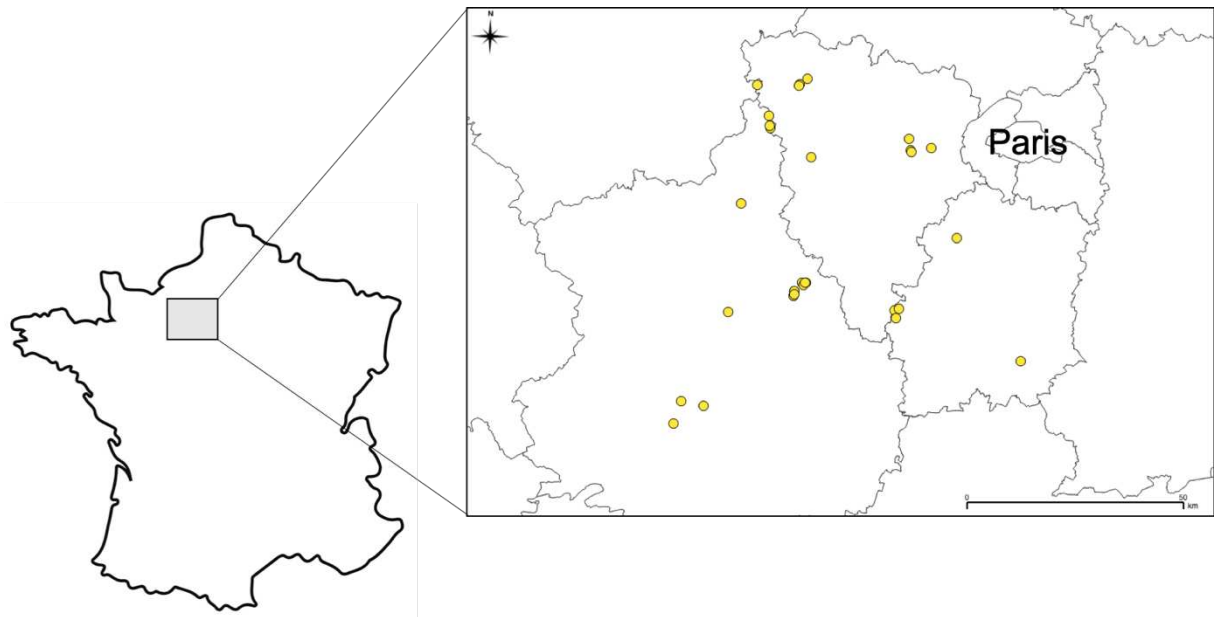


Figure III.S1: Map of the study sites (yellow points) sampled in 2019 and 2020 in northern France.

Table III.S1: Summary of data collected (species abundances and richness), mean trophic level (CTI), functional indices, farming practices and landscape context variables across our sampling sites. TFI (Treatment Frequency Index) is the number of reference dose applied per hectare. Tillage number is the sum of the tillage operations from preparing the soil for sowing to harvest (e.g., ploughing, mechanical weeding).

Variables	Cage				Control			
	Mean	SD	Min	Max	Mean	SD	Min	Max
Birds abundance	0	0	0	0	11.7	6.14	2	25
Carabidae abundance	29.67	17.68	6	85	28.37	17.83	5	78
Araneae abundance	25.43	19.96	3	81	31.63	26.44	0	92
Others predator's abundance	13.20	9.05	4	44	14.27	10.28	1	55
Phytophagous abundance	8.60	6.69	0	31	8.97	7.25	2	39
Alternative preys abundance	876.67	794.1	64	3729	813.27	627.5	114	2527
Birds richness	0	0	0	0	4.77	2.03	1	9
Carabidae richness	6.67	1.94	4	12	6.2	2.25	2	11
Araneae richness	6.50	3.41	2	15	8.27	4.64	0	18
Birds Feve	0	0	0	0	0.82	0.11	0.47	0.99
Birds RaoQ	0	0	0	0	0.03	0.01	0	0.06
Carabidae Feve	0.66	0.11	0.34	0.85	0.67	0.16	0.21	0.95
Carabidae RaoQ	0.04	0.02	0.02	0.09	0.04	0.02	0.01	0.07
Araneae Feve	0.72	0.14	0.42	0.99	0.73	0.17	0	0.96
Araneae RaoQ	0.04	0.02	0.01	0.07	0.04	0.02	0	0.06
Bird's CTI	0	0	0	0	1.46	0.12	1.21	1.78
Carabidae CTI	2.58	0.11	2.39	2.79	2.56	0.10	2.31	2.75
TFI total	3.73	1.88	0	6.89	3.73	1.88	0	6.89
Number of tillage	2.03	1.67	0	5	2.03	1.67	0	5
% (0-1) seminatural habitats (500 m)	0.06	0.07	0.001	0.28	0.06	0.07	0.001	0.28
% (0-1) oilseed rape (500 m)	0.18	0.11	0.00	0.38	0.18	0.11	0.00	0.38
Field area (ha)	12.06	7.28	2.95	37.15	12.06	7.28	2.95	37.15

Table III.S2: Hypotheses underlying the choice of predator functional traits.

Effect trait	Hypothesis
Body size	Body size is an important factor determining predator-prey trophic interactions and the functional response of predators (Brose, 2010).
Daily activity period	The diel rhythm of predators influences the type of prey they encounter (Petersen and Woltz, 2015) and their possible complementarity (e.g. resource partitioning) or antagonism (e.g. intraguild predation).
Annual activity period	The annual rhythm of predators influences the type of prey they encounter and their possible complementarity (e.g. resource partitioning) or antagonism (e.g. intraguild predation) (Hugues, 2009).
Dispersal mode or ability	The dispersal ability is related to the foraging ability and to the attack rate of preys (Forsythe, 2009).
Proportion of animals or plants in the diet	The diet affects the role of generalist predators as biocontrol agents (Roubinet et al., 2017). A higher proportion of invertebrates in diet contribute to a better control of arthropods populations in studied fields (Loeuille et al., 2013).
Stratum use	The preference for low, medium or high vegetation layer determines the putative preys of the predators and their possible complementarity (Northfield et al., 2017; Perović et al., 2018).
Hunting strategy	Together with stratum use, the hunting strategy is one of the main traits determining predator complementarity as it affects the spatial extent of predator movements (Schmitz, 2009).
Habitat specialism (birds only)	The degree of specialization to the habitat is the breadth of species requirement for the habitat and the resources in its largest sense. It defined how specialized or restricted a species is to a given habitat type <i>versus</i> habitat use breadth that a more generalist species encompasses. Having a range of species that respond differently to habitat conditions can stabilize ecosystem processes (Clavel et al., 2011).
Breeding activity period (birds only)	The breeding activity period of birds in the season influences the type of prey they encounter (Naef-Daenzer et al., 2000) and their possible complementarity (e.g. resource partitioning) across the entire breeding activity period from March to July.
Number of eggs per year (birds only)	Lack (1954) demonstrated that diet is correlated with clutch size, with herbivores having smaller clutches than other trophic groups. We also hypothesized that more young birds to feed in a single or multiple brood for a given species could lead to a higher pressure on arthropods consumed.

Table III.S3: Birds, spiders and carabids traits computed in species trait matrix and used in the study

Taxonomic group	Trait	Range or categories	Source
Carabidae	Daily activity period	Diurnal ; nocturnal (1/0)	Cole et al., 2002
	Annual activity period	Autumn ; spring (1/0)	Birkhofer et al., 2015
	Dispersal mode	Flight ; ground	Martin et al., 2019
	Wings morphology (dispersal ability)	Brachypterous ; macropterous ; dimorphic (when both are repertoried)	BETSI Database (Pey et al., 2014) (https://portail.betsi.cnrs.fr/)
	Stratum use	Ground ; vegetation (1/0)	Birkhofer et al., 2015; Martin et al., 2019
	Visual hunter (hunting strategy)	1 = Yes ; 0 = No	Baulechner et al., 2019
	% of zoophagous diet (0-100)	0 - 100	BETSI Database (Pey et al., 2014) (https://portail.betsi.cnrs.fr/)
	% of phytophagous diet (0-100)	0 - 100	BETSI Database (Pey et al., 2014) (https://portail.betsi.cnrs.fr/)
	% of detritivorous diet (0-100)	0 - 5.41	BETSI Database (Pey et al., 2014) (https://portail.betsi.cnrs.fr/)
	Body size (mm)	2.95 – 15.00	BETSI Database (Pey et al., 2014) (https://portail.betsi.cnrs.fr/)
Araneae	Daily activity period	Diurnal ; nocturnal (1/0)	Bonte et al., 2006; Cardoso et al., 2011; Isaia et al., 2006
	Annual activity period	Spring ; summer ; winter ; autumn (1/0)	araneae.nmbe.ch
	Ballooning (dispersal mode)	1 = Yes ; 0 = No	Birkhofer et al., 2015; Bonte et al., 2006
	Stratum use	Ground ; vegetation (1/0)	Birkhofer et al., 2015; Cardoso et al., 2011
	Hunting strategy	aerial_web ; sheet_web ; cursorial (1/0 for each trait level)	Birkhofer et al., 2015
	Body size (mm)	1.75 – 10.57	BETSI Database (Pey et al., 2014)
Birds	Habitat specialism	0.23-2.39	Julliard et al., 2004
	Breeding activity period	Early (i.e. March/April); Late (i.e. after May)	Cramp et al., 1983
	Hunting strategy	Gleaning ; pursuit ; pouncing ; digging ; grazing ; scavenging (1/0)	Storchová & Hořák, 2018
	Stratum use	Ground ; vegetation ; aerial (1/0)	Storchová & Hořák, 2018
	% of vertebrates in diet (0-100)	0–100	Snow and Perrins, 1998
	% of insect in diet (0-100)	0–0.95	Snow and Perrins, 1998
	% of vegetables in diet (0-100)	0–0.99	Snow and Perrins, 1998
	Number of eggs per year	3-30	Storchová & Hořák, 2018
	Body size (cm)	12.5-71	Storchová & Hořák, 2018

Appendix III.S1: Details for the calculation of Community Trophic Index (CTI) of birds and Carabidae communities.

CTI is an indicator of mean trophic level. It was calculated based on the proportion of plants (*trophic level = 1*), invertebrates (*trophic level = 2*) and vertebrates (*trophic level = 3*) in the diet of each bird species from Jeliaskov et al., (2016) and on the proportion of detritus (*trophic level = 1*), plants (*trophic level = 2*) and preys (*trophic level = 3*) in the diet of each Carabidae species from BETSI Database (<http://betsi.cesab.org>). For each species, a trophic index (STI) was computed by summing the three proportions weighted by 1 for the first, 2 for the second and 3 for the third trophic level. Thus, a species at the top of the food chain will have a higher STI than an herbivorous species. The CTI index corresponds to the community mean of STI weighted by each species relative abundance.

Appendix III.S2: Details for the calculation of standardized estimates

Standardized estimates could not be calculated for glmmPQL class models. Following Grace et al. (2018), we calculated standardized estimates based on observation empirical approach using R^2 . For each linear model in the global SEM's model, we extracted R^2 of response variable which is the squared correlation between the raw vs. fitted values. We have then obtained the variance of the raw observations and multiplied them by the ratio of standard deviation of predicted (\hat{y}) on standard deviation of observed values on y .

Example of code:

```
R2 <- cor(data$y, predict(model, type = "response"))^2 # non-linear
predictions
sd.yhat <- sqrt(var(predict(model, type = "link"))/R2)
coef(model)[2,] * sd(data$x)/sd.yhat
```

More details online https://jslefche.github.io/sem_book/coefficients.html#scaling-to-other-non-normal-distributions

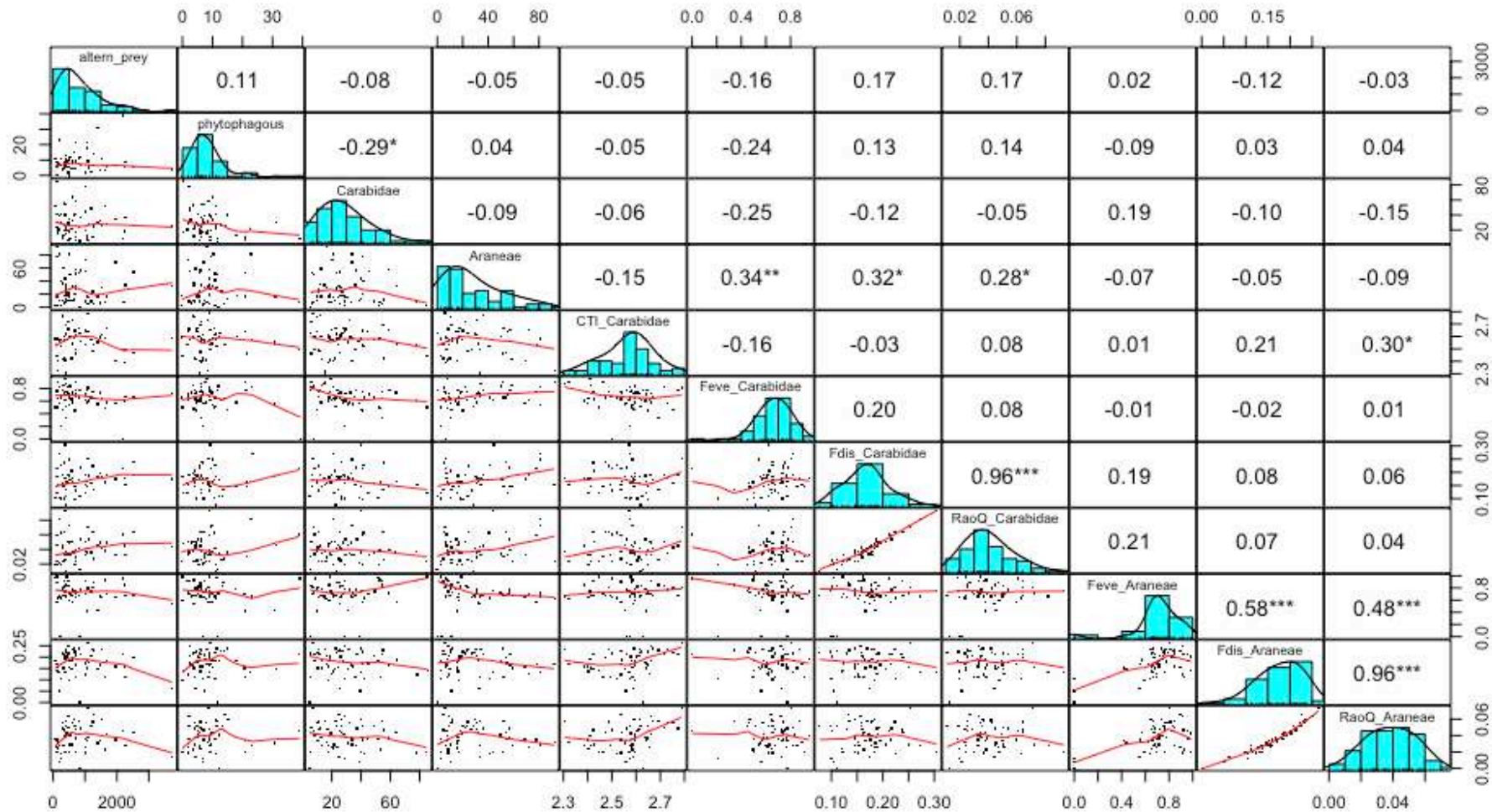


Figure III.S2: Correlation matrix of species abundances, trophic level and functional variables. The distribution of each of the variables is shown on the diagonal. At the bottom of the diagonal, the scatter plots are shown with the trend curve. On the top of the diagonal, correlation coefficients and significance levels (asterisks) are shown. The library 'psych' and the function 'pairs.panels' have been used.

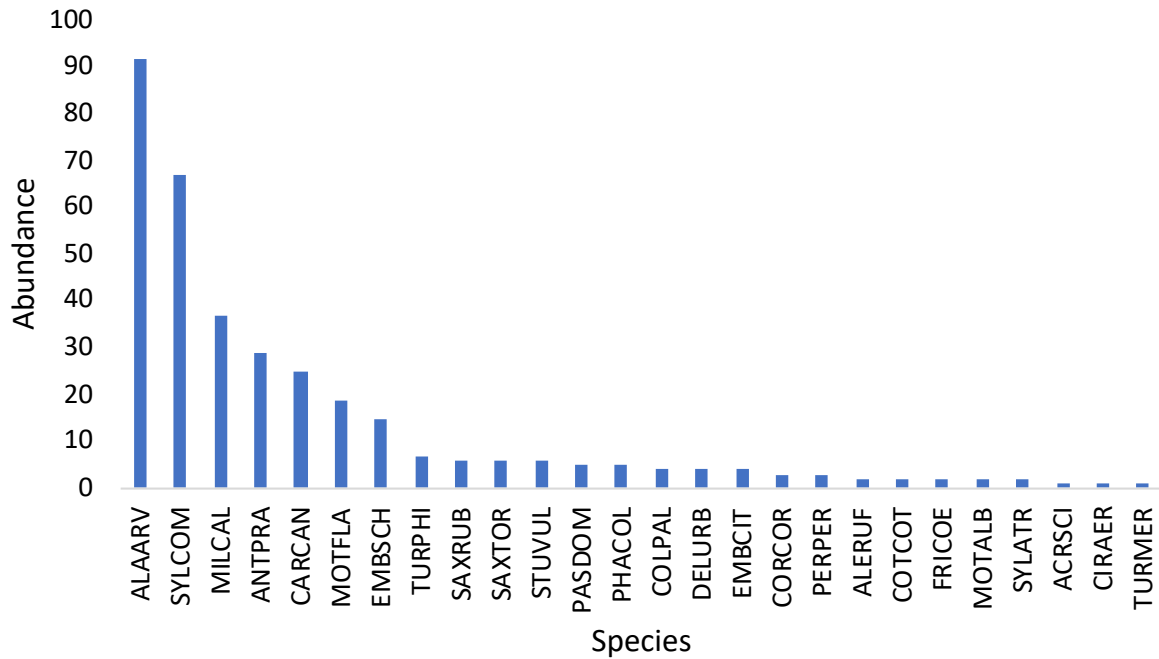


Figure III.S3: Cumulated abundance of birds' species sampled on control plots.

Species codes (STOC-EPS), ALAARV: *Alauda arvensis* (Eurasian skylark); SYLCOM: *Sylvia communis* (Common whitethroat); MILCAL: *Emberiza calandra* (Corn bunting); ANTPRA: *Anthus pratensis* (Meadow pipit); CARCAN: *Linaria cannabina* (Common linnet); MOTFLA: *Motacilla flava* (Western yellow wagtail); EMBSCH: *Emberiza schoeniclus* (Common reed bunting); TURPHI: *Turdus philomelos* (Song thrush); SAXRUB: *Saxicola rubetra* (Winchat); SAXTOR: *Saxicola rubicola* (European stonechat); STUVUL: *Sturnus vulgaris* (Common starling); PASDOM: *Passer domesticus* (House sparrow); PHACOL: *Phasianus colchicus* (Common pheasant); COLPAL: *Columba palumbus* (Common wood pigeon); DELURB: *Delichon urbicum* (Common house martin); EMBCIT: *Emberiza citrinella* (Yellowhammer); CORCOR: *Corvus corone* (Carrion crow); PERPER: *Perdix perdix* (Grey partridge); ALERUF: *Alectoris rufa* (Red-legged partridge); COTCOT: *Coturnix coturnix* (Common quail); FRICOE: *Fringilla coelebs* (Common chaffinch); MOTALB: *Motacilla alba* (White wagtail); SYLATR: *Sylvia atricapilla* (Eurasian blackcap); ACRSCI: *Acrocephalus scirpaceus* (Eurasian reed warbler); CIRAER: *Circus aeruginosus* (Western marsh harrier); TURMER: *Turdus merula* (Common blackbird)

Table III.S4: Effect of the bird exclusion cage and the year on the different response variables (Anova type II). Significant p-values are written in bold. ‘Other predators’ are the sum of abundances of Staphylinidae, Opiliones and Chilopoda individuals. ‘Phytophagous insects’ include Thysanoptera, Cicadomorpha, Curculionidae, Nitidulidae and Chrysomelidae.

Response variable (Abundance)	Predictor	Chisq	Df	Pr(>Chisq) Anova	R ² marginal
Carabidae	Cage	0.18	1	0.67	0.27
	Year	7.02	1	8.07·10⁻³**	
	Cage x Year	1.02	1	0.31	
Araneae	Cage	8.02	1	4.63·10⁻³**	0.03
	Year	0.37	1	0.54	
	Cage x Year	0.26	1	0.61	
Others predators	Cage	0.78	1	0.38	0.01
	Year	0.16	1	0.69	
	Cage x Year	0.02	1	0.88	
Alternative preys	Cage	0.87	1	0.35	0.10
	Year	2.87	1	0.090.	
	Cage x Year	0.02	1	0.88	
Phytophagous insects	Cage	0.13	1	0.72	0.00
	Year	0.04	1	0.85	
	Cage x Year	0.19	1	0.67	
CTI Carabidae	Cage	0.76	1	0.38	0.02
	Year	0.33	1	0.56	
	Cage x Year	0.59	1	0.44	
RaoQ Carabidae	Cage	0.46	1	0.50	0.10
	Year	4.11	1	0.04 *	
	Cage x Year	1.09	1	0.30	
Feve Carabidae	Cage	0.01	1	0.93	0.15
	Year	5.14	1	0.02 *	
	Cage x Year	4.91	1	0.03 *	
RaoQ Araneae	Cage	0.50	1	0.48	0.07
	Year	3.18	1	0.07.	
	Cage x Year	0.12	1	0.73	
Feve Araneae	Cage	0.07	1	0.80	0.01
	Year	0.60	1	0.44	
	Cage x Year	0.01	1	0.94	

Appendix III.S3: Results of the best model for taxonomic (A), trophic level (B) and functional approach (C)

Table III.S5: Results of model 1 with treatment frequency index as agricultural variable built with the taxonomic approach (A).

Model 1 Response	Predictor	Estimates	Standard error	DF	Critical value	P-value	Standardized estimates
Carabidae	Birds	-0.0166	0.0084	29	-1.9715	0.0583	-0.2678
Carabidae	TFI	-0.0998	0.0481	28	-2.0733	0.0475*	-0.4124
Araneae	Birds	0.0107	0.0068	27	1.5807	0.1156	0.0976
Araneae	Carabidae	-0.0027	0.0057	27	-0.4774	0.6369	-0.0593
Araneae	Others predators	0.0025	0.0093	27	0.2688	0.7901	0.0299
Araneae	TFI	-0.1094	0.0838	28	-1.3049	0.2026	-0.2544
Others predators	Birds	0.0037	0.0072	28	0.5160	0.6099	0.0578
Others predators	Carabidae	0.0055	0.0040	28	1.3593	0.1849	0.2045
Others predators	TFI	-0.0619	0.0544	28	-1.1382	0.2647	-0.2451
Phytophagous insects	Birds	-0.0077	0.0087	26	-0.8806	0.3866	-0.1030
Phytophagous insects	Carabidae	-0.0061	0.0061	26	-2.2478	0.0333*	-0.4432
Phytophagous insects	Others predators	0.0135	0.0093	26	1.4478	0.1596	0.2376
Phytophagous insects	Araneae	0.0026	0.0042	26	0.6093	0.5476	0.1107
Phytophagous insects	TFI	-0.0197	0.0636	28	-0.3105	0.7585	-0.0677
Alternative preys	Carabidae	-0.0075	0.0039	26	-1.9455	0.0626	-0.1744
Alternative preys	Others predators	0.0086	0.0087	27	0.9822	0.3351	0.1081
Alternative preys	Araneae	-0.0096	0.0041	26	-2.3503	0.0266*	-0.2964
Alternative preys	Phytophagous	0.0184	0.0079	26	2.3184	0.0286*	0.1672
Alternative preys	TFI	-0.1354	0.0795	28	-1.7045	0.0994	-0.3324

Table III.S6: Results of model 2 with tillage as agricultural variable built with the taxonomic approach (A).

Model 2 Response	Predictor	Estimates	Standard error	DF	Critical value	P-value	Standardized estimates
Carabidae	Birds	-0.0151	0.0084	29	-1.7968	0.0828	-0.2407
Carabidae	Tillage	0.0965	0.0557	28	1.7330	0.0941	0.3493
Araneae	Birds	0.0112	0.0067	27	1.6611	0.1083	0.1010
Araneae	Carabidae	-0.0012	0.0057	27	-0.2067	0.8378	-0.0254
Araneae	Others predators	0.0037	0.0094	27	0.3921	0.6981	0.0435
Araneae	Tillage	-0.0082	0.0993	28	-0.0824	0.9349	-0.0167
Others predators	Birds	0.0044	0.0073	28	0.6119	0.5455	0.0683
Others predators	Carabidae	0.0053	0.0040	28	1.3377	0.1918	0.1980
Others predators	Tillage	0.0884	0.0598	28	1.4790	0.1503	0.3083
Phytophagous insects	Birds	-0.0077	0.0086	26	-0.8918	0.3807	-0.1014
Phytophagous insects	Carabidae	-0.0120	0.0059	26	-2.0163	0.0542	-0.3826
Phytophagous insects	Others predators	0.0159	0.0092	26	1.7239	1.7239	0.2773
Phytophagous insects	Araneae	0.0024	0.0041	26	0.6027	0.5519	0.1039
Phytophagous insects	Tillage	-0.0881	0.0710	28	-1.2416	0.2247	-0.2645
Alternative preys	Carabidae	-0.0072	0.0039	26	-1.8583	0.0749	-0.1666
Alternative preys	Others predators	0.0077	0.0088	26	0.8787	0.3876	0.0977
Alternative preys	Araneae	-0.0078	0.0041	26	-1.9322	0.0643	-0.2411
Alternative preys	Phytophagous	0.0197	0.0081	26	2.4390	0.0219*	0.1791
Alternative preys	Tillage	0.1455	0.0876	28	1.6609	0.1079	0.3165

Table III.S7: Results of the best model (model 4 with tillage) among trophic level approach.

Model 4 Response	Predictor	Estimates	Standard error	DF	Critical value	P-value	Standardized estimates
Carabidae	CTI Birds	-0.0258	0.0716	29	-0.3605	0.7211	0.045
CTI Carabidae	Tillage	0.0172	0.0087	28	1.9897	0.0565	0.525
Araneae	CTI Birds	0.1481	0.0549	29	2.6993	0.0115*	0.133
Phytophagous insects	CTI Birds	-0.0277	0.0744	26	-0.3722	0.7128	-0.037
Phytophagous insects	CTI Carabidae	-1.7400	0.7118	26	-2.4445	0.0216*	-0.329
Phytophagous insects	Araneae	0.0029	0.0041	26	0.7008	0.4897	0.121
Phytophagous insects	Carabidae	-0.0120	0.0056	26	-2.1523	0.0408*	-0.382
Alternative preys	CTI Carabidae	-1.1289	0.6056	27	-1.8640	0.0732	-0.158
Alternative preys	Araneae	-0.0083	0.0043	27	-1.9411	0.0628	-0.260
Alternative preys	Carabidae	-0.0088	0.0042	27	-2.1287	0.0426*	-0.209

Table III.S8: Results of the best model (model 6 for RaoQ index and model 8 for Feve index) among functional approach.

Response	Predictor	Estimates	Standard	DF	Critical	P-value	Standardized
model 6							
Carabidae	RaoQ Birds	0.5242	2.7114	29	0.1933	0.8480	0.025
Araneae	RaoQ Birds	6.6768	2.1734	28	3.0720	0.0047**	0.161
Araneae	RaoQ Carabidae	5.6565	3.5474	28	1.5945	0.1220	0.116
RaoQ Carabidae	Tillage	-0.0003	0.0015	28	-0.2083	0.8365	-0.064
RaoQ Araneae	Tillage	0.0011	0.0013	28	0.7965	0.4325	0.324
Phytophagous insects	RaoQ Carabidae	-5.3718	13.1591	25	-0.4082	0.6866	-0.067
Phytophagous insects	RaoQ Araneae	17.4624	14.5696	25	1.1986	0.2419	0.201
Phytophagous insects	RaoQ Birds	-12.9987	8.2435	25	-1.5768	0.1274	-0.190
Phytophagous insects	Carabidae	-0.0200	0.0152	25	-1.3106	0.2019	-0.259
Phytophagous insects	Araneae	0.0063	0.0112	25	0.5587	0.5813	0.108
Alternative preys	RaoQ Carabidae	1.2021	4.3320	26	0.2775	0.7836	0.028
Alternative preys	RaoQ Araneae	-3.1760	3.5760	26	-0.8882	0.3826	-0.068
Alternative preys	Carabidae	-0.0057	0.0044	26	-1.3091	0.2020	-0.139
Alternative preys	Araneae	-0.0069	0.0044	26	-1.5698	0.1286	-0.223
model 8							
Carabidae	Feve Birds	-0.1141	0.1304	29	-0.8750	0.3888	-0.112
Araneae	Feve Birds	0.2791	0.0989	28	2.8209	0.0087**	0.142
Araneae	Feve Carabidae	0.5741	0.5233	28	1.0972	0.2819	0.113
Feve Carabidae	Tillage	-0.0003	0.0135	28	-0.0220	0.9826	-0.017
Feve Araneae	Tillage	0.0068	0.0161	28	0.4228	0.6756	0.055
Phytophagous insects	Feve Carabidae	-1.4040	0.3600	25	-3.9001	0.0006***	-0.407
Phytophagous insects	Feve Araneae	-0.2513	0.3102	25	-0.8102	0.4255	-0.091
Phytophagous insects	Feve Birds	-0.0972	0.1353	25	-0.7188	0.4789	-0.073
Phytophagous insects	Carabidae	-0.0128	0.0056	25	-2.2980	0.0302*	-0.403
Phytophagous insects	Araneae	0.0065	0.0039	25	1.6681	0.1078	0.272
Alternative preys	Feve Carabidae	-0.6570	0.3009	26	-2.1835	0.0382*	-0.143
Alternative preys	Feve Araneae	0.2512	0.2906	26	0.8645	0.3952	0.068
Alternative preys	Carabidae	-0.0093	0.0043	26	-2.1583	0.0403*	-0.220
Alternative preys	Araneae	-0.0068	0.0042	26	-1.6164	0.1181	-0.212

Appendix III.S4: Results for the functional approach with functional dissimilarity index.

Table III.S9: Results of functional dissimilarity models

Approach	Model	Response	R ² marginal	R ² conditional	Fischer's C Test	DF	P-value	AIC
Functional dissimilarity	9 (TFI)	Carabidae	0.00	0.85	38.939	26	0.049	102.939
		Araneae	0.04	0.95				
		Alternative preys	0.06	1.00				
		Phytophagous insects	0.14	0.72				
		Fdis Carabidae	0.14	0.35				
		Fdis Araneae	0.00	0.18				
	10 (Tillage)	Carabidae	0.00	0.85	33.229	26	0.156	97.229
		Araneae	0.04	0.95				
		Alternative preys	0.06	1.00				
		Phytophagous insects	0.14	0.72				
		Fdis Carabidae	0.00	0.35				
		Fdis Araneae	0.00	0.18				

Table III.S10: Results of the best model (model 10) for the functional dissimilarity index.

Response Model 10	Predictor	Estimates	Standard error	DF	Critical value	P-value	Standardized estimates
Carabidae	Fdis Birds	0.0021	0.5854	29	0.0035	0.9972	0.000
Araneae	Fdis Birds	1.5031	0.4563	28	3.2944	0.0027**	0.166
Araneae	Fdis Carabidae	2.2730	1.3736	28	1.6548	0.1091	0.126
Fdis Carabidae	Tillage	-0.0006	0.0042	28	-0.1338	0.8945	-0.040
Fdis Araneae	Tillage	0.0020	0.0045	28	0.4414	0.6623	0.202
Phytophagous insects	Fdis Carabidae	-1.6744	1.8675	25	-0.8966	0.3785	-0.140
Phytophagous insects	Fdis Araneae	-0.2912	1.4332	25	-0.2032	0.8406	-0.028
Phytophagous insects	Fdis Birds	-0.8561	0.7476	25	-1.1452	0.2630	-0.144
Phytophagous insects	Carabidae	-0.0112	0.0057	25	-1.9521	0.0622	-0.363
Phytophagous insects	Araneae	0.0053	0.0045	25	1.1836	0.2477	0.227
Alternative preys	Fdis Carabidae	-0.3335	1.6959	26	-0.1967	0.8456	-0.021
Alternative preys	Fdis Araneae	-0.6287	1.0778	26	-0.5834	0.5647	-0.045
Alternative preys	Carabidae	-0.0064	0.0044	26	-1.4504	0.1589	-0.154
Alternative preys	Araneae	-0.0068	0.0045	26	-1.5192	0.1408	-0.216

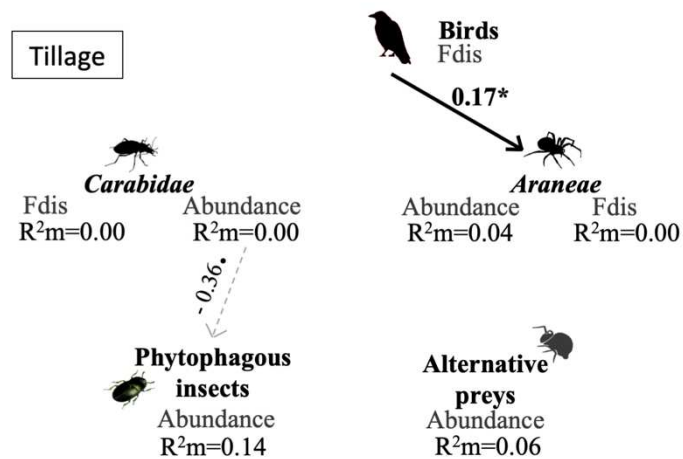
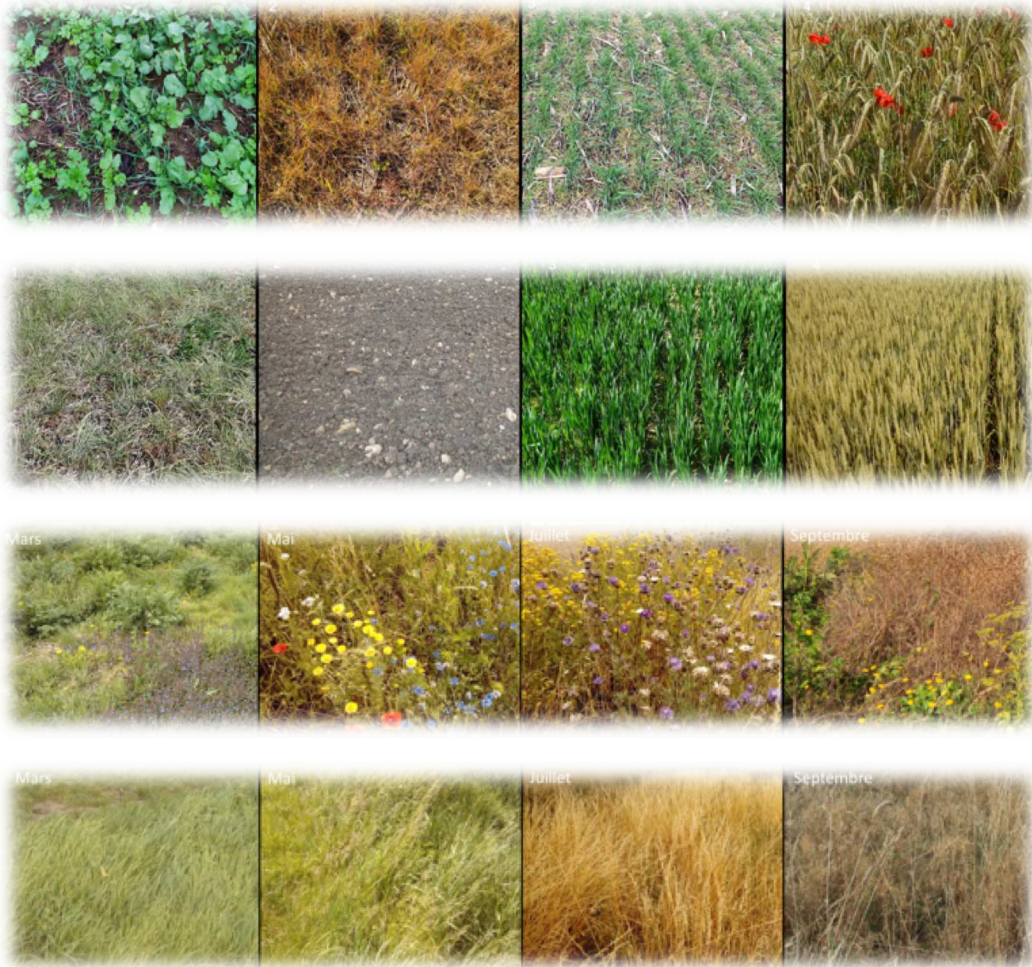


Figure III.S4: Structural equation modelling showing direct and indirect relationships between the functional dissimilarity (Fdis) of predators and the abundance of phytophagous arthropods (model 10 Table S10). Black and grey lines indicate positive and negative relationships, respectively. Solid lines represent significant relationships ($p < 0.05$) and dotted lines represent trends ($0.05 < p < 0.10$). We reported standardised estimates (with ‘*’ for significant relationships and ‘.’ for trends) for each arrow and marginal R^2 (R^2_m). Phytophagous insects include Thysanoptera, Cicadomorpha, Curculionidae, Nitidulidae, and Chrysomelidae. Alternative preys include Collembola and Acari.

*Chapitre 4 : Perceptions
esthétique et écologique des états
du milieu générés par les
techniques agricoles et la mise en
place de bandes fleuries au cours
d'une année*



Résumé du Chapitre 4 : Services culturels

Intérêt et position du chapitre dans la thèse

Dans les chapitres précédents nous avons évalué sous différents angles, dans quelle mesure la combinaison de bandes fleuries et de systèmes de culture influence la structure des communautés, les interactions entre espèces et les régulations biologiques. A présent, nous allons nous intéresser à la fonction culturelle des parcelles agricoles et des bandes fleuries. L'objectif est d'analyser la perception qu'ont les citoyens des états du milieu générés par (i) les pratiques agricoles propres à chaque système de culture et (ii) l'implantation et la gestion de bandes fleuries (Figure IV.0). Nous analyserons leur perception esthétique et de la biodiversité. Ces résultats seront mobilisés pour constituer un ou des indicateurs du potentiel esthétique de parcelles agricoles et intégrés dans l'approche multifonctionnelle du chapitre suivant.

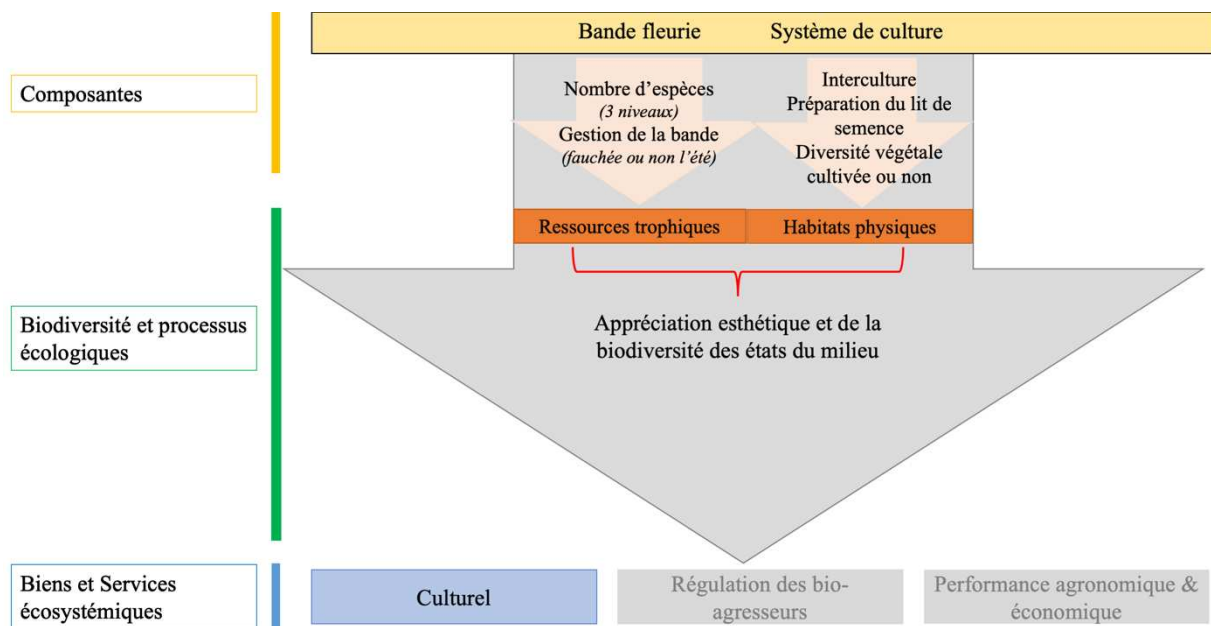


Figure IV.0 : Schéma résumé des composantes étudiées dans le Chapitre 4 et effet sur l'appréciation esthétique et de la biodiversité de parcelles agricoles par les citoyens se traduisant en service culturel. Les variables générales étudiées sont indiquées dans les flèches roses.

Contexte

Les systèmes de culture influencent l'aspect visuel des parcelles agricoles tout au long de la saison culturale. Par exemple, la mise en place de couverts d'interculture, l'absence ou la présence de travail du sol ou encore la diversité végétale cultivée ou non peuvent modifier l'apparence des agroécosystèmes et leur perception esthétique et de la biodiversité par les habitants locaux. Comprendre quelles techniques ou systèmes de culture participent à la qualité d'un paysage agricole est un élément essentiel dans la perspective de la mise en place de paiements pour services environnementaux ayant pour but de valoriser des fonctions autres qu'écologique ou agronomique, telle que la contribution la valeur esthétique des paysages ruraux.

Questions de recherche

- (i) Dans quelle mesure l'aspect visuel des champs, résultant de systèmes de culture contrastés, influence-t-il la perception esthétique et celle de la biodiversité à un moment donné par les résidents locaux ?
- (ii) Lorsque les photos d'une saison de culture complète sont combinées dans une séquence temporelle pour chaque système de culture, existe-t-il des compromis modulant les préférences individuelles des photos ?
- (iii) Dans quelle mesure la diversité et la période de fauche des bandes fleuries influencent-elles la perception de l'esthétique et des pratiques favorables à la biodiversité ?

Méthodologie

Par un sondage en ligne, nous avons fait classer à 500 répondants des photos de parcelles agricoles seules, correspondant à quatre périodes différentes de la croissance d'une culture (interculture, préparation du lit de semences, reprise de végétation en sortie d'hiver et fin de cycle), ou combinées en une séquence temporelle (frise composée de quatre photos, une par période mentionnée précédemment) afin de représenter les successions d'états végétatifs des trois systèmes de cultures majoritaires de la région (agriculture biologique, de conservation des sols ou conventionnelle). Nous leur avons également fait évaluer trois niveaux de diversité en espèces dans les bandes fleuries, combinée ou non à une fauche l'été. Les répondants ont été invités à classer les photos ou les frises de la moins à la plus esthétique et de la moins à la plus favorable à la biodiversité.

Résultats principaux

Globalement, les parcelles présentant une forte couverture du sol (par exemple, présence d'une interculture, inter-rangs étroits, couverture végétale dense) et une végétation diversifiée (par exemple, culture associée, présence d'adventices en fin de cycle) ont été perçues plus favorablement sur le plan esthétique et envers la biodiversité. Les séquences temporelles reflétant la succession de l'aspect visuel des parcelles relevant de l'agriculture de conservation ont été jugées plus esthétiques et plus favorables à la biodiversité que les séquences « biologiques » et « conventionnelles ».

Apports pour la thèse ou la recherche en générale

Nous avons pu dégager ici des éléments de la conduite des cultures qui pourraient être intégrés dans l'élaboration des paiements pour services environnementaux (rémunération aux agriculteurs dont les pratiques produisent des services écosystémiques contribuant à maintenir ou restaurer des écosystèmes). Il apparaît important de valoriser les actions des agriculteurs engagés dans des pratiques favorables à la biodiversité mais dont ils ne retirent pas forcément de bénéfices directs. Outre les services de provision dont l'agriculteur peut bénéficier, il participe également aux services de régulation et culturels à l'échelle de son exploitation comme nous avons pu le mettre en avant précédemment.

Partenariats & stages

Ce chapitre a été réalisé en collaboration avec Sophie Legras (UMR CAESER Centre d'Économie et de Sociologie appliquées à l'Agriculture et aux Espaces Ruraux, Dijon)

Ce chapitre a permis le co-encadrement d'un stage de césure d'ingénieur agronome à l'automne 2020 pour la construction d'un questionnaire en ligne et l'analyse des premiers résultats.

Productions scientifiques

Un article scientifique en préparation pour *Ecological Indicators*.

People prefer arable fields and flower strips with continuous soil cover and diversified vegetation

Lola Serée¹⁻³, Sophie Legras², François Chiron³, Muriel Valantin-Morison¹, Antoine Gardarin¹

¹ Université Paris-Saclay, AgroParisTech, INRAE, Agronomie, 78850 Thiverval-Grignon, France.

² CESAER, INRAE, Agrosup Dijon, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.

³ Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Ecologie Systématique Evolution, 91405, Orsay, France.

Abstract

Agriculture is a key driver of the dynamics and transformation of rural landscapes in Western Europe. However, little is known about the influence of cropping techniques on visual perceptions of the aesthetic and ecological value of agricultural fields. We used an online survey to investigate the preferences of French residents for fields of contrasting appearances due to different cropping systems. Participants were shown photographs taken at four periods of field management (i.e., fallow period, seedbed preparation, recommencement of plant growth after winter and end of the cycle crop), either alone, or in combination with temporal sequences typical of organic, conservation and conventional cropping systems. The perception of flower strips across the seasons was also evaluated according to three levels of diversity and two management options (with and without summer mowing). Agricultural fields with high degrees of soil cover (e.g., presence of a cover crop, narrow inter-rows) and diversified vegetation (e.g., intercrop, weeds) were perceived as more aesthetic and favourable for biodiversity. The temporal sequences reflecting visual appearances of cropped fields under conservation agriculture were considered more aesthetically appealing and favourable to biodiversity than those for organic or conventional agriculture. Participants ranked wildflower strip sequences by descending order of plant species diversity. Within diversity levels, strips not mown in summer were preferred over those mown in summer for both aesthetic and biodiversity preservation value. These results could provide the basis of a design for payments for environmental services, including the sociocultural services provided by agroecological cropping systems.

Keywords: aesthetic value, cultural service, landscape seasonality, photo survey

1. Introduction

Agroecosystems benefit from ecosystem services essential to crop production (e.g., nutrient cycling, biotic regulation...) but they also provide services in terms of, e.g., aesthetics or soil conservation (Zhang et al. 2007). Agroecosystems, occupying forty percent of the European Union territory (World Bank, 2021), have a good potential to provide cultural services since they are perceived as aesthetic landscapes and place of cultural preservation (Vanslebrouck et al., 2005). Cultural services can be defined as the “modalities of living that people participate in, that constitute and reflect the values and histories people share, the material and symbolic practices they engage in, and the places they inhabit” (Fish et al., 2016). They encompass themes such as spirituality, cultural heritage, education, leisure activities, social relations and aesthetic values. Several studies have recently compared different agricultural landscapes by varying, for example, the presence of livestock or agroecological infrastructures, such as flower strips, hedges and copses (Junge et al. 2011; van Zanten et al. 2016 ; Boeraeve et al. 2020). Landscape changes induced by agroecological transitions were perceived positively by the local population and as providing more regulatory ecosystem services while being as productive as conventional landscapes. However, the influence of agricultural management on cultural services at field scale requires further exploration.

Agricultural techniques modify the appearance of agro-ecosystems, for instance through the management of cultivated biomass (crops in place, presence of cover crops, residue management...), soil preparation before crop sowing (with or without tillage) or weed management (leaving more or less weeds in fields). The understanding of this landscape production by agriculture and the cultural services it provides cannot be separated from the analysis of the role of the diversity of existing cropping systems, like organic farming or conservation agriculture. We define a cropping system as the combination of a crop succession and the cropping techniques used to manage each crop, and applied to a field (Sebillotte, 1990). The temporal succession of cropping techniques, coupled with the vegetation dynamics inside field or in field margin, modify the visual aspect of cropped fields throughout the year depending on the cropping systems. For example, in organic farming, weed management essentially relies on mouldboard ploughing, disturbing the soil, and on the repeated use of the stale seedbed technique (Bond and Grundy, 2001), preventing the establishment of cover crops and leaving the soil bare between two main cash crops. Conversely, in conservation agriculture (CA), based on no-tillage, weed management generally combines the systematic establishment of cover crops, the use of total herbicides on the vegetation and the diversification of crop species in time and in space (Kassam et al., 2019). All of these techniques influence the visual aspect of the field throughout the year and might be perceived either positively by the local residents (weeds in organic field, permanent crop cover in CA) or negatively (ploughing in organic farming, chemical destruction of a cover crop in CA). To the best of our knowledge, no previous study has compared different cropping systems at field scale, and analysed their perception throughout the seasons (but see Junge et al. 2015 at a landscape scale). Local residents may express different levels

of preference for the same photo presented alone or as part of a timeline. Thus, assessments of possible trade-offs between the aesthetic perception of cropping systems over the entire cropping season are required.

In addition to the aesthetic perception, cropping systems affect biodiversity (McLaughlin and Mineau, 1995). Biodiversity is intrinsically important in itself, but it also delivers and sustains a wide range of benefits that contribute to the well-being and livelihoods of human populations (Christie et al., 2012). In the minds of most people, woods, hedges and trees are the vital elements that allow wildlife to exist (Cormier et al., 2012). Agricultural areas are not generally thought as habitats for biodiversity, and when they are mentioned, it is only through the meadows, which are considered "natural" (Cormier et al., 2012). The assessment of the aesthetic value is not independent of the assessment of biodiversity, as the judgement of one can influence the judgement of the other. Assessing the extent to which these two values are associated is important for understanding citizens' motivation towards biodiversity conservation (Tribot et al., 2018).

In open field landscapes, agroecological infrastructures such as wildflower strips is a lever to promote biodiversity and to support regulation services (Wratten et al., 2012). In addition to these direct services, the plant composition and structure of flower strips (architecture, flowers of different colours) and their management might also play a role in the perception of their aesthetic value and for their value toward biodiversity. For instance, meadow aesthetic perception was rated higher when at flowering stage (Junge et al., 2015) and species richness was viewed positively (Lindemann-Matthies et al., 2010a). Mown meadows or at stages when bare soil was visible received the lowest preference ratings (Junge et al., 2015). We would therefore expect species-rich unmowed wildflower strips to be perceived as more aesthetically pleasing and favourable for biodiversity.

