



HAL
open science

Bandes de couvert d'interculture conservées en culture de maïs : effets sur les arthropodes rampants, la prédation par les prédateurs généralistes, et les pollinisateurs

Coralie Triquet

► To cite this version:

Coralie Triquet. Bandes de couvert d'interculture conservées en culture de maïs : effets sur les arthropodes rampants, la prédation par les prédateurs généralistes, et les pollinisateurs. Agronomie. AgroParisTech, 2022. Français. NNT : 2022AGPT0006 . tel-04061877

HAL Id: tel-04061877

<https://pastel.hal.science/tel-04061877>

Submitted on 7 Apr 2023

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

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

THESE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

Docteur d'AgroParisTech

Spécialité : Agro-écologie

École doctorale n° 581

Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé (ABIES)

par

Coralie TRIQUET

Bandes de couvert d'interculture conservées en culture de maïs : effets sur les arthropodes rampants, la prédation par les prédateurs généralistes, et les pollinisateurs

Directeur de thèse : **Alexander WEZEL**
Co-encadrante de thèse : **Aurélie FERRER**

Thèse présentée et soutenue à Lyon, le 24 mai 2022

Composition du jury :

Muriel VALANTIN-MORISON, Directrice de recherche, INRAE (IdF-Versailles-Grignon)	Présidente
Jean-Louis HEMPTINNE, Professeur, ENFSEA Toulouse	Rapporteur & Examineur
Sandrine PETIT-MICHAUT, Directrice de recherche, INRAE (Bourgogne-Franche-Comté)	Rapporteur & Examinatrice
Adrien RUSCH, Chargé de recherche, INRAE (Nouvelle-Aquitaine-Bordeaux)	Examineur
Sylvaine SIMON, Ingénieure de recherche, INRAE (Provence-Alpes-Côte-d'Azur)	Examinatrice
Alexander WEZEL, Directeur de recherche, Isara	Directeur de thèse
Aurélie FERRER, Chercheuse, Isara	Co-Encadrante de thèse

Avant-propos

Ce projet de thèse s'inscrit dans le projet de recherche PRADIV (PRAtiques pour la DIVersité) de l'Isara en collaboration avec BASF France division Agro.

Le projet PRADIV (2018-2022) a pour objectif de participer au développement de systèmes de culture optimisant les services fournis par les agroécosystèmes, recherchant une meilleure utilisation des ressources naturelles, et favorisant la biodiversité, notamment la présence d'auxiliaires des cultures et de pollinisateurs. La réalisation de cet objectif s'appuie sur l'expérimentation de pratiques de diversification végétale au sein de systèmes de culture existants, via la mise en place de pratiques intra-parcellaires et/ou l'insertion d'infrastructures agroécologiques. Ces pratiques sont sélectionnées pour leur pertinence tant du point de vue de leur potentiel d'intégration dans les systèmes de culture existants que du point de vue de leur contribution à la préservation de la biodiversité d'intérêt, notamment pour la protection des cultures.

Le projet de thèse a été co-financé par BASF France division Agro, et a été élaboré et mis en place avec la collaboration de Sandrine Leblond, responsable du pôle biodiversité chez BASF.

Plusieurs valorisations scientifiques ont été réalisées en lien direct avec ce travail de thèse :

Triquet, C., Roume, A., Tolon, V., Wezel, A., Ferrer, A., 2022. Undestroyed winter cover crop strip in maize fields supports ground-dwelling arthropods and predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 326, 107783. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107783>

Triquet, C., Roume, A., Tolon, V., Wezel, A., Ferrer, A., (in prep.). Effects of in-field cover crop strips on carabid communities and their ecological traits in a conventional maize cropping systems. *Journal of applied Ecology*.

Triquet, C., Wezel, A., Ferrer A., 2021. Cover crop strip in maize fields to support beneficial arthropods and increase potential of pest regulation. Poster, *Second International Congress of Biological Control (ICBC2)*, Davos, 26 avril 2021.

Triquet, C., Wezel, A., Ferrer A., 2021. Effets de bandes de couvert d'interculture sur les communautés de carabes et le potentiel de régulation des ravageurs dans les champs de maïs. Communication orale, *Entomo2021 : 42èmes journées des Entomophagistes*, Rennes, 9 novembre 2021.

Triquet, C., 2020. Agroecological practice in maize fields to support biodiversity and increase natural biocontrol: focus on carabidae population. Communication orale, *ABIES Days 2020*, Paris, 23 septembre 2020.

Remerciements

Ce travail de thèse n'a pu être mené à bien jusqu'au bout qu'avec le soutien et la participation de nombreuses personnes, que je tiens à remercier chaleureusement.

Tout d'abord, je tiens à remercier **Alexander Wezel**, mon directeur de thèse, et **Aurélie Ferrer**, mon encadrante, de m'avoir fait confiance pour réaliser ce projet de thèse. Merci pour vos conseils et vos relectures attentives, et pour m'avoir guidé dans l'avancement de ma thèse tout en me laissant la liberté d'explorer les aspects qui m'intéressaient le plus, et en me faisant confiance dans mes choix.

J'adresse également mes remerciements à **Jean-Louis Hemptinne** et **Sandrine Petit-Michaut** d'avoir accepté d'être rapporteurs pour mon travail de thèse, et aux autres membres de mon jury de thèse, **Adrien Rusch**, **Sylvaine Simon** et **Muriel Valantin-Morison** d'avoir accepté d'être examinatrices et examinateur lors de ma soutenance.

Merci également aux membres de mon comité de thèse, **Antoine Gardarin**, **Sandrine Leblond** et **Nicola Randall** pour leur disponibilité lors de mes comités et pour leurs conseils avisés, ainsi que les échanges enrichissants qui ont suivi et qui ont permis à mon projet de thèse de tenir la route d'année en année.

Un tout grand merci aux deux autres « coéquipiers » du projet, **Anthony Roume** (également membre de mon comité de thèse) et **Vincent Tolon**. Merci Anthony, pour ton aide, tes conseils, l'identification des carabes et des araignées bien sûr, et toutes les connaissances que tu m'as transmises tout au long de ces 3 années (et plus) de thèse. Vincent, merci de m'avoir accompagnée lors des analyses statistiques, de t'être montré si patient et rendu disponible si souvent... Et de m'avoir refilé le virus des stats !

Je tiens à remercier vivement toutes les personnes qui ont été directement impliquées dans le travail de thèse sur le terrain et au labo : **Thomas Lhuillery** et **Adeline Cadièrgues** pour leur aide, pour la bonne humeur et la bienveillance qui vous caractérise tous les deux (et les jeux de mots). **Lucile Toniutti**, **Manon Bouvier**, et **Orianne Matt**, les stagiaires de choc que j'ai encadré lors de mes deux premières années de thèse. Un grand merci les filles pour votre investissement et votre motivation détonante ! Merci également aux agriculteurs ayant accepté d'accueillir les essais sur leurs parcelles, et pour le temps qu'ils m'ont consacré.

Merci aux collègues de l'Isara avec qui j'ai pu échanger lors de mes 3 années parmi vous, en particulier aux membres de l'équipe AGE. Merci pour votre accueil, les conseils, les moments

conviviaux. Petit clin d'œil aux cruciverbistes de la pause-café du midi, aux fans d'Alain Bonhomme, avec qui je me suis tant amusée.

Et il y a une fine équipe, à l'Isara, qui a joué un rôle particulièrement important : les docs ! **Julie, Justine, Laura, Damien, Olivier, Mathilde, Eva, Alice, Sarah, Vincent, Edouard...** je garde précieusement les souvenirs de nos fous rires et de l'accueil chaleureux que vous m'avez offert quand je suis arrivée à l'Isara. Mention spéciale à Julie, qui m'accompagne presque au quotidien dans cette aventure/galère qu'est la thèse : je ne te remercierai jamais assez pour tes encouragements et ton écoute, pour ton aide lors de la rédaction et de la relecture du manuscrit... et pour les audios fleuves ! Petit message pour Damien : merci pour m'avoir conseillé maintes fois, même à la fin de ma thèse en m'aidant lors de la rédaction de la discussion.

Je voudrais également remercier **Thomas Wood** pour l'identification de bon nombre d'abeilles, ainsi que **Hugues Mouret** et **Frédéric Vyghen** de l'**association Arthropologia** pour leur aide dans les identifications des pollinisateurs. De manière générale, je remercie tous les salariés et bénévoles d'Arthropologia pour leur accueil toujours chaleureux et pour m'avoir conviée à participer aux Assises Nationales des Insectes Pollinisateurs en 2019.

Puis, un immense merci à **mes parents, Fabienne et Éric**, pour votre soutien sans faille depuis 28 ans (oui, déjà), et pour m'avoir toujours poussé à aller plus loin. Merci pour vos encouragements perpétuels même malgré la distance, et vos relectures minutieuses du manuscrit. C'est à vous en premier que je dois l'accomplissement qu'est cette thèse de doctorat.

Last but not least, merci à toi **Alex** pour avoir été mon meilleur supporter-supporter dans mes études comme au quotidien depuis plus de 5 ans (oui, déjà), et de t'être donné à fond si bien que cette thèse, c'est aussi un peu ton aventure (avec un peu de réticence pour les insectes dans le congélateur, mais je comprends). Enfin, les derniers mots seront pour remercier mon petit **Chopper**, même s'il ne sait pas (encore) lire, car il est un compagnon formidable pour les longues journées de rédaction.

Table des matières

Avant-propos	1
Remerciements	2
Table des matières	5
Liste des figures	9
Liste des tableaux	11
1. Introduction générale	15
1.1. Agriculture, biodiversité et services écosystémiques	15
1.1.1. Les impacts de l'agriculture intensive sur la biodiversité : les arthropodes fortement touchés	15
1.1.2. Le rôle indispensable des arthropodes dans les agroécosystèmes et dans les activités agricoles	17
1.2. Importance des éléments semi-naturels et de la diversité des ressources pour les arthropodes rampants	19
1.2.1. Les éléments semi-naturels : rôles fonctionnels pour les arthropodes.....	19
1.2.2. Effets spillover et effets de bordure : des mouvements de populations d'un habitat à un autre ?	22
1.2.3. Effet de la distance à un élément semi-naturel sur les communautés d'arthropodes dans les cultures	24
1.3. La gestion des éléments semi-naturels et des ressources pour favoriser le service de régulation des ravageurs	26
1.3.1. La lutte biologique par conservation et la gestion des habitats	26
1.3.2. Impact des éléments semi-naturels sur le service de régulation des ravageurs dans les cultures adjacentes	27
1.3.3. Pratiques agroécologiques utilisées pour favoriser les arthropodes rampants et le service de régulation dans les cultures	29
1.4. Importance des ressources fleuries dans la conservation des pollinisateurs sauvages dans les paysages agricoles	34
1.4.1. La ressource florale dans le milieu agricole : des disettes et un manque de diversité.....	34
1.4.2. Concevoir des bandes fleuries qui favorisent les populations de pollinisateurs sauvages....	35
1.4.3. La complémentarité, facilitation et compétition dans les réseaux plantes-pollinisateurs....	37
1.5. L'adoption et la mise en place de pratiques agroécologiques augmentant la biodiversité au sein des agroécosystèmes	39
1.5.1. Programmes encourageant l'adoption de pratiques agroécologiques	39
1.5.2. Les freins à l'adoption des infrastructures agroécologiques	40
1.5.3. Les pratiques agroécologiques intra-parcellaires : le cas du maïs.....	41
1.6. Objectifs de la thèse, questions de recherche et hypothèses	44
1.6.1. Présentation de la pratique expérimentée.....	44
1.6.2. Avantages et attentes concernant la pratique	45
1.6.3. Problématique, questions de recherche et hypothèses	45
2. Approches méthodologiques	51
2.1. Mise en place de la pratique : aspects techniques	51

2.2.	Présentation des sites d'expérimentation	53
2.3.	Design expérimental.....	54
2.4.	Planning d'échantillonnage.....	55
2.5.	Méthodes de relevé et identification des arthropodes.....	57
2.5.1.	Les arthropodes rampants.....	57
2.5.2.	Les limaces.....	58
2.5.3.	Les taux de prédation	58
2.5.4.	Les pollinisateurs	59
2.6.	Analyses statistiques	61
2.6.1.	Mesure de la biodiversité	61
2.6.2.	Modèles linéaires généralisés mixtes et sélection de modèles.....	61
2.6.3.	Analyses de similarité des communautés et espèces indicatrices.....	62
2.6.4.	Analyse de co-inertie à trois tableaux RLQ et fourth corner	63
2.6.5.	Analyse de réseau d'interaction plantes-abeilles	63
3.	<i>Undestroyed winter cover crop strip in maize fields supports ground-dwelling arthropods and predation</i>	67
	Abstract	67
3.1.	Introduction	68
3.2.	Materials and methods.....	70
3.2.1.	Study area and experimental design	70
3.2.2.	Monitoring and sampling design	71
3.2.3.	Ground-dwelling arthropods	72
3.2.4.	Slugs.....	72
3.2.5.	Predation rates	72
3.2.6.	Statistical analysis	72
3.3.	Results	74
3.3.1.	Arthropods, slugs and predation rates in the strip versus in the margin	75
3.3.2.	Arthropods, slugs and predation rates in the strip and in the crop.....	78
3.3.3.	Distance effects on arthropods, slugs and predation rates within cropped area.....	81
3.4.	Discussion	83
3.4.1.	The margin and the strip as shelters for arthropods and slugs	83
3.4.2.	The strip as a biodiversity reservoir during spring.....	84
3.4.3.	Dispersal of arthropods into maize crop: edge effect is less predictable than habitat effect	85
3.4.4.	Predation rate is enhanced by the strip.....	87
3.5.	Conclusion.....	87
	Résumé du chapitre 3	89
4.	<i>In-field cover crop strips support carabid communities and shape the ecological trait repartition in maize fields.....</i>	95
	Abstract	95
4.1.	Introduction	97
4.2.	Materials and methods.....	99
4.2.1.	Experimental design	99

4.2.2.	Arthropod sampling and ecological traits	99
4.2.3.	Data analysis	100
4.1.	Results	102
4.1.1.	Community species composition	103
4.1.2.	Ecological traits composition	106
4.2.	Discussion	109
4.2.1.	Differences in communities of the field margin, the strip and the cropped area	109
4.2.2.	Effect of the distance from the strip into the adjacent crop	110
4.2.3.	Influence of the experimental site and possible links with landscape context	111
4.3.	Conclusion.....	112
	Résumé du chapitre 4	113
5.	<i>Undestroyed winter cover crop strip supports wild bee abundance and diversity in intensive cropping systems</i>	119
	Abstract	119
5.1.	Introduction	120
5.2.	Materials and methods.....	122
5.2.1.	Experimental design	122
5.2.2.	Pollinator sampling and plant monitoring	123
5.2.3.	Data analysis	124
5.3.	Results	126
5.3.1.	Abundances, species richness and diversity	126
5.3.2.	Composition of the bee communities	131
5.1.1.	Plant-pollinator networks	133
5.1.2.	Relative importance of each plant species in the local plant pool	135
5.2.	Discussion	138
5.2.1.	Abundance, richness and diversity of pollinators among habitats and time.....	138
5.2.2.	Wild bee communities in the strip and in the margin	139
5.2.3.	Importance of both sown and spontaneous plant species for wild bees	140
	Conclusion.....	142
	Résumé du chapitre 5	144
6.	<i>Discussion générale.....</i>	149
6.1.	Principaux résultats et validation des hypothèses.....	149
6.1.1.	Premier axe : effets de la pratique sur la distribution spatiale des ennemis naturels, des ravageurs et de l'activité de prédation	149
6.1.2.	Deuxième axe : intérêt de la pratique pour la conservation des pollinisateurs sauvages...153	
6.2.	Potentiel de la pratique pour favoriser les populations d'arthropodes bénéfiques à l'échelle de la parcelle	154
6.2.1.	Fournir habitat et ressources pour les arthropodes	154
6.2.2.	Augmenter la diversité des arthropodes	156
6.3.	Potentiel de la pratique pour favoriser les services écosystémiques associés aux arthropodes	161
6.3.1.	Des échanges entre habitats ? Effet de la distance à la bande sur les arthropodes dans la culture	161

6.3.2.	Une augmentation du service de régulation des ravageurs ? Effet de la distance à la bande sur les taux de prédation et les ravageurs	163
6.4.	Perspectives de recherche	165
6.4.1.	Evaluation d'autres services écosystémiques et groupes fonctionnels associés.....	165
6.4.2.	Interactions entre les pratiques agroécologiques et le contexte local et paysager des parcelles : perspectives pour améliorer l'efficacité des pratiques agroécologiques	168
6.5.	Perspectives opérationnelles	171
6.5.1.	Adaptation des paramètres d'essais à différents contextes.....	171
6.5.2.	Aspects socio-économiques de la pratique	172
	<i>Références bibliographiques</i>	177
	<i>Informations supplémentaires du Chapitre 3</i>	203
	Appendix A: Results of the model averaging.....	203
	<i>Informations supplémentaires du Chapitre 4</i>	206
	Appendix B: List of carabid species ranked by abundances in the three habitats (margin, strip and cropped area)	206
	Appendix C: Indicator species analysis results by zone groups for carabids	209
	Appendix D: Spatial distribution of <i>P. melanarius</i> and <i>P. cupreus</i> in the fields.	211
	<i>Informations supplémentaires du Chapitre 5</i>	212
	Appendix E: Ranked abundance of bee species in both habitats (strip and margin).....	212
	Appendix F: List of wild bee species, their status on the European Red List, and their species-level indices in the global plant-pollinator network	215

Liste des figures

Figure 1 : Les cinq types de distribution spatiale des arthropodes entre culture et élément semi-naturel en bordure, utilisés pour interpréter la dépendance des espèces aux ESN (d'après Duelli et Obrist, 2003).....	23
Figure 2 : Carte des parcelles d'expérimentation.	54
Figure 3 : a) Photographie d'une parcelle d'essai. b) Design expérimental.....	55
Figure 4 : Photographies d'un piège Barber avec le toit (gauche) et sans (droite).....	57
Figure 5 : Photographie d'un piège à limace disposé entre deux rangs de maïs.....	58
Figure 6 : Photographies d'une chenille artificielle en place sur le terrain (gauche) et d'une chenille mordue en gros plan au laboratoire (droite, Sarah Grauby).....	59
Figure 7 : Collecte de pollinisateurs au filet à papillon sur la bande de couvert (Anthony Roume).61	
Figure 8: Sampling design of maize cropping with in-field vegetation strip.....	71
Figure 9: Development of various measures of biodiversity in time.	75
Figure 10: Activity-density of carabids, spiders, staphylinids, harvestmen and slugs, species richness of carabids, family richness of spiders, and predation rate, in the cover crop strip (0 m, kept for comparison) and for distances of 10, 25 and 50 m from the cover crop strip within the crop.....	78
Figure 11: Sampling design of the field experiment.	100
Figure 12: Mean activity-density per trap of the 15 main species (> 50 individuals) and <i>Amara similata</i> in the 5 zones, for each sampling period.	102
Figure 13: Mean activity-density by trap of carabids, grouped by ecological traits (diet, body size, wing status) in the five zones (strip, 10 m, 25 m, 50 m, margin).	106
Figure 14: Ordination plot of the RLQ co-inertia analysis on carabids community, with a) trajectory scatter plot of each zone through time (IS, S, 4L, 8L and FS), b) ecological traits of carabids, and c) carabid species.	107
Figure 15: Results of fourth-corner statistics for the pairwise associations between environmental variables and carabids ecological traits.....	108
Figure 16: Rarefaction curves on individuals (bold lines) or transects (circles and triangles, related to the margin (red) and the strip (blue)).	127

Figure 17: Graphical representation of abundance of pollinators pooled a) and per groups b), c), d), e) , species richness of bees f), alpha diversity Shannon g) and functional diversity of bees h), in the two sampled habitats (margin in red, strip in blue), for each month (from march to July). 128

Figure 18: Proportions in abundance of the wild bees genera observed in the strips and margins 132

Figure 19: Proportion of oligolectic bees and solitary bees in the communities visiting the field margins and the strips..... 132

Figure 20: Bipartite plant-pollinator network in the strips (a) and in the margin (b). 134

Figure 21: The global plant-pollinator network (interactions recorded in the strips and in the margins) with wild bees pooled by groups of ecological traits..... 136

Liste des tableaux

Tableau 1 : Synthèse des méthodes de relevées utilisées, avec leur objectif, fréquence et périodes, et nature des données récoltées.....	56
Table 2: Compared models and results of the “margin versus strip” analysis.	77
Table 3: Results of the “Habitat or Distance” analysis.	80
Table 4: Results of the “Distance within crop” analysis for effect of the distance into the crop regarding potential spillover.	82
Table 5: Outcomes of ANOSIM, PERMANOVA and pair-wise PERMANOVA analyses on carabids community composition, with all sampling periods (IS to FS) or grouped for maize growth period (S to 8L).....	105
Table 6: Results of model averaging.	129
Table 7: Selected models (i.e. $\Delta_i < 2$) used for the model averaging, for each response variable.	131
Table 8: Results of the PERMANOVA analysis.	133
Table 9: Number of bee species and plant species/groups from March to July, in the strip and margin plant-pollinator networks.	135
Table 10: Species-level indices of plants species and of some bee species.....	137
Tableau 11 : Perte de rendement et financière attendue correspondant à 100 m de bande non cultivée en maïs non-irrigué pour la France, l’Allemagne, les Pays-Bas, et l’Italie en 2019.	174

Chapitre 1

Introduction générale



1. Introduction générale

1.1. Agriculture, biodiversité et services écosystémiques

1.1.1. Les impacts de l'agriculture intensive sur la biodiversité : les arthropodes fortement touchés

De nombreuses études ont mis en évidence **le déclin de la biodiversité** au cours de ces dernières décennies, les arthropodes étant un groupe particulièrement touché par la disparition d'espèces et la diminution de leur nombre (Seibold et al., 2019). Une récente étude a montré un déclin chez 41 % des espèces d'insectes ces dernières décennies, et 31 % des espèces d'insectes sont aujourd'hui en danger d'extinction. Le taux d'extinction effectif des espèces d'insectes est estimé à 10 % du total des espèces connues (Sánchez-Bayo et Wyckhuys, 2019). Les activités agricoles ont été identifiées comme faisant partie des causes principales de l'érosion de la biodiversité avec la simplification du paysage, les perturbations dues au travail du sol et à l'utilisation d'intrants, et les pollutions engendrées (Stoate et al., 2001; Wagner, 2020). Les petits animaux comme les arthropodes sont en effet particulièrement sensibles aux perturbations fréquentes et intenses qui ont lieu à l'échelle des parcelles agricoles (Concepción et al., 2012).

D'une part, il est reconnu que **l'application répandue de pesticides** a des effets néfastes directs et indirects sur la biodiversité, y compris sur les arthropodes (Beketov et al., 2013; Goulson et al., 2015; Sánchez-Bayo et Wyckhuys, 2021). On sait notamment que l'application de pesticides peut réduire voire annuler les effets bénéfiques d'une pratique sur la biodiversité, comme l'utilisation d'un couvert d'interculture diversifié ou l'implantation de bandes enherbées en bordure de champs, en diminuant les populations d'arthropodes (Carmona et Landis, 1999; Marshall et Moonen, 2002).

D'autre part, **la réduction importante de la quantité et de la qualité des habitats** est un facteur majeur dans la fragilisation des communautés d'arthropodes. La simplification du paysage par la suppression d'éléments semi-naturels (ESN) en bordure de champs (e.g. bandes enherbées, haies, fossés, bosquets) a conduit à une réduction drastique de la disponibilité d'habitats pour les arthropodes dans les paysages agricoles (Holland et al., 2016; Wratten et al., 2012). Les populations d'ennemis naturels rampants (Badenhausser et al., 2020) et d'abeilles sauvages (Holzschuh et al., 2010) sont alors amoindries dans ces agroécosystèmes.

De plus, **la diminution de la présence de végétation spontanée, en termes de nombre et de diversité** d'espèces, causée par le désherbage et la suppression des ESN touche directement les

arthropodes phytophages et/ou dépendants de ressources florales comme le nectar et le pollen (Eichenberg et al., 2021; Holland et al., 2016; Scheper et al., 2014). Dans les paysages dominés par les grandes cultures par exemple, une faible diversité de plantes spontanées et de pollens est clairement observée au sein des parcelles cultivées comme dans les éléments semis-naturels en bordure des champs (Hass et al., 2019). Or les pollinisateurs sauvages sont des insectes particulièrement sensibles à ces pertes de diversité florale (Connelly et al., 2015; Hass et al., 2018; Wood et al., 2019). En conséquence, les abeilles oligolectiques (c'est-à-dire spécialisées sur une famille ou un genre botanique), plus vulnérables face à la diminution des ressources florales, voient leur population fortement impactée, ce qui conduit au final à une homogénéisation des communautés d'insectes observées (Danforth et al., 2019; Rowe et al., 2020; Wood et al., 2016). Enfin, **les assolements peu diversifiés en lien avec des rotations simplifiées** sont également en cause dans cette perte de diversité végétale et animale au sein des paysages agricoles (Aguilera et al., 2020). En effet, ces derniers sont souvent dominés par un petit nombre de cultures arables. Le maïs, plus particulièrement, est surtout inséré dans des systèmes de culture avec des rotations courtes et sur de grandes parcelles, résultant en des paysages homogènes dominés par trois à quatre cultures majoritaires, peu diversifiés en termes d'habitats et de ressources, et donc peu propices au développement des populations d'arthropodes (Schulz et al., 2020). Il a d'ailleurs été montré que l'augmentation de la couverture en maïs dans un paysage agricole a un effet délétère sur la diversité de pollens récoltés par les bourdons (abeilles du genre *Bombus*), et donc sur la santé des colonies (Hass et al., 2019). Par ailleurs, **le maïs** est une culture particulièrement exigeante en ressources azotées et hydriques (Ercin et al., 2013) et sensible à la compétition avec les adventices (Cerrudo et al., 2012; Page et al., 2012), ce qui en fait une culture où les interventions sont nombreuses, elle a donc un impact particulièrement important sur les populations d'arthropodes en champ (Saska et al., 2014). Or c'est une culture qui s'est beaucoup développée en termes de surface, notamment en Europe. En France en 2020, les grandes cultures occupent 36 % de la Surface Agricole Utile (SAU) dont 23 % de maïs grain et fourrager (Agreste, 2021).

Les cultures de maïs font donc face à d'importants enjeux relatifs à l'environnement et à la biodiversité, et de nouvelles pratiques plus durables doivent être adoptées au sein des systèmes de culture pour limiter les impacts négatifs de cette culture. Par ailleurs, le fait que la surface cultivée en maïs soit très importante en Europe offre un potentiel d'amélioration énorme pour les milieux cultivés si des solutions efficaces sont trouvées et appliquées pour favoriser la biodiversité sur ces parcelles (Schulz et al., 2020).

1.1.2. Le rôle indispensable des arthropodes dans les agroécosystèmes et dans les activités agricoles

Les arthropodes, bien que menacés en partie par l'agriculture intensive, jouent un rôle indispensable dans les activités agricoles. En effet, au-delà de leur rôle dans les écosystèmes naturels, ils rendent de nombreux services écosystémiques (Noriega et al., 2018), en particulier des services de régulation et soutien pour l'agriculture. Parmi ces services, le soutien par la pollinisation, la régulation des ravageurs (via la prédation, le parasitisme), la régulation des adventices, et le soutien pour le recyclage de la matière organique, font partie des services écosystémiques rendus par les arthropodes les plus étudiés en agriculture (Noriega et al., 2018).

Ennemis naturels et service de régulation des ravageurs

Les ennemis naturels sont l'ensemble des organismes (antagonistes) qui effectuent leur cycle de vie grâce à d'autres organismes tels que les bioagresseurs des cultures, et qui régulent ainsi leur population dans les cultures (Joseph et al., 2018). Les ennemis naturels peuvent être divisés en trois groupes : les prédateurs, les parasitoïdes et les parasites. Ils permettent le contrôle des ravageurs via la prédation et le parasitisme, ainsi que des pathogènes via la répression des populations vectrices (Moore et al., 2010). Les prédateurs généralistes en particulier (e.g. carabes, araignées) jouent un rôle important dans la régulation des ravageurs des cultures (Kergunteuil et al., 2016; Pfiffner et al., 2003; Rusch et al., 2010), et même des graines d'adventices en ce qui concerne les carabes (Bohan et al., 2011; Rusch et al., 2016). Les ennemis naturels procurent donc un service de contrôle des ravageurs économiquement efficace, si les conditions pour leur installation autour et dans les cultures sont réunies (Pearsons et Tooker, 2017).

Pourtant, dans les systèmes conventionnels, l'utilisation répandue de pesticides participe à affaiblir les populations d'ennemis naturels, de manière directe ou indirecte. D'une part, l'utilisation d'insecticides masque le potentiel de régulation naturel des ravageurs en supprimant directement les ravageurs, et dans une certaine proportion aussi, leurs ennemis naturels (Dainese et al., 2019). D'autre part, le désherbage des plantes adventices dans et autour des parcelles réduit les ressources alimentaires et les micro-habitats pour les ennemis naturels (Marshall et Moonen, 2002), et favorise même les invasions de certains ravageurs qui sont avantagés par une faible diversité de plantes (González-Chang et al., 2019).

Il est donc primordial d'avoir une gestion améliorée des adventices et des bordures de champs qui sont souvent le seul habitat faiblement perturbé proche des cultures (González-Chang et al., 2019).

Pollinisateurs et service de pollinisation

Les insectes pollinisateurs sont également des insectes importants pour les agroécosystèmes car ils assurent la pollinisation, et donc la reproduction, de 87 % des plantes à fleurs (Ollerton et al., 2011) et 75 % des plantes cultivées (Klein et al., 2007). Nous sommes donc dépendants des services de pollinisation rendus par les pollinisateurs, car ils sont responsables à hauteur de 30 % de la production alimentaire (Klein et al., 2007). Les abeilles et les syrphes ont en particulier un rôle majeur dans la production alimentaire en qualité et en quantité (Blitzer et al., 2016; Burkle et al., 2013; Connelly et al., 2015; Gallai et al., 2009; Garibaldi et al., 2013).

Pour augmenter la pollinisation et donc le rendement, l'introduction de ruchers (i.e. abeilles domestiques, *Apis mellifera*) est de plus en plus courante en agriculture, particulièrement ces dernières années avec le déclin massif observé chez les pollinisateurs sauvages (Potts et al., 2010). L'utilisation des abeilles domestiques a ainsi augmenté de 45 % en 50 ans, mais cette augmentation n'a pas été suffisante par rapport à l'augmentation de plus de 300 % de la proportion des cultures dépendantes des pollinisateurs sur la même période (Aizen et Harder, 2009). Cela n'est pas non plus suffisant pour compenser la diminution du service de pollinisation liée à la raréfaction des pollinisateurs de manière globale, et à la disparition de certaines espèces d'abeilles sauvages (Le Féon et al., 2010; Ollerton et al., 2014; Zattara et Aizen, 2021). En effet, plusieurs études ont montré que le service de pollinisation augmente avec l'abondance et la diversité des abeilles sauvages (Fründ et al., 2013; Garibaldi et al., 2014), et que l'abeille domestique à elle seule n'est pas la meilleure pollinisatrice pour toutes les cultures (Javorek et al., 2002; Martin, 2015; Vicens et Bosch, 2000). Si on prend en compte l'ensemble des cultures entomophiles à l'échelle d'un paysage, c'est la complémentarité entre les différentes espèces d'abeilles qui fait leur efficacité dans la pollinisation : présence étalée dans le temps, taille du corps, longueur de la langue, mode d'alimentation (Blitzer et al., 2016; Connelly et al., 2015; Holzschuh et al., 2012). La diversité de ces traits écologiques et morphologiques permet de s'adapter à toutes les espèces de plantes et toutes les formes de fleurs (Loreau et Hector, 2001; Wood et al., 2017) et donc de permettre une pollinisation optimale.