In the face of the global biodiversity crisis, the way local residents perceive biodiversity in arable fields is particularly important with regards to the implementation of biodiversity policies (Soini and Aakkula, 2007). Therefore, it is necessary to identify if, and what kind of, agricultural landscapes can be simultaneously aesthetically appealing and perceived more favourable to biodiversity. This would help in achieving public support of ecologically motivated landscape change (Gobster et al., 2007).

The objectives of this study were to evaluate how contrasting cropping systems, via their effect on the visual aspect of the fields, and wildflower strips, affected the aesthetic and biodiversity perception attributed to arable crop fields by the inhabitants of the Paris basin. This region is dominated by arable annual crops (Agreste, 2020). Within the framework of the agroecological transition, we analysed the perception of organic farming and of conservation agriculture, in comparison with conventional cropping systems, which are for the two first alternative models to conventional agriculture in the study area. We also studied the perception of flower strips, as they are commonly recommended and implemented as agri-environmental schemes to support wildlife. Local residents were asked to take part

in an online survey, in which they had to compare and rank photographs of different agricultural fields in different seasons. We aimed to determine:

(i) The extent to which the visual appearance of the field, which depends on the cropping system, affected the perception of aesthetic and biodiversity value among the residents at particular times.

(ii) Whether combining a series of photographs covering the entire cropping season into a temporal sequence could identify trade-offs between preferred and non-preferred photos, modulating individual preferences.

(iii) The extent to which plant species diversity and the mowing of flower strips influenced the residents' perception of the aesthetic and biodiversity value of the fields?

2. Materials and Methods

2.1. General principles of the questionnaire

We designed an online survey to evaluate the aesthetic and biodiversity perception of the visual aspect of cropped fields and of wildflower strips at different seasons. The questionnaire consisted in a combination of questions and photos. The photos of fields or flower strips were taken in close-up, in order to hide changes in the background between photos that could bias the respondents' appreciation (e.g., topography, distant wooded elements). No information on the cropping system employed in the photographed fields (e.g., whether it was grown under organic farming or not) was provided in order to analyse only the respondent's visual appreciation and not any moral judgement. A first version of the questionnaire was tested with ten agricultural and environmental experts. After critical discussions about its comprehensiveness, the questionnaire had been refined before being submitted to a panel of citizens.

2.2. Identification of the main combinations of cropping techniques affecting the visual aspect of the aboveground of field crop

2.2.1. Cropping techniques and visual aspect of the aboveground generated

We compared the effect of three cropping systems, i.e. organic agriculture, conservation agriculture and conventional agriculture. Within each category, we also compared the effect of different techniques (see below) affecting the visual appearance of the fields. We have chosen four periods during which

these cropping systems influence the visual aspect of the fields and consequently their perception. These periods are (1) the fallow period in summer between two main cash crops, defined here as the period extending from the previous crop harvest until the sowing of the next crop, (2) the soil preparation just before the sowing of the crop (late August for oilseed rape or October/November for wheat), (3) the restart of vegetation after winter (in February/March), and (4) the end of the crop cycle (in June). At each period, we chose photos that most discriminated the cropping systems and the effects of different techniques employed within each type of cropping system (e.g., tillage, species intercrops, presence of a cover crop, presence of weeds; Table IV.1; see photos in Table IV.S1). Our choices were based on recent descriptions of arable cropping systems in northern half of France (Derrouch et al., 2020; Yvoz et al., 2020b). Then, these individual photos were combined to create yearly temporal successions of field appearance, representative of the cropping systems found in the study area (Temporal sequence, Table IV.1).

Cropping systems under conservation agriculture systems maximize the vegetation cover of the soil, through multispecies cover crop, which are generally chemically destroyed, and they often grow intercrops (Derrouch et al., 2020). We have therefore designed four temporal sequences with the systematic presence of a cover crop, with two levels of cash crop diversity (sole crop or intercrop), and with three levels of weed type within the “sole crop” modality. Weeds were either (i) absent, (ii), pretty or (iii) not particularly attractive (Table IV.1). In organic farming, there was no cover crop during the fallow period in order to manage weeds mechanically. We chose photos with crops grown alone, sown with large interrow for mechanical weeding. Three sequences designed, differing by the presence or absence of weeds and their type as in conservation agriculture (Table IV.1). In conventional cropping systems, the techniques lead to more uniform, dense and weed-free fields aspect of the cash crop cover grown alone. This resulted in the design of a single temporal sequence without cover crop, with dense and homogeneous cover and without weeds. Through these three cropping systems eight temporal photo sequences were therefore designed and evaluated by each respondent (Table IV.1).

The temporal sequences were designed with the two main crops found in the study area, i.e. winter wheat and winter oilseed rape (in 2019, 42% of the agricultural area for winter wheat, 12% for oilseed rape, Agreste, 2020). Half of the respondent evaluated photos taken in a winter wheat crop, and the other half evaluated photos of winter oilseed rape.

Table IV.1: Visual characteristics (in italic) resulting from the effects of techniques (in black) of the different cropping systems studied on the visual aspect of the aboveground during four key periods of crop growth.

Period				
Fallow period	Seedbed preparation	Restart of vegetation after winter	End of crop cycle	Temporal sequence
Organic				
No cover crop <i>Bare soil with some weeds</i>	Ploughing <i>Inversion of horizons</i>	Main crop grown alone <i>Crop sown with wide inter-row spacing to enable mechanical weeding, presence of weeds possible</i>	<i>No weed</i>	Org1 Organic – without weed
			<i>Presence of unsightly weeds (Senecio vulgaris, Sonchus asper)</i>	Org2 Organic – unsightly weeds
			<i>Presence of coloured weeds (Matricaria sp., Papaver sp.)</i>	Org3 Organic coloured weeds
Conservation				
Cover crop <i>Soil covered</i>	No tillage - chemical destruction of the cover crop <i>Orange vegetation</i>	Main crop grown alone <i>Numerous crop residues at the surface (straw), presence of weeds possible</i>	<i>No weed</i>	Cons1 Conservation – without weed
			<i>Presence of unsightly weeds (Senecio vulgaris, Sonchus asper)</i>	Cons2 Conservation – unsightly weeds
			<i>Presence of coloured weeds (Matricaria sp., Papaver sp.)</i>	Cons3 Conservation – coloured weeds
		Main crop grown with an intercropped species <i>Dense cover, associated plants</i>	<i>No weed, species in intercrop visible</i>	Cons4 Conservation - intercrop
Conventional				
No cover crop <i>Bare soil with some weeds</i>	Stubble ploughing <i>Fine soil, some residues</i>	Main crop grown alone <i>No weed, dense crop cover</i>	<i>No weed</i>	Conv1 Conventional

2.2.2. Management of wildflower strips

We also analysed the effect (1) of plant species richness in perennial wildflower strips and (2) of vegetation mowing on the aesthetic and on the biodiversity-value preferences. We selected photos of wildflower strips with three levels of species richness (low, medium, high) combined with two mowing modalities (summer mowing or no mowing, Table IV.2), leading to six temporal sequences to be compared (see photo timelines in Table IV.S2).

Table IV.2: Diversity levels expressed in the flower strips as well as two mowing modalities per diversity level and the resulting visual characteristics (in *italic*) along the year.

Diversity level (Number of species)	Summer mowing	Vegetation in autumn	Temporal sequence
Low <i>Majority of grasses</i>	YES	<i>In regrowth</i>	M1
	NO <i>No flower, low vegetation</i>	<i>Senescent</i>	NM1
Medium <i>Mix of grasses and dicotyledonous plants</i>	YES	<i>In regrowth</i>	M2
	NO <i>No flower, low vegetation</i> <i>Presence of flowers but little heterogeneity</i>	<i>Senescent</i>	NM2
High <i>Majority of dicotyledonous plants</i>	YES	<i>In regrowth</i>	M3
	NO <i>No flower, low vegetation</i> <i>Presence of flowers, vegetation with strong morphological and colour contrasts</i>	<i>Senescent</i>	NM3

2.2.3. Evaluation of individual photos

First of all, the respondents had to rank a series of photos for each of the four study periods, (i) from the one they found the most to the least aesthetic, and then (ii) from the most to the least favourable to biodiversity according to their perception. According to the modalities listed in Table IV.1, two photos were submitted for evaluation for the fallow period (with or without cover crop), three for seedbed preparation (No-tillage, ploughing or stubble ploughing), five for the restart of vegetation after winter (main crop grown alone with wide inter-row, residues or dense crop cover, or crop grown with an intercropped species or weeds) and four for the crop at the end of the cycle (No weed, unsightly weeds, coloured and flowering weeds or intercropped species). Each set of photos was presented in random order among respondents to avoid any order effect bias (Gibson et al., 2014).

To understand the determinants of photo preferences, we proposed a list of keywords to be associated with each photo ranked first and last for each of the four periods. Up to five keywords could be selected

for each photo. For the aesthetic quality, 15 keywords were chosen on the basis of indicators used in the literature to convey different concepts related to landscape aesthetics: coherence and disturbance (*harmonious, uniform, discordant, monotonous*), stewardship (*maintained, neglected*), naturalness (*natural, artificial*), complexity (*diversified, lush, heterogeneous, contrasted*), historicity (*traditional, bucolic, depressing*) (Ode et al., 2008; Rosley et al., 2013; Tveit et al., 2006). See Table IV.S3 for the definitions of concepts and selected indicators. We also added three neutral words, *orange, green* and *brown* based on colours, known to influence aesthetic perceptions (Ode et al., 2008; Tveit et al., 2006).

Concerning the ecological perception, we chose 22 keywords related to the mechanisms through which agriculture affects the biodiversity in the ecological literature (Benton et al., 2003; Griffiths et al., 2008) such as the presence of resources (*presence of food resources*), shelters or habitat structure (*presence of refuges, dense vegetation, different plants, similar plants, stratified/tiered, covered, sparse vegetation, few diversified*) and the maintenance or disturbance (*close to a natural state, abandoned, artificialized, inert, living, natural vegetation, controlled vegetation, polluted, degraded, preserved, stable, unstable, sustainable, intensive*).

2.2.4. Evaluation of temporal sequences

To assess whether the combination of photos in a temporal sequence alters their perception compared with individual photos, respondents were asked to rank the eight-cropping system temporal sequence and to rank the six flower strip sequences against each other in increasing order of preference, from the most aesthetically pleasing to the least one and then, on the same temporal sequences, from the most favourable to the least favourable to biodiversity.

2.2.5. Sociodemographic and behavioural measures

The perception of "beauty" can appear subjective and varies according to the experience of each respondent like educational level, age or gender (Häfner et al., 2018). To check how far this may have influenced our results, we asked respondents for their age, gender, main place of residence during childhood (urban, suburban, rural), level of education, socio-professional category and postal code. We also asked respondents how often they visit areas with cultivated fields in the course of a year and a series of eleven statements to measure their attachment to nature (Connected Scale to Nature: CNS, (Mayer and Frantz, 2004), to detect possible 'pro-environmentalist' behaviours (New Ecological Paradigm: NEP, (Dunlap et al., 2000) and to assess their general perception of agriculture (Wachenheim and Rathge, 2000), using a Likert scale (from 1: strongly disagree to 5: strongly agree). The details of the statements are presented in Supplementary Materials Table IV.S4. We have chosen to use sentences from these three scales of attachment as they are complementary to capture the general behaviour and attitude toward environment and agriculture.

2.3. Panel description

The questionnaire was administered online during one week in December 2020 by the Kantar survey institute (<https://www.kantar.com>). A total of 500 respondents were recruited. The panel was evenly distributed by gender (48% women and 52% men) and by age group (see Table IV.S5 for details on panel characteristics).

2.4. Data analysis

2.4.1. Classification of individual photos per period to determine cropping techniques preferences toward their perception for aesthetic and biodiversity value

To identify which cropping techniques was preferred at period, the frequency of first choice for each photo, per period, was determined, allowing us to rank them by decreasing order of preference, for the aesthetic perception on the one hand and for the perception of the biodiversity on the other hand. In order to identify the criteria of choice of the photos, we projected the cloud of associated keywords (package 'wordcloud'; Fellows and Ian, 2018). The bigger the word appears, the more it has been chosen.

2.4.2. Classification of temporal sequences to determine cropping techniques and wildflowers preferences across the year toward their perception for aesthetic and biodiversity value

To determine the order of preference of the 'cropping system' or 'flower strips' temporal sequences, we calculated the sum of the ranks for each temporal sequence and then we ranked them in ascending order, from the lowest value of sum of ranks (= most often ranked first and therefore preferred), to the highest value of sum of ranks (= most often ranked last and therefore less preferred). This was done for oilseed rape and wheat temporal sequences pooled together and separately. We conducted the procedure for the aesthetic and the biodiversity perceptions separately.

2.4.3. Comparison of ranks between individual photos and cropping techniques temporal sequences

In order to identify possible trade-offs between the preferences for cropping techniques at a given time (individual photos) and the combinations of techniques that occur over the cropping season (temporal sequence of photos), we compared the observed ranks of sequences with expected ranks (i.e.

theoretical) calculated from the preferences for individual photos. To do so, for each respondent and for each temporal sequence, we summed the ranks of each of the four individual photos when assessed separately. The sequences were then ranked according to this final score (sum of four ranks) to determine the ranking of the sequences expected from the preferences of individual photos. This ranking was compared to the observed ranking of the sequence using cumulative link models (adapted to ordinal-scale observations) to perform an ordinal logistic regression with the 'clm' function ('ordinal' package, Christensen et Christensen, 2015). The temporal sequences (eight levels), the type of ranking (observed or expected) and their first order interaction were included as explanatory variables. Post-hoc tests for pair comparisons using the 'lsmeans' function ('lsmeans' package, Lenth and Lenth, 2018) were then carried out to determine which temporal sequence differed between observed and expected rankings.

2.4.4. Sociodemographic effects

To assess the influence of the respondents' characteristics on their preferences for photos, we used cumulative link models and performed ordinal logistic regressions with the "clm" function ('ordinal' package, Christensen et Christensen, 2015) for each individual preferred photo and for each temporal sequence. We included the variables *gender*, the *age*, the *frequency of use of agricultural landscape*, the *place of residence during childhood*, the *highest level of education completed*, the *socio-professional category*, the *crop* (oilseed rape or wheat) and the scores obtained for the *CNS*, the *NEP* and the *general perception of agriculture* as fixed variables. Each subset of question relating to either CNS, NEP or agricultural perception was averaged for each respondent. To facilitate interpretation of these variables, when questions were formulated negatively, they were reversed to ensure that an increasing score denoted a greater link with nature. We kept CNS and NEP scale separately as they are not correlated ($\text{cor}=0.31$; $t=7.15$; $\text{df}=498$; $p<3.10^{-16}$).

ANOVA tests using "RVAideMemoire" packages (Hervé, 2021) were carried out to evaluate the global effects of socio-demographic factors ($p\text{-value} = 0.05$) in the CLM model, followed by post-hoc tests for pair comparisons using the 'lsmeans' function.

All analyses were carried out using R version 3.5.2 (2018-12-20).

3. Results

3.1. Individual photo preferences of agricultural fields per period and associated keywords

The photos preferred by respondents, at each one of the four periods, were ranked in the same order for the perception of their aesthetic value and of their value toward biodiversity, and in the same order as well for the two cropped species (wheat and oilseed rape).

During the fallow period, the presence of a cover crop was largely more frequently chosen than the photo where no cover crop was sown (with only a few weeds). Regarding seedbed preparation, the photo representing a chemically weeded cover crop, where the vegetation was orange (as frequently done in conservation agriculture), was judged more aesthetical and biodiversity-friendly than the photos taken after soil tillage, as frequently done in organic or in conventional cropping systems, leaving the soil surface with bare soil and no vegetation. Later on, during the restart of vegetation after winter, the preferred photo was the one typical of a conventional system, with dense vegetation, without residues and without weeds. There was an exception to this concerning the perception of value toward biodiversity in wheat where this photo was ranked second on average (proportion of first choice = 36%) after the one with weeds (41%, Table IV.S7). At the end of the crop cycle, the most frequently preferred photo was the one with beautiful flowering weeds (poppies, *Papaver rhoeas*; Table IV.3).






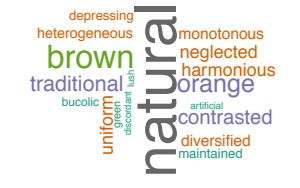



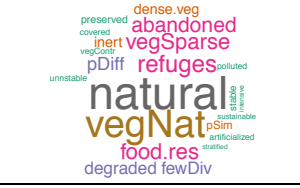






The photos preferred for aesthetic value during the fallow period or the vegetative growth in early spring were most often associated with the colour *green*, then to a lesser extent with the adjectives *natural*, *lush*, *harmonious*, and *maintained*. During seedbed preparation, the photo judged to be the most aesthetic, with the chemically weeded cover crop, was mainly associated with the adjective *natural*, the colours *brown* and *orange* as well as the adjectives *traditional* and *contrasted*. At the end of the cycle, the photo with poppies was most frequently associated with the adjectives *natural*, *harmonious*, *bucolic* and *diverse* (Table IV.3 and IV.S6).

Regarding the perception of biodiversity, the photos of agricultural fields considered more favourable to biodiversity were generally associated with the following keywords: *dense vegetation*, *natural vegetation*, the presence of *food resources* and *refuges* (Tables IV.3 and IV.S6).

Overall, socio-demographic factors had little effect on the choice of the preferred photos, neither for the aesthetic preferences nor for the perception of biodiversity. Among the most relevant results, the photo with a cover crop during the fallow period had a higher probability to be preferred by respondents with a higher note on the 'Agricultural perception' scale while other photos were not related to any of the three scales related to Natural, Ecological and Agricultural perception. Complete results are available in Supplementary Materials Table IV.S8.

Table IV.3: Most and the least preferred photo for each period during the growing crop season for the perception of aesthetic and biodiversity value. A word cloud of the keywords associated to the most preferred photo is provided. The size of the word depends on how often it was chosen. Only results for photos taken in oilseed rape are shown here (see Table S7 for results in wheat).

Words: Food.res = presence of food resources; Dense.veg = dense vegetation; natural = close to a natural state; pDiff = different plants; pSim = similar plants; vegNat = natural vegetation; vegContr = controlled vegetation; vegSparse = sparse vegetation, fewDiv = few diversified

	Perception	Fallow period	Seedbed preparation	Restart of vegetation	End of cycle crop
Preferred photo	Aesthetic	Presence of a cover crop 	No tillage – chemical weeding 	Dense seeding – no weed 	Coloured weeds (poppies) 
	Biodiversity	same	same	same	same
Proportion of first choice	Aesthetic	89%	56%	49%	65%
	Biodiversity	86%	73%	54%	64%
Associated key words with the preferred photo	Aesthetic				
	Biodiversity				
Least preferred photo	Aesthetic	No cover crop 	Ploughing 	No intercrop – residues at soil surface 	No weed 
	Ecological	same	same	same	same
Proportion of first choice	Aesthetic	11%	18%	6%	4%
	Biodiversity	14%	11%	6%	3%

3.2. Classification of the temporal sequences representing temporal successions of the visual aspect of the fields and differences with choices for individual photos









The respondents had then to rank eight temporal successions of photos representing contrasting cropping systems. The top three temporal sequences of cropping systems that were judged more aesthetically appealing and favourable to biodiversity were those typical of conservation agriculture. In contrast, the temporal sequence typical of a conventional cropping system reached the last position for the both perceptions. Among the temporal sequences representing conservation agricultural cropping systems, the one with coloured flowering weeds at the end of the cycle was judged more aesthetic and more favourable to biodiversity than the sequence with non-coloured weeds and the sequence with intercrops (Table IV.4, Figure IV.1).

These observed rankings were compared with the expected ones from the evaluation of individual photos. For each temporal sequence, the mean observed or expected ranks differed significantly for all temporal sequences except for 'Org2' in the aesthetic appreciation (Figure IV.1). At the scale of all the temporal sequences, the expected and observed rankings of temporal sequences were quite consistent for the aesthetic part. There were exceptions for the temporal sequence representing a conventional cropping system (Conv1), which ranked three steps lower, and the temporal sequence in conservation agriculture without weed (Cons1), which ranked three steps higher (Table IV.S10).

In addition, the expected and observed rankings of temporal sequences for the perception of biodiversity differed more than for the aesthetic perception. The temporal sequence in conservation agriculture with unsightly weeds (Cons2) or without weed (Cons1) won three ranks while those representing a conventional cropping system (Conv1) lost four ranks (Table IV.S10).

The ranking of the temporal sequence according to their aesthetic perception was mostly dependent on the type of crop and on the socio-professional category (Table IV.S11). Beyond the very scattered effects, we report here the main results. Higher intellectual profession and retired people (in comparison with workers) ranked higher the sequence in conservation agriculture with an intercrop (Cons4). Employees, in contrast with intermediate professions, ranked higher the sequence in organic farming with coloured weeds (Org3). Concerning the perception of biodiversity, the ranking of Cons4 and Org3 increased with the ecological awareness (NEP scale values) but decrease for the sequence in organic farming without weed (Org1) (Table IV.S11).

Table IV.4: Classification of temporal sequences presenting contrasting visual aspect of the fields typical of contrasting cropping systems throughout the year. The sequences are ranked from the most to the least preferred in terms of aesthetic value and from the most to the least value toward biodiversity. See Table IV.S9 of temporal sequences for wheat.

Name	Temporal sequence (for oilseed rape)	Ranking aesthetic	Ranking biodiversity
Cons3		1	1
Cons2		2	3
Cons4		3	2
Bio3		4	5
Cons1		5	4
Bio2		6	6
Bio1		7	7
Conv1		8	8

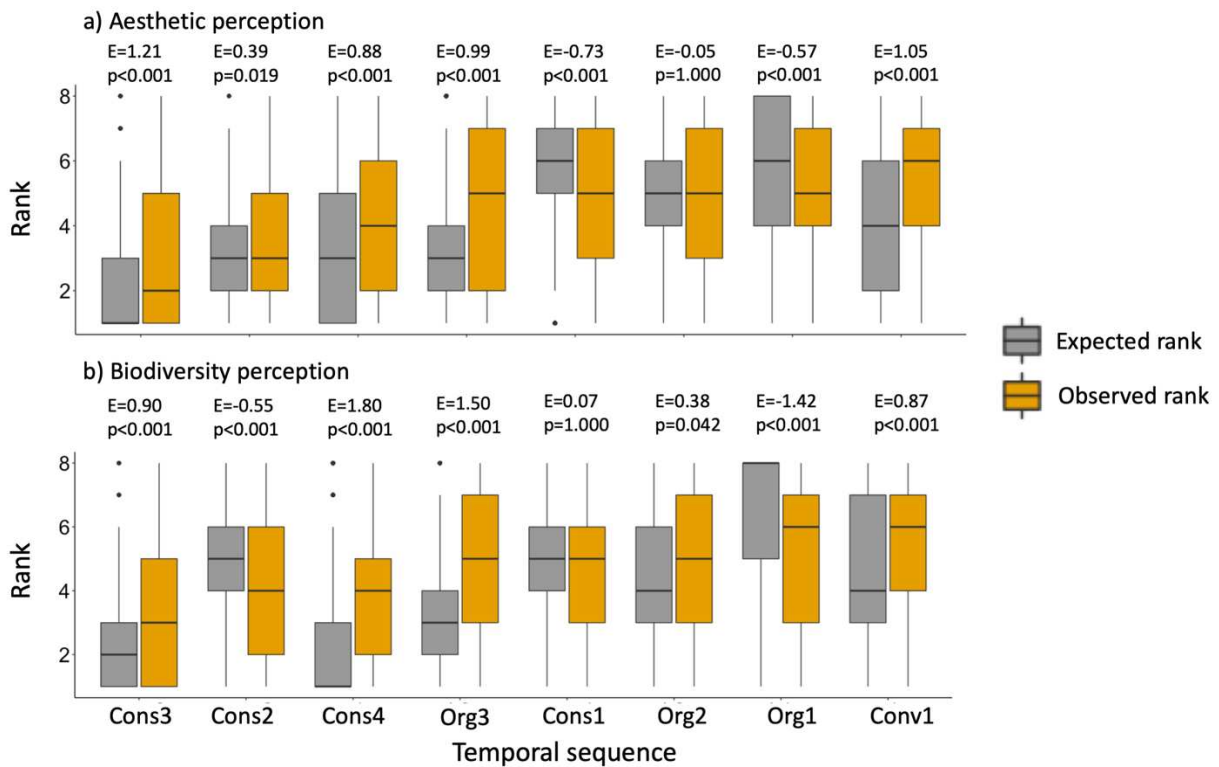


Figure IV.1: Expected and observed rankings of each cropping system temporal sequence for (a) the aesthetic perception and (b) for the biodiversity perception. See Table IV.1 for detailed code of temporal sequences. E=estimate.

3.3. Classification of the temporal sequences representing wildflower strips over the seasons

The respondents ranked the wildflower strip sequences by decreasing level of plant species diversity, from the most preferred to the least preferred ones. Then, within each level of diversity, the strip not mown in summer was preferred over the strip mown in summer. The ranking was the same for the aesthetic and biodiversity value perceptions (Table IV.S4).

From an aesthetic point of view, people with a high connection to nature (CNS scale) showed a lower preference for sequences of mown wildflower strip (M2). Respondents with high ecological awareness (NEP scale) ranked higher the sequences with a high plant diversity (NM3). For the perception of biodiversity, it mostly depended on age (Table IV.S12).

4. Discussion

During the first three studied periods (fallow period, seedbed preparation and restart of vegetation after winter), fields and temporal sequence with a higher soil cover were preferred. These fields, which combined the presence of a cover crop, with chemical destruction rather than tillage and with a dense canopy adapted to chemical weeding rather than fields sown with large inter-rows adapted to mechanical weeding, were systematically perceived more aesthetic and more favourable to biodiversity. Moreover, at the end of the crop growth cycle, the presence of poppies in individual photos compared to less coloured weeds or their absence was judged unequivocal more aesthetic. Nevertheless, in temporal sequence, they could be less favoured when they were associated with bare soil over the cropping season. In addition, wildflower strips with a higher plant richness and not mown in summer were perceived more aesthetic and more favourable to biodiversity.

4.1. The vegetation cover of the soil and the presence of flowers in the fields are key elements in the aesthetic appreciation of agricultural fields

Soil cover (with the presence of a cover crop and fields with dense crop and with narrow inter-rows) and the presence of flowering colourful weeds at the end of the cycle crop are the two elements that appeared to determine the aesthetic appreciation of agricultural fields at a given time. However, the presence of weeds associated in a temporal sequence with the absence of a cover crop and tillage during seedbed preparation was judged less aesthetic (e.g., Org3 temporal sequence) than when associated with a higher soil cover in the previous periods. This suggests a trade-off toward a preference for soil cover throughout the season, rather than flowers at a given time. In addition, a soil covered during the first two periods but without apparent non-crop diversity (Cons1 temporal sequence) was judged less aesthetic than when the temporal sequences had weeds but low soil cover (Org3 temporal sequence). The increase in visual complexity with the increase in species richness could explain the higher aesthetic appreciation of the more diversified field at a temporal scale (Lindemann-Matthies et al., 2010b).

Finally, a dense and homogeneous crop at the end of the winter, which was individually perceived positively, was judged less aesthetic than expected from individual photos when it was integrated in a temporal sequence with a low soil cover and no weed during the other periods (i.e. without cover crop, with mechanical tillage for seedbed, and with no weed in the crop), which is representative of a conventional management in the study region. As non-farmers disliked monoculture in previous studies (Soini and Aakkula, 2007), we also found that respondents disliked homogeneous successions of the visual aspect of the fields at a temporal scale (i.e., without cover crop, intercrop or weeds).

Moreover, the adjective 'green' has been frequently associated with aesthetically preferred photos. In an experiment where participants were asked to mentally create their dream meadow by combining different species, only one third of the plants were in flower and they often included 'grasses', indicating that people like diverse meadows composed of a green matrix and some colourful flowers (Lindemann-Matthies and Bose, 2007).

Our work at field scale is consistent with the findings of other studies conducted at agricultural landscape scale. In particular, Boeraeve et al. (2020) and Gao, Barbieri, et Valdivia (2014) suggested that conventional landscapes and intensive monoculture scenarios, respectively, are less valued than agroecological landscapes.

4.2. The vegetation cover of the soil and the presence of flowers in the fields are also key elements in the biodiversity-friendly management perception

Consistently with the literature, photos and temporal sequences with a cover crop or intercrop were considered more favourable to biodiversity (de Pedro et al., 2020) as well as when there is weeds that could bring resources and shelters to arthropods (Norris and Kogan, 2000).

Contrary to our expectation that photos of field after being sprayed with an herbicide would disvalued by citizens due to known impacts of chemicals on water quality, health and biodiversity (Inserm, 2021; Straw, Carpentier, et Brown 2021), the respondents better perceived vegetation cover that received a total herbicide than fields with bare soil for biodiversity. Therefore, people could have an opinion on some subject but not be able to recognize the implications in real agricultural fields. Indeed, as a result of the international restructuring of agribusinesses throughout the 20th century, consumers have become increasingly disconnected from food but also from the people and places involved in contemporary food production (Turner and Hope, 2014).

In addition, and surprisingly, the favourite photo during the seedbed preparation period, related to the chemically weeded cover, was mainly associated with the adjective 'natural'. 'Natural', is something that belongs to or comes from nature, that is not influenced by, or the product of a human practice. Without knowing which practice generated this visual aspect (yellow-orange vegetation), the respondents judged it as 'natural', which reflects their lack of knowledge of agriculture or an aversion to bare soil. This is consistent with a current trend of thought on no tillage to protect soil fauna with the emblematic case of earthworms (Plaas et al., 2019; Sandén et al., 2018).

Moreover, surprisingly, respondents with a higher note on the CNS have a higher probability to prefer chemical weeding compared to tillage soil, probably linked to the fact that the soil stays covered and offers more resources and refuges for biodiversity.

4.3. Perception aesthetic and of biodiversity sustained by different wildflower strips across seasons

Respondents preferred the most diverse (in shape, colour) and unmown wildflower strip. This is in line with previous studies which have shown the importance of the presence of flowers and species diversity, but also of structural diversity (expressed by the height of the plants and the shape of the leaves) in the aesthetic appreciation (Junge et al., 2015; Lindemann-Matthies et al., 2010b; Lindemann-Matthies and Bose, 2007). Species-rich environments all along the year can be conducive to a sense of well-being and increase aesthetic appreciation (Fuller et al., 2007; Lindemann-Matthies et al., 2010) and thus participate in cultural ecosystem services provided.

Concerning the strip management, we expected that unmown wildflower strips, with senescent vegetation in autumn, would have been perceived negatively as they appear neglected and non-managed. This was however not the case in our study. The respondent ranked similarly the flower strips according to their aesthetic quality and to their estimated quality toward biodiversity. This assessment is in line with general ecological knowledge of the positive role of plant diversity on ecosystem functioning (Isbell et al., 2018), and with the known effect of summer mowing in semi-natural habitats. Indeed, mowing in summer presents risks for fauna using the wildflower strips as refuges (e.g. during hot weather, disturbances in the adjacent field,) and lead to a drastic reduction in nectar resources for many insects, potentially very important when the flowering and harvesting of the crops has taken place, leaving agricultural landscapes poor in resources (e.g., case of pollinators, Timberlake et al. 2021). For example, a reduction in mowing intensity increase the abundance of wildflowers and the insects that visit these flowers in a suburban public park (Garbuzov et al., 2015). The results of our survey thus indicate that biodiversity-friendly measures might be positively appreciated by citizens.

Our results were only weakly affected by sociodemographic variables. The aesthetic ranking of wildflower strips depended on NEP and CNS scores. This highlights that attachment to nature and 'pro-environmentalist' behaviors influence the perception of agroecological infrastructures. People with a high CNS score had a greater preference for unmown strips and those with a high NEP score had a greater preference for more diversified flower strips. The perception of biodiversity value depended mostly on the age of respondents and may reflect their experience: young respondents were more likely than their elders to value mown flower strips with little diversity than mown flower strips with high diversity.

5. Application management and conclusion

Organic farming is generally held to be more virtuous than conventional farming in public opinion (Tschamtkke et al., 2021), but without the public having any clear knowledge of the techniques employed in such cropping systems. Our original results indicate that temporal sequences of photos typical of conservation agriculture were considered the most aesthetically appealing and favourable to biodiversity.

The presence of a cover crop, an important vegetation cover of the soil throughout the year and being diversified (in species, shape and colour) as well as the presence of flowers seem to be relevant criteria to evaluate the aesthetic potential of cropped field generated by cropping techniques and wildflower strips. This is in line with the European Commission objectives (e.g., prevention of soil degradation, protection of biodiversity) which propose several practices to reach them through buffer strips and through management practices without pesticide, mixed cropping or conservation agriculture (European Commission, 2021). Perennial wildflower strips also could be deployed in no-treatment zones in France, where pesticide application is forbidden within 20-m distance from dwellings. These areas are located close to residents and could be useful to recreate links between humans and nature and between the society and the agricultural world.

Our results also demonstrate that farmers who do not necessarily benefit from payments dedicated to organic farming, or from the organic market, can produce cultural services beneficial to society, without any economic return from their practices. Payments for environmental services could be used as economic tools to remunerate farmers for actions that contribute to, restore or maintain ecosystems and from which society derives benefits, including landscape aesthetic value and biodiversity protection (Börner et al., 2017; Engel et al., 2008; Ezzine-de-Blas et al., 2016). Therefore, these results could provide elements to design payments for environmental services to include the socio-cultural services provided by agroecological cropping systems. Our results therefore provide useful first elements towards the design of payments for environmental services to include the sociocultural services provided by agroecological cropping systems. They call for further research on the actual willingness to pay of citizens for the cultural services provided by agriculture, by way of stated or revealed preferences methods, such as choice experiments (Hanley et al., 1998).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

LS, AG, SL and FC conceived the ideas and designed methodology; LS collected and analysed the data; LS led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.















ACKNOWLEDGEMENTS

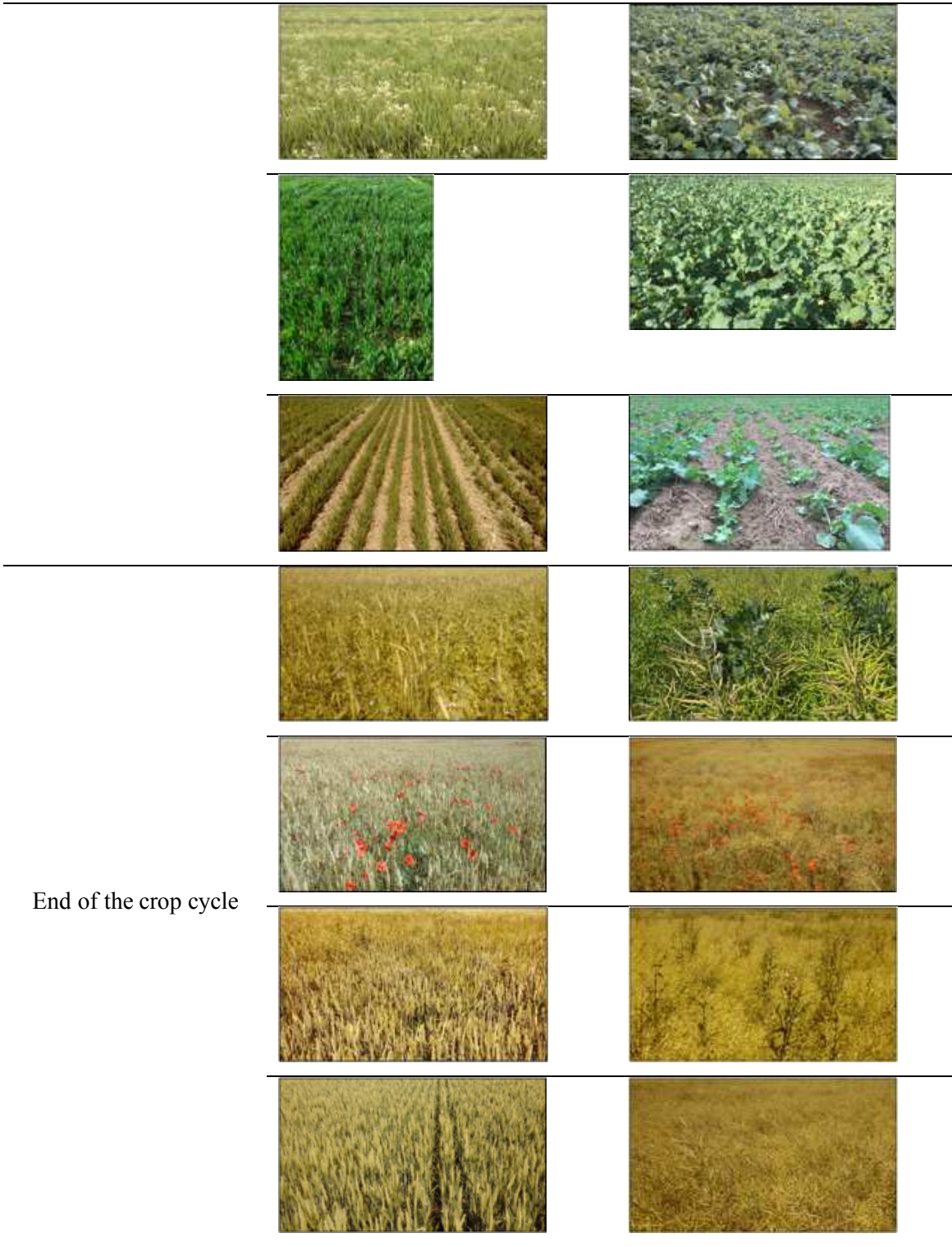
This work was funded by INRAE (metaprogram EcoServ), the François Sommer Foundation, AgroParisTech, the Office Français de la Biodiversité and Labex C-Basc.

We would like to thank Estelle Achille and the Survey company Kantar for their help in the construction of the online survey.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Table IV.S1: Photos submitted for evaluation to citizens for wheat and oilseed rape crop during the four periods studied during the cropping season.

Key period	Wheat	Oilseed rape
Fallow period		
		
Seedbed preparation		
		
		
Restart of vegetation after winter		
		



End of the crop cycle

Table IV.S2: Ranking of temporal sequences presenting contrasted visual aspect of wildflower strips and their management across the seasons. The ranking is the same for the perception of aesthetic and biodiversity value.

























Rank	Wildflower strips				Diversity	Management
1 <i>NM3</i>					High	Non-mown
2 <i>M3</i>					High	Mown
3 <i>NM2</i>					Medium	Non-mown
4 <i>M2</i>					Medium	Mown
5 <i>NM1</i>					Low	Non-mown
6 <i>M1</i>					Low	Mown

Table IV.S3: Definitions of the concepts used to characterize the aesthetic perception and the list of the associated keywords proposed to the respondents in our study.

Concepts	Definition	Keywords with positive connotations	Keywords with negative connotations
Coherence	Consistency represents a harmonious arrangement of landscape composition, such as a unity of landscape colour and texture (Stamps, 2004).	Harmonious Uniform	Discordant Monotonous
Disturbance	Disturbance refers to the lack of contextual fit and coherence in a landscape (Ode et al., 2008).		
Stewardship	Stewardship refers to the sense of order and care present in the landscape, reflecting active and attentive management (Ode et al., 2008).	Maintained	Neglected
Naturalness	Naturalness describes the perception of proximity to a preconceived natural state (Ode et al., 2008). It reflects the degree of wilderness or a setting where the impact of human activities is minimal (Rosley et al., 2013).	Naturally looking	Artificial
Complexity	Complexity refers to the diversity and richness of landscape elements and features as well as the interpenetration of patterns in the landscape (Ode et al., 2008).	Diversified Lush	Heterogeneous Contrasted
Historicity	Historicity describes the degree of historical continuity and richness present in the landscape. Historical continuity is reflected in the visual presence of different temporal layers, while historical richness focuses on the quantity and diversity of cultural elements (Ode et al., 2008).	Traditional Bucolic	Depressing
Openness	Openness refers to the degree of visibility and spaces in the environment (Tveit et al., 2006). The openness gives a sense of accessibility and movement (Rosley et al., 2013).	<i>Unstudied</i>	<i>Unstudied</i>
Legibility	Legibility reflects visual accessibility to facilitate travel, provide a sense of security to find one's way using a dominant character in the landscape, such as a landmark in an exceptional landscape (Stamps, 2004).	<i>Unstudied</i>	<i>Unstudied</i>
Mystery	Mystery is developed by a high degree of inquiry and curiosity in people's minds for exploration in a wild and unusual landscape. This leads to an experience of uncertainty that can be safe or dangerous (Stamps, 2004).	<i>Unstudied</i>	<i>Unstudied</i>

Note: Some concepts overlap and influence each other, such as the notion of disturbance, which overlaps with the notion of coherence and will therefore not be differentiated in this study. The concepts of openness, legibility and mystery were not retained in this study, because they were not considered relevant at our scale of study (the field).

Table IV.S4: Statements proposed to measure respondent attachment to nature (Connected Scale to Nature), to detect possible 'pro-environmentalist' behaviours (New Ecological Paradigm) and to assess the general perception of agriculture.

Related to	Statement
Connected Scale to Nature	I am part of nature and I feel close to it (Mayer and Frantz, 2004)
Connected Scale to Nature	I never feel a personal connection to things in my natural environment like trees, wildlife, or the view on the horizon (Mayer and Frantz, 2004)
Connected Scale to Nature	My personal welfare is dependent of the welfare of the natural world (Mayer and Frantz, 2004)
Connected Scale to Nature	I recognize and appreciate the intelligence of other living organisms (Mayer and Frantz, 2004)
New Ecological Paradigm	The so-called “ecological crisis” facing humankind has been greatly exaggerated (Dunlap et al., 2000)
New Ecological Paradigm	Humans will eventually learn enough about how nature works to be able to control it (Dunlap et al., 2000)
New Ecological Paradigm	We are approaching the limit of the number of people the earth can support (Dunlap et al., 2000)
General perception of agriculture	I think that agriculture is harmful to the natural world, the environment (Wachenheim and Rathge, 2000)
General perception of agriculture	Agriculture has the right to modify the natural environment to meet our needs by producing food (Wachenheim and Rathge, 2000)
General perception of agriculture	Farmers have a positive impact on the local economy in my area (Wachenheim and Rathge, 2000)
General perception of agriculture	Agriculture produces nuisances (noise, odors, public health...) that should be more regulated as residential areas move closer to agricultural areas (Wachenheim and Rathge, 2000)

Note: The Connected Scale to Nature measure the emotional attachment of individuals to the natural world. This measure has been shown to be an important predictor of ecological behaviour or subjective well-being (Mayer & Frantz, 2004). The New Ecological Paradigm Scale focused on beliefs about humanity's ability to disrupt the balance of nature, the existence of limits to the growth of human societies, and humanity's right to dominate the rest of nature but revisited by Dunlap et al. (2000).

Table IV.S5: Characteristics of the panel surveyed. Percentage (%) of men and women, age groups, education level and socio-professional categories per departments (administrative divisions).

	Administrative divisions (columns)	Yvelines	Essonne	Eure-et-Loir	Loiret	Eure	Total
Sex	Women	49	56	45	54	51	48
	Men	51	44	55	46	49	52
Age	18-29	16	21	16	16	13	17
	30-39	18	13	14	18	18	16
	40-49	16	19	16	16	18	17
	50-59	18	16	25	19	4	17
	>60	32	31	30	31	47	33
Highest level of education completed	Primary school certificate, no diploma	4	2	5	6	5	4
	General certificate of secondary education	4	2	11	9	9	6
	CAP, BEP or diploma of same level	7	20	20	18	20	16
	General, technological or professional baccalaureate or equivalent	23	21	27	22	29	23
	1st cycle university diploma, BTS, DUT, or equivalent, level BAC +2	32	28	16	29	20	27
	2nd university cycle diploma, BAC +5	17	18	11	12	16	16
	3rd university cycle diploma, doctorate	13	9	9	3	0	8
Socio- professional category	Farmer	0	0	0	0	0	0
	Craftsman, merchant and business owner	4	1	2	3	0	2
	Executive and higher intellectual profession	19	15	7	12	4	13
	Intermediate profession	14	13	16	8	18	13
	Employee	25	31	30	23	9	25
	Worker	4	3	7	9	11	6
	Retired	22	24	32	32	44	28
No professional activity	12	14	7	12	15	13	
Place of living during childhood	Peri-urban area	34	44	16	25	15	31
	Rural area	25	23	55	46	55	36
	Urban area	41	33	30	29	31	34
Frequency of use of agricultural landscape	Very few or never	22	17	27	21	27	21
	A few times a year	24	31	20	21	25	25
	Once or twice a month	25	17	20	21	7	19
	Once a week	14	27	18	22	16	21
	Several times a week	15	8	14	15	24	14

Table IV.S6: Number of times where an adjective was associated for each individual preferred photo per period. Results are given for the five most frequently chosen adjectives.

Perception	Key period	Preferred photo	Oilseed rape	Wheat	
Aesthetic	Fallow period	Presence of cover crop	Green (141)	Green (142)	
			Lush (94)	Natural (75)	
			Maintained (74)	Lush (74)	
			Natural (67)	Harmonious (48)	
			Harmonious (59)	Maintained (35)	
Seedbed preparation	No tillage – chemical weeding		Natural (56)	Natural (79)	
			Brown (33)	Brown (35)	
			Orange (29)	Traditional (21)	
			Contrasted (24)	Orange (20)	
			Traditional (16)	Neglected (18)	
Restart of vegetation after winter	Dense seeding – no weed		Green (74)	Green (80)	
			Lush (62)	Harmonious (40)	
			Maintained (47)	Maintained (37)	
			Harmonious (31)	Natural (30)	
			Natural (27)	Lush (28)	
End of cycle crop	Coloured weeds (poppies)		Natural (66)	Natural (107)	
			Harmonious (61)	Harmonious (93)	
			Bucolic (50)	Bucolic (73)	
			Diversified (38)	Diversified (70)	
			Contrasted (16)	Contrasted (34)	
Biodiversity	Fallow period	Presence of cover crop	Dense vegetation (123)	Dense vegetation (103)	
			Food resources (87)	Close to natural state (74)	
			Refuges (61)	Natural vegetation (65)	
			Natural vegetation (54)	Food resources (61)	
			Close to natural state (50)	Refuges (59)	
	Seedbed preparation	No tillage – chemical weeding		Close to natural state (74)	Close to natural state (68)
				Natural vegetation (60)	Natural vegetation (55)
				Food resources (32)	Refuges (42)
				Abandoned (30)	Sparse vegetation (31)
				Sparse vegetation (28)	Food resources (25)
	Restart of vegetation after winter	Dense seeding – no weed		Dense vegetation (73)	Dense vegetation (40)
				Food resources (60)	Close to natural state (28)
				Natural vegetation (38)	Natural vegetation (20)
				Refuges (37)	Refuges (20)
				Similar plants (27)	Food resources (17)
	End of cycle crop	Coloured weeds (poppies)		Natural vegetation (55)	Different plants (107)
				Close to natural state (49)	Natural vegetation (90)
				Different plants (46)	Close to natural state (86)
				Dense vegetation (36)	Dense vegetation (62)
				Food resources (26)	Food resources (49)

Table IV.S7: Most preferred photo for each key period during the growing crop season for aesthetic and biological perception on wheat crop. A word cloud of the keywords associated to the most preferred photo is provided. The size of the word depends on how often it was chosen.

Words: Food.res = presence of food resources; Dense.veg = dense vegetation; natural = close to a natural state; pDiff = different plants; pSim = similar plants; vegNat = natural vegetation; vegContr = controlled vegetation; vegSparse = sparse vegetation, fewDiv = few diversified


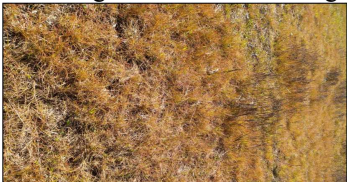




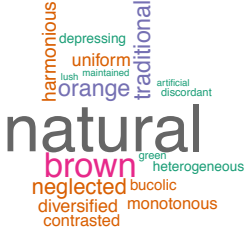


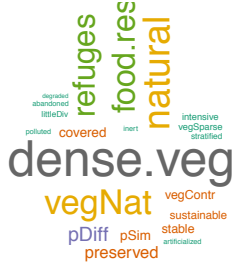


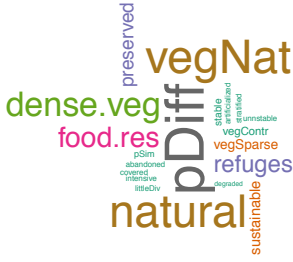
	Perception	Fallow period	Seedbed preparation	Restart of vegetation	End of cycle crop
Preferred photo	Aesthetic	Presence of cover crop 	No tillage – chemical weeding 	Dense seeding – no weeds 	Flowering weeds (poppies) 
Biodiversity		Same	same	Weeds 	same
Proportion of choice	Aesthetic	93%	64%	47%	80%
	Biodiversity	89%	80%	41%	81%
Associated key words with the preferred photo	Aesthetic				
Biodiversity					

Table IV.S8: Anova of sociodemographic factors on the rank of the preferred individual photo for the aesthetic preferences and the perception of biodiversity, for each key period.