Néanmoins, les abeilles sauvages peuvent se déplacer sur de moins longues distances par rapport à la localisation de leur nid, en comparaison avec les abeilles domestiques. La distance sur laquelle elles visitent les cultures diminue sur 200 m à partir des bordures, la proximité de ressources florales conditionne donc la pollinisation des cultures par ces insectes (Woodcock et al., 2016). Comme pour les ennemis naturels, une des solutions pour préserver la diversité des pollinisateurs, se trouve dans la gestion améliorée des ressources et des habitats en bordure de champs. En effet,

dans les paysages intensivement cultivés, la pollinisation baisse à partir de 70 % de surface cultivée, et inversement elle augmente conjointement avec la longueur des bordures de champs et la surface d'ESN (Martin et al., 2019).

L'agriculture intensive est désormais largement reconnue comme un facteur important dans le déclin de la biodiversité à travers le monde, et les arthropodes sont particulièrement touchés par les contaminations et la simplification du paysage engendrés. Le déclin des arthropodes dans les paysages agricoles est non seulement une perte de biomasse et d'espèces, mais également une perte des fonctions et services écosystémiques qui leurs sont associés. Or, ces services ont un rôle indispensable dans l'équilibre des agroécosystèmes et dans la production alimentaire. Protéger et favoriser les arthropodes est ainsi indispensable pour la résilience des systèmes de production. Il est alors nécessaire de comprendre les mécanismes qui entrent en jeu dans la fourniture de ces services.

Dans la suite de ce manuscrit, l'attention sera portée en particulier sur deux groupes d'arthropodes et leur service écosystémique associé : les arthropodes rampants et la régulation des ravageurs d'une part, et les abeilles et syrphes et la pollinisation d'autre part.

1.2. Importance des éléments semi-naturels et de la diversité des ressources pour les arthropodes rampants

1.2.1. Les éléments semi-naturels : rôles fonctionnels pour les arthropodes

Dans ce manuscrit, **les éléments semi-naturels désignent les zones de végétation (semée ou spontanée) non cultivées dans le paysage agricole**. Les espaces boisés, les haies, les bordures de champs enherbées, les jachères fleuries en sont des exemples. Les ESN ont la particularité d'être moins perturbés que les zones cultivées et présentent généralement une végétation plus diversifiée avec une structure plus complexe (Marshall et Moonen, 2002).

Parmi ces ESN, les bordures de champs sont des zones qui entourent et séparent les parcelles agricoles. Elles peuvent prendre diverses formes : des bandes de végétation herbacée plus ou moins larges, avec ou sans plantes à fleurs, avec ou sans espèces ligneuses, parfois longées de haies. Elles sont souvent, dans les plaines agricoles intensivement cultivées, les seuls ESN présents et les rares

zones où subsistent des plantes sauvages locales y compris des espèces fleuries (Holland et al., 2016; Marshall et Moonen, 2002).

De nombreuses études montrent l'importance des ESN en bordure de champs pour les populations d'arthropodes dans les paysages agricoles (Aguilera et al., 2020; Maas et al., 2021; Pfiffner et Wyss, 2003; Pywell et al., 2005). Ils peuvent être des zones refuges fournissant alimentation et abris à de nombreux arthropodes, notamment lorsqu'il y a des perturbations importantes dans les zones cultivées : traitements phytosanitaires, travail du sol, récoltes (González-Chang et al., 2019).

Fourniture de ressources alimentaires

De manière générale, les ESN fournissent du nectar, de la sève, des graines et des proies pour les arthropodes (Bianchi et al., 2006; Griffiths et al., 2008; Landis et al., 2005). **La composition botanique** de ces ESN entre en jeu pour fournir un habitat de qualité (Thomas et Marshall, 1999) et a un impact déterminant sur la composition des communautés d'arthropodes rampants (Aviron et al., 2007; Schaffers et al., 2008). **La présence de plantes à fleurs**, en particulier, joue un rôle crucial en attirant une grande diversité d'arthropodes (Holland et al., 2016; Woodcock et al., 2016), notamment des prédateurs rampants tels que les carabes, staphylins et araignées (Balzan et al., 2014; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009) qui y trouvent des proies (e.g. phytophages volants) et des graines. Les traits fonctionnels des plantes à fleurs, par exemple la qualité et la disponibilité du pollen et du nectar, la couleur, la taille et la morphologie des fleurs, et les composés organiques volatiles dégagés, influencent la composition de ces communautés de prédateurs rampants (González-Chang et al., 2019).

Fourniture d'un refuge et d'un lieu d'hivernation et de reproduction

De nombreux arthropodes sont favorisés par une **couverture végétale dense et haute** qui leur fournit un microclimat tempérant les fortes variations de températures (Ganser et al., 2019; Holland et al., 2016) et qui crée ainsi des conditions propices pour se réfugier, hiverner (Dennis et al., 1994; Landis et al., 2000) et/ou se reproduire (Bianchi et al., 2013). L'abondance et la diversité d'arthropodes rampants hivernant dans le sol (principalement staphylins, carabes et araignées) sont plus importantes dans les **habitats pérennes non perturbés** (dont le sol n'est pas travaillé) que dans les zones cultivées (Pfiffner et Luka, 2000). Ainsi **les bordures de champs enherbées**, même récemment implantées (Pywell et al., 2005), sont des lieux d'hivernation importants pour de nombreuses espèces d'arthropodes rampants comme les carabes (Holland et al., 2016; Marshall et Moonen, 2002). De même, **les bandes fleuries** sont des lieux d'hivernation plus propices que les cultures pour certains arthropodes prédateurs (Ganser et al., 2019; Meek et al., 2002). Ganser et

al. (2019) ont d'ailleurs montré que le nombre d'arthropodes émergeant dans les bandes fleuries est plus élevé que dans le blé pour les carabes (plus 59 % dans les bandes fleuries de un à trois ans), les araignées (plus 81 % dans les bandes fleuries de deux à quatre ans) et les staphylins (plus 83 % peu importe l'âge de la bande fleurie). Les caractéristiques de la bande fleurie peuvent aussi avoir un impact sur l'hivernation des arthropodes : les araignées sont affectées négativement par la proportion de sol nu, et les carabes sont positivement impactés par la richesse spécifique végétale (Ganser et al., 2019). Enfin, **les haies** récentes ou anciennes, sont également des habitats d'hivernation favorables pour les carabes, staphylins et araignées (Pywell et al., 2005), et elles peuvent permettre d'abriter des communautés différentes avec des espèces forestières (Knapp et Řezáč, 2015).

Néanmoins, les facteurs locaux comme les interventions agricoles (désherbage, fauche...) influencent fortement l'hivernation des arthropodes dans les ESN (Ganser et al., 2019; González-Chang et al., 2019). De même, **l'âge d'un habitat d'hivernation et de reproduction** a son importance, ce qui reflète la grande capacité de dispersion des arthropodes rampants. En effet, **l'augmentation des ressources et donc des populations de proies** se développant avec les années, favorise le développement des populations d'arthropodes comme les carabes (Ganser et al., 2019), les staphylins (Frank et Reichhart, 2004), les araignées (Denys et Tschardtke, 2002). Ainsi, les espèces les plus sédentaires ou creusant des galeries pour trouver refuge dans le sol, comme les carabes du genre *Amara*, préféreront des habitats plus anciens car on y retrouve une **structure de sol** moins compactée, avec une couche d'humus plus épaisse et un taux de matière organique plus élevé, ce qui facilite le fouissement (Pywell et al., 2005).

Enfin, les ESN ont une importance toute particulière pour la dispersion des arthropodes dans le paysage agricole. La connectivité entre les ESN créent des corridors qui facilitent leur dispersion dans le paysage (Martin et al., 2019). D'autre part, les araignées comme les Lynphiidae qui se dispersent sur de grandes distances par ballooning sont dépendantes de la structure du paysage et des ESN pour coloniser de nouveaux habitats (Schmidt-Entling et Döbeli, 2009).

Ainsi, la meilleure stratégie pour assurer des habitats de qualité pour divers groupes d'arthropodes rampants serait d'avoir des ESN de différentes compositions botaniques et de différents âges, qui seraient connectés pour former des corridors dans le paysage agricole (Ganser et al., 2019). Ces ESN peuvent constituer des « réservoirs » de biodiversité proches des cultures, en abritant une forte abondance et diversité d'arthropodes. Ces éléments, en permettant aux arthropodes de se déplacer dans le paysage et de coloniser les parcelles, pourraient être un avantage pour assurer - voire augmenter - la régulation des ravageurs dans les cultures.

1.2.2. Effets spillover et effets de bordure : des mouvements de populations d'un habitat à un autre ?

En attirant de nombreux arthropodes rampants à proximité des cultures, la présence d'ESN devraient induire des échanges de populations entre les milieux cultivés et non cultivés. L'émigration et l'immigration d'arthropodes entre l'habitat de départ (l'habitat source) et l'habitat d'arrivée (l'habitat puits) dépendent principalement des ressources disponibles (Bianchi et al., 2013; Schellhorn et al., 2014). Une population d'arthropodes prédateurs peut être attirée par une ressource (i.e. des proies) dans un **habitat puits** et va alors quitter l'**habitat source** pour s'y établir et exploiter la ressource (Schellhorn et al., 2014). Par exemple, une population d'arthropodes prédateurs peut hiverner dans la bordure d'un champ, coloniser la culture pour sa ressource en insectes phytophages au printemps, et revenir dans les bordures au moment de la moisson (i.e. de la destruction de l'habitat « culture » ; Tscharrntke et al., 2005; Woodcock et al., 2016). Ce sont ces mouvements d'un habitat vers l'autre que l'on qualifie de **d'effet « déversoir » ou « spillover »**.

Des études ont montré que la proximité des parcelles cultivées avec des ESN peut augmenter l'abondance et la diversité des prédateurs dans les cultures (Boetzl et al., 2018; Lee et al., 2001; Rusch et al., 2014; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009) ainsi que le service de régulation des ravageurs (Tscharrntke et al., 2005; Woodcock et al., 2016), indiquant qu'il y a effectivement des **échanges entre habitats**.

La répartition et les mouvements des arthropodes dans les parcelles cultivées dépendent notamment de leurs capacités de déplacement (en lien avec leurs traits morphologiques) et de leurs besoins en ressources alimentaires (Pfiffner et Wyss, 2003). En effet, les arthropodes rampants n'ont pas tous les mêmes stratégies en termes de dispersion et d'utilisation des habitats (pour l'hivernation et la reproduction), et certaines espèces se spécialisent à un habitat. Parmi ces arthropodes, certaines espèces sont **sténotopiques** : strictement inféodées à un seul habitat (soit la culture, soit un ESN). Les espèces sténotopiques inféodées aux ESN (ou à un élément en particulier) sont rarement rencontrées dans les cultures et sont extrêmement dépendantes des espaces non cultivés pour hiverner et se reproduire (Martin et al., 2019; Pfiffner et Wyss, 2003; Tscharrntke et al., 2007). A contrario, les espèces inféodées aux cultures ne dépendent pas ou peu des ESN en bordure de champ pour survivre, et peuvent même être pénalisées par les ESN qui agissent comme des barrières à leur dispersion (Aviron et al., 2018). Enfin, certaines sont **ubiquistes** et peuvent vivre dans différents habitats. Par exemple, chez les carabes, la comparaison des espèces *Poecilus cupreus* et *Brachinus sclopeta* montre que les deux espèces utilisent les cultures comme lieu de reproduction au printemps mais n'hivernent pas au même endroit. *B. sclopeta*

émerge principalement des bordures de champs qui étaient précédemment cultivés en colza, alors que *P.cupreus* utilise à la fois les bordures et les cultures comme sites d'hivernation (Marrec et al., 2015).

Ainsi, pour augmenter les populations d'arthropodes prédateurs dans les cultures, il faudrait protéger les espèces d'arthropodes prédateurs inféodées aux cultures, mais aussi **favoriser le spillover** des espèces hivernant principalement dans les ESN à l'extérieur des cultures (Tscharrntke et al., 2005), mais capables de se déplacer dans les cultures pour exploiter les ressources (espèces dispersantes et spécialisées dans les écotones, voir Figure 1). Ces espèces ont besoin de plus d'**écotones** (i.e. zones cultivées proches des bordures) comme interfaces d'échanges entre leurs habitats d'hivernation et les parcelles agricoles, afin de coloniser les cultures et de se disperser dans les cultures (Martin et al., 2019).

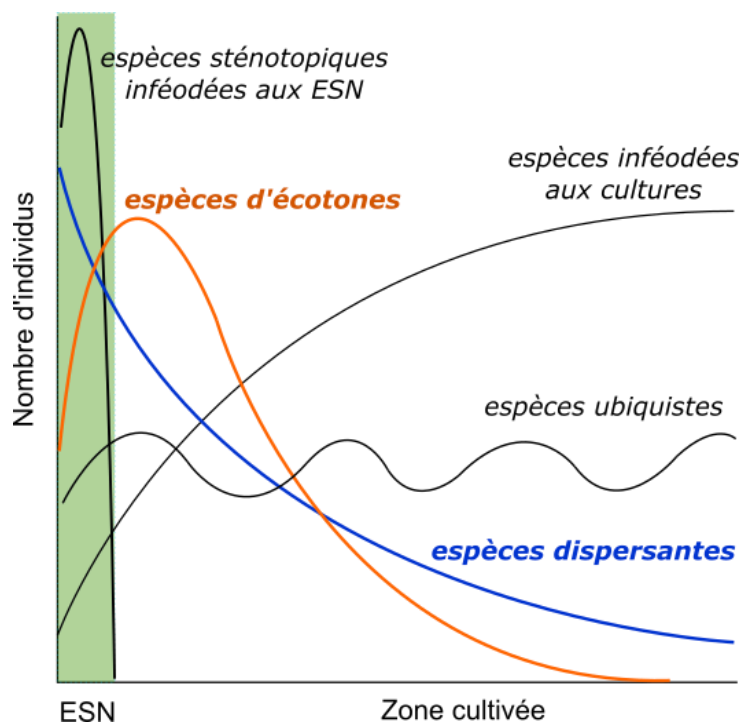


Figure 1 : Les cinq types de distribution spatiale des arthropodes entre culture et élément semi-naturel en bordure, utilisés pour interpréter la dépendance des espèces aux ESN (d'après Duelli et Obrist, 2003).

Si l'effet bénéfique des ESN sur la préservation et la présence des ennemis naturels dans les cultures a été largement démontré à l'échelle du paysage, beaucoup d'incertitudes demeurent sur les mécanismes impliqués dans leur dispersion au sein des paysages agricoles. L'étude de la dispersion des arthropodes à différentes distances d'un ESN, à l'échelle d'une parcelle, permet

d'apporter des réponses quant aux fonctions écosystémiques soutenues par les ESN en bordure de champs.

1.2.3. Effet de la distance à un élément semi-naturel sur les communautés d'arthropodes dans les cultures

De nombreuses études se sont intéressées aux patterns de distribution spatiale et à la composition des communautés d'arthropodes rampants dans les ESN et dans les cultures annuelles adjacentes, à différentes distances. Les carabes et les araignées sont particulièrement étudiés. Les communautés de carabes, d'araignées et de staphylins changent d'un type de culture à l'autre (Aguilera et al., 2020; Boetzl et al., 2020; Gayer et al., 2019) et d'un habitat à l'autre (Knapp et Řezáč, 2015; Pecheur et al., 2020; Seidl et al., 2020) en particulier quand on compare les cultures aux ESN en bordure de champs (Balmer et al., 2013; Boetzl et al., 2020; Ditner et al., 2013). Dans les ESN pérennes, les communautés restent similaires d'une année à l'autre (Boetzl et al., 2020) contrairement aux zones cultivées en rotation. De plus, le type d'ESN en bordure de champ (Fusser et al., 2017; Pecheur et al., 2020; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009) et la distance à la bordure (Boetzl et al., 2018; Gayer et al., 2019; Maas et al., 2021; Pecheur et al., 2020) peuvent impliquer des changements dans la composition des communautés de carabes et d'araignées présentes dans la culture adjacente.

Les carabes

Concernant les carabes, de nombreuses études ont trouvé des activité-densités plus élevées dans les ESN par rapport aux cultures adjacentes (Balmer et al., 2013; Frank, 1998; Meek et al., 2002; Menalled et al., 2001) ou dans des bandes de végétation au milieu des champs (Carmona et Landis, 1999; Kujawa et al., 2020; Lee et al., 2001). Mais d'autres études ont également trouvé des activité-densités similaires (Ditner et al., 2013) voir moindres (Pecheur et al., 2020). La richesse spécifique des carabes est soit plus élevée dans les ESN (Balmer et al., 2013; Ditner et al., 2013) soit équivalente à celle des cultures (Kujawa et al., 2020; Seidl et al., 2020).

De manière générale, il est difficile d'évaluer si les carabes sont sensibles aux effets de bordure. En regardant l'activité-densité, de nombreuses études n'ont pas trouvé d'effet de la distance à la bordure (Balmer et al., 2013; Carmona et Landis, 1999; Kujawa et al., 2020; Woodcock et al., 2016). Maas et al. (2021), Boetzl et al. (2020), Al Hassan et al. (2013) et Anjum-Zubair et al. (2010), ont par ailleurs trouvé plus de carabes au centre des parcelles, principalement des espèces dominantes (i.e. *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*, *Anchomenus dorsalis* et *Agonum muelleri*). La plupart des études montrent néanmoins que la richesse spécifique des carabes diminue avec la distance à

la bordure (Balmer et al., 2013; Boetzl et al., 2020, 2018; Kujawa et al., 2020), mais une plus grande richesse spécifique vers le centre des parcelles a été mis en évidence par l'étude de Maas et al. (2021).

Les récentes études explorant la répartition spatiale des traits écologiques des carabes présentent parfois des conclusions divergentes. Certaines études indiquent que les ESN pérennes en bordure de champs accueilleraient généralement plus d'espèces granivores et polyphages (Maas et al., 2021; Pecheur et al., 2020), et en moyenne de plus grande taille (Maas et al., 2021). Dans les cultures en allant vers le centre de la parcelle depuis la bordure, on trouverait généralement plus de prédateurs (Gallé et al., 2020, 2019; Pecheur et al., 2020) et de polyphages (Boetzl et al., 2020), et moins de granivores (Gallé et al., 2019; Gayer et al., 2019). Les carabes seraient de plus en plus grands en s'éloignant des bordures (Boetzl et al., 2018; Gallé et al., 2020; Pecheur et al., 2020). Quant au statut alaire, les carabes dimorphiques sont plus présents dans les cultures avec une tendance à avoir de plus en plus de carabes avec une forte capacité de mobilité vers le centre des parcelles (Aviron et al., 2018; Pecheur et al., 2020 ; mais voir Gayer et al., 2019).

Les araignées

Pour les araignées, l'activité-densité observée est généralement plus élevée dans les ESN par rapport aux cultures adjacentes (Knapp et Řezáč, 2015; Kujawa et al., 2020) ou similaires (Balmer et al., 2013; Ditner et al., 2013). Leur richesse spécifique est également plus élevée dans les ESN (Balmer et al., 2013; Ditner et al., 2013; Knapp et Řezáč, 2015) ou équivalente à celle des cultures (Kujawa et al., 2020)

De manière générale, les études ont montré que les araignées sont sensibles aux effets de bordure. Kujawa et al. (2020), Boetzl et al. (2018), Lemke et Poehling (2002) et Maas et al. (2021) ont observé que l'activité-densité des araignées diminuait avec la distance à un ESN, qu'il soit placé en bordure ou au centre de la parcelle. De même, la richesse spécifique des araignées diminue avec la distance (Kujawa et al., 2020; Maas et al., 2021; Pfiffner et al., 2003).

Comme pour les carabes, les récentes études explorant la répartition spatiale des traits écologiques ont des conclusions parfois divergentes. Les ESN pérennes en bordure de champs accueilleraient généralement une plus grande diversité de traits fonctionnels (Gallé et al., 2019) et une plus grande proportion d'araignées au mode de chasse actif (chasse à vue, chasse à courre ; Maas et al., 2021). Dans les cultures, en allant vers le centre de la parcelle depuis la bordure, on trouverait des araignées de plus petite taille (Gallé et al., 2020, 2019; Maas et al., 2021) et avec une forte capacité de dispersion (ballooning ; Gallé et al., 2020). Les observations concernant la distribution spatiale

du mode de chasse des araignées (répartition spatiale des araignées à toile et des chasseuses actives) semblent pouvoir varier d'une année à l'autre (Gallé et al., 2020). Enfin, au niveau de l'espèce, les schémas de dispersion peuvent être très différents même pour des araignées de la même famille ou du même groupe, et avec des traits écologiques similaires (Lemke et Poehling, 2002).

Les ESN dans le paysage agricole sont des habitats importants pour les arthropodes car ils leur fournissent des ressources alimentaires et des lieux d'hivernation et de reproduction. Ils permettent aussi leur dispersion dans le paysage agricole.

A l'échelle du paysage, l'impact positif de ces habitats sur les populations d'arthropodes rampants et la régulation des ravageurs dans les cultures a été démontré. A l'échelle de la parcelle, le spillover des arthropodes rampants et du service de régulation des ravageurs qu'ils fournissent, et la distance sur laquelle ils se dispersent dans les parcelles, sont plus difficiles à déterminer.

Les traits écologiques des arthropodes rampants déterminent leur contribution dans la fourniture des services écosystémiques, c'est pourquoi la compréhension de la répartition spatiale de traits écologiques, et l'influence des ESN sur cette répartition est importante. Des études supplémentaires sont nécessaires pour comprendre la distribution spatiale des traits écologiques, familles et espèces d'arthropodes rampants dans les cultures annuelles.

1.3. La gestion des éléments semi-naturels et des ressources pour favoriser le service de régulation des ravageurs

1.3.1. La lutte biologique par conservation et la gestion des habitats

La lutte biologique par conservation est un principe qui vise à augmenter la régulation naturelle des ravageurs des cultures en favorisant la présence de leurs ennemis naturels (Rousseaux et al., 2018). La distribution dans le temps et dans l'espace des arthropodes et leurs relations trophiques intra et inter-spécifiques étant complexes, une bonne compréhension de leur utilisation des habitats et des ressources est donc indispensable afin de rendre la lutte biologique par conservation la plus efficace possible (Holland et al., 2016). **La gestion des habitats** est donc un aspect essentiel de la lutte biologique par conservation. C'est une approche visant à aménager le paysage agricole de manière à maintenir ou fournir des habitats et des ressources attirant les ennemis naturels dans

et autour des cultures (Landis et al., 2000). Elle nécessite ainsi une bonne connaissance et prise en compte de l'écologie des arthropodes utiles. A l'échelle du paysage, il existe deux approches pour intégrer et protéger les habitats ressources : la **ségrégation** (land sparing) qui consiste à séparer espaces de production et espaces pour la biodiversité (autrement dit séparer ESN et cultures), et l'**intégration** (land sharing) visant à associer production et conservation sur le même espace à une échelle plus ou moins fine (autrement dit à mélanger cultures et ESN ou plantes de service à l'échelle de la parcelle ou d'un ensemble de parcelle ; Ekroos et al., 2016).

Concrètement, cette gestion de l'habitat peut se faire par **la manipulation et l'introduction de plantes dans et autour des parcelles cultivées**, qu'elles soient intégrées ou non au système de culture. Ces pratiques de diversification végétale intra-parcellaire et d'insertion de nouveaux ESN **sont le plus souvent pensées et mises en œuvre pour favoriser plusieurs services écosystémiques à la fois** (amélioration de la fertilité des sols, fourniture azotée, protection des ressources en eau, protection contre l'érosion, régulation des ravageurs et pollinisation) et sont donc considérées comme un levier important dans la lutte biologique par conservation (Balzan et al., 2016; Gaba et al., 2015; González-Chang et al., 2019; Hatt et al., 2018; Landis, 2017; Martin et al., 2019; Wratten et al., 2012). Ces pratiques permettent également la conservation d'une biodiversité faunistique nombreuse, comprenant, en plus des arthropodes prédateurs et parasitoïdes et des pollinisateurs sauvages, les oiseaux et mammifères (Balzan et al., 2014).

1.3.2. Impact des éléments semi-naturels sur le service de régulation des ravageurs dans les cultures adjacentes

D'après Woodcock et al. (2016), la distance sur laquelle les services écosystémiques sont rendus aux cultures détermine les limites d'une agriculture basée sur la biodiversité. Néanmoins, la corrélation entre un spillover des arthropodes rampants de la bordure vers la culture et l'augmentation de la prédation est peu documentée (Holland et al., 2016; Woodcock et al., 2016). Idéalement, les ESN seraient des habitats d'hivernation pour les ennemis naturels leur permettant de recoloniser la parcelle au printemps pour y trouver des ressources alimentaires : les ravageurs. Comme vu précédemment, la distribution des arthropodes rampants et leurs déplacements entre et à l'intérieur des parcelles est difficile à prédire (Bianchi et al., 2013; Landis et al., 2005), mais l'ajout d'éléments dans et autour des parcelles permettrait en théorie de réduire cette variabilité en réduisant les distances de dispersion des populations (Holland et al., 2009).

Mais quels sont les facteurs qui jouent un rôle dans l'augmentation de la régulation des ravageurs dans les parcelles ? Dans l'étude de la régulation des ravageurs, les pucerons sont particulièrement

étudiés, principalement dans les céréales à paille comme le blé ou l'orge. C'est le modèle utilisé dans la plupart des études présentées ci-après. Il a été montré que **la régulation des ravageurs des cultures est fortement liée à des arthropodes qui dépendent des ESN à l'extérieur des cultures** (Holland et al., 2016; Martin et al., 2019; Tscharrntke et al., 2005). Les arthropodes généralistes colonisent les parcelles généralement tôt dans la saison, tandis que les arthropodes spécialistes arrivent plus tard (Tscharrntke et al., 2005). Les prédateurs généralistes sont plus efficaces s'ils sont présents au début de l'infestation par les ravageurs, et sont largement répartis dans la parcelle afin de suivre la dynamique spatio-temporelle des ravageurs (Holland et al., 2009). L'addition des ESN en bordure de parcelles favorise les arrivées précoces de ces prédateurs dans les cultures (Schellhorn et al., 2014) et donc le potentiel de régulation des ravageurs.

En conséquence, **la régulation des ravageurs dans les champs est plus élevée quand la surface occupée par les ESN dans le paysage, la longueur des linéaires de bordures, et la richesse spécifique des plantes dans les ESN adjacents** sont plus importantes. C'est également le cas pour la régulation des graines adventices (Badenhausser et al., 2020; Bohan et al., 2011; Rusch et al., 2016). Les bordures de champs fournissent davantage de services écosystémiques que la proportion d'ENS dans le paysage seule, car elles favoriseraient la colonisation par les arthropodes rampants et auraient un impact négatif sur l'abondance des ravageurs (Martin et al., 2019). Ainsi, les milieux cultivés qui ont de plus petites parcelles, avec plus de linéaire de bordures de champs, sont donc plus susceptibles de bénéficier davantage du service de régulation des ravageurs rendu par les arthropodes (Gallé et al., 2019; Martin et al., 2019). Woodcock et al. (2016) estiment que 50 % de la surface totale d'une parcelle de 12 hectares entourée de bordures riches et diversifiées peut bénéficier d'une augmentation de la régulation naturelle des ravageurs.

De plus, comme détaillé précédemment, **l'impact des ressources florales sur les prédateurs et leur activité prédatrice sur les ravageurs est non négligeable**. Dans l'étude de Woodcock et al. (2016), les bordures de champs contenant des espèces fleuries favorisaient davantage la régulation des pucerons que celles n'en contenant pas, et cet effet sur la prédation des pucerons était visible jusqu'à 50 m dans la culture. Dans l'étude de Badenhausser et al. (2020), les taux de prédation des pucerons dans les champs de tournesol adjacents à des prairies étaient plus élevés quand les prairies contenaient une plus grande diversité floristique. Néanmoins, l'augmentation de la qualité (diversité floristique) et de la quantité des ESN induit une augmentation de la régulation des ravageurs, jusqu'à atteindre un plateau. Ceci peut résulter de la **compétition** et de la **prédation intra-gilde** plus élevée quand les communautés d'arthropodes sont plus diversifiées et plus abondantes (Badenhausser et al., 2020).

Ainsi, **les éléments qui expliquent ces plus haut taux de prédation sont : une augmentation de l'activité-densité** (Badenhausser et al., 2020), **de la richesse** (Holland et al., 2009), **et surtout de la diversité fonctionnelle** (liée aux traits fonctionnels, ou écologiques) des communautés d'arthropodes à l'échelle des paysages (Rusch et al., 2015). En effet, **certains traits écologiques des arthropodes déterminent leur contribution à la régulation des ravageurs dans les cultures**. Par exemple, chez les araignées, la préférence pour les habitats ouverts type cultures, est un facteur important dans leur contribution à la régulation des ravageurs (Rusch et al., 2015). De plus, la taille des prédateurs (carabes et araignées en particulier) est négativement corrélée aux ratios de prédation des pucerons dans les cultures de céréales de printemps (Rusch et al., 2015). Autrement dit, les espèces les plus grosses ne sont pas forcément les plus impliquées dans la régulation des ravageurs, même si elles sont capables de manger de plus grosses proies et en plus grand nombre. La prédation intra-gilde encore une fois peut expliquer ce résultat : les plus gros prédateurs chasseraient d'autres prédateurs, plus petits, et pas uniquement des ravageurs des cultures, réduisant le nombre de prédateurs global (Rusch et al., 2015).

1.3.3. Pratiques agroécologiques utilisées pour favoriser les arthropodes rampants et le service de régulation dans les cultures

Concevoir des systèmes de culture durables et s'appuyant sur les services écosystémiques passe par l'addition d'ESN et de ressources pour les arthropodes, et par la diminution des perturbations les affectant. Dans ce cadre, les agriculteurs peuvent mettre en place un certain nombre de mesures, notamment adopter des pratiques dites agroécologiques. Les pratiques agroécologiques sont définies comme des pratiques culturelles visant à valoriser au mieux les processus écologiques et les services écosystémiques tout en produisant en quantité significative (Wezel et al., 2014). Plusieurs de ces pratiques sont particulièrement pertinentes pour favoriser les arthropodes rampants que ce soit à l'échelle de la parcelle, de l'exploitation ou à celle du paysage agricole. Il est par exemple possible de procurer des habitats plus favorables aux arthropodes à l'échelle de la parcelle par l'association de plantes cultivées et de plantes de service, mais également à l'échelle de l'exploitation ou d'un ensemble de parcelles avec l'insertion d'infrastructures agroécologiques (IAE) qui sont des ESN peu ou pas perturbés (Landis et al., 2005), avec un intérêt agricole supplémentaire. Les termes IAE et ESN sont de plus en plus utilisés pour désigner les mêmes objets.