	Slope	LR Chisq	Df	P-value	Slope	LR Chisq	Df	P-value
Aesthetic perception of the preferred individual photo					Biodiversity perception of the preferred individual photo			
Fallow period								
Gender		12.36	1	<0.001***	1.92	1		0.166
<i>Contrast woman – man: 1.29; p<0.001</i>								
Age		7.23	4	0.124	7.09	4		0.131
Frequency of use of agricultural landscape		7.42	4	0.115	5.51	4		0.239
Place of residence during childhood		0.69	2	0.707	2.97	2		0.227
Highest level of education completed		4.23	6	0.646	10.49	6		0.105
Socio-professional category		8.21	6	0.223	12.61	6		0.049*
Department		4.83	4	0.305	3.94	4		0.434
Connection to Nature		2.04	1	0.153	1.82	1		0.178
New Ecological Paradigm		0.48	1	0.486	0.02	1		0.875
General perception of Agriculture	(+)	2.78	1	0.095	(+)	3.66	1	0.056
Seedbed preparation								
Gender		0.10	1	0.752	0.97	1		0.324
Age		11.13	4	0.025*	2.46	4		0.652
<i>Contrast 30-39 - >60: -1.29; p=0.037</i>								
Frequency of use of agricultural landscape		0.89	4	0.926	5.18	4		0.270
Place of residence during childhood		2.24	2	0.326	3.53	2		0.171
Highest level of education completed		9.05	6	0.171	17.03	6		0.009**
<i>Contrast no diploma – BAC+5: -1.68; p=0.082</i>								
<i>Certificate of secondary education – BAC+5 : -1.42 ; p=0.098</i>								
Socio-professional category		4.36	6	0.628	6.35	6		0.385
Department		7.61	4	0.107	3.13	4		0.537
Connection to Nature		1.51	1	0.220	2.36	1		0.124
New Ecological Paradigm		0.12	1	0.732	2.45	1		0.118
General perception of Agriculture		0.01	1	0.898	(+)	4.19	1	0.041*
Restart of vegetation after winter								
Gender		0.60	1	0.441	0.90	1		0.344

Age	3.99	4	0.407	14.95	4	0.005**
<i>Contrast 18-29 – 40-49: -0.96; p=0.024</i>						
<i>40-49 – 50-59: 0.95; p=0.013</i>						
Frequency of use of agricultural landscape	0.65	4	0.957	1.90	4	0.754
Place of residence during childhood	0.08	2	0.959	0.47	2	0.789
Highest level of education completed	6.17	6	0.404	14.99	6	0.020*
Socio-professional category	5.96	6	0.428	2.60	6	0.857
Department	0.39	4	0.983	3.27	4	0.514
Connection to Nature	0.24	1	0.622	0.25	1	0.620
New Ecological Paradigm	0.56	1	0.455	0.01	1	0.905
General perception of Agriculture	0.35	1	0.557	0.02	1	0.898
Crop	1.47	1	0.225	11.96	1	<0.001***
<i>Contrast wheat – oilseed rape: -0.61; p<0.001</i>						
End of the crop cycle						
Gender	3.43	1	0.064	10.39	1	0.001**
<i>Contrast woman – man: 0.66; p=0.001</i>						
Age	7.44	4	0.114	7.35	4	0.119
Frequency of use of agricultural landscape	5.59	4	0.232	2.04	4	0.728
Place of residence during childhood	0.33	2	0.848	0.97	2	0.616
Highest level of education completed	2.82	6	0.831	4.77	6	0.574
Socio-professional category	9.92	6	0.128	2.95	6	0.815
Department	6.86	4	0.143	2.34	4	0.673
Connection to Nature	0.01	1	0.923	1.10	1	0.295
New Ecological Paradigm	0.19	1	0.661	0.02	1	0.879
General perception of Agriculture	1.34	1	0.248	3.39	1	0.066
Crop	43.61	1	<0.001***	61.71	1	<0.001***
<i>Contrast wheat – oilseed rape: 1.35; p<0.001</i>						

Table IV.S9: Classification of temporal sequences presenting contrasting visual aspect of the fields typical of contrasting cropping systems throughout the year. The sequences are ranked from the most to the least preferred in terms of aesthetic value and from the most to the least value toward biodiversity. W= wheat crop sequences, O= oilseed rape crop sequences and G= general rank of both crops considers together.

































Name	Temporal sequence (for wheat)				Ranking aesthetic			Ranking biodiversity		
					G	O	W	G	O	W
Cons3					1	1	1	1	1	1
Cons2					2	2	2	3	2	3
Cons4					3	3	3	2	3	2
Bio3					4	5	4	5	6	4
Cons1					5	6	5	4	5	5
Bio2					6	4	8	6	4	7
Bio1					7	7	6	7	7	8
Conv1					8	8	7	8	8	6

Table IV.S10: Observed and expected (based on the evaluation of each individual photo) ranking of temporal sequences of field appearance, for their aesthetic preferences and perception of the biodiversity. The difference in rank between the observed and expected rankings is indicated by an arrow in the 'observed-expected rank' column. A positive value (upward arrow) indicates that the temporal sequence was perceived more aesthetical or more favourable to biodiversity than expected from the evaluation of each photo separately, whereas a negative value (downward arrow) indicates that the temporal sequence was perceived less aesthetical or favourable to biodiversity than expected.

Perception	Rank	Observed ranking	Expected ranking	Observed-expected rank
Aesthetic	1	Conservation – flowering weeds (Cons3)	Conservation – flowering weeds (Cons3)	➡ 0
	2	Conservation – other weeds (Cons2)	Conservation – other weeds (Cons2)	➡ 0
	3	Conservation - intercrop (Cons4)	Organic - flowering weeds (Org3)	➡ 0
	4	Organic - flowering weeds (Org3)	Conservation - intercrop (Cons4)	➡ 0
	5	Conservation – without weed (Cons1)	Conventional (Conv1)	↑ +3
	6	Organic – other weeds (Org2)	Organic – other weeds (Org2)	➡ 0
	7	Organic – without weed (Org1)	Organic – without weed (Org1)	➡ 0
	8	Conventional (Conv1)	Conservation – without weed (Cons1)	↓ -3
Biodiversity	1	Conservation – flowering weeds (Cons3)	Conservation - intercrop (Cons4)	↑ +1
	2	Conservation - intercrop (Cons4)	Conservation – flowering weeds (Cons3)	↓ -1
	3	Conservation – other weeds (Cons2)	Organic – flowering weeds (Org3)	↑ +3
	4	Conservation – without weed (Cons1)	Conventional (Conv1)	↑ +3
	5	Organic – flowering weeds (Org3)	Organic – other weeds (Org2)	↓ -2
	6	Organic – other weeds (Org2)	Conservation – other weeds (Cons2)	↓ -1
	7	Organic – without weed (Org1)	Conservation – without weeds (Cons1)	↑ +1
	8	Conventional (Conv1)	Organic – without weed (Org1)	↓ -4

Table IV.S11: Effects of sociodemographic factors on the rank of each cropping system temporal sequences, for aesthetic and biodiversity perception (only the results of significant variables are shown).

	Anova tests				Contrasts				
	Variables	Slope	Chisq	P	Modality	Estimate	SE	z.ratio	P
Aesthetic	Conservation - intercrop (Cons4)								
	Connection to Nature	(+)	6.74	0.009***					
	Socio-professional category		15.92	0.014	Executive and higher intellectual profession – worker	1.29	0.43	2.99	0.044*
					Employee – worker	1.17	0.38	3.06	0.036*
					Worker - retired	-1.56	0.46	-3.38	0.013*
	Organic – without weed (Org1)								
	-				-				
	Organic – unsightly weeds (Org2)								
	Crop		25.91	<0.001***	Wheat – oilseed rape	-0.83	0.17	-5.05	<0.001***
	Organic - coloured weeds (Org3)								
	Socio-professional category		17.75	0.007**	Employee – intermediate profession	0.85	0.28	3.02	0.041*
	Crop		5.12	0.024*	Wheat – oilseed rape	0.38	0.17	2.26	0.024*
	Conventional (Conv1)								
	Crop		5.09	0.024*	Wheat – oilseed rape	0.37	0.16	2.25	0.024*
	Conservation – without weed (Cons1)								
-				-					
Conservation – unsightly weeds (Cons2)									
Department		11.20	0.024*	Eure – Eure-et-Loire	1.11	0.37	2.97	0.025*	
				Eure-et-Loire - Loiret	-0.99	0.33	-2.98	0.024*	
Crop		5.74	0.017*	Wheat – oilseed rape	-0.40	0.17	-2.39	0.017*	
Conservation – coloured weeds (Cons3)									
Gender		4.77	0.029*	Women - men	0.37	0.17	2.18	0.029*	
New Ecological Paradigm	(+)	5.68	0.017*						
Biodiversity	Conservation - intercrop (Cons4)								
	New Ecological Paradigm	(+)	5.66	0.017*					
	Organic – without weed (Org1)								
New Ecological Paradigm	(-)	9.87	0.002**						

Organic – unsightly weeds (Org2)								
-								
Organic - coloured weeds (Org3)								
Department	11.42	0.022*		Eure – Loiret	0.96	0.31	3.16	0.014*
				Eure - Yvelines	0.86	0.31	2.78	0.044*
New Ecological Paradigm (+)	5.24	0.022*						
Conventional (Conv1)								
Crop	19.04	<0.001***		Wheat – oilseed rape	0.72	0.17	4.34	<0.001***
Conservation – without weed (Cons1)								
Place of residence during childhood	7.49	0.024*		Peri-urban area – urban area	-0.51	0.21	-2.48	0.035*
Department	11.93	0.018*		Loiret - Yvelines	0.68	0.24	2.84	0.036*
Conservation – unsightly weeds (Cons2)								
Crop	10.01	0.002**		Wheat – oilseed rape	-0.52	0.17	-3.15	0.002**
Conservation – coloured weeds (Cons3)								
Gender	5.69	0.017*		Women - men	0.41	0.17	2.38	0.017*

Table IV.S12: Effects of sociodemographic factors on the rank of each wildflower strip temporal sequence for aesthetic and biodiversity perception (only the results of significant variables are shown).

Aesthetic	Anova tests				Contrasts					
	Variables	Slope	Chisq	P	Modality	Estimate	SE	z.ratio	P	
	Low diversity and mown (M1)									
	Age		15.28	0.004**	18-29 - 50-59	1.05	0.31	3.43	0.006**	
					18-29 - >60	1.18	0.38	3.09	0.017*	
	Medium diversity and mown (M2)									
	Gender		6.57	0.010*	Woman - man	-0.44	0.17	-2.56	0.011*	
	Connection to nature	(-)	6.66	0.010**						
	High diversity and mown (M3)									
	Gender		8.30	0.004**	Woman - man	0.51	0.18	2.87	0.004**	
	General perception of Agriculture	(-)	4.10	0.030*						
	Low diversity and not mown (NM1)									
	Highest level of education completed		17.34	0.008**	General certificate of secondary education – 3 rd cycle	1.42	0.45	3.16	0.026*	
	Connection to nature	(+)	4.38	0.036*						
	New Ecological Paradigm	(-)	5.02	0.025*						
	Medium diversity and not mown (NM2)									
	-									
High diversity and not mown (NM3)										
Gender		10.53	0.001**	Woman - man	0.64	0.20	3.23	0.001***		
New Ecological Paradigm	(+)	8.53	0.003**							
Biodiversity	Low diversity and mown (M1)									
	Age		16.65	0.002**	18-29 – 50-59	1.09	0.32	3.42	0.006**	
					18-29 – >60	1.09	0.38	2.85	0.035*	
					30-39 – 50-59	0.87	0.31	2.78	0.043*	
	Medium diversity and mown (M2)									
	Department		13.56	0.009**	Eure-Et-Loir - Loiret	1.21	0.34	3.58	0.003**	
	High diversity and mown (M3)									
	Age		14.99	0.005**	18-29 – 30-39	-0.85	0.30	-2.83	0.038*	
					18-29 – 40-49	-0.90	0.29	-3.05	0.019*	
					18-29 – 50-59	-1.07	0.31	-3.50	0.004**	
Low diversity and not mown (NM1)										

Frequency of use of agricultural landscape	11.71	0.020*	Few times a year – Several times a week	0.83	0.27	3.10	0.017*
Medium diversity and not mown (NM2)							
-							
High diversity and not mown (NM3)							
Age	10.61	0.031*	30-39 – 40-49	-0.87	0.31	-2.79	0.042*
New Ecological Paradigm (+)	5.69	0.017*					

*Chapitres 5 : Multifonctionnalité
de systèmes de culture combinés
ou non à la mise en place d'une
bande fleurie*

Résumé du Chapitre 5 : Multifonctionnalité

Intérêt et position du chapitre dans la thèse

Nous avons étudié plusieurs mesures du service de régulations biologiques dans le Chapitre 2 (prédation, parasitisme) afin d'explorer les effets des systèmes de culture et des bandes fleuries sur divers organismes et cultures. Au cours du Chapitre 4, nous avons de plus évalué des services culturels.

Afin de rendre mieux compte du potentiel de bouquets de services générés par les systèmes de culture et les bandes fleuries, ce Chapitre 5 a pour objectif d'apporter une vision plus globale des effets des systèmes de culture en adoptant une approche multifonctionnelle, qui intègre des indicateurs de biodiversité, de régulations biologiques et culturels à des indicateurs plus classiques de performances agronomiques et économiques (Figure V.0).

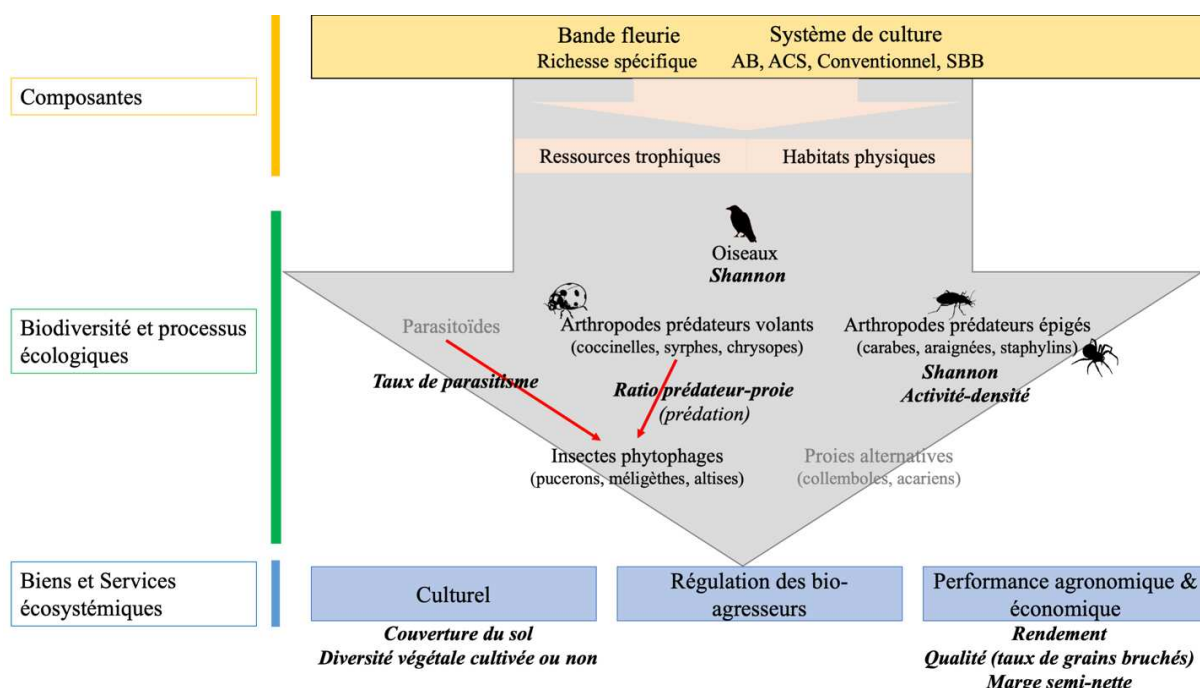


Figure V.0 : Schéma résumé des composantes étudiées dans le Chapitre 5, les taxons suivis et les biens et services écosystémiques qui en résultent. Les variables utilisées sont indiquées en italique.

Contexte

Au-delà de la fonction de production de denrées alimentaires, les terres agricoles sont impliquées dans de nombreux processus écologiques. A l'échelle de la parcelle, les techniques culturales mises en place modulent les réponses de la biodiversité et les fonctions qu'elle soutient (ex : prédation, pollinisation, cycle des éléments), ainsi que la perception de l'agriculture par les citoyens. Les agriculteurs engagés dans des modes de production agroécologiques acceptent généralement de baisser leur objectif de rendement au profit d'une baisse des coûts liée aux charges des intrants et d'objectifs environnementaux qui leurs sont souvent propres et territorialisées (ex : préservation de la faune du sol, de la faune sauvage, stockage du carbone, qualité de l'eau, érosion des sols...) et ne priorisent donc pas qu'un seul service. Identifier les bouquets de services fournis par différents systèmes de culture mettant ou non en place des aménagements agroécologiques peut apporter des éléments de connaissances utiles à l'adoption de changements de pratiques par les agriculteurs ou à la mise en place de compensation financières (ex. paiements pour services environnementaux) par les politiques publiques.

Questions de recherche

- (iv) Quels systèmes de culture favorisent la multifonctionnalité ?
- (v) L'intégration d'une bande fleurie dans un système de culture donne-t-elle les niveaux de fonctions et de services atteints ?

Méthodologie

A partir des suivis effectués dans les chapitres 2 et 3, nous utiliserons ces données comme indicateurs de biodiversité (indice de diversité de Shannon des communautés d'oiseaux, d'araignées et de carabes) et de régulations biologiques (parasitisme altises et méligèthes, dynamique des pucerons). A partir des résultats de l'enquête du chapitre 4 portant sur le service culturel, nous avons dégagé des éléments de la conduite des cultures permettant de calculer un indicateur du potentiel esthétique des parcelles agricoles. Des indicateurs de performances agronomiques (ex : rendement) et économiques (ex : marge semi-nette) seront également intégrés dans l'analyse des bouquets de services. Des diagrammes en radars seront utilisés pour observer les niveaux de fonctions atteints par indicateur de bien, fonction ou service. Sur la culture de colza, nous évaluerons deux typologies : une première évaluant les effets des systèmes de culture conventionnel et de conservation des sols, et une deuxième évaluant les effets de systèmes de culture basés sur la biodiversité (rotation diversifiée, couverts d'interculture) associé ou non à une bande fleurie à ceux conventionnels (sans bande fleurie). Sur la culture de féverole, nous évaluerons les effets des systèmes de culture en agriculture biologique adossés ou non à une bande fleurie.

Résultats principaux

Les systèmes de culture basés sur la biodiversité et ceux en agriculture de conservation associés à une bande fleurie semblent plus favorables aux indicateurs de biodiversité. Nous montrons peu d'effets des systèmes de culture et de la présence d'une bande fleurie sur les indicateurs de régulations biologiques.

Les systèmes de culture en agriculture de conservation et reposant sur la biodiversité sont favorables au service culturel à travers l'appréciation esthétique des parcelles agricoles, et d'autant plus qu'une bande fleurie riche en espèces y est associée. Les systèmes de culture conventionnels montrent des rendements supérieurs aux autres systèmes tandis que certains systèmes de culture alternatifs tendent à avoir des marges semi-nettes qui se rapprochent de celles atteintes dans les systèmes de culture conventionnels.

De manière générale, il n'y a pas eu de compromis fort entre les indicateurs de biodiversité et ceux de performances agronomiques et économiques. En revanche, les systèmes de culture moins performants sur le plan agronomique et économique, comme par exemple les systèmes de culture en ACS ou basés sur la biodiversité, étaient plus performants sur le service culturel, et inversement pour les systèmes de culture conventionnels.

Apports pour la thèse ou la recherche en générale

Nous avons choisi d'étudier des processus écologiques peu évalués directement sur le terrain dans la littérature, comme des mesures de régulations biologiques et non des proxys, ou encore des indicateurs de service culturel. Les indicateurs mobilisés ici pour évaluer la multifonctionnalité ne sont pas exhaustifs mais nous ont permis de renforcer la plus-value de systèmes de culture alternatifs aux systèmes conventionnels sur d'autres services que ceux de production.

1. Introduction

Dans les principes méthodologiques pour la recherche en agroécologie, des scientifiques ont souligné la nécessité de « favoriser et équiper le **pilotage multicritère des agroécosystèmes** dans une perspective de transition sur le long terme [...] » (Tichit, Bellon *et al.*, 2010, dans Stassart *et al.* 2012). Par son occupation du sol importante, l'agriculture a son rôle à jouer en implémentant des systèmes de culture favorables à plusieurs fonctions et services écosystémiques, notamment socio-culturels et environnementaux. En effet, au-delà de la fonction de production (ex : denrées alimentaires, bois), les paysages et parcelles agricoles répondent à de multiples besoins humains, tant sociaux, culturels et économiques qu'écologiques (Hölting *et al.* 2019), comme nous l'avons appréhendé dans les chapitres précédents.

Nous allons à présent mettre en regard les différentes fonctions et processus étudiés tout au long de cette thèse et les niveaux atteints selon les types de systèmes de culture étudiés et la présence ou non d'une bande fleurie. Après avoir étudié de manière approfondie et indépendante les services de régulations biologiques et culturels pour décrire les patterns et creuser les mécanismes, ce chapitre a pour vocation d'apporter une vision plus holistique des agroécosystèmes. Pour cela, nous étudierons **les bouquets de fonctions générés par différents systèmes de culture combinés ou non à la mise en place d'une bande fleurie** en s'appuyant sur le concept de multifonctionnalité¹¹. Associés aux indicateurs de biodiversité, de régulations des bioagresseurs et culturels que nous avons décrit auparavant, nous allons à présent intégrer en plus des indicateurs de performances agronomiques et économiques. En effet, il apparaît important de prendre en compte les contributions des agriculteurs à des services dont ils ne retirent pas forcément de bénéfices directs. En effet, outre les services de provision dont l'agriculteur peut bénéficier, les services de régulation et culturels auxquels il participe à l'échelle de son exploitation et du territoire sont des catégories importantes dans le maintien de socio-écosystèmes résilients (Raudsepp-Hearne, Peterson, et Bennett 2010). Toutefois des compromis ou des synergies sont attendus entre les services de production et les services de régulation et culturels (Raudsepp-Hearne, Peterson, et Bennett 2010; Allan *et al.* 2015). Les agriculteurs engagés dans des modes de production agroécologiques acceptent généralement de baisser leur objectif de rendement au profit d'une baisse des coûts liée aux charges des intrants et d'objectifs environnementaux qui leurs sont souvent propres et territorialisées (ex : préservation de la faune du sol, de la faune sauvage, stockage du carbone, qualité de l'eau, érosion des sols...) et ne priorisent donc pas qu'un seul service. Identifier les bouquets de services fournis par différents systèmes de culture mettant ou non en place des

¹¹ La multifonctionnalité peut être définie comme la capacité des écosystèmes à fournir simultanément de multiples fonctions et services (Manning *et al.* 2018). Comme évoqué en introduction, dans le cadre de cette thèse, nous nous plaçons dans l'objet de la multifonctionnalité des services écosystémiques -'ES-multifunctionality'- (Manning *et al.* 2018) bien que de nombreux indicateurs de fourniture de service refléteront plus des biens ou des fonctions que des services (ex : mesures d'abondance de ravageurs ou de prédateurs comme indicateur de prédation, marge semi-nette comme indicateur économique).

aménagements agroécologiques peut apporter des éléments de connaissance utiles à l'adoption de changements de pratiques par les agriculteurs ou à la mise en place de compensation financières (ex. paiements pour services environnementaux) par les politiques publiques.

L'objectif de ce chapitre est de déterminer (i) quels systèmes de culture, décrits au travers de différentes typologies, favorisent la multifonctionnalité et (ii) si l'intégration d'une bande fleurie dans ces systèmes module les niveaux de fonctions et de services atteints. Ce chapitre ne se veut pas exhaustif sur le panel des services étudiés mais plutôt orienté vers des catégories jusqu'ici encore insuffisamment explorées, telles que les régulations des ravageurs et les services culturels.

1.1. Multifonctionnalité des agroécosystèmes : bref état de l'art et limites

Alors que de nombreuses études ont caractérisé les évaluations « multicritères » des impacts environnementaux de différents systèmes de culture et de la durabilité de l'agriculture (voir Introduction, par exemple Colnenne-David et al. 2017; Cellier et al. 2018) nous évaluerons ici les « fonctions-processus » et services rendus par des systèmes de culture.

Les principaux services étudiés dans les études sur la multifonctionnalité sont d'une part la production agricole, d'autre part la régulation du climat et de l'eau et enfin les activités récréatives et le tourisme (Ndong, Therond, et Cousin 2020). Très peu d'études intègrent des indicateurs de conservation de la biodiversité ou de régulation des ravageurs (Ndong, Therond, et Cousin 2020 ; Figure V.1).

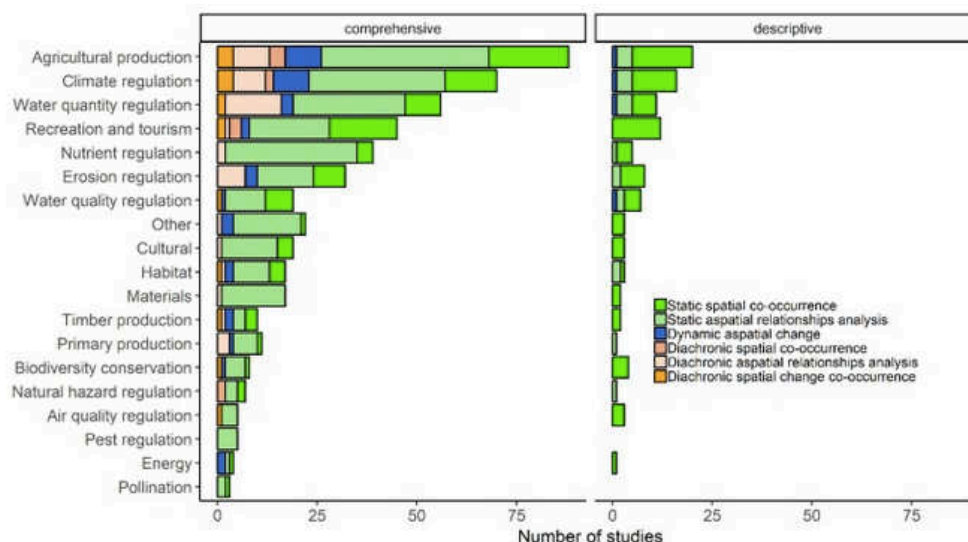


Figure V.1 : Principaux services écosystémiques étudiés dans les études examinées dans la synthèse de la littérature de Ndong, Therond, et Cousin 2020. 'Comprehensive' vs 'descriptive' indique respectivement si les études ont pris en compte les leviers ('drivers') qui sous-tendent les relations ou non (Figure issue de Ndong, Therond, et Cousin 2020).

La plupart des études montrent une relation positive entre les indicateurs d'abondance ou de richesse de nombreux taxons et la multifonctionnalité, dans les écosystèmes naturels ou pour le compartiment sol des agroécosystèmes (Hölting et al. 2019). Les études ont le plus souvent analysé l'influence du changement d'utilisation et de couverture des sols sur la relation biodiversité - multifonctionnalité en utilisant des descripteurs grossiers tels que les zones d'urbanisation, d'agriculture, de déforestation et de prairie. Or pour une même occupation du sol (ex : surfaces cultivées), le niveau de biodiversité peut être très inégal suivant les usages et la gestion qui en sont faits (Barré et al. 2018). Jusqu'à très récemment, quelques études seulement avaient abordé l'influence des systèmes de culture (par exemple, biologique ou conventionnel) et de pratiques moins intensives (par exemple, l'intensité d'usage des intrants) (Ndong, Therond, et Cousin 2020). De nouvelles études sur ce thème ont vu récemment le jour néanmoins (ex: Garland, Edlinger, et al. 2021; Wittwer et al. 2021) et nécessitent d'être poursuivies sur davantage de critères, cultures ou systèmes de culture.

Par exemple Li et al. (2021) ont montré une corrélation positive entre les indicateurs de biodiversité du sol (ex : diversité microbienne du sol) et la multifonctionnalité de l'agroécosystème. Néanmoins, les pratiques des agriculteurs (ex : apport d'engrais, apport de produits phytosanitaires, quantité d'engrais organiques et incorporation des résidus) expliquent 65 % de la variation de la multifonctionnalité, bien davantage que l'indicateur de biodiversité du sol (~20 %) et le pH du sol (~12 %). Cela souligne la nécessité de prendre en compte la gestion des agroécosystèmes dans l'évaluation de la multifonctionnalité.

Une étude récente de Chabert et Sarthou (2020) a comparé les compromis dans la fourniture de 14 indicateurs de services en comparant cinq types de systèmes de culture : en agriculture conventionnelle avec labour (défini comme le système de référence), en travail réduit du sol ou en semis direct et en agriculture biologique avec labour ou en travail réduit du sol (Figure V.2). Les services de régulation y sont généralement plus élevés dans les quatre systèmes alternatifs au système de culture conventionnel, tandis que les services d'approvisionnement diminuent, en particulier en agriculture biologique avec travail réduit du sol. On peut ainsi voir des compromis s'opérer entre systèmes de culture. Des compromis au sein d'un même système peuvent également exister entre différentes variables. Par exemple, en agriculture biologique l'indicateur de santé des blés (maladies fongiques) était moins élevé que celui des féveroles. Néanmoins plusieurs points restent à éclaircir dans les travaux de Chabert et Sarthou (2020). D'une part, peu d'études de ce genre existent et nécessitent d'être renforcées en explorant davantage de contextes pour identifier si ces résultats sont généralisables. D'autre part, le niveau de fourniture de services entre systèmes de culture varie selon le type de culture (blé ou féverole), soulignant la nécessité d'explorer la fourniture de bouquets de services sur différentes cultures. Enfin, comme beaucoup d'autres, cette étude n'a pas pris en compte les services culturels qui bénéficient aux citoyens. Moins de 20 % en effet des études sur la multifonctionnalité prennent en compte les quatre catégories de services (provision, support, régulation et culturel ; Hölting et al. 2019).

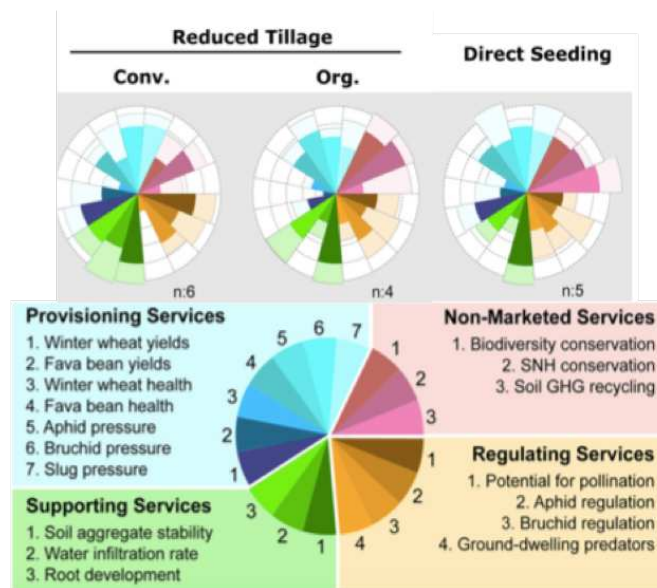


Figure V.2 : Exemple de compromis entre services représenté sous forme de diagramme floral selon le système de culture (issu de Chabert et Sarthou, 2020).

Par ailleurs, de récentes méta-analyses ont montré que la diversification (ex : nombre d'espèces cultivées dans la rotation, habitats non cultivées, recours aux amendements organiques, agroforesterie) favorisait la biodiversité et les services écosystémiques (Beillouin, Ben-Ari, et Makowski 2019; Tamburini et al. 2020). Notamment dans l'étude de Tamburini et al. (2020), 67 % des études montraient un effet positif de la diversification, 23 % montraient un effet neutre et 10 % présentaient un effet négatif. De plus, la biodiversité et les services de régulations des bioagresseurs étaient étudiés dans peu d'études, mais présentaient en majorité une réponse positive à la diversification des cultures et à la présence d'habitats non cultivés dans ou à proximité de la parcelle. Ces paramètres sont moins pris en compte dans la classification la plus courante des systèmes de culture (biologique, conventionnel, conservation). En effet, des agriculteurs d'un même système de culture peuvent diversifier le nombre d'espèces cultivées dans l'espace et dans le temps à des degrés divers.

Cela souligne le besoin d'explorer la contribution à la multifonctionnalité de systèmes de cultures reposant sur la diversification, selon une description complémentaire à celle basée sur la classification « biologique – conventionnel – conservation ».

1.2. Tour d'horizon des typologies de systèmes de culture

De manière générale, les systèmes de culture sont majoritairement décrits selon les catégories classiques, à savoir agriculture biologique, de conservation des sols, intégrée ou conventionnelle, ou par des combinaisons de quelques pratiques (ex : *pas d'insecticide + labour* ou *travail réduit du sol*, ou encore *pas de travail du sol + herbicides* ou *couvert végétal* ; Hanson, Smith, et Hedlund 2015; Barré

et al. 2018). On retrouve ainsi dans la littérature majoritairement des études opposant l'agriculture biologique à l'agriculture conventionnelle (Bengtsson, Ahnström, et Weibull 2005 ; Holzschuh, Steffan-Dewenter, et Tschardt 2008 ; Crowder et al. 2010 ; Krauss, Gallenberger, et Steffan-Dewenter 2011 ; Tuck et al. 2014 ; Djoudi et al. 2018 ; Muneret et al. 2018). D'autres études vont un peu plus loin dans la dichotomie et comparent des systèmes biologiques à des systèmes conventionnels et/ou intégrés (Porcel et al. 2013; Pfiffner et Luka 2003) ou des systèmes conventionnels à des systèmes en agriculture de conservation des sols ou en techniques culturales simplifiées (Tamburini et al. 2016). En revanche, très peu d'études prennent en compte simultanément les systèmes en agriculture biologique, de conservation, conventionnel et/ou intégrés (mais voir Chabert et Sarthou 2017).

Par ailleurs, cette typologie montre des limites. Par exemple, dans une étude menée par Puech et al. (2014), les auteurs ont montré que les agriculteurs en agriculture biologique pratiquent un travail du sol plus fréquent, des taux de semis plus élevés et des rotations de cultures plus longues que les agriculteurs conventionnels, mais que ces pratiques varient fortement au sein de chaque système agricole. Ces gradients de pratiques agricoles suggèrent que la gestion est parfois être plus similaire entre certaines exploitations biologiques et conventionnelles qu'entre exploitations d'un même système agricole. En effet, certains agriculteurs conventionnels adoptent des pratiques biologiques sans être certifiés (Puech et al. 2014). Ainsi, au-delà de la simple dichotomie agriculture biologique vs agriculture conventionnelle, la prise en compte de pratiques plus détaillées pourrait permettre une compréhension plus fine des systèmes agricoles et de leurs effets sur la biodiversité (Hole et al. 2005). Cette prise en compte plus détaillée des pratiques pourrait permettre une meilleure appréhension du rôle de l'agriculture biologique dans le service de régulation des ravageurs, dont la moitié des études rapportent un effet neutre (Tamburini et al. 2020; mais voir Muneret et al. 2018). En revanche, la grande majorité des études montrent un effet positif de la diversification des cultures et des habitats non cultivés sur la régulation des ravageurs (Tamburini et al. 2020).

Un autre cadre de définition des systèmes de culture a été proposé par Théron et al. (2017) et est très complémentaire à la classification habituelle des systèmes de culture dans l'évaluation de certains services. Les auteurs ont distingué trois types de systèmes qui diffèrent par leur recours aux services écosystémiques et aux intrants externes :

- **Systèmes basés sur des intrants chimiques ('*Chemical-based farming systems*') :** rotation simplifiée, fertilisants et pesticides de synthèse, cherchant à optimiser les intrants en fonction des besoins de la culture et à limiter les pollutions (ex : sélection variétale, agriculture de précision, application des normes réglementaires nitrates).
- **Systèmes basés sur des intrants biologiques ('*Biological-based farming systems*') :** substitution des intrants de synthèse par des intrants d'origine biologique comme les engrais

organiques, les biostimulants, les organismes de biocontrôle (lutte biologique classique ou inondative) mais conservant des rotations courtes.

- **Systèmes basés sur la biodiversité (*'Biodiversity-based farming systems'*)** : diversification des espèces cultivées (couverts d'interculture, allongement de la rotation, bords de champ diversifiés), couverture du sol et minimisation des perturbations mécaniques et chimiques sur les processus biologiques bénéfiques (ex : régulations biologiques) dans le but de faire cohabiter la biodiversité cultivée et spontanée et de générer des services écosystémiques.

Les systèmes basés sur des intrants chimiques peuvent donc regrouper des agriculteurs conventionnels, intégrés et certains agriculteurs ayant recours au travail du sol simplifié et ne mobilisant pas la biodiversité (ex : Techniques Culturelles Simplifiées). Les systèmes basés sur des intrants biologiques peuvent concerner certains agriculteurs en label AB mais diversifiant peu leurs cultures. Enfin les systèmes basés sur la biodiversité dépassent la classification la plus commune séparant agriculture de conservation des sols et agriculture biologique et les réunissent ici. Néanmoins, ce travail conceptuel n'a à ma connaissance pas été mobilisé dans l'évaluation de la multifonctionnalité des systèmes de culture à partir d'un réseau de parcelles.

Les questions de recherche posées par ce chapitre sont :

- (i) Les systèmes de culture alternatifs (ex : agriculture biologique, de conservation des sols, diversifiés) permettent-ils d'assurer des compromis plus équilibrés entre les fonctions que des systèmes basés sur des intrants ? Quel est leur profil de multifonctionnalité respectif ?
- (ii) L'ajout d'une bande fleurie permet-elle d'accroître le profil de multifonctionnalité, même sur des systèmes déjà favorables à la biodiversité ?

De manière générale des compromis sont attendus entre le service d'approvisionnement et les indicateurs de biodiversité, avec une baisse du rendement des systèmes peu intensifs en intrants favorables à la biodiversité. Des compromis sont également attendus entre les services d'approvisionnement et culturels. En effet, les parcelles agricoles avec du sol nu, peu de diversité intra-parcellaire et à l'échelle de la saison culturale ont été moins appréciées esthétiquement et seraient plus associées à des systèmes à forte intensité de gestion (Chapitre 4).

2. Méthodologie

2.1. Parcelles et systèmes de culture retenus pour l'évaluation de la multifonctionnalité

La première décision a concerné le choix de la culture d'étude. Le niveau de fourniture de services entre systèmes de culture pour un indicateur donné peut varier selon le type de culture étudiée (blé ou féverole, Chabert et Sarthou 2020). Cette précédente étude nous conduit à ne pas agréger les indicateurs entre cultures, afin que des effets de 'compensation' entre fonctions ne masquent pas les effets systèmes sur certaines composantes. Nous sommes donc confrontés au fait que les systèmes de culture suivis sur chacune des cultures ne sont pas les mêmes. Seuls sept agriculteurs ont des relevés effectués sur les deux cultures (un en AB, quatre en AC, un en conventionnel, et un qui s'est converti pendant l'étude). Au sein de notre réseau d'agriculteurs, très peu d'agriculteurs en AB (2) ont cultivé du colza suite à des échecs d'implantation (sécheresses automnales et dégâts d'insectes). A l'inverse, de nombreux agriculteurs en AB (11) ont cultivé de la féverole et relativement peu en agriculture conventionnelle (6). De plus, les agriculteurs conventionnels ont tous implanté de la féverole de printemps contrairement aux agriculteurs en AB qui ont majoritairement semé de la féverole d'hiver. Les agriculteurs de conservation ont quant à eux implanté à la fois des féveroles d'hiver et de printemps. Enfin, seule une bande était attenante à une parcelle de féverole en agriculture de conservation des sols, six en agriculture biologique (dont une seule sur féverole de printemps) et trois en agriculture conventionnelle (sur féverole de printemps). Dans la mesure où le développement de certains organismes dépend de la saison d'implantation (ex : pour le nombre de syrphes Chapitre 2.B et de bruches – résultats non montrés), nous avons fait le choix de ne pas agréger les deux types de féverole ensemble. Par conséquent, nous avons dû retirer les agriculteurs avec des effets confondants systèmes - cultures et les agriculteurs dont les systèmes de culture sont insuffisamment représentés dans notre jeu de données ou en conversion sur l'une ou l'autre culture. Nous avons donc décidé de nous focaliser sur les faisceaux de services générés en agriculture conventionnelle pour la culture de colza et en agriculture biologique pour la culture de féverole d'hiver, associé à une bande fleurie ou non dans les deux cas.

Pour le colza, nous explorerons deux typologies différentes. Une première basée sur une dichotomie entre agriculture conventionnelle et de conservation des sols, et une seconde basée sur le travail conceptuel de Thérond et al. (2017), séparant les systèmes conventionnels traditionnels de ceux reposant sur la biodiversité et la diversification du système, avec ou sans bande fleurie (Figure V.3). Trois espèces cultivées dans la rotation correspondent au triptyque colza – blé – orge. Une quatrième espèce indique généralement l'insertion d'une légumineuse (pois ou féverole), importante dans la diversification. Les systèmes cultivant plus de cinq espèces sur huit ans sont considérés comme fortement diversifiés. Ces trois classes nous permettent de bien distinguer nos agriculteurs. Nous avons considéré les agriculteurs mettant parfois ou toujours des couverts d'interculture et dont la succession sur huit ans comprenait

quatre cultures ou plus comme des systèmes diversifiés. Ces systèmes sont soit sans bande fleurie (SBB), soit combinés à une bande fleurie (SBB+). Les systèmes sans bande fleurie, ne mettant presque jamais de couverts d'interculture en place et dont la succession ne comprend que trois ou quatre espèces cultivées sont considérés comme des conventionnels (CAU).

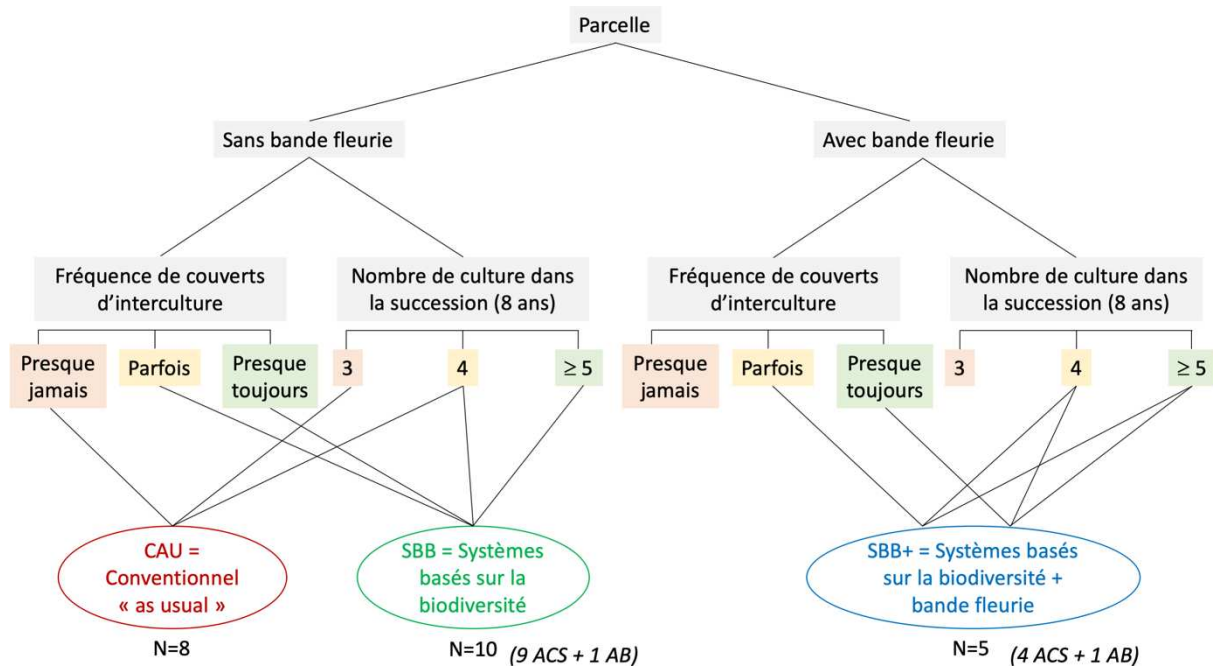


Figure V.3 : Arbre de décision pour classer les parcelles dans des stratégies s'appuyant sur la typologie proposée par Théron et al. 2017. ACS = agriculteur de conservation des sols ; AB = agriculteur biologique.

2.2. Indicateurs de régulations biologiques

Pour le colza, nous utiliserons les données du Chapitre 2.A portant sur les taux de parasitisme des altises et des méligèthes comme indicateurs de régulations biologiques. Comme le parasitisme est un processus différé dans le temps et dans l'espace, nous utiliserons également l'activité-densité des prédateurs épigés (somme des carabes, opilions, araignées, staphylins, chilopodes) relevés dans les zones témoins des parcelles suivies lors de l'expérience 'cage d'exclusion' du Chapitre 3 comme proxy d'un potentiel de régulation biologique par les prédateurs épigés.

Pour la féverole d'hiver, nous utiliserons les données du Chapitre 2.B portant sur la régulation des pucerons. Nous inclurons le taux de parasitisme des pucerons verts et le potentiel de prédation des syrphes et des coccinelles. Ce potentiel de prédation a été calculé sur la base du nombre d'individus observés au stade prédateur (c.à.d. larve et puppe pour les syrphes et larve, nymphe et adulte pour les

coccinelles), multiplié par le nombre de pucerons pouvant être consommés¹², le tout divisé par le nombre de pucerons total. Ce calcul a été réalisé en moyennant les observations issues des trois dates de comptage.

Nous avons également inclus le taux de parasitisme moyen des bruches (voir le Matériel et Méthode général, section 4.5 p.69).

2.3. Indicateurs des services culturels

A l'issue de l'enquête sur la perception esthétique des parcelles agricoles (Chapitre 4) nous avons dégagé quelques éléments clefs pour calculer un potentiel culturel des parcelles de colza du réseau d'agriculteurs. L'aspect esthétique des parcelles contribue plus largement à la qualité paysagère. Nous avons mis en avant l'importance de la présence d'un couvert d'interculture, de la couverture du sol et de la diversité végétale au sein de la parcelle (c.à.d. diversité cultivée ou adventices) ou au sein des bandes fleuries (c.à.d. diversité non cultivée).

A partir de ces résultats, nous avons pris en compte la fréquence de la mise en place de **couverts d'interculture** avant les cultures semées en octobre-novembre à l'échelle de l'exploitation. En nous basant sur les enquêtes réalisées annuellement chez les agriculteurs depuis 2018 portant sur leur logique système de culture en général, et sur les pratiques réalisées des itinéraires techniques des parcelles suivies, nous avons distingué trois niveaux de recours aux couverts d'intercultures : (1) systématiquement, où les agriculteurs vont au-delà de ce qui est imposé par la réglementation, (2) parfois, et (3) jamais. Pour que cette information ne soit pas affectée par la fréquence d'intercultures longues (dépendante de la rotation de l'agriculteur), nous n'avons pris en compte que les intercultures courtes entre deux cultures d'automne. Nous attribuons un point lorsque l'agriculteur ne met presque jamais de couvert d'interculture, deux points lorsque c'est parfois et trois points pour presque toujours (Tableau V.1).

Nous avons choisi de prendre en compte s'il y a **travail du sol ou non** sur les parcelles suivies pour rendre compte de la couverture du sol puisque cela détermine pour partie les états du milieu perçu (ex : espacement des inter-rangs, densité de la culture, présence de résidus). Les répondants du questionnaire ont préféré l'absence de travail du sol au sol nu, sans distinction entre labour ou travail superficiel. Les parcelles sans travail du sol se voient donc attribuer 2 points contre 1 point pour les parcelles avec travail du sol (afin d'éviter les 0).

¹² Les syrphes *Eupeodes corollae* (très répandue en Europe) consomment en moyenne 126 pucerons par jour, *Sphaerophoria ruepellii* 26 et *Epysirphus balteatus* 31 (Pekas et al. 2020). Nous avons retenu la moyenne de 61 pucerons par jour (moyenne des trois espèces de syrphes).

La coccinelle *Adalia bipunctata* consomme en moyenne 118 pucerons par jour à l'état larvaire et 83,5 à l'âge adulte (moyenne mâles et femelles) (Hallett et al. 2014).

Les deux indicateurs ‘interculture’ et ‘travail du sol’ ont été additionné pour donner un score sur 5 car ils reflètent tous deux un degré de couverture du sol (Tableau V.1).

Pour rendre compte de la **diversité végétale dans les parcelles de colza**, nous avons calculé la densité d’**adventices** à partir des relevés effectués lors de la mesure du parasitisme des altises (Chapitre 2.A). Nous avons calculé la somme des recouvrements par espèce et par distance, puis moyenné les valeurs des deux distances par parcelle. Les valeurs sont regroupées en cinq classes selon un découpage par quartile. Les parcelles avec un recouvrement <1% se sont vu attribuer 1 point, puis un point supplémentaire par quartile (Tableau V.1). La diversité végétale est aussi représentée par les **cultures associées** qui ont été évaluées favorablement dans l’enquête. À partir des assolements des agriculteurs entre les années 2019 et 2021, nous avons calculé la proportion moyenne de la sole de chaque exploitation cultivée avec des associations de cultures. La distribution de ces proportions est divisée en quartiles pour déterminer le nombre de points attribués à chaque agriculteur (Tableau V.1). **Les deux indicateurs de diversité végétale ont été moyennés pour donner un score final sur 5 (effet de compensation entre diversité associée cultivée ou non).**

Pour les parcelles de féverole, faute de relevé d’adventices dans la parcelle, seule la proportion de surface en cultures associées dans l’assolement rendra compte de la diversité végétale.

Les indicateurs du potentiel culturel de la parcelle ‘couverture du sol’ et ‘diversité végétale’ ont été agrégés en les sommant, donnant un score final sur 10.

Concernant les **bandes fleuries**, nous avons retenu le nombre d’espèces dans la bande fleurie. Celui-ci a été obtenu à partir des relevés botaniques, effectués en juin 2021, de l’ensemble des espèces présentes dans les bandes dans un quadrat de 45 m², placé dans une zone représentative de la bande. Les valeurs sont regroupées en classes selon un découpage par quartile. Les parcelles témoins (sans bande) se sont vu attribuer 1 point, puis un point supplémentaire par quartile (Tableau V.1).

Tableau V.1 : Indicateurs utilisés pour calculer un potentiel esthétique des parcelles agricoles.

		Indicateurs	Code	Points
Parcelle	Couverture du sol	Interculture	Quasiment jamais	1
		<i>Fréquence de la mise en place de couverts d'interculture</i>	Parfois	2
			Quasiment toujours	3
		Travail du sol	Oui	1
		<i>Désherbage mécanique ou chimique</i>	Non	2
Diversité végétale	Densité d'adventices (%)	< 1		1
]1 – 3,7]		2
]3,7 – 6,1]		3
]6,1 – 13,9]		4
		> 13,9		5
		Pourcentage moyen de la sole associée (%)	Colza	Féverole
	0	0	1	
]0-3,9]]0-1,4]	2	
]3,9-17]]1,4-2,7]	3	
]17-20,3]]2,7-11,9]	4	
	>20,3	> 11,9	5	
Bande fleurie	Diversité	Richesse spécifique	0	1
		<i>Nombre d'espèce</i>]26-30]	2
]30-34]	3
]34-39]	4
			>39	5

2.4. Indicateurs de performances agronomiques et économiques

Comme **indicateur de production** nous avons utilisé le **rendement** du colza et de la féverole, communiqués par les agriculteurs lors des enquêtes sur leurs relevés d'itinéraires techniques.

Nous avons également intégré le taux de grains bruchés en féverole comme indicateur de qualité de la production.

Concernant la partie économique, l'objectif est de comparer les marges obtenues entre systèmes de culture en fonction des techniques culturales mises en œuvre pendant la saison de culture, c.-à-d., de la préparation du lit de semences à la récolte de la culture, mais sans tenir compte des stratégies d'achat (ex : prix en coopératives) ou de débouchés (ex : huilerie à la ferme). Nous avons calculé une **marge semi-nette**^{Encadré 5} **tenant compte des bénéfices issus de la vente de la culture et des coûts de production**. Comme dans le cas de la démarche du réseau DEPHY, elle ne tient cependant pas compte de la stratégie d'équipement de l'exploitation (dimensionnement des outils), ni de la stratégie de commercialisation spécifique (stockage à la ferme, marchés de niche). Les aides perçues ne sont pas non plus prises en compte car notre intérêt est de comparer des stratégies d'itinéraires techniques.

Ces marges ne reflètent donc pas les revenus réels de l'agriculteur mais nous permettent de comparer des systèmes de culture entre-eux, en fonction des techniques culturales employées.

Nous avons calculé le **produit brut** du colza à partir du rendement déclaré et d'un prix moyen de vente basé sur le cours du marché en 2019 et 2020. Celui-ci était fixé à 370 €/tonne en agriculture conventionnelle et 800 €/tonne en agriculture biologique. Pour la féverole d'hiver, le prix de vente était fixé à 420 €/tonne en agriculture biologique.

Les charges de mécanisation (€/ha) ont été calculées sur la base des données utilisées dans l'outil CRITER 5.4¹³ qui répertorie le coût des passages d'engins agricoles tels que le coût d'un passage de déchaumage disque, de herse étrille ou encore d'un passage pour engrais minéral liquide (Annexe 11 du Manuel d'utilisateur). Nous n'avons gardé qu'un scénario, celui d'un coup d'utilisation moyen. Nous avons calculé les charges de mécanisation en tenant compte du coût des opérations de préparation du lit de semence (ex : charrue, déchaumage disque), du coût du passage du semis (direct ou associé à une herse), du coût d'un passage de pulvérisateur et d'apport d'engrais minéral ou organique (liquide ou minéral).

Les charges opérationnelles (€/ha) ont été calculées en tenant compte du coût des semences, des engrais organiques ou minéraux, des produits phytosanitaires et de la consommation de fioul. Nous avons gardé le prix du fioul indiqué dans CRITER (0,8 €/L).

Dans notre cas, sur culture de colza, le coût de séchage du grain, d'irrigation ou de main-œuvre ne sont pas pertinents et non pas été intégrés dans les calculs.

Encadré 5 : Détails du calcul de la marge semi-nette

Marge semi-nette (€/ha/an) = Produit brut – (charges de mécanisation + charges opérationnelles)

Produit brut = Somme perçue par la vente de la culture

Charges de mécanisation = coût des passages d'engins

= \sum (coût horaire d'utilisation de l'outil / performance de travail de l'outil)

Charges opérationnelles = engrais + produits phytosanitaires

= coût semence + engrais + produits phytosanitaires + consommation de l'outil \times prix du fioul + coût séchage grain + dose irrigation \times coût irrigation

+ nb heure main d'œuvre occasionnelle (/ha) \times coût MO

¹³ L'outil CRITER a été conçu pour caractériser les performances de systèmes de culture, par le calcul de critères économiques, sociaux et environnementaux de résultats de durabilité élémentaires. <http://wiki.inra.fr/wiki/deximasc/package+MASC/CRITER>

Pour le **coût des semences**, nous avons tenu compte de la densité de semis (et du Poids de Mille Grains des variétés¹⁴, Terres Inovia 2020) et du prix des semences selon si elles étaient certifiées ou de ferme. Pour le colza, nous avons affecté un prix unique de 12 €/100 000 graines pour les semences achetées (communication personnelle, S. Cadoux) et de 0,16 €/100 000 graines pour les semences de ferme. Le prix pour les semences de ferme a été obtenu à partir de la perte associée à la vente de la culture à 370 €/tonne. Lorsque le colza était associé (le plus souvent avec des mélanges de trèfles, fenugrec, lentille et vesce), un coût moyen de 50 €/ha de mélange semé a été affecté (Cadoux et Sauzet, 2016). Pour le sarrasin (un agriculteur bio de concerné), le coût est de 80 €/ha à 39 kg/ha. Enfin, lorsque le colza était associé avec de la féverole (semences de ferme de féverole de printemps dans la totalité des cas) nous avons affecté le coût de 12 €/100000 graines (coût de la non vente de la culture de féverole au prix de 270 €/tonne).

Pour les féveroles, nous avons affecté un prix unique de 43 ou 36 €/100000 graines (communication personnelle, S. Cadoux), respectivement pour de la semence de féverole d'hiver ou de printemps achetée, et de 12 €/100000 graines pour les semences de ferme. Le prix pour les semences de ferme a été obtenu à partir de la perte associée à la vente de la culture à 270 €/tonne.

Pour le **coût des engrais et des produits phytosanitaires** nous avons généré un référentiel de prix unique. Nous nous sommes basés sur des sources de la littérature grise (Guide Phytos 2014-2015, Chambre d'agriculture interdépartementale Île-de-France ; Référentiel des produits phytosanitaires grandes cultures, Janvier 2020, Chambre d'agriculture Saône et Loire ; Bulletin fertilisation azotée 2014-2015, Chambre d'agriculture interdépartementale Île-de-France), des communications personnelles de coopératives agricoles de la région et des agriculteurs du réseau. Nous avons ensuite calculé les coûts d'intrants selon la dose apportée et le prix du produit concerné. L'ensemble des applications de produits phytosanitaires et d'engrais effectuées au cours de la saison culturale ont été additionnées.

Concernant les bandes fleuries, nous n'avons pas calculé de coût direct d'implantation et de gestion car le coût de semis a été pris en charge par l'Inrae et la gestion ne concerne qu'une ou deux fauches par an. Nous avons cependant retranché de la marge semi-nette l'emprise de la surface occupée par la bande fleurie par rapport à la surface totale de la parcelle qui entraîne une absence de production sur cette surface et un 'manque à gagner'. La perte associée sur la marge semi-nette est généralement inférieure à une dizaine d'euros par hectare.

¹⁴ Lorsque le Poids de Mille Grains de la variété n'était pas renseigné, nous lui avons attribué un poids moyen de 4,4 g pour 1000 grains.

2.5. Indicateurs de biodiversité

A partir des piégeages barber réalisés dans les zones témoins de l'expérimentation avec les cages d'exclusion (Chapitre 3) nous avons calculé l'indice de Shannon pour les communautés de carabes, d'araignées et d'oiseaux. L'indice de Shannon permet d'exprimer la diversité spécifique d'un milieu en tenant compte du nombre d'espèces (richesse spécifique) et de la répartition des abondances entre espèces (équitabilité). Il se calcule ainsi :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

i = une espèce de la parcelle

S = richesse spécifique

p_i : Proportion d'abondance d'une espèce i sur l'effectif total toutes espèces confondues: $p(i) = n_i / N$ où n_i est le nombre d'individus pour l'espèce i et N est l'effectif total.

Cet indicateur n'est disponible que pour la culture de colza et pas pour la féverole.

Un résumé des indicateurs de fonctions issu de chaque chapitre est présenté dans la figure V.4.

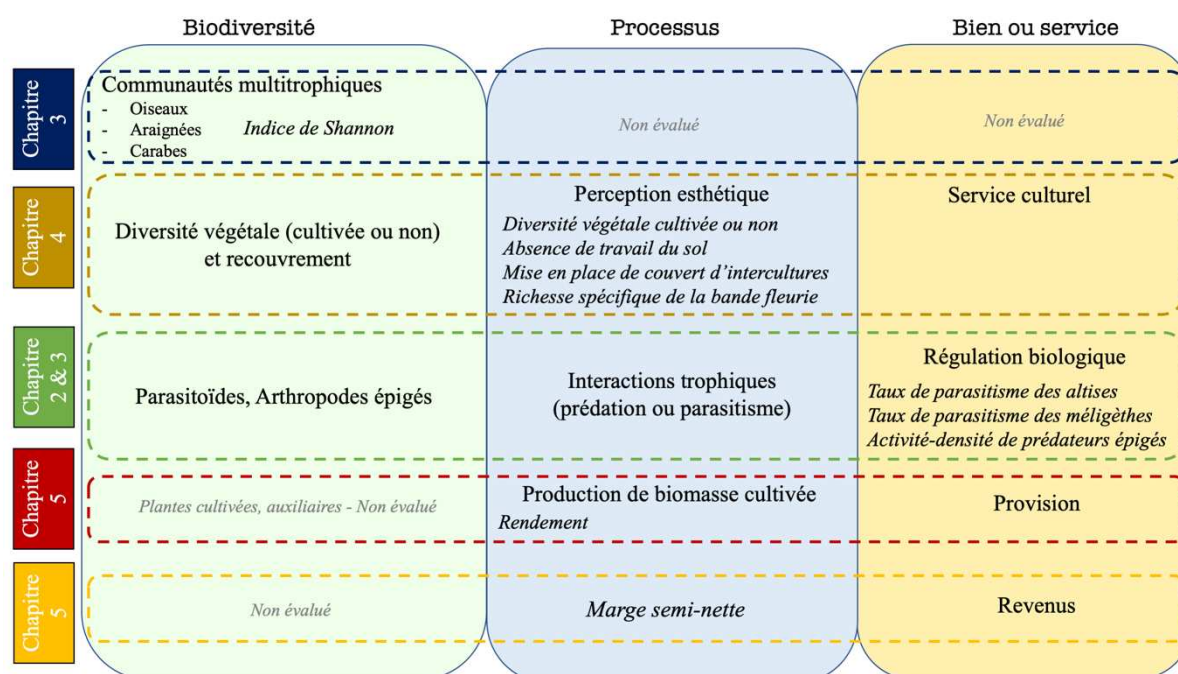


Figure V.4 : Résumé des indicateurs (en italique) de processus qui sous-tendent les biens et services écosystémiques produits utilisés dans l'évaluation de la multifonctionnalité des systèmes de cultures. Les chapitres de cette thèse dont les données sont issues sont indiqués sur la gauche.

2.6. Radars

Pour évaluer la multifonctionnalité des systèmes de culture combinés à la mise en place d'une bande fleurie, nous avons préalablement borné les données entre 0 et 1 en soustrayant le minimum et en divisant par le maximum de toutes les observations pour une variable donnée.

Valeur normalisée : $\frac{Valeur - Minimum}{Maximum - Minimum}$

Cette transformation préserve la forme de la distribution de chaque variable tout en les rendant facilement comparables sur la même "échelle".

La moyenne normalisée de chaque indicateur par système de culture et avec ou sans bande fleurie est représentée par un point sur les radars.

Nous n'utiliserons ici qu'une approche descriptive visuelle de la multifonctionnalité grâce à l'utilisation de radars (package ggiraphExtra, Moon, 2018) pour représenter les niveaux moyens de fonctions atteints par indicateur. La variabilité n'étant pas représentée sur les radars (seule la moyenne par groupe), nous ne comparerons que les grandes tendances qui semblent discriminer les systèmes de culture en s'appuyant sur le nombre de fonctions dépassant le seuil de 0,6 (en valeur normalisée) et inférieures au seuil de 0,4 (voir ANNEXE 3 pour le détail des valeurs brutes moyennes par système de culture adossé ou non à une bande fleurie pour chaque indicateur).

3. Résultats

3.1. Multifonctionnalité des systèmes de culture reposant sur la biodiversité avec ou sans bande fleurie

L'aire du radar pour les systèmes conventionnels 'classique' (CAU) n'a des valeurs élevées (> 0,6) que pour deux catégories (rendement, Shannon oiseaux) et quatre indicateurs sont en-dessous du seuil de 0,4 (Figure V.1).

Les niveaux de fonction atteints dans les systèmes conventionnels (CAU) sont proches de ceux atteints dans les systèmes basés sur la biodiversité et sans bande fleurie (SBB), excepté pour le service culturel rendu par la parcelle, plus faible, et pour le rendement, plus élevé (Figure V.1).

L'aire du radar pour les systèmes basés sur la biodiversité et comprenant une bande fleurie pérenne (SBB+) est mieux répartie sur les différents indicateurs. Cinq indicateurs sont au-dessus de 0,6 (indicateurs de biodiversité pour les trois taxons et indicateurs de services culturels) et seulement un est en-dessous de 0,4 (taux de parasitisme des méligèthes dans les indicateurs de régulation biologique ; Figure V.5).

Les marges semi-nettes, les taux de parasitisme des méligèthes et les indices de Shannon des communautés d'araignées sont plutôt similaires entre les trois types de systèmes étudiés.

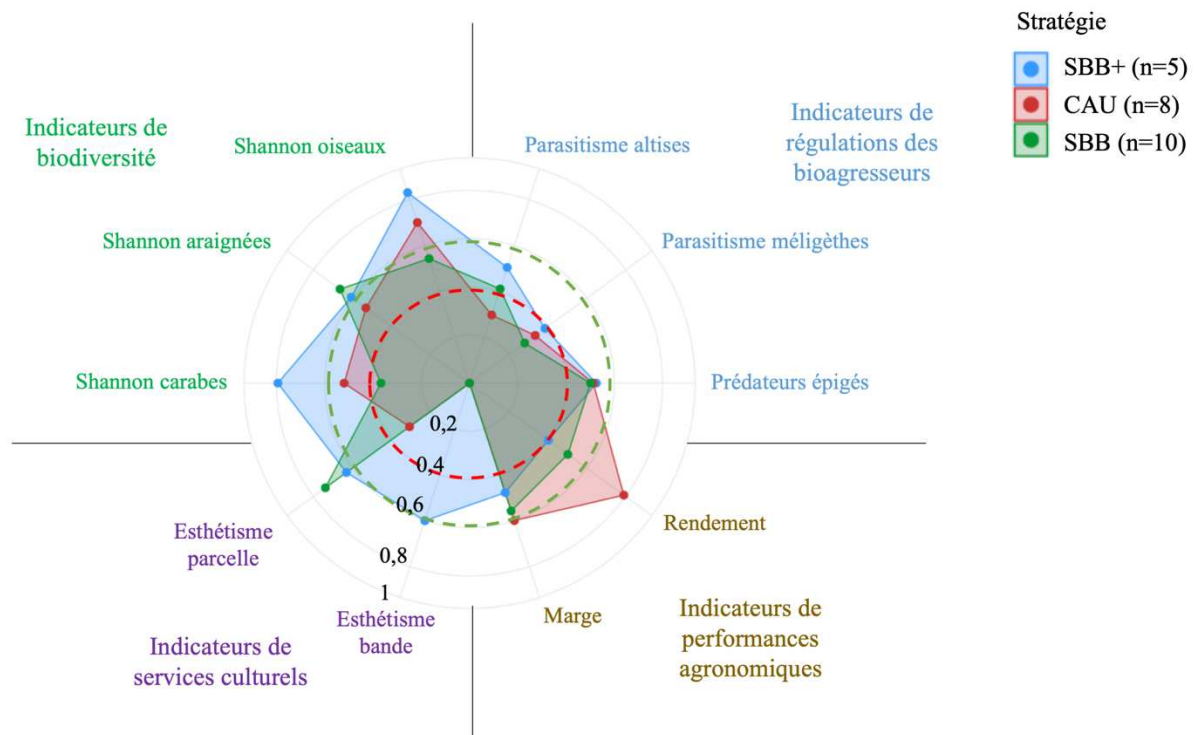


Figure V.5 : Radar de la multifonctionnalité de systèmes de cultures. SBB+ : Systèmes basés sur la biodiversité avec une bande fleurie ; SBB : Systèmes basés sur la biodiversité mais sans bande fleurie ; CAU « *conventional as usual* » : Systèmes conventionnels non basés sur la biodiversité et sans bande fleurie.

3.2. Multifonctionnalité des systèmes de culture avec ou sans bande fleurie

Le profil de multifonctionnalité des systèmes de culture en ACS ou en conventionnel sur colza est plutôt similaire pour les indicateurs de régulations biologiques et de biodiversité. En revanche, les systèmes en ACS présentent de meilleures performances pour l'indicateur de service culturel rendu par la parcelle, tandis qu'ils sont moins performants pour les indicateurs de performance agronomique et économique (ACS : $<0,6$; Conventionnel : $>0,6$; Figure V.6).

L'indicateur de potentiel culturel rendu par l'aspect esthétique des bandes fleuries au travers de leur diversité en espèce est plus élevé en ACS qu'en conventionnel, eux-mêmes plus élevés qu'en AB. L'indicateur de potentiel culturel rendu par l'aspect esthétique des parcelles agricoles est plus élevé en ACS, qu'en AB et en conventionnel (Figure V.6).

En système conventionnel nous observons de manière générale peu de différence de la présence ou non d'une bande fleurie sur les valeurs des différents indicateurs. Cependant, l'indice de diversité de

Shannon des communautés d'oiseaux semble plus élevé en l'absence d'une bande fleurie ($0,72 \pm 0,20$) et dépasse le seuil de 0,6 contrairement à la présence d'une bande fleurie ($0,54 \pm 0,12$; Figure V.6).

A l'inverse, la présence d'une bande fleurie en ACS semble améliorer la multifonctionnalité car les notes sont globalement plus élevées et mieux réparties sur l'ensemble des indicateurs (Figure V.6). En effet, trois indicateurs sont au-dessus de 0,6 – culturels et de biodiversité – et aucun sous le seuil de 0,4. En particulier, ces systèmes de culture semblent augmenter l'indice de Shannon des oiseaux et des carabes ($>0,6$), et les taux de parasitisme des altises (0,5). En revanche, les systèmes en ACS sans bande fleurie présentent eux-aussi de bons niveaux pour les indicateurs culturels et de biodiversité (trois indicateurs $>0,6$) mais trois autres indicateurs sont sous le seuil de 0,4, dont ceux de régulations biologiques.

En AB (féverole), presque aucune fonction ne dépasse le seuil de 0,6, qu'il y ai la présence d'une bande fleurie ou non. Les niveaux de fonctions atteints pour les indicateurs de régulations biologiques sont plutôt similaires, excepté pour le ratio prédateurs-proies syrphes-pucerons fortement amoindri dans les parcelles adjacentes à une bande fleurie (Figure V.6). Les indicateurs de performances agronomiques et économiques (marge et rendement) augmentent dans les parcelles adjacentes à une bande fleurie et dépassent le seuil de 0,4 contrairement aux parcelles sans bande fleurie. En revanche, le taux de grains bruchés était supérieur dans les parcelles adjacentes à une bande fleurie et indique une mauvaise qualité de la récolte (Figure V.6).

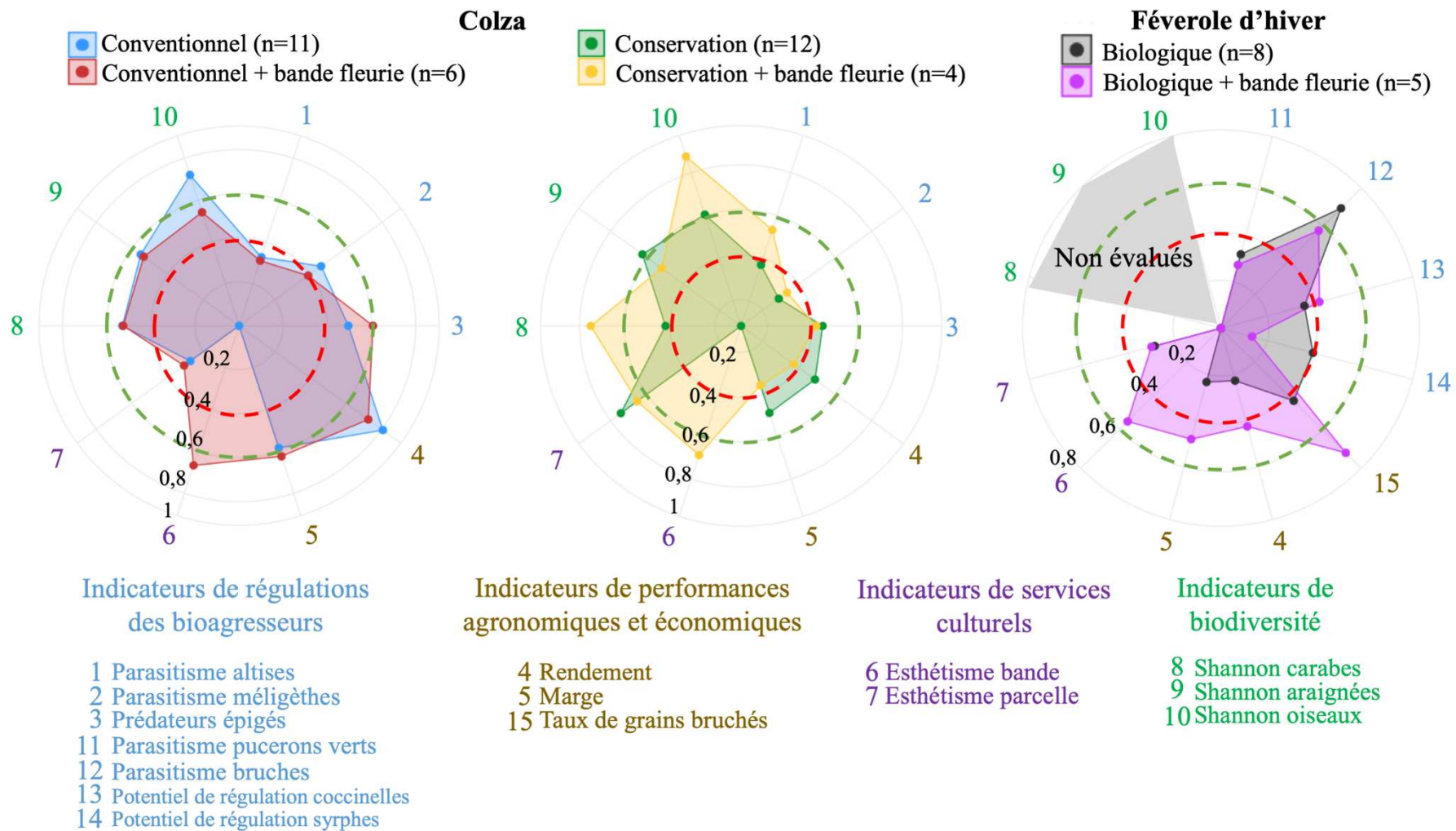


Figure V.6 : Radar de la multifonctionnalité des systèmes de culture associés ou non à une bande fleurie en agriculture conventionnelle ou de conservation des sols en colza et en agriculture biologique en féverole d'hiver.

4. Discussion

4.1. Multifonctionnalité et bouquets de services rendus par les systèmes de cultures alternatifs

Les systèmes de culture alternatifs, SBB ou ACS, ne présentent pas un profil de multifonctionnalité plus équilibré que les systèmes conventionnels ou CAU mais se répartissent différemment sur certaines fonctions.

Les systèmes de culture en ACS ou reposant sur la biodiversité (SBB) ont été favorables au service culturel à travers l'appréciation esthétique des parcelles agricoles. Les systèmes de culture conventionnels ont toujours montré des rendements supérieurs aux autres systèmes, tandis que certains systèmes de culture alternatifs tendent à avoir des marges semi-nettes équivalentes. En revanche, peu d'effet des systèmes de culture, indépendamment de la typologie utilisée, sont visibles sur les indicateurs de régulations biologiques. Ceci est cohérent avec les résultats des Chapitres 1 et 2 où nous avons pu mettre en évidence d'effet des systèmes de culture.

De manière générale, il n'y a pas eu de compromis fort entre les indicateurs de biodiversité et ceux de performances agronomiques et économiques puisque les systèmes conventionnels ou reposant sur des intrants ont présenté des valeurs relativement élevées à la fois pour les indicateurs de performances agronomiques et de biodiversité. Étonnamment, les systèmes de culture peu perturbés en ACS n'ont pas semblé plus favorables aux indicateurs de biodiversité que les systèmes de culture conventionnels.

Les systèmes de culture moins performants sur le plan agronomique et économique, comme par exemple les systèmes de culture en ACS ou basés sur la biodiversité, étaient plus performants sur le service culturel, et inversement pour les systèmes de culture conventionnels. Ainsi, **les indicateurs de service culturel rééquilibrent les performances de certains systèmes de culture**. Ce sont donc des indicateurs intéressants, de par leur complémentarité avec les autres couramment employés.

L'ajout d'une bande fleurie dans les systèmes de culture reposant sur la biodiversité (avec parfois ou toujours des couverts d'interculture et plus de quatre espèces cultivées sur 8 ans), favorisent la multifonctionnalité par une meilleure répartition des niveaux atteints sur les diverses fonctions (c.à.d. des niveaux moyens à élevés sur un peu toutes les catégories). Une précédente étude a montré que les systèmes de culture biologique ou de conservation des sols ne fournissaient pas un grand nombre de fonctions à de forts niveaux, mais plutôt une meilleure diversité de fonctions à des niveaux plus modérés (Wittwer et al. 2021). Dans notre étude, nous montrons que c'est **la combinaison de systèmes de culture reposant sur la gestion de la biodiversité, à la fois dans les parcelles et ses abords, qui présente le profil de multifonctionnalité le plus équilibré**.

4.2. Multifonctionnalité des systèmes de culture avec ou sans bande fleurie

4.2.1. Indicateurs de biodiversité

La courbe du radar de multifonctionnalité pour les systèmes conventionnels en colza avec ou sans bande fleurie diffère peu (excepté pour l'indice de Shannon des oiseaux plus élevé en l'absence d'une bande fleurie). De plus, l'effet de la bande fleurie en ACS et dans les systèmes basés sur la biodiversité semble varier selon les taxons considérés et positif seulement pour les oiseaux et les carabes. Ces résultats ne concordent qu'en partie avec ceux du Chapitre 1 sur céréales d'hiver. D'une part, l'effet des bandes fleuries en conventionnel sur les oiseaux était à l'inverse positif, mais ne reposait que sur deux couples de parcelles. D'autre part, on retrouve l'effet plutôt positif des bandes fleuries en ACS sur les oiseaux et les carabes mais pas sur les araignées. Il est possible que ces différences de résultats entre chapitres soient dues à un effet d'échantillonnage, en lien avec le faible nombre de parcelles par système de culture et d'éventuels biais géographiques dans la répartition des parcelles.

Par ailleurs, **les systèmes de culture basés sur la biodiversité (SBB+) et en ACS associés à une bande fleurie** ont semblé plus favorables aux indicateurs de biodiversité. Ces résultats soulignent le possible effet synergique de systèmes de culture, reposant sur la diversification végétale et la réduction des perturbations physiques et chimiques et d'aménagements agroécologiques sur la biodiversité.

4.2.2. Indicateurs de régulations biologiques

L'effet de la présence d'une bande fleurie sur les régulations biologiques est mitigé car les différences avec et sans bande sont relativement faibles (visuellement), et car des indicateurs se compensent.

Les systèmes de culture basés sur la biodiversité et associés à une bande fleurie (SBB+) semblent favoriser les taux de parasitisme des altises comparé aux systèmes de culture conventionnels (CAU) mais pas celui des méligèthes contrairement à ce qui était attendu. Il en est de même pour les systèmes de culture en ACS associés à une bande fleurie. Nous confirmons donc une tendance favorable de la présence d'une bande fleurie sur les taux de parasitisme des altises (vue également au Chapitre 2.A). L'effet de la bande fleurie dans le Chapitre 2.A a pu être amoindri car nous n'avions pas fait la distinction entre les agriculteurs de conservation des sols et conventionnels (classification opposant les systèmes de culture avec une bande fleurie et sans insecticide au printemps aux systèmes de culture sans bande fleurie et avec insecticide au printemps). Or, nous n'observons pas de différences dues à la présence d'une bande fleurie en système de culture conventionnel tandis que l'on observe une tendance favorable de la présence d'une bande fleurie dans les systèmes en ACS sur le radar de multifonctionnalité (Figure V.5). Cela renforce l'intérêt d'étudier des typologies complémentaires à celle plus classique ('agriculture biologique', 'conventionnelle'), qui reposent à la fois sur des descriptions plus fines des systèmes de culture (par exemple tenant compte du niveau de diversification) et des abords de parcelles

(ex : présence d'une bande fleurie, haie), et non séparément, pour identifier leurs effets sur la multifonctionnalité.

Le peu d'effet des systèmes de culture et aménagements écologiques étudiés ici sous différents angles, nous suggère d'explorer d'autres pratiques culturelles. Néanmoins, ces processus de régulations biologiques sont fortement dépendants, d'une part, du réseau d'interactions trophiques dans lequel ils s'inscrivent, et d'autre part, du contexte paysager. En effet, les organismes dépendent généralement de plusieurs types d'habitats et de ressources au cours de leur cycle de vie. Ainsi des classifications intégrant des indicateurs de régulations biologiques dans l'évaluation de la multifonctionnalité devraient intégrer des éléments du contexte de production (ex : type de production, paysage). Par exemple, la régulation des pucerons était légèrement plus élevée dans les champs biologiques que dans les champs conventionnels, qu'ils soient labourés ou non, tandis que la régulation des bruches était plus élevée dans les champs conventionnels, à condition que le bétail soit présent (Chabert et Sarthou, 2020).

4.2.3. Indicateurs culturels

L'indicateur du potentiel de service culturel rendu par l'aspect esthétique des bandes fleuries, au travers de leur diversité en espèce, est plus élevé en ACS qu'en conventionnel et qu'en AB. De même, l'indicateur du potentiel de service culturel rendu par l'aspect esthétique des parcelles agricoles, au travers de la couverture du sol et de la diversité végétale cultivée ou non, est plus élevé en ACS qu'en AB et qu'en conventionnel. Les effets semblent robustes dans les résultats à travers les diverses classifications et concordent avec les résultats issus de l'enquête sur la perception de parcelles agricoles et de bandes fleuries par les citoyens (Chapitre 4). Ces indicateurs de services culturels semblent donc intéressants à prendre en compte pour discriminer les systèmes de cultures combinés à la mise en place d'une bande fleurie.

4.2.4. Indicateurs de performances agronomiques et économiques

Les systèmes de culture conventionnels ont montré un rendement supérieur assez tranché à travers les différentes typologies par rapport aux autres systèmes de culture. Cependant cet effet n'est pas aussi marqué pour la marge semi-nette. Une évaluation multicritère de Lechenet et al. (2014), a mis en évidence qu'une faible utilisation de pesticide n'entraînait pas nécessairement une performance économique plus faible. De plus, la classification basée sur la diversification des systèmes de culture montre que ces systèmes arrivent à maintenir des marges équivalentes à celles des systèmes de culture conventionnel, tandis que le radar en ACS montre une moins bonne performance sur ce critère. Cela est renforcé par les résultats de précédentes études à l'échelle de la rotation, soulignant l'effet positif de la diversification des systèmes sur les performances économiques, en réduisant la sensibilité face à la

volatilité des prix (Lechenet et al. 2014; Colnenne-David et al. 2017). En effet, la diversité des cultures permet de répartir les risques à l'échelle du système de culture d'une année sur l'autre. De plus, l'introduction de cultures à faible demande en azote telles que les légumineuses, réduisent la dépendance aux intrants azotés, dont le prix est directement lié à la volatilité du prix des combustibles fossiles (Colnenne-David et al. 2017). Par conséquent, pour réellement juger des effets systèmes sur les performances économiques et agronomiques il serait nécessaire d'évaluer l'ensemble des cultures de la rotation et les effets de compensation entre cultures, comme c'est généralement le cas sur les essais-systèmes.

Les indicateurs de performances agronomiques et économiques, au travers de la marge semi-nette et du rendement, atteignent des valeurs similaires en système de culture conventionnel indépendamment de la présence d'une bande fleurie. En ACS, ces deux indicateurs sont légèrement inférieurs lorsqu'une bande fleurie est présente tandis qu'en AB, ces deux indicateurs sont plus élevés. Cela est probablement dû davantage à un effet 'd'échantillonnage', du panel d'agriculteurs, qu'à un effet réel de la bande fleurie. Pour déterminer l'effet de la présence d'une bande fleurie dans un système de culture donné il faudrait comparer des couples de parcelles chez un même agriculteur pour que les pratiques entre une parcelle aménagée ou non ne varient pas. Néanmoins, cela n'était pas notre objectif dans ce chapitre. Nous ne nous attendions pas à un effet visible des bandes fleuries sur le rendement car d'autres facteurs sont plus déterminants (ex : fertilisation). Des effets indirects des bandes fleuries pourraient cependant être intéressants à mieux prendre en compte comme le soutien aux régulations des bioagresseurs qui pourraient diminuer les dégâts aux cultures (Balzan et Moonen 2014; Tschumi et al. 2016; Cahenzli, Pfiffner, et Daniel 2017) ou à la pollinisation qui pourrait augmenter le rendement (Garibaldi et al. 2014).

Par ailleurs, les bénéfices des aménagements agroécologiques ne sont pas que locaux et peuvent survenir sur des temps longs. Pywell et al. (2015) ont par exemple montré que la transformation de 8 % de surfaces agricoles en surfaces aménagées pour la conservation de la biodiversité n'avait pas entraîné de perte nette de rendement six ans après, car celui-ci a été maintenu, voir amélioré pour certaines cultures comme la féverole. *In fine*, la productivité par unité de surface a été accrue. Ajouté à l'échelle de temps, la surface minimale nécessaire à consacrer à ces aménagements nécessite d'approfondir les recherches, en particulier au regard du contraste créé avec les ressources déjà présentes dans le paysage alentour (Scheper et al. 2013; Marja et al. 2019).

Le taux de grains bruchés était supérieur dans les parcelles de féverole adjacentes à une bande fleurie ce qui indique une pression en bruche plus forte. Une étude approfondie de l'effet des bandes fleuries sur l'abondance et la sévérité des bruches sur la culture serait nécessaire. De plus, nous observons de meilleures marges et rendement en présence d'une bande fleurie, de même que Pywell et al. (2015), dont les déterminants nécessiteraient d'être étudiés.

Enfin, il serait intéressant de poursuivre en étudiant autant les potentiels services que dis-services des bandes fleuries sur la biodiversité et les ravageurs. En effet, la bande fleurie pourrait apporter des ressources florales aux bruches avant la floraison de la culture ou servir de site d'estivation (ex : cas des altises ? Thèse de Justine Pigot en cours sur le réseau Scarabée).

4.3. Perspectives de recherches

Dans cette étude, nous n'avons tenu compte que d'un nombre limité d'indicateurs et ne reflétant pas toutes les fonctions possibles des systèmes de culture. Néanmoins, nous avons pu mettre en avant le rôle de systèmes de culture plus ou moins perturbés ou diversifiés, accompagné ou non d'une bande fleurie pérenne, sur certains processus.

Afin d'approfondir nos connaissances sur la multifonctionnalité des systèmes de culture, il est nécessaire (i) d'élargir le panel d'indicateurs et (ii) d'intégrer d'autres critères pour réaliser des typologies de système de culture. Par exemple, les indicateurs de fertilité du sol ou de stockage de carbone sont couramment pris en compte pour évaluer la multifonctionnalité. Les systèmes de culture biologique et de conservation des sols présentent généralement tous deux de meilleurs indicateurs de qualité du sol (ex : biodiversité du sol, structure du sol) que les systèmes conventionnels (Seufert et Ramankutty 2017; Chabert et Sarthou 2020; Wittwer et al. 2021). L'ajout de ces indicateurs renforcerait nos conclusions sur la multifonctionnalité des systèmes de culture alternatifs aux systèmes conventionnels.

Par ailleurs, inclure les stratégies de débouchés commerciaux dans la typologie des systèmes de culture pourrait aider à affiner notre compréhension des bouquets de services rendus. En effet, le contexte socio-économique de production de l'agriculteur peut influencer sur les stratégies mises en place au sein de son exploitation et sur le fonctionnement de l'agroécosystème (Therond et al. 2017). Par exemple, certains agriculteurs de notre réseau réalisent des transformations sur la ferme (ex : huilerie pour le colza, panification) et donc retirent généralement une plus-value par rapport à la vente de la culture au prix du marché (ce qui pourrait jouer sur les marges semi-nettes calculées). Les débouchés locaux en circuit court (ex : lentille) ou les contrats de semence, répondant à des chartes spécifiques, peuvent également être un levier à la diversification des cultures et ainsi soutenir la multifonctionnalité de ces agroécosystèmes. Ainsi, l'insertion organisationnelle économique de l'exploitation peut aussi venir expliquer la capacité des agriculteurs à assurer des services. Il n'a pas été possible de le faire ici, en revanche, dans une analyse territoriale des transitions agroécologiques et des services rendus par l'agriculture, ce « critère » prendrait tout son sens.

Enfin, pour aller plus loin, il faudrait réaliser des tests de corrélation entre les indicateurs et avec les systèmes de culture pour identifier les compromis.

5. Conclusion

Cette étude nous a permis de mettre en regard différents indicateurs de biens, fonctions ou services, pour évaluer la multifonctionnalité des systèmes de culture associés ou non à la mise en place d'une bande fleurie. La confrontation de deux classifications des systèmes de culture nous a permis d'obtenir **des informations complémentaires sur les bouquets de services**. Cela nous a aussi permis d'affiner et de mieux mettre en évidence les effets systèmes décrits dans les chapitres précédents.

Les systèmes de culture basés sur la biodiversité et combinés à une bande fleurie semblent le mieux valoriser la multifonctionnalité des agroécosystèmes. Diversifier seul, ou mettre une bande fleurie seule (ex : en agriculture conventionnelle), ne suffit pas à atteindre le même potentiel de bouquet de services. Bien que pour l'instant ces deux espaces ne sont pas techniquement gérés en concertation, notre étude supporte l'idée d'un potentiel synergique entre la parcelle et des aménagements écologiques favorables à la biodiversité.

Nous montrons donc dans ce chapitre l'importance à la fois de diversifier les systèmes de culture et de mettre en place des aménagements agroécologiques pour favoriser la multi-performance écologique, agronomique, économique et culturelle des systèmes de culture.

Discussion générale

Dans un contexte de production en grandes cultures annuelles, l'objectif de la thèse est d'identifier si l'insertion d'une bande fleurie pérenne et des systèmes de cultures reposant sur de moindres perturbations physiques et chimiques, favorisent (i) la biodiversité, (ii) certains processus écologiques tels que les régulations biologiques et (iii) la multifonctionnalité des agroécosystèmes. Nous avons mesuré les effets des bandes fleuries et des systèmes de culture pour différentes cultures et sur différents taxons à plusieurs niveaux trophiques. Ceci nous permet de rendre compte de la variabilité des réponses des organismes et de tenter d'appréhender le fonctionnement de l'agroécosystème sous plusieurs facettes, des interactions trophiques aux bouquets de services.

Nous avons ainsi détaillé au travers des trois premiers chapitres les effets conjoints des systèmes de culture et des bandes fleuries sur plusieurs cultures (colza, féverole et céréales d'hiver), taxons (ex : oiseaux, arthropodes épigés, pucerons, prédateurs aphidiphages) et deux interactions trophiques (le parasitisme et la prédation). Pour analyser ces effets conjoints, nous avons soit effectué une approche par grand type de systèmes de culture et la présence d'une bande fleurie, soit effectué une approche par gradient, à l'aide de variables quantitatives (ex : IFT, taux de recouvrement par la ressource en nectar). Dans le Chapitre 4 suivant, nous avons dégagé quelques éléments clefs de la conduite des cultures qui améliorent l'appréciation esthétique et de la biodiversité de parcelles agricoles et de bandes fleuries, par les citoyens. Enfin, nous avons décrit les bouquets de biens et services fournis par les systèmes de cultures étudiés avec ou sans bande fleurie en explorant, à l'aide de radars, à la fois des indicateurs de régulations biologiques, de services culturels, de biodiversité et de performances agronomiques et économiques.

Nous nous attendions à un effet globalement bénéfique des bandes fleuries en combinaison avec **des systèmes de cultures minimisant les perturbations** (physiques ou chimiques) sur la biodiversité, en apportant des ressources trophiques et des habitats physiques, favorisant ainsi l'expression des processus de régulations biotiques. Nous nous attendions également à une amélioration de la perception esthétique des parcelles agricoles et plus largement à des performances fonctionnelles de ces agroécosystèmes plus équilibrées.

Cette discussion est structurée en six parties. Tout d'abord, nous revenons sur les effets des bandes fleuries sur les communautés d'invertébrés et de vertébrés et les régulations biologiques en fonction des systèmes de culture. Deuxièmement, nous évoquons les biens et services, autres que ceux de régulation, fournis par les systèmes de culture combiné ou non à une bande fleurie, mobilisés dans le cadre de l'évaluation de la multifonctionnalité. Troisièmement, nous discutons la nécessité d'intégrer d'autres échelles d'analyses spatio-temporelles. Quatrièmement, nous apportons une vision réflexive quant au choix des indicateurs utilisés tout au long de cette thèse (ex : indicateur des communautés, indicateur de service culturel). Cinquièmement, nous considérons les avantages et les limites de la mise en place d'un réseau de parcelles d'agriculteurs pour répondre à nos questions de recherche. Enfin, sixièmement, nous mettons en avant quelques perspectives de recherche à la suite de ces travaux.

1. L'effet des bandes fleuries sur les auxiliaires et les régulations biologiques varie selon les systèmes de culture et les taxons étudiés

1.1. Interaction entre bandes fleuries et systèmes de cultures sur la structure des communautés d'auxiliaires

Dans le Chapitre 1, nous observons qu'à l'échelle interannuelle, la composition et l'abondance des communautés de vertébrés et d'invertébrés est très dépendante de l'année, puis du type de culture. Seuls les staphylins montrent une réponse aux effets bande et système de culture à cette échelle. Ils sont plus abondants dans les systèmes conventionnels et avant l'insertion de la bande fleurie. Ces derniers sont réputés plus tolérants au travail du sol que les carabes et les araignées (Thorbeck et Bilde 2004). Sur le court pas de temps étudié (trois ans), la forte variabilité interannuelle de l'abondance des invertébrés ne permet pas d'isoler les effets des systèmes de culture ou des bandes fleuries. De plus, l'effet des bandes fleuries a été évalué à court terme, sur une durée d'à peine deux ans après leur insertion, alors que les effets relatés dans la littérature se manifestent souvent deux à trois années après leur implantation (Lys et Nentwig 1992).

Ajouté à cela, Barone et Frank (2003) et Frank, Kehrl, et Germann (2007) ont montré que le statut nutritionnel des carabes augmente avec l'âge des bandes, de manière continue sur une durée de 4 ans. Dans des parcelles de colza, et en présence de proies abondantes, le statut nutritionnel des carabes augmente avec la proximité aux jachères (Haschek et al. 2012), suggérant une complémentarité entre les ressources présentes dans la culture (ravageurs) et des habitats pérennes. Pour nos travaux, nous pouvons faire l'hypothèse à venir que cette complémentarité pourra permettre de favoriser l'accroissement des populations de prédateurs sur le moyen terme et sera plus nettement mesurable dans les parcelles de colza adossées à une bande fleurie implantée depuis plus de 2 ans et peu perturbée.

Toutefois, en zoomant sur une année et un type de culture, nous avons mis en lumière que l'effet de la bande fleurie dépend du système de culture dans lequel on l'implante mais également du taxon considéré :

- **Les carabes** : nous n'avons pas montré d'effet du système de culture (hormis une tendance négative de la proportion de carabes zoophages en ACS vs conventionnelle), ni de la présence d'une bande fleurie sur l'activité-densité et la composition fonctionnelle des carabes dans les parcelles de céréales (Chapitre 1). Or nous avons montré que les carabes étaient le principal taxon parmi les prédateurs épigés relié négativement aux abondances d'insectes phytophages du colza (Chapitre 3). La présence d'une bande fleurie ne favorise donc pas les régulations biologiques par les carabes les deux premières années. Par ailleurs, l'activité-densité des carabes

était peu dépendante des effets systèmes (Chapitre 1) mais plutôt impactée négativement par le gradient d'intensité en pesticides (IFT total, Chapitre 3). Les effets systèmes sur blé sont peut-être moins visibles car cette culture est soumise à de moins fortes pressions biotiques que la culture de colza, et reçoit donc moins de traitements phytosanitaires en général (Agréste, 2019). Tout comme les bandes fleuries étudiées, les linéaires sous-arborés des systèmes agroforestiers sont également des bandes de végétation pérennes. Ils sont favorables à de nombreuses espèces de carabes sensibles aux perturbations agricoles, c'est-à-dire des carabes caractérisés par une grande longueur de corps, un régime alimentaire principalement granivore et hivernant au stade adulte (Boinot et al. 2019). En comparaison, le manque d'effet visible dans notre étude des bandes pérennes sur ces traits peut être lié soit aux types de linéaires (arbres vs plantes herbacées), soit à l'ancienneté bien plus élevée de ces linéaires (arbres plantés en 1995 et végétation sous-arborée fauchée tous les 5-6 ans).

- **Les araignées** : nous avons montré un effet positif de la présence d'une bande fleurie sur l'activité-densité des araignées en agriculture biologique (Chapitre 1). L'ajout d'un habitat peu perturbé physiquement en agriculture biologique servirait ainsi de zone source pour la recolonisation de la parcelle. Mais, sans que nous ayons des éléments pour l'expliquer, la présence d'une bande fleurie affecte négativement l'activité-densité des araignées en ACS (Chapitre 1). Pour en savoir plus sur ces effets, il serait nécessaire d'analyser les données des pièges barber placés dans la bande fleurie pour évaluer dans quelle mesure les araignées présentes dans la bande affectent celles présentes dans la parcelle. Par ailleurs, nous avons observé dans le Chapitre 3 que les araignées sont reliées significativement aux abondances de proies alternatives, elles-mêmes favorisées par les bandes fleuries d'un an (ex : collemboles, Chapitre 1). La présence en plus grande quantité de collemboles pourrait attirer les araignées et favoriser également leur prédation sur les ravageurs (Chailleux et al. 2014).
- **Les oiseaux** : nous avons montré un effet positif de la présence d'une bande fleurie dans les systèmes conventionnels sur les abondances d'oiseaux. Nous montrons également un effet positif de l'ACS sur les abondances et la richesse spécifique des oiseaux (Chapitre 1, Barré et al. 2018). De plus, la diversité spécifique des oiseaux semble favorisée dans ces systèmes lorsqu'une bande fleurie est présente (Chapitre 5). L'augmentation du nombre d'oiseaux, n'a pas entraîné de prédation intraguilde sur les araignées, ni perturbé l'action des carabes sur leurs proies (Chapitre 3).

L'effet de la bande fleurie pérenne dépend donc du système de culture de culture dans lequel on l'implante mais également du taxon considéré. Ces résultats contrastés selon les taxons étudiés peuvent s'interpréter selon leurs exigences écologiques (ex : microclimat, sites d'hivernation dans ou en dehors de la parcelle), puis selon (i) leur capacité à résister ou éviter une perturbation et (ii) leur capacité de dispersion, permettant une recolonisation plus ou moins rapide de la parcelle après une perturbation. Par exemple, les araignées sont plus sensibles au travail du sol que les carabes (Thorbeck et Bilde, 2004). Cela explique que la présence d'une bande fleurie dans les systèmes en agriculture biologique (avec un travail du sol très fréquent) leur soit favorable par effet de contraste. Une étude menée par Öberg et Ekblom (2006) a également mis en avant que la plupart des carabes et des araignées lycoses n'est pas affectée par le travail du sol effectué pour le semis d'une culture de printemps. A l'inverse, la plupart des araignées linyphiides a montré une réponse négative mais a été capable de recoloniser les parcelles, et ainsi, a montré une distribution uniforme dans la parcelle après semis (Öberg et Ekblom, 2006). Les araignées se dispersant moins, semblent donc plus résistantes aux perturbations dans les parcelles, tandis que celles capables de *ballooning*, comme les linyphiides, résistent moins aux perturbations mais recolonisent rapidement les parcelles agricoles.

Les carabes semblent répondre davantage aux ressources trophiques, notamment en graines (moins de zoophages en ACS), et à l'application de produits phytosanitaires (IFT) ou encore à d'autres filtres environnementaux plus forts que ceux considérés dans notre étude face à l'implantation d'une bande fleurie (ex : facteur abiotique climatique ou édaphique, facteur biotique tel que la compétition). Enfin concernant les oiseaux, possédant de bonnes capacités de dispersion, ils répondent probablement aux pratiques et aux aménagements dans le paysage (ex : ACS, bande fleurie dans les parcelles conventionnelles) par des effets indirects au travers des ressources produites (ex : graines, proies; Barré et al., 2018). Par ailleurs, les systèmes de culture en ACS peuvent également induire des effets directs sur les communautés d'oiseaux, dont la structure du couvert cultivée rend possible l'installation des nids dans les parcelles (échec d'implantation laissant des trouées, cultures de printemps). De plus, ces systèmes de culture réduisent les perturbations physiques, limitant ainsi la destruction des nids.

L'originalité de la thèse

Nous avons étudié à la fois les communautés d'oiseaux, d'araignées et de carabes. Ces trois communautés sont très couramment étudiées, que ce soit vis-à-vis des effets systèmes ou des bandes fleuries. Néanmoins, d'une part les oiseaux sont rarement considérés dans les mêmes études que celles portant sur les arthropodes. D'autre part, les effets d'interaction entre les bandes fleuries et les systèmes de culture restent largement inexplorés pour ces différents groupes. La plupart des études évaluent l'effet des bandes fleuries dans un seul système de culture, considéré comme 'homogène' (ex: Nelson et al., 2018; Pollier et al., 2019; Dively, Leslie, et Hooks, 2020). Cependant, deux études peuvent être

évoquées. Une première étude en agroforesterie a regardé l'effet de ces allées sur l'activité-densité des carabes et des araignées dans la culture de blé adjacente, pour deux systèmes de culture : biologique et conventionnel (Boinot et al., 2020). Par exemple, ils ont montré que les carabes omnivores avaient une densité d'activité plus faible uniquement dans la végétation sous les linéaires d'arbres en agriculture conventionnelle, alors que leur densité d'activité augmentait fortement dans les allées de culture en agriculture biologique par rapport aux témoins de culture pure (Boinot et al., 2020). Étonnamment, l'ajout d'une bande fleurie dans les systèmes en AB n'a pas augmenté la proportion de carabes omnivores dans notre étude.

Une seconde étude sur blé a analysé l'interaction entre la présence d'une bande fleurie et l'application de fertilisation ou d'insecticide et n'a pas montré d'effet sur l'abondance des prédateurs épigés (Mei et al., 2021). Cependant, d'une part il reste à explorer l'interaction entre une bande fleurie et le travail du sol, et d'autre part cette étude ne regarde qu'une pratique isolée. Dans le Chapitre 1, nous contribuons à combler les lacunes en explorant l'effet des bandes fleuries sur la biodiversité au travers de trois systèmes de cultures.

1.2. Interactions entre bande fleurie et systèmes de cultures sur les régulations biologiques

Dans le Chapitre 2, nous montrons des signaux faibles, mais favorables, des bandes fleuries ou des systèmes de culture sur les régulations de différents complexes de bioagresseurs.

En effet, la présence d'une bande fleurie pérenne, combinée à l'absence d'insecticide au printemps, augmente légèrement le parasitisme des méligèthes mais pas celui des altises. Nous ne montrons pas d'effet direct de la présence d'une bande fleurie sur la régulation des pucerons de la féverole (au travers des taux de croissance des populations) contrairement à Toivonen, Huusela-Veistola, et Herzon (2018) sur orge de printemps à haute densité de pucerons (c.à.d. 20 à 40 pucerons par talle). De plus, les pratiques (travail du sol et IFT insecticide) ont peu d'effet sur les abondances des auxiliaires aphidiphages dans notre étude. En revanche, la dynamique des populations de pucerons a été impactée par l'IFT insecticide, dont les effets s'inversent entre les deux périodes d'échantillonnage, d'abord négatif (diminution des populations) puis positif (accroissement des populations).