L'insertion d'infrastructures agroécologiques

Les IAE désignent les ESN pérennes implantés ou entretenus par l'homme, qui se situent autour ou entre les parcelles agricoles (ou dans les parcelles dans le but de fragmenter/diminuer la taille de

celles-ci). Ce sont par exemple des haies, des bandes enherbées ou fleuries, des beetle banks. Même si l'utilisation d'IAE pour favoriser la régulation des ravageurs est délicate, car il peut être difficile d'anticiper les échanges et la direction des flux (Pecheur et al., 2020; Tschardt et al., 2005), il a été montré que de façon globale elle permet de renforcer les populations d'espèces locales, d'augmenter la régulation de ravageurs, et donc d'améliorer le rendement des cultures (Pearsons et Tooker, 2017).

Les haies

L'impact des haies en bordure de champs est largement documenté (Holland et al., 2016). Les haies, récentes ou anciennes sont des habitats d'hivernation qui favorisent une grande richesse et abondance d'arthropodes (González-Chang et al., 2019; Pywell et al., 2005). Dans les haies, la complexité de la structure de végétation et une diversité végétale élevée sont associées à une diversité d'auxiliaires plus élevée (Holland et al., 2016). De plus, les haies contiennent généralement des espèces végétales fleuries, qui génèrent des ressources florales variées toute l'année, particulièrement tôt et tard dans la saison, et sont de ce fait visitées par un large éventail d'insectes volants (pollinisateurs et ennemis naturels) profitant de ces ressources (Holland et al., 2016). Elles sont également connues pour créer des corridors permettant le déplacement d'arthropodes dans le paysage (Marshall et Moonen, 2002). Pour ce qui est du transfert des arthropodes d'une haie vers la culture adjacente, des études ont pu démontrer que les ennemis naturels sont présents en plus grand nombre et sont plus diversifiés à proximité des bords de parcelles qui sont longés par une haie (González-Chang et al., 2019; Holland et al., 2016). Il a été montré que la pression de ravageurs et leurs dégâts associés dans les cultures annuelles sont plus faibles dans les parcelles bordées de haies que dans les parcelles en milieux ouverts (Holland et al., 2016).

Bandes de végétation en bordure de champs

Parmi les différentes IAE étudiées par Sarthou et al. (2014), les bandes de végétation semées entre et autour des parcelles abritent la plus abondante population d'arthropodes prédateurs et une plus grande richesse taxonomique de carabes. De manière générale, il a été démontré que les bandes de végétation semées abritent une plus grande abondance et diversité d'arthropodes rampants que les cultures (Meek et al., 2002; Pfiffner et Luka, 2000). Quelques études ont même pu montrer qu'une bande de végétation semée pouvait abriter une plus grande abondance et diversité d'arthropodes que des patchs de végétation spontanée (e.g. bordures de champs pérennes ; Campbell et al., 2019; Denys et Tschardt, 2002; Pecheur et al., 2020; Thomas et al., 1991). Ces bandes peuvent prendre diverses formes : bande enherbée ou bande fleurie en bordure de champ, bande refuge ou beetle banks au milieu de parcelle.

Les bandes enherbées ont souvent un objectif environnemental principalement lié à la protection des ressources en eau (directive Nitrates) et contre l'érosion, leur emplacement est déterminé par rapport au dénivelé de la parcelle et à sa situation vis-à-vis d'un cours d'eau (Cresswell et al., 2018). Or, ce type d'infrastructure présente d'autres avantages et peut rendre d'autres services écosystémiques, liés aux arthropodes bénéfiques. Les bandes enherbées offrent un habitat d'hivernation proche des cultures. Certaines études ont montré que les carabes étaient plus actifs et plus abondants dans les parcelles adjacentes à des bandes enherbées (Hof et Bright, 2010), et d'autres ont nuancé cet impact (Pywell et al., 2011; Thomas et Marshall, 1999).

La **bande fleurie** est l'IAE la plus utilisée dans le cadre de la lutte biologique par conservation (González-Chang et al., 2019; Haaland et al., 2011). Contrairement aux bandes enherbées, les bandes fleuries sont composées d'un mélange de diverses espèces de monocotylédones et de dicotylédones, de plantes annuelles, biennuelles et pérennes. Ceci a l'avantage d'apporter des ressources florales diversifiées qui se sont raréfiées dans de nombreux paysages agricoles. Ainsi, leur efficacité pour protéger et favoriser les arthropodes est plus élevée (Balzan et al., 2014; Haaland et al., 2011). Les ennemis naturels spécialistes (syrphes aphidophages, chrysopes, hyménoptères parasitoïdes) ont beaucoup été étudiés, notamment parce que les bandes fleuries visent à favoriser ces arthropodes en répondant à leur besoin en nectar et pollen (Wäckers, 2004). Mais les bandes fleuries en bord de champs peuvent abriter aussi une plus grande abondance et richesse de carabes, d'araignées et de staphylins que la culture adjacente (Aviron et al., 2007; Balmer et al., 2013; Ditner et al., 2013; Pfiffner et Wyss, 2003), et peuvent permettre d'augmenter dans la culture la densité de carabes (Holland et al., 2016), de staphylins (Balzan et al., 2014) et d'araignées (Gallé et al., 2020). Elles peuvent également avoir un impact positif sur leur richesse spécifique dans les cultures adjacentes (Balmer et al., 2013). D'après Albrecht et al., (2020), le service de régulation des ravageurs dans les cultures adjacentes aux bandes fleuries est en moyenne augmenté de 16 % par rapport aux cultures sans bandes fleuries. Ce service de régulation diminue avec la distance à la bande fleurie. De la même manière, l'étude de Woodcock et al., (2016) montre que le contrôle des ravageurs (prédation de pucerons par les prédateurs épigés et foliaires) est plus important proche d'une bordure fleurie que d'une bordure herbeuse et que cet effet est visible à 50 m dans la culture. Cette estimation est intéressante à prendre en compte dans l'arrangement spatial des parcelles et des bordures séparant les parcelles (les plus petites parcelles bénéficiant le plus de cet effet).

Concernant **la composition** de ces bandes, les grandes Apiacées (plantes aux nombreux stamens) sont préférées pour attirer les ennemis naturels (Holland et al., 2016). Les coccinelles, les thomisés et les hyménoptères parasitoïdes sont particulièrement attirés par les espèces végétales de la

famille des Apiaceae. Les carabes, les staphylins et les autres araignées seraient plutôt favorisés par les mélanges contenant des Apiacées et des Fabacées (Balzan et al., 2014). La richesse spécifique des plantes dans une bande fleurie est une variable explicative de la composition des communautés de carabes d'après Aviron et al. (2007) mais n'a pas d'impact sur le service de régulation des ravageurs dans les cultures adjacentes d'après Albrecht et al. (2020). L'addition d'espèces florales aux traits fonctionnels différents n'a pas engendré d'augmentation de l'abondance de ces prédateurs dans l'étude de Balzan et al. (2014), ce qui montre que c'est la présence d'une couverture végétale et de ressources florales qui sont importantes pour ces groupes d'arthropodes, et pas nécessairement la composition botanique de la bande fleurie.

Beetle banks et bandes refuges au milieu des parcelles

Les **beetle banks** sont des bandes surélevées de végétation non cultivée, semées au milieu des parcelles, visant à créer une zone de refuge pour l'hivernation et la reproduction des ennemis naturels, particulièrement la faune épigée (González-Chang et al., 2019). Elles ont été largement étudiées et il a été démontré qu'elles constituent un habitat d'hivernation pour de nombreux arthropodes rampants (Collins et al., 2003a, 2003b, 2002; Holland et al., 2016; Thomas et al., 1991). D'autres types de **bandes refuges au centre des parcelles** ont été expérimentés et ont montré une activité-densité de carabes et d'araignées plus importante que dans la culture (Carmona et Landis, 1999; Kujawa et al., 2020; Lemke et Poehling, 2002), mais des communautés différentes, plus proches de celles habituellement rencontrées dans les bordures des champs (Holland et al., 2009). Ces bandes au centre des parcelles se sont révélées efficaces pour favoriser en particulier les carabes, les Linyphiidae, les Lycosidae et les staphylins, dans la culture (Collins et al., 2003b, 2003a). Collins et al., (2002) ont montré l'effet positif de ces bandes au centre des parcelles sur la régulation des pucerons dans le blé jusqu'à 83 m.

Les pratiques agroécologiques intra-parcellaires : couverture et diversification végétale

L'agroécosystème est un écosystème très perturbé par les interventions agricoles réalisées au cours de l'année (e.g. travail du sol, usage de pesticides, récolte) dont certaines sont inévitables. Les pratiques intra-parcellaires agroécologiques visent à limiter ces perturbations et à augmenter la couverture et diversité végétale. Les principales pratiques basées sur la diversité intra-parcellaire, dont l'objectif est d'augmenter le nombre d'ennemis naturels et réduire les ravageurs dans les cultures, sont **l'utilisation de couverts d'interculture diversifiés, les cultures associées, le semis direct sous couvert, et l'addition de plantes de services fleuries ou plantes répulsives et attractives (push-pull ; Letourneau et al., 2011)**. Pearsons et Tooker (2017) ont estimé que ces

pratiques correctement mises en place peuvent permettre de rétablir des populations d'ennemis naturels dans le sol, et de réduire alors de 40 % l'usage des pesticides.

Les couverts d'interculture diversifiés

Ces couverts utilisés principalement comme CIPAN (Culture Intermédiaire Piège à Nitrate) ont l'avantage de couvrir le sol pendant l'automne et/ou l'hiver et de le protéger de l'érosion et de la lixiviation des nitrates (Dabney et al., 2001). Cette couverture offre un habitat d'hivernation supplémentaire aux arthropodes sur les parcelles, et les couverts d'interculture implantés avant le maïs augmentent l'activité-densité des arthropodes prédateurs dans la culture suivante (Jabbour et al., 2016), en particulier les carabes et les Lycosidae (Davis et al., 2009), et augmentent la prédation des ravageurs par ces arthropodes (Lundgren et Fergen, 2011, 2010; Rivers et al., 2017). Cependant, la destruction d'un couvert d'interculture par herbicide ne permettrait pas de conserver ces effets positifs, d'où l'importance de privilégier une destruction mécanique en sortie d'hiver (Carmona et Landis, 1999).

Les cultures associées

En parallèle de pratiques visant à augmenter le nombre d'arthropodes qui colonisent les cultures à partir des bordures, il est également possible d'avantager l'installation et le développement des populations d'arthropodes dans les cultures, en leur apportant un habitat et des ressources entre les plantes cultivées (Norris et al., 2016). Cette **diversification intra-parcellaire** est possible en associant la culture à une autre culture, ou à une plante de couverture non récoltée, on parle également de compagnonnage végétal (Bedoussac et Journet, 2017). Des études ont montré l'effet positif des cultures associées sur les populations d'arthropodes rampants (Norris et al., 2016) et sur la régulation des ravageurs (Brandmeier et al., 2021; Mansion-Vaquié et al., 2019). Néanmoins, l'augmentation et le développement des populations d'arthropodes dans les cultures associées n'est souvent pas le premier levier dans le contrôle des pics d'infestation par les bioagresseurs (Ben-Issa et al., 2017). En effet, les plantes associées à la culture peuvent attirer les ravageurs, les éloignant ainsi de la culture, ou alors perturber la reconnaissance des plantes hôtes en « diluant » les indices visuels et olfactifs de celles-ci pour le ravageurs (Ben-Issa et al., 2017).

La gestion des ESN et l'augmentation de la diversité végétale sont des approches prometteuses pour favoriser les arthropodes rampants et la régulation des ravageurs dans les parcelles cultivées. Dans le cadre de la lutte biologique par conservation, l'implantation d'IAE ainsi que l'utilisation de pratiques de diversification intra-parcellaire (avant ou pendant la culture) permettent de compenser les pertes d'habitats naturels pour les arthropodes dans les paysages agricoles, et ainsi de favoriser les services écosystémiques dans les agroécosystèmes.

De nombreuses études ont montré l'efficacité de ces pratiques dans l'augmentation globale des taux de prédation et la régulation des ravageurs. Mais à l'échelle de la parcelle, une meilleure compréhension des dynamiques des populations d'arthropodes dans et entre les habitats est nécessaire afin de proposer aux agriculteurs des pratiques faisables et efficaces.

1.4. Importance des ressources fleuries dans la conservation des pollinisateurs sauvages dans les paysages agricoles

L'amélioration des habitats et des ressources pour les arthropodes rampants bénéficie également aux pollinisateurs, bien que ces derniers aient des besoins spécifiques. De nombreux pollinisateurs tels que les abeilles visitent les fleurs au stade adulte pour récolter le pollen et le nectar, qui sont la source d'alimentation des larves. Le renforcement des habitats pour les pollinisateurs consiste à fournir une succession de ressources alimentaires diversifiées sur toute l'année, mais aussi pour l'année suivante afin que la prochaine génération puisse survivre (Wratten et al., 2012).

1.4.1. La ressource florale dans le milieu agricole : des disettes et un manque de diversité

Les paysages largement dominés par les grandes cultures, l'augmentation de la couverture en maïs dans le paysage agricole, et une agriculture intensive qui induit une faible diversité végétale dans et autour des parcelles, conduisent à **une faible disponibilité et une faible diversité des ressources florales** pour les pollinisateurs (Aguilera et al., 2020; Hass et al., 2019).

Certes, certains pollinisateurs bénéficient au sein des zones agricoles des **cultures à floraison massive**, comme le colza. Ces dernières sont particulièrement intéressantes pour les abeilles eusociales comme les abeilles domestiques ou les bourdons, dont les colonies ont besoin d'une grande quantité de pollens et ont une meilleure croissance avec une proportion élevée de Brassicacées dans la ressource florale disponible à la fin du printemps (Hass et al., 2019; Westphal

et al., 2008). Néanmoins, ces floraisons massives représentent une disponibilité de nourriture sur une fenêtre temporelle très restreinte vis-à-vis de la période d'activité des abeilles (Aguilera et al., 2020; Wratten et al., 2012). Pour la plupart des pollinisateurs, les paysages agricoles sont marqués par des **périodes de disette**, c'est-à-dire des manques de ressources alimentaires périodiquement au cours de l'année, et des manques de diversité (Abrahamczyk et al., 2020; Dicks et al., 2021; Wood et al., 2019). Or, la continuité des ressources florales dans le temps (Blüthgen et Klein, 2011) est extrêmement importante pour maintenir les populations de pollinisateurs sauvages. Pour les bourdons par exemple, la présence continue de ressources florales tout au long de la saison est le facteur le plus important dans le développement de la colonie (Aviron et al., 2007; Pywell et al., 2006). La durée et la continuité de la floraison est donc un facteur clé pour leur préservation dans les zones cultivées. De plus, l'abondance et la diversité des pollinisateurs dépendent également de **la diversité des plantes fleuries présentes localement** (Aguilera et al., 2020; Scheper et al., 2013; Sutter et al., 2017; Wratten et al., 2012). Ainsi, **l'enrichissement en fleurs du paysage agricole avec des mélanges fleuris diversifiés**, associant plusieurs familles de plantes à la phénologie différente (Balzan et al., 2014; Neumüller et al., 2021), peut compenser les disettes et le manque de diversité dans les paysages cultivés.

1.4.2. Concevoir des bandes fleuries qui favorisent les populations de pollinisateurs sauvages

Les bandes de végétation en bordure de champs ayant le potentiel d'apporter de nombreux services écosystémiques, l'utilisation de bandes fleuries s'est beaucoup répandue, notamment pour son intérêt pour les abeilles (en particulier pour l'apiculture avec des mélanges de plantes mellifères). Elles peuvent favoriser la présence de divers pollinisateurs, tel que les bourdons (Marja et al., 2021; Meek et al., 2002; Twerski et al., 2022), les abeilles sauvages solitaires (Amy et al., 2018; Kratschmer et al., 2021; von Königslöw et al., 2021a), et les syrphes (Amy et al., 2018; Sutherland et al., 2001; von Königslöw et al., 2021a).

Des plantes fleuries aux traits morphologiques diversifiés

Les **besoins nutritifs** des pollinisateurs peuvent fortement varier d'une espèce à l'autre. Certaines sont polylectiques, donc plutôt généralistes, et d'autres sont oligolectiques, donc plutôt spécialisées et plus sensibles au manque de diversité et de qualité du pollen (Wood et al., 2016). D'autres **traits écologiques et morphologiques des pollinisateurs** entrent en compte dans le choix des plantes visitées, comme la taille de la langue ou la longueur du corps (Danforth et al., 2019; Rowe et al., 2020). En effet, la symétrie, la profondeur et le type de corolle sont des exemples de

traits morphologiques des plantes qui déterminent l'accessibilité au pollen et au nectar (Cresswell et al., 2018). Par exemple, les légumineuses, et de manière générale les plantes à corolle profonde, attirent les abeilles à langue longue comme les Megachilidae ou les bourdons (Carvell et al., 2006; Krenn, 2019), tandis que les abeilles à langue courte sont plutôt adaptées aux fleurs des astéracées (Wratten et al., 2012).

Ainsi, la composition d'un patch de fleurs déterminera la composition de la communauté de pollinisateurs qui la butinera (Hadrava et al., 2022; Kratschmer et al., 2021; Neumüller et al., 2021). Il est donc intéressant de varier les traits morphologiques des plantes utilisées dans un mélange de fleurs semées à destination des pollinisateurs (Cresswell et al., 2018). L'**augmentation du nombre de traits fonctionnels des plantes dans les ESN** permet ainsi d'augmenter la disponibilité de ressources florales dans le temps (Kordbacheh et al., 2020; Neumüller et al., 2021) et la diversité des abeilles qui seront favorisées par la bande fleurie (Balzan et al., 2014; Sutter et al., 2017). A l'heure actuelle, les mélanges destinés à la préservation des pollinisateurs, le plus souvent implantés sous forme de bandes fleuries en bord de parcelle cultivée, contiennent un mélange de **diverses familles de plantes**, pour favoriser un éventail d'espèces le plus large possible.

Elles sont souvent composées de plantes cultivées faciles à trouver chez les semenciers comme la phacélie (*Phacelia tanacetifolia*), les trèfles (*Trifolium spp.*), les vesces (*Vicia spp.*) le tournesol (*Helianthus annuus*) ou le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*) qui sont connues pour leur forte attractivité pour les pollinisateurs (Tschumi et al., 2015; Wood et al., 2017). Elles peuvent également être composées de plantes locales, annuelles et bisannuelles, qui ont l'avantage de participer également à la conservation des espèces de plantes locales (Eichenberg et al., 2021).

De nombreuses études ont évalué divers mélanges fleuris pour définir ceux qui assurent le soutien d'un maximum d'espèces de pollinisateurs tout au long de l'année, et proposent des **listes d'espèces végétales adaptées à leur situation géographique** (Azpiazu et al., 2020; Kati et al., 2021; Nichols et al., 2019; Sentil et al., 2021; Thom et al., 2018). Au final, la conception et l'évaluation d'un mélange optimal, favorisant tout type d'abeilles et sans redondance, reste un challenge tant le nombre d'espèces de plantes disponibles est grand et les combinaisons possibles nombreuses (M'Gonigle et al., 2017).

Pollinisateurs favorisés par type des bandes fleuries

Les **bandes fleuries pérennes** permettent d'augmenter localement l'abondance de papillons (Aviron et al., 2007), de bourdons (Haaland et Gyllin, 2010; Heard et al., 2007), d'abeilles sauvages (Balzan et al., 2014) et de syrphes (Kohler et al., 2007). La richesse spécifique des bourdons (Pywell

et al., 2006) et les papillons (Aviron et al., 2007) est également plus élevée dans ce cas. Dans les cultures adjacentes, les bandes fleuries pérennes permettent d'augmenter les visites de syrphes jusqu'à 50 m (Kohler et al., 2007), et d'augmenter le service de pollinisation (Albrecht et al., 2020; Woodcock et al., 2016). Les **bandes annuelles** ont également montré leur intérêt pour augmenter les populations de pollinisateurs, en particulier dans les paysages les plus pauvres en ESN (Klatt et al., 2020; Mallinger et al., 2019; Twerski et al., 2022).

Parmi les espèces d'abeilles profitant de ces aménagements, **les espèces communes sont celles qui en bénéficient le plus**, mais il a été montré que les mélanges fleuris diversifiés pouvaient également bénéficier à des espèces rares ou en déclin (Balzan et al., 2014; Haaland et Gyllin, 2010; Pywell et al., 2006; Scheper et al., 2015), y compris des espèces sur Liste Rouge (Scheper et al., 2015) et participer alors à leur conservation.

Des études récentes se sont penchées sur la réelle contribution des bandes fleuries pour la conservation des abeilles (Albrecht et al., 2021; Hadrava et al., 2022; von Königslöw et al., 2021b; Wood et al., 2017), et ont montré que l'utilisation des bandes fleuries par les abeilles solitaires pouvait dans certains cas être limitée (Haaland et al., 2011; Wood et al., 2019, 2017). Dans certaines conditions, les plantes semées soutiennent moins d'abeilles **rares** (Sutter et al., 2017; Warzecha et al., 2018), moins de **spécialistes** (Buhk et al., 2018) et moins de **solitaires** (Gardner et al., 2021; Hadrava et al., 2022; Mallinger et al., 2019) que les plantes spontanées locales. Certaines abeilles rares sont spécialisées sur les plantes qui ne sont pas butinées par les abeilles communes, et pourraient passer inaperçues si on ne regarde que l'abondance et la richesse des pollinisateurs, et non pas l'intégralité du réseau plantes-pollinisateurs (Danforth et al., 2019; Sutter et al., 2017 ; Nichols et al., 2019).

1.4.3. La complémentarité, facilitation et compétition dans les réseaux plantes-pollinisateurs

Ainsi, la conservation d'une espèce d'abeille ou d'un groupe de pollinisateurs en particulier nécessite de se pencher sur **la composition du réseau plantes-pollinisateurs** dont elle fait partie. C'est la complémentarité entre les plantes (pour les pollinisateurs) et entre les pollinisateurs (pour les plantes) qui rend le réseau stable et permet de soutenir toutes les espèces qui en font partie (Blüthgen et Klein, 2011; Burkle, 2020; Sutter et al., 2017). Comme développé précédemment, la diversité des espèces de plantes, de leurs traits morphologiques, et de leur phénologie est crucial pour permettre la **complémentarité à différents niveaux** (communauté, phénologique, ressources, architecturale ; Blüthgen et Klein, 2011). Ces différents niveaux de complémentarité rendent les

réseaux d'interactions complexes et, dans le cas où le milieu est fortement perturbé, fragiles et susceptibles aux extinctions en cascade.

Au sein d'un patch de fleurs, il existe des interactions entre espèces pouvant être bénéfiques (facilitation) ou préjudiciables (compétition). D'après Geslin et al., (2017), les interactions entre deux espèces de plantes peuvent être directes (allélopathie), ou indirectes quand deux fleurs fleurissent en même temps. Dans ce dernier cas, on parle de **facilitation** quand une plante attire des pollinisateurs qui vont ensuite se transférer sur l'autre plante (phénomène de spillover), et on parle de **compétition** quand les pollinisateurs partagés entre les deux plantes sont dilués (les pollinisateurs partagent leur temps entre les deux plantes). Il a été montré que **la quantité de ressources florales, son accessibilité et la phylogénie** sont les trois facteurs déterminant dans la compétition ou la facilitation entre deux plantes via les pollinisateurs qu'ils partagent (Carvalho et al., 2014). En effet, des plantes phylogénétiquement éloignées ont plus de chance d'avoir une couleur, une odeur, et une composition chimique du pollen différentes, et ont donc un nombre de pollinisateurs partagés réduit ce qui engendre moins de risques de compétition (Carvalho et al., 2014).

Enfin, le même phénomène est possible entre les espèces d'abeilles visitant un même patch de fleurs. La compétition imposée par la présence massive d'une espèce de **pollinisateur domestique** (en particulier *Apis mellifera*, mais aussi *Bombus terrestris*) peut réduire les ressources disponibles pour les abeilles sauvages, et donc fragiliser leur population (Geslin et al., 2017). Certaines espèces de plantes à floraison massive, attirant ces espèces d'abeilles très communes, pourraient amplifier ce phénomène, ou au contraire laisser les plantes locales davantage disponibles pour les espèces sauvages plus rares.

Les pollinisateurs sont dépendants des ressources florales présentes d'une année sur l'autre dans le paysage dans lequel ils émergent. L'enrichissement du paysage agricole grâce à des mélanges fleuris diversifiés, associant plusieurs familles de plantes à la phénologie et aux traits morphologiques variés, permet d'assurer la fourniture de ressources à la plus grande diversité d'espèces de pollinisateurs possible. L'implantation de couverts ou de bande fleuries, couplée à la protection et à l'élargissement des zones de végétation spontanée, sont des mesures clés dans la protection des espèces.

L'évaluation de différents mélanges de plantes à fleurs et leur complémentarité, pour une zone géographique donnée, reste nécessaire afin d'évaluer leur réelle contribution à la protection des pollinisateurs, et de définir quelles sont les espèces ciblées.

1.5. L'adoption et la mise en place de pratiques agroécologiques augmentant la biodiversité au sein des agroécosystèmes

Les systèmes agricoles à forte diversité végétale spatiale et temporelle présentent plus d'avantages agronomiques, économiques et environnementaux car ils bénéficient davantage des services écosystémiques rendus par les arthropodes (Malézieux et al., 2009). C'est pourquoi l'insertion de pratiques agroécologiques basées sur une augmentation de la biodiversité à différentes échelles, est encouragée par des mesures politiques et économiques en Europe.

1.5.1. Programmes encourageant l'adoption de pratiques agroécologiques

En Europe, la mise en place des pratiques agroécologiques est encouragée dans le cadre de la **Politique Commune Agricole (PAC) 2015-2023** à travers 2 outils : les paiements verts (pilier I), et les mesures agro-environnementales et climatiques (pilier II).

- **Les paiements verts** sont débloqués avec la mise en place ou le maintien de surfaces d'intérêt écologique (SIE) correspondant à au moins 5 % de la surface en terres arables. Les SIE dont des éléments non cultivés ou ESN situés sur les parcelles ou adjacents aux parcelles cultivées. Les arbres, haies, jachères fleuries, bandes tampon, les couverts d'intercultures peuvent en faire partie. Leur montant est proportionnel au montant du paiement de base : soit 80 euros par hectare en moyenne en 2020.
- **Les mesures agro-environnementales et climatiques (MAEC)** visent à aider les agriculteurs qui mettent en œuvre « des pratiques économiquement et écologiquement efficaces ». Les agriculteurs peuvent souscrire à un ou des engagements qu'ils souhaitent mettre en œuvre sur leur exploitation, à condition que leur zone géographique fasse partie d'un Projet Agro-environnemental et climatique (PAEC). Ces engagements sont par exemple l'implantation d'IAE comme des bandes fleuries, des jachères, ou des haies. Des subventions allant de 50 et 900 euros par hectare sont versées pour la réalisation de ces engagements.

La conditionnalité des aides (piliers I et II) est un ensemble de règles à respecter pour tout agriculteur qui bénéficie d'une ou plusieurs aides liées à la surface, y compris les paiements verts et les MAEC. Entre autres, elle impose le respect de l'implantation d'une culture intermédiaire dans les zones vulnérables, aux dates imposées par le programme d'actions régional (directive Nitrates).

A titre d'exemple, dans l'Ain en 2021, les cultures intermédiaires doivent impérativement être semées avant le 1^{er} septembre et détruites après le 15 novembre dans les zones vulnérables. Une liste de plantes autorisées est à respecter pour composer le mélange du couvert.

Malgré ces mesures politiques et économiques, les pratiques agroécologiques éligibles (en dehors des cultures intermédiaires diversifiées) restent peu adoptées (Brooker et al., 2015) et l'effet bénéfique attendu sur la biodiversité globale n'est pas observé (Pe'er et al., 2014). L'efficacité de ces mesures sont donc contestées (Kleijn et al., 2011). Les scientifiques se penchent alors sur les solutions permettant d'améliorer l'adoption (e.g. via la faisabilité) de ces pratiques (Pearsons et Tooker, 2017), mais aussi leur efficacité pour promouvoir la biodiversité et fournir des services écosystémiques (Albrecht et al., 2021; Hadrava et al., 2022; von Königslöw et al., 2021b; Wood et al., 2017).

1.5.2. Les freins à l'adoption des infrastructures agroécologiques

L'implantation d'IAE pérennes (e.g. haies et bandes fleuries) sont des pratiques très étudiées (Albrecht et al., 2020; Haaland et al., 2011; von Königslöw et al., 2021a), et souvent soutenues par les MAEC en Europe (Batáry et al., 2015). Comme vu précédemment, les bandes fleuries sont particulièrement efficaces pour soutenir les populations d'ennemis naturels et de pollinisateurs (Albrecht et al., 2020; Campbell et al., 2019; Haaland et al., 2011). Pourtant, les bandes fleuries pérennes ne sont pas nombreuses dans les paysages intensivement cultivés.

Les IAE, de par leur nature pérenne, impliquent de bien choisir la **localisation** de leur implantation en amont. L'emplacement et la taille d'une haie ou d'une bande de végétation a un impact sur le passage des engins agricoles et donc sur les interventions au champ. Quand l'IAE est nouvelle, elle est souvent implantée sur une zone cultivée et donc implique une **perte de surface cultivable**, c'est à dire une potentielle perte de production pour l'agriculteur, ce qui est un frein supplémentaire.

L'investissement financier est également à prendre en compte dans le cadre où le semi ou la plantation n'est pas prise en charge ou soutenue par des indemnités ou financements externes. Certaines aides existent mais c'est à l'agriculteur de faire les démarches administratives pour les demander.

De plus, les IAE nécessitent un **entretien** qui peut être un frein à l'adoption. En effet, en ce qui concerne la gestion des haies, elles doivent être taillées régulièrement, Les choix de gestion d'une haie peuvent donc avoir un impact sur son efficacité dans la lutte biologique par conservation (Holland et al., 2016). En effet, les tailles fréquentes (annuelles) permettent un bon développement végétatif, et ont donc un effet positif sur les herbivores qui sont des proies alternatives pour les

arthropodes prédateurs. Mais elles diminuent la production de fleurs et de fruits, et donc accueillent moins d'hyménoptères et de diptères qui ont besoin de ressources forales, et potentiellement moins d'oiseaux qui consommeraient les fruits (Holland et al., 2016). Concernant les bandes fleuries, elles peuvent nécessiter une fauche annuelle, et un nouveau semis après plusieurs années pour conserver la composition botanique désirée et leur intérêt pour la conservation des espèces (Albrecht et al., 2021).