Dans le Chapitre 2 nous avons également montré que l'effet de la bande fleurie diffère selon les bioagresseurs étudiés en lien avec (i) la disponibilité des ressources accessibles apportées par la bande fleurie ou la végétation spontanée dans ou autour des parcelles et (ii) la dépendance de l'organisme régulateur à la ressource florale.

1.2.1. Affinité à la parcelle : résister ou recoloniser

A l'instar des arthropodes épigés, le degré de réponse des organismes aux techniques culturales peut s'expliquer par leur degré d'affinité à la parcelle et leur capacité soit à résister soit à recoloniser rapidement après une perturbation. Pour les principaux prédateurs aphidiphages observés (coccinelles et syrphes), la culture est principalement un site de reproduction et de ponte (Emden et Harrington, 2007) expliquant le peu d'effet des pratiques ou des systèmes de cultures. Certains de ces prédateurs aphidiphages hivernent dans le sol des parcelles cultivées (Emden et Harrington, 2007; Sarthou et al., 2014) et pourraient donc être sensibles au travail du sol. Cependant, leur bonne capacité de dispersion leur a probablement permis de recoloniser la parcelle à partir d'un autre habitat du paysage, masquant les effets des techniques culturales au printemps. Par ailleurs, l'application d'insecticides ne diminue que temporairement les populations de pucerons. La reproduction rapide et les possibles effets collatéraux des insecticides sur d'autres organismes auxiliaires que ceux étudiés (ex : cantharides, araignées, fourmis, punaises) ne prévient pas l'augmentation ultérieure des populations.

1.2.2. Disponibilité des ressources apportées par les bordures de champs

Nous ne montrons pas d'effet significatif de la ressource florale sur le parasitisme des altises en avril, tandis que nous observons une tendance sur les méligèthes en avril-mai (Chapitre 2.A) et un effet significatif positif sur le nombre de momies de pucerons verts en mai-juin (Chapitre 2.B). Par conséquent, nous mettons en avant que les systèmes de culture avec une bande fleurie et sans insecticide de printemps ont un effet de plus en plus marqué sur le parasitisme au fil de la saison. Ce changement peut probablement s'expliquer par la quantité de ressources présente de façon insuffisante avant avril et qui augmente au cours du temps.

En début de saison, les bandes semées n'ont pas apporté plus de ressources en nectar accessible que des bords de champ avec une végétation spontanée (relevés altises Chapitre 2.A), tandis que le contraste se voit plus tard dans la saison, lors des relevés pucerons en mai-juin (Chapitre 2.B). Les ressources accessibles apportées par la bande étaient alors significativement supérieures.

Les parasitoïdes d'altises et de méligèthes ont pratiquement accès au nectar des mêmes espèces végétales. 18 espèces sur les 40 échantillonnées en bordure (45 %) sont accessibles aux parasitoïdes d'altises, 31/47 pour les méligèthes (66 %) et 55/88 (66 %) pour les syrphes. Le nombre d'espèces végétales échantillonnées et accessibles augmente pour les parasitoïdes de méligèthes vis-à-vis de ceux des altises et pourrait donc expliquer la tendance plus marquée des ressources sur le parasitisme des méligèthes que des altises. La proportion d'espèces produisant du nectar accessible est la même pour les parasitoïdes de méligèthes et de pucerons verts mais la diversité en espèces est plus grande pour ces

derniers, ce qui augmente la probabilité d'avoir des espèces produisant plus de nectar et de détecter l'effet de la ressource ('*mass effect*'). De plus, la composition de la flore des bordures spontanées dépend des systèmes de culture adjacents (Fried, Villers, et Porcher, 2018), avec des communautés plus diversifiées et comprenant plus de dicotylédones (espèces produisant du nectar) en bordure de parcelles conduites en agriculture biologique par rapport à des bordures de parcelles conventionnelles. Dans notre cas, beaucoup de parcelles de féverole suivies étaient conduites en agriculture biologique, avec des bordures herbacées déjà diversifiées. Ceci peut expliquer le nombre plus important d'espèces échantillonnées dans le cadre des relevés pour les syrphes.

1.2.3. Disponibilité des ressources apportées par les adventices

Le manque de ressources dans les bandes fleuries ou les bordures de végétation spontanée peut être compensée en début de saison par les ressources offertes dans la parcelle par les adventices (ex : effet positif sur le parasitisme des altises et des méligèthes, Chapitre 2.A). Yvoz et al. (2020) ont montré que la flore présente dans les interfaces de champs fleurissait en moyenne plus tôt et plus longtemps mais que la biomasse des plantes à floraison n'était pas nécessairement plus élevée que dans les parcelles de colza. Ajouté à cela, les communautés adventices dans la culture de colza, présentent un bon potentiel dans la fourniture de services de régulations biologiques sur la base de proxy, notamment de maintien aux communautés de guêpes parasitoïdes (Yvoz, 2021). Les communautés adventices, spécialement en culture de colza, pourraient alors atténuer l'effet des bandes fleuries. Nous confirmons dans notre étude l'importance des ressources florales intra-parcellaires fournies par les adventices pour favoriser le parasitisme de ravageurs du colza. En colza, et contrairement aux cultures de céréales, plusieurs espèces de dicotylédones à floraison précoce passent au travers du filtre des herbicides sélectifs utilisés (Yvoz, 2021). C'est le cas des véroniques que l'on a pu échantillonner fréquemment et abondamment aux abords de parcelles de colza conventionnel, mais dont la qualité et la quantité des ressources produites est mal connue. Bien que le nectar de la majorité des espèces soit accessible aux parasitoïdes d'altises et de méligèthes, nous avons estimé la ressource par le recouvrement au sol de ces plantes, sans compter les fleurs ni prendre en compte la quantité de nectar produite (voir les travaux de Baude et al., 2016). La forte présence d'espèces produisant peu de nectar pourrait expliquer le manque de relation entre la quantité de ressources observées (en termes de recouvrement des espèces produisant du nectar) aux abords de parcelles et les taux de parasitisme des ravageurs de colza.

1.2.4. Disponibilité des ressources apportées par la culture

De manière générale, la quantité de ressources florale disponible avant mars-avril semble faible, que ce soit dans les bandes semées ou dans les bordures spontanées. Les cultures à floraison massive (ex :

colza) ou produisant du nectar extra-floral (ex : féverole) pourraient également fournir des ressources aux auxiliaires compensant l'absence de ressources non-cultivées.

Pour les parasitoïdes d'altises, la floraison du colza est trop tardive tandis que les parasitoïdes de mégigèthes volent pendant et ont théoriquement accès au nectar produit par le colza. En effet, il a été montré que les parasitoïdes de mégigèthes (*T. heterocerus*) ne se nourrissaient pas de leur hôte pendant le stade imaginal, ni de miellat, suggérant que les adultes utilisent le nectar pour l'acquisition de glucides, après la localisation du champ de colza, lorsqu'ils butinent dans le champ et ses environs (Rusch et al., 2013). De plus la quantité totale de sucres retrouvée dans ces parasitoïdes augmente avec le nombre de jours depuis le début de la floraison du colza. Nous ne savons en revanche pas si ces derniers exploitent réellement le nectar produit par la culture de colza, en quantité et qualité très variable selon les variétés (Pierre et al., 1999; Fairhurst et al., 2021).

De même, sur féverole, la présence de nectar extra-floral sécrété sur les stipules¹⁵ des plantes et facilement accessible, pourrait offrir une ressource importante aux parasitoïdes. Néanmoins, une étude récente a montré que les parasitoïdes du genre *Aphidius* (une quarantaine d'espèces, dont des parasitoïdes de *Myzus persicae*, *A. fabae* et *A. pisum*, Emden et Harrington, 2007) se nourrissaient principalement du miellat de pucerons et secondairement de nectar, et que cette proportion n'a pas augmenté dans les cultures associées de céréales et de féverole (Luquet et al., 2021). Ces auteurs soulignent que le miellat peut être une source alimentaire majeure pour les parasitoïdes, qui ne sont pas nécessairement limités en sucres à l'échelle de la parcelle lorsque les quantités de pucerons sont importantes. Nous observons bien cependant dans notre étude un effet positif des ressources en nectar en bordure de champ sur le nombre de momies de pucerons verts dans la parcelle de féverole.

Il serait intéressant de poursuivre les efforts de recherche sur les espèces de plantes dont les parasitoïdes et prédateurs peuvent s'alimenter tout au long de l'année et leur complémentarité avec celles étudiées dans cette étude (ex : bosquet, haie, où l'on trouve des espèces à floraison précoce comme les cornouillers mâles ou les prunelliers). Augmenter les ressources en bordure de parcelle semble être un bon levier tant sur colza que sur féverole, mais nécessite d'être amélioré en ce qui concerne le parasitisme des altises. Enfin, il serait nécessaire de quantifier les ressources réellement produites par ces espèces accessibles, les effets sur le statut nutritionnel des auxiliaires et les conséquences sur les régulations biologiques.

Ainsi, de nouvelles perspectives de recherche seraient de déterminer (i) dans quelle mesure les ressources florales à l'échelle paysagère et locale varient au cours d'une saison culturale, (ii) quels en sont les effets sur la fitness ou le statut nutritionnel des individus, et (iii) les conséquences sur le potentiel de contrôle biologique des ravageurs de culture.

¹⁵ Stipule = Appendice membraneux ou foliacé qui, dans diverses plantes, se trouve à la base du pétiole ou de la feuille. <https://www.cnrtl.fr/definition/academie8/stipule>

1.2.5. Dépendance de l'organisme régulateur aux ressources florales

Nous avons montré que l'efficacité de la bande fleurie sur la régulation des bioagresseurs diffère en fonction de **la dépendance de l'organisme régulateur à la ressource florale**.

Nos résultats n'indiquent pas d'effet du gradient de ressources florales en bordure de parcelle sur le parasitisme des ravageurs du colza tandis qu'ils indiquent un effet bénéfique sur le nombre de momies de pucerons et de syrphes, mais pas pour les coccinelles. Les parasitoïdes de colza sont semblent-ils fortement attirés par leurs hôtes (Berger et al., 2015; Brandes, Heimbach, et Ulber 2018; Juhel, 2017). Ils dispersent donc probablement rapidement dans la parcelle à leur recherche, réduisant ainsi d'autant plus l'effet local de la bande. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les taux de parasitisme des altises augmentent dans notre étude avec le gradient de ressources accessibles en adventices dans la parcelle. Cela renforce donc l'hypothèse que ces parasitoïdes sont bien dépendants des ressources en nectar dans la parcelle (Rusch et al., 2013) mais peut-être secondairement pour la recherche de leurs hôtes.

Parmi les prédateurs aphidiphages, les abondances de syrphes (larves et pupes) ont été favorisées par la ressource apportée en bordure de parcelle à l'inverse de l'abondance des coccinelles (larves, nymphes et adultes). Les larves de syrphes et de coccinelles sont prédatrices et ne dépendent pas des ressources florales (Emden et Harrington, 2007). Néanmoins, les syrphes adultes dépendent majoritairement des ressources en pollen et nectar des fleurs (Rodríguez-Gasol et al. 2020) tandis que les coccinelles adultes consomment aussi des pucerons et leur miellat (Weber et Lundgren, 2009) et sont donc moins dépendantes des ressources florales.

Des résultats similaires ont été montrés en tenant compte de la quantité de ressource à l'échelle du paysage. Les chrysopes, les syrphes et les coccinelles étaient abondants dans les parcelles de céréales dans les paysages où les ressources florales étaient diverses et abondantes, tandis que l'abondance des parasitoïdes et de *Nabis sp.* était déterminée par l'abondance des pucerons (González et al., 2021).

1.2.6. L'effet de la bande fleurie n'a pas été affecté par la distance

L'effet de la bande fleurie ou des ressources en bord de champ sur les auxiliaires, les ravageurs ou les mesures de régulation n'a jamais dépendu de la distance à la bordure (5 ou 30 m). Ces résultats sont encourageants pour la mise en place de tels aménagements, car si le rayon d'action de ces aménagements avait été limité, cela aurait pu freiner leur adoption par les agriculteurs.

Toutefois, dans les systèmes conventionnels en colza, les taux de parasitisme sont légèrement inférieurs à 30 m qu'à 5 m pour les altises (-5 %) et nettement inférieurs pour les mégigèthes (- 10 %). Une étude antérieure confirme ces résultats, avec des taux de parasitisme des mégigèthes plus élevés à 3 m qu'à 30 m (Büchi, 2002). Le contrôle biologique pourrait donc être localisé plutôt sur les abords de

parcelles, ce qui inciterait à repenser aussi la disposition des parcelles dans le paysage, l'organisation spatiale des bandes fleuries et aussi le re-découpage des très grandes parcelles.

L'originalité de la thèse

Le Chapitre 2 portant sur les régulations biologiques nous a permis de comparer les effets des systèmes de culture et des bandes fleuries sur des organismes très différents. D'une part, en colza, nous avons étudié deux ravageurs univoltins à deux périodes différentes, qui sont relativement peu exposés à la prédation, et régulés sur des pas de temps courts par des spécialistes tels que les parasitoïdes. A l'inverse des méligèthes, les altises d'hiver sont moins fréquemment étudiées. Les ressources florales semblent plus limitantes lors de la période de vol des parasitoïdes d'altises d'hiver et encouragent à poursuivre les recherches. D'autre part, en féverole, nous avons étudié deux ravageurs plurivoltins (pucerons), exposés à un plus large cortège de prédateurs généralistes et spécialistes tout au long de la saison. Néanmoins, nous n'avons pas mis en évidence d'effet net sur la régulation des populations de pucerons contrairement à de nombreuses études sur blé (Tschumi et al. 2015; Tschumi, Albrecht, Bärtschi, et al., 2016; Hatt et al., 2017). Sur les cultures de légumineuses riches en azote, telles que les féveroles, la croissance des pucerons est plus rapide et ceux-ci présentent une qualité nutritionnelle plus élevée, ce qui diminue le nombre de pucerons consommés par les prédateurs spécialisés pour satisfaire leurs besoins physiologiques (Diehl et al., 2013). De plus, les cultures de céréales présentent généralement des rangs plus serrés que les cultures de féverole, et des communautés d'adventices alors moins développées (Yvoz et al., 2020). La mise en place d'une bande fleurie en céréale peut créer un effet de contraste plus fort que dans les parcelles de légumineuses. Ces éléments peuvent expliquer les signaux faibles sur légumineuses de la présence d'une bande fleurie sur les régulations des pucerons, comparé aux cultures de céréales.

Par ailleurs, nous montrons la nécessité de renforcer les suivis temporels pour (i) identifier tout le cortège d'espèces impliquées dans les régulations biologiques et (ii) mieux comprendre les effets de la gestion et des ressources locales et paysagères sur les organismes et l'efficacité du contrôle biologique à l'échelle de la saison culturale (Bertrand, 2015). En effet, les variations saisonnières de la composition des communautés de prédateurs (Maisonhaute, Peres-Neto, et Lucas, 2015), de la ressource florale ou des effets paysagers (Serée et al., 2020) peuvent être un déterminant clef dans la compréhension des relations proies-prédateurs et hôtes-parasitoïdes. Concernant les pucerons par exemple, il faudrait suivre la colonisation des populations (dès les premiers jours), et les populations de prédateurs généralistes épigés qui peuvent accéder et participer activement aux régulations des bioagresseurs en début de saison, à faible densité (Welch et Harwood, 2014). De plus, les populations de pucerons verts semblent se maintenir au-delà de notre période d'échantillonnage. D'autres prédateurs, tels que les chrysopes,

peuvent arriver plus tard dans la saison (premières larves à partir de juin) et renforcer par complémentarité temporelle les régulations par les prédateurs aphidiphages.

Un résultat important de cette étude sur la régulation des pucerons (Chapitre 2.B) est la réponse ascendante (*'bottom-up'*) des prédateurs qui répondent positivement à l'abondance de proies du niveau trophique inférieur. D'autres indices ont été testés, mais non montrés dans cette thèse, comme le ratio proie-prédateur, seul, ou fonction du nombre de pucerons moyens que consomme une larve de syrpe ou de coccinelle pendant son développement. Lorsque des effets étaient significatifs, seuls des effets de type *'bottom-up'* sont ressortis. **Cela suggère de gérer les populations de pucerons sur féverole par des leviers de type *'bottom-up'***, c'est-à-dire par la manipulation du couvert végétal. Par exemple, des associations d'espèces céréales-légumineuses peuvent rendre plus difficile la localisation de la culture (Ndzana et al., 2014). Des plantes pièges ou des variétés précoces pourraient être utilisées pour attirer les pucerons et les détourner de la culture. Cette technique est notamment utilisée contre les méligèthes du colza, via la mise en place de bandes de navette (*Brassica rapa*) par exemple, connue pour leur être attractive (Cook et al., 2004). Des variétés moins appétentes, ou moins nutritives pourraient également participer à limiter le développement des populations de pucerons.

Implications des résultats en termes de gestion à l'échelle locale

- **Améliorer le mélange** pour enrichir la bande en espèce fleurissant tôt et offrant du nectar accessible aux parasitoïdes d'altises ou **adapter sa composition** en fonction de la complémentarité des ressources offertes par d'autres types d'habitats (ex : haies, bois dont certaines essences d'arbres fleurissent tôt ou durant l'hiver).
- **Aménager d'autres habitats favorables** en bordure de parcelle, comme des haies connues pour leur participation à la conservation de nombreuses espèces (Graham et al. 2018) en complément des bandes fleuries qui semblent cependant plus favorables aux régulations biologiques que les haies (Albrecht et al., 2020).
- **Augmenter la quantité de ressources dans la parcelle** par la gestion des adventices (ex : laisser des patchs dans la parcelle ou aux abords) en surveillant toutefois les potentiels dis-services que cela pourrait occasionner (ex : favoriser les ravageurs, compétition avec la culture).
- **Mobiliser des leviers système de culture dans la parcelle elle-même** : comme les associations d'espèces (Ndzana et al., 2014) ou les plantes pièges.

2. L'effet des bandes fleuries et des systèmes de culture sur les autres services et la multifonctionnalité

Les systèmes de culture alternatifs diversifiés (SBB) ou en ACS, ne présentent pas un profil de multifonctionnalité plus équilibré que les systèmes conventionnels ou CAU mais se répartissent différemment sur certaines fonctions. Notamment, les systèmes de culture en ACS ou reposant sur la biodiversité (SBB) ont été favorables au service culturel à travers l'appréciation esthétique des parcelles agricoles. Les systèmes de culture conventionnels ont toujours montré des rendements supérieurs aux autres systèmes, tandis que certains systèmes de culture alternatifs tendent à avoir des marges semi-nettes équivalentes à ceux conventionnels. Ce sont les systèmes de culture **reposant sur la gestion de la biodiversité** (avec parfois ou toujours des couverts d'interculture et plus de quatre espèces cultivées sur 8 ans), **à la fois dans les parcelles et ses abords (ajout d'une bande fleurie) qui présentent le profil de multifonctionnalité le plus équilibré et suggèrent une possible synergie entre ces deux composantes.**

2.1. Services culturels

En plus des ressources trophiques et des habitats fournis par la mise en place d'une bande fleurie ou la présence d'espèces associées dans la culture, celles-ci sont également appréciées par les citoyens (Chapitre 4). Ajouté à la diversité végétale cultivée ou non, les citoyens ont également apprécié que le sol soit couvert : espacement inter-rang faible, culture dense, destruction chimique du couvert d'interculture plutôt que travail mécanique du sol le laissant à nu.

Néanmoins, le potentiel de service culturel réel des parcelles agricoles dépend fortement de leur accessibilité (présence de chemins à proximité, distance du lieu d'habitation), notamment pour les services récréatifs (ex : promenade, VTT, photographie). C'est en partie pour ces raisons que nous avons fait le choix d'orienter notre étude sur l'appréciation esthétique des parcelles agricoles qui dépend seulement des pratiques de l'agriculteur.

Il y a donc une convergence entre les techniques agricoles valorisant la biodiversité et la mise en place d'aménagements agroécologiques sur la fourniture de services culturels, le potentiel de régulations des bioagresseurs et les indices de biodiversité (Chapitre 5). En revanche des compromis semblent s'opérer entre ces services et les performances agronomiques et économiques (rendement et marge semi-nette). En effet, les systèmes de culture en ACS ou basés sur la biodiversité, étaient plus performants sur le service culturel mais moins performant en termes de rendement, et inversement pour les systèmes de culture conventionnels.

2.2. Performances agronomiques et économiques

Sur colza, la perte de rendement dans les systèmes en agriculture de conservation des sols peut être due à des échecs d'implantation chez certains agriculteurs (ex : mauvaise levée, compétition avec les adventices). Certains agriculteurs conventionnels ont aussi pu connaître de mauvais rendements en colza, probablement en lien avec l'absence de traitement insecticide et une forte pression en ravageurs.

La perte de marge économique pour certains agriculteurs de conservation peut être expliquée par la conversion récente de certains d'entre eux. Par expérience, les agriculteurs de conservation plus anciens (supérieur à 5 ans) ont probablement mieux optimisé la conduite de leur culture et présentaient une marge semi-nette moyenne (\pm écart-type) sur colza relativement supérieure. La marge semi-nette moyenne pour les agriculteurs en ACS récents (3 agriculteurs, 8 parcelles) était de 167 €/ha (\pm 439 €/ha) contre 244 €/ha (\pm 395 €/ha) pour les agriculteurs en ACS anciens (3 agriculteurs, 7 parcelles). De plus, les effets positifs de l'agriculture de conservation des sols peuvent mettre quelques années à se mettre en place (Pittelkow et al., 2015).

Le calcul des marges semi-nettes est cependant basé sur un prix de vente suivant le cours du marché et ne tient pas compte des transformations et valorisations sur la ferme de certains agriculteurs, permettant de valoriser certaines cultures de diversification et de mieux valoriser les productions en général.

Sur féverole, la présence d'une bande fleurie dans les systèmes en agriculture biologique semble favoriser les performances agronomiques et économiques. Cette observation nécessite d'être approfondie pour en comprendre les déterminants réels et si ce n'est pas dû à un effet d'échantillonnage.

Implications des résultats en termes de gestion à l'échelle paysagère

- **Créer une mosaïque de systèmes de cultures et de bandes fleuries** : les taxons étudiés ne répondant pas aux mêmes facteurs, cela suggère de ne pas se focaliser sur une unique trajectoire d'évolution des systèmes de culture, mais au contraire de favoriser une diversité de systèmes de cultures combinés ou non à des bandes fleuries. Les différents systèmes de culture d'un territoire donné ne favorisent pas les mêmes biens, fonctions et services écosystémiques (ex : l'agriculture conventionnelle favorise le service de production tandis que l'agriculture de conservation favorise le service culturel et les populations d'oiseaux, Chapitre 5) et ne produisent pas les mêmes cultures. De plus, insérer une bande fleurie en agriculture de conservation semble avoir l'impact le moins fort sur les organismes ainsi que d'un point de vue culturel. Ainsi, une mosaïque de systèmes de culture (conventionnels, biologiques et de conservation) et d'aménagements agroécologiques (Gayer et al., 2019 ; Bátary et al., 2020 ; Boetzl et al., 2021) dans le paysage devraient favoriser tout un cortège d'espèces, des insectes aux oiseaux, et permettre de répartir les services de production, de régulations et culturels afin de tendre vers des paysages multifonctionnels.
- Afin de favoriser la dispersion des individus dans cette matrice agricole **il faudrait privilégier des petites parcelles avec beaucoup d'interface** (c.à.d. allongées) pour favoriser les *spill-over effect* (effets de débordements, Rand et al., 2006) des organismes entre les parcelles et les éléments du paysage à différentes périodes de l'année et les régulations biologiques localisées aux abords de parcelle.

Combiner ces deux approches pourrait permettre de favoriser localement certains taxons et de favoriser les dynamiques de populations entre les différentes parcelles et éléments du paysage afin de favoriser la biodiversité et la multifonctionnalité de manière générale à l'échelle d'un paysage.

3. Repenser la bande fleurie dans son environnement spatio-temporel

Nous avons évoqué précédemment l'inversion au cours du temps des effets des pratiques ou du paysage sur les populations de pucerons, ainsi que des interactions entre les ressources locales et le paysage (Chapitre 2.B). Les conséquences du parasitisme sur la régulation des ravageurs du colza est également un processus différé dans le temps et l'espace. D'une part, les parasitoïdes hivernent dans une autre parcelle du paysage cultivée en colza l'année qui précède, et d'autre part, le parasitisme arrive une fois les dégâts par le ravageur occasionnés. Les effets des parasitoïdes se font donc ressentir l'année suivante, et en un lieu différent, en diminuant le nombre de ravageurs émergents, rendant la mesure de leurs effets complexe. La plupart des organismes ont besoin de ressources et d'habitats complémentaires au cours de leur cycle de vie et donc dépendent d'une mosaïque de parcelles. Pour mieux comprendre les facteurs affectant la régulation, il est nécessaire de prendre en compte d'autres échelles spatio-temporelles pour analyser plus finement les mécanismes impliqués dans les régulations biologiques en tenant compte des pratiques et des ressources à l'échelle paysagère.

Dans notre étude, les bandes fleuries sont majoritairement intra-parcellaires afin de redécouper les parcelles et de recréer de l'hétérogénéité intra-parcellaire. La prise en compte de leur connectivité avec les autres éléments source du paysage pourrait apporter des éléments de compréhension supplémentaires. Une meilleure connectivité des bandes fleuries dans un paysage simplifié pourrait améliorer la capacité et la vitesse de colonisation de ce nouvel habitat. Les bandes fleuries peuvent servir de corridors et reconnecter des fragments d'habitats semi-naturels isolés (Haaland, Naisbit, et Bersier, 2011).

De plus, la bande fleurie reste un élément linéaire relativement étroit et de petite surface. En effet, en-dessous de 1,5 ha, il n'y avait pas d'effets de prairies fleuries sur les taux de parasitisme (Krimmer et al., 2021). Cela suggère de penser la surface de la bande fleurie peut être en rapport avec la taille de la parcelle adjacente mais également avec la quantité de ressources présentes dans le paysage.

Il apparaît essentiel donc d'une part de savoir quantifier les ressources à l'échelle du paysage, et d'autre part de mener des actions concertées d'aménagement à l'échelle d'un territoire pour augmenter la quantité de ressources dans le paysage.

3.1. Quantifier les ressources à l'échelle du paysage

Un premier défi serait de **quantifier les ressources à l'échelle du paysage**. A titre d'exemple, Timberlake et al. (2021) ont échantillonné tous les habitats fleuris (ex : prairies) ayant une couverture globale supérieure à 1 % dans un rayon d'1 km à partir du centre de l'exploitation (12 fermes en tout). Ils ont effectué six transects de 50 m par type d'habitat et 10 quadrats d'1 m² par transect pour compter le nombre d'inflorescences par espèce afin d'évaluer par la suite la production de nectar à l'échelle du

paysage. Déployer cette méthode sur plus de sites peut cependant être très chronophage et poser des limites, surtout à l'échelle d'un territoire.

Soit il faudrait mettre en place des relevés simplifiés si cela est compatible avec l'information requise, soit développer une méthode, par exemple à base d'images satellites (ex : données LANDSAT), permettant de passer à une échelle plus large. Par exemple, au sein d'un territoire, nous pourrions (i) caractériser les différentes classes d'habitats, (ii) réaliser quelques transects par habitat pour quantifier la ressource florale dans chaque type d'habitat couplé à d'autres mesures permettant de créer un indicateur de la qualité de l'habitat (ex : hauteur du couvert, conditions microclimatiques) puis (iii) utiliser les images satellitaires et des indices comme le NDVI¹⁶ au cours de la saison culturale pour identifier les changements de structure du couvert en fonction du développement végétatif des cultures et habitats semi-naturels. L'objectif serait de relier les états et les dynamiques des couverts végétaux aux dynamiques de colonisation des espèces (Baudry et al., 2019).

3.2.Mener des actions concertées d'aménagement à l'échelle d'un territoire

Un deuxième défi serait de mener des actions concertées d'aménagement à l'échelle d'un territoire et de les évaluer.

Étudier l'effet des systèmes de culture et des aménagements agroécologiques sur la biodiversité, les interactions trophiques et les implications sur la régulation des bioagresseurs ou la multifonctionnalité nécessitent d'orienter nos futures recherches et de mener des actions collectives et multi-acteurs à l'échelle d'un territoire. Des démarches de ce type existent concernant les enjeux de qualité de l'eau à l'échelle d'un bassin versant (Seguin et al., 2018) mais sont encore rares en ce qui concerne la gestion des ravageurs (voir la thèse de Dureau (2020) sur la gestion collective du campagnol terrestre en Franche-Comté, ses limites et ses perspectives).

Il est à noter que le projet R2D2, initié récemment sur les plateaux de Bourgogne, a pour vocation « de reconcevoir, de déployer et d'évaluer un projet de territoire basé sur une gestion agroécologique des ravageurs reposant sur deux piliers majeurs » : (i) la régulation naturelle des ravageurs par leurs ennemis naturels en mobilisant les principes de la Lutte Biologique par Conservation des habitats et (ii)

¹⁶ NDVI = *Normalized Difference Vegetation Index*, est un indice de végétation possédant des valeurs entre -1 (surfaces autres que végétation) et 1 (surfaces avec une végétation dynamique). Cet indice est sensible à la vigueur et à la quantité de la végétation. L'aspect temporel de cette donnée permet d'effectuer un suivi phénologique. De cette manière, en plus de distinguer des occupations du sol (cultures, forêts, sols, eau libre), il est possible de distinguer certains usages du sol (maïs, blé).

<https://geo.data.gouv.fr/fr/datasets/4ffd426039593cc923fd86c66a25b5d190700871>

la robustesse des cultures en réduisant la sensibilité des cultures aux attaques de bioagresseurs (ex : décalage des dates de semis) (Cerrutti, Robert, et Geloën, 2021).

Un autre projet à l'échelle territoriale (BE-CREATIVE^{Encadré6}, porté par l'UMR Argonomie) est actuellement en construction et a pour objectif de tendre vers un territoire 'zéro phyto', qui ne peut se satisfaire de l'échelle locale et ne peut ignorer les acteurs locaux.

Encadré 6 : Description du projet BE CREATIVE

BE-CREATIVE s'est construit sur la conviction soutenue par la littérature, que le projet d'une agriculture sans pesticides nécessite de penser de manière systémique, à l'échelle territoriale. Créer des territoires sans pesticides oblige à développer une recherche par la conception, pour produire des connaissances scientifiques innovantes en écologie, en agronomie et en sciences du design. L'idée est de développer une approche innovante de co-conception vers des territoires sans pesticides pour penser de façon disruptive les dynamiques écologiques, socio-économiques et techniques, avec et pour les acteurs des territoires.

Conformément à la littérature scientifique sur le design, l'ambition de co-concevoir des territoires sans pesticides avec et pour les acteurs des territoires exige de développer, de manière itérative :

- (i) des recherches pour comprendre les enjeux de la conception dans chaque territoire (acteurs, enjeux, particularités, gouvernance, formes d'agriculture, etc)
- (ii) des recherches pour soutenir la créativité et concevoir des solutions dans toute leur diversité (agronomique, écologique, économique, organisationnelle, etc),
- (iii) des recherches sur l'évaluation de la capacité des systèmes innovants et des configurations territoriales à concilier les performances agronomiques, socio-économiques et environnementales au niveau du champ, du paysage et du territoire.

3.3. Prendre en compte les variations saisonnières

Ajouté aux dimensions paysagères, les variations saisonnières nécessitent également d'être davantage considérées. Dans cette étude nous n'avons observé les ressources florales et les relations multi-trophiques que sur une période de temps limitée au cours du printemps.

Il serait pertinent d'évaluer les ressources fournies par la bande fleurie tout au long de l'année, en lien avec les cycles biologiques des insectes étudiés. Par exemple, les bandes fleuries pourraient être bénéfiques aux organismes étudiés dans cette thèse non pas seulement au printemps mais également à l'automne, lorsque les ressources se raréfient et notamment dans les parcelles. D'une part, elles pourraient notamment être bénéfiques aux parasitoïdes étudiés comme les *Triaspis spp.* (Parasitoïdes de

bruches), si ceux-ci ne nourrissent en automne, soit à d'autres parasitoïdes des ravageurs suivis en apportant des ressources avant l'entrée en hibernation et améliorer leurs taux de survie. D'autre part, elles pourraient favoriser les régulations biologiques par les prédateurs épigés sur les pucerons des céréales ou les altises d'hiver à l'automne, ou bien encore sur les pucerons des légumineuses au tout début de printemps, et ainsi améliorer la complémentarité des régulations biologiques à l'échelle de la saison culturale.

Connaitre finement la biologie et le cycle de vie des ennemis naturels que l'on cherche à favoriser dans des stratégies de lutte biologique par conservation est essentielle pour apporter les habitats et les ressources répondant aux exigences écologiques des auxiliaires de culture et à la biodiversité en général. Des compromis seront nécessaires aux vues des successions de communautés sur la rotation des cultures, non pas pour l'optimiser pour un taxon ou un service en particulier mais dans le but de la garder multifonctionnelle.

4. Choix des indicateurs pour décrire les effets des variables explicatives ou les réponses des communautés

Tout au long de ces travaux de recherche, nous pouvons nous poser la question du choix des indicateurs pour décrire les variables explicatives (ex : système de culture, bande fleurie) et comprendre leurs effets sur les variables à expliquer et la réponse des communautés (ex : abondances, niveau trophique). « *Les indicateurs sont des variables ayant pour objet de mesurer ou apprécier un état, une évolution* » (Petit Robert, 1996). Ils peuvent être également défini comme une « *mesure robuste du phénomène que l'on cherche à décrire et compréhensible par un ensemble d'acteurs, relativement facile à mobiliser* » (Levrel, 2007). Ils permettent donc de recueillir et mesurer les informations analytiques nécessaires à l'évaluation de la multifonctionnalité. Par exemple, le nombre de prédateurs est un indicateur de la fonction de prédation ou de régulation biologique et du service de régulation des bioagresseurs.

4.1. Décrire les effets des systèmes de culture selon des gradients de perturbation

En confrontant nos observations à celles de la littérature, nous arrivons au même constat : il existe une certaine variabilité de réponses aux variables explicatives au sein d'une même typologie de systèmes de culture, en particulier en agriculture de conservation des sols. Comme nous l'avons relevé dans le Chapitre 5, une partie de la réponse peut provenir de l'ancienneté du système, notamment lorsque l'on étudie des processus écologiques s'exerçant sur des pas de temps long comme la réponse des communautés d'arthropodes épigés. De plus, selon les aspirations et contraintes de chaque agriculteur, ceux-ci diversifient dans l'espace ou dans le temps, travaillent parfois le sol très superficiellement ou ont recours à l'emploi de produits phytosanitaires à des degrés divers.

Dans le Chapitre 1, nous avons analysé la réponse des communautés aux systèmes de culture selon la classification la plus courante (agriculture biologique, de conservation des sols, et conventionnelle). Par ailleurs, les témoins conventionnels qui ont mis en place une bande fleurie et étudiés dans le Chapitre 1 pourraient plus s'apparenter à des systèmes raisonnés ou intégrés. Il aurait été difficile de convaincre certains agriculteurs conventionnels très éloigné de la logique agroécologique d'insérer une bande fleurie. Une typologie plus fine des agriculteurs, comprenant plus de catégories, pourrait nous permettre d'affiner nos analyses sur l'interaction entre le système de culture et la mise en place d'une bande fleurie (ex : en distinguant ceux qui effectuent des traitements insecticides de ceux qui n'en effectuent pas, vrais témoins conventionnels avec ou sans bande fleurie), mais la limite étant le nombre d'agriculteurs par type et la charge expérimentale supplémentaire que cela impliquerait.

Une autre approche telle que proposée par Duru et al. (2015) et Thérond et al. (2017) basée sur la biodiversité est plus originale. C'est ce que nous avons exploré dans l'analyse des bouquets de service du Chapitre 5 (radars de multifonctionnalités). Cette approche s'est montrée complémentaire et informative en décrivant différemment les systèmes de culture. De plus, elle a permis d'intégrer de « vrais témoins » conventionnels pour extrémiser les gradients de pratiques. Cela donne des pistes de réflexion intéressantes pour approfondir l'analyse de nos données.

Par ailleurs les systèmes de cultures sont généralement décrits par des modalités qualitatives, comme par exemple le type de travail du sol : profond, superficiel, semis direct. Décrire les systèmes de culture par des indicateurs quantitatifs pour témoigner des gradients de perturbations en les confrontant au cycle des organismes étudiés est une thématique de recherche importante. Une récente étude a par exemple utilisé 31 indicateurs pour décrire les systèmes de culture (Büchi et al. 2019). Parmi ces indicateurs, ils ont notamment utilisé un indicateur d'intensité du travail du sol tenant compte : de la fréquence de passage, de l'intensité de fragmentation, de la profondeur de travail du sol et de la vitesse d'avancement, sur la base des données issues de la méthode « STIR : Soil Tillage Intensity Rating » (USDA, 2012).

Développer cet indicateur à l'échelle de la rotation des cultures pourrait améliorer notre compréhension des effets systèmes sur les communautés d'invertébrés épigés inféodés à la parcelle en particulier.

Le détail des pratiques ou des gradients peuvent s'avérer utiles dans la compréhension des mécanismes sous-jacents aux processus biologiques car souvent plus explicatif que la classification par système de culture (Puech et al., 2014; Chabert et Sarthou, 2017; Büchi et al., 2019). Néanmoins, le recueil des informations pour calculer de tels indicateurs nécessite des enquêtes approfondies sur toutes les conduites d'itinéraires techniques pour toutes les cultures de la rotation (ou de la succession). La prise en compte a minima du précédent cultural sur les communautés animales pourrait nous renseigner sur l'historique de la parcelle et les types fonctionnels présents (*'memory effect'*, Meyer et al., 2019).

Enfin, dans ces travaux, nous avons utilisé une approche hypothético-déductive pour évaluer la multifonctionnalité des systèmes de culture. Nous avons construit des indicateurs a priori, sur la base d'hypothèses en lien avec les taxons et les processus écologiques étudiés. Nous pourrions adopter une approche inductive, en explorant les données à partir d'analyses multivariées confrontant des données d'itinéraires techniques et des communautés, puis à partir de ces analyses construire des indicateurs ou en déduire les variables à prendre en compte.

4.2. Décrire les effets des bandes fleuries et des adventices selon des gradients de ressources trophiques

Nous avons affiné l'analyse de l'effet des ressources florales en sélectionnant seulement celles dont le nectar était réellement accessible d'un point de vue morphologique aux parasitoïdes d'altises et de mégilèthes ainsi qu'aux syrphes. Cette approche relativement peu employée encore (mais voir van Rijn et Wäckers 2016) revêt un intérêt profond pour déterminer quelles espèces semer pour cibler les auxiliaires désirés. A titre d'exemple, cette approche confirme la capacité des parasitoïdes des insectes du colza à exploiter le nectar d'espèces semées dans les bandes (comme le pissenlit), mais montre aussi que certaines plantes visitées par des parasitoïdes (ex. pâquerette) produisent du nectar non accessible à ces derniers (Gardarin, Pigot, et Valantin-Morison 2021).

Des mélanges fleuris annuels dont la composition est optimisée pour soutenir les ennemis naturels des pucerons et favoriser leur contrôle biologique peuvent être d'une grande efficacité. Par exemple, Tschumi et al. (2016b) ont montré que semer un mélange ciblé pour augmenter les prédateurs aphidiphages a entraîné une réduction de 75 % du nombre de pucerons sur pomme de terre.

En revanche, dans notre étude, la composition du mélange fleuri semé avait une visée 'multifonctionnelle', pour répondre aux besoins de divers organismes à diverses périodes en lien avec les successions de culture et n'était donc pas optimisée pour une fonction donnée.

Il pourrait être intéressant de déterminer les niveaux de régulations biologiques selon la mise en place de bandes fleuries annuelles avec des mélanges ciblés pour chaque culture vs une bande fleurie pérenne multifonctionnelle au cours d'une rotation culturale complète et d'identifier les avantages et inconvénients (écologiques, économiques, de faisabilité) de ces deux types d'approche.

Par ailleurs, les bandes fleuries pourraient être décrites fonctionnellement par d'autres traits que l'accessibilité au nectar, comme des traits relatifs à l'attractivité visuelle (ex : spectre UVB, couleur des fleurs, Hatt et al. 2018 ; 2019 ; Zhu et al., 2020) ou olfactives (Bianchi et Wäckers, 2008) sur les auxiliaires. En effet, Bianchi et Wäckers (2008), ont montré que les bandes fleuries qui combinent une forte attractivité et une accessibilité limitée au nectar, ont des taux de parasitisme plus élevés que les bandes fleuries ayant une faible attractivité et une grande accessibilité au nectar. Cela implique que l'attractivité olfactive des fleurs pour les ennemis naturels est un critère important à prendre en compte pour la sélection des espèces végétales dans les bandes fleuries semées.

4.3. Quels descripteurs des communautés pour analyser leur réponse aux systèmes de culture et leurs effets sur le fonctionnement de l'agroécosystème

Dans un premier temps, un objectif important de cette thèse était d'analyser la réponse des communautés à la mise en place d'une bande fleurie selon le système de culture. Dans un second temps, l'objectif était d'identifier à travers diverses métriques, celles qui permettent de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans les relations trophiques. Pour approfondir nos connaissances, il était nécessaire de dépasser les approches et indicateurs mobilisant l'identité des espèces et leur quantité afin de rendre mieux compte de la diversité des interactions liées aux régulations biologiques.

4.3.1. Analyser la réponse des communautés au système de culture

Des indices de composition fonctionnelle des communautés (comme le CWM, Chapitre 1) peuvent être utiles pour analyser les effets de perturbations sur la réponse des communautés et leur effet sur le fonctionnement de l'agroécosystème. La limite de cette approche est le côté 'mono-trait', qui ne rend pas compte de l'interconnexion entre traits impliqués soit dans les mêmes fonctions, soit dans d'autres fonctions. A titre d'exemple, le trait 'taille de l'individu' est un trait étroitement lié à la stratégie de chasse des araignées et à leur capacité de dispersion. Les araignées de plus petite taille tissent généralement des toiles sur la végétation pour capturer leurs proies et se dispersent par *ballooning* tandis que celles de plus grande taille vont davantage chasser et se disperser au sol (Gallé et al. 2018). Nous avons également tenté de constituer des groupes fonctionnels (ex : Cole et al. 2002) sur la base des

mêmes traits, mais en utilisant une classification ascendante hiérarchique (CAH). Puis d'étudier dans un second temps, la réponse des groupes trophiques constitués aux différentes combinaisons de systèmes de culture avec une bande fleurie. Néanmoins, les contours des groupes définis n'étaient pas toujours clairs et des espèces portant le même trait pouvaient être classées dans différents groupes, rendant l'interprétation peu discriminante. Cette approche n'a pas abouti mais elle constitue une perspective pour améliorer l'analyse du jeu de données en cernant mieux au préalable les traits redondants ou anti-corrélés entre eux.

4.3.2. Analyser l'effet de la biodiversité sur les régulations biologiques

Des mesures d'abondance, de richesse spécifique ou fonctionnelles (ex : CTI : Indice Trophique de la Communauté ; Feve : Équitabilité fonctionnelle) peuvent également renseigner sur les interactions trophiques entre espèces et les effets des perturbations. Néanmoins, se limiter à un seul de ces descripteurs de communauté peut limiter notre compréhension du fonctionnement de l'écosystème car ils décrivent des aspects complémentaires des communautés. En effet, dans le Chapitre 3 avec l'expérimentation des cages d'exclusion, nous avons comparé plusieurs approches et montré le rôle clef des carabes dans les parcelles de colza sur la régulation d'insectes phytophages en lien avec : leur nombre (activité-densité), la proportion de prédateurs zoophages (CTI) et la complémentarité fonctionnelle des traits des espèces constituant la communauté (indice d'équitabilité fonctionnelle), mais pas de la diversité fonctionnelle (indice de Rao).

D'une part, nous montrons que la prise en compte de la complémentarité des traits des individus de la communauté est importante pour étudier les relations prédateurs-proies au sein d'un réseau trophique en complément des indices de diversité fonctionnelle plus classique. Nous pourrions également creuser davantage en incluant des métriques de redondance, intéressantes pour identifier si la perte d'une espèce et des fonctions qu'elle occupe peut-être maintenue par d'autres espèces de la communauté (de Bello et al. 2007 ; Woodcock et al. 2014 ; Ricotta et al. 2016).

D'autre part, les modèles linéaires classiques s'avèrent limités pour comprendre les interactions multitrophiques. La mobilisation d'approches statistiques permettant de mettre en évidence les effets directs et indirects (ex : SEM, PLS-PM) des relations entre taxons sur l'ensemble du réseau trophique sont très prometteuses pour améliorer notre compréhension des processus écologiques en lien avec les régulations biologiques (Fan et al. 2016 ; González et al. 2021).

4.4. Indicateurs utilisés pour évaluer la multifonctionnalité des systèmes de culture combinés ou non à une bande fleurie

Un point important à souligner dans notre approche de la multifonctionnalité des systèmes de culture, est que nous avons orienté notre choix d'indicateurs de fonctions envers des services peu étudiés comme ceux de régulations des bioagresseurs et culturels. De plus, nous avons créé un indicateur du potentiel esthétique des parcelles agricoles adapté à notre réseau d'étude, en enquêtant les citoyens des départements sur lequel s'étend notre réseau d'agriculteurs, et basé sur des photos issues du même secteur géographique et de contextes de productions. Premièrement, cette étude représente une originalité en soit par rapport à la littérature existante, de par son échelle d'étude de scénarios agroécologiques non pas à l'échelle du paysage, mais à celle, complémentaire, de la parcelle. Deuxièmement, elle nous a permis de créer un indicateur du potentiel esthétique des parcelles agricoles et des bandes fleuries reposant sur la couverture du sol (présence d'une interculture, destruction du couvert chimiquement plutôt que mécaniquement) et la diversité végétale cultivée ou non (association, présence d'adventices, richesse spécifique). Nous avons intégré cet indicateur dans l'analyse de la multifonctionnalité des systèmes de culture, ce qui représente là aussi une originalité. En effet, les rares études intégrant un aspect esthétique dans leur évaluation de la multifonctionnalité reposent sur un indicateur relativement simplifié : la couverture en fleurs (ex: Allan et al., 2015).

De futures recherches devraient évaluer davantage de pratiques culturelles en combinaison ou non avec des bandes fleuries pour continuer d'explorer les interactions bande fleurie – système de culture d'un point de vue culturel.

En revanche, nous n'avons pas intégré d'indicateurs de la fertilité des sols, de leur stabilité structurelle, ou des taux de matières organiques par exemple. Ceux-ci sont fondamentaux pour évaluer la durabilité et la multifonctionnalité des systèmes de culture mais ont été déjà bien étudiés (Seufert et Ramankutty, 2017; Chabert et Sarthou, 2020; Wittwer et al., 2021). Ces études s'accordent à dire que les systèmes de culture en agriculture biologique et de conservation des sols améliorent la qualité des sols par rapport aux systèmes de culture conventionnels. Ainsi, au regard de nos résultats (Chapitre 5), intégrer des indicateurs sur la qualité des sols pourraient renforcer nos conclusions sur la multifonctionnalité des systèmes de culture alternatifs aux modes conventionnels. Cette étude ne reflète donc qu'une vision partielle de la multifonctionnalité des systèmes de culture mais néanmoins complémentaire de celle existante sur la fertilité et la santé des sols, et venant participer à combler un certain manque dans la littérature.

Enfin, à l'instar des communautés, des effets indirects (ex : changement climatique, perte de biodiversité) peuvent régir les bouquets de fonction et la multifonctionnalité des systèmes de culture (Hasan et al., 2020). Le recours aux approches statistiques d'analyses de chemin tels que les SEM ou les PLS-PM constitue une perspective d'analyse supplémentaire de nos données, qui pourraient nous

renseigner sur les effets indirects de la biodiversité, ou des communautés selon diverses métriques, sur les indicateurs de fonctions et de services (Li et al., 2021; Ostandie, 2021).

5. Avantages et limites du dispositif

Dans le cadre de cette thèse nous avons travaillé sur un réseau de parcelles d'agriculteurs en conditions réelles et non contrôlées (on ne maîtrise pas toutes leurs pratiques, ex : resemis, traitements), pour évaluer les effets des systèmes de culture et des bandes fleuries. Cette approche est plus pertinente pour étudier la biodiversité et les régulations biologiques afin de comprendre les effets relatifs de chaque facteur et de leurs interactions (ex : gestion et ressources locales et paysagères : interaction ressources florales et complexité paysagère, Chapitre 2.B). En effet, l'expérimentation factorielle n'est probablement pas adaptée car « la recherche du *toute chose égale par ailleurs* risque de nous faire passer à côté de facteurs et d'interactions complexes, inattendus, opérant à des échelles de temps et d'espace variées » (Sausse et al. 2011). L'analyse des effets des systèmes de culture en condition contrôlée *ex-situ* (ex : essais systèmes) ne tiennent pas compte des échelles de vie des organismes et de leurs interactions, nécessaires à la compréhension des mécanismes impliqués dans les régulations biologiques.

Ainsi, mettre en place des protocoles de recherche en réseau de parcelles d'agriculteurs est pertinent pour identifier les variations de conditions du milieu et les gradients spatio-temporels. Cependant, une limite est la représentation déséquilibrée de certains systèmes de culture ou pratiques pour certaines cultures (ex : très peu de colza en agriculture biologique). Ceci a représenté un frein majeur à l'étude des effets des systèmes en interaction avec la présence d'une bande fleurie d'un point de vue statistique. Pour pallier cette limite, nous sommes passés par des gradients de pratiques et de ressources lorsque cela était pertinent, comme dans l'étude plus approfondie des régulations biologiques (Chapitres 2 et 3).

Par ailleurs, travailler au sein d'un tel dispositif et réseau permet d'intégrer de nombreux acteurs, compétences et champs disciplinaires. Les dispositifs de plein champ en réseau de parcelles d'agriculteurs nécessitent donc (i) de tenir compte de l'hétérogénéité spatiale et temporelle et (ii) d'adopter une approche interdisciplinaire.

5.1. Hétérogénéité spatiale et temporelle

Au cours des suivis de terrain et du choix des parcelles d'études nous avons au maximum tenté de minimiser les gradients paysagers, notre échelle d'étude étant celle de la parcelle dans des paysages simplifiés. Cependant, nous avons parfois été contraints d'échantillonner des parcelles dans des contextes locaux un peu différents pour suivre une parcelle témoin de la même culture que celle adjacente à la bande fleurie. Ces différences peuvent être relatives à (i) la surface en habitats semi-

naturels, (ii) la taille moyenne des parcelles dans le paysage ou (iii) les éléments ponctuels du paysage comme des zones humides, des haies ou des bosquets.

Premièrement, pour prendre en compte ces variations, nous avons donc inclus dans nos analyses des indices de composition du paysage (ex : proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage). Afin de mieux prendre en compte cette hétérogénéité de contexte il serait nécessaire, soit de réduire certains gradients si l'on a le choix parmi un plus large éventail de parcelles, soit d'étendre le dispositif à plus de sites contrastés le long des gradients paysagers. Par exemple, un gradient de configuration du paysage, au travers la taille moyenne des parcelles du paysage, orthogonal à un gradient de composition du paysage, au travers de la proportion de surface occupée par un habitat particulier.

Deuxièmement, une caractérisation plus fine des micro-habitats (ex : bosquet à proximité du point d'échantillonnage, espèces ligneuses présentes dans les zones boisées, zone humide) pourrait nous permettre d'affiner les effets paysagers, notamment sur les ravageurs. Par exemple, le fusain, *Euonymus europaeus*, est l'hôte primaire du puceron *Aphis fabae* qui se développe sur celui-ci avant de se reproduire dans les cultures de légumineuses telles que les fêveroles ensuite (Emden et Harrington, 2007). Cette caractérisation plus fine des micro-habitats pourrait également nous permettre de comprendre pourquoi certaines espèces plutôt rares, en termes d'abondance ou d'aire de répartition, et présentant des caractéristiques fonctionnelles peu répandues, sont présentes dans certains milieux agricoles et quel est leur rôle fonctionnel. En effet, les espèces rares offrent plus qu'une valeur esthétique, culturelle ou de diversité taxonomique. D'une part, elles peuvent jouer un rôle fonctionnel complémentaire aux espèces les plus communes et ainsi augmenter l'étendue des services fournis par les agroécosystèmes (Mouillot et al., 2013). D'autre part, les espèces rares sont susceptibles d'atténuer ou de compenser la disparition de certaines espèces suite à des perturbations climatiques ou anthropiques, si elles sont fonctionnellement redondantes avec ces dernières (Mouillot et al., 2013).

De plus, nous avons besoin de renforcer nos connaissances sur les qualités et les fonctions des habitats qu'utilisent les auxiliaires et ravageurs de culture au cours de leur cycle de vie (ex : sites d'hivernation, sites refuges contre les fortes chaleurs, sites d'accouplement, sites de ponte), afin d'identifier leurs déplacements et besoins au sein d'une matrice agricole, et d'actionner des leviers de protection agroécologiques des cultures efficaces.

5.2. Mobiliser l'interdisciplinarité pour évaluer la multifonctionnalité des systèmes de culture

En analysant la régulation biologique des bioagresseurs des grandes cultures, ces travaux de recherche sont ancrés dans les disciplines de l'agronomie des systèmes de culture et de l'écologie. Pour comprendre les interactions entre espèces et les régulations biologiques nous avons mobilisé les

concepts de l'écologie des communautés et de l'écologie fonctionnelle, en étudiant ces communautés au travers des traits fonctionnels des organismes. Dans une moindre mesure, nous avons également fait appel à l'écologie des paysages pour tenir compte des aspects de composition des paysages et interpréter nos résultats (ex : diminution de l'effet de la ressource en nectar dans les paysages composés de plus d'habitats semi-naturels sur les abondances de syrphes ou de momies de pucerons verts, Chapitre 2.B).

Pour aborder la multifonctionnalité, nous avons mobilisé les sciences économiques et sociales afin d'élargir les critères d'évaluation des systèmes de culture combinés ou non à une bande fleurie pérenne. Nous avons ainsi intégré comme indicateur économique, la marge semi-nette, élément fort qui pourrait limiter l'adoption de certaines pratiques et aménagements agroécologiques et souvent intégré dans les approches multicritères des agronomes (Petit et al., 2012; Colnenne-David et al., 2017).

Cette interdisciplinarité a nécessité de mobiliser de nombreux acteurs aux compétences complémentaires dans divers domaines d'études et notamment dans les suivis de biodiversité (Office Français de la Biodiversité, Parc Naturel Régional de la Haute Vallée de Chevreuse, laboratoire Écologie Systématique Évolution pour les suivis d'oiseaux) et l'identification des organismes collectés (laboratoire Eco-entomologie, laboratoire Arachne, UMR Agronomie pour l'identification des arthropodes).

A l'égard des interactions multitrophiques que nous avons évalué dans cette thèse, les interactions et échanges multi-acteurs entre les agriculteurs, les organismes de recherche (ex : UMR SAD-APT pour la capitalisation des données de conduite des cultures, UMR CESAER pour la partie culturelle), les chambres d'agriculture (animation), l'OFB, les laboratoires d'identification, l'association Hommes & Territoires (animation, transfert des connaissances), ont tous contribué à la réalisation de ce projet de recherche. Cela permet également de faire évoluer mutuellement nos perceptions. A l'origine, les agriculteurs du réseau avaient majoritairement des attentes en termes de biodiversité ou de régulations biologiques des effets des bandes fleuries sur leurs parcelles adjacentes. Cependant, au cours du projet, l'objet 'bande fleurie' est apparu comme également important pour créer du lien agriculteur-riverain et amorcer des échanges. Par ailleurs, par l'intermédiaire de la transposition par les instituts partenaires des résultats issus de ce dispositif à d'autres agriculteurs ou acteurs, ce travail pourrait contribuer à accentuer la transition vers d'autres pratiques acceptables d'un point de vue environnemental et social. Enfin, d'un point de vue de la recherche, travailler dans un tel réseau multi-acteurs et directement ancré dans les conditions réelles expérimentées par les agriculteurs, nous incite à repenser nos questions de recherche dans un contexte local et appliqué.

L'interdisciplinarité est importante pour évaluer la multifonctionnalité dont les enjeux sont d'identifier et de favoriser des paysages agricoles supportant des fonctions répondants aux enjeux de multiples acteurs. Néanmoins, la hiérarchisation et le poids à accorder à certaines fonctions ou services

écosystémiques plus qu'à d'autres restent à explorer (Allan et al., 2015; Herzog et al., 2019; Wittwer et al., 2021).

6. Perspectives de recherches

Comprendre comment les relations proies-prédateurs sont modulées au cours d'une saison culturale par l'interaction des échelles locales et paysagères peut apporter des connaissances sur les réseaux d'interactions trophiques qui vont influencer les processus de régulation biologique afin de dégager des leviers d'action mobilisables par les agriculteurs.

Il faudrait poursuivre les efforts de recherche et :

- (i) étudier les **variations saisonnières et pluriannuelles** des réponses des auxiliaires aux pratiques et au paysage pour identifier les situations présentant des risques de dommages des ravageurs sur les cultures et mettre en œuvre des mesures de lutte biologique par conservation pour les prévenir,
- (ii) décrire fonctionnellement le rôle de la culture (fourniture de ressource, site de reproduction),
- (iii) réaliser une typologie plus fine des qualités d'habitats (ex : la hauteur du couvert ; densité de végétation ; diversité d'espèce à l'échelle paysagère et locale, ressources en nectar ou en proies) exploités au cours d'une saison culturale selon les taxons au lieu de définir des aménagements types pour les auxiliaires (ex : bandes fleuries, HSN),
- (iv) évaluer le lien entre la quantité de ressources disponibles, la *fitness* ou le statut nutritionnel des individus et l'efficacité du contrôle biologique au cours d'une saison culturale à l'échelle locale et paysagère,
- (v) créer des cartes fonctionnelles à partir du développement de l'indice de qualité de l'habitat précédemment évoqué et modéliser les flux d'organismes dans le paysage au cours d'une saison.

Un point de vigilance est à apporter sur les dis-services que la bande fleurie peut également entraîner sur la présence de ravageurs, peu étudiés dans cette thèse. D'une part nous n'avons pas montré que la présence d'une bande fleurie favorisait la croissance des pucerons sur féverole (Chapitre 2.B), mais d'autre part, il semblerait que la présence d'une bande fleurie favorise les bruches de la féverole (Chapitre 5). Ainsi, il faut évaluer les effets des aménagements agroécologiques sur une diversité de ravageurs afin d'être conscients à la fois des services et des dis-services potentiels pour mettre en œuvre des moyens prophylactiques.

Enfin, pour aller plus loin et inciter les politiques publiques, les régions ou les collectivités à soutenir les agriculteurs favorisant la biodiversité et les services écosystémiques, nous pourrions mettre en place

des études de consentement à payer basé sur des radars de multifonctionnalité. Cette fois-ci en explicitant les pratiques derrière les services fournis et d'évaluer si et de combien des citoyens sont prêts à payer plus cher pour un produit qui répond à leurs critères d'exigence (ex : environnementale, éthique, économique). Par exemple, dans le cadre du programme EUCLID H2020, une étude de consentement à payer a été menée. Elle visait à demander aux consommateurs s'ils étaient prêts à payer plus pour des produits respectueux de l'environnement mais non biologiques. L'étude a révélé qu'ils étaient prêts, jusqu'à 20 % de plus, en particulier pour les fruits et légumes (*Fornetti et al. 2019 dans Thomine et al., 2022*).

Mobiliser l'approche par la demande¹⁷ est une méthode privilégiée par les méthodes économiques visant à estimer l'importance des services écosystémiques (Levrel et al., 2016). Elle pourrait notamment permettre d'appuyer la prise en compte dans les politiques publiques de la protection de la biodiversité et du patrimoine naturel, si la demande sociétale est là, car ils sont difficiles à mesurer et donc à évaluer. Nous avons notamment mis en avant dans le Chapitre 4 que les citoyens peuvent attribuer une valeur esthétique aux parcelles agricoles et en trouver certaines plus favorables que d'autres à la biodiversité. Une étude de leur consentement à payer plus cher des produits locaux, cultivés chez des agriculteurs qui maximisent la couverture du sol et la diversité végétale cultivée ou non, ou bien encore qui mettent en place des aménagements écologiques telles que des bandes fleuries, pourrait valoriser leurs actions qui bénéficient à la biodiversité et à la société.

¹⁷ « D'un point de vue économique, l'approche par la demande est fondée sur la notion de préférence individuelle – envisagée le plus souvent à partir d'arbitrage concernant des choix de consommation – et est à l'origine de la valeur économique que l'on peut attribuer aux choses. » (Levrel et al., 2016)

7. Conclusion générale

La gestion agroécologique de la santé des cultures (Deguine et al., 2016) représente un défi technique majeur pour certaines cultures comme le colza, soumise à de forts niveaux de ravageurs et emblématique des grandes cultures les plus dépendantes aux pesticides. D'autres cultures plus minoritaires en termes de surface mais revêtant un fort intérêt agronomique, comme la féverole, sont également soumises à des problématiques de ravageurs (ex : pucerons, bruches), nécessitant de déployer des recherches alternatives de lutte biologique. Contrairement aux céréales, ces cultures de diversification (Meynard et al., 2018) et leurs ravageurs associés ont fait l'objet de très peu de travaux relatifs à la lutte biologique par conservation. Les résultats de cette thèse contribuent à éclairer la complexité des régulations biologiques à l'œuvre dans les systèmes de culture « agroécologiques » où les cultures de diversification sont mobilisées.

La présence d'une bande fleurie a un effet positif sur les populations d'oiseaux seulement dans les systèmes de culture conventionnels, mais pas sur celles de carabes ou d'araignées. En revanche, la présence d'une bande fleurie dans les systèmes en agriculture biologique a effet positif sur les densités d'araignées dans les parcelles adjacentes mais négatif en agriculture de conservation des sols.

Nous montrons des effets favorables des bandes fleuries sur le potentiel de régulations biologiques sur différents ravageurs et deux cultures différentes. L'effet n'est pas visible sur le parasitisme des altises en début de saison, mais s'intensifie au cours du temps, sur le parasitisme des mégigèthes du colza et des pucerons verts sur féverole, en lien avec la quantité de ressources qui augmente, tant dans la bande fleurie que dans les bordures de champ spontanées.

L'effet de la bande fleurie sur les bioagresseurs étudiés varie en lien avec (i) la disponibilité des ressources accessibles aux auxiliaires apportées par la bande fleurie ou la végétation spontanée, dans ou autour des parcelles et (ii) la dépendance de l'organisme régulateur à la ressource en nectar floral.

Les parcelles présentant une forte couverture du sol (par exemple, présence d'une interculture, inter-rangs étroits, couverture végétale dense) et une végétation diversifiée (par exemple, culture associée, présence d'adventices en fin de cycle) ont été perçues plus favorablement sur le plan esthétique et envers la biodiversité par les citoyens. Les séquences temporelles reflétant la succession de l'aspect visuel des parcelles relevant de l'agriculture de conservation des sols ont été jugées plus esthétiques et plus favorables à la biodiversité que les séquences « biologiques » et « conventionnelles ». Ces éléments de la conduite des cultures pourraient être utiles dans l'élaboration des paiements pour services environnementaux.

Ainsi, en plus des ressources trophiques et des habitats fournis par la mise en place d'une bande fleurie ou la présence d'espèces associées dans la culture, celles-ci sont également appréciées par les citoyens. Il y a donc une convergence entre les techniques agricoles valorisant la biodiversité et la mise

en place d'aménagements agroécologiques, sur la fourniture de services culturels et le potentiel de régulations des bioagresseurs. De plus, sur colza, la combinaison de systèmes de culture diversifiés et de bandes fleuries a permis d'élargir le profil de multifonctionnalité et d'équilibrer les niveaux de fonctions des indicateurs de régulations biologiques, de biodiversité, culturel et de performance agronomique et économique.

En revanche, des compromis semblent s'opérer entre ces services et les performances agronomiques et économiques (rendement et marge semi-nette). Évaluer la « multi-performance » des systèmes de culture combinés à la mise en place de bandes fleuries, et selon deux typologies complémentaires, par le biais de la multifonctionnalité, nous a permis d'aller plus loin sur la description des bouquets de bien et de services rendus par des systèmes de culture agroécologiques que les approches multicritères mobilisant des proxys du service de régulation.

REFERENCES

- AFB, (2018). Biodiversité, les chiffres clés – Edition 2018. Données et études statistiques pour le changement climatique, l'énergie, l'environnement, le logement, et les transports, 92 pp. [En Ligne] <https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/biodiversite-les-chiffres-cles-edition-2018> [Consulté le 16 mars 2021]
- Afza, R., Afzal, M., Majeed, M. Z., & Riaz, M. A. (2019). Effect of Intra-Guild Predation and Sub Lethal Concentrations of Insecticides on the Predation of Coccinellids. *Pakistan Journal of Zoology*, 51(2). doi: [10.17582/journal.pjz/2019.51.2.611.617](https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2019.51.2.611.617)
- Agence Bio. (2021). Les chiffres clés. [En Ligne] <https://www.agencebio.org/vos-outils/les-chiffres-cles/> [Consulté le 16 décembre 2021]
- Agreste (2020). Mémento 2020. L'agriculture, la forêt, la pêche et les industries agroalimentaires. Février 2021. 34pp.
- Agreste (2019). Pratiques culturales en grandes cultures 2017 : IFT et nombre de traitements. Agreste Chiffres et Données Agriculture, n°2019-3-Juin 2019, 22pp.
- Agreste (2021). Grandes cultures. Semis d'hiver 2021 : Céréales en progression et colza en baisse. Agreste Conjoncture – Infos Rapides Grandes cultures, n° 2021-16, 4pp.
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N. M., Tschumi, M., Blaauw, B. R., Bommarco, R., ... Sutter, L. (2020). The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: A quantitative synthesis. *Ecology Letters*, n/a(n/a). doi: [10.1111/ele.13576](https://doi.org/10.1111/ele.13576)
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., ... Ouin, A. (2014). The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, 77, 76-82. doi: [10.1016/j.biocontrol.2014.06.006](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.06.006)
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., ... Fischer, M. (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18(8), 834-843. doi: [10.1111/ele.12469](https://doi.org/10.1111/ele.12469)
- Almohamad, R., Verheggen, F., & Haubruge, E. (2009). Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13(3). Consulté à l'adresse <https://orbi.uliege.be/handle/2268/81394>
- Andrén, H. (1995). Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. In L. Hansson, L. Fahrig, & G. Merriam (Éds.), *Mosaic Landscapes and Ecological Processes* (p. 225-255). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: [10.1007/978-94-011-0717-4_10](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0717-4_10)
- Archambault, V., Tison-Rosebery, J., & Morin, S. (2010). Traits biologiques et écologiques, intérêt et perspectives pour la bio-indication des pollutions toxiques. *Sciences Eaux & Territoires*, (1), 46-51. doi: [10.14758/SET-REVUE.2010.1.10](https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2010.1.10)
- Aubertot, J. N., Barbier, J. M., Carpentier, A., Gril, J. J., Guichard, L., Lucas, P., ... & Voltz, M. (2005). Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux.
- Badgley, C., Moghtader, J., Quintero, E., Zakem, E., Chappell, M. J., Avilés-Vázquez, K., ... Perfecto, I. (2007). Organic agriculture and the global food supply. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 22(2), 86-108. doi: [10.1017/S1742170507001640](https://doi.org/10.1017/S1742170507001640)
- Balzan, M. V., Bocci, G., & Moonen, A.-C. (2014). Augmenting flower trait diversity in wildflower strips to optimise the conservation of arthropod functional groups for multiple agroecosystem services. *Journal of Insect Conservation*, 18(4), 713-728. doi: [10.1007/s10841-014-9680-2](https://doi.org/10.1007/s10841-014-9680-2)
- Barari, H., Ferguson, A. W., Piper, R. W., Smith, E., Quicke, D. L. J., & Williams, I. H. (2005). The separation of two hymenopteran parasitoids, *Tersilochus obscurator* and *Tersilochus microgaster* (Ichneumonidae), of stem-mining pests of winter oilseed rape using DNA, morphometric and ecological data. *Bulletin of Entomological Research*, 95(4), 299-307. doi: [10.1079/BER2005360](https://doi.org/10.1079/BER2005360)
- Barbaro, L., Rusch, A., Muiruri, E. W., Gravellier, B., Thiery, D., & Castagnyrol, B. (2017). Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 500-508. doi: [10.1111/1365-2664.12740](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12740)

- Barbosa, P. (1998). Chapter 3—Agroecosystems and conservation biological control. In Pedro Barbosa (Éd.), *Conservation Biological Control* (p. 39-54). San Diego: Academic Press. doi: [10.1016/B978-012078147-8/50049-9](https://doi.org/10.1016/B978-012078147-8/50049-9)
- Barone, M., & Frank, T. (2003). Habitat age increases reproduction and nutritional condition in a generalist arthropod predator. *Oecologia*, *135*(1), 78-83. doi: [10.1007/s00442-002-1175-2](https://doi.org/10.1007/s00442-002-1175-2)
- Barré, K., Viol, I. L., Julliard, R., Chiron, F., & Kerbiriou, C. (2018a). Tillage and herbicide reduction mitigate the gap between conventional and organic farming effects on foraging activity of insectivorous bats. *Ecology and Evolution*, *8*(3), 1496-1506. doi: [10.1002/ece3.3688](https://doi.org/10.1002/ece3.3688)
- Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., & Kerbiriou, C. (2018b). Weed control method drives conservation tillage efficiency on farmland breeding birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *256*, 74-81. doi: [10.1016/j.agee.2018.01.004](https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.004)
- Barton, K., & Barton, M. K. (2015). Package 'mumin'. Version, 1(18), 439.
- Barzman, M., Bärberi, P., Birch, A. N. E., Boonekamp, P., Dachbrodt-Saaydeh, S., Graf, B., ... Sattin, M. (2015). Eight principles of integrated pest management. *Agronomy for Sustainable Development*, *35*(4), 1199-1215. doi: [10.1007/s13593-015-0327-9](https://doi.org/10.1007/s13593-015-0327-9)
- Bass, C., Puinean, A. M., Zimmer, C. T., Denholm, I., Field, L. M., Foster, S. P., ... Williamson, M. S. (2014). The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, *51*, 41-51. doi: [10.1016/j.ibmb.2014.05.003](https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2014.05.003)
- Batáry, P., Báldi, A., Ekroos, J., Gallé, R., Grass, I., & Tschamntke, T. (2020). Biologia Futura : Landscape perspectives on farmland biodiversity conservation. *Biologia Futura*, *71*(1-2), 9-18. doi: [10.1007/s42977-020-00015-7](https://doi.org/10.1007/s42977-020-00015-7)
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7. 2014.
- Baude, M., Kunin, W. E., Boatman, N. D., Conyers, S., Davies, N., Gillespie, M. A. K., ... Memmott, J. (2016). Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature*, *530*(7588), 85-88. doi: [10.1038/nature16532](https://doi.org/10.1038/nature16532)
- Baudry, J., Boussard, H., Betbeder, J., & Mercier, A. (2019). Chapitre 4. Caractériser les paysages agricoles. In Paysage, biodiversité fonctionnelle et santé des plantes (pp. 59-70). Educagri éditions.
- Baulechner, D., Diekötter, T., Wolters, V., & Jauker, F. (2019). Converting arable land into flowering fields changes functional and phylogenetic community structure in ground beetles. *Biological Conservation*, *231*, 51-58. doi: [10.1016/j.biocon.2019.01.005](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.005)
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., ... Birch, A. N. E. (2017). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*, *97*, 145-158. doi: [10.1016/j.cropro.2016.11.008](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008)
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., & Makowski, D. (2019). Evidence map of crop diversification strategies at the global scale. *Environmental Research Letters*, *14*(12), 123001. doi: [10.1088/1748-9326/ab4449](https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab4449)
- Bengtsson, J., Ahnström, J., & Weibull, A.-C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, *42*(2), 261-269. doi: [10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x)
- Bennett, A. J., Bending, G. D., Chandler, D., Hilton, S., & Mills, P. (2012). Meeting the demand for crop production : The challenge of yield decline in crops grown in short rotations. *Biological Reviews*, *87*(1), 52-71. doi: [10.1111/j.1469-185X.2011.00184.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00184.x)
- Benton, T. G., Bryant, D. M., Cole, L., & Crick, H. Q. P. (2002). Linking agricultural practice to insect and bird populations : A historical study over three decades: Farming, insect and bird populations. *Journal of Applied Ecology*, *39*(4), 673-687. doi: [10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x)
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity : Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(4), 182-188. doi: [10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Berger, J., Jönsson, M., Hedlund, K., & Anderson, P. (2015). Niche separation of pollen beetle parasitoids. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *3*. doi: [10.3389/fevo.2015.00045](https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00045)

- Bertrand, C. (2015). *L'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles influence les auxiliaires généralistes des cultures et le potentiel de contrôle biologique des ravageurs* (Thesis, Rennes 1). Rennes 1. Consulté à l'adresse <http://www.theses.fr/2015REN1S161>
- 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 B: Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727. doi: [10.1098/rspb.2006.3530](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530)
- Bianchi, F. J. J. A., & Wäckers, F. L. (2008). Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control*, 46(3), 400-408. doi: [10.1016/j.biocontrol.2008.04.010](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.04.010)
- Birkhofer, K., Smith, H. G., Weisser, W. W., Wolters, V., & Gossner, M. M. (2015). Land-use effects on the functional distinctness of arthropod communities. *Ecography*, 38(9), 889–900. <https://doi.org/10.1111/ecog.01141>
- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T. A., & Tscharntke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146(1), 34-43. doi: [10.1016/j.agee.2011.09.005](https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.09.005)
- Boeraeve, F., Duffrène, M., Dendoncker, N., Dupire, A., & Mahy, G. (2020). How Are Landscapes under Agroecological Transition Perceived and Appreciated? A Belgian Case Study. *Sustainability*, 12(6), 2480. doi: [10.3390/su12062480](https://doi.org/10.3390/su12062480)
- Boetzl, F. A., Krimmer, E., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2019). Agri-environmental schemes promote ground-dwelling predators in adjacent oilseed rape fields : Diversity, species traits and distance-decay functions. *Journal of Applied Ecology*, 56(1), 10-20. doi: [10.1111/1365-2664.13162](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13162)
- Boetzl, F. A., Krauss, J., Heinze, J., Hoffmann, H., Juffa, J., König, S., ... Steffan-Dewenter, I. (2021). A multitaxa assessment of the effectiveness of agri-environmental schemes for biodiversity management. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(10), e2016038118. doi: [10.1073/pnas.2016038118](https://doi.org/10.1073/pnas.2016038118)
- Boinot, S., Poulmarc'h, J., Mézière, D., Lauri, P.-É., & Sarthou, J.-P. (2019). Distribution of overwintering invertebrates in temperate agroforestry systems : Implications for biodiversity conservation and biological control of crop pests. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106630. doi: [10.1016/j.agee.2019.106630](https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106630)
- Boinot, S., Mézière, D., Poulmarc'h, J., Saintilan, A., Lauri, P.-E., & Sarthou, J.-P. (2020). Promoting generalist predators of crop pests in alley cropping agroforestry fields: Farming system matters. *Ecological Engineering*, 158, 106041. doi: [10.1016/j.ecoleng.2020.106041](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106041)
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J.-S. S. (2009). Generalized linear mixed models : A practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 127-135. doi: [10.1016/j.tree.2008.10.008](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008)
- Bond, W., & Grundy, A. C. (2001). Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research*, 41(5), 383-405. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2001.00246.x>
- Bonnet, C., Gaudio, N., Alletto, L., Raffailac, D., Bergez, J.-E., Debaeke, P., ... Justes, E. (2021). Design and multicriteria assessment of low-input cropping systems based on plant diversification in southwestern France. *Agronomy for Sustainable Development*, 41(5), 65. doi: [10.1007/s13593-021-00719-7](https://doi.org/10.1007/s13593-021-00719-7)
- Bonte, D., Lens, L., & Maelfait, J.-P. (2006). Sand dynamics in coastal dune landscapes constrain diversity and life-history characteristics of spiders. *Journal of Applied Ecology*, 43(4), 735–747. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01175.x>
- Bureau de Roince, C., Ricard, J.-M., Garcin, A., Jay, M., Mandrin, J., Lavigne, C., & Bouvier, J.-C. (2010). Fonctionnalité des auxiliaires vertébrés et invertébrés dans le contrôle des ravageurs du pommier. Première étape. *Infos CTIFL* 263 , 10-15. (2010). Consulté à l'adresse <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR2016216807>
- Börner, J., Baylis, K., Corbera, E., Ezzine-de-Blas, D., Honey-Rosés, J., Persson, U. M., & Wunder, S. (2017). The Effectiveness of Payments for Environmental Services. *World Development*, 96, 359-374. doi: [10.1016/j.worlddev.2017.03.020](https://doi.org/10.1016/j.worlddev.2017.03.020)
- Bosc, C., Roets, F., Hui, C., & Pauw, A. (2018). Interactions among predators and plant specificity protect herbivores from top predators. *Ecology*, 99(7), 1602-1609. doi: [10.1002/ecy.2377](https://doi.org/10.1002/ecy.2377)

- Brandes, M., Heimbach, U., & Ulber, B. (2018). Effects of insecticide application on parasitism rates of pollen beetle larvae (*Brassicoglyphus aeneus* (Fabricius)) by tersilochine parasitoids. *Arthropod-Plant Interactions*, 12(6), 799-809. doi: [10.1007/s11829-017-9580-y](https://doi.org/10.1007/s11829-017-9580-y)
- Breslow, N. E., & Clayton, D. G. (1993). Approximate Inference in Generalized Linear Mixed Models. *Journal of the American Statistical Association*, 88(421), 9-25. doi: [10.1080/01621459.1993.10594284](https://doi.org/10.1080/01621459.1993.10594284)
- Brooks, M., E., Kristensen, K., Benthem, K., J., van, Magnusson, A., Berg, C., W., Nielsen, A., ... Bolker, B., M. (2017). GlmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378. doi: [10.32614/RJ-2017-066](https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066)
- Brose, U. (2010). Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology*, 24(1), 28-34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01618.x>
- Brustel, L., Seyvet, M., & Sarthou, J.-P., (2018). Biodiversité planifiée : Définition. Dictionnaire d'Agroécologie, [En ligne] <https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/biodiversite-planifiee/> [Consulté le 8 janvier 2022]
- 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*, 3(90), 255-263.
- Büchi, L., Georges, F., Walder, F., Banerjee, S., Keller, T., Six, J., ... Charles, R. (2019). Potential of indicators to unveil the hidden side of cropping system classification : Differences and similarities in cropping practices between conventional, no-till and organic systems. *European Journal of Agronomy*, 109, 125920. doi: [10.1016/j.eja.2019.125920](https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125920)
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). A practical information-theoretic approach. *Model selection and multimodel inference*, 2.
- Byrnes, J. E. K., Gamfeldt, L., Isbell, F., Lefcheck, J. S., Griffin, J. N., Hector, A., ... Duffy, J. E. (2014). Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality : Challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2), 111-124. doi: [10.1111/2041-210X.12143](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12143)
- Cadoux, S. et Sauzet, G. (2016). Colza associé à un couvert de légumineuses gélives. *Les points techniques de Terres Inovia, Terres Inovia*
- Cahenzli, F., Pfiffner, L., & Daniel, C. (2017). Reduced crop damage by self-regulation of aphids in an ecologically enriched, insecticide-free apple orchard. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(6), 65. doi: [10.1007/s13593-017-0476-0](https://doi.org/10.1007/s13593-017-0476-0)
- Caillault, S., & Marie, M. (2009). Pratiques agricoles, perceptions et représentations du paysage : Quelles articulations ? Approches croisées Nord/Sud. *Norois. Environnement, aménagement, société*, (213), 9-20. doi: [10.4000/norois.2995](https://doi.org/10.4000/norois.2995)
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443(7114), 989-992. doi: [10.1038/nature05202](https://doi.org/10.1038/nature05202)
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67. doi: [10.1038/nature11148](https://doi.org/10.1038/nature11148)
- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., & Coddington, J. A. (2011). Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. *PLoS ONE*, 6(6). doi: [10.1371/journal.pone.0021710](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021710)
- Cellier, V., Berthier, A., Colnenne-David, C., Darras, S., Deytieux, V., Savoie, A., & Aubertot, J.-N. (2018). Évaluation multicritère de systèmes de culture zéro-pesticides en grande culture et polyculture-élevage (Réseau Rés0Pest). *Innovations Agronomiques*, 70, 273-289. doi: [10.15454/y8fy5s](https://doi.org/10.15454/y8fy5s)
- Cerrutti, N., Robert, C., & Geloën, M. (2021). Gestion alternative des ravageurs en grandes cultures : La démarche territoriale innovante d'un collectif d'agriculteurs avec le projet R2D2. *Agronomie, Environnement & Sociétés*, 11(2), 10.
- Chabert, A., & Sarthou, J.-P. (2017). Practices of conservation agriculture prevail over cropping systems and landscape heterogeneity in understanding the ecosystem service of aphid biocontrol. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 249, 70-79. doi: [10.1016/j.agee.2017.08.005](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.005)
- Chabert, A., & Sarthou, J.-P. (2020). Conservation agriculture as a promising trade-off between conventional and organic agriculture in bundling ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 292, 106815. doi: [10.1016/j.agee.2019.106815](https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106815)

- Chailleux, A., Mohl, E. K., Alves, M. T., Messelink, G. J., & Desneux, N. (2014). Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: Potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. *Pest Management Science*, *70*(12), 1769-1779. doi: [10.1002/ps.3916](https://doi.org/10.1002/ps.3916)
- Chaiyarat, R., Sookjam, C., Eiam-Ampai, K., & Damrongphol, P. (2014). Bioaccumulation of organochlorine pesticides in the liver of birds from Boraphet wetland, Thailand. *ScienceAsia*, *40*(3), 198. doi: [10.2306/scienceasia1513-1874.2014.40.198](https://doi.org/10.2306/scienceasia1513-1874.2014.40.198)
- Chan, K. M. A., Satterfield, T., & Goldstein, J. (2012). Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecological Economics*, *74*, 8-18. doi: [10.1016/j.ecolecon.2011.11.011](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.11.011)
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., & Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, *14*(9), 922-932. doi: [10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x)
- Charbonnier, Y., Barbaro, L., Theillout, A., & Jactel, H. (2014). Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations. *PLOS ONE*, *9*(10), e109488. doi: [10.1371/journal.pone.0109488](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109488)
- Chiron, F., Chargé, R., Julliard, R., Jiguet, F., & Muratet, A. (2014). Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *185*, 153-160. doi: [10.1016/j.agee.2013.12.013](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.013)
- Christensen, R. H. B., & Christensen, M. R. H. B. (2015). Package 'ordinal'. Stand, 19, 2016.
- Christie, M., Fazey, I., Cooper, R., Hyde, T., & Kenter, J. O. (2012). An evaluation of monetary and non-monetary techniques for assessing the importance of biodiversity and ecosystem services to people in countries with developing economies. *Ecological Economics*, *83*, 67-78. doi: [10.1016/j.ecolecon.2012.08.012](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2012.08.012)
- Christie, A. P., Amano, T., Martin, P. A., Shackelford, G. E., Simmons, B. I., & Sutherland, W. J. (2019). Simple study designs in ecology produce inaccurate estimates of biodiversity responses. *Journal of Applied Ecology*, *56*(12), 2742-2754. doi: [10.1111/1365-2664.13499](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13499)
- Clark, M. S., Gage, S. H., & Spence, J. R. (1997). Habitats and Management Associated with Common Ground Beetles (Coleoptera : Carabidae) in a Michigan Agricultural Landscape. *Environmental Entomology*, *26*(3), 519-527. doi: [10.1093/ee/26.3.519](https://doi.org/10.1093/ee/26.3.519)
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, *9*(4), 222-228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Clough, Y., Krueess, A., & Tschardtke, T. (2007). Organic versus conventional arable farming systems : Functional grouping helps understand staphylinid response. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *118*(1), 285-290. doi: [10.1016/j.agee.2006.05.028](https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.028)
- Cloyd, R. (2012). Indirect Effects of Pesticides on Natural Enemies. In R. P. Soundararajan (Éd.), *Pesticides—Advances in Chemical and Botanical Pesticides*. InTech. doi: [10.5772/48649](https://doi.org/10.5772/48649)
- Cole, L. J., McCracken, D. I., Dennis, P., Downie, I. S., Griffin, A. L., Foster, G. N., ... Waterhouse, T. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *93*(1-3), 323-336. doi: [10.1016/S0167-8809\(01\)00333-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00333-4)
- Collard, B., Tixier, P., Carval, D., Lavigne, C., & Delattre, T. (2018). Spatial organisation of habitats in agricultural plots affects per-capita predator effect on conservation biological control : An individual based modelling study. *Ecological Modelling*, *388*, 124-135. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2018.09.026](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.09.026)
- Collins, K. L., Boatman, N. D., Wilcox, A., Holland, J. M., & Chaney, K. (2002). Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *93*(1-3), 337-350. doi: [10.1016/S0167-8809\(01\)00340-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00340-1)
- Colnenne-David, C., Grandeau, G., Jeuffroy, M.-H., & Dore, T. (2017). Ambitious environmental and economic goals for the future of agriculture are unequally achieved by innovative cropping systems. *Field Crops Research*, *210*, 114-128. doi: [10.1016/j.fcr.2017.05.009](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.05.009)
- Cook, S. M., Murray, D. A., & Williams, I. H. (2004). Do pollen beetles need pollen? The effect of pollen on oviposition, survival, and development of a flower-feeding herbivore. *Ecological entomology*, *29*(2), 164-173.

- Cormier, L., Joliet, F., & Carcaud, N. (2012). La biodiversité est-elle un enjeu pour les habitants ? . Analyse au travers de la notion de trame verte. *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*, (Vol. 3, n° 2). doi: [10.4000/developpementdurable.9319](https://doi.org/10.4000/developpementdurable.9319)
- Costanza, R., de Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., ... Grasso, M. (2017). Twenty years of ecosystem services : How far have we come and how far do we still need to go? *Ecosystem Services*, 28, 1-16. doi: [10.1016/j.ecoser.2017.09.008](https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.09.008)
- Cramp, S., Simmons, K. L. E., Brooks, D. C., Collar, N. J., Dunn, E., Gillmor, R., ... & Wilson, M. G. (1983). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic
- Crowder, D. W., Northfield, T. D., Strand, M. R., & Snyder, W. E. (2010). Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, 466(7302), 109-112. doi: [10.1038/nature09183](https://doi.org/10.1038/nature09183)
- Cunningham, H. M., Chaney, K., Bradbury, R. B., & Wilcox, A. (2004). Non-inversion tillage and farmland birds : A review with special reference to the UK and Europe. *Ibis*, 146(s2), 192-202. doi: [10.1111/j.1474-919X.2004.00354.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00354.x)
- Dainese, M., Martin, E. A., Aizen, M., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *BioRxiv*. doi: [10.1101/554170](https://doi.org/10.1101/554170)
- de Bello, F., Lepš, J., Lavorel, S., & Moretti, M. (2007). Importance of species abundance for assessment of trait composition : An example based on pollinator communities. *Community Ecology*, 8(2), 163-170. doi: [10.1556/ComEc.8.2007.2.3](https://doi.org/10.1556/ComEc.8.2007.2.3)
- de Pedro, L., Perera-Fernández, L. G., López-Gallego, E., Pérez-Marcos, M., & Sanchez, J. A. (2020). The Effect of Cover Crops on the Biodiversity and Abundance of Ground-Dwelling Arthropods in a Mediterranean Pear Orchard. *Agronomy*, 10(4), 580. doi: [10.3390/agronomy10040580](https://doi.org/10.3390/agronomy10040580)
- Deguine, J.-P., Gloanec, C., Laurent, P., Ratnadass, A., & Aubertot, J.-N. (2016). *Protection agroécologique des cultures*. Editions Quae.
- Deguine, J. P., & Ratnadass, A. (2016). La protection agroécologique des cultures : A l'interface de l'agroécologie, de la protection des cultures et de la gestion de la biodiversité. In *Protection agroécologique des cultures / Deguine Jean-Philippe (ed.), Gloanec Caroline (ed.), Laurent Philippe (ed.), Ratnadass Alain (ed.), Aubertot Jean-Noel (ed.)* (p. 56-67). Versailles: Ed. Quae. Consulté à l'adresse http://publications.cirad.fr/une_notice.php?dk=579877
- Deguine, J.-P., Gloanec, C., Laurent, P., Ratnadass, A., & Aubertot, J.-N. (2017). *Agroecological Crop Protection*. Springer.
- Deguine, J.-P., Aubertot, J.-N., Flor, R. J., Lescourret, F., Wyckhuys, K. A. G., & Ratnadass, A. (2021). Integrated pest management : Good intentions, hard realities. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 41(3), 38. doi: [10.1007/s13593-021-00689-w](https://doi.org/10.1007/s13593-021-00689-w)
- Derrouch, D., Dessaint, F., Felten, É., & Chauvel, B. (2020). L'adoption du semis direct sous couvert végétal : Transition douce ou rupture ? *Cahiers Agricultures*, 29, 5. doi: [10.1051/cagri/2020003](https://doi.org/10.1051/cagri/2020003)
- Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech, J.-M. (2007). The Sublethal Effects of Pesticides on Beneficial Arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 81-106. doi: [10.1146/annurev.ento.52.110405.091440](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091440)
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence : Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-655. doi: [10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Diehl, E., Sereda, E., Wolters, V., & Birkhofer, K. (2013). Effects of predator specialization, host plant and climate on biological control of aphids by natural enemies : A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 50(1), 262-270. doi: [10.1111/1365-2664.12032](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12032)
- Dively, G. P., Leslie, A. W., & Hooks, C. R. R. (2020). Evaluating wildflowers for use in conservation grass buffers to augment natural enemies in neighboring cornfields. *Ecological Engineering*, 144, 105703. doi: [10.1016/j.ecoleng.2019.105703](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.105703)
- Djoudi, E. A., Marie, A., Mangenot, A., Puech, C., Aviron, S., Plantegenest, M., & Pétilion, J. (2018). Farming system and landscape characteristics differentially affect two dominant taxa of predatory arthropods. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 259, 98-110. doi: [10.1016/j.agee.2018.02.031](https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.031)
- Donald, P. (2010). *The Skylark*. Bloomsbury Publishing.
- Donald, P. F., & Morris, T. J. (2005). New solutions for a declining farmland bird. *British Birds*, 9.

- DRIAAF, 2020. Bulletin de Santé du Végétal - Grandes cultures - Ile de France. [En ligne] <https://driaaf.ile-de-france.agriculture.gouv.fr/Epidemiosurveillance-et-Bulletin> [Consulté le 4 janvier 2021].
- Dross, C., Princé, K., Jiguet, F., & Tichit, M. (2018). Contrasting bird communities along production gradients of crops and livestock in French farmlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 253, 55-61. doi: [10.1016/j.agee.2017.10.025](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.025)
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., & Loreau, M. (2018). The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 522-538. doi: [10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x@10.1111/\(ISSN\)1461-0248.year-of-biodiversity](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x@10.1111/(ISSN)1461-0248.year-of-biodiversity)
- Dunlap, R. E., Liere, K. D., Mertig, A. G., & Jones, R. E. (2000). Measuring Endorsement of the New Ecological Paradigm: A Revised NEP Scale. *Journal of Social Issues*, 56(3), 425-443.
- Duprat, P., Thiechart, M., & Sarthou, J.-P., (2018). Biodiversité associée : Définition. Dictionnaire d'Agroécologie, [En ligne] <https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/biodiversite-associee/> [Consulté le 8 janvier 2022]
- Dureau, R. (2020). *Gestion collective d'un risque ravageur pour améliorer la résilience des systèmes fourragers. Modélisation bioéconomique de la gestion des pullulations de campagnols terrestres*. Thèse de doctorat, Université Clermont Auvergne.
- Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.-A., Justes, E., ... Sarthou, J. P. (2015). How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1259-1281. doi: [10.1007/s13593-015-0306-1](https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1)
- Ecophyto, 2020. Plan Ecophyto : Note de suivi 2019-2019. Janvier 2020, 52pp.
- EFESE-écosystèmes agricoles 2017. Therond O. (coord.), Tichit M. (coord.), Tibi A. (coord.), Accatino F., Biju-Duval L., Bockstaller C., Bohan D., Bonaudo T., Boval M., Cahuzac E., Casellas E., Chauvel B., Choler P., Constantin J., Cousin I., Daroussin J., David M., Delacote P., Derocles S., De Sousa L., Domingues Santos J.P., Dross C., Duru M., Eugène M., Fontaine C., Garcia B., Geijzendorffer I., Girardin A., Graux A-I., Jouven M., Langlois B., Le Bas C., Le Bissonnais Y., Lelièvre V., Lifran R., Maigné E., Martin G., Martin R., Martin-Laurent F., Martinet V., McLaughlin O., Meillet A., Mignolet C., Mouchet M., Nozières-Petit M-O., Ostermann O.P., Paracchini M.L., Pellerin S., Peyraud J-L., Petit-Michaut S., Picaud C., Plantureux S., Poméon T., Porcher E., Puech T., Puillet L., Rambonilaza T., Raynal H., Resmond R., Ripoche D., Ruget F., Rulleau B., Rusch A., Salles J-M., Sauvant D., Schott C., Tardieu L. (2017). Volet "écosystèmes agricoles" de l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques. Rapport d'étude, Inra (France), 966 pages.
- Ehler, L. (1998). Chapter 1 - Conservation biological control: Past, present, and future. In P. Barbosa (Éd.), *Conservation Biological Control* (p. 1-8). San Diego: Academic Press. doi: [10.1016/B978-012078147-8/50047-5](https://doi.org/10.1016/B978-012078147-8/50047-5)
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387-400. doi: [10.1023/A:1014193329979](https://doi.org/10.1023/A:1014193329979)
- Ekbom, B., Kuusk, A.-K., Malsher, G., Åström, S., & Cassel-Lundhagen, A. (2014). Consumption of flea beetles (Phyllotreta, Coleoptera : Chrysomelidae) by spiders in field habitats detected by molecular analysis. *The Canadian Entomologist*, 146(6), 639-651. doi: [10.4039/tce.2014.14](https://doi.org/10.4039/tce.2014.14)
- Emden, H. F. van, & Harrington, R. (2007). Aphids as crop pests. *Aphids as Crop Pests*. Cabi.
- Engel, S., Pagiola, S., & Wunder, S. (2008). Designing payments for environmental services in theory and practice: An overview of the issues. *Ecological Economics*, 65(4), 663-674. doi: [10.1016/j.ecolecon.2008.03.011](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.03.011)
- European Commission (2021). Commission publishes list of potential eco-schemes [Text]. (s. d.). European Commission. 14 janvier 2021. [En ligne] https://ec.europa.eu/info/news/commission-publishes-list-potential-eco-schemes-2021-jan-14_en [Consulté le 12 novembre 2021]
- Ezzine-de-Blas, D., Wunder, S., Ruiz-Pérez, M., & Moreno-Sanchez, R. del P. (2016). Global Patterns in the Implementation of Payments for Environmental Services. *PLOS ONE*, 11(3), e0149847. doi: [10.1371/journal.pone.0149847](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149847)
- Fairhurst, S. M., Cole, L. J., Kocarkova, T., Jones-Morris, C., Evans, A., & Jackson, G. (2021). Agronomic Traits in Oilseed Rape (Brassica napus) Can Predict Foraging Resources for Insect Pollinators. *Agronomy*, 11(3), 440. doi: [10.3390/agronomy11030440](https://doi.org/10.3390/agronomy11030440)

- Fan, Y., Chen, J., Shirkey, G., John, R., Wu, S. R., Park, H., & Shao, C. (2016). Applications of structural equation modeling (SEM) in ecological studies: An updated review. *Ecological Processes*, 5(1), 19. doi: [10.1186/s13717-016-0063-3](https://doi.org/10.1186/s13717-016-0063-3)
- Feldman, S. R., Torres, C. Alzugaray, P. S., & Lewis, P. (1997). The effect of different tillage systems on the composition of the seedbank. *Weed Research*, 37(2), 71-76. doi: [10.1046/j.1365-3180.1996.d01-1.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.1996.d01-1.x)
- Fellows, I., Fellows, M. I., Rcpp, L., & Rcpp, L. (2018). Package 'wordcloud'. R Package, Maintainer Ian and Rcpp, Linking To and Rcpp.[(accessed on 4 February 2021)].
- Ferguson, A. W., Barari, H., Warner, D. J., Campbell, J. M., Smith, E. T., Watts, N. P., & Williams, I. H. (2006). Distributions and interactions of the stem miners *Psylliodes chrysocephala* and *Ceutorhynchus pallidactylus* and their parasitoids in a crop of winter oilseed rape (*Brassica napus*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 119(2), 81-92. doi: [10.1111/j.1570-7458.2006.00404.x](https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00404.x)
- Ferriol, I., Rubio, L., Pérez-Panadés, J., Carbonell, E. A., Davino, S., & Belliure, B. (2013). Transmissibility of Broad bean wilt virus 1 by aphids: Influence of virus accumulation in plants, virus genotype and aphid species. *Annals of Applied Biology*, 162(1), 71-79. doi: [10.1111/j.1744-7348.2012.00579.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00579.x)
- Filho, L. C. I. de O., Filho, O. K., Baretta, D., Tanaka, C. A. S., & Sousa, J. P. (2016). Collembola Community Structure as a Tool to Assess Land Use Effects on Soil Quality. *Revista Brasileira de Ciência Do Solo*, 40(0). doi: [10.1590/18069657rbc20150432](https://doi.org/10.1590/18069657rbc20150432)
- Filippi-Codaccioni, O., Clobert, J., & Julliard, R. (2009). Effects of organic and soil conservation management on specialist bird species. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 129(1), 140-143. doi: [10.1016/j.agee.2008.08.004](https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.08.004)
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2004). Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429(6990), 407. doi: [10.1038/nature02554](https://doi.org/10.1038/nature02554)
- Firlej, A., Doyon, J., Harwood, J. D., & Brodeur, J. (2013). A Multi-Approach Study to Delineate Interactions Between Carabid Beetles and Soybean Aphids. *Environmental Entomology*, 42(1), 89-96. doi: [10.1603/EN11303](https://doi.org/10.1603/EN11303)
- Fischer, M., Rounsevell, M., Rando, A. T.-M., Mader, A., Church, A., Elbakidze, M., ... Christie, M. (2018). *Summary for policymakers of the regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES Secretariat. Consulté à l'adresse [https://pure.aber.ac.uk/portal/cy/publications/summary-for-policymakers-of-the-regional-assessment-report-on-biodiversity-and-ecosystem-services-for-europe-and-central-asia-of-the-intergovernmental-sciencepolicy-platform-on-biodiversity-and-ecosystem-services\(3c9a1d4f-117b-4e0a-aa4f-fc825d0a7180\).html](https://pure.aber.ac.uk/portal/cy/publications/summary-for-policymakers-of-the-regional-assessment-report-on-biodiversity-and-ecosystem-services-for-europe-and-central-asia-of-the-intergovernmental-sciencepolicy-platform-on-biodiversity-and-ecosystem-services(3c9a1d4f-117b-4e0a-aa4f-fc825d0a7180).html)
- Fish, R., Church, A., & Winter, M. (2016). Conceptualising cultural ecosystem services: A novel framework for research and critical engagement. *Ecosystem Services*, 21, 208-217. doi: [10.1016/j.ecoser.2016.09.002](https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.09.002)
- Forsythe, T. G. (2009). Locomotion in ground beetles (Coleoptera carabidae): An interpretation of leg structure in functional terms. *Journal of Zoology*, 200(4), 493-507. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb02811.x>
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., ... & Murdoch, D. (2012). Package 'car'. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 16.
- Frago, E. (2016). Interactions between parasitoids and higher order natural enemies: Intraguild predation and hyperparasitoids. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 81-86. doi: [10.1016/j.cois.2016.02.005](https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.02.005)
- Frank, T., & Reichhart, B. (2004). Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age. *Bulletin of Entomological Research*, 94(3), 209-217. doi: [10.1079/BER2004301](https://doi.org/10.1079/BER2004301)
- Frank, T., Kehrl, P., & Germann, C. (2007). Density and nutritional condition of carabid beetles in wildflower areas of different age. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(2), 377-383. doi: [10.1016/j.agee.2006.10.012](https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.10.012)
- Freemark, K. E., & Kirk, D. A. (2001). Birds on organic and conventional farms in Ontario: Partitioning effects of habitat and practices on species composition and abundance. *Biological Conservation*, 101(3), 337-350. doi: [10.1016/S0006-3207\(01\)00079-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00079-9)
- Fried, G., Villers, A., & Porcher, E. (2018). Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 261, 33-44. doi: [10.1016/j.agee.2018.03.021](https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021)