Enfin, **il est impossible d'assurer qu'une IAE permettra à l'agriculteur de tirer des bénéfices facilement mesurables** des services écosystémiques rendus, tant l'efficacité d'une IAE varie selon de nombreux facteurs (e.g. composition, gestion, paysage, pédoclimat). Il est possible que les espèces qui y sont favorisées ne soient pas toujours les meilleures pour coloniser les cultures et augmenter la régulation des ravageurs (Pearsons et Tooker, 2017). Dans le pire des cas, il peut arriver qu'une haie, si les essences sont mal choisies, abrite et favorise des ravageurs des cultures (González-Chang et al., 2019). De la même manière, si les mélanges de semences utilisés dans les bandes fleuries ne sont pas étudiés spécifiquement pour favoriser la lutte biologique, on prend le risque de favoriser les ravageurs des cultures en leur offrant des ressources florales particulièrement adaptées (Holland et al., 2016), ou en utilisant des semences de plantes pouvant devenir des adventices indésirables (González-Chang et al., 2019). **Le manque de preuves de l'efficacité et de la sureté des pratiques agroécologiques, ainsi que d'outils d'aide à la décision** sont parmi les freins à l'adoption les plus forts (Garbach et Long, 2017; Kleijn et al., 2019). En l'absence de preuve de l'efficacité des IAE sur l'augmentation des services pour l'agriculteur, les inconvénients de ces pratiques pérennes peuvent rendre de nombreux agriculteurs réticents à les adopter (Sattler et Nagel, 2010; Uyttenbroeck et al., 2016; Venturini et al., 2017).

1.5.3. Les pratiques agroécologiques intra-parcellaires : le cas du maïs

Les pratiques agroécologiques au sein de la parcelle sont plus faciles à mettre en place que les IAE, car plus facilement intégrables dans les systèmes de culture existants (Pearsons et Tooker, 2017; Pe'er et al., 2017). De plus, contrairement aux bandes de végétation pérennes, elles ne représentent pas de perte de surface cultivable pour les agriculteurs (Gurr et al., 2017). Ainsi, les pratiques agroécologiques intra-parcellaires et à l'échelle de la rotation peuvent être mises en place pour favoriser davantage la biodiversité dans les cultures. Cependant, ces pratiques ont également des inconvénients qui peuvent devenir des freins pour leur adoption par les agriculteurs. En effet, **elles peuvent impliquer des changements profonds dans les modes et systèmes de culture existants**. Elles nécessitent de nouvelles connaissances techniques, et parfois un matériel adapté, ce qui représente un investissement non négligeable en temps de travail et financier.

Dans le cas de la culture du maïs, l'une des pratiques les plus répandues et adoptées par les agriculteurs en France est l'utilisation de **couverts d'interculture**. L'implantation de cultures intermédiaires avant un maïs est souvent une obligation réglementaire pour les agriculteurs, et s'est donc beaucoup démocratisée car elle fournit de nombreux services agronomiques et environnementaux (Dabney et al., 2001; Snapp et al., 2005). Leur intérêt pour les arthropodes rampants est connu mais rarement mis en avant (voir partie 1.3.3), en revanche les couverts diversifiés et fleuris sont fréquemment utilisés pour leur intérêt pour les pollinisateurs, et pour les apiculteurs dans le cas de couverts qui fleurissent dès l'automne, et au tout début du printemps (Eberle et al., 2015; Ellis et Barbercheck, 2015; Mallinger et al., 2019; Thom et al., 2018). Néanmoins, la période de floraison des couverts d'intercultures est souvent très réduite parce qu'ils sont parfois détruits avant la fin de leur période de floraison, afin de préparer le sol pour le semis (Ellis et Barbercheck, 2015).

D'autre part, il existe encore peu d'études sur les **pratiques associant le maïs grain avec des plantes de couverture fleuries simultanément sur la parcelle**, dans l'objectif de favoriser les arthropodes. De manière générale, les cultures associées sont peu fréquemment utilisées dans les systèmes conventionnels en Europe (Brooker et al., 2015). Norris et al., (2018, 2016) ont testé différents mélanges de plantes à associer au maïs, et ont montré des effets très positifs sur les arthropodes prédateurs et les pollinisateurs. De même, von Redwitz et al., (2019) ont testé la « micro-ségrégation » consistant à maintenir un couvert d'interculture fleuri en inter-rangs de maïs uniquement, et ont montré son intérêt pour les ennemis naturels et les pollinisateurs. Néanmoins, ces pratiques présentent des inconvénients. D'une part, les deux pratiques dépendent également des herbicides (notamment du glyphosate) pour détruire le couvert sur le rang de maïs (Norris et al., 2018; von Redwitz et al., 2019). D'autre part, parce que le maïs est une plante très sensible à la concurrence, ces pratiques ont réduit les rendements de 30 % à 50 % par rapport au maïs conventionnel (Norris et al., 2016; von Redwitz et al., 2019). L'étude de Schulz et al., (2020) montre que le choix des plantes utilisées en association avec le maïs est important pour réduire les pertes de rendement : le haricot (*Phaseolus vulgaris*) et la capucine (*Tropaeolum majus*) ont permis d'atteindre des rendements et une qualité de production similaires. Mais les mélanges de plusieurs plantes à fleurs, plus intéressantes pour la biodiversité, n'ont pas encore montré de bons résultats (Schulz et al., 2020). Les auteurs de ces études suggèrent que **la recherche de la bonne répartition spatiale des plantes à fleurs d'intérêt écologique est essentielle pour trouver le compromis entre le soutien des arthropodes et le maintien d'un rendement acceptable en maïs** (González-Chang et al., 2019; von Redwitz et al., 2019). Réaliser plus d'expérimentation est nécessaire pour étudier la taille des patchs de fleurs, leur composition, leur nombre, la distance entre deux patchs, ainsi

que leur influence sur la dispersion des arthropodes utiles dans le maïs. **L'utilisation de plantes de couvert sous forme de bandes plus dispartchées dans la culture semble être une piste de recherche intéressante. Ce type de bande au milieu de la parcelle est encore peu étudiée en culture de maïs** (Carmona et Landis, 1999; Lee et al., 2001). De manière générale, en dehors du seul cas du maïs, les bandes de végétation au sein des parcelles semblent être une option intéressante pour augmenter localement l'abondance et la richesse des populations d'arthropodes (Amy et al., 2018; Azpiazu et al., 2020; Kujawa et al., 2020; Rundlöf et al., 2018). Elles sont moins coûteuses que les bandes pérennes et ont l'avantage de pouvoir être intégrées dans la rotation et d'apporter plus de flexibilité pour les agriculteurs (Kujawa et al., 2020). Cependant, dans le cadre d'une culture de printemps, si elles sont implantées au printemps, l'essentiel de la floraison arrivera en été, ce qui ne permet pas d'apporter des ressources supplémentaires pour les ennemis naturels lors des premiers stades de développement de la culture, ni pour les abeilles émergeant au printemps (Amy et al., 2018).

En conclusion, des solutions doivent encore être trouvées pour proposer des pratiques agroécologiques intra-parcellaires faciles à mettre en place dans les cultures de maïs, et efficaces pour apporter habitats et ressources aux arthropodes rampants et pollinisateurs. Valoriser et améliorer des pratiques déjà connues et adoptées par les agriculteurs, comme les cultures intermédiaires, est une piste prometteuse (Ellis et Barbercheck, 2015; Murrell, 2017).

Sur le plan Européen, la PAC a mis en place différentes mesures d'encouragement à la transition vers une agriculture plus durable et à l'adoption de pratiques pour préserver la biodiversité. L'ensemble de ces mesures permet aux agriculteurs d'investir dans ces pratiques en minimisant les risques liés aux coûts financiers. Mais des freins socio-économiques et techniques contraignent l'adoption de ces solutions pour de nombreux agriculteurs. L'implantation d'IAE représente un investissement particulièrement important pour de nombreux agriculteurs, sans certitude d'avoir un retour sur investissement visible.

Les pratiques intra-parcellaires de diversification sont particulièrement intéressantes pour soutenir les populations d'arthropodes déjà présentes dans les cultures. Elles sont à insérer à l'échelle de la rotation (cultures intermédiaires) ou en même temps que la plante cultivée (cultures associées). Dans le cas du maïs, la réduction du rendement induite par l'ajout de plantes de service en simultané implique des recherches supplémentaires pour proposer des solutions acceptables et efficaces. S'appuyer sur des pratiques déjà connues et adoptées par les agriculteurs est une piste prometteuse.

1.6. Objectifs de la thèse, questions de recherche et hypothèses

L'objectif du projet de thèse est de proposer et d'expérimenter une pratique agroécologique innovante en culture de maïs, qui soit facile à insérer dans les systèmes de culture existants, et qui limite les inconvénients pour les agriculteurs, i.e. pertes de rendement importantes, investissements financiers et temps de travail supplémentaire. L'objectif de la pratique est de favoriser la biodiversité dans la parcelle cultivée, en particulier les arthropodes bénéfiques (ennemis naturels et pollinisateurs), en prenant en compte les contraintes techniques et réglementaires des agriculteurs en système de grandes cultures conventionnel.

1.6.1. Présentation de la pratique expérimentée

La pratique proposée a pour objectif de **valoriser davantage les couverts d'interculture, qui sont bien connus et largement utilisés par les agriculteurs en France**. Ces couverts peuvent être détruits tôt, avant même la fin de l'hiver et souvent avant leur floraison (quand ils contiennent des plantes qui fleurissent au printemps, Ellis et Barbercheck, 2015). La pratique consiste à conserver, pendant la culture de maïs, une bande du couvert d'interculture d'hiver précédent au centre de la parcelle.

Le couvert d'interculture est semé en juillet-août après une céréale à paille ou en septembre-octobre après un sorgho, un soja ou un maïs. En sortie d'hiver, au moment de la destruction du couvert d'interculture par labour, une bande du couvert de cinq mètres de large est délimitée et conservée au milieu de la parcelle. De cette façon, la bande divise la parcelle en deux parties et est connectée à une bordure du champ.

Cette bande de couvert conservée persiste donc au milieu de la parcelle durant toute la culture du maïs (qui est habituellement semé en avril-mai dans notre zone d'étude). Au besoin, la bande peut être sursemée en sortie d'hiver si le couvert ne s'est pas suffisamment développé ou que certaines espèces ont gelé, pour éviter le plus possible l'apparition de plantes spontanées non désirables comme l'ambrosie.

Le choix des espèces du mélange d'interculture est crucial pour le développement du couvert après l'hiver. Le mélange doit avoir les intérêts agronomiques qui sont attendus pour tout couvert d'interculture, ne pas être gélif pour passer l'hiver et assurer une végétation bien développée dans la bande l'année suivante, ainsi que contenir des espèces qui vont pouvoir fleurir à partir du printemps et ainsi apporter des ressources florales supplémentaires pour les insectes, en particulier pour les pollinisateurs.

1.6.2. Avantages et attentes concernant la pratique

La pratique a pour objectif de combiner les effets positifs du couvert d'une interculture, d'une culture associée et d'une bande fleurie. Le couvert préalablement implanté permet de bénéficier des avantages agronomiques et environnementaux apportés par les couverts d'interculture (e.g. fertilité du sol, protection contre l'érosion des sols et la lixiviation de l'azote). Le couvert est également un habitat d'hivernation pour de nombreux arthropodes bénéfiques, et la pratique permet de conserver une partie de cet habitat d'hivernation qui aurait été habituellement détruit.

Une fois la culture implantée, la bande de couvert conservée est similaire en termes de structure à une bande fleurie. Les bandes fleuries sont connues pour leurs effets bénéfiques pour les arthropodes mais sont peu adoptées en France, notamment car elles représentent un investissement supplémentaire pour l'achat des semences de plantes à fleurs. La pratique expérimentée a donc pour avantage de créer un habitat et fournir des ressources favorables aux arthropodes similaires à une bande fleurie, mais sans nécessiter d'investissement supplémentaire pour l'achat de semences, comme cette bande provient d'un couvert d'interculture déjà implanté.

Contrairement à une bande fleurie classique, la bande de couvert conservée n'a pas un caractère pérenne obligatoire, c'est-à-dire qu'elle est destinée à être détruite (si l'agriculteur le souhaite) à la récolte du maïs ou à l'implantation de la culture suivant le maïs. Cela rend la pratique plus flexible et adaptable pour les agriculteurs réticents à implanter des IAE pérennes.

De plus, la pratique a été pensée pour introduire une bande de végétation au centre de la parcelle, et non en bord de champs, de façon à mélanger plantes de service et plantes cultivées au sein de la parcelle, suivant un arrangement spatial qui limite la compétition du maïs avec les plantes de service pour les ressources.

Enfin, la bande de couvert est connectée à la bordure du champ, ce qui permet une connectivité entre les habitats, favorisant le déplacement des arthropodes dans le paysage.

1.6.3. Problématique, questions de recherche et hypothèses

La problématique posée dans cette thèse est la suivante :

Une bande de couvert d'interculture conservée au centre de la culture de maïs suivante permet-elle de favoriser les arthropodes rampants et pollinisateurs dans les parcelles, et de contribuer au spillover des prédateurs et du potentiel de régulation des ravageurs dans la culture ?

Les deux objectifs scientifiques principaux de l'expérimentation sont :

- 1) Mesurer et comprendre l'impact de la pratique sur la présence des arthropodes rampants, leur dispersion et sur le potentiel service de régulation des ravageurs dans la culture adjacente.
- 2) Mesurer et évaluer l'intérêt de la pratique pour l'accueil et la conservation des pollinisateurs sauvages en milieu de grandes cultures.

Les questions de recherche et les hypothèses sont divisées selon deux axes :

1) Effets sur la distribution spatiale des ennemis naturels, des ravageurs et de l'activité de prédation

Une bande d'interculture conservée au centre d'une parcelle peut-elle abriter les prédateurs généralistes ?

- H1 = Comme la bordure de champs, la bande de couvert d'interculture est un habitat favorable pour les arthropodes rampants. Leur abondance et richesse sont similaires dans les deux habitats.

Une bande d'interculture conservée au centre d'une parcelle peut-elle favoriser le spillover des prédateurs rampants et du potentiel de régulation des ravageurs (lié à l'activité prédatrice de ces prédateurs) dans la culture, sans favoriser la présence de ravageurs ?

- H2 = La bande, en tant qu'habitat non perturbé au milieu de la culture, accueillera plus d'arthropodes que la zone cultivée et leur activité-densité dans la zone cultivée diminuera avec l'augmentation de la distance de la bande.
- H3 = La bande sera un habitat favorable pour les limaces, le principal ravageur du maïs dans la zone d'étude, et la présence de limaces ne sera pas impactée par la distance à la bande dans la zone cultivée.
- H4 = L'activité de prédation des prédateurs suit le même pattern de distribution que l'abondance et la richesse des arthropodes, donc le potentiel de régulation des ravageurs est plus important dans la bande et diminue avec la distance à la bande dans la culture.

Quelles sont les communautés de carabes présentes dans les trois habitats, et quelles espèces et quels traits écologiques des communautés permettent d'expliquer les patterns de distribution observés ?

- H5 = La communauté de carabes hébergée par la bande de couvert préservée est un mélange d'espèces présentes dans la bordure du champ et dans la zone cultivée, présentes à des niveaux d'activité-densité semblables.
- H6 = Dans la bande de couvert, la distribution des traits écologiques des carabes est une combinaison des traits écologiques de la bordure du champ et de la zone cultivée, et évolue vers une distribution des traits écologiques de type bordure (car la bande est un habitat non cultivé comme la bordure).
- H7 = Dans la zone cultivée, la distance de la bande influencera la composition de la communauté de carabes et la distribution spatiale de leurs traits écologiques, en particulier la distribution des traits à proximité immédiate de la bande de couvert aura des points communs avec la bande de couvert (en raison d'un effet spillover ou d'un phénomène d'agrégation).

2) Intérêt pour la conservation des pollinisateurs sauvages

Quelles sont les avantages de la bande de couvert d'interculture pour les communautés de pollinisateurs ?

- H8 = La bande de couvert d'interculture est visitée par une plus grande abondance et diversité de pollinisateurs que la bordure du champ, en raison de sa densité de fleurs plus élevée et de sa floraison continue du printemps à l'été, mais pas par une plus grande diversité fonctionnelle étant donné la faible diversité de fleurs attendue dans les bandes.

La bande est-elle complémentaire à la bordure (type de ressource et communauté rencontrée, période de floraison) ?

- H9 = La bande de couvert fournit une ressource alimentaire complémentaire à la bordure du champ, en termes de qualité (les communautés soutenues sont différentes), et en termes de temporalité, surtout au début du printemps.

Quelle est la contribution des espèces semées dans le pool d'espèces végétales locales ?

- H10 = Concernant les abeilles sauvages, les fleurs semées des bandes de couvert favorisent principalement des espèces communes, eusociales et généralistes (polylectiques), mais moins d'espèces rares, solitaires et spécialisées (oligolectiques) que les plantes à fleurs spontanées déjà présentes localement.

Chapitre 2

Approches méthodologiques



2. Approches méthodologiques

2.1. Mise en place de la pratique : aspects techniques

La pratique expérimentée consiste à conserver une bande d'un couvert d'interculture diversifié au centre de la parcelle, et connectée avec une bordure du champ. Cette bande de couvert conservée persiste durant toute la culture de printemps suivante, dans notre cas pendant la culture du maïs. Elle n'est ni cultivée, ni broyée, ni détruite, ni traitée. Les passages d'engins sont en revanche possibles (e.g. lors du travail du sol, du semis et de la récolte si nécessaire).

Dans le cadre de notre étude, la pratique a été expérimentée sur des parcelles en système de culture conventionnel, avec l'objectif de développer et d'évaluer une pratique adaptée aux systèmes de culture existants les plus répandus. Douze parcelles d'essai ont été suivies chez des agriculteurs volontaires. L'expérimentation a donc été conduite en conditions d'exploitation réelles, et les dates des interventions décrites ci-après ont été adaptées aux conditions pédoclimatiques particulières de chaque parcelle.

Sur les parcelles expérimentales, le couvert d'interculture a été semé en juillet-août après une céréale à paille, ou en septembre-octobre après un soja, un sorgho ou un maïs. Une bande de ce couvert d'interculture connectée à la bordure du champ a été délimitée au milieu de chaque parcelle, de façon à la diviser en deux parties. La bande délimitée a été conservée lors de la destruction du couvert par un labour qui a eu lieu en février. Le maïs a été semé de début avril à début mai selon les parcelles (suivant les conditions météorologiques). Lors de l'expérimentation, aucun insecticide n'a été utilisé sur les parcelles et la bande n'a reçu aucun traitement herbicide. Les interventions de désherbage chimique habituelles ont eu lieu sur le maïs, généralement autour de la date de semis, et avant le stade quatre feuilles du maïs en rattrapage, en prenant soin de laisser une distance de 2 mètres minimum entre la bande et le pulvérisateur.

La composition du couvert d'interculture a été choisie de manière à avoir des plantes pouvant être semées tardivement (jusqu'à septembre/octobre), non gélives, qui fleuriraient de manière étalée à partir du printemps suivant, et pourraient continuer à se développer pendant cette année pour assurer une bonne couverture dans la bande. Le couvert d'interculture devait également fournir les bénéfices agronomiques attendus par les agriculteurs, c'est-à-dire piéger les nitrates et ainsi protéger l'eau souterraine de la lixiviation, enrichir le sol en matière organique, et décompacter le sol afin d'améliorer sa structure (Dabney et al., 2001). Le choix des espèces a également été pensé pour proposer un mélange commercial, facile à trouver pour les agriculteurs en France. Pour réunir

ces objectifs, le mélange de semences était composé de quatre espèces dans quatre familles botaniques différentes :

- 37.5 % de raygrass italien (*Lolium multiflorum*) ou de seigle forestier (*Secale cereale*)
- 35 % de trèfle incarnat (*Trifolium incarnatum*) ou trèfle d'Alexandrie (*Trifolium alexandrinum*)
- 15 % de navette fourragère (*Brassica rapa* subsp. *Oleifera*)
- 12.5 % de phacélie à feuilles de tanaïs (*Phacelia tanacetifolia*)

Au cours de la deuxième année d'expérimentation, le raygrass a été remplacé par une autre Poacée, le seigle, et le trèfle incarnat par une autre Fabacée, le trèfle d'Alexandrie dans les mêmes proportions, afin de s'ajuster aux attentes et aux besoins techniques des agriculteurs. De plus, le trèfle d'Alexandrie avait l'avantage d'offrir une plus grande fenêtre de floraison que le trèfle incarnat.

Les avantages agronomiques, et écologiques de ce choix de mélange sont les suivants :

- D'un point de vue agronomique, ce mélange permet d'augmenter la fertilité physique et chimique du sol. La présence d'espèces avec des systèmes racinaires complémentaires (fasciculés pour le raygrass et le seigle, pivotants pour la navette) permet d'explorer l'ensemble des horizons de surface et donc de décompacter et d'aérer le sol. La présence d'une légumineuse est particulièrement intéressante pour capter l'azote, restituer davantage d'azote au maïs et augmenter l'efficacité d'utilisation de l'azote par le maïs.
- Ces quatre espèces ont une phénologie, un port et une structure différente, et permettent ainsi d'avoir une structure de végétation plus complexe qu'un couvert monospécifique, et une création de biomasse étalée dans le temps. Le raygrass (ou le seigle) ainsi que la navette fourragère assurent une végétation haute, car ils peuvent atteindre une hauteur de 2 m. Le trèfle couvre efficacement de sol dans les strates inférieures de la bande. Une végétation haute, dense et à la structure complexe favorise davantage la création d'un microclimat et d'un habitat refuge favorable aux arthropodes rampants.
- Parmi les plantes de couvert facilement disponibles pour les agriculteurs et éligibles pour les SIE, ce choix de mélange permet d'apporter une complémentarité des ressources de manière qualitative et temporelle, c'est-à-dire une ressource alimentaire (pollen et nectar) diversifiée et prolongée dans le temps. La phacélie a été choisie pour son caractère très mellifère (Rundlöf et al., 2018; Williams et Christian, 1991). Les différentes floraisons se succèdent. La navette fleurit en premier en mars-avril, et jusqu'en mai dans certains cas. La phacélie fleurit à partir d'avril-mai, la plus grande partie de sa floraison est en mai mais

s'étend jusqu'en été, et se ressème naturellement pour fleurir à nouveau en septembre-octobre. Le trèfle commence sa floraison en mai et s'étend jusque juillet pour le trèfle d'Alexandrie.

Dans le cadre de notre étude, les bandes mesuraient 5 m de largeur sur 110 m de longueur pour toutes parcelles, quelles que soient leur taille et leur forme. La largeur de 5 mètres a été choisie pour correspondre à la largeur des semoirs à maïs des agriculteurs partenaires (généralement 4,80 m), ce qui leur permettait de cultiver la parcelle au bout de la bande sans calcul ni manœuvre supplémentaire. La taille, la forme et la position de la bande dans les parcelles d'essai ont été standardisées à des fins d'expérimentation mais d'un point de vue opérationnel, la pratique a vocation à être adaptée par les agriculteurs en fonction de leurs contraintes et objectifs. La bande pourrait ainsi avoir la taille qui conviendrait le mieux à l'agriculteur qui la met en place, et même traverser la parcelle de bout en bout et donc être connectée à deux bordures. Ces bandes pourraient également en pratique être stratégiquement situées sur des zones moins productives comme les passages d'enrouleur d'irrigation.

2.2. Présentation des sites d'expérimentation

L'expérimentation a eu lieu en région Auvergne-Rhône-Alpes (France), dans les départements du Rhône, de l'Ain, de l'Isère et de la Drôme, sur 12 parcelles d'agriculteurs volontaires en conventionnel (Figure 2). Les essais ont eu lieu sur deux années : cinq parcelles la première année (2019) et sept la seconde (2020). Il y a une bande par parcelle agricole. La surface des parcelles varie entre 1,1 et 5,7 hectares.

Les parcelles étaient toutes cultivées en maïs avec un précédent blé, orge, sorgho, soja ou maïs. Elles sont situées dans des paysages agricoles dominés par les grandes cultures et l'élevage, donc composés majoritairement de parcelles en céréales, colza et prairies.

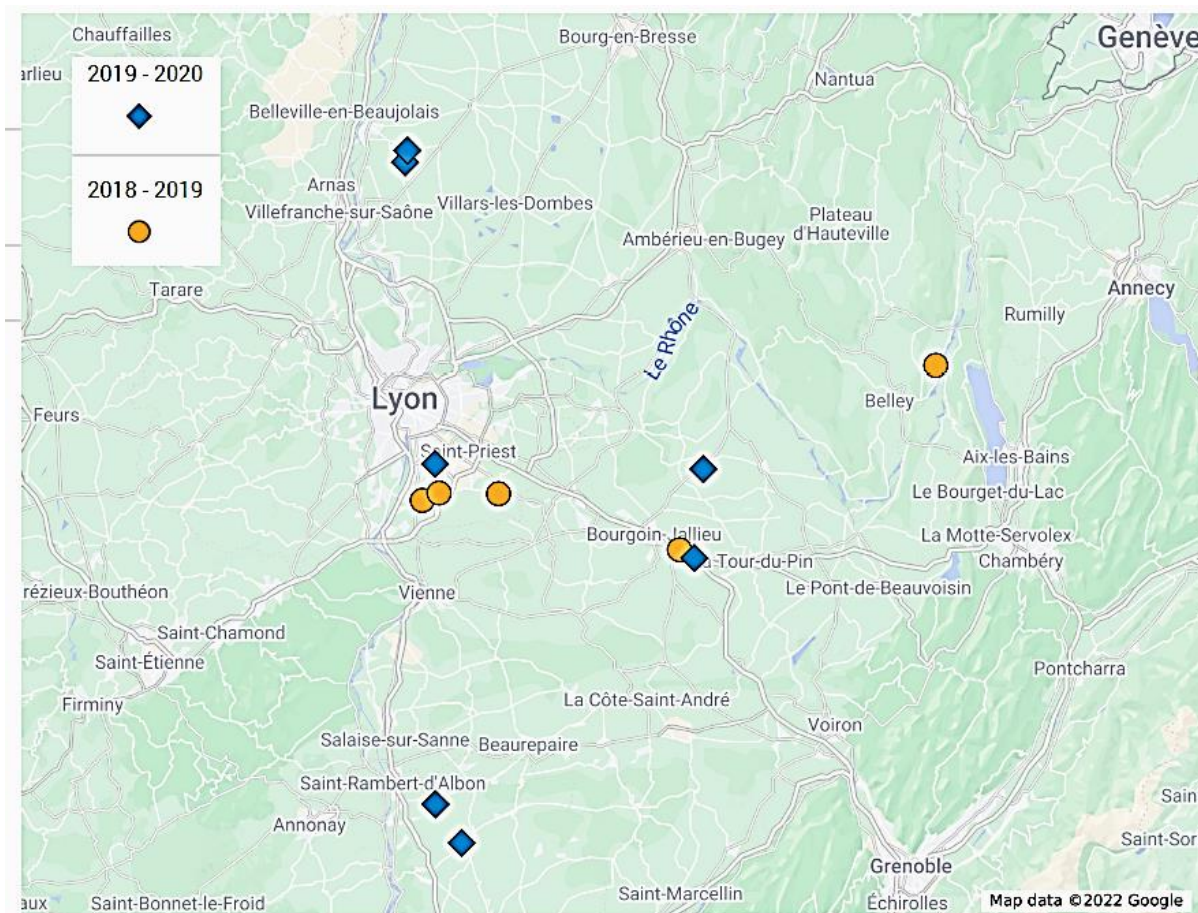


Figure 2 : Carte des parcelles d'expérimentation. Les parcelles indiquées par un cercle orange sont celles de l'année d'expérimentation 2018-2019 et celles indiquées par un losange bleu de l'année 2019-2020 (carte extraite de My Maps, Google 2022).

2.3. Design expérimental

Le design expérimental est le même pour toutes les parcelles quelle que soit leur taille et leur forme. Les arthropodes rampants, les taux de prédation ainsi que les limaces (principaux ravageurs du maïs dans la région), ont été suivis dans la bande de couvert, dans la zone cultivée en maïs à 10 m, 25 m et 50 m de la bande (sur le côté gauche et sur le côté droit de la bande, le long de trois transects parallèles) ainsi que dans la bordure du champ qui est connectée à la bande. Il y a un total de 24 placettes d'échantillonnage par parcelles, réparties comme décrit sur la Figure 3. Ce design a été créé afin d'étudier les dynamiques spatiales des populations d'arthropodes autour de la bande dans la parcelle. Les relevés sur une bordure comme contrôle positif permettent d'évaluer le potentiel local en termes de biodiversité sur un milieu non cultivé à végétation spontanée.

Les pollinisateurs ont été observés dans la bordure du champ (sur 100 m) et dans la bande (sur 100 m), afin de comparer les communautés visitant les fleurs des deux éléments et d'analyser la contribution des espèces fleuries du mélange de couvert d'interculture dans le réseau plantes-pollinisateurs.

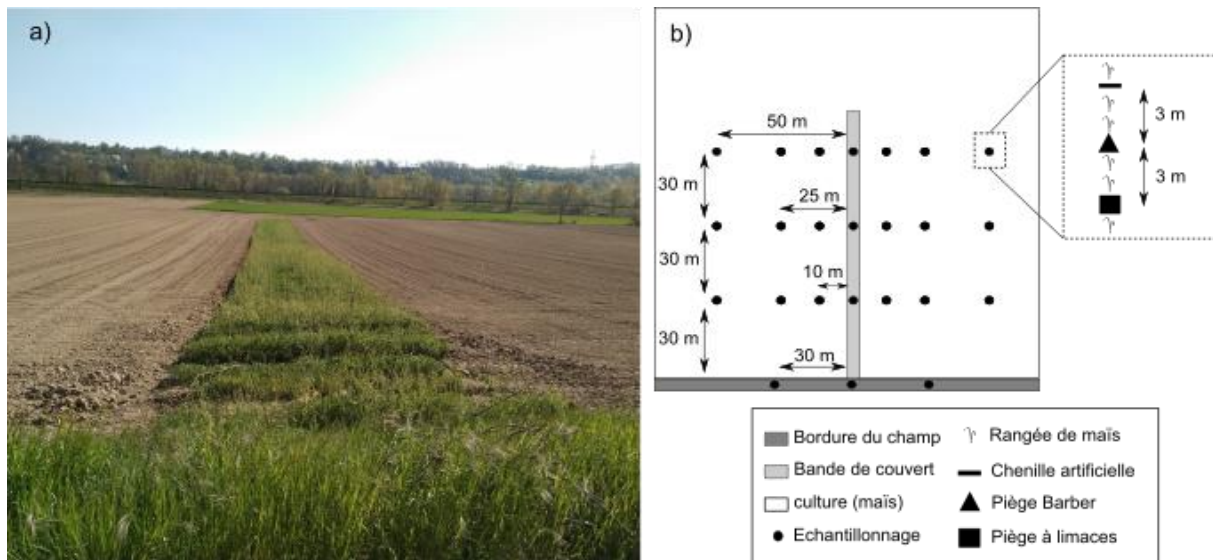


Figure 3 : a) Photographie d'une parcelle d'essai. b) Design expérimental, chaque cercle noir correspond à une placette d'échantillonnage où un piège Barber, une chenille artificielle et un piège à limace sont positionnés.