- Fuller, R. A., Norton L.R, Feber R.E, Johnson P.J, Chamberlain D.E, Joys A.C, ... Firbank L.G. (2005). Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biology Letters*, 1(4), 431-434. doi: [10.1098/rsbl.2005.0357](https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0357)
- Fuller, R. A., Irvine Katherine N, Devine-Wright Patrick, Warren Philip H, & Gaston Kevin J. (2007). Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology Letters*, 3(4), 390-394. doi: [10.1098/rsbl.2007.0149](https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0149)
- Gabriel, D., & Tschamtkke, T. (2007). Insect pollinated plants benefit from organic farming. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1), 43-48. doi: [10.1016/j.agee.2006.04.005](https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.04.005)
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž., & Tschamtkke, T. (2012). Agricultural intensification and cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid food webs: Network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia*, 170(4), 1099-1109. doi: [10.1007/s00442-012-2366-0](https://doi.org/10.1007/s00442-012-2366-0)
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., ... Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801), 20142620-20142620. doi: [10.1098/rspb.2014.2620](https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620)
- Gagnon, M.-E. (2017, septembre). Caractérisation de la guildes des ennemis naturels du méligèthe des crucifères (*Brassicoglyphus viridescens*, Coleoptera : Nitidulidae) dans la culture du canola dans la région néarctique [Mémoire accepté]. Consulté 14 février 2019, à l'adresse <https://archipel.uqam.ca/10774/>
- Gallé, R., Császár, P., Makra, T., Gallé-Szpisjak, N., Ladányi, Z., Torma, A., ... Szilassi, P. (2018). Small-scale agricultural landscapes promote spider and ground beetle densities by offering suitable overwintering sites. *Landscape Ecology*, 33(8), 1435-1446. doi: [10.1007/s10980-018-0677-1](https://doi.org/10.1007/s10980-018-0677-1)
- Gallé, R., Happe, A.-K., Baillod, A. B., Tschamtkke, T., & Batáry, P. (2019). Landscape configuration, organic management, and within-field position drive functional diversity of spiders and carabids. *Journal of Applied Ecology*, 56(1), 63-72. doi: [10.1111/1365-2664.13257](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13257)
- Ganser, D., Knop, E., & Albrecht, M. (2019). Sown wildflower strips as overwintering habitat for arthropods: Effective measure or ecological trap? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 275, 123-131. doi: [10.1016/j.agee.2019.02.010](https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.02.010)
- Gao, J., Barbieri, C., & Valdivia, C. (2014). *Agricultural Landscape Preferences: Implications for Agritourism Development*. 15.
- Garbuzov, M., Fensome, K. A., & Ratnieks, F. L. W. (2015). Public approval plus more wildlife: Twin benefits of reduced mowing of amenity grass in a suburban public park in Saltdean, UK. *Insect Conservation and Diversity*, 8(2), 107-119. doi: [10.1111/icad.12085](https://doi.org/10.1111/icad.12085)
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., & Valantin-Morison, M. (2018). Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: Useful traits and metrics. *Journal of Pest Science*, 91(3), 943-955. doi: [10.1007/s10340-018-0958-0](https://doi.org/10.1007/s10340-018-0958-0)
- Gardarin, A., Pigot, J., & Valantin-Morison, M. (2021). The hump-shaped effect of plant functional diversity on the biological control of a multi-species pest community. *Scientific Reports*, 11(1), 21635. doi: [10.1038/s41598-021-01160-2](https://doi.org/10.1038/s41598-021-01160-2)
- Garibaldi, L. A., Carvalheiro, L. G., Leonhardt, S. D., Aizen, M. A., Blaauw, B. R., Isaacs, R., ... Winfree, R. (2014). From research to action: Enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(8), 439-447. doi: [10.1890/130330](https://doi.org/10.1890/130330)
- Garland, G., Edlinger, A., Banerjee, S., Degrune, F., García-Palacios, P., Pescador, D. S., ... van der Heijden, M. G. A. (2021). Crop cover is more important than rotational diversity for soil multifunctionality and cereal yields in European cropping systems. *Nature Food*, 2(1), 28-37. doi: [10.1038/s43016-020-00210-8](https://doi.org/10.1038/s43016-020-00210-8)
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637. doi: [10.1890/03-0799](https://doi.org/10.1890/03-0799)
- Gayer, C., Lövei, G. L., Magura, T., Dieterich, M., & Batáry, P. (2019). Carabid functional diversity is enhanced by conventional flowering fields, organic winter cereals and edge habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 284, 106579. doi: [10.1016/j.agee.2019.106579](https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106579)

- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., ... Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11(2), 97-105. doi: [10.1016/j.baae.2009.12.001](https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001)
- Gibson, A. W., Newman, P., Lawson, S., Fristrup, K., Benfield, J. A., Bell, P. A., & Nurse, G. A. (2014). Photograph Presentation Order and Range Effects in Visual-Based Outdoor Recreation Research. *Leisure Sciences*, 36(2), 183-205. doi: [10.1080/01490400.2013.862886](https://doi.org/10.1080/01490400.2013.862886)
- Gilbert, F. S., 1981. Foraging ecology of hoverflies. Morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecol. Entomol.* 6, 245-262, doi:10.1111/j.1365-2311.1981.tb00612.x
- Gilbert, F. S. Morphometric patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae), 1985. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences* 224, 79-90, doi:10.1098/rspb.1985.0022
- Gilbert, F. S., Harding, E. F., Line, J. M. & Perry, I. Morphological approaches to community structure in hoverflies (Diptera, Syrphidae), 1985. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences* 224, 115-130, doi:10.1098/rspb.1985.0025
- Gillespie, M. A. K., Gurr, G. M., & Wratten, S. D. (2016). Beyond nectar provision : The other resource requirements of parasitoid biological control agents. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 159(2), 207-221. doi: [10.1111/eea.12424](https://doi.org/10.1111/eea.12424)
- Gobster, P. H., Nassauer, J. I., Daniel, T. C., & Fry, G. (2007). The shared landscape : What does aesthetics have to do with ecology? *Landscape Ecology*, 22(7), 959-972. doi: [10.1007/s10980-007-9110-x](https://doi.org/10.1007/s10980-007-9110-x)
- Gontijo, L. M. (2019). Engineering natural enemy shelters to enhance conservation biological control in field crops. *Biological Control*, 130, 155-163. doi: [10.1016/j.biocontrol.2018.10.014](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.10.014)
- González, E., Bianchi, F. J. J. A., Eckert, P. W., Pfaff, V., Weiler, S., & Entling, M. H. (2021). Ecological requirements drive the variable responses of wheat pests and natural enemies to the landscape context. *Journal of Applied Ecology*, 1365-2664.14062. doi: [10.1111/1365-2664.14062](https://doi.org/10.1111/1365-2664.14062)
- Gossner, M. M., Lewinsohn, T. M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., ... Allan, E. (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540(7632), 266-269. doi: [10.1038/nature20575](https://doi.org/10.1038/nature20575)
- Grab, H., Poveda Katja, Danforth Bryan, & Loeb Greg. (2018). Landscape context shifts the balance of costs and benefits from wildflower borders on multiple ecosystem services. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1884), 20181102. doi: [10.1098/rspb.2018.1102](https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1102)
- Grace, J. B., Johnson, D. J., Lefcheck, J. S., & Byrnes, J. E. K. (2018). Quantifying relative importance : Computing standardized effects in models with binary outcomes. *Ecosphere*, 9(6), e02283. doi: [10.1002/ecs2.2283](https://doi.org/10.1002/ecs2.2283)
- Graham, L., Gaulton, R., Gerard, F., & Staley, J. T. (2018). The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes. *Biological Conservation*, 220, 122-131. doi: [10.1016/j.biocon.2018.02.017](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.017)
- Gras, P., Tschardtke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsa, A., & Clough, Y. (2016). How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 953-963. doi: [10.1111/1365-2664.12625](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12625)
- Grass, I., Lehmann, K., Thies, C., & Tschardtke, T. (2017). Insectivorous birds disrupt biological control of cereal aphids. *Ecology*, 98(6), 1583-1590. doi: [10.1002/ecy.1814](https://doi.org/10.1002/ecy.1814)
- Greenop, A., Woodcock, B. A., Wilby, A., Cook, S. M., & Pywell, R. F. (2018). Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators : A meta-analysis. *Ecology*, 99(8), 1771-1782. doi: [10.1002/ecy.2378](https://doi.org/10.1002/ecy.2378)
- 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(2), 200-209. doi: [10.1016/j.biocontrol.2007.09.002](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.002)
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems : Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910. doi: [10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x)
- Groupe Banque Mondiale, 2019. Terres agricoles (% du territoire) | Data. (s.d.), [En ligne] <https://donnees.banquemondiale.org/indicateur/AG.LND.AGRI.ZS?locations=FR&view=chart> [Consulté le 2 mars 2019]

- Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J., & Jamieson, I. G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution : Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(4), 699-711. doi: [10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x)
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Luna, J. M. (2003). Multi-function agricultural biodiversity : Pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 4(2), 107-116. doi: [10.1078/1439-1791-00122](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00122)
- Haaland, C., Naisbit, R. E., & Bersier, L.-F. (2011). Sown wildflower strips for insect conservation : A review: Wildflower strips for insect conservation. *Insect Conservation and Diversity*, 4(1), 60-80. doi: [10.1111/j.1752-4598.2010.00098.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00098.x)
- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschardt, T., & Thies, C. (2009). Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. Complex landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1106-1114. doi: [10.1111/j.1365-2664.2009.01685.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01685.x)
- Häfner, K., Zasada, I., Zanten, B. T. van, Ungaro, F., Koetse, M., & Piorr, A. (2018). Assessing landscape preferences: A visual choice experiment in the agricultural region of Märkische Schweiz, Germany. *Landscape Research*, 43(6), 846-861. doi: [10.1080/01426397.2017.1386289](https://doi.org/10.1080/01426397.2017.1386289)
- Hallett, R. H., Bahlai, C. A., Xue, Y., & Schaafsma, A. W. (2014). Incorporating natural enemy units into a dynamic action threshold for the soybean aphid, *Aphis glycines* (Homoptera : Aphididae): Incorporating natural enemy units into a dynamic action threshold for the soybean aphid. *Pest Management Science*, 70(6), 879-888. doi: [10.1002/ps.3674](https://doi.org/10.1002/ps.3674)
- Hallmann, C. A., Foppen, R. P. B., van Turnhout, C. A. M., de Kroon, H., & Jongejans, E. (2014). Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature*, 511(7509), 341-343. doi: [10.1038/nature13531](https://doi.org/10.1038/nature13531)
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., ... Kroon, H. de. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, 12(10), e0185809. doi: [10.1371/journal.pone.0185809](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809)
- Hanley, N., Wright, R. E., & Adamowicz, V. (1998). Using Choice Experiments to Value the Environment. *Environmental and Resource Economics*, 11(3), 413-428. <https://doi.org/10.1023/A:1008287310583>
- Hansen, L. M. (2004). Economic damage threshold model for pollen beetles (*Meligethes aeneus* F.) in spring oilseed rape (*Brassica napus* L.) crops. *Crop Protection*, 23(1), 43-46. doi: [10.1016/S0261-2194\(03\)00167-4](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(03)00167-4)
- Hanson, H. I., Smith, H. G., & Hedlund, K. (2015). Agricultural management reduces emergence of pollen beetle parasitoids. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 205, 9-14. doi: [10.1016/j.agee.2015.03.001](https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.03.001)
- Hanson, H. I., Palmu, E., Birkhofer, K., Smith, H. G., & Hedlund, K. (2016). Agricultural Land Use Determines the Trait Composition of Ground Beetle Communities. *PLOS ONE*, 11(1), e0146329. doi: [10.1371/journal.pone.0146329](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146329)
- Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E. D., ... Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794. doi: [10.7717/peerj.4794](https://doi.org/10.7717/peerj.4794)
- Hartig, F., & Hartig, M. F. (2017). Package ‘DHARMA’.
- Harvey, J. A., van der Putten, W. H., Turin, H., Wagenaar, R., & Bezemer, T. M. (2008). Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127(1-2), 100-106. doi: [10.1016/j.agee.2008.03.006](https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.03.006)
- Hasan, S. S., Zhen, L., Miah, Md. G., Ahamed, T., & Samie, A. (2020). Impact of land use change on ecosystem services : A review. *Environmental Development*, 34, 100527. doi: [10.1016/j.envdev.2020.100527](https://doi.org/10.1016/j.envdev.2020.100527)
- Haschek, C., Drapela, T., Schuller, N., Fiedler, K., & Frank, T. (2012). Carabid beetle condition, reproduction and density in winter oilseed rape affected by field and landscape parameters : Carabids in oilseed rape. *Journal of Applied Entomology*, 136(9), 665-674. doi: [10.1111/j.1439-0418.2011.01694.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2011.01694.x)
- Hasken, K.-H., & Poehling, H.-M. (1995). Effects of different intensities of fertilisers and pesticides on aphids and aphid predators in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52(1), 45-50. doi: [10.1016/0167-8809\(94\)09008-U](https://doi.org/10.1016/0167-8809(94)09008-U)

- Hatt, S., Lopes, T., Boeraeve, F., Chen, J., & Francis, F. (2017). Pest regulation and support of natural enemies in agriculture : Experimental evidence of within field wildflower strips. *Ecological Engineering*, 98, 240-245. doi: [10.1016/j.ecoleng.2016.10.080](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.10.080)
- Hatt, S., Uyttenbroeck, R., Lopes, T., Chen, J. L., Piqueray, J., Monty, A., & Francis, F. (2018). Effect of flower traits and hosts on the abundance of parasitoids in perennial multiple species wildflower strips sown within oilseed rape (*Brassica napus*) crops. *Arthropod-Plant Interactions*, 12(6), 787-797. doi: [10.1007/s11829-017-9567-8](https://doi.org/10.1007/s11829-017-9567-8)
- Hatt, S., & Osawa, N. (2019). The role of *Perilla frutescens* flowers on fitness traits of the ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *BioControl*, 64(4), 381-390. doi: [10.1007/s10526-019-09937-1](https://doi.org/10.1007/s10526-019-09937-1)
- Hausammann, A. (1996). The effects of weed strip-management on pests and beneficial arthropods in winter wheat fields. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 70-81.
- Hawkins, N. J., Bass, C., Dixon, A., & Neve, P. (2019). The evolutionary origins of pesticide resistance. *Biological Reviews*, 94(1), 135-155. doi: <https://doi.org/10.1111/brv.12440>
- He, X., Kiær, L. P., Jensen, P. M., & Sigsgaard, L. (2021). The effect of floral resources on predator longevity and fecundity : A systematic review and meta-analysis. *Biological Control*, 153, 104476. doi: [10.1016/j.biocontrol.2020.104476](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104476)
- Henneron, L., Bernard, L., Hedde, M., Pelosi, C., Villenave, C., Chenu, C., ... Blanchart, E. (2015). Fourteen years of evidence for positive effects of conservation agriculture and organic farming on soil life. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(1), 169-181. doi: [10.1007/s13593-014-0215-8](https://doi.org/10.1007/s13593-014-0215-8)
- Hervé, M. (2021). RVAideMemoire : Testing and Plotting Procedures for Biostatistics (Version 0.9-80). Consulté à l'adresse <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>
- Herzog, C., Honegger, A., Hegglin, D., Wittwer, R., de Ferron, A., Verbruggen, E., ... van der Heijden, M. G. A. (2019). Crop yield, weed cover and ecosystem multifunctionality are not affected by the duration of organic management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 284, 106596. doi: [10.1016/j.agee.2019.106596](https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106596)
- Hokkanen, H. M. T. (2008). Biological control methods of pest insects in oilseed rape. *EPPO Bulletin*, 38(1), 104-109. doi: [10.1111/j.1365-2338.2008.01191.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2008.01191.x)
- 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(1), 113-130. doi: [10.1016/j.biocon.2004.07.018](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.018)
- Holland, J. M., & Luff, M. L. (2000). The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems. *Integrated Pest Management*, 5, 109-129.
- Holland, J. M. (2004). The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe : Reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(1), 1-25. doi: [10.1016/j.agee.2003.12.018](https://doi.org/10.1016/j.agee.2003.12.018)
- Holland, J. M., Oaten, H., Southway, S., & Moreby, S. (2008). The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biological Control*, 47(1), 71-76. doi: [10.1016/j.biocontrol.2008.06.010](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.06.010)
- Holland, J. M., Douma, J. C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D. R. W., & Smith, B. M. (2017). Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(4). doi: [10.1007/s13593-017-0434-x](https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x)
- Hölting, L., Beckmann, M., Volk, M., & Cord, A. F. (2019). Multifunctionality assessments – More than assessing multiple ecosystem functions and services? A quantitative literature review. *Ecological Indicators*, 103, 226-235. doi: [10.1016/j.ecolind.2019.04.009](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.04.009)
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., & Tscharntke, T. (2008). Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, 117(3), 354-361. doi: [10.1111/j.2007.0030-1299.16303.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16303.x)
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., & Pekar, S. (2007). Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology*, 8(4), 343-353. doi: [10.1016/j.baae.2006.07.002](https://doi.org/10.1016/j.baae.2006.07.002)
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning : A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35. doi: [10.1890/04-0922](https://doi.org/10.1890/04-0922)
- Hughes, R. (Ed.). (2009). Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour. John Wiley & Sons.

- Humbert, J.-Y., Ghazoul, J., Richner, N., & Walter, T. (2012). Uncut grass refuges mitigate the impact of mechanical meadow harvesting on orthopterans. *Biological Conservation*, 152, 96-101. doi: [10.1016/j.biocon.2012.03.015](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.015)
- Ighil, E. T.-A., Dedryver, C.-A., Hullé, M., & Chaubet, B. (2011). *Les pucerons des grandes cultures : Cycles biologiques et activités de vol*. Editions Quae.
- Inserm, (2013). Pesticides, Effets sur la santé, Synthèse et recommandations, Expertise collective.
- Inserm, (2021). Pesticides et effets sur la santé : Nouvelles données. Collection Expertise collective. Montrouge : EDP Sciences.
- Isaacs, R., Tuell, J., Fiedler, A., Gardiner, M., & Landis, D. (2009). Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes : The role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(4), 196-203. doi: [10.1890/080035](https://doi.org/10.1890/080035)
- Isaia, M., Bona, F., & Badino, G. (2006). Influence of Landscape Diversity and Agricultural Practices on Spider Assemblage in Italian Vineyards of Langa Astigiana (Northwest Italy). *Environmental Entomology*, 35, 297–307. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-35.2.297>
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., ... Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477(7363), 199-202. doi: [10.1038/nature10282](https://doi.org/10.1038/nature10282)
- Isbell, F., Cowles, J., Dee, L. E., Loreau, M., Reich, P. B., Gonzalez, A., ... Schmid, B. (2018). Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places. *Ecology Letters*, 21(6), 763-778. doi: [10.1111/ele.12928](https://doi.org/10.1111/ele.12928)
- Iuliano, B., & Gratton, C. (2020). Temporal Resource (Dis)continuity for Conservation Biological Control : From Field to Landscape Scales. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, 127. doi: [10.3389/fsufs.2020.00127](https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00127)
- James, G., Witten, D., Hastie, T., & Tibshirani, R. (2013). *An Introduction to Statistical Learning*. New York, NY: Springer New York. doi: [10.1007/978-1-4614-7138-7](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7138-7)
- Jansen, J.-P., & Gomez, G. S. M. (2014). A large field trial to assess the short-term and long-term effects of 4 insecticides used to control the pollen beetle on parasitic hymenoptera in oilseed rape. *Integrated Control in Oilseed Crops - IOBC-WPRS Bulletin*, 104, 8.
- Jeanneret, Ph., Aviron, S., Alignier, A., Lavigne, C., Helfenstein, J., Herzog, F., ... Petit, S. (2021). Agroecology landscapes. *Landscape Ecology*. doi: [10.1007/s10980-021-01248-0](https://doi.org/10.1007/s10980-021-01248-0)
- Jeliakov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., & Chiron, F. (2016). Impacts of agricultural intensification on bird communities : New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 216, 9-22. doi: [10.1016/j.agee.2015.09.017](https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.017)
- Jopke, C., Kreyling, J., Maes, J., & Koellner, T. (2015). Interactions among ecosystem services across Europe : Bagplots and cumulative correlation coefficients reveal synergies, trade-offs, and regional patterns. *Ecological Indicators*, 49, 46-52. doi: [10.1016/j.ecolind.2014.09.037](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.09.037)
- Josefsson, J., Berg, Å., Hiron, M., Pärt, T., & Eggers, S. (2013). Grass buffer strips benefit invertebrate and breeding skylark numbers in a heterogeneous agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 181, 101-107. doi: [10.1016/j.agee.2013.09.018](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.018)
- Joseph, C., Delattre, D., Sarthou, J.-P. (2018). Auxiliaires des cultures : Définition. Dictionnaire d'Agroécologie, [En ligne] <https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/auxiliaires-des-cultures/> [Consulté le 16 décembre 2021]
- Juhel, A. (2017). *Dynamique des populations de méligèthes, Brassicogethes aeneus Fabr. (Coleoptera, Nitidulidae) et de son principal parasitoïde, Tersilochus heterocerus Thomson (Hymenoptera, Ichneumonidae) en fonction de l'hétérogénéité des paysages agricoles* (Thesis, Paris Saclay). Paris Saclay. Consulté à l'adresse <http://www.theses.fr/2017SACLA035>
- Julliard, R., Jiguet, F., & Couvet, D. (2004). Common birds facing global changes: What makes a species at risk? *Global Change Biology*, 10(1), 148–154. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00723.x>
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., & Couvet, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9(11), 1237-1244. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x>

- Junge, X., Lindemann-Matthies, P., Hunziker, M., & Schüpbach, B. (2011). Aesthetic preferences of non-farmers and farmers for different land-use types and proportions of ecological compensation areas in the Swiss lowlands. *Biological Conservation*, 144(5), 1430-1440. doi: [10.1016/j.biocon.2011.01.012](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.01.012)
- Junge, X., Schüpbach, B., Walter, T., Schmid, B., & Lindemann-Matthies, P. (2015). Aesthetic quality of agricultural landscape elements in different seasonal stages in Switzerland. *Landscape and Urban Planning*, 133, 67-77. doi: [10.1016/j.landurbplan.2014.09.010](https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.09.010)
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., ... Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33), E7863-E7870. doi: [10.1073/pnas.1800042115](https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115)
- Kassam, A., Friedrich, T., & Derpsch, R. (2019). Global spread of Conservation Agriculture. *International Journal of Environmental Studies*, 76(1), 29-51. doi: [10.1080/00207233.2018.1494927](https://doi.org/10.1080/00207233.2018.1494927)
- Kim, K.-H., Kabir, E., & Jahan, S. A. (2017). Exposure to pesticides and the associated human health effects. *Science of The Total Environment*, 575, 525-535. doi: [10.1016/j.scitotenv.2016.09.009](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.009)
- King, R. A., Symondson, W. O. C., & Thomas, R. J. (2015). Molecular analysis of faecal samples from birds to identify potential crop pests and useful biocontrol agents in natural areas. *Bulletin of Entomological Research*, 105(3), 261-272. doi: [10.1017/S0007485314000935](https://doi.org/10.1017/S0007485314000935)
- Kladivko, E. J. (2001). Tillage systems and soil ecology. *Soil and Tillage Research*, 61(1), 61-76. doi: [10.1016/S0167-1987\(01\)00179-9](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(01)00179-9)
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H. G., & Tscharntke, T. (2011). Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in Ecology & Evolution*, 26(9), 474-481. doi: [10.1016/j.tree.2011.05.009](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.009)
- Klein Alexandra-Maria, Vaissière Bernard E, Cane James H, Steffan-Dewenter Ingolf, Cunningham Saul A, Kremen Claire, & Tscharntke Teja. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), 303-313. doi: [10.1098/rspb.2006.3721](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721)
- Kordan, B., Stec, K., Słomiński, P., Giertych, M. J., Wróblewska-Kurdyk, A., & Gabryś, B. (2018). Susceptibility of forage legumes to infestation by the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera : Aphididae). *Crop and Pasture Science*, 69(8), 775-784. doi: [10.1071/CP18065](https://doi.org/10.1071/CP18065)
- Korpela, E.-L., Hyvönen, T., Lindgren, S., & Kuussaari, M. (2013). Can pollination services, species diversity and conservation be simultaneously promoted by sown wildflower strips on farmland? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 18-24. doi: [10.1016/j.agee.2013.07.001](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.07.001)
- Kragten, S., Tamis, W. L. M., Gertenaar, E., Ramiro, S. M. M., Poll, R. J. V. D., Wang, J., & Snoo, G. R. D. (2011). Abundance of invertebrate prey for birds on organic and conventional arable farms in the Netherlands. *Bird Conservation International*, 21(1), 1-11. doi: [10.1017/S0959270910000079](https://doi.org/10.1017/S0959270910000079)
- Krauss, J., Gallenberger, I., & Steffan-Dewenter, I. (2011). Decreased Functional Diversity and Biological Pest Control in Conventional Compared to Organic Crop Fields. *PLOS ONE*, 6(5), e19502. doi: [10.1371/journal.pone.0019502](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019502)
- Kremen, C., & Miles, A. (2012). Ecosystem Services in Biologically Diversified versus Conventional Farming Systems : Benefits, Externalities, and Trade-Offs. *Ecology and Society*, 17(4).
- Krimmer, E., Martin, E. A., Holzschuh, A., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2021). Flower fields and pesticide use interactively shape pollen beetle infestation and parasitism in oilseed rape fields. *Journal of Applied Ecology*, n/a(n/a). doi: [10.1111/1365-2664.14051](https://doi.org/10.1111/1365-2664.14051)
- Kross, S. M., Kelsey, T. R., McColl, C. J., & Townsend, J. M. (2016). Field-scale habitat complexity enhances avian conservation and avian-mediated pest-control services in an intensive agricultural crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 225, 140-149. doi: [10.1016/j.agee.2016.03.043](https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.043)
- Kumar, K., & Goh, K. M. (2002). Management practices of antecedent leguminous and non-leguminous crop residues in relation to winter wheat yields, nitrogen uptake, soil nitrogen mineralization and simple nitrogen balance. *European Journal of Agronomy*, 16(4), 295-308. doi: [10.1016/S1161-0301\(01\)00133-2](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00133-2)
- Kumar, S., Meena, R. S., Lal, R., Singh Yadav, G., Mitran, T., Meena, B. L., ... EL-Sabagh, A. (2018). Role of Legumes in Soil Carbon Sequestration. In R. S. Meena, A. Das, G. S. Yadav, & R. Lal (Éds.), *Legumes for Soil Health and Sustainable Management* (p. 109-138). Singapore: Springer. doi: [10.1007/978-981-13-0253-4_4](https://doi.org/10.1007/978-981-13-0253-4_4)

- Lack, D. (1954). The natural regulation of animal numbers. *The Natural Regulation of Animal Numbers*.
- Ladet, N. (2021). Produits phytopharmaceutiques, comment sont-ils réglementés ? [En ligne] <https://www.inrae.fr/actualites/produits-phytopharmaceutiques-comment-sont-ils-reglementes> [Consulté le 9 janvier 2022]
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*(1), 299-305. doi: [10.1890/08-2244.1](https://doi.org/10.1890/08-2244.1)
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., & Laliberté, M. E. (2014). Package ‘FD’. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Landis, D. A., & Van der Werf, W. (1997). Early-season predation impacts the establishment of aphids and spread of beet yellows virus in sugar beet. *Entomophaga*, *42*(4), 499-516. doi: [10.1007/BF02769810](https://doi.org/10.1007/BF02769810)
- 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*(1), 175-201. doi: [10.1146/annurev.ento.45.1.175](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175)
- Landis, D. A., Menalled, F. D., Costamagna, A. C., & Wilkinson, T. K. (2005). Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes. *Weed Science*, *53*(6), 902-908. doi: [10.1614/WS-04-050R1.1](https://doi.org/10.1614/WS-04-050R1.1)
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, *18*, 1-12. doi: [10.1016/j.baae.2016.07.005](https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.07.005)
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, *16*(5), 545-556. doi: [10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x)
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., Bello, F. de, Berg, M. P., Roux, X. L., ... Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, *24*(5), 942-948. doi: [10.1111/jvs.12083](https://doi.org/10.1111/jvs.12083)
- Lechat, G. (2020). *ACS et potentiels de stockage carbone—Chiffres et éclairages scientifiques*. Livre blanc - APAD.
- Lechenet, M., Bretagnolle, V., Bockstaller, C., Boissinot, F., Petit, M.-S., Petit, S., & Munier-Jolain, N. M. (2014). Reconciling Pesticide Reduction with Economic and Environmental Sustainability in Arable Farming. *PLOS ONE*, *9*(6), e97922. doi: [10.1371/journal.pone.0097922](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097922)
- Lechenet, M., Dessaint, F., Py, G., Makowski, D., & Munier-Jolain, N. (2017). Reducing pesticide use while preserving crop productivity and profitability on arable farms. *Nature Plants*, *3*(3), 1-6. doi: [10.1038/nplants.2017.8](https://doi.org/10.1038/nplants.2017.8)
- Lee, B. W., Basu, S., Bera, S., Casteel, C. L., & Crowder, D. W. (2021). Responses to predation risk cues and alarm pheromones affect plant virus transmission by an aphid vector. *Oecologia*, *196*(4), 1005-1015. doi: [10.1007/s00442-021-04989-6](https://doi.org/10.1007/s00442-021-04989-6)
- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(5), 573-579. doi: [10.1111/2041-210X.12512](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512)
- Lenth, R., & Lenth, M. R. (2018). Package ‘lsmmeans’. *The American Statistician*, *34*(4), 216-221.
- Leroux, S. J., & Loreau, M. (2008). Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(11), 1147-1156. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01235.x>
- 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*(1), 573-592. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320)
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Rrez, C. G., Rangel, J. H., ... Trujillo, A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, *21*(1), 13.
- Levrel, H. (2007). *Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité ?* Institut français de la biodiversité. Paris.
- Levrel, H., Roche, P., Geizendorffer, I., & Mongrueil, R. (2016). *Approches écologiques et économiques de l'offre et la demande de services écosystémiques*. Éditions Quæ.

- Li, K., Zhang, H., Li, X., Wang, C., Zhang, J., Jiang, R., ... Tian, J. (2021). Field management practices drive ecosystem multifunctionality in a smallholder-dominated agricultural system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 313, 107389. doi: [10.1016/j.agee.2021.107389](https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107389)
- Lichtenberg, E. M., Kennedy, C. M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., ... Crowder, D. W. (2017). A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology*, 23(11), 4946-4957. doi: [10.1111/gcb.13714](https://doi.org/10.1111/gcb.13714)
- Lindemann-Matthies, P., & Bose, E. (2007). Species richness, structural diversity and species composition in meadows created by visitors of a botanical garden in Switzerland. *Landscape and Urban Planning*, 79(3), 298-307. doi: [10.1016/j.landurbplan.2006.03.007](https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.03.007)
- Lindemann-Matthies, P., Briegel, R., Schüpbach, B., & Junge, X. (2010a). Aesthetic preference for a Swiss alpine landscape : The impact of different agricultural land-use with different biodiversity. *Landscape and Urban Planning*, 98(2), 99-109. doi: [10.1016/j.landurbplan.2010.07.015](https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.07.015)
- Lindemann-Matthies, P., Junge, X., & Matthies, D. (2010). The influence of plant diversity on people's perception and aesthetic appreciation of grassland vegetation. *Biological Conservation*, 143(1), 195-202. doi: [10.1016/j.biocon.2009.10.003](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.10.003)
- Loeuille, N., Barot, S., Georgelin, E., Kylafis, G., & Lavigne, C. (2013). Chapter Six - Eco-Evolutionary Dynamics of Agricultural Networks : Implications for Sustainable Management. In G. Woodward & D. A. Bohan (Éds.), *Advances in Ecological Research* (p. 339-435). Academic Press. doi: [10.1016/B978-0-12-420002-9.00006-8](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00006-8)
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning : Recent theoretical advances. *Oikos*, 91(1), 3-17. doi: [10.1034/j.1600-0706.2000.910101.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910101.x)
- Losey, J. E., & Denno, R. F. (1998). Positive Predator–Predator Interactions : Enhanced Predation Rates and Synergistic Suppression of Aphid Populations. *Ecology*, 79(6), 2143-2152. doi: [10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2143:PPPIEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2143:PPPIEP]2.0.CO;2)
- Lundgren, J. G. (2009). Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biological Control*, 51(2), 294-305. doi: [10.1016/j.biocontrol.2009.05.016](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.016)
- Lundin, O., Malsher, G., Högfeldt, C., & Bommarco, R. (2020). Pest management and yield in spring oilseed rape without neonicotinoid seed treatments. *Crop Protection*, 137, 105261. doi: [10.1016/j.cropro.2020.105261](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105261)
- Lundin, O. (2021). Consequences of the neonicotinoid seed treatment ban on oilseed rape production – what can be learnt from the Swedish experience? *Pest Management Science*, 77(9), 3815-3819. doi: [10.1002/ps.6361](https://doi.org/10.1002/ps.6361)
- Luquet, M., Peñalver-Cruz, A., Satour, P., Anton, S., Cortesero, A.-M., Lavandero, B., & Jaloux, B. (2021). Aphid honeydew may be the predominant sugar source for *Aphidius* parasitoids even in nectar-providing intercrops. *Biological Control*, 158, 104596. doi: [10.1016/j.biocontrol.2021.104596](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104596)
- Lys, J.-A., & Nentwig, W. (1992). Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. *Oecologia*, 10.
- Maas, B., Clough, Y., & Tscharntke, T. (2013). Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecology Letters*, 16(12), 1480-1487. doi: [10.1111/ele.12194](https://doi.org/10.1111/ele.12194)
- Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R. J., Craze, P. G., Planqué, R., ... Memmott, J. (2009). Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters*, 12(3), 229-238. doi: [10.1111/j.1461-0248.2008.01279.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01279.x)
- Mackauer, M. (1989). La lutte biologique dans le contexte de la gestion des systèmes. *La Lutte Biologique: une Solution Durable aux Problemes Poses par les Depredateurs des Cultures en Afrique*. IITA Ibadan, Nigeria.
- Magnusson, A., Skaug, H., Nielsen, A., Berg, C., Kristensen, K., Maechler, M., ... & Brooks, M. M. (2017). Package 'glmmTMB'. R Package Version 0.2. 0.
- Maine, J. J., & Boyles, J. G. (2015). Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(40), 12438-12443. doi: [10.1073/pnas.1505413112](https://doi.org/10.1073/pnas.1505413112)
- Maisonhaute, J.-É., Peres-Neto, P., & Lucas, E. (2015). *Seasonal modulation of landscape effects on predatory beetle assemblage*. 11.
- Makwela, M. M. (2019). *Biodiversity of predatory beetle groups, carabidae and coccinellidae and their role as bioindicators in wheat agroecosystems*. Thèse de doctorat, Université d'Afrique du Sud

- Mänd, M., Williams, I. H., Viik, E., & Karise, R. (2010). Oilseed Rape, Bees and Integrated Pest Management. In I. H. Williams (Éd.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (p. 357-379). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: [10.1007/978-90-481-3983-5_14](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_14)
- Manning, P., van der Plas, F., Soliveres, S., Allan, E., Maestre, F. T., Mace, G., ... Fischer, M. (2018). Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2(3), 427-436. doi: [10.1038/s41559-017-0461-7](https://doi.org/10.1038/s41559-017-0461-7)
- Mäntylä, E., Klemola, T., & Laaksonen, T. (2011). Birds help plants: A meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia*, 165(1), 143-151. doi: [10.1007/s00442-010-1774-2](https://doi.org/10.1007/s00442-010-1774-2)
- Marja, R., Kleijn, D., Tscharrntke, T., Klein, A., Frank, T., & Batáry, P. (2019). Effectiveness of agri-environmental management on pollinators is moderated more by ecological contrast than by landscape structure or land-use intensity. *Ecology Letters*, 22(9), 1493-1500. doi: [10.1111/ele.13339](https://doi.org/10.1111/ele.13339)
- Mashavakure, N., Mashingaidze, A. B., Musundire, R., Nhamo, N., Gandiwa, E., Thierfelder, C., & Muposhi, V. K. (2019). Spider community shift in response to farming practices in a sub-humid agroecosystem of southern Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 272, 237-245. doi: [10.1016/j.agee.2018.11.020](https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.020)
- Marsboom, C., Vrebos, D., Staes, J., & Meire, P. (2018). Using dimension reduction PCA to identify ecosystem service bundles. *Ecological Indicators*, 87, 209-260. doi: [10.1016/j.ecolind.2017.10.049](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.049)
- Marshall, E. J. P., & Moonen, A. C. (2002). Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1), 5-21. doi: [10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Marshall, E. J. P., Brown, V. K., Boatman, N. D., Lutman, P. J. W., Squire, G. R., & Ward, L. K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields*. *Weed Research*, 43(2), 77-89. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x>
- Marti, O. G., & Olson, D. M. (2007). Effect of Tillage on Cotton Aphids (Homoptera: Aphididae), Pathogenic Fungi, and Predators in South Central Georgia Cotton Fields. *Journal of Entomological Science*, 42(3), 354-367. doi: [10.18474/0749-8004-42.3.354](https://doi.org/10.18474/0749-8004-42.3.354)
- Martin, E. A., Reineking, B., Seo, B., & Steffan-Dewenter, I. (2013). Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201215725. doi: [10.1073/pnas.1215725110](https://doi.org/10.1073/pnas.1215725110)
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., ... Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: New pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*. doi: [10.1111/ele.13265](https://doi.org/10.1111/ele.13265)
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118. doi: [10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x)
- Mayer, F. S., & Frantz, C. M. (2004). The connectedness to nature scale: A measure of individuals' feeling in community with nature. *Journal of Environmental Psychology*, 24(4), 503-515. doi: [10.1016/j.jenvp.2004.10.001](https://doi.org/10.1016/j.jenvp.2004.10.001)
- McLaughlin, A., & Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 55(3), 201-212. doi: [10.1016/0167-8809\(95\)00609-V](https://doi.org/10.1016/0167-8809(95)00609-V)
- Mei, Z., de Groot, G. A., Kleijn, D., Dimmers, W., van Gils, S., Lammertsma, D., ... Scheper, J. (2021). Flower availability drives effects of wildflower strips on ground-dwelling natural enemies and crop yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 319, 107570. doi: [10.1016/j.agee.2021.107570](https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107570)
- Menalled, F. D., Smith, R. G., Dauer, J. T., & Fox, T. B. (2007). Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1), 49-54. doi: [10.1016/j.agee.2006.04.011](https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.04.011)
- Mesmin, X., Cortesero, A.-M., Daniel, L., Plantegenest, M., Faloya, V., & Le Ralec, A. (2020). Influence of soil tillage on natural regulation of the cabbage root fly *Delia radicum* in brassicaceous crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 293, 106834. doi: [10.1016/j.agee.2020.106834](https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106834)
- Mestre, L., Garcia, N., Barrientos, J. A., Espadaler, X., & Piñol, J. (2013). Bird predation affects diurnal and nocturnal web-building spiders in a Mediterranean citrus grove. *Acta Oecologica*, 47, 74-80. doi: [10.1016/j.actao.2013.01.001](https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.01.001)

- Mestre, L., Schirmel, J., Hetz, J., Kolb, S., Pfister, S. C., Amato, M., ... Entling, M. H. (2018). Both woody and herbaceous semi-natural habitats are essential for spider overwintering in European farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 267, 141-146. doi: [10.1016/j.agee.2018.08.018](https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.018)
- Meyer, S. T., Ebeling, A., Eisenhauer, N., Hertzog, L., Hillebrand, H., Milcu, A., ... Weisser, W. W. (2016). Effects of biodiversity strengthen over time as ecosystem functioning declines at low and increases at high biodiversity. *Ecosphere*, 7(12), e01619. doi: [10.1002/ecs2.1619](https://doi.org/10.1002/ecs2.1619)
- Meyer, M., Ott, D., Götze, P., Koch, H.-J., & Scherber, C. (2019). Crop identity and memory effects on aboveground arthropods in a long-term crop rotation experiment. *Ecology and Evolution*, 9(12), 7307-7323. doi: [10.1002/ece3.5302](https://doi.org/10.1002/ece3.5302)
- Meynard, J.-M., Charrier, F., Fares, M., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Charlier, A., & Messéan, A. (2018). Socio-technical lock-in hinders crop diversification in France. *Agronomy for Sustainable Development*, 38(5), 54. doi: [10.1007/s13593-018-0535-1](https://doi.org/10.1007/s13593-018-0535-1)
- Michalko, R., Pekár, S., & Entling, M. H. (2019). An updated perspective on spiders as generalist predators in biological control. *Oecologia*, 189(1), 21-36. doi: [10.1007/s00442-018-4313-1](https://doi.org/10.1007/s00442-018-4313-1)
- Michalko, R., & Birkhofer, K. (2021). Habitat niches suggest that non-crop habitat types differ in quality as source habitats for Central European agrobiont spiders. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 308, 107248. doi: [10.1016/j.agee.2020.107248](https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107248)
- Mills, C. G., Allen, R. J., & Blythe, R. A. (2020). Resource spectrum engineering by specialist species can shift the specialist-generalist balance. *Theoretical Ecology*, 13(2), 149-163. doi: [10.1007/s12080-019-00436-8](https://doi.org/10.1007/s12080-019-00436-8)
- Miñarro, M., Espadaler, X., Melero, V. X., & Suárez-Álvarez, V. (2009). Organic versus conventional management in an apple orchard: Effects of fertilization and tree-row management on ground-dwelling predaceous arthropods. *Agricultural and Forest Entomology*, 11(2), 133-142. doi: [10.1111/j.1461-9563.2008.00403.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2008.00403.x)
- Ministère de la Transition écologique 2021. Publication des données provisoires des ventes de produits phytopharmaceutiques en 2020 [En ligne]. Ministère de la Transition écologique. 2021 [Consulté le 7 janvier 2022]. Disponible sur: <https://www.ecologie.gouv.fr/publication-des-donnees-provisaires-des-ventes-produits-phytopharmaceutiques-en-2020>
- Mols, C. M. M., & Visser, M. E. (2002). Great tits can reduce caterpillar damage in apple orchards. *Journal of Applied Ecology*, 39(6), 888-899. doi: [10.1046/j.1365-2664.2002.00761.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00761.x)
- Moon, K.-W. (2016). Interactive Plot. In K.-W. Moon (Éd.), *Learn ggplot2 Using Shiny App* (p. 295-347). Cham: Springer International Publishing. doi: [10.1007/978-3-319-53019-2_31](https://doi.org/10.1007/978-3-319-53019-2_31)
- Morelli, F., Benedetti, Y., Møller, A. P., & Fuller, R. A. (2019). Measuring avian specialization. *Ecology and Evolution*, 9(14), 8378-8386. doi: [10.1002/ece3.5419](https://doi.org/10.1002/ece3.5419)
- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., ... Thuiller, W. (2013). Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLOS Biology*, 11(5), e1001569. doi: [10.1371/journal.pbio.1001569](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569)
- Muneret, L., Mitchell, M., Seufert, V., Aviron, S., Djoudi, E. A., Pétilion, J., ... Rusch, A. (2018). Evidence that organic farming promotes pest control. *Nature Sustainability*, 1(7), 361-368. doi: [10.1038/s41893-018-0102-4](https://doi.org/10.1038/s41893-018-0102-4)
- Naef-Daenzer, L., Naef-Daenzer, B., & Nager, R. G. (2000). Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology*, 31(2), 206-214. doi: [10.1034/j.1600-048X.2000.310212.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.310212.x)
- Nault, B. A., Shah, D. A., Dillard, H. R., & McFaul, A. C. (2004). Seasonal and Spatial Dynamics of Alate Aphid Dispersal in Snap Bean Fields in Proximity to Alfalfa and Implications for Virus Management. *Environmental Entomology*, 33(6), 1593-1601. doi: [10.1603/0046-225X-33.6.1593](https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.6.1593)
- Ndong, G. O., Therond, O., & Cousin, I. (2020). Analysis of relationships between ecosystem services : A generic classification and review of the literature. *Ecosystem Services*, 43, 101120. doi: [10.1016/j.ecoser.2020.101120](https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101120)
- Ndzana, R. A., Magro, A., Bedoussac, L., Justes, E., Journet, E.-P., & Hemptinne, J.-L. (2014). Is there an associational resistance of winter pea–durum wheat intercrops towards *Acyrtosiphon pisum* Harris? *Journal of Applied Entomology*, 138(8), 577-585. doi: [10.1111/jen.12119](https://doi.org/10.1111/jen.12119)

- Nelson, J. L., Hunt, L. G., Lewis, M. T., Hamby, K. A., Hooks, C. R. R., & Dively, G. P. (2018). Arthropod communities in warm and cool grass riparian buffers and their influence on natural enemies in adjacent crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 257, 81-91. doi: [10.1016/j.agee.2018.01.019](https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.019)
- Newton, I. (2004). The recent declines of farmland bird populations in Britain : An appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis*, 146(4), 579-600. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00375.x>
- Nichols, V., Verhulst, N., Cox, R., & Govaerts, B. (2015). Weed dynamics and conservation agriculture principles : A review. *Field Crops Research*, 183, 56-68. doi: [10.1016/j.fcr.2015.07.012](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.07.012)
- Norris, R. F., & Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science*, 48(1), 94-158. doi: [10.1614/0043-1745\(2000\)048\[0094:IBWAPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2000)048[0094:IBWAPA]2.0.CO;2)
- Northfield, T. D., Barton, B. T., & Schmitz, O. J. (2017). A spatial theory for emergent multiple predator–prey interactions in food webs. *Ecology and Evolution*, 7(17), 6935-6948. doi: [10.1002/ece3.3250](https://doi.org/10.1002/ece3.3250)
- Nuessly, G. S., Hentz, M. G., Beiriger, R., & Scully, B. T. (2004). Insects associated with faba bean, *Vicia faba* (Fabales :Fabaceae) in southern Florida. *Florida Entomologist*, 87(2), 204-211. doi: [10.1653/0015-4040\(2004\)087\[0204:IAWFBV\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2004)087[0204:IAWFBV]2.0.CO;2)
- Öberg, S., & Ekbom, B. (2006). Recolonisation and distribution of spiders and carabids in cereal fields after spring sowing. *Annals of Applied Biology*, 149(2), 203-211. doi: [10.1111/j.1744-7348.2006.00088.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2006.00088.x)
- Odderskær, P., Prang, A., Poulsen, J. G., Andersen, P. N., & Elmegaard, N. (1997). Skylark (*Alauda arvensis*) utilisation of micro-habitats in spring barley fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62(1), 21-29. doi: [10.1016/S0167-8809\(96\)01113-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01113-9)
- Ode, Å., Tveit, M. S., & Fry, G. (2008). Capturing Landscape Visual Character Using Indicators : Touching Base with Landscape Aesthetic Theory. *Landscape Research*, 33(1), 89-117. doi: [10.1080/01426390701773854](https://doi.org/10.1080/01426390701773854)
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Oksanen, M. J. (2013). Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2(9), 1-295.
- Olimpi, E. M., Garcia, K., Gonthier, D. J., Master, K. T. D., Echeverri, A., Kremen, C., ... Karp, D. S. (2020). Shifts in species interactions and farming contexts mediate net effects of birds in agroecosystems. *Ecological Applications*, 30(5), e02115. doi: [10.1002/eap.2115](https://doi.org/10.1002/eap.2115)
- Ostandie, N. (2021). *Multifonctionnalité des systèmes viticoles conduits en agriculture biologique : Une analyse intégrant les performances écologiques, agronomiques et économiques*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux. 199 pp.
- Orłowski, G., & Karg, J. (2013). Diet breadth and overlap in three sympatric aerial insectivorous birds at the same location. *Bird Study*, 60(4), 475-483. doi: [10.1080/00063657.2013.839622](https://doi.org/10.1080/00063657.2013.839622)
- Orłowski, G., Karg, J., & Karg, G. (2014). Functional Invertebrate Prey Groups Reflect Dietary Responses to Phenology and Farming Activity and Pest Control Services in Three Sympatric Species of Aerially Foraging Insectivorous Birds. *PLOS ONE*, 9(12), e114906. doi: [10.1371/journal.pone.0114906](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114906)
- Osteen, C. D., & Fernandez-Cornejo, J. (2013). Economic and policy issues of U.S. agricultural pesticide use trends. *Pest Management Science*, 69(9), 1001-1025. doi: <https://doi.org/10.1002/ps.3529>
- Pedley, S. M., & Dolman, P. M. (2014). Multi-taxa trait and functional responses to physical disturbance. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1542-1552. doi: [10.1111/1365-2656.12249](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12249)
- Pekár, S. (2012). Spiders (Araneae) in the pesticide world : An ecotoxicological review. *Pest Management Science*, 68(11), 1438-1446. doi: [10.1002/ps.3397](https://doi.org/10.1002/ps.3397)
- Pekas, A., De Craecker, I., Boonen, S., Wäckers, F. L., & Moerkens, R. (2020). One stone; two birds : Concurrent pest control and pollination services provided by aphidophagous hoverflies. *Biological Control*, 149, 104328. doi: [10.1016/j.biocontrol.2020.104328](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104328)
- Perez-Alvarez, R., Grab, H., Polyakov, A., & Poveda, K. (2021). Landscape composition mediates the relationship between predator body size and pest control. *Ecological Applications*, 31(6), e02365. doi: [10.1002/eap.2365](https://doi.org/10.1002/eap.2365)
- Perner, J., & Malt, S. (2003). Assessment of changing agricultural land use : Response of vegetation, ground-dwelling spiders and beetles to the conversion of arable land into grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98(1), 169-181. doi: [10.1016/S0167-8809\(03\)00079-3](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00079-3)