2.4. Planning d'échantillonnage

Il y a eu cinq périodes d'échantillonnage pour les arthropodes rampants, les limaces, et les taux de prédation : en février avant la destruction du couvert d'interculture (stade initial, IS), au semis de maïs (S), aux stades quatre feuilles (4L) et huit feuilles (8L) du développement du maïs, et enfin après la récolte du maïs (stade final, FS). Les semis de maïs ont eu lieu d'avril à début mai, selon les parcelles, ainsi le maïs a atteint le stade huit feuilles de juin à début juillet.

En ce qui concerne les pollinisateurs, ils ont été échantillonnés une fois par mois de mars à juillet sur toutes les parcelles, c'est-à-dire pendant la durée de la floraison des bandes (voir Tableau 1).

Tableau 1 : Synthèse des méthodes de relevées utilisées, avec leur objectif, fréquence et périodes, et nature des données récoltées.

	Pollinisateurs	Faune épigée	Limaces	Taux de prédation
Méthode d'échantillonnage	Transects standardisés au filet à papillon	Pièges Barber	Pièges à Limaces De Sangosse	Proies sentinelles (chenilles en plasticine)
Période et fréquence	Mars Avril Mai Juin Juillet, 1 fois par mois	<ul style="list-style-type: none"> • stade initial (IS) : février • semis du maïs (S) : avril-mai • stade quatre feuilles du maïs (4L) : mai-juin • stade huit feuilles du maïs (8L) : juin-juillet • post-récolte (FS) : octobre 		
Zone échantillonnée	Bordure + bande	Bordure + bande + maïs	Bordure + bande + maïs	Bordure + bande + maïs
Nature des données	Abondance Richesse	Abondance Richesse	Abondance	Occurrence de morsure + Identification des morsures
Taxons concernés	<ul style="list-style-type: none"> • Abeilles • Syrphes (Adultes) 	<ul style="list-style-type: none"> • Carabes • Staphylins • Araignées • Opilions 	/	/
Niveau d'identification	<ul style="list-style-type: none"> • Espèce • Famille 	<ul style="list-style-type: none"> • Espèce • Famille • Famille • Ordre 	/	/

2.5. Méthodes de relevé et identification des arthropodes

2.5.1. Les arthropodes rampants

Au total, 24 pièges Barber ont été placés sur chaque parcelle, dans la bordure du champ, dans la bande et dans le maïs à différentes distances de la bande (Figure 3) afin de collecter les arthropodes rampants : principalement carabes, staphylins, araignées et opilions. Ils étaient disposés à une distance minimale de 10 m chacun.

Les pièges étaient composés d'un pilulier rempli au quart d'une solution de propylène glycol à 30 % avec quelques gouttes de détergent inodore (pour diminuer la tension de surface), surmonté d'un entonnoir avec une ouverture de 10 cm de diamètre, et protégé des intempéries par un toit (Figure 4). Les pièges étaient posés pour une durée de 48 h, après laquelle ils étaient récoltés dans des tubes individuels. Au laboratoire, les arthropodes étaient rincés, triés et comptés avant d'être conservés dans de l'alcool à 70° pour une future identification. Les carabes ont été identifiés à l'espèce, les araignées à la famille, et les staphylins et opilions ont été comptés sans autre identification.



Figure 4 : Photographies d'un piège Barber avec le toit (gauche) et sans (droite).

Pour l'analyse des communautés de carabes, trois traits écologiques ont été utilisés :

- Le régime alimentaire (prédateur, polyphage, ou phytophage) ;
- Le statut alaire (macroptère, dimorphe, ou aptère, donnant une indication de la capacité de dispersion) ;

- La taille moyenne du corps (classe A = moins de 5 mm, classe B= de 5 à 10 mm, classe C = de 10 à 15 mm, classe D = de 15 à 25 mm et classe E = plus de 25 mm).

2.5.2. Les limaces

Le suivi des limaces a été réalisé avec des pièges spécifiques qui reflètent l'activité-densité des limaces dans la parcelle. Les pièges à limaces utilisés étaient des carrés de matériaux retenant l'eau (contre terre) recouvert d'un matériau réfléchissant (Piège INRA, De Sangosse) de 50 cm de côté (Figure 5). Ils étaient posés selon le même design que les pots Barber (3 m devant le pot Barber) et aux mêmes dates de relevé (Figure 3, Tableau 1). Les pièges imbibés d'eau étaient disposés pendant 48 h, puis soulevés et le nombre de limaces s'y trouvant était relevé.



Figure 5 : Photographie d'un piège à limace disposé entre deux rangs de maïs.

2.5.3. Les taux de prédation

Les taux de prédation mesurés reflètent l'activité prédatrice des prédateurs au niveau du sol, et permettent d'estimer le potentiel service de régulation des ravageurs fourni par ceux-ci (Ferrante et al., 2014; Low et al., 2014). La mesure des taux de prédation a été réalisée grâce à des proies sentinelles sous forme de chenilles artificielles en plasticine verte (Figure 6, Smeedi plus, V. nr. 776609, Denmark). Elles étaient disposées selon le même design que les pots Barber (3 m derrière le pot Barber) et aux mêmes dates de relevé (Figure 3, Tableau 1). Après 48 h de pose, les traces de morsures caractéristiques des différents prédateurs étaient comptabilisées et identifiées : mammifère, oiseau, arthropode. Pour les besoins de l'expérimentation, seules les occurrences de morsures d'arthropodes (i.e. chenille « mordue » ou « non mordue ») ont été utilisées. Les chenilles mordues par des mammifères étaient très abimées et pouvaient cacher des morsures

d'arthropodes antérieures, elles ont donc été enregistrées comme données manquantes et non comme données nulles.



Figure 6 : Photographies d'une chenille artificielle en place sur le terrain (gauche) et d'une chenille mordue en gros plan au laboratoire (droite, Sarah Grauby).

2.5.4. Les pollinisateurs

Des transects standardisés au filet à papillon (Westphal et al., 2008) ont été réalisés sur la bande de couvert et sur la bordure du champ afin de collecter les abeilles et syrphes visitant les fleurs (Figure 7), sans impacter les populations locales (Gezon et al., 2015). Pour les transects standardisés, les résultats dépendent de la vision et de la dextérité de l'opérateur, c'est donc la même personne qui a collecté les abeilles à chaque relevé. Les relevés ont été réalisés dans des conditions climatiques optimales, c'est-à-dire entre 13 et 30°C, avec un vent faible, peu de nuages et pas de pluie.

Ces transects ont été réalisés une fois par mois sur chaque parcelle, une fois le matin et une fois l'après-midi (Tableau 1). La bande de 100 m était parcourue en 30 minutes d'un côté (aller) et 30 minutes de l'autre côté (retour). La bordure du champ était parcourue sur 100 m en 30 minutes (aller uniquement). La zone de la bordure de champs choisie était celle contenant la plus grande diversité de plantes fleuries. Chaque individu entrant en contact avec une fleur a été collecté, et la fleur visitée enregistrée. Les individus pouvant être identifiés avec certitude ont été relâchés (principalement *Apis mellifera*), les autres ont été emmenés au laboratoire où ils ont été tués par le froid (congélateur à -18°C minimum). Chaque individu, doté d'un identifiant unique, a été épinglé

puis étiqueté. Les abeilles ont été identifiées à l'espèce et les syrphes comptés sans autre identification.

Dans la zone géographique de l'étude, les femelles des espèces *Halictus simplex*, *Halictus eurygnathus*, et *Halictus langobardicus* sont inséparables. Elles ont donc été regroupées sous l'identifiant « groupe *Halictus simplex* ». De la même manière, les bourdons des espèces *Bombus terrestris* et *Bombus lucorum* étaient souvent impossible à séparer avec certitude, donc regroupés sous l'identifiant « groupe *Bombus terrestris* ». Enfin, quatre individus de la même espèce du genre *Nomada* n'ont pas pu être identifiés avec certitude et donc nommés « *Nomada sp.* » lors de ce travail.

Les fleurs présentes dans les bandes et bordures échantillonnées étaient enregistrées chaque jour de relevé dans chaque parcelle. Les plantes ont été identifiées à l'espèce sur le terrain autant que possible. Quand ce n'était pas possible, des photographies ou des prélèvements ont été réalisés pour une identification au laboratoire. Malgré cela, certaines plantes morphologiquement proches n'ont pas pu être identifiées avec certitude, et ont donc été enregistrées en utilisant le nom de leur famille botanique et leur couleur (Asteraceae jaune, Asteraceae blanche, et Apiaceae blanche).

Pour l'analyse des communautés d'abeilles, les traits écologiques suivants ont été utilisés :

- Le lectisme (oligolectique ou polylectique, indiquant le niveau de spécialisation alimentaire de l'abeille) ;
- la longueur de la langue (longue ou courte) ;
- le mode du transport du pollen (accidentel, brosse abdominale, jabot, corbiculae, sur les pattes, ou sur les pattes et le corps) ;
- la socialité (eusociale ou solitaire, l'espèce communale *Andrena agilissima* a été comptée comme solitaire) ;
- le mode de nidification (nid aérien en résine, cotonnière, fousseuse, dans des cavités déjà existantes, ou parasite).



Figure 7 : Collecte de pollinisateurs au filet à papillon sur la bande de couvert (Anthony Roume).

2.6. Analyses statistiques

2.6.1. Mesure de la biodiversité

Pour cette étude, quatre mesures principales de la biodiversité ont été utilisées :

- (i) L'activité-densité qui est l'effectif de chaque espèce (carabes, abeilles), famille (araignées, staphylins, syrphes) ou groupe (opilion, limace) échantillonné ;
- (ii) La richesse des espèces (carabes, abeilles) ou des familles (araignées), déterminée par le nombre d'espèces ou de familles différentes enregistrées dans chaque échantillon ;
- (iii) L'indice de Shannon, utilisé pour caractériser la diversité alpha des espèces (abeilles) ;
- (iv) L'indice de dispersion fonctionnelle FDis utilisé comme un indicateur de la diversité fonctionnelle des espèces (abeilles) selon Laliberté et Legendre (2010).

2.6.2. Modèles linéaires généralisés mixtes et sélection de modèles

Des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) ont été utilisés pour étudier l'influence de divers facteurs comme l'habitat ou la distance à la bande (variables explicatives) sur l'activité-densité, la richesse, les indices de diversité, et les taux de prédation (variables réponses).

Afin de définir les meilleurs modèles, les modèles ont été classés en fonction de leur critère d'information d'Akaike corrigé pour des petits échantillons (AICc, Bolker et al., 2009). Ce critère permet d'identifier le meilleur modèle (avec la valeur d'AICc la plus basse) qui offre le meilleur compromis entre précision et simplicité, et dont les variables explicatives ont un effet sur la variable réponse. Les modèles avec une valeur de Δ_i (différence d'AICc avec le meilleur modèle) inférieure à 2 sont considérés comme statistiquement proches (Burnham et Anderson, 2002) et ont donc été sélectionnés et moyennés (procédure de model averaging) pour donner les résultats de l'analyse. Pour chaque modèle sélectionné, le poids d'Akaike (w_i , qui représente le poids du modèle parmi tous les candidats), ainsi que les valeurs de R^2 conditionnel et marginal (qui indiquent la part de variation dans les données expliquées par le modèle et les variables fixes du modèle respectivement) sont donnés.

Ces analyses statistiques ont été réalisées avec la fonction `glmer` du package `lme4`. Le classement et la sélection des modèles, ainsi que la procédure de model averaging ont été effectués à l'aide du logiciel MuMIN. Tous les modèles ont été vérifiés pour la surdispersion avec la fonction `dispersion_glmer` du package `blmeco` R (Korner-Nievergelt et al., 2015). Les valeurs R^2 marginal et conditionnel des modèles sélectionnés ont été calculées avec le package MuMIn selon la méthode proposée par Nakagawa et al., (2017).

2.6.3. Analyses de similarité des communautés et espèces indicatrices

Des analyses de similarité de la composition des communautés de carabes et d'abeilles ont été effectuées afin d'évaluer l'impact du site, de la période d'échantillonnage et de la zone d'échantillonnage sur les variations dans les communautés. Les analyses de similarité (ANOSIM) et les analyses permutacionnelles de la variance (PERMANOVA) ont été réalisées avec 9999 permutations, respectivement en utilisant les fonctions `anosim` et `adonis2` du package R (Faith et al., 1987; Warton et al., 2012). Les valeurs de R^2 de la PERMANOVA sont utilisées comme quantification de l'ampleur de la variation dans les communautés parmi les groupes (expliquée par site, période d'échantillonnage ou zone d'échantillonnage). Ces analyses peuvent être complétées par une pairwise PERMANOVA permettant de comparer la dissimilarité entre les différents facteurs d'une variable deux à deux (Martinez Arbizu, 2020).

Le coefficient de corrélation Point-Biserial a été utilisé pour estimer les espèces indicatrices d'une zone ou d'un site (De Cáceres et Legendre, 2009). Ces analyses ont été réalisées avec 9999 permutations, en utilisant la fonction `multipatt` du package R `indicspecies` (De Cáceres et al., 2010).

2.6.4. Analyse de co-inertie à trois tableaux RLQ et fourth corner

Afin d'évaluer les relations entre les variables environnementales (période et zone d'échantillonnage) et les traits écologiques des carabes, une analyse RLQ de co-inertie complétée par la méthode fourth corner (Dray et al., 2014) a été réalisée avec le package ade4. Un graphique des trajectoires a été utilisé pour la visualisation de l'évolution spatio-temporelle de la répartition des traits dans la communauté des carabes. Un randtest de Monte Carlo (9999 permutations, fonction randtest du package ade4) a été calculé pour indiquer si les traits écologiques et les variables environnementales étaient globalement associés de manière significative.

La méthode de fourth corner a été utilisée avec le package ade4 pour déterminer les associations significatives entre les traits écologiques et les variables environnementales deux à deux. Seules les p-values corrigées avec la méthode « fdr » ont été prises en compte pour les résultats (Dray et al., 2014).

2.6.5. Analyse de réseau d'interaction plantes-abeilles

L'analyse des réseaux d'interaction plantes-pollinisateurs a été réalisée pour évaluer l'effet des fleurs semées sur la communauté d'abeilles sauvages butineuses, et pour comparer l'importance dans les réseaux des fleurs semées et spontanées.

Premièrement, les réseaux plantes-abeilles enregistrés dans la bande et dans la bordure ont été visualisés séparément à l'aide du package bipartite (Dormann, 2011; Dormann et al., 2009). Le nombre d'espèces d'abeilles et le nombre d'espèces ou groupes de plantes, ainsi que l'asymétrie de chaque réseau ont été calculés mois par mois, pour la bordure du champ et pour la bande. L'asymétrie du réseau est l'équilibre entre le nombre d'espèces dans les deux niveaux : les valeurs positives indiquent plus d'espèces d'abeilles, négatives plus d'espèces de plantes (Blüthgen et al., 2007).

Deuxièmement, le réseau d'interaction global (sans séparer bande et bordure) a été utilisé pour calculer trois indices concernant les espèces (species-level), afin d'analyser l'importance des plantes semées dans le pool d'espèces végétales présentes :

- Le nombre de partenaires effectif, qui est le nombre de partenaires d'une espèce en prenant en compte tous les partenaires comme s'ils étaient du même niveau de rareté (Bersier et al., 2002) ;
- L'indice « species strength », qui est la somme des dépendances de chaque espèce et qui quantifie l'importance d'une espèce parmi toutes les autres (Dormann, 2011) ;

- d' est un indicateur la spécialisation de chaque espèce allant de 0 à 1 (une valeur élevée de d' indique une plus grande complémentarité, ce qui suppose une forte spécialisation, Blüthgen et Klein, 2011).

Pour compléter nos observations, nous avons visualisé le réseau global en utilisant les traits écologiques des abeilles au lieu des espèces. Le lectisme, la longueur de la langue, le mode de transport du pollen, la socialité et le mode de nidification ont été combinés pour créer 15 « profils » d'abeilles sauvages, qui ont été utilisés à la place des espèces d'abeilles dans la visualisation du réseau. Cela nous a permis d'identifier visuellement les types d'abeilles sauvages visitant chaque espèce ou groupe de plantes.

Chapitre 3

Les bandes de couvert d'interculture favorisent les arthropodes rampants et la prédation dans les parcelles de maïs



3. Undestroyed winter cover crop strip in maize fields supports ground-dwelling arthropods and predation

Coralie Triquet¹, Anthony Roume¹, Vincent Tolon¹, Alexander Wezel¹, Aurélie Ferrer¹

¹ ISARA, Agroecology and Environment Research Unit, Lyon, 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon, France

This chapter is an original paper published in Agriculture, Ecosystems and Environment, Volume 326, 1 March 2022, 107783

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107783>

Abstract

Intensification of agriculture, with landscape simplification and reduction of natural habitats, is known to contribute to the decline of arthropods. Implementation of agroecological practices and infrastructures in current cropping systems is expected to mitigate this biodiversity loss and provide pest regulation through natural enemies. The aim of this study was to assess the efficiency of an undestroyed strip of winter cover crop within maize fields to promote ground-dwelling arthropod spillover and their predation activity into fields. The field survey was carried out in 2019 and 2020 within 12 fields. Monitoring of ground-dwelling arthropod activity-density, richness, and predation rate, as well as slug activity-density, was conducted in the strip, in the cropped area and in a grassy field margin. The results show that activity-density of carabids, spiders, and slugs, and the predation rate were overall higher in the strip than in the cropped area or the field margin. No clear edge effect of the strip on arthropods in the cropped area was found, but predation rate was enhanced closer to the strip. We did not record a negative effect of the strip on the occurrence of slugs within the maize crop. The study shows that a mid-field strip of winter cover crops can be efficient for biodiversity conservation of ground-dwellings predators in agricultural landscapes and provide a potential pest control service in cropped fields.

Keywords

Agroecological practice; vegetation strip; in-field habitat; pest control; spillover; carabids; slugs

3.1. Introduction

Agroecological transition in a context of climate change is challenging (Murrell, 2017), including in regards to pest control. There is an increasing need for alternative cropping systems that are efficient in maintaining control over pest infestations with no or less pesticides (Dainese et al., 2019). Cropping systems based on natural biodiversity and their functionality for pest control can be a solution to decrease dependency on chemical inputs and enhance the resilience of agroecosystems (González-Chang et al., 2019). Indeed, beneficial arthropods and their associated ecosystem functions and services, such as natural pest control and pollination, are essential for food production and plant reproduction (Holland et al., 2017). Therefore, it is of prime importance to conserve these arthropods and halt population decline linked to agricultural intensification (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Seibold et al., 2019).

There are two main approaches based in increasing plant diversity in agricultural landscapes that can be used to address this challenge: implementation of semi-natural elements (spared land / segregation) and use of agroecological cropping practices (shared land / integration) (Ekroos et al., 2016). On the one hand, many semi-natural elements around and inside fields are suitable habitats for farmland arthropods (Holland et al., 2016), and promote the presence of natural enemies at the landscape scale (Landis et al., 2005). Semi-natural elements, such as spontaneous field margins (Bianchi et al., 2013), hedges (Šálek et al., 2018), sown wildflower strips (Albrecht et al., 2020), mid-fields refuge-strips (Kujawa et al., 2020), and beetle banks (Collins et al., 2002), can provide an un- or less disturbed habitat for arthropods. They provide shelter, food resources, overwintering (Ganser et al., 2019) and reproduction sites (Meek et al., 2002), as well as alternative prey for predatory arthropods (Sarhou et al., 2014), especially when enriched with floral resources (Haaland et al., 2011), and can therefore support an important reservoir of beneficial arthropods in agroecosystems. Moreover, beneficial arthropods are expected to move between these semi-natural elements and adjacent cropped fields (Bianchi et al., 2013; Blitzer et al., 2012). Such exchanges between source and sink habitats (i.e. spillover effect) vary according to the spatial and temporal availability of resources in each habitat and the specific ecological needs, dispersal abilities and life strategies of each species (Holland et al., 2009; Schellhorn et al., 2014). The direction of the spillover from one habitat to another - when there is such a movement - is thus variable and difficult to predict (Tschardt et al., 2005; Woodcock et al., 2016). However, although some studies have documented exchanges between semi-natural habitats and adjacent crops (Aviron et al., 2018; Madeira and Pons, 2016), there is still no consensus whether sown vegetation strips effectively are a source of ground-dwelling arthropods for the cropped area (Albrecht et al.,

2020; Pecheur et al., 2020). Little is known about the distance over which ground-dwelling arthropods spread into the cropped areas (Boetzel et al., 2020; Fusser et al., 2017), as well as the spread of their associated ecosystem services, e.g. pest regulation (Holland et al., 2016).

On the other hand, agroecological practices (e.g. intercropping) that increase temporal and spatial plant diversity (Letourneau et al., 2011) and complexity of plant structures (Malézieux et al., 2009) have valuable advantages including for the conservation and the increase of arthropods populations in agricultural fields. These practices influence arthropod movements and spatial distribution within cropped areas (Holland et al., 2009) and are promising for the increase of ecosystem services they provide, such as pest control (Mansion-Vaquié et al., 2019). In addition, these practices are often easier to implement in existing cropping systems than perennial infrastructures (Pearsons and Tooker, 2017; Pe'er et al., 2017). However, the introduction of practices that increase in-crop plant diversity can be particularly challenging for crops that are highly sensitive to competition, such as maize. Indeed, studies found that intercropping maize had positive effects on predatory arthropods and pollinators (Norris et al., 2018, 2016). Likewise, von Redwitz et al. (2019) tested the "micro-segregation" consisting in maintaining a flowering winter cover crop in maize inter-row only. However, these practices reduced yields of maize by 30 % to 50 % compared to conventional maize due to plant competition (Norris et al., 2016; von Redwitz et al., 2019).

According to these observations, we designed an innovative practice to be integrated into maize cropping systems, with the aim to combine the benefits of overwintering cover crops and mid-field flower strips while limiting their drawbacks. The practice consists of implementing a winter cover crop before the maize cropping and then preserving an undestroyed strip of this winter cover crop in the middle of the field throughout the duration of maize cultivation. The strip remains connected to a spontaneous grassy field margin (i.e. uncropped land bordering the field). The expected benefits are an increase in the surface of non-cropped habitats and the creation of a corridors network that promotes the dispersion of beneficial arthropods in agricultural fields. For our field experiments we hypothesized that:

- 1) Abundance and richness of arthropods will be similar in the cover crop strip and the grassy field margin;
- 2) The strip, as an undisturbed habitat in the middle of the crop, will host more arthropods than the cropped area and their activity-density in the cropped area will decrease with increasing distance from the strip;

- 3) The strip will be a suitable habitat for slugs, the main maize pest in the study area, and no distance-driven pattern of slug distribution in the cropped area;
- 4) Finally, we presume that the predation rate, and thus the potential of pest control, will be higher in the strip and in the crop bordering the strip.

3.2. Materials and methods

3.2.1. Study area and experimental design

Experimental fields were located in the region Auvergne-Rhône-Alpes (France), in the Rhône, Ain, Isère and Drôme districts, on conventional commercial farms. The area is characterised by a temperate semi-continental climate, with Mediterranean influence. The weather during the two years of experiment, 2019 and 2020, was particularly warm, and both years were concerned by 2 intense heatwaves that occurred between July and August. The farms are located in agricultural landscapes dominated by conventional farming, with mainly arable cropping (cereals and oilseed) and mixed crop–livestock farming.

Field experiments implemented on farmers' fields were conducted over two years, on five fields in 2019 and seven fields in 2020. Field size ranged from 1.1 to 5.7 hectares. Crop management was carried out according to farmers' existing approaches, so as to accommodate their technical and regulatory constraints. No insecticides were applied on the fields during the experimentation.

The year before maize cultivation (2018 for the 2019 experimentation year, and 2019 for the 2020 experimentation year), a winter cover crop was sown on the experimental fields, either in August or in September-October depending on the previous crop harvest time. These winter cover crops were destroyed by ploughing at the end of winter (February to March) except for a 5 m wide 110 m long strip, which remained in the middle of the field. The strip was perpendicular to a grassy field margin and connected to it (Fig. 8). This strip of winter cover crop therefore persisted throughout the whole cultivation cycle of maize, which was sown in April-May and harvested in October.

The winter cover crop was comprised of a mixture of 12.5 % Phacelia (*Phacelia tanacetifolia*), 37.5 % ray grass (*Lolium multiflorum*) 15 % Turnip Rape (*Brassica rapa* subsp. *Oleifera*) and 35 % Crimson clover (*Trifolium incarnatum*) by weight. During the second year of the experiment, ray grass was replaced by another Poaceae, rye (*Secale cereale*) and Crimson clover by another Fabaceae, Alexandria clover (*Trifolium alexandrinum*), in the exact same proportion, to better match with the expectations and technical needs of the farmers.

This mixture, composed of different botanical families, was chosen for its potential to provide a diverse floral food resource (Balzan et al., 2014) and shelter for ground-dwelling arthropods. The selected plants are also easily accessible to farmers and have a good agronomic and environmental performance (Dabney et al., 2001).

3.2.2. Monitoring and sampling design

Ground-dwelling arthropods and their predation rate as well as slugs (main maize pests in the region), were monitored in the cover crop strip, in the cultivated maize area at 10 m, 25 m and 50 m from the strip (at both left and right side of the strip, along three parallel transects) as well as in the grassy field margin connected to the strip. There were a total of 24 sampling plots per field distributed as shown in Figure 8.

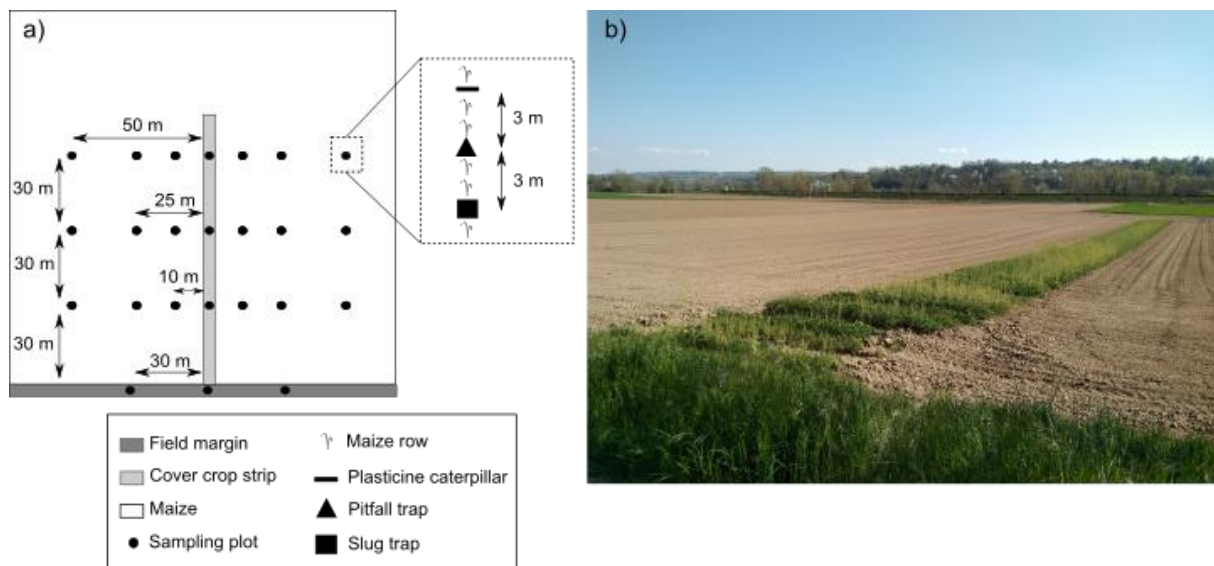


Figure 8: Sampling design of maize cropping with in-field vegetation strip. Each black dot represents the place where a pitfall trap, a slug trap and a plasticine caterpillar were placed (a). A photography of one experimental field (b).

There were five sampling periods: in February before winter cover crop termination (initial stage, IS), at maize seeding (S), at the 4 leaves (4L) and 8 leaves (8L) stages of maize development, and finally after maize harvest (final stage, FS). Maize seeding happened from April to early May, depending on each field, thus the maize achieved 8L stage from June to early July.

3.2.3. Ground-dwelling arthropods

Ground-dwelling arthropod activity-density was monitored using pitfall traps made of a 10 cm diameter funnel and a vial filled with 2 cm of a 30 % propylene glycol solution with a drop of non-perfumed detergent in order to reduce surface tension. Pitfall traps were covered by a roof protecting the sample from rain (Woodcock, 2005). One pitfall trap was placed at each sampling plot as described in Figure 8. The traps were opened for 48 hours. Carabids and spiders were identified respectively at the species and at the family level, while staphylinids and harvestmen were counted without further identification.

3.2.4. Slugs

Slugs were monitored using slug mat traps consisting of a 50 cm x 50 cm square of absorbent material moistened with water (De Sangosse), offering potential shelter for slugs. The number of slugs trapped thus reflects the activity-density of slugs in the plot. Slug traps were set 3 m from each pitfall trap (Fig. 8), and left for 48 hours before the number of slugs trapped was recorded and the traps removed.

3.2.5. Predation rates

To get an estimate of predation activity of some ground-dwelling arthropods, artificial caterpillars made of green plasticine (Smeedi plus, V. nr. 776609, Denmark) were used as sentinel prey (15 mm length and 3 mm diameter). These artificial caterpillars do not have the characteristics of real prey involved in the predation process (e.g. olfactive detection, recognition), thus predation rates on artificial caterpillars do not provide an accurate estimate of the actual predation activity of all predators, but this method is effective for making comparisons across sampled areas (Low et al., 2014). One plasticine caterpillar was placed at each sampling plot (Fig. 8) on the same sampling dates that the pitfall traps and slug traps were set and collected 48 hours later. Bitemarks on the plasticine caterpillars were recorded and their origin (bites from arthropods, birds or mammals) visually identified (Ferrante et al., 2014). For the purposes of this experiment, only data concerning the bites of arthropods were used, and each plasticine caterpillar was registered as “bitten” or “not bitten”.

3.2.6. Statistical analysis

Statistical analysis was performed on data from only the three sampling periods (S, 4L, 8L) corresponding to the most sensitive stages of maize to slugs, and which avoid the major

disturbances and changes of habitats (ploughing and maize harvest). However, data from the IS and FS sampling periods was included in figures to capture change between the initial and final stages of the experiment.

We analysed variation found within activity-densities (for carabids, spiders, staphylinids, harvestmen and slugs), species richness for carabids, family richness for spiders, and predation occurrence (1 = at least one arthropod bite; 0 = no arthropod bite) related to habitats or distance from the strip. We conducted three statistical analyses consisting of models selection procedures. We used generalized linear mixed models (GLMM) assuming a negative binomial distribution for count data (activity-density and richness) or a binomial distribution for predation rates.

The first analysis, called “margin versus strip”, contrasted data from these two habitats to test our first hypothesis regarding the comparison between grassy margin and strip. We used as fixed effects in the full model the Habitat (margin and strip as factors) in interaction with the sampling Period (S, 4L, 8L as factors) to account for different seasonality among habitats (capital letters indicate a variable in the model). We used the Field nested within the Year as random effect on the intercept and the Habitat on the slope to account for absolute activity-density variations and responsiveness to Habitat among fields. We fitted 6 models of decreasing complexity, removing first interactions and then additive effects, until reaching a null model that only included random effects (Table 2).

The second analysis, called “Habitat or Distance”, compared the explanatory power on the Strip-Crop dataset of a binary Habitat effect (i.e. strip versus crop) or a continuous Distance effect from the strip (i.e. a gradual dispersion between 0 m and 50 m from the strip) supporting an edge effect (second and third hypothesis). We used as fixed effects in the full model either the Habitat (crop, strip as factor) or the Distance (0 m, 10 m, 25 m, 50 m as a numerical variable), each in interaction with the Period (S, 4L, 8L as factors). To account for inter- and intra-field variation of activity-density and habitat responsiveness, we used the Transect nested within the Field, nested within the Year, as a random effect on the intercept and the Habitat or the Distance on the slope. In a similar procedure to our first analysis, we fitted 12 models of decreasing complexity (Table 3).

The third analysis, called “Distance within crop”, focused on the Crop dataset only (i.e. samples taken between 10 m and 50 m from the strip, without the strip) to highlight the strip’s influence on the cropped area. We used the Distance from the strip (10 m, 25 m, 50 m as a numerical variable) in interaction with the Period (S, 4L, 8L as factors) as fixed effects for the full model. Just as in the second analysis, we included Transect nested within the Field, nested within the Year, as a random

effect on the intercept and the Distance coefficient. We fitted 6 models of decreasing complexity (Table 4).

For each analysis, models were ranked according to their Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc, Bolker et al., 2009). This criterion identified the most parsimonious model (minimum AICc) that provides the best compromise between precision and simplicity. To facilitate the selection, we computed differences between models AICc and the minimum AICc value (Δ_i) and the Akaike weight (w_i), which represents the model weight amongst all candidates. We considered the model with the lower AICc value as the best fitted model (i.e. the most parsimonious showing evidence that its explanatory variables had an effect on the response variable) and we interpreted it. Models with Δ_i lower than 2 were also considered as statistically close and were thus used as alternative explanations to give trends in data (Burnham and Anderson, 2002). To estimate the strength of each effects, we provide effect size (estimates with their 95 % confidence intervals) for all variables included in the best models set (models with $\Delta_i < 2$, averaged when more than one). We applied an exponential back-transformation on estimates for better understanding (they can be interpreted as the increase rates of the variable response for a one unit change in explanatory variables). Statistical analyses were conducted using R, version 3.6.1 (R Development Core Team, 2019) with the `glmer` function for GLMM from the `lme4` package. The model ranking and selection was conducted using the `MuMIn` package. All models were checked for overdispersion with the function `dispersion_glmer` of the `blmeco` R package (Korner-Nievergelt et al., 2015). Marginal and conditional R^2 values of selected models were calculated with the `MuMIn` package following the method proposed by Nakagawa et al. (2017).

3.3. Results

A total of 12 614 ground-dwelling arthropods were sampled in the pitfall traps from IS to FS sampling periods (including 4167 carabids, 4963 spiders, 2384 staphylinids and 1100 harvestmen), of which 89 % were trapped from S to 8L sampling periods. In total, 76 different carabid species and 24 different spider families were collected. Concerning maize pests, 1172 slugs were recorded with the slug traps during the whole sampling period, 636 of them were trapped from S to 8L. For predation rates recording, a total of 1374 plasticine caterpillars were used during the experiment, with 864 from S to 8L. On these 864 plasticine caterpillars, 157 were bitten by arthropods.

3.3.1. Arthropods, slugs and predation rates in the strip versus in the margin

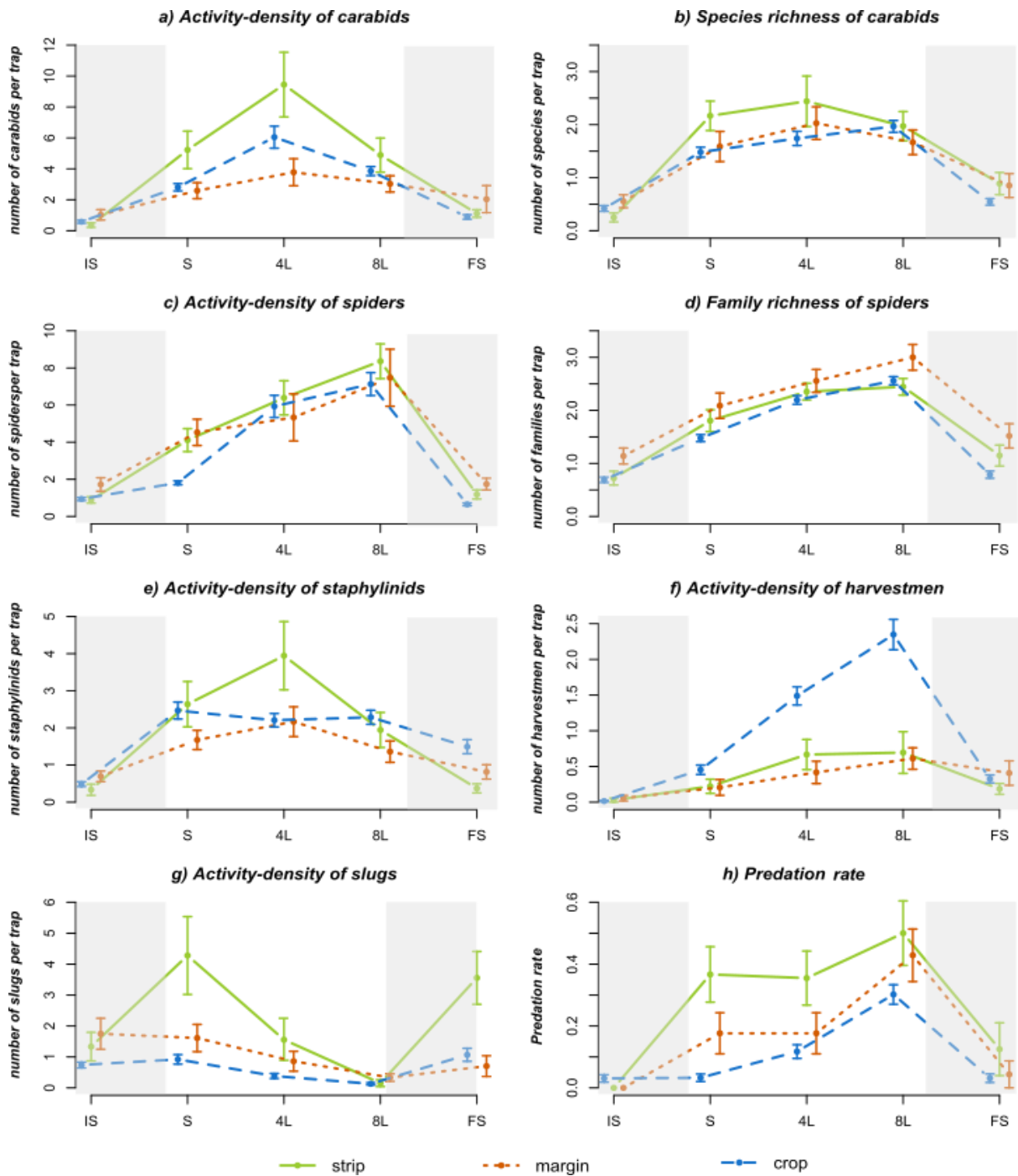


Figure 9: Development of various measures of biodiversity in time (IS = Initial stage / before cover crop termination, S = maize seeding, 4L = 4 leaves stage of maize, 8L = 8 leaves stage of maize, FS = Final stage / after maize harvest). IS and FS were not used for statistical analysis but represented in the figure for comparison (grey background). Activity-density of carabids, spiders, staphylinids, harvestmen and slugs, species richness of carabids, family richness of spiders, and predation rate are presented in the three habitats. Mean and standard deviation are shown.

The first selection procedure, “margin versus strip”, indicated the model with the Period only (P, Table 2) as the best model for the activity-density of every ground-dwelling arthropod group. This outcome revealed marked seasonal patterns with peaks (Fig. 9) during the 4L period (carabids and staphylinids activity-density) or regular increases and decreases after the 8L period (spiders and harvestmen activity-density). An additional effect of the Habitat was found with the alternative models for carabids and spiders (HP1 and H, Table 2), but for carabids an alternative null model with a close w_i (Nh, $w_i = 0.23$), including the heterogeneity of carabids responsiveness to habitats only, confirmed the poor predictability of this pattern (non-significant effects, see Appendix A). These findings validate our observations that margins and strips were similar habitats in term of ground-dwelling arthropods’ activity-density, even if strips might host slightly more carabids and spiders (Fig. 9). For carabid species richness and spider family richness, the best models standing out from the first analysis were the null model (N with $w_i = 0.92$ and 0.80 respectively, Table 2), suggesting no differences between the strip and margin (Fig. 9).

For the activity-density of slugs, the best model included Habitat and Period with their interaction (HP2 with $w_i = 0.77$, no alternative model, Table 2). This outcome confirmed the increase of slugs we observed at the S sampling period in the strip but not in the margin (Fig. 9g).

Finally, the best model for predation rates was the null model (N with $w_i = 0.66$, Table 2), giving no statistical evidence for our observation that predation was higher in the strip than in the margin, and increased from 4L to 8L in both habitats (Fig. 9h).

For this first analysis, it is important to note that all best models - except for slugs - had a low marginal R^2 (from 1 to 7 %) value with a much higher conditional R^2 value (from 6 to 53 %), indicating that the random effect structure explained a larger portion of the variance. The fixed effects part from the model HP2 for slugs explained 31 % of the variation in slug data (Table 2).

Table 2: Compared models and results of the “margin versus strip” analysis. The response variable was “carabids”, “carabid richness”, “spiders”, “spider richness”, “staphylinids”, “harvestmen”, “slugs” or “predation rate”. Names of the animals refer to their activity-density. The best fitted model with a $\Delta_i = 0$ (in bold) and alternative models within an envelope of Δ_i of 2 are presented for every response variable, with their Akaike weight (w_i), degrees of freedom (df) and residual degree of freedom (df.r), marginal and conditional R^2 values (R^2m and R^2c). Terms like (1| Year/Field) indicate random intercept and (Habitat| Year/Field) indicate random slope and intercept (i.e. heterogeneity of habitat effects amongst fields).

Response variable	Models $\Delta_i < 2$	Δ_i	w_i	df	df.r	R^2m	R^2c	
Carabids	Best model	P	0	0.29	10	204	0.01	0.53
	Alternative models	HP1	0.40	0.24	11	203	0.03	0.51
		Nh	0.53	0.23	8	206	0	0.54
		H	0.84	0.19	9	205	0.02	0.52
Carabid richness	Best model	N	0	0.92	4	208	0	0.17
	Alternative models	-						
Spiders	Best model	P	0	0.69	10	204	0.07	0.22
	Alternative models	HP1	1.89	0.27	11	203	0.07	0.22
Spider richness	Best model	N	0	0.80	4	208	0	0
	Alternative models	-						
Staphylinids	Best model	P	0	0.67	10	204	0.03	0.42
	Alternative models	-						
Harvestmen	Best model	P	0	0.65	10	204	0.07	0.20
	Alternative models	-						
Slugs	Best model	HP2	0	0.77	13	197	0.31	0.65
	Alternative models	-						
Predation	Best model	N	0	0.66	3	185	0	0.06
	Alternative models	-						
Compared models	HP2: Habitat*Period +(Habitat Year/Field) HP1: Habitat + Period +(Habitat Year/Field) H: Habitat +(Habitat Year/Field) P: Period +(Habitat Year/Field) Nh: 1+(Habitat Year/Field) N: 1+(1 Year/Field)							

3.3.2. Arthropods, slugs and predation rates in the strip and in the crop

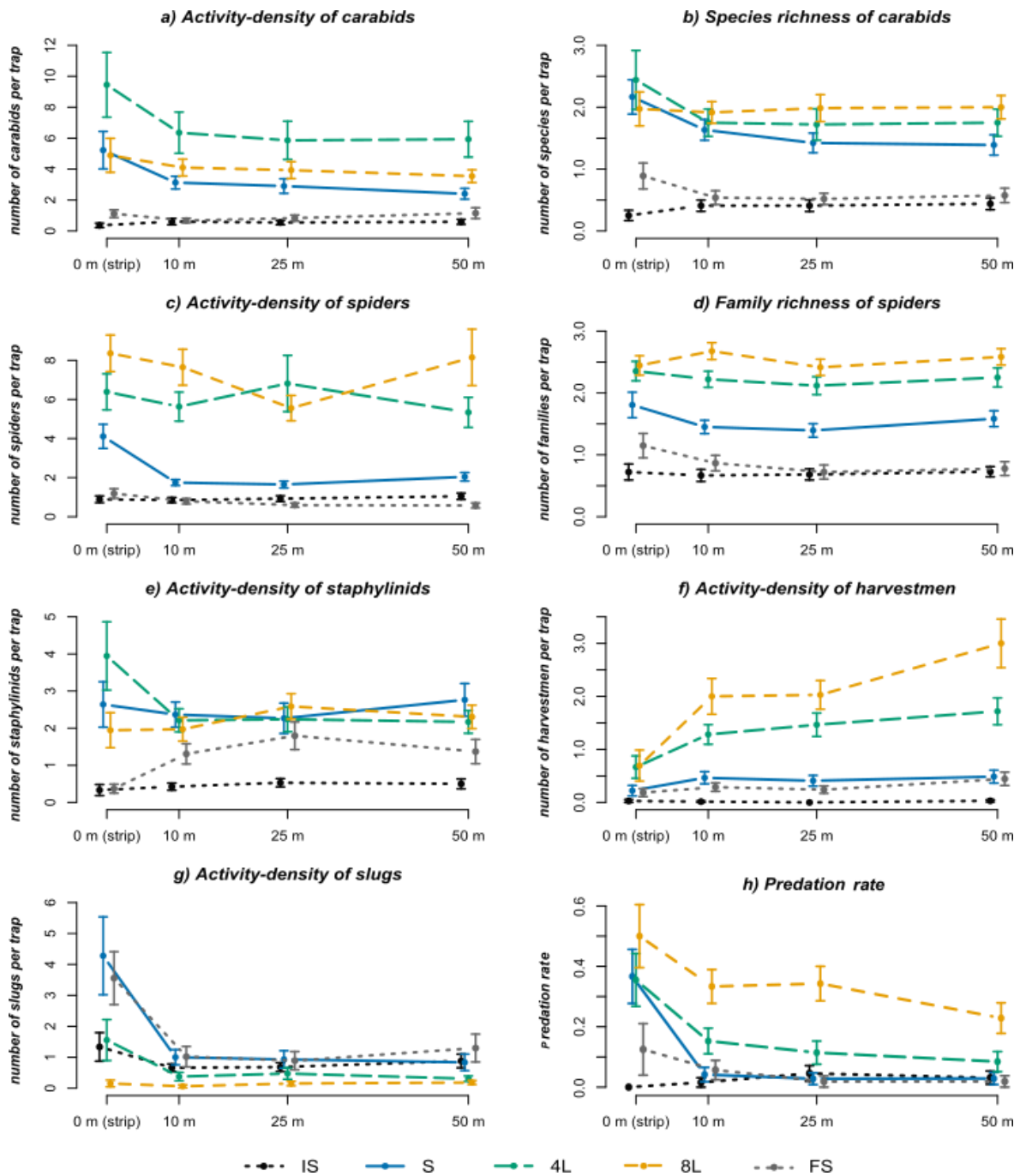


Figure 10: Activity-density of carabids, spiders, staphylinids, harvestmen and slugs, species richness of carabids, family richness of spiders, and predation rate, in the cover crop strip (0 m, kept for comparison) and for distances of 10, 25 and 50 m from the cover crop strip within the crop. Each line represents a sampling period (IS = Initial stage / before cover crop termination, S = maize seeding, 4L = 4 leaves stage of maize, 8L = 8 leaves stage of maize, FS = Final stage / after maize harvest). IS and FS (dotted lines) were not used for statistical analysis but presented in the figure for comparison. Mean and standard deviation are shown.

In the second analysis, “Habitat or Distance”, only models including Habitat but not Distance were the most parsimonious and the alternative ones, for all the response variables. This finding indicates that the binary Habitat effect (strip or crop) had a stronger explanatory power than the gradual Distance from the strip on the spatial distribution of arthropods, the predation rates, and slugs. Moreover, every response variable, except carabid species richness and spider family richness, was affected by the effect of Habitat and Period (HP1 or HP2 as the best model, Table 3).

The model that included Habitat and Period effects with their interaction (HP2, Table 3) was the best for carabids, spiders, staphylinids and slugs’ activity-density, especially with high weights for spiders and slugs ($w_i = 0.89$ and 0.83 respectively). This outcome is coherent with our observations that their activity-density was highest in the strip but evolved differently between the strip and the cropped area (Fig. 9), peaking specifically in the strip at S for slugs and 4L for carabids and staphylinids. Spiders’ activity-density started to increase at the S sampling period in the strip and at the 4L sampling period in the crop. However, for staphylinids, a close alternative model was the null model (N_h, Table 3) showing the poor predictability of these effects (which were not significant, see Appendix A).

With regards to harvestmen’s activity-density, the best model that emerged from the second analysis included Habitat and Period (HP1, Table 3), with the alternative models also including the effect of interaction between Habitat and Period (HP2, Table 3) which was not significant (see Appendix A). However, contrary to the other arthropod groups, the activity-density was higher in the crop and increased from S to 8L (Fig. 9f).

Carabid species richness and spider family richness were influenced by the effect of Period only (P as best model, Table 3) with both increasing in the crop and in the strip from S to 8L (Fig. 9d). An alternative null model (N, $w_i = 0.36$) showed the poor predictability of these effects for carabid species richness (see Appendix A).

For predation rates, the best model included the effects of the interaction between Habitat and Period (HP2, no alternative model, Table 3), and had a very high weight ($w_i = 0.97$), giving evidence that the predation rate was always higher in the strip than in the crop (Fig. 9h). We observed that the predation rate started to increase at the S sampling period in the strip and at the 4L sampling period in the crop, leading to close predation levels at 8L in both habitats, explaining the interactive effect (Fig. 9h).

For this second analysis, fixed effects of the models for spiders, harvestmen, slugs and predation explained between 21 % and 27 % of the variance (Table 3). Fixed effects of other models explained only a low proportion of the variation in data.

Table 3: Results of the “Habitat or Distance” analysis. The response variable was “carabids”, “carabid richness”, “spiders”, “spider richness”, “staphylinids”, “harvestmen”, “slugs” or “predation rate”. Names of the animals refer to their activity-density. The best fitted model with a $\Delta_i = 0$ (in bold) and alternative models within an envelope of Δ_i of 2 are presented for every response variable, with their Akaike weight (w_i), degrees of freedom (df) and residual degree of freedom (df.r), marginal and conditional R^2 values (R^2m and R^2c). Terms like (1| Year/Field/Transect) indicate random intercept and (Habitat| Year/Field/Transect) indicate random slope and intercept (i.e. heterogeneity of habitat effects amongst fields).

Response variable	Models $\Delta_i < 2$	Δ_i	w_i	df	df.r	R^2m	R^2c	
Carabids	Best model	HP2	0	0.55	16	732	0.03	0.64
	Alternative models	HP1	1.17	0.31	14	734	0.03	0.64
Carabid richness	Best model	P	0	0.57	7	730	0.01	0.31
	Alternative models	N	0.90	0.36	5	732	0	0.30
Spiders	Best model	HP2	0	0.89	16	732	0.21	0.47
	Alternative models	-						
Spider richness	Best model	P	0	0.92	7	730	0.07	0.11
	Alternative models	-						
Staphylinids	Best model	HP2	0	0.37	16	732	0.01	0.50
	Alternative models	Nh	0.16	0.37	11	737	0	0.50
		H	1.99	0.14	12	736	0	0.50
Harvestmen	Best model	HP1	0	0.56	14	734	0.27	0.56
	Alternative models	HP2	1.08	0.34	16	732	0.26	0.55
Slugs	Best model	HP2	0	0.83	16	719	0.21	0.74
	Alternative models	-						
Predation	Best model	HP2	0	0.97	15	709	0.28	0.55
	Alternative models	-						
Compared models	HP2: Habitat*Period + (Habitat Year/Field/Transect) HP1: Habitat + Period + (Habitat Year/Field/Transect) H: Habitat + (Habitat Year/Field/Transect) DP2: Distance*Period +(Distance Year/Field/Transect) DP1: Distance+Period +(Distance Year/Field/Transect) D: Distance +(Distance Year/Field/Transect) Ph: Period +(Habitat Year/Field/Transect) Pd: Period +(Distance Year/Field/Transect) P: Period +(1 Year/Field/Transect) Nh: 1+(Habitat Year/Field/Transect) Nd: 1+(Distance Year/Field/Transect) N: 1+(1 Field/Year/Transect)							

3.3.3. Distance effects on arthropods, slugs and predation rates within cropped area

In the third analysis, “Distance within crop”, which focussed only on the cropped area, we found evidence that both the Distance from the strip and the sampling Period had strong effects on the activity-density of harvestmen (DP1 with $w_i = 0.67$, no alternative model, Table 4), with their activity-density in the crop increasing as distance from the strip increased from S to 8L (Fig. 10f).

For carabids, spiders and slugs’ activity-density, and spider family richness, the model with the Period only was the best one (P, Table 4), revealing marked seasonal patterns in the crop (Fig. 10), with peaks of activity-density during the S period for slugs and the 4L period for carabids, and a continuous increase from S to 8L period in spiders’ activity-density and family richness. Alternative models for the activity-density of carabids, spiders and slugs included Distance (DP1 or DP2, Table 4), but the effect of distance was weak and not significant (see Appendix A), which is consistent with our observations that their distribution was quite homogeneous within the crop (Fig. 10).

The best models for carabid species richness and staphylinids activity-density were the null model with very high weights (N with both $w_i = 98$, Table 4), a finding consistent with our field observations of low variations in time and space within the cropped area (Fig. 10).

Finally, the best model for the predation rates was the model with Period only (P, $w_i = 0.52$) giving evidence of temporal increase of predation in the cropped area, and the alternative model included also Distance with a close weight (DP1 with $w_i = 0.42$) giving a support for an additional effect of distance (however, not significant, see Appendix A). Indeed, we observed a gradient of decreasing predation rate as distance from the strip increased from 10 m to 50 m (0 m was excluded from this analysis), in combination with an increase of predation rates from S to 8L sampling periods (Fig. 10h).

For this third analysis, models for spiders, harvestmen, slugs and predation explained between 11 % and 23 % of the variance. The alternative model for slugs and predation had a slightly higher marginal R^2 than the best model, indicating that their fixed effects explained more variation in data (Table 4). Other models explained only a low proportion of the variance.

Table 4: Results of the “Distance within crop” analysis for effect of the distance into the crop regarding potential spillover. The response variable was “carabids”, “carabid richness”, “spiders”, “spider richness”, “staphylinids”, “harvestmen”, “slugs” or “predation rate”. Names of the animals refer to their activity-density. The best fitted model with a $\Delta_i = 0$ (in bold) and alternative models within an envelope of Δ_i of 2 are presented for every response variable, with their Akaike weight (w_i), degrees of freedom (df) and residual degree of freedom (df.r), marginal and conditional R^2 values (R^2_m and R^2_c). Terms like (1 | Year/Field/Transect) indicate random intercept and (Distance | Year/Field/Transect) indicate random slope and intercept (i.e. heterogeneity of distance effects amongst fields).

Response variable	Models $\Delta_i < 2$	Δ_i	w_i	df	df.r	R^2_m	R^2_c	
Carabids	Best model	P	0	0.61	13	627	0.02	0.63
	Alternative models	DP1	1.55	0.28	14	626	0.02	0.63
Carabid richness	Best model	N	0	0.98	5	626	0	0.32
	Alternative models	-						
Spiders	Best model	P	0	0.65	13	627	0.18	0.45
	Alternative models	DP1	1.85	0.26	14	626	0.18	0.45
Spider richness	Best model	P	0	0.71	13	618	0.08	0.13
	Alternative models	-						
Staphylinids	Best model	N	0	0.98	5	635	0	0.49
	Alternative models	-						
Harvestmen	Best model	DP1	0	0.67	14	626	0.22	0.49
	Alternative models	-						
Slugs	Best model	P	0	0.55	13	617	0.11	0.54
	Alternative models	DP2	1.60	0.25	16	614	0.13	0.56
Predation	Best model	P	0	0.52	12	627	0.23	0.57
	Alternative models	DP1	0.42	0.42	13	626	0.24	0.57
Compared models	DP2: $X \sim \text{Distance} * \text{Period} + (\text{Distance} \text{Year/Field/Transect})$ DP1: $X \sim \text{Distance} + \text{Period} + (\text{Distance} \text{Year/Field/Transect})$ D: $X \sim \text{Distance} + (\text{Distance} \text{Year/Field/Transect})$ P: $X \sim \text{Period} + (\text{Distance} \text{Year/Field/Transect})$ Nd: $X \sim 1 + (\text{Distance} \text{Year/Field/Transect})$ N: $X \sim 1 + (1 \text{Year/Field/Transect})$							

3.4. Discussion

3.4.1. The margin and the strip as shelters for arthropods and slugs

We did not record significant differences between the activity-density of beneficial ground-dwelling arthropods in the cover crop strip and in the field margin. However, confirming our first hypothesis, we generally found higher carabid and spider activity-density in the strip than in the field margin. Our results are consistent with previous studies, which demonstrated that vegetation strips are quickly colonized during the first years of establishment (Pywell et al., 2005) and that old field margins and newly established flower strips support similar levels of arthropod abundance (Boetzel et al., 2020; Fusser et al., 2017; Schmidt-Entling and Döbeli, 2009) and community composition (Collins et al., 2003b). The observed trend toward higher activity-density of carabids and spiders in the strip corroborates other studies that found that flower strips (Campbell et al., 2019; Denys and Tschardtke, 2002; Pecheur et al., 2020) and mid-field vegetation strips (Thomas et al., 1991) can host higher abundance of arthropods than perennial grassy margins. Besides the age of the habitat, the higher availability of flower resources in the cover crop strip and, in particular, the presence of phacelia (Denys and Tschardtke, 2002), which can attract flying insects and thus predatory arthropods, can explain the globally higher activity-density in the strip. Field margins are also potentially more exposed than strips to disturbances such as mowing which can negatively impact beneficial arthropods (Schmidt-Entling and Döbeli, 2009).

In our study, the species richness of carabids and number of spider families was similar in the strip and the margin. This result is consistent with previous studies, which demonstrated that species richness of carabids (Fusser et al., 2017) and spiders (Schmidt-Entling and Döbeli, 2009) does not vary within the type of vegetation strip or margin. In contrast, Pecheur et al. (2020) found that carabids species richness was lower in perennial margins compared to annual strips.

Concerning pests, we observed that the strip hosted a higher activity-density of slugs than the margin. As the strip is located in an area of the field which is normally cultivated, this corroborates the statement from Fusser et al. (2017) that *Deroceras reticulatum* (the main species recorded in our study) is adapted to cultivated soils and depends less on perennial undisturbed habitats, such as field margins, than other slug species (e.g. *Arion lusitanicus*), and thus can be easily found in cropped or recently sown areas such as our cover crop strip.

3.4.2. The strip as a biodiversity reservoir during spring

We found evidence that the strip hosted higher activity-density of carabids, spiders and slugs than the cropped area during maize growth, which confirms our second and third hypotheses that the strip constitutes a reservoir for natural enemies as well as slugs within the field. This hypothesis was based on similar results from several studies that compared flower strips and adjacent crops (Frank, 1998; Haaland et al., 2011; Meek et al., 2002) or mid-field vegetation strips in rye (Kujawa et al., 2020), wheat (Lee et al., 2001) or maize (Carmona and Landis, 1999). However, few other studies have found activity-density similar in vegetation strips and crops for carabids (Aviron et al., 2007) and for spiders (Balmer et al., 2013). Concerning temporal patterns, we noticed that the activity-density of spiders first increased in the mid-field strip and then gradually increased in the cropped area, similarly to Lemke and Poehling's (2002) observations.

In this study, prior to maize cultivation, the strip was part of a winter cover crop, which can be an overwintering habitat for many arthropods (Pywell et al., 2005). Upon termination of the winter cover crop, the strip remained and probably acted as a refuge zone for carabids, spiders and slugs by providing them a suitable habitat within the cultivated field, which was subjected to more adverse conditions during the maize cultivation (Landis et al., 2005). Disturbances such as engine passages and hoeing (Rowen et al., 2020) or herbicides applications (Lee et al., 2001) can lead some carabids and spiders to take refuge in semi-natural habitats close to fields (Lemke and Poehling, 2002; Tschardt et al., 2005) and potentially increase their mortality, thereby reducing arthropod populations within the cropped area. In addition, the denser, higher and botanically more diverse vegetation of the strip probably provided more suitable conditions for arthropods than bare ground (Ganser et al., 2019; Martin et al., 2019; Schaffers et al., 2008) as well as for slugs. The high density of vegetation in the strip most likely created a more stable microclimate in terms of temperature and humidity. It also may have provided higher organic matter content on the soil surface that can significantly increase the abundance of slugs and collembolans, which are important prey for spiders and carabids (Norris et al., 2016). The flower resources of the strip also attracted many flying insects which are potential prey for arthropods (González-Chang et al., 2019; Holland et al., 2016) and thus may also contribute to their population growth (Schmidt-Entling and Döbeli, 2009).

In our experiment, a similar number of carabid species and spider families were found in the two habitats. Similarly, Kujawa et al. (2020) did not detect any differences in carabid and spider richness between mid-field strips and the adjacent crops. However, a large number of studies have found evidence that carabid and spider richness is higher in many types of uncropped habitats than in

crops (Aviron et al., 2007; Balmer et al., 2013; Ditner et al., 2013; Frank and Reichhart, 2004; Pfiffner and Luka, 2000).

3.4.3. Dispersal of arthropods into maize crop: edge effect is less predictable than habitat effect

Results from our analyses show that the habitat type better explains the distribution of ground-dwelling arthropods and slugs than the distance from an uncropped habitat into the field. This finding is consistent with other studies showing that variations of abundance and diversity of predatory arthropods within a field are mainly influenced by the differences of habitat created by a vegetation patch or an uncropped element, rather than the distance from these elements (Menalled et al., 2001; Schellhorn et al., 2014; Seidl et al., 2020).

Results from the present study did not confirm our hypothesis that arthropod activity-density in the cropped area would decrease with increasing distance from the strip. Overall in the literature, even if a general pattern of emigration of cumulated arthropods from a vegetation strip toward the adjacent crop is sometimes observed (Boetzl et al., 2020; Thomas et al., 1991), there is often no evidence of an edge effect (i.e. effects of the distance) for separated groups of ground-dwelling arthropods from a recently implemented vegetation strip (Balmer et al., 2013; Boetzl et al., 2020; Kujawa et al., 2020; Woodcock, 2005).

However, we found a trend of higher carabid activity-density closer to the strip. Some previous studies have also reported distance-driven distribution patterns, but these results have been contradicted by other studies. These disparate findings may be explained in part by differences in the crop types and field management approaches used in the studies, and this variation in experimental design makes drawing general conclusions difficult. In contrast with our results, some other studies observed more carabids towards the centre of fields, with activity-density primarily linked to the presence of a few dominant species (Al Hassan et al., 2013; Boetzl et al., 2020). Concerning staphylinids, previous studies found higher activity-density at the farthest sampling point from a mid-field strip, indicating the possible influence of emigration from the perennial field margin (Boetzl et al., 2020; Collins et al., 2002; Thomas et al., 1991). With regards to spiders, two studies found higher activity-density close to the mid-field strip (Boetzl et al., 2018; Kujawa et al., 2020).