- Perović, D. J., Gámez-Virués, S., Landis, D. A., Wäckers, F., Gurr, G. M., Wratten, S. D., You, M.-S., & Desneux, N. (2018). Managing biological control services through multi-trophic trait interactions: Review and guidelines for implementation at local and landscape scales. *Biological Reviews*, 93(1), 306–321. <https://doi.org/10.1111/brv.12346>
- Petit, M. S., Reau, R., Dumas, M., Moraine, M., Omon, B., & Josse, S. (2012). Mise au point de systèmes de culture innovants par un réseau d'agriculteurs et production de ressources pour le conseil. *Innovations Agronomiques*, 20, 79-100.
- Petit, S., Trichard, A., Biju-Duval, L., McLaughlin, Ó. B., & Bohan, D. A. (2017). Interactions between conservation agricultural practice and landscape composition promote weed seed predation by invertebrates. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 240, 45-53. doi: [10.1016/j.agee.2017.02.014](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.02.014)
- Petersen, L. F., & Woltz, J. M. (2015). Diel variation in the abundance and composition of the predator assemblages feeding on aphid-infested soybean. *BioControl*, 60(2), 209–219. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9631-6>
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., ... Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15(3), 194-206. doi: [10.1016/j.baae.2014.03.007](https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007)
- Pfiffner, L., & Luka, H. (2003). Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders – a paired farm approach. *Basic and Applied Ecology*, 4(2), 117-127. doi: [10.1078/1439-1791-00121](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00121)
- Philpott, S. M., Soong, O., Lowenstein, J. H., Pulido, A. L., Lopez, D. T., Flynn, D. F. B., & DeClerck, F. (2009). Functional richness and ecosystem services: Bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecological Applications*, 19(7), 1858-1867. doi: [10.1890/08-1928.1](https://doi.org/10.1890/08-1928.1)
- Pierre, J., Mesquida, J., Marilleau, R., Pham-Delègue, M. H., & Renard, M. (1999). Nectar secretion in winter oilseed rape, *Brassica napus*—Quantitative and qualitative variability among 71 genotypes. *Plant Breeding*, 118(6), 471-476. doi: [10.1046/j.1439-0523.1999.00421.x](https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.1999.00421.x)
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., & Maintainer, R. (2017). Package 'nlme'. Linear and nonlinear mixed effects models, version, 3(1).
- Pittelkow, C. M., Liang, X., Linquist, B. A., van Groenigen, K. J., Lee, J., Lundy, M. E., ... van Kessel, C. (2015). Productivity limits and potentials of the principles of conservation agriculture. *Nature*, 517(7534), 365-368. doi: [10.1038/nature13809](https://doi.org/10.1038/nature13809)
- Plaas, E., Meyer-Wolfarth, F., Banse, M., Bengtsson, J., Bergmann, H., Faber, J., ... Taylor, A. (2019). Towards valuation of biodiversity in agricultural soils: A case for earthworms. *Ecological Economics*, 159, 291-300. doi: [10.1016/j.ecolecon.2019.02.003](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2019.02.003)
- Plas, F. van der. (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 94(4), 1220-1245. doi: [10.1111/brv.12499](https://doi.org/10.1111/brv.12499)
- Polis, G. A., Sears, A. L. W., Huxel, G. R., Strong, D. R., & Maron, J. (2000). When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(11), 473-475. doi: [10.1016/S0169-5347\(00\)01971-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01971-6)
- Pollier, A., Tricault, Y., Plantegenest, M., & Bischoff, A. (2019). Sowing of margin strips rich in floral resources improves herbivore control in adjacent crop fields: Floral resources improve herbivore control. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(1), 119-129. doi: [10.1111/afe.12318](https://doi.org/10.1111/afe.12318)
- Porcel, M., Ruano, F., Cotes, B., Peña, A., & Campos, M. (2013). Agricultural Management Systems Affect the Green Lacewing Community (Neuroptera: Chrysopidae) in Olive Orchards in Southern Spain. *Environmental Entomology*, 42(1), 97-106. doi: [10.1603/EN11338](https://doi.org/10.1603/EN11338)
- Poupelin, M. (2012). Effet du mode de gestion des cultures (biologique versus conventionnel) de blé d'hiver et de leur environnement paysager en sur les communautés de coccinelles [Coléoptères: Coccinellidae] et de puerons [Héminoptera: Aphididae]. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1.
- Puech, C., Baudry, J., Joannon, A., Poggi, S., & Aviron, S. (2014). Organic vs. conventional farming dichotomy: Does it make sense for natural enemies? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 194, 48-57. doi: [10.1016/j.agee.2014.05.002](https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.05.002)
- Pywell, R. F., Heard, M. S., Woodcock, B. A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., & Bullock, J. M. (2015). Wildlife-friendly farming increases crop yield: Evidence for ecological intensification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1816), 20151740. doi: [10.1098/rspb.2015.1740](https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1740)

- Ramsden, M. W., Menéndez, R., Leather, S. R., & Wäckers, F. (2015). Optimizing field margins for biocontrol services : The relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199, 94-104. doi: [10.1016/j.agee.2014.08.024](https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.08.024)
- Rand, T. A., Tylanakis, J. M., & Tschamtko, T. (2006). Spillover edge effects : The dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*. Consulté à l'adresse <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201301069017>
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., & Habib, R. (2012). Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems : A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1), 273-303. doi: [10.1007/s13593-011-0022-4](https://doi.org/10.1007/s13593-011-0022-4)
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G. D., & Bennett, E. M. (2010). Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(11), 5242-5247. doi: [10.1073/pnas.0907284107](https://doi.org/10.1073/pnas.0907284107)
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S. A., & Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, 90, 148-156. doi: [10.1016/j.biocontrol.2015.06.011](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.011)
- Reif, J., & Vermouzek, Z. (2019). Collapse of farmland bird populations in an Eastern European country following its EU accession. *Conservation Letters*, 12(1), e12585. doi: [10.1111/conl.12585](https://doi.org/10.1111/conl.12585)
- Ribera, I., Dec, S. D., Downie, I. S., & Foster, G. N. (2001). *Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages*. 82(4), 26.
- Ricci, B., Lavigne, C., Alignier, A., Aviron, S., Biju-Duval, L., Bouvier, J. C., ... Petit, S. (2019). Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1904), 20182898. doi: [10.1098/rspb.2018.2898](https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2898)
- Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity : A unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181-188. doi: [10.1007/s00442-011-1965-5](https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5)
- Ricotta, C., Bello, F. de, Moretti, M., Caccianiga, M., Cerabolini, B. E. L., & Pavoine, S. (2016). Measuring the functional redundancy of biological communities : A quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1386-1395. doi: [10.1111/2041-210X.12604](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12604)
- Riggi, L. G., Gagic, V., Rusch, A., Malsher, G., Ekbom, B., & Bommarco, R. (2017). Pollen beetle mortality is increased by ground-dwelling generalist predators but not landscape complexity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 250, 133-142. doi: [10.1016/j.agee.2017.06.039](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.039)
- Riggi, L. G. A., & Bommarco, R. (2019). Subsidy type and quality determine direction and strength of trophic cascades in arthropod food webs in agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 56(8), 1982-1991. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13444>
- Robert, C., Ruck, L., Carpezat, J., Lauvernay, A., Siegwart, M., & Leflon, M. (2017). Pyrethroids resistance monitoring in French cabbage stem flea beetle (*Psylliodes chrysocephala*) and rape winter stem weevil (*Ceutorhynchus picipitarsis*) populations in oilseed rape. *Écologie Chimique: nouvelles contributions à la protection des cultures contre les ravageurs et 11e Conférence Internationale sur les Ravageurs et Auxiliaires en Agriculture, 24 au 26 octobre 2017, Montpellier, France*, 196-208.
- Rodríguez-Gasol, N., Alins, G., Veronesi, E. R., & Wratten, S. (2020). The ecology of predatory hoverflies as ecosystem-service providers in agricultural systems. *Biological Control*, 151, 104405. doi: [10.1016/j.biocontrol.2020.104405](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104405)
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B. E., & Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 78-86. doi: [10.1016/j.agee.2013.07.007](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.07.007)
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., ... Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461), 120-124. doi: [10.1126/science.aaw1313](https://doi.org/10.1126/science.aaw1313)
- Rosley, M. S. F., Lamit, H., & Rahman, S. R. A. (2013). Perceiving the Aesthetic Value of the Rural Landscape Through Valid Indicators. *Procedia - Social and Behavioral Sciences*, 85, 318-331. doi: [10.1016/j.sbspro.2013.08.362](https://doi.org/10.1016/j.sbspro.2013.08.362)
- Rossi, V., Sperandio, G., Caffi, T., Simonetto, A., & Gilioli, G. (2019). Critical Success Factors for the Adoption of Decision Tools in IPM. *Agronomy*, 9(11), 710. doi: [10.3390/agronomy9110710](https://doi.org/10.3390/agronomy9110710)

- Rouabah, A., Villerd, J., Amiaud, B., Plantureux, S., & Lasserre-Joulin, F. (2015). Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 21-32. doi: [10.1016/j.agee.2014.10.011](https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.011)
- Roubinet, E., Birkhofer, K., Malsher, G., Staudacher, K., Ekbom, B., Traugott, M., & Jonsson, M. (2017). Diet of generalist predators reflects effects of cropping period and farming system on extra- and intraguild prey. *Ecological Applications*, 27(4), 1167-1177. doi: [10.1002/eap.1510](https://doi.org/10.1002/eap.1510)
- Roume, A. (2011). *Quelle est la contribution des milieux semi-naturels à la diversité et à la répartition des assemblages de Carabidae circulants et hivernants dans un paysage rural tempéré ?* Thèse de doctorat, 197 pp.
- Rudolf, V. H. W. (2012). Seasonal shifts in predator body size diversity and trophic interactions in size-structured predator-prey systems. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 524-532. doi: [10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01935.x)
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J. P., & Roger-Estrade, J. (2010). Integrating Crop and Landscape Management into New Crop Protection Strategies to Enhance Biological Control of Oilseed Rape Insect Pests. In I. H. Williams (Ed.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (p. 415-448). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: [10.1007/978-90-481-3983-5_17](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_17)
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., & Roger-Estrade, J. (2010). Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. In *Advances in Agronomy* (Vol. 109, p. 219-259). Elsevier. doi: [10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2)
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., & Roger-Estrade, J. (2011). Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape Ecology*, 26(4), 473-486. doi: [10.1007/s10980-011-9573-7](https://doi.org/10.1007/s10980-011-9573-7)
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Roger-Estrade, J., & Sarthou, J.-P. (2012). Local and landscape determinants of pollen beetle abundance in overwintering habitats. *Agricultural and Forest Entomology*, 14(1), 37-47. doi: [10.1111/j.1461-9563.2011.00547.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00547.x)
- Rusch, A., Suchail, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., & Roger-Estrade, J. (2013). Nutritional state of the pollen beetle parasitoid *Tersilochus heterocerus* foraging in the field. *BioControl*, 58(1), 17-26. doi: [10.1007/s10526-012-9463-1](https://doi.org/10.1007/s10526-012-9463-1)
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic and Applied Ecology*, 16(3), 250-259. doi: [10.1016/j.baae.2015.02.003](https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.02.003)
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M. M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., ... Bommarco, R. (2016). Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 221, 198-204. doi: [10.1016/j.agee.2016.01.039](https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039)
- Rusch, A., Bommarco, R., & Ekbom, B. (2017). Conservation Biological Control in Agricultural Landscapes. In *Advances in Botanical Research* (Vol. 81, p. 333-360). Elsevier. doi: [10.1016/bs.abr.2016.11.001](https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.11.001)
- Ruser, R., Fuß, R., Andres, M., Hegewald, H., Kesenheimer, K., Köbke, S., ... Flessa, H. (2017). Nitrous oxide emissions from winter oilseed rape cultivation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 249, 57-69. doi: [10.1016/j.agee.2017.07.039](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.07.039)
- Russell, M. C., Lambrinos, J., Records, E., & Ellen, G. (2017). Seasonal shifts in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) species and functional composition maintain prey consumption in Western Oregon agricultural landscapes. *Biological Control*, 106, 54-63. doi: [10.1016/j.biocontrol.2016.12.008](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.12.008)
- Sagorin, A., Perrin, A., & Sarthou J.-P. (2018). Régulation biologique : Définition. Dictionnaire d'Agroécologie, [En ligne] <https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/regulation-biologique/> [Consulté le 16 décembre 2021]
- Sánchez-Hernández, C. V., Desneux, N., Bao-Fundora, L., & Ramirez-Romero, R. (2021). Alternative extraguild prey modifies focal extraguild prey consumption and parasitism but not intraguild predation intensity. *Biological Control*, 153, 104475. doi: [10.1016/j.biocontrol.2020.104475](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104475)
- Sandén, T., Spiegel, H., Stüger, H.-P., Schlatter, N., Haslmayr, H.-P., Zavattaro, L., ... ten Berge, H. (2018). European long-term field experiments: Knowledge gained about alternative management practices. *Soil Use and Management*, 34(2), 167-176. doi: [10.1111/sum.12421](https://doi.org/10.1111/sum.12421)
- Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., & Rusch, A. (2014). Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 194, 17-28. doi: [10.1016/j.agee.2014.04.018](https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.018)

- Sattler, C., Kächele, H., & Verch, G. (2007). Assessing the intensity of pesticide use in agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119(3), 299-304. doi: [10.1016/j.agee.2006.07.017](https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.07.017)
- Saunders, M. E., & Luck, G. W. (2018). Interaction effects between local flower richness and distance to natural woodland on pest and beneficial insects in apple orchards : Local and landscape interaction effect on insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 20(2), 279-287. doi: [10.1111/afe.12258](https://doi.org/10.1111/afe.12258)
- Sausse, C., Penillard, E., Barbottin, A., & Jiguet, F. (2011). Évaluation de l'impact de la culture de colza sur la biodiversité aviaire en France : Enjeux, méthodes, premiers résultats. *Oléagineux, Corps gras, Lipides*, 18(3), 145-152. doi: [10.1051/ocl.2011.0379](https://doi.org/10.1051/ocl.2011.0379)
- Scheid, B. E., Thies, C., & Tschardtke, T. (2011). Enhancing rape pollen beetle parasitism within sown flower fields along a landscape complexity gradient. *Agricultural and Forest Entomology*, 13(2), 173-179. doi: [10.1111/j.1461-9563.2010.00516.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00516.x)
- Schellhorn, N. A., Parry, H. R., Macfadyen, S., Wang, Y., & Zalucki, M. P. (2015). Connecting scales : Achieving in-field pest control from areawide and landscape ecology studies: Connecting scales. *Insect Science*, 22(1), 35-51. doi: [10.1111/1744-7917.12161](https://doi.org/10.1111/1744-7917.12161)
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Smith, H. G., & Kleijn, D. (2013). Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss – a meta-analysis. *Ecology Letters*, 16(7), 912-920. doi: <https://doi.org/10.1111/ele.12128>
- Scheper, J., Bommarco, R., Holzschuh, A., Potts, S. G., Riedinger, V., Roberts, S. P. M., ... Kleijn, D. (2015). Local and landscape-level floral resources explain effects of wildflower strips on wild bees across four European countries. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1165-1175. doi: [10.1111/1365-2664.12479](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12479)
- Schmidt, M. H., Thies, C., & Tschardtke, T. (2004). Landscape context of arthropod biological control. *Ecological Engineering for Pest Management*. Cornell University Press, Ithaca, 55-63.
- Schmitz, O. J. (2007). Predator Diversity and Trophic Interactions. *Ecology*, 88(10), 2415-2426. doi: [10.1890/06-0937.1](https://doi.org/10.1890/06-0937.1)
- Schmitz, O. J. (2009). Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecology*, 90(9), 2339–2345. <https://doi.org/10.1890/08-1919.1>
- Schlein, O., & Büchs, W. (2006). The ground beetle *Amara similata* as a predator of pest larvae in oil seed rape fields; ignored but influential in biological control. In *International Symposium on Integrated Pest Management in Oilseed Rape*, 3 rd–5 th April 2006.
- Seguin, L., Birmant, F., Letournel, G., Bonifazi, M., Barataud, F., Arrighi, A., ... Tournebize, J. (2018). Projet BRIE'EAU : Une démarche participative pour repenser ensemble un territoire de grandes cultures. *Agronomie, Environnement & Sociétés*, 8(2), 157.
- Sebillotte, M. (1990). Systeme de culture, un concept operatoire pour les agronomes.
- Serée, L., Rouzes, R., Thiéry, D., & Rusch, A. (2020). Temporal variation of the effects of landscape composition on lacewings (Chrysopidae : Neuroptera) in vineyards. *Agricultural and Forest Entomology*, 22(3), 274-283. doi: [10.1111/afe.12380](https://doi.org/10.1111/afe.12380)
- Seufert, V., & Ramankutty, N. (2017). Many shades of gray—The context-dependent performance of organic agriculture. *Science Advances*, 3(3), e1602638. doi: [10.1126/sciadv.1602638](https://doi.org/10.1126/sciadv.1602638)
- Sharley, D. J., Hoffmann, A. A., & Thomson, L. J. (2008). The effects of soil tillage on beneficial invertebrates within the vineyard. *Agricultural and Forest Entomology*, 10(3), 233-243. doi: [10.1111/j.1461-9563.2008.00376.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2008.00376.x)
- Singer, M. S., Lichter-Marck, I. H., Farkas, T. E., Aaron, E., Whitney, K. D., & Mooney, K. A. (2014). Herbivore diet breadth mediates the cascading effects of carnivores in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201401949. doi: [10.1073/pnas.1401949111](https://doi.org/10.1073/pnas.1401949111)
- Slater, R., Ellis, S., Genay, J.-P., Heimbach, U., Huart, G., Sarazin, M., ... Robin, F. (2011). Pyrethroid resistance monitoring in European populations of pollen beetle (*Meligethes* spp.) : A coordinated approach through the Insecticide Resistance Action Committee (IRAC). *Pest Management Science*, 67(6), 633-638. doi: [10.1002/ps.2101](https://doi.org/10.1002/ps.2101)
- Snow, D. W., & Perrins, C. M. (1998). *Passerines* (Vol. 2). Oxford University Press.

- Snyder, W. E., & Ives, A. R. (2001). Generalist Predators Disrupt Biological Control by a Specialist Parasitoid. *Ecology*, 82(3), 705-716. doi: [10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBCJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBCJ]2.0.CO;2)
- Soini, K., & Aakkula, J. (2007). Framing the biodiversity of agricultural landscape: The essence of local conceptions and constructions. *Land Use Policy*, 24(2), 311-321. doi: [10.1016/j.landusepol.2006.03.001](https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2006.03.001)
- Spake, R., Barsoum, N., Newton, A. C., & Doncaster, C. P. (2016). Drivers of the composition and diversity of carabid functional traits in UK coniferous plantations. *Forest Ecology and Management*, 359, 300-308. doi: [10.1016/j.foreco.2015.10.008](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.008)
- Stamps, A. E. (2004). Mystery, complexity, legibility and coherence : A meta-analysis. *Journal of Environmental Psychology*, 24(1), 1-16. doi: [10.1016/S0272-4944\(03\)00023-9](https://doi.org/10.1016/S0272-4944(03)00023-9)
- Stassart, P. M., Baret, P., Grégoire, J. C., Hance, T., Mormont, M., Reheul, D., ... & Visser, M. (2012). L'agroécologie: trajectoire et potentiel. Pour une transition vers des systèmes alimentaires durables. *Agroécologie, entre pratiques et sciences sociales*, 27-51.
- Stenberg, J. A. (2017). A Conceptual Framework for Integrated Pest Management. *Trends in Plant Science*, 22(9), 759-769. doi: [10.1016/j.tplants.2017.06.010](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.06.010)
- Stoddard, F. L., Nicholas, A. H., Rubiales, D., Thomas, J., & Villegas-Fernández, A. M. (2010). Integrated pest management in faba bean. *Field Crops Research*, 115(3), 308-318. doi: [10.1016/j.fcr.2009.07.002](https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.07.002)
- Storchová, L., & Hořák, D. (2018). Life-history characteristics of European birds. *Global Ecology and Biogeography*, 27(4), 400-406. doi: [10.1111/geb.12709](https://doi.org/10.1111/geb.12709)
- Straw, E. A., Carpentier, E. N., & Brown, M. J. F. (2021). Roundup causes high levels of mortality following contact exposure in bumble bees. *Journal of Applied Ecology*, 58(6), 1167-1176. doi: [10.1111/1365-2664.13867](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13867)
- Sutter, L., Albrecht, M., & Jeanneret, P. (2018). Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 612-620. doi: [10.1111/1365-2664.12977](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12977)
- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can Generalist Predators be Effective Biocontrol Agents? *Annual Review of Entomology*, 47(1), 561-594. doi: [10.1146/annurev.ento.47.091201.145240](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240)
- Tamburini, G., Simone, S. D., Sigura, M., Boscutti, F., & Marini, L. (2016). Conservation tillage mitigates the negative effect of landscape simplification on biological control. *Journal of Applied Ecology*, 53(1), 233-241. doi: [10.1111/1365-2664.12544](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12544)
- Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T. C., & Kremen, C. (2020). Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *SCIENCE ADVANCES*, 8.
- Terres Inovia, 2020. Synthèse nationale des essais variétés colza 2020 – résultats définitifs.
- Thiault, L., Kernaléguen, L., Osenberg, C. W., & Claudet, J. (2017). Progressive-Change BACIPS : A flexible approach for environmental impact assessment. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(3), 288-296. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12655>
- Therond, O., Duru, M., Roger-Estrade, J., & Richard, G. (2017). A new analytical framework of farming system and agriculture model diversities. A review. *Agronomy for sustainable development*, 37(3), 1-24.
- Thieme, T., Heimbach, U., & Müller, A. (2010). Chemical Control of Insect Pests and Insecticide Resistance in Oilseed Rape. In I. H. Williams (Éd.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (p. 313-335). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: [10.1007/978-90-481-3983-5_12](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_12)
- Thies, C., Roschewitz, I., & Tschardtke, T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1559), 203-210. doi: [10.1098/rspb.2004.2902](https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2902)
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2008). Interannual landscape changes influence plant-herbivore-parasitoid interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 125(1-4), 266-268. doi: [10.1016/j.agee.2007.12.011](https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.12.011)
- Thies, C., Haenke, S., Scherber, C., Bengtsson, J., Bommarco, R., Clement, L. W., ... Tschardtke, T. (2011). The relationship between agricultural intensification and biological control: Experimental tests across Europe. *Ecological Applications*, 21(6), 2187-2196. doi: [10.1890/10-0929.1](https://doi.org/10.1890/10-0929.1)

- Thomine, E., Mumford, J., Rusch, A., & Desneux, N. (2022). Using crop diversity to lower pesticide use : Socio-ecological approaches. *Science of The Total Environment*, 804, 150156. doi: [10.1016/j.scitotenv.2021.150156](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150156)
- Thorbeck, P., & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 41(3), 526-538. doi: [10.1111/j.0021-8901.2004.00913.x](https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00913.x)
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418, 671-677. doi: [10.1038/nature01014](https://doi.org/10.1038/nature01014)
- Timberlake, T. P., Vaughan, I. P., Baude, M., & Memmott, J. (2021). Bumblebee colony density on farmland is influenced by late-summer nectar supply and garden cover. *Journal of Applied Ecology*, 1365-2664.13826. doi: [10.1111/1365-2664.13826](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13826)
- Toivonen, M., Huusela-Veistola, E., & Herzon, I. (2018). Perennial fallow strips support biological pest control in spring cereal in Northern Europe. *Biological Control*, 121, 109-118. doi: [10.1016/j.biocontrol.2018.02.015](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.02.015)
- Tooming, E., Merivee, E., Must, A., Sibul, I., & Williams, I. (2014). Sub-lethal effects of the neurotoxic pyrethroid insecticide Fastac® 50EC on the general motor and locomotor activities of the non-targeted beneficial carabid beetle *Platynus assimilis* (Coleoptera : Carabidae). *Pest Management Science*, 70(6), 959-966. doi: [10.1002/ps.3636](https://doi.org/10.1002/ps.3636)
- Török, E., Zieger, S., Rosenthal, J., Földesi, R., Gallé, R., Tschardtke, T., & Batáry, P. (2021). Organic farming supports lower pest infestation, but less natural enemies than flower strips. *Journal of Applied Ecology*, n/a(n/a). doi: [10.1111/1365-2664.13946](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13946)
- Tribot, A.-S., Deter, J., & Mouquet, N. (2018). Integrating the aesthetic value of landscapes and biological diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1886), 20180971. doi: [10.1098/rspb.2018.0971](https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0971)
- Tricault, Y. (2010). Paysage: quel impact sur les ravageurs et leurs auxiliaires?. *ITaB. Journées Techniques Fruits et légumes Biologiques*, 39-42.
- Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., & Thies, C. (2002). Contribution of Small Habitat Fragments to Conservation of Insect Communities of Grassland–Cropland Landscapes*. *Ecological Applications*, 12(2), 354-363. doi: [10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0354:COSHFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0354:COSHFT]2.0.CO;2)
- Tschardtke, 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(8), 857-874. doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x)
- Tschardtke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—Eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661-685. doi: [10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x)
- Tschardtke, T., Grass, I., Wanger, T. C., Westphal, C., & Batáry, P. (2021). Beyond organic farming – harnessing biodiversity-friendly landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(10), 919-930. doi: [10.1016/j.tree.2021.06.010](https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.06.010)
- Tschumi, M., Albrecht, M., Entling, M. H., & Jacot, K. (2015). High effectiveness of tailored flower strips in reducing pests and crop plant damage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1814), 20151369. doi: [10.1098/rspb.2015.1369](https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1369)
- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M. H., & Jacot, K. (2016a). Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 220, 97-103. doi: [10.1016/j.agee.2016.01.001](https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.001)
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsy, V., Entling, M. H., Najar-Rodriguez, A. J., & Jacot, K. (2016b). Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *Journal of Applied Ecology*, 53(4), 1169-1176. doi: [10.1111/1365-2664.12653](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12653)
- Tschumi, M., Ekroos, J., Hjort, C., Smith, H. G., & Birkhofer, K. (2018). Rodents, not birds, dominate predation-related ecosystem services and disservices in vertebrate communities of agricultural landscapes. *Oecologia*, 188(3), 863-873. doi: [10.1007/s00442-018-4242-z](https://doi.org/10.1007/s00442-018-4242-z)
- Tuck, S. L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L. A., & Bengtsson, J. (2014). Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity : A hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51(3), 746-755. doi: [10.1111/1365-2664.12219](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12219)

- Turner, B., & Hope, C. (2014). Ecological connections : Reimagining the role of farmers' markets. *Rural Society*, 23(2), 175-187. doi: [10.5172/rsj.2014.23.2.175](https://doi.org/10.5172/rsj.2014.23.2.175)
- Tveit, M., Ode, Å., & Fry, G. (2006). Key concepts in a framework for analysing visual landscape character. *Landscape Research*, 31(3), 229-255. doi: [10.1080/01426390600783269](https://doi.org/10.1080/01426390600783269)
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., & Wratten, S. D. (2004). Improved Fitness of Aphid Parasitoids Receiving Resource Subsidies. *Ecology*, 85(3), 658-666. doi: [10.1890/03-0222](https://doi.org/10.1890/03-0222)
- Ulber, B., & Wedemeyer, R. (2004). Incidence of larval parasitism of *Psylliodes chrysocephala* within oilseed rape crops in Germany. *IOBC/wprs Bulletin*, 27(10), 273-278.
- Ulber, B., Klukowski, Z., & Williams, I. H. (2010). Impact of Insecticides on Parasitoids of Oilseed Rape Pests. In I. H. Williams (Éd.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (p. 337-355). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: [10.1007/978-90-481-3983-5_13](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_13)
- Ulber, B., Williams, I. H., Klukowski, Z., Luik, A., & Nilsson, C. (2010b). Parasitoids of Oilseed Rape Pests in Europe : Key Species for Conservation Biocontrol. In I. H. Williams (Éd.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (p. 45-76). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: [10.1007/978-90-481-3983-5_2](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_2)
- USDA, 2012. Revised Universal Soil Loss Equation, Version 2 (RUSLE2). Natural Resources Conservation Service.
- 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(4), 527-539. doi: [10.1051/agro:2008026](https://doi.org/10.1051/agro:2008026)
- van Rijn, P. C. J., & Wäckers, F. L. (2016). Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 925-933. doi: [10.1111/1365-2664.12605](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12605)
- van Zanten, B. T., Zasada, I., Koetse, M. J., Ungaro, F., Häfner, K., & Verburg, P. H. (2016). A comparative approach to assess the contribution of landscape features to aesthetic and recreational values in agricultural landscapes. *Ecosystem Services*, 17, 87-98. doi: [10.1016/j.ecoser.2015.11.011](https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.11.011)
- Vanslebrouck, I., Huylenbroeck, G., & Meensel, J. (2005). Impact of Agriculture on Rural Tourism : A Hedonic Pricing Approach. *Journal of Agricultural Economics*, 56(1), 17-30. doi: [10.1111/j.1477-9552.2005.tb00120.x](https://doi.org/10.1111/j.1477-9552.2005.tb00120.x)
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Random and Mixed Effects. In W. N. Venables & B. D. Ripley (Éds.), *Modern Applied Statistics with S* (p. 271-300). New York, NY: Springer. doi: [10.1007/978-0-387-21706-2_10](https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2_10)
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., & Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 110-117. doi: [10.1016/j.agee.2011.05.027](https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027)
- Vickery, J., Carter, N., & Fuller, R. J. (2002). The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(1), 41-52. doi: [10.1016/S0167-8809\(01\)00317-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00317-6)
- Villegas, C. M., Verdugo, J. A., Grez, A. A., Tapia, J., & Lavandero, B. (2013). *Movement between crops and weeds : Temporal refuges for aphidophagous insects in Central Chile*. Consulté à l'adresse <http://dspace.utalca.cl/handle/1950/9441>
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301. doi: [10.1890/07-1206.1](https://doi.org/10.1890/07-1206.1)
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. doi: [10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x)
- Völkl, W., & Stechmann, D.-H. (1998). Parasitism of the black bean aphid (*Aphis fabae*) by *Lysiphlebus fabarum* (Hym., Aphidiidae) : The influence of host plant and habitat1. *Journal of Applied Entomology*, 122(1-5), 201-206. doi: [10.1111/j.1439-0418.1998.tb01484.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01484.x)
- Vollhardt, I. M. G., Bianchi, F. J. J. A., Wäckers, F. L., Thies, C., & Tschardt, T. (2010). Spatial distribution of flower vs. Honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biological Control*, 53(2), 204-213. doi: [10.1016/j.biocontrol.2009.12.011](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.12.011)

- Wachenheim, C. J., & Rathge, R. W. (2000). Societal perceptions of agriculture. *AgEcon Search* doi: [10.22004/ag.econ.23541](https://doi.org/10.22004/ag.econ.23541)
- Wale, M., Jembere, B., & Seyoum, E. (2000). Biology of the Pea Aphid, *Acyrtosiphon Pisum* (Harris) (Homoptera : Aphididae) on Cool-Season Legumes. *International Journal of Tropical Insect Science*, 20(3), 171-180. doi: [10.1017/S1742758400019603](https://doi.org/10.1017/S1742758400019603)
- Waligora, C. (2016). *Faune utile des bords de champs : En finir avec les idées reçues*. Editions France Agricole.
- Warner, D. J., Allen-Williams, L. J., Warrington, S., Ferguson, A. W., & Williams, I. H. (2008). Implications for conservation biocontrol of spatio-temporal relationships between carabid beetles and coleopterous pests in winter oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, 10(4), 375-387. doi: [10.1111/j.1461-9563.2008.00391.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2008.00391.x)
- Warzecha, D., Diekötter, T., Wolters, V., & Jauker, F. (2018). Attractiveness of wildflower mixtures for wild bees and hoverflies depends on some key plant species. *Insect Conservation and Diversity*, 11(1), 32-41. doi: [10.1111/icad.12264](https://doi.org/10.1111/icad.12264)
- Weber, D. C., & Lundgren, J. G. (2009). Assessing the trophic ecology of the Coccinellidae: Their roles as predators and as prey. *Biological Control*, 51(2), 199-214. doi: [10.1016/j.biocontrol.2009.05.013](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.013)
- Welch, K. D., & Harwood, J. D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy–pest interactions in a changing environment. *Biological Control*, 75, 18-27. doi: [10.1016/j.biocontrol.2014.01.004](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.01.004)
- Wezel, A., Goris, M., Bruil, J., Félix, G. F., Peeters, A., Bàrberi, P., ... Migliorini, P. (2018). Challenges and Action Points to Amplify Agroecology in Europe. *Sustainability*, 10(5), 1598. doi: [10.3390/su10051598](https://doi.org/10.3390/su10051598)
- Wickramasinghe, L. P., Harris, S., Jones, G., & Vaughan, N. (2003). Bat activity and species richness on organic and conventional farms : Impact of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology*, 40(6), 984-993. doi: [10.1111/j.1365-2664.2003.00856.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2003.00856.x)
- Wilcoxon, C. A., Walk, J. W., & Ward, M. P. (2018). Use of cover crop fields by migratory and resident birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 252, 42-50. doi: [10.1016/j.agee.2017.09.039](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.039)
- Williams, I. H. (2006). Integrating parasitoids into management of pollen beetle on oilseed rape. *Agronomy Research*, 4, 465-470.
- Williams, I. H., & Cook, S. M. (2010). Crop Location by Oilseed Rape Pests and Host Location by Their Parasitoids. In I. H. Williams (Éd.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests* (p. 215-244). Dordrecht: Springer Netherlands. doi: [10.1007/978-90-481-3983-5_7](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_7)
- Willis, C. E., Foster, S. P., Zimmer, C. T., Elias, J., Chang, X., Field, L. M., ... Davies, T. G. E. (2020). Investigating the status of pyrethroid resistance in UK populations of the cabbage stem flea beetle (*Psylliodes chrysocephala*). *Crop Protection*, 138, 105316. doi: [10.1016/j.cropro.2020.105316](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105316)
- Wilson, J. D., Morris, A. J., Arroyo, B. E., Clark, S. C., & Bradbury, R. B. (1999). A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 75(1), 13-30. doi: [10.1016/S0167-8809\(99\)00064-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00064-X)
- Wilson, J. D., Whittingham, M. J., & Bradbury, R. B. (2005). The management of crop structure : A general approach to reversing the impacts of agricultural intensification on birds? *Ibis*, 147(3), 453-463. doi: [10.1111/j.1474-919x.2005.00440.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2005.00440.x)
- Winqvist, C., Bengtsson, J., Öckinger, E., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L. W., ... Bommarco, R. (2014). Species' traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in Europe. *Journal of Insect Conservation*, 18(5), 837-846. doi: [10.1007/s10841-014-9690-0](https://doi.org/10.1007/s10841-014-9690-0)
- Wittwer, R. A., Bender, S. F., Hartman, K., Hydbom, S., Lima, R. A. A., Loaiza, V., ... van der Heijden, M. G. A. (2021). Organic and conservation agriculture promote ecosystem multifunctionality. *Science Advances*, 7(34), eabg6995. doi: [10.1126/sciadv.abg6995](https://doi.org/10.1126/sciadv.abg6995)
- Woltz, J. M., Isaacs, R., & Landis, D. A. (2012). Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 152, 40-49. doi: [10.1016/j.agee.2012.02.008](https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.02.008)
- Woltz, J. M., & Landis, D. A. (2014). Coccinellid response to landscape composition and configuration. *Agricultural and Forest Entomology*, 16(4), 341-349. doi: [10.1111/afe.12064](https://doi.org/10.1111/afe.12064)

- Woodcock, B. A., & Pywell, R. F. (2010). Effects of vegetation structure and floristic diversity on detritivore, herbivore and predatory invertebrates within calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 19(1), 81-95. doi: [10.1007/s10531-009-9703-6](https://doi.org/10.1007/s10531-009-9703-6)
- Woodcock, B. A., Harrower, C., Redhead, J., Edwards, M., Vanbergen, A. J., Heard, M. S., ... Pywell, R. F. (2014). National patterns of functional diversity and redundancy in predatory ground beetles and bees associated with key UK arable crops. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), 142-151. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12171>
- World Bank (2021). Agricultural land (% of land area) - European Union. World Development Indicators, The World Bank Group, accessed October 28, 2021. <https://data.worldbank.org/indicator/AG.LND.AGRI.ZS?locations=EU>
- Wratten, S. D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., & Desneux, N. (2012). Pollinator habitat enhancement : Benefits to other ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 159, 112-122. doi: [10.1016/j.agee.2012.06.020](https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.020)
- Yvoz, S., Cordeau, S., Zuccolo, C., & Petit, S. (2020). Crop type and within-field location as sources of intraspecific variations in the phenology and the production of floral and fruit resources by weeds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 302, 107082. doi: [10.1016/j.agee.2020.107082](https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107082)
- Yvoz, S., Petit, S., Biju-Duval, L., & Cordeau, S. (2020b). A framework to type crop management strategies within a production situation to improve the comprehension of weed communities. *European Journal of Agronomy*, 115, 126009. doi: [10.1016/j.eja.2020.126009](https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126009)
- Zaller, J., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C., & Frank, T. (2008). Effect of within-field and landscape factors on insect damage in winter oilseed rape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 123(1-3), 233-238. doi: [10.1016/j.agee.2007.07.002](https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.07.002)
- Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K., & Swinton, S. M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64(2), 253-260. doi: [10.1016/j.ecolecon.2007.02.024](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024)
- Zhu, P., Zheng, X., Xie, G., Chen, G., Lu, Z., & Gurr, G. (2020). Relevance of the ecological traits of parasitoid wasps and nectariferous plants for conservation biological control: A hybrid meta-analysis. *Pest Management Science*, 76(5), 1881-1892. doi: [10.1002/ps.5719](https://doi.org/10.1002/ps.5719)
- Zollinger, J.-L., Birrer, S., Zbinden, N., & Korner-Nievergelt, F. (2013). The optimal age of sown field margins for breeding farmland birds. *Ibis*, 155(4), 779-791. doi: [10.1111/ibi.12072](https://doi.org/10.1111/ibi.12072)

ANNEXES

ANNEXE 1 : Recensement des espèces semées dans les bandes fleuries et leur période de floraison moyenne, leur phénologie et leur type selon la classification de Raunkier.

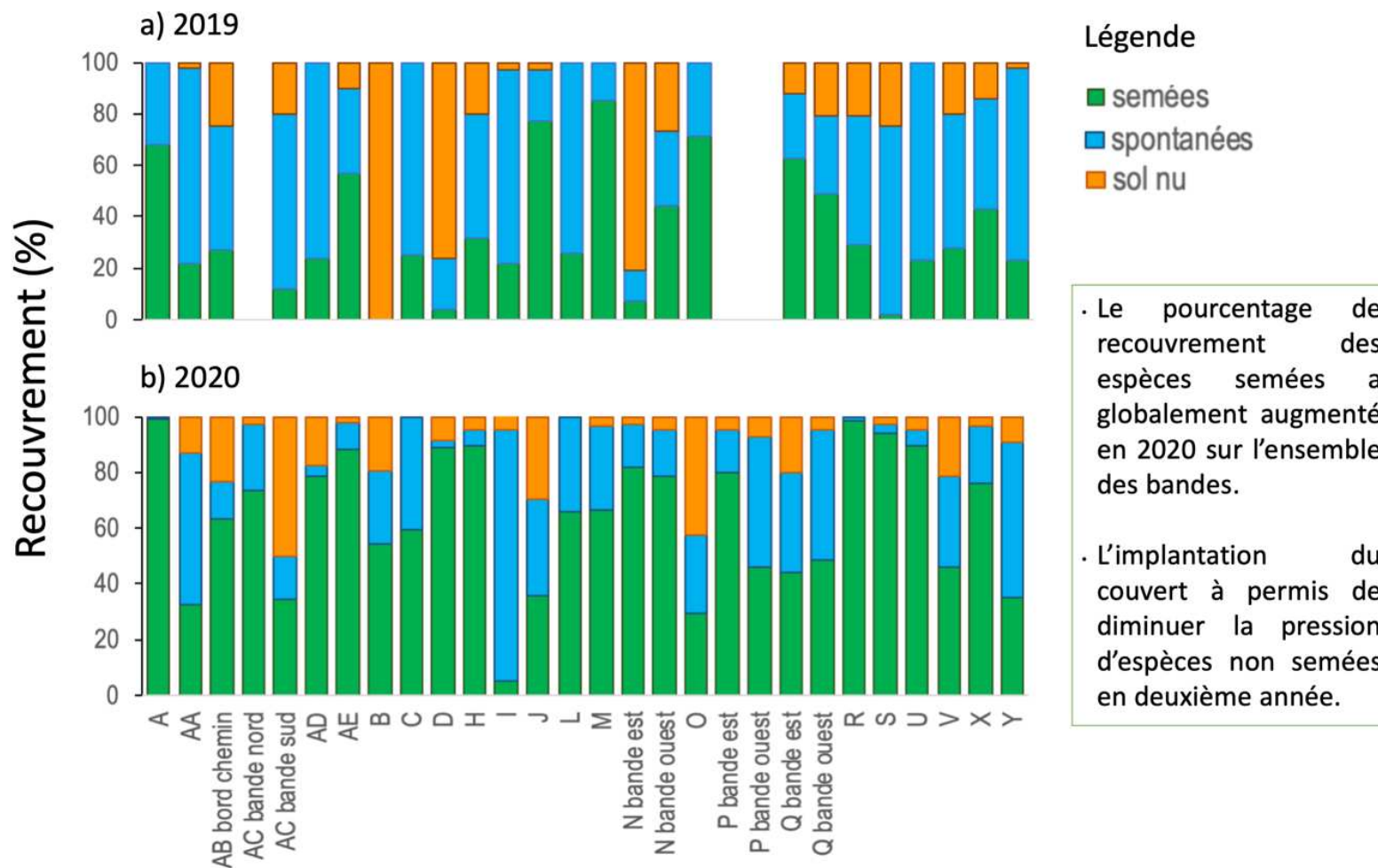
Nom scientifique	Nom français	Période de floraison	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Phénologie	Raunkier
<i>Achillea millefolium</i>	Achillée millefeuille	juin-novembre													vivace	HS
<i>Alliaria petiolata</i>	Alliaire pétiolée	avril-juin													bisannuelle	TVHR
<i>Anthemis tinctoria</i>	Anthémis des teinturiers	juin-août													vivace	HE
<i>Anthriscus sylvestris</i>	Anthriscus sauvage	mai-juillet													vivace	HE
<i>Barbarea vulgaris</i>	Barbarée commune	avril-juillet													bisannuelle	HR
<i>Bellis perennis</i>	Pâquerette	février-novembre													vivace	TV
<i>Carum carvi</i>	Carvi	mai-juillet													bisannuelle	HE
<i>Centaurea cyanus</i>	Bleuet	mai-juillet													bisannuelle	TE
<i>Centaurea scabiosa</i>	Centaurée scabieuse	juillet-août													vivace	HE
<i>Cichorium intybus</i>	Chicorée sauvage	juillet-septembre													vivace	HE
<i>Daucus carota</i>	Carotte sauvage	mai-octobre													bisannuelle	HB
<i>Echium vulgare</i>	Vipérine	mai-août													bisannuelle	HB
<i>Festuca arundinacea</i>	Fétuque élevée	mai-juillet													vivace	HS
<i>Galium mollugo</i>	Gaillet mou	juin-août													vivace	HS
<i>Geum urbanum</i>	Benoite des villes	mai-septembre													vivace	HR
<i>Glechoma hederacea</i>	Lierre terrestre	mars-mai													vivace	HS
<i>Hesperis matronalis</i>	Julienne des dames	mai-juin													bisannuelle	HBHE
<i>Hordeum vulgare</i>	Orge 'Henrike'	mai-juillet													annuelle	TE
<i>Hypericum perforatum</i>	Millepertuis	juillet-septembre													vivace	CS
<i>Knautia arvensis</i>	Knautie des champs	juillet-septembre													vivace	HR
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Marguerite commune	mai-septembre													vivace	HE
<i>Lotus corniculatus</i>	Lotier corniculé	mai-septembre													vivace	HE
<i>Malva sylvestris</i>	Mauve des bois	juillet-septembre													vivace	HE
<i>Medicago sativa</i>	Luzerne cultivée	juin-septembre													vivace	HE
<i>Melilotus officinalis</i>	Mélilot	mai-septembre													bisannuelle	NA
<i>Onobrychis viciifolia</i>	Sainfoin	mai-août													vivace	NA

<i>Origanum vulgare</i>	Origan	juillet-septembre								vivace	HE
<i>Pastinaca sativa</i>	Panais	juillet-septembre								bisannuelle	HB
<i>Pimpinella saxifraga</i>	Petit boucage	juin-août								vivace	HE
<i>Plantago lanceolata</i>	Plantain lancéolé	mai-septembre								vivace	HR
<i>Ranunculus acris</i>	Bouton d'or	mai-septembre								vivace	HE
<i>Reseda luteola</i>	Réséda des teinturiers	mai-septembre								bisannuelle	HB
<i>Securigera varia</i>	Coronille bigarrée	mai-août								vivace	HS
<i>Senecio jacobaea</i>	Séneçon jacobée	juillet-août								vivace	HE
<i>Stellaria media</i>	Stellaire intermédiaire	janvier-décembre								annuelle	TEHE
<i>Tanacetum vulgare</i>	Tanaisie	juillet-septembre								vivace	HE
<i>Taraxacum officinale</i>	Pissenlit	mars-novembre								vivace	HR
<i>Trifolium repens</i>	Trèfle blanc	mai-novembre								vivace	HS
<i>Trisetum flavescens</i>	Avoine jaunâtre	mai-août								vivace	HC
<i>Veronica hederifolia</i>	Véronique à feuilles de lierre	mai-octobre								annuelle	TV
<i>Veronica persica</i>	Véronique de Perse	mars-octobre								annuelle	TE
<i>Vicia sativa</i>	Vesce commune	mai-juillet								annuelle	TE

Raunkier : HS = Hémicryptophytes stolonifère ; HE = Hémicryptophytes érigé ; HR = Hémicryptophytes en rosettes ; HC = Hémicryptophytes cespiteux ; HB = Hémicryptophytes bisannuels ; TV = Thérophytes vernaux ; TE = Thérophytes estivaux ; CS = Chaméphytes suffrutescents

(Julve, Ph., 2017 ff. - *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*).

ANNEXE 2: Évolution des recouvrements des espèces semées ou adventices dans les bandes fleuries.



ANNEXE 3: Valeurs moyennes brutes, écart-type, valeurs minimales et maximales des indicateurs de biodiversité, de régulation biologique, culturels et de performances agronomiques et économiques selon le système de culture adossé ou non à une bande fleurie.

Stratégie	Systèmes basés sur la biodiversité + Bande fleurie (SBB+)				Conventionnels (CAU)				Systèmes basés sur la biodiversité (SBB)			
	Moyenne	Ecart-type	Min	Max	Moyenne	Ecart-type	Min	Max	Moyenne	Ecart-type	Min	Max
Taux de parasitisme des altises (%)	37,22	4,12	33,09	41,33	21,95	15,87	3,76	43,74	30,33	20,84	0,97	61,04
Taux de parasitisme des méligèthes (%)	15,49	9,98	2,99	23,22	13,59	9,69	3,29	28,75	11,54	6,22	4,48	22,34
Abondance de prédateurs épigés	74	27,82	47,00	113,00	72,50	24,84	46,00	113,00	71,13	39,90	22,00	127,00
Rendement (Quintaux/ha)	16,94	9,95	0,00	23,60	33,19	10,11	10,00	41,00	21,13	11,43	3,30	35,00
Marge semi-nette (€/ha)	212,44	550,26	-233,69	1100,07	444,80	605,57	-697,54	1069,77	364,65	528,81	-564,49	1207,75
Indicateur esthétique de la bande fleurie	3,6	1,34	2,00	5,00	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	0,00	1,00	1,00
Indicateur esthétique de la parcelle	7,1	0,89	6,00	8,00	5,00	0,89	3,50	6,00	7,80	1,21	5,50	9,50
Indice de Shannon carabes	1,79	0,34	1,33	2,11	1,37	0,26	1,06	1,68	1,13	0,33	0,56	1,49
Indice de Shannon araignées	1,51	1,04	0,00	2,22	1,32	0,70	0,61	2,49	1,65	0,45	1,00	2,26
Indice de Shannon oiseaux	1,67	0,26	1,40	2,01	1,41	0,43	0,69	1,89	1,09	0,59	0,00	1,75

Système de culture	Agriculture de Conservation des Sols				Agriculture de Conservation Des Sols + Bande fleurie			
	Moyenne	Ecart-type	Min	Max	Moyenne	Ecart-type	Min	Max
Taux de parasitisme des altises (%)	27,19	17,81	0,97	61,04	39,30	2,89	37,26	41,34
Taux de parasitisme des méligèthes (%)	11,82	11,00	2,68	38,90	13,55	9,08	2,99	22,96
Abondance de prédateurs épigés	64,44	42,36	11,00	127,00	61,00	12,12	47,00	68,00
Rendement (Quintaux/ha)	20,53	11,35	3,30	35,00	15,68	11,01	0,00	23,60
Marge semi-nette (€/ha)	236,62	434,88	-564,49	823,42	-9,46	274,64	-233,69	372,11
Indicateur esthétique de la bande fleurie	1,00	0,00	1,00	1,00	3,75	1,50	2,00	5,00
Indicateur esthétique de la parcelle	7,83	0,96	6,50	9,50	7,25	0,96	6,00	8,00
Indice de Shannon carabes	1,21	0,41	0,56	2,11	1,72	0,32	1,33	2,11

Indice de Shannon araignées	1,56	0,71	0,00	2,34	1,29	1,15	0,00	2,22
Indice de Shannon oiseaux	1,21	0,58	0,00	1,75	1,76	0,23	1,56	2,01
Système de culture	Conventionnel				Conventionnel + Bande fleurie			
	Moyenne	Ecart-type	Min	Max	Moyenne	Ecart-type	Min	Max
Taux de parasitisme des altises (%)	24,14	19,08	3,76	61,04	22,91	28,61	0,00	73,81
Taux de parasitisme des méligèthes (%)	18,30	11,46	3,29	31,96	15,53	12,97	0,77	35,97
Abondance de prédateurs épigés	70,43	23,33	46,00	113,00	83,80	27,98	61,00	130,00
Rendement (Quintaux/ha)	33,85	8,60	10,00	41,00	30,40	11,06	14,00	42,00
Marge semi-nette (€/ha)	413,22	635,92	-697,54	1069,77	489,64	492,45	-180,64	977,94
Indicateur esthétique de la bande fleurie	1,00	0,00	1,00	1,00	3,67	1,37	2,00	5,00
Indicateur esthétique de la parcelle	4,77	0,96	3,00	6,00	5,00	0,77	3,50	5,50
Indice de Shannon carabes	1,38	0,22	1,06	1,68	1,37	0,21	1,07	1,61
Indice de Shannon araignées	1,37	0,65	0,61	2,49	1,33	0,41	0,74	1,65
Indice de Shannon oiseaux	1,45	0,40	0,69	1,89	1,09	0,24	0,95	1,52
Système de culture	Agriculture Biologique				Agriculture Biologique + Bande fleurie			
	Moyenne	Ecart-type	Min	Max	Moyenne	Ecart-type	Min	Max
Taux de parasitisme des pucerons verts A. pisum (%)	3,17	3,08	0,00	9,92	2,71	2,00	0,00	4,80
Taux de parasitisme des bruches (%)	55,50	15,72	33,13	76,52	46,02	24,61	4,67	67,43
Potentiel de régulation par les coccinelles	10,22	9,62	0,14	27,62	12,02	12,95	0,35	28,14
Potentiel de régulation par les syrphes	1,32	1,13	0,13	3,14	0,53	0,52	0,18	1,41
Indicateur esthétique de la bande fleurie	1,00	0,00	1,00	1,00	3,20	1,30	2,00	5,00
Indicateur esthétique de la parcelle	4,57	0,53	4,00	5,00	4,60	0,89	4,00	6,00
Taux de grains bruchés (%)	21,89	9,46	6,13	37,31	33,17	8,23	24,97	42,92
Rendement (Quintaux/ha)	20,03	7,25	13,00	35,00	26,15	10,22	18,00	44,00
Marge semi-nette (€/ha)	530,05	286,15	235,28	1061,92	842,22	468,79	407,56	1501,95