The different arthropod groups and the different species within a group, are not expected to use habitats in the same way, but rather according to their ecological preferences (Collins et al., 2002; Marrec et al., 2015). For example, species living mainly in semi-natural habitats may be attracted

to crops to hunt prey but will not be able to settle in the crop, while other predators have good adaptation ability and are more able to change habitat depending on available resources (Tscharntke et al., 2007). On the other hand, important predatory carabids living and overwintering in crops are more adapted to open habitats and are negatively impacted by the presence of semi-natural habitats in the landscape, which act as barriers to movement (Aviron et al., 2018; Fahrig et al., 2015). Indeed, it appears that there is no generalizable statement regarding ground-dwelling arthropods' emigration patterns into crops, due to their specific food requirements (Boetzl et al., 2018; Gallé et al., 2019; Gayer et al., 2019), size, and dispersal ability (Gallé et al., 2019; Lemke and Poehling, 2002; Pecheur et al., 2020; Schmidt-Entling and Döbeli, 2009).

Furthermore, the immigration of a population can happen in a very short time period (Schellhorn et al., 2014), making the visualization of an activity-density gradient impossible to observe at our chosen sampling periods. In addition to time scale, spatial scale may also have influenced our results. The distance travelled from the strip by some ground-dwelling arthropods can be less than 10 m (Thomas and Marshall, 1999) or farther than 50 m (Menalled et al., 2001), but this factor was not captured in our sampling.

Regarding carabid species and spider family richness, we did not find that they were affected by distance from the strip, and were quite homogeneous throughout the investigated cropped surface. This finding could indicate that the number of species is similar in these two habitats, regardless of whether community composition is identical. Contrary to this, other studies reported that species richness of carabids (Balmer et al., 2013; Boetzl et al., 2020, 2018) and spiders (Kujawa et al., 2020) negatively correlated with distance from a vegetation strip.

Finally, regarding slugs' distribution, we found fewer slugs in the crop than in the strip, even in samples taken at close proximity to the strip (10 m), which validates our third hypothesis assuming that the strip was a suitable habitat for slugs and that we would not record a distance driven pattern of slugs in the cropped area. Vegetation strips in field margins can be a source of slugs for adjacent crops (Marshall and Moonen, 2002), which can lead to increased populations and thus crop damage in nearby rows but generally limited to no more than 1 m from mid-field strips (Tscharntke et al., 2005). Frank, (1998) described dispersion patterns for *D. reticulatum* and showed that their presence was not increased by an adjacent strip. This could explain why we did not find increased activity-density at 10 m from the strip in either *D. reticulatum* or other slug species.

3.4.4. Predation rate is enhanced by the strip

The predation rate was far higher in the strip than in the cropped area. The main explanation of this difference is the presence of floral resources in the strip, which can increase abundance of many prey that attract generalist predators (Bianchi et al., 2006). In addition, predation rate rises with the abundance and diversity of predatory arthropods, which increase with greater quality and quantity of agroecological infrastructure (Badenhausser et al., 2020).

Although we did not find that ground-dwelling arthropods were more abundant in the cropped area close to the strip, our study revealed that predation rates in the cultivated areas decreased as distance from the strip increased, a result that supported our fourth hypothesis. This result is in line with Albrecht et al. (2020), who demonstrated that flower strips can lead to a 16 % increase in pest control service for adjacent crops, and that this service decreases with distance from the strip. As in our study, Woodcock et al. (2016) showed that natural pest control service declined with distance from the crop edge, even if predator densities did not show any distance driven pattern. Although distance of the spillover (Tscharntke et al., 2007) and abundance and richness of beneficial arthropods (Dainese et al., 2019) together are important factors to increase biocontrol, increased predation also depends on predators' functional diversity (Badenhausser et al., 2020). Indeed, according to Rusch et al. (2015), functional diversity of predators better explains the variation within predation rates than predator activity-density or richness. Analyses of community species' composition and ecological trait distribution appear to be complementary, a finding that will be the subject of future work.

3.5. Conclusion

The results of our study indicate that preserving a strip of winter cover crop within maize cropping systems can potentially enhance pest regulation services without generating disservices linked to slug pests. Indeed, the vegetation of cover crop strips provides shelter and food resources for many ground-dwelling arthropods, which are important natural enemies of pests. Even if an edge effect on these ground-dwelling arthropods into the crop area was not demonstrated, we observed that predation rate increased in the adjacent maize crop. Our innovative practice to preserve a mid-field cover crop strip can be an alternative to sown flower strips in fields which, despite their high efficiency for biodiversity and ecosystem services enhancement, have higher implementation costs and management requirements. A better understanding of the movement and distance of spillover of the main predator species involved in pest regulation, and the quantification of this ecosystem service would be important to ensure the efficiency and adoption of this innovative practice.

Authors' contributions

C.T, A.F., A.R. designed the study; C.T and A.R. conducted fieldwork; A.R. identified carabids and spiders; C.T. and V.T. analysed data; C.T. wrote the first draft of the manuscript. All authors revised the manuscript and gave final approval for publication.

Acknowledgments

We thank Lucile Toniutti, Thomas Lhuillery, Adeline Cadiergues and Manon Bouvier for their technical assistance, Sandrine Leblond for the support to the project development, and Sidney Madsen for kindly reviewing the English language. We would like to thank the farmers of the study sites for allowing us to experiment with the practice on their fields. This work was funded by the Sustainable Agriculture team of BASF France division Agro and by Isara.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Résumé du chapitre 3

Rappel des objectifs et hypothèses

L'objectif principal de ce premier chapitre de résultats est d'évaluer l'effet des bandes de couvert d'interculture sur le spillover des arthropodes rampants (carabes, araignées, staphylins et opilions), et leur activité de prédation dans la zone cultivée en maïs. Les bénéfices attendus étaient d'augmenter la surface des habitats non cultivés favorables aux arthropodes rampants à l'intérieur de la parcelle, et ainsi favoriser leur dispersion dans la zone cultivée en maïs. De plus, ce chapitre présente la surveillance qui a été réalisée sur les limaces, principal ravageur du maïs dans notre zone d'étude, et a pour objectif de définir si la pratique expose le maïs à un risque accru de dégâts par les limaces. Nous avons émis les hypothèses suivantes :

- i) L'abondance et la richesse des arthropodes seraient similaires dans la bande et dans la bordure du champ ;
- ii) La bande, en tant qu'habitat non perturbé au milieu de la culture, accueillerait plus d'arthropodes que la zone cultivée et leur activité-densité dans la zone cultivée diminuerait avec l'augmentation de la distance de la bande (effet de bordure indiquant un potentiel spillover) ;
- iii) La végétation dense de la bande formerait un habitat favorable aux limaces, mais sans favoriser leur dispersion dans la culture ;
- iv) Les taux de prédation, et donc le potentiel service de régulation des ravageurs, serait plus élevé là où les arthropodes sont plus nombreux, c'est-à-dire dans la bande et dans les zones cultivées à proximité de la bande.

Matériel et méthodes mobilisés

Pour vérifier ces hypothèses, 12 bandes ont été suivies lors de leur première année de mise en place sur 12 parcelles agricoles, en 2019 et 2020. Dans chaque parcelle, trois types de dispositifs ont été disposés dans la bande, la culture à différentes distances de la bande (10 m, 25 m, 50 m), et dans la bordure du champ connectée à la bande :

- Des pièges Barber, pour réaliser le suivi des carabes, araignées, staphylins et opilions ;
- Des pièges à limaces, pour réaliser le suivi des limaces ;
- Des proies sentinelles sous forme de chenilles artificielles, pour établir des taux de prédation.

Trois périodes de relevé correspondant à des étapes clés de la culture ont été conservées pour réaliser les analyses statistiques de ce chapitre : le relevé S au moment du semis du maïs, le relevé

4L correspondant au stade quatre feuilles du développement du maïs, et le relevé 8L correspondant au stade huit feuilles du maïs. Ces trois relevés couvrent les stades les plus sensibles du développement du maïs, et couvrent la majeure partie de sa croissance. Les périodes de relevé initiale (IS, avant la destruction du couvert d'interculture) et finale (FS après la récolte du maïs) ont été néanmoins utilisées dans les représentations graphiques comme repères pour observer l'évolution globale des paramètres suivis. Les données ont été analysées à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes pour déterminer l'effet de la période de relevé, de l'habitat (bande, culture ou bordure de champ), et de la distance à la bande (10 m, 25 m, 50 m) sur :

- L'activité-densité des carabes, araignées, staphylins, opilions et limaces ;
- La richesse spécifique des carabes ;
- Le nombre de familles d'araignées ;
- Les taux de prédation.

Résumé des résultats

Les résultats montrent que l'activité-densité des arthropodes rampants suivis, ainsi que la richesse des carabes et araignées, étaient similaires dans la bande et dans la bordure du champ, confirmant notre première hypothèse. Nous avons également démontré que la bande abritait une plus grande activité-densité de carabes et d'araignées que la zone cultivée pendant la croissance du maïs, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle la bande constitue un réservoir pour les ennemis naturels. Néanmoins, nous avons trouvé un nombre similaire d'espèces de carabes et de familles d'araignées dans les trois habitats. Concernant les dynamiques temporelles, nous avons remarqué que l'activité-densité des araignées augmentait d'abord dans la bande, puis augmentait progressivement dans la zone cultivée. Les résultats de nos analyses montrent que, dans la parcelle, le type d'habitat (bande ou culture) est plus prédictif que la distance à la bande (de 0 à 50 m) pour la répartition spatiale des arthropodes rampants et des limaces. Nous avons donc isolé et analysé les données récoltées dans la zone cultivée uniquement afin d'analyser l'effet de la distance à la bande. Aucun effet de bordure clair n'a été observé sur l'activité-densité ou la richesse des arthropodes, même si une présence légèrement plus importante de carabe à 10 m de la bande a été détectée. Ainsi nos résultats ne confirment pas l'hypothèse selon laquelle l'activité-densité des arthropodes suivis dans la zone cultivée diminuerait avec l'augmentation de la distance à la bande. Concernant les limaces, nos résultats montrent qu'elles sont significativement plus nombreuses dans la bande que dans la bordure du champ et la zone cultivée, même dans les échantillons prélevés à proximité de la bande (10 m), ce qui valide notre troisième hypothèse. Enfin, les taux de prédation étaient beaucoup plus élevés dans la bande que dans la bordure du champ et la zone

cultivée. Bien que nous n'ayons pas constaté que les arthropodes rampants étaient plus abondants à proximité de la bande, notre étude a révélé que les taux de prédation dans les zones cultivées diminuaient à mesure que la distance à la bande augmentait, validant malgré tout notre quatrième hypothèse.

Portée des résultats pour la thèse

Ces premiers résultats montrent les effets bénéfiques de la pratique sur les populations d'ennemis naturels épigés. La bande de couvert conservée a permis d'offrir une zone de végétation peu perturbée, haute et dense, créant un microclimat qui a sûrement été favorable aux arthropodes rampants étudiés, ainsi qu'aux limaces. La présence de plantes fleuries dans la bande apporte des ressources complémentaires (e.g. des graines pour les carabes granivores) et pourrait avoir attiré de nombreux insectes, attirant à leur tour des arthropodes prédateurs dont ils sont les proies. Dans le maïs, aucun effet de bordure clair indiquant un spillover n'a été détecté, cependant les taux de prédation étaient plus élevés à proximité de la bande. Cette augmentation de la prédation peut être en lien avec des espèces ou groupes d'espèces en particulier au sein des communautés d'arthropodes rampants, par exemple chez les carabes qui étaient globalement plus nombreux, et pour qui un léger effet bordure a pu être détecté. En conséquence, une analyse de la composition de la communauté des carabes, à l'échelle des espèces, et de la distribution de leurs traits écologiques semble nécessaire pour compléter nos résultats, et identifier les espèces ou traits favorisés dans les différentes zones échantillonnées. Pour conclure, les résultats de ce chapitre indiquent qu'une bande de couvert d'interculture conservée au sein d'une culture de maïs a du potentiel pour augmenter la fourniture des services de régulation des ravageurs, sans générer de disservices liés aux limaces.

Chapitre 4

*Effet des bandes de couvert
d'interculture sur les communautés de
carabes et la distribution de leurs
traits de vie dans les parcelles de maïs*



Photographie par Anthony Roume

4. In-field cover crop strips support carabid communities and shape the ecological trait repartition in maize fields

Coralie Triquet¹, Anthony Roume¹, Alexander Wezel¹, Vincent Tolon¹, Aurélie Ferrer¹

¹Agroecology and Environment Research Group, ISARA, 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon, France

This chapter is an original paper in preparation for the Journal of Applied Ecology.

Abstract

The protection and enhancement of biodiversity in agroecosystems is an all-important challenge of the agroecological transition, in order to mitigate the negative effects of agricultural intensification and increase ecosystem services such as pest and weed seed regulation in crops. These regulation services depend for a large part on the capacity of agroecological practices and infrastructures to increase the presence of arthropod key species or functional traits in in-field arthropod communities. We investigated the effects of a mid-field cover crop strip on the carabid communities and their ecological traits distribution in conventionally managed maize fields. We sampled carabids in cover crop strips, in the adjacent cropped areas at different distances from the strips, and in the grassy field margins of 12 experimental fields. We compared the species composition of communities from these sampled zones, and investigated the temporal and spatial evolution of the distribution of three ecological traits: diet, wing status and body size. We found that the field margin, the cover crop strip and the cropped area had a significantly different community composition, with some species recorded mostly or only in the strip, indicating that such a strip could support carabid species and increase local species richness from the first year of establishment. The activity-density of the two most abundant species in the cropped area, *P. cupreus* and *P. melanarius*, was particularly high in the cropped proximity of the strip, suggesting an edge effect. Predator carabids dominated all communities, but phytophagous and smaller carabids seemed associated with the cover crop strip and field margin, while polyphagous and larger carabids were associated with the cropped area. In the cropped area, the proportion of small carabids was higher in the vicinity of the strip. *Synthesis and application.* Our results suggest that carabids communities are shaped by the habitat type at the field scale, but the influence of such agroecological infrastructures on communities of adjacent crops is minor beyond a distance of 10

meters. However, overall species abundance showed to be increased and thus potentially providing enhanced pest and weed seed regulation.

Keywords

Carabidae, mid-field vegetation strip, winter cover crop, edge effect, ecological traits, pest regulation, conservation biological control

4.1. Introduction

Biodiversity loss has been recorded in the last years, with the entomofauna being particularly endangered (Didham et al., 2020; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Wagner, 2020). A recent review shows that 41 % of the insect species are now declining, and the extinction rate in worldwide insects' populations is estimated at 10 % of the total species these last 50 years (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). Agricultural activities are identified as one of the main drivers of this biodiversity loss (Seibold et al., 2019; Stoate et al., 2001) with the intensification of land use and the landscape simplification in agricultural landscapes (Holland et al., 2016). However, the primary role of the entomofauna and their associated ecosystem services provision (e.g. pollination, pest and weed regulation) for agricultural production have been widely demonstrated (Albrecht et al., 2020; Dainese et al., 2019). Therefore, conservation of their habitats is of high importance.

Decreasing disturbances and increasing plant diversity and semi-natural habitats inside and outside the agricultural production area is an efficient approach to mitigate the loss of this fauna (Ekroos et al., 2016). In this respect, agri-environmental schemes have been developed in the EU policies and proposed to farmers, aiming to address this challenge and increase biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes (Dainese et al., 2019). Among them, different agroecological infrastructures (AEI) are targeted such as vegetation strips. Generally placed at the edge of cropped fields, they have a particular interest for multiple ecosystem services, e.g. water regulation and purification, and prevention of soil erosion. Many studies have shown the attractiveness of vegetation strips for a large range of beneficial arthropods (Campbell et al., 2019; Holland et al., 2016; Kujawa et al., 2020), including pollinators when they contain flowers (Amy et al., 2018; Haaland et al., 2011). They can offer food resources, a shelter (Griffiths et al., 2008; Landis et al., 2005) and an overwintering habitat for ground-dwelling arthropods (Landis et al., 2000; Pywell et al., 2005), and thus are expected to deliver ecosystem services to adjacent cropping (Bianchi et al., 2013).

The effectiveness of ecosystems delivery by entomofauna from vegetation strips thus relies on the spillover of the beneficial arthropods into adjacent fields (Bianchi et al., 2006; Blitzer et al., 2012). Such spillover and the effect of AEI in general on the adjacent crops have been mainly investigated through the measurement of the abundance and richness of beneficial arthropods. Some studies showed such spillover effect (Gayer et al., 2019; Woodcock et al., 2016), but in others this could not be clearly observed (Kujawa et al., 2020). Indeed, little is known about this process, and particularly about the impact of AEI on the composition and the ecological trait distribution of arthropod communities in adjacent fields at different distances from the AEI (Boetzel et al., 2018;

Gallé et al., 2020; Gayer et al., 2019; Pecheur et al., 2020). Yet, studies pointed out that taxonomic and functional diversity of natural enemies plays a crucial role to enhance and maintain natural pest control and weed regulation in crops (Rusch et al., 2015). Carabids have been particularly studied as they have a high contribution to pest and weed regulation in arable crops (Bohan et al., 2011; Kulkarni et al., 2015). This contribution is driven by their feeding characteristics and dispersal ability, of which ecological traits such as body size, diet and wing status give an indication (Bertrand et al., 2016; Emmerson and Raffaelli, 2004). For example, smaller species with a higher dispersal ability seem more capable to penetrate into cropped areas and consume pests in the centre of fields, while larger predatory carabids are able to consume a higher amount of pests and bigger prey, but may also feed on smaller predators resulting in intra-guild predation (Rusch et al., 2015; Williams et al., 2010). Thus, the effect of AEI on carabids community composition and more particular on their traits repartition will have an impact on the ecosystem services delivered in the adjacent crop, and with this on the functionality of the AEI.

Beyond the lack of knowledge about their functionality, vegetation strips and wildflower strips remain poorly adopted in France because of technical and economic constraints such as the additional working time and costs needed for implementation and maintenance (Uyttenbroeck et al., 2016). Agroecological practices such as integration of AEI, if they are based on common practices and easy to implement in existing cropping systems, can be easily adopted by farmers (Pearsons and Tooker, 2017; Pe'er et al., 2017). For example, maintaining a strip of a previous winter cover crop in the middle of a spring crop has been recently documented and showed potential for ground-dwelling arthropods support and the enhancement of predatory activities in maize fields (Triquet et al., 2022). However, the effects of such mid-field cover crop strips on the composition of carabid communities and the distribution of their ecological traits remain to be explored. In this study, we tested these effects for the first year of implementation of mid-field cover crop strips, and comparing the results with the community composition and distribution of ecological traits in permanent grassy field margins. We hypothesized that the strip, by providing an uncropped habitat in the middle of the field, could carry a carabid community and traits distribution patterns reflecting a mix between the species from the surrounding cropped area and the permanent field margin. We also hypothesized an edge effect around the strip within the cropped area due to spillover or attractiveness of some species. We therefore predicted that:

1. The carabid community in the preserved cover crop strip is composed of a mix of some species from the cropped area and the permanent field margin, with activity-densities in the same order of magnitude;

2. In the cover crop strip, the distribution of ecological traits of carabids reflects the combination of the ecological traits of the field margin and of the cropped area, and evolves during the season towards a margin-like ecological trait distribution;

3. In the cropped area, distance from the strip influences the carabid community composition and the spatial distribution of their ecological traits, in particular the trait distribution in the close proximity to the cover crop strip will have some common points with the cover crop strip, due to spillover or aggregation of some species.

4.2. Materials and methods

4.2.1. Experimental design

The field trials took place on 12 conventionally managed fields, on commercial farms located in the region Auvergne-Rhône-Alpes (France), in the Rhône, Ain, Isère and Drôme districts. The climate in the study area is temperate semi-continental with Mediterranean influence during summer. The fields were located in landscapes dominated by conventional specialized arable cropping systems and mixed crop livestock systems. Field experiments were conducted on five maize fields in 2019 and seven maize fields in 2020, which size ranging from 1.1 to 5.7 ha. No insecticides were applied on the fields during the experiment.

In the middle of each field, a strip of 5 m width and 110 m length of the previous winter cover crop sown in autumn the year before was preserved, and remained uncultivated and not mowed during the whole maize cultivation cycle, from sowing in April-May to harvest in October. This strip was connected to a grassy field margin (Fig. 11). The vegetation of the strip was composed of a commercial cover crop mixture sown with 37.5 % ray grass (*Lolium multiflorum*, in 2019) and/or rye (*Secale cereal*, in 2020), 35 % Crimson clover (*Trifolium incarnatum*, in 2019) or Alexandria clover (*Trifolium alexandrinum*, in 2020), 15 % Turnip Rape (*Brassica rapa* subsp. *Oleifera*), and 12.5 % Phacelia (*Phacelia tanacetifolia*). The changes in the poaceae and clover species composition between 2019 and 2020 was necessary to adapt the practice to farmers' constraints and expectations.

4.2.2. Arthropod sampling and ecological traits

Carabids were monitored using pitfall traps (10 cm opening diameter, 15 cm depth, filled with of a 30 % propylene glycol solution with a drop of detergent) protected from rain by a plastic roof (Woodcock, 2005). The pitfall traps were placed in the cover crop strip, in the connected grassy field margin and in the cultivated area at 10 m, 25 m and 50 m from the strip (defined as the five

studied “zones” in the article). Traps were placed in and around the strip along three parallel transects as shown in Figure 11. There were in total five sampling periods: before winter cover crop ploughing (initial stage, IS), at the maize seeding (S), at the 4 leaves (4L) and 8 leaves (8L) stages of maize development, and after maize harvest (final stage, FS).

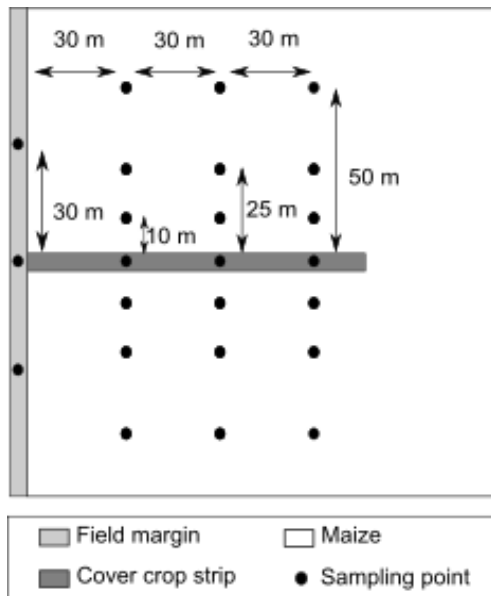


Figure 11: Sampling design of the field experiment. Each black dot represents a sampling point where a pitfall trap was installed.

Carabids were identified at the species level. We selected three ecological traits of carabids linked with their feeding and dispersal characteristics: diet (predatory, polyphagous, phytophagous), wing status (macropterous, dimorphic, wingless; giving indication of dispersal ability), body size (size classes: class A ≤ 5 mm, class B ≤ 10 mm, class C ≤ 15 mm, class D ≤ 25 mm and class E > 25 mm). These ecological traits were determined according to the available literature (Jeannel, 1942, 1941; Ribera et al., 2001).

4.2.3. Data analysis

We first explored graphically the activity-density variations of each species through sampling periods (IS, S, 4L, 8L and FS) in order to identify major changes in community compositions in the five sampled zones (margin, strip, 10 m, 25 m, 50 m). We conducted compositional dissimilarity analyses based on Bray-Curtis distances to assess the impact of site, sampling period and zone on the differences in community compositions. For this, analysis of similarity (ANOSIM) and Permutational analysis of variance (PERMANOVA) were conducted with 9999 permutations,

respectively using `anosim` and `adonis2` functions of the R `vegan` package (Faith et al., 1987; Warton et al., 2012). We selected the R value of ANOSIM analysis as an indicator of the dissimilarity between groups (from 0 to 1, 1 being the highest dissimilarity, R compares the mean of ranked dissimilarities between groups to the mean of ranked dissimilarities within groups). We used the R^2 values from the PERMANOVA models as quantification of the magnitude of change in communities among groups (explained by site, sampling period or zone). In addition, a pairwise PERMANOVA (multilevel comparison) analysis was conducted for the variable “zone” (Martinez Arbizu, 2020).

To detect the potential species significantly associated to groups of sites or zones, we computed indicator species analyses by calculating the Point Biserial correlation coefficient (De Cáceres and Legendre, 2009) with 9999 permutations, with the function `multipatt` from the R package `indicspecies` (De Cáceres et al., 2010). Each analysis was carried out using data from Initial Stage (IS) to Final Stage (FS), and for comparison was repeated using only data from the three sampling period during maize development (S, 4L, 8L) which are close in time (from April to beginning of July) and avoid the major changes occurring after IS and before FS: ploughing and maize harvest.

Analyses looking at ecological traits instead of species composition of community were then performed to explore a potential similar distribution and evolution in time of ecological traits in the different zones among sites. In order to assess the relations between environmental variables (sampling period and zone) and ecological traits of carabids, co-inertia RLQ analysis (Dray et al., 2014) was conducted with the `ade4` R package. A trajectory scatter plot was used for the visualization of the spatio-temporal evolution of traits distribution in carabid community. Data used were pooled by zones, by sampling periods, and by sites. A Monte Carlo `randtest` (9999 permutations, function `randtest` of `ade4` package) was computed to test the overall association between ecological traits and environmental variables. The fourth corner method was used to determine pairwise significant associations between ecological traits and environmental variables (Dray et al., 2014).

All statistical analyses were conducted using R, version 4.1.0 (R Development Core Team, 2021).

4.1. Results

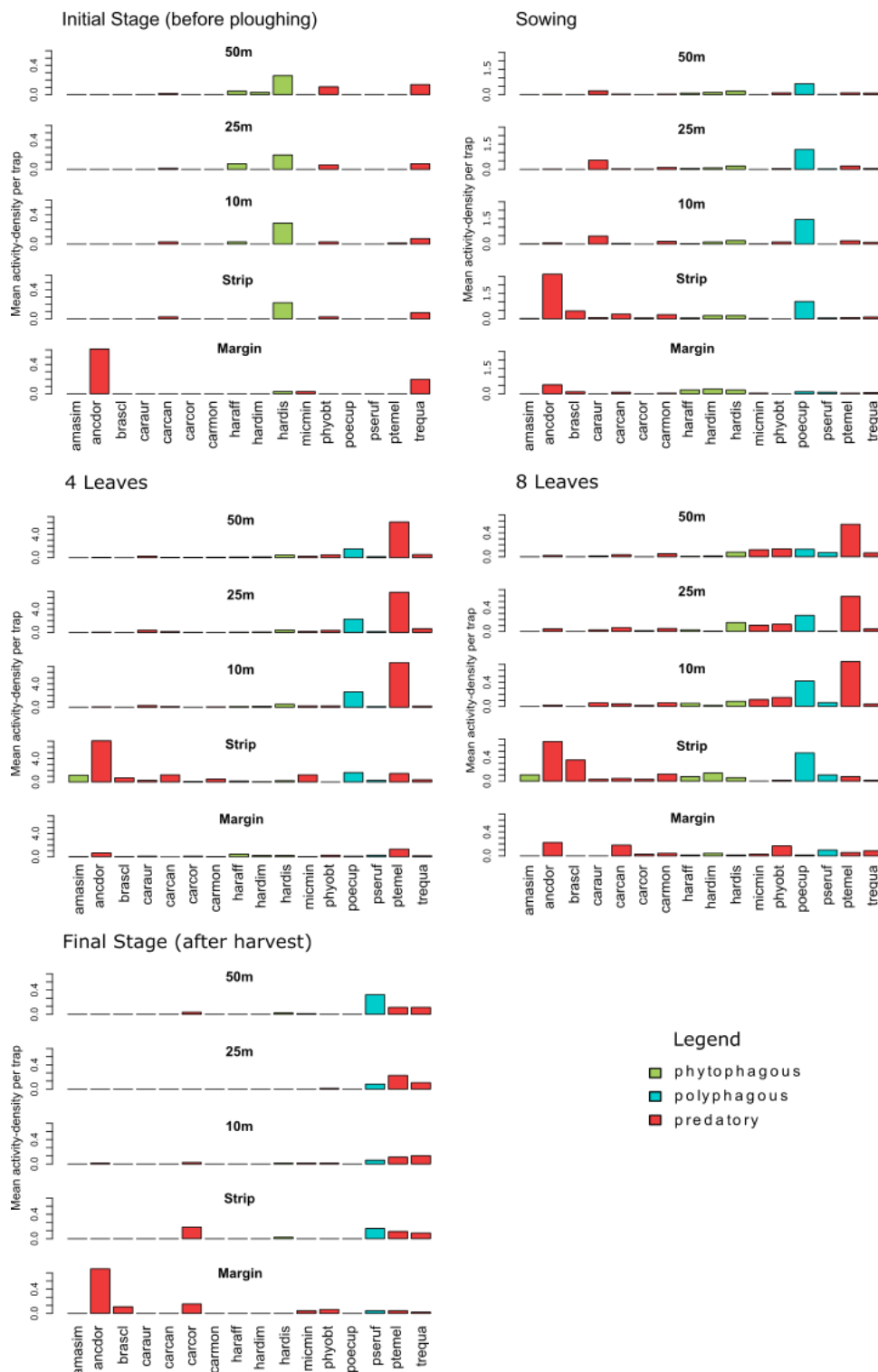


Figure 12: Mean activity-density per trap of the 15 main species (> 50 individuals) and *Amara similata* in the 5 zones, for each sampling period. Red bars represent predatory species, blue bars polyphagous species and green bars phytophagous species. Code names correspondence is available in Appendix B.

A total of 4162 carabids were sampled in the 1352 pitfall traps taken into account all sampling periods. In total, 76 different carabid species were collected. The three most abundant species were *Anchomenus dorsalis*, *Poecilus cupreus*, and *Pterosticus melanarius* (see complete list of carabid species in Appendix B). From the delimitation of the strip (i.e. from the “S” sampling period), the strip harboured 35 % *A. dorsalis* of total species abundance, 13 % *P. cupreus*, and 5 % *P. melanarius*, and in the cropped area there were 37 % *P. melanarius*, 20 % *P. cupreus* and 10 % *A. dorsalis*. In the grassy margin, we counted 23 % of *A. dorsalis*, 9 % of *P. melanarius* and 2 % of *P. cupreus*.

4.1.1. Community species composition

At the beginning of the experiment (IS), we could observe two distinct carabid communities: one in the margin and the other in the winter cover crop. Then, from the S sampling period, three different communities can be detected: in the margin, in the crop, and in the strip (the later with a mix of species present in the margin and in cropped area communities), which changed at 4L with the addition of carabid species (Fig. 12). The community composition was significantly different among zones ($p < 0.001$) and among sampling periods ($p < 0.001$, Table 5). The PERMANOVA analysis validated these significant effects ($p < 0.001$ for both zone and period) and indicated a significant interactive effect between zone and sampling period ($p < 0.001$ from IS to FS, $p < 0.001$ from S to 8L, Table 5), highlighting that the community composition among zones changed differently through time, even during the main maize growth period. The pairwise multilevel comparison showed that the community was not significantly different between the 3 sampling zones within the crop (10 m, 25 m, 50 m; Table 5).

Looking at indicator species analyses by groups of zones, *A. dorsalis* was significantly associated with the strip zone, ($p < 0.001$, Appendix C). It was indeed observed from IS sampling period in the margin, and then colonized during S also the strip where it became the most abundant until maize harvest (Fig. 12). *P. cupreus* was observed from S to 8L in the strip and in the cropped area, and was the most frequently found at 10 m from the strip. We further could observe a gradient of decreasing activity-density of *P. cupreus* from 10 m to 50 m from the strip in the cropped area (Fig. 12 ; Appendix D). This was validated by the indicator species analysis showing that *P. cupreus* was significantly associated with the “0 m + 10 m + 25 m” zone group (corresponding to strip and the closest part of the cropped area from the strip) ($p < 0.001$, Appendix C). *P. melanarius* was significantly associated with the “10 m + 25 m + 50 m” zone group (corresponding to the cropped area, $p < 0.001$ from IS to FS and $p < 0.001$ from S to 8L, Appendix C), and was observed from S to FS in the strip and the cropped area, with an important peak at 4L in the cropped area. As for *P. cupreus*, it was the most abundant at 10 m from the strip and with a gradient of decreasing activity-

density from 10 m to 50 m from the strip (Fig. 12 ; Appendix D). Finally, the genera *Harpalus* was sampled in all three zones but some species were only found in the strip and in the margin. Species from the genera *Carabus* were observed from S in the margin, and later mostly found in the strip at 4L sampling period. Other species such as *Brachinus scolpeta* and *Amara similata* were recorded mainly in the strip (Fig. 12, see Appendix B for the composition of the community), which were significantly associated only to the strip or the grassy margin (Appendix C).

The carabid community composition was significantly different between sites ($p < 0.001$), and the effect of site was stronger than the effect of zone or sampling period ($R = 0.269$ from IS to FS, $R = 0.340$ from S to 8L, Table 5). PERMANOVA analysis showed that the effect of the interaction between site and zone and between site and period were highly significant ($p < 0.001$, Table 5), indicating that the variation of community composition between zones and periods differed among sites, taking into account the full sampling period or only the main maize growing period. The indicator species analysis showed that 20 of the 76 species were significantly associated to one site only (the three main abundant species were not part of these 20 species), highlighting once again the strong effect of sites on community composition.

The R^2 outcomes of the PERMANOVA indicated that the site explained approximately 21 % of the community composition of carabids, and zone and sampling period together (with their interaction) explained only 6 % of the variations in the community (Table 5)

Table 5: Outcomes of ANOSIM, PERMANOVA and pair-wise PERMANOVA analyses on carabids community composition, with all sampling periods (IS to FS) or grouped for maize growth period (S to 8L). R value of ANOSIM analysis compares the mean of ranked dissimilarities between groups to the mean of ranked dissimilarities within groups. A low R value indicates closer community composition between groups. Significant results are in bold (p -value<0.05).

	Full period (from IS to FS)			During maize growth (from S to 4L)		
ANOSIM						
Site	R: 0.269 p-value: 1e-04			R: 0.340 p-value: 1e-04		
Period	R: 0.098 p-value: 1e-04			R: 0.041 p-value: 1e-04		
Zone	R: 0.060 p-value: 1e-04			R: 0.082 p-value: 1e-04		
PERMANOVA						
	df	R ²	Pr(>F)	df	R ²	Pr(>F)
Site	11	0.173	1e-04	11	0.214	1e-04
Period	4	0.049	1e-04	2	0.025	1e-04
Zone	4	0.032	1e-04	4	0.042	1e-04
Site:Period	41	0.124	1e-04	22	0.087	1e-04
Site:Zone	44	0.075	1e-04	44	0.096	1e-04
Period:Zone	16	0.024	1e-04	8	0.013	2e-04
<i>residual</i>	686	0.524		537	0.524	
<i>total</i>	806	1		628	1	
Pairwise PERMANOVA on Zone						
	R ²	p-value	R ²	p-value		
margin vs 0m	0.0103	0.04	0.021	0.01		
margin vs 10m	0.0401	0.01	0.044	0.01		
margin vs 25m	0.0406	0.01	0.050	0.01		
margin vs 50m	0.0279	0.01	0.028	0.01		
0m vs 10m	0.0359	0.01	0.053	0.01		
0m vs 25m	0.0378	0.01	0.060	0.01		
0m vs 50m	0.0295	0.01	0.045	0.01		
10m vs 25m	0.0014	1.00	0.001	1.00		
10m vs 50m	0.0047	0.37	0.006	0.38		
25m vs 50m	0.0039	0.81	0.007	0.16		

4.1.2. Ecological traits composition

The carabid communities were dominated by strictly predatory species in every habitat (68 % in the field margin, 72 % in the strip, and 65 % in the crop, see Figure 13). Cumulating the sampling periods from S to FS, the ecological trait distribution in the strip was more similar to the cropped area regarding the diet trait, but more similar to the margin regarding the morphological traits (wing status and body size, Fig. 13).

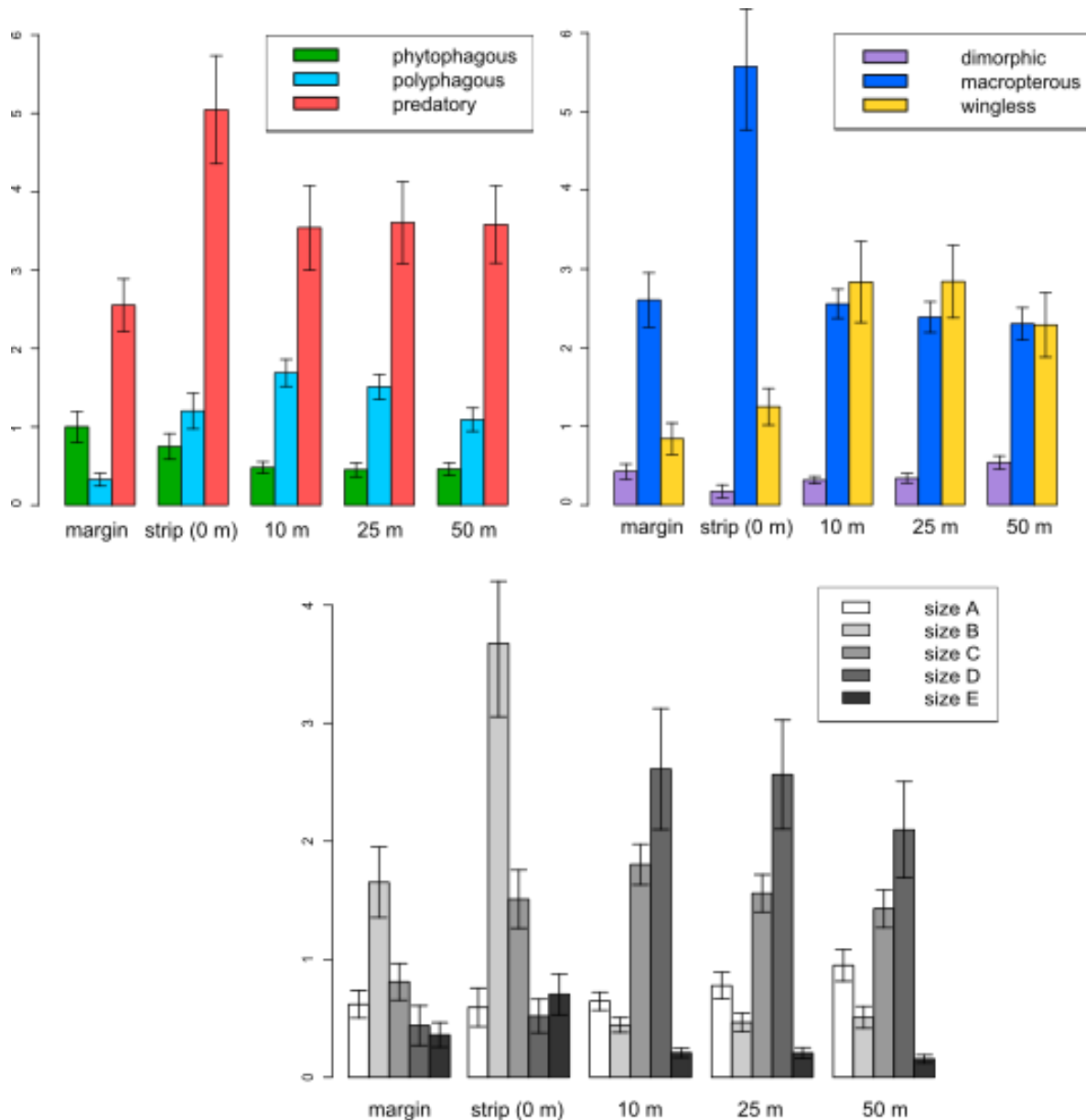


Figure 13: Mean activity-density by trap of carabids, grouped by ecological traits (diet, body size, wing status) in the five zones (strip, 10 m, 25 m, 50 m, margin). The activity-densities take into account all sampling periods with the preserved strip (from Sowing to Final Stage) and all experimental sites. Standard deviations are shown.

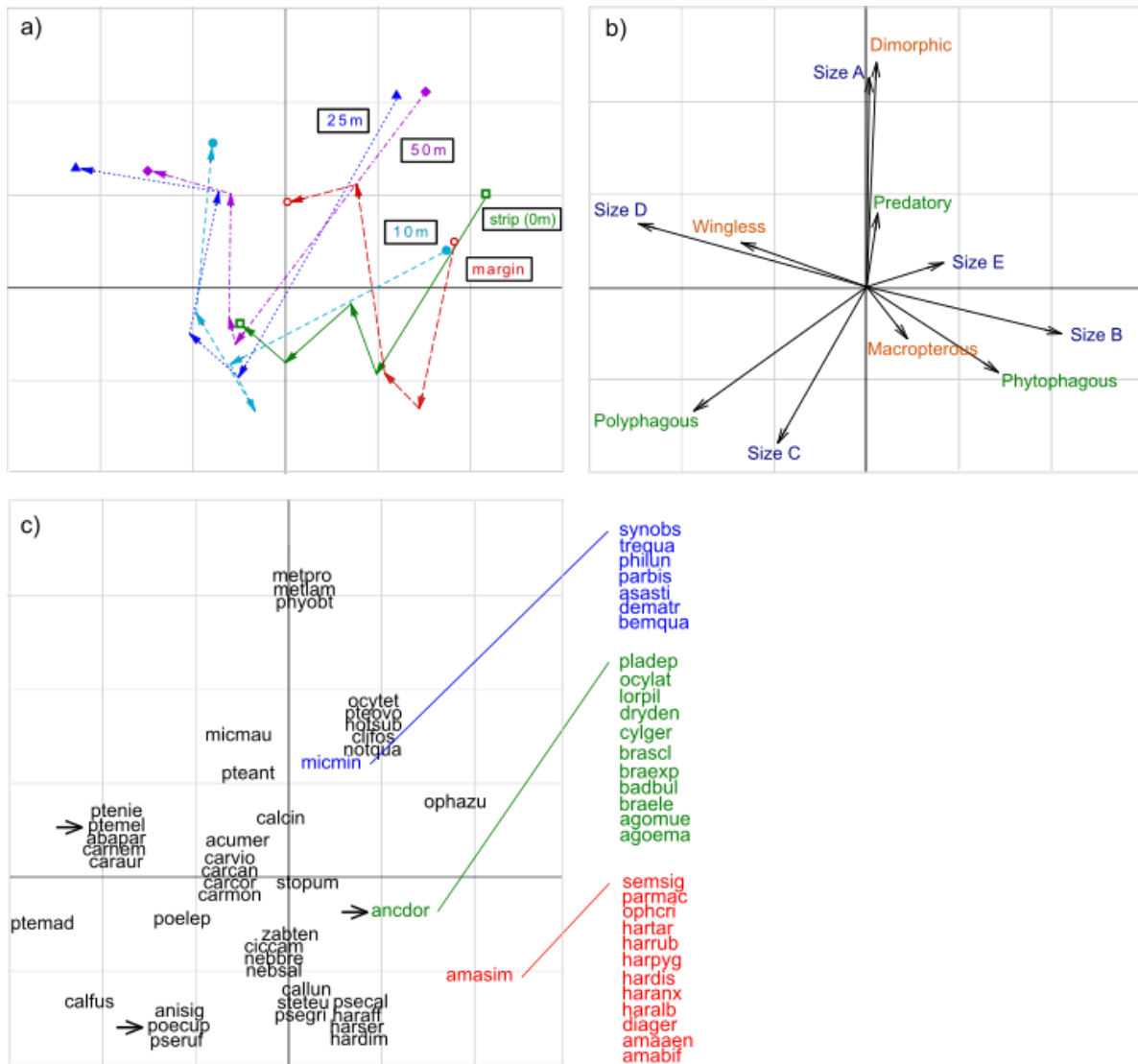


Figure 14: Ordination plot of the RLQ co-inertia analysis on carabids community, with a) trajectory scatter plot of each zone through time (IS, S, 4L, 8L and FS), b) ecological traits of carabids, and c) carabid species (code names correspondence see Appendix B). Note that by definition the RLQ analysis often highlights the traits that highly specific to a habitat or period (e.g. dimorphic, phytophagous or polyphagous), but the widespread traits appear to be non-discriminant (e.g. predatory, wingless or macropterous).

The RLQ analysis showed a significant overall association between ecological traits composition and environmental variables (Monte Carlo randtest, $p < 0.05$). The two first RLQ axes explained 74 % of the total inertia (47 % and 27 %, respectively).

At the initial stage (IS), the trait distribution was quite similar in every zone (top right part of scatter plot in Fig. 14a), with a specific presence of small dimorphic and phytophagous species (right part of scatter plot in Fig. 14b). This period was also characterised by a lower abundance of the medium sized (size C) and polyphagous species. At the beginning of maize growth (S and 4L), a shift appeared

in the cropped area (10 m, 25 m and 50 m) that hosted more medium sized and polyphagous species (bottom left part of Fig. 14a, b). This pattern also affected to a lower extent the strip and the margin (bottom right part of Fig. 14a,b). From the 8L sampling period and until the harvest (FS), the 25 m and 50 m zones were clearly occupied by large (class D) and wingless species (top left part of Fig. 14a,b). The trait distribution at 10 m did not change at 8L but followed the same shift toward large and wingless species at FS. From 8L, the margin remained associated to small and dimorphic species until the end of the harvest (FS), while the strip included more medium sized and polyphagous species than before (bottom left part of Fig. 14a,b, trait distribution close to what was observed during maize growth in the cropped area).

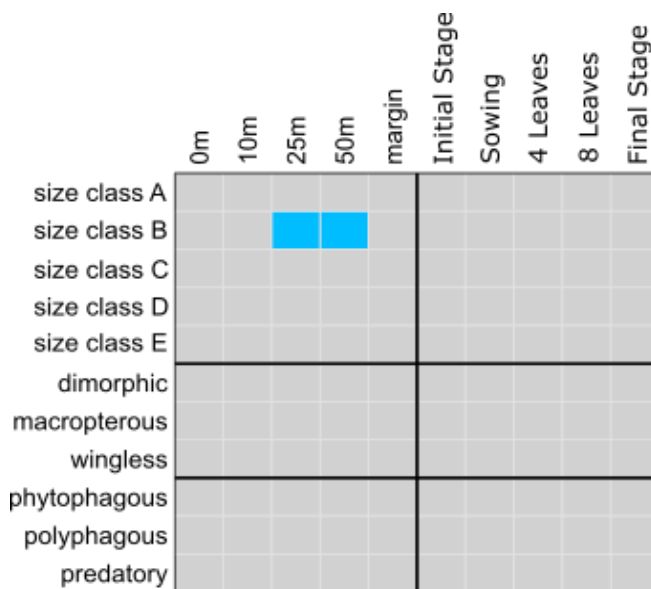


Figure 15: Results of fourth-corner statistics for the pairwise associations between environmental variables and carabids ecological traits. Coloured squares represent significant associations (red positive; blue negative) at the $p < 0.05$ level.

Fourth corner analysis applied to the carabids data showed a significant negative association between the body size class B and the zones at 25 m and 50 m from the strip in the crop ($p = 0.0385$, Fig. 15). This outcome confirmed the rapid shift toward large species of the farthest cropped area from the strip observed in the Figure 14, but the relatively small data set and the correction applied on p-values due to numerous tests probably explained a lack of significant results.

4.2. Discussion

4.2.1. Differences in communities of the field margin, the strip and the cropped area

The field margin, the cover crop strip and the cropped area had a significantly different community composition. This is consistent with previous studies showing that community species composition is different between uncropped and cropped areas (Boetzl et al., 2018; Pecheur et al., 2020), and between perennial field margins and recently established vegetation strips (Maas et al., 2021).

The differences of community composition between zones were significantly impacted by the period effect, even during the maize growth, showing the rapid evolution of carabids communities in the agroecosystem along with seasons and human interventions. The initial carabid community of the winter cover crop has been disturbed by the ploughing and sowing in the cropped area, and consequently showing a different community than in the undestroyed cover crop strip. The strip community did not comprise only a mix of the species of the field margin and the cropped area, as we predicted, but some species were also found mostly (e.g. *Brachinus scolopeta*, *Amara similata*, *Carabus cancellatus*, which were in the minority in other habitats) or only (e.g. *Syntomus obscuroguttatus*, however found in low abundance) in the strip. This observation is coherent with some ecological traits of these species. Indeed, *Amara spp.* are known to be mostly found in non-cropped habitats where the soil is less compacted and easier to dig galleries in (Pywell et al., 2005; Thomas et al., 2001). *B. scolopeta* is indicated to have an affinity with rapeseed (Marrec et al., 2015), and its presence in the strips could potentially be explained by the plant composition of the cover crop, which includes turnip rape being a plant closely related to rapeseed. These different outcomes show that implementing such vegetation strips can not only support carabid species within fields from the first year of establishment, but also, by hosting a community different from a crop area or a perennial field margin, can support local diversity or species richness. In the same way, the singular characteristics of the margins in term of carabid community confirm the absolute importance of protecting the perennial field margins to preserve species that are dependent on stable habitats and their associated ecosystem functions (Maas et al., 2021).

The effect of habitat type on carabid communities has also been observed on the distribution of ecological traits. First of all, we observed that the overall ecological trait distribution in the strip had similarities with both the margin and the cropped area, as we predicted. At the initial stage, the trait distribution was quite similar in the field margin and the cover crop field, with mainly very small species (less than 5 mm), and then this distribution started to have a different trajectory.

During the maize growth (i.e. from S to 8L corresponding to the period from April to July), which is the moment when we recorded the highest activity-density of carabids, with polyphagous, wingless and large species (sized between 10 and 25 mm) were more present in the cropped area. Likewise, previous studies have shown a higher proportion of polyphagous and more mobile species (i.e. larger and/or winged carabids, Homburg et al., 2013) in cropped fields than in uncropped habitats (Boetzi et al., 2018; Gayer et al., 2019), probably linked with their higher ability to live in more frequently disturbed habitats (Cardarelli and Bogliani, 2014). During the same period, the cover crop strip and the field margin hosted more phytophagous and macropterous species. They hosted also more species of two distinct groups of size: small carabids (5 to 10 mm), and very large carabids (more than 25 mm) corresponding to species of the genera *Carabus*, mostly found in the cover crop strip. These results are partly consistent with previous studies that reported a higher proportion of phytophagous and smaller carabids in vegetation strips or field margins than in crops (Baulechner et al., 2019; Birkhofer et al., 2014; Gallé et al., 2020). The higher density and richness of plants in vegetation strips and grassy margins provide a more abundant and diverse food resource for phytophagous species and favour their presence (Kulkarni et al., 2015). The strip had a tall vegetation with large flowering plants (e.g. phacelia, turnip rape), which was more heterogeneous but less dense than the vegetation of the field margin (mainly composed of grasses). Consequently, the strip probably provided a more suitable habitat for the largest carabids (*Carabus spp.*) which cannot easily disperse in a dense vegetation (Ng et al., 2018; Rouabah et al., 2015).

4.2.2. Effect of the distance from the strip into the adjacent crop

The two dominant species in the field (*P. cupreus* and *P. melanarius*) were the most abundant in the cropped area at 10 m from the strip, but not in the strip, validating our third prediction concerning species composition. This affinity with the proximity of the strip could be interpreted both as a spillover effect from the strip (Holland et al., 2009; Schellhorn et al., 2014), or as a phenomenon of aggregation towards the strip (Bianchi et al., 2010). However, the latter explanation fits better with our results as the activity-density of *P. cupreus* and *P. melanarius* was not at a high level in the strip. Therefore the strip cannot be considered as a preferred habitat acting as a source habitat generating a spillover effect into the adjacent crop for these two species (Bianchi et al., 2013; Blitzer et al., 2012). The cover crop strip comprised several flowering plant species, which attracted many arthropods, including flying insects which can be prey for many ground-dwelling predatory arthropods (González-Chang et al., 2019; Holland et al., 2016). Consequently, a high amount of prey in the proximity of the strip could have attracted these entomophagous carabids (Anjum-Zubair et al., 2010), potentially leading, in turn, to an increased pest regulation in the zone (Woodcock et al., 2016).

Regarding the distribution of ecological traits, the body size class was the most affected by the distance from the strip. During the maize growth, small carabids (between 5 mm and 10 mm) were less present in the farthest zones from the strip in the cropped area. Thus, in the vicinity of the strip, we recorded more small carabids such as these associated with the strip, indicating a possible spillover effect of some species from the strip (Schellhorn et al., 2014) in search for food resources (Tscharntke et al., 2007). This effect of distance from the strip on carabids size validates our third prediction concerning ecological traits, and it is consistent with previous studies showing that the size of carabids increased with the distance of the field margin or an AEI (Boetzl et al., 2018; Gallé et al., 2020; Pecheur et al., 2020).

4.2.3. Influence of the experimental site and possible links with landscape context

The species composition of carabids community significantly differed among experimental sites, and the effect of the site was stronger than the effect of the zone or the sampling period. In this context, the analysis of the communities through ecological traits allowed us to detect other relevant trends in the evolution of carabid communities in different habitats, beyond species identity. We found a distinct overall distribution of ecological traits of carabids in the three habitats, reflecting the capacity of different habitat to provide different resources more fitting with the needs and abilities of different carabids species to use these habitats (e.g. more phytophagous species where more weed seeds are available, smaller species where the density of vegetation is high). However, we did not find significant pairwise associations between ecological traits and zone or sampling period (except for size class B and 25 m + 50 m zones). These outcome prompts to take precautions in generalizing our observations.

Indeed, the carabids communities are known to be strongly influenced by the local characteristics (e.g. in-field agricultural interventions) and the landscape compositional and configurational heterogeneity. At the field scale, the crop type (Aguilera et al., 2020; Labruyere et al., 2016; Rusch et al., 2014), the cropping management type (e.g. organic vs. conventional), cropping practices (Gallé et al., 2020, 2019; Gayer et al., 2019), and the local soil and climate conditions can modify local species pool and shape the traits distribution in carabids communities. In our case, cropping management and practices were generally similar, although farmers adapted the timing and intensity of interventions to their particular constraints.

At the landscape scale, the effect on arthropods regarding the proportion of semi-natural habitats (including field margins) and their spatial configuration has been widely studied (Gallé et al., 2020, 2019; Dufлот et al., 2014). A more heterogeneous landscape, with more semi-natural habitats,

smaller cultivated fields and a higher length of field margins is known to increase activity-density, species richness and functional diversity of carabids, (Badenhausser et al., 2020; Landis et al., 2005; Martin et al., 2019; Sirami et al., 2019).

4.3. Conclusion

Our study provides new insights into the species and ecological trait distribution in carabid communities within three different habitat types in agroecosystems: preserved cover crop strips, grassy margins and cropped maize field. Our results indicate that preserved cover crop strips in maize fields can help enhancing the carabid diversity at least at field level, from the first year of establishment, but probably also in the larger agricultural landscape. This highlights the good dispersal capacity and adaptability of carabid communities in agroecosystems. The cover crop strips had an influence on the community of the adjacent cropped area, with more *P. melanarius* and *P. cupreus*, and more small carabids, at 10 meters from the strip. However, the effects of such agroecological practices on the carabids community composition and structure in agroecosystems can vary among cultivated fields or territories (Concepción et al., 2012; Karp et al., 2018). Thus further research should investigate the influence of the interactions between local and landscape characteristics on the efficiency of agroecological practices regarding ecosystem functions and services. This could be of prime importance for the development of innovative agroecological practices, which are also realistic for implementation on farmers' fields, and understand the conditions of success for an increase of pest and weed seed control in the cropping systems.

Authors' contributions

C.T, A.F., A.R. designed the study; C.T and A.R. conducted data collection; A.R. identified carabids; C.T. analysed data with the support of V.T; C.T. wrote the first draft of the manuscript. All authors revised the manuscript and gave final approval for publication.

Acknowledgments

We thank Lucile Toniutti, Thomas Lhuillery and Manon Bouvier for their technical assistance, and Sandrine Leblond for her help and support in the design of the study. We would like to thank the farmers of the study site for allowing us to conduct our experiment on their fields. This work was funded by BASF France division Agro and by Isara.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Résumé du chapitre 4

Rappel des objectifs et hypothèses

Les carabes représentent le groupe d'arthropode rampant le plus présent dans les échantillons prélevés. C'est en effet un groupe majeur de l'entomofaune épigée, qui de surcroît est important car il contribue grandement aux services de régulation des ravageurs et des graines d'adventices dans les parcelles cultivées. L'objectif principal de ce chapitre est d'étudier les effets d'une bande de couvert d'interculture conservée au milieu du champ sur les communautés de carabes et la distribution de leurs traits écologiques dans les zones cultivées en maïs conventionnel. D'une part, la comparaison des communautés des trois habitats étudiés (i.e. bande, bordure de champs, et zone cultivée) permet d'identifier les espèces et les traits écologiques favorisées (ou non) par la pratique à l'échelle locale. D'autre part, l'influence de la présence de la bande sur les communautés de carabes de la zone cultivée est évaluée grâce à l'analyse des dynamiques spatio-temporelles de la distribution des espèces et des traits écologiques à différentes distances de la bande. Nous avons émis les hypothèses suivantes :

- i) La communauté de carabes hébergée par la bande de couvert préservée est un mélange d'espèces présentes dans la bordure du champ et dans la zone cultivée, avec des activité-densités dans des ordres de grandeur similaires ;
- ii) Dans la bande de couvert, la distribution des traits écologiques des carabes est une combinaison des traits écologiques de la bordure du champ et de la zone cultivée, et évolue vers une distribution des traits écologiques de type bordure (car la bande est un habitat non cultivé comme la bordure) ;
- iii) Dans la zone cultivée, la distance à la bande influencera la composition de la communauté de carabes et la distribution spatiale de leurs traits écologiques, en particulier la distribution des traits à proximité immédiate de la bande de couvert aura des points communs avec la bande de couvert (en raison d'un effet spillover ou d'un phénomène d'agrégation).

Matériel et méthodes mobilisés

Pour vérifier ces hypothèses, cinq relevés ont été effectués sur chacune des 12 parcelles d'essai, et permettent d'analyser les dynamiques temporelles sur l'ensemble de la campagne :

- Avant la destruction du couvert et la délimitation de la bande (stade initial) ;
- Au semis du maïs ;

- Au stade quatre feuilles du développement du maïs ;
- Au stade huit feuilles du maïs ;
- Après la récolte du maïs.

Ces relevés ont été effectués grâce à des pièges Barber dans cinq zones : bande, bordure, et zone cultivée à 10 m, 25 m, et 50 m dans la bande. Les carabes prélevés ont été comptés et identifiés à l'espèce. Pour chaque espèce collectée, les traits écologiques étudiés sont : le régime alimentaire (prédateur, polyphage, phytophage), le statut alaire (macroptère, aptère, dimorphique), et la taille du corps en classes (A \leq 5 mm, B = de 5 à 10 mm, C = de 10 à 15 mm, D = de 15 à 25 mm, E > 25 mm).

Les données récoltées ont été analysées en deux étapes. Premièrement, nous avons réalisé l'analyse de la composition de la communauté à l'échelle de l'espèce (analyse de dissimilarité entre les zones, et analyse des espèces indicatrices de chaque zone échantillonnée). Puis, une analyse de la distribution des traits écologiques (analyse de co-inertie à trois tableaux, combinée à la méthode fourth-corner) a été réalisée pour décrire l'évolution des liens entre zone échantillonnée et traits écologiques à travers les cinq périodes de relevés.

Résumé des résultats

Nos résultats montrent que la bordure du champ, la bande de couvert et la zone cultivée comportaient des communautés significativement différentes. La bande contenait effectivement des espèces présentes à la fois dans la bordure et dans la culture, mais certaines espèces ont été enregistrées principalement ou uniquement dans la bande de couvert (e.g *Amara similata*), ne validant que partiellement la première hypothèse. Ce résultat indique que la pratique pourrait soutenir des espèces de carabes habituellement peu présentes dans et autour des parcelles dès la première année de mise en place. L'activité-densité des deux espèces les plus abondantes dans la zone cultivée, *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius*, était particulièrement élevée dans la zone cultivée à proximité de la bande (10 m), indiquant un effet de bordure, comme nous l'avions prédit dans la troisième hypothèse. Ces espèces, étant associées à la zone cultivée (en particulier *P. melanarius*), ce résultat suggère plutôt un effet d'agrégation de ces espèces vers la bande qu'un effet spillover vers le centre de la culture.

Au semis du maïs, la distribution des traits écologiques dans la bande était assez similaire à celle de la bordure (le reste de la parcelle ayant été labouré et travaillé), mais a évolué progressivement vers une distribution plus proche de celle de la zone cultivée, invalidant la seconde hypothèse. Les carabes prédateurs dominaient toutes les communautés, mais les carabes phytophages et les plus petites espèces étaient davantage associés à la bande de couvert et à la bordure du champ, tandis

que les carabes polyphages et les plus grosses espèces étaient associés à la zone cultivée. Dans la zone cultivée, la proportion de petits carabes était plus élevée aux abords de la bande, indiquant un potentiel spillover de certaines espèces majoritaires dans la bande vers la zone cultivée, et confirmant la seconde partie de la troisième hypothèse.

Portée des résultats pour la thèse

Ces résultats montrent que les communautés de carabes dans les bandes de couvert conservées étaient fortement différentes de celles des cultures, et que ces bandes pourraient ainsi soutenir des espèces de carabes à l'échelle locale dès la première année de mise en place. De plus, les communautés de carabes présentes dans les bordures de champs sont également différentes de celles observées dans les bandes et dans les zones cultivées, ce qui confirme l'importance de protéger ces zones non cultivées pour préserver les espèces dépendantes des habitats stables.

Nos résultats suggèrent que l'influence des bandes de couvert d'interculture sur les communautés de la culture adjacente est mineure au-delà d'une distance de 10 mètres. En effet, nos résultats montrent des échanges limités entre les habitats. L'abondance globale des espèces majoritaires (qui sont prédatrices et polyphages) s'est avérée plus élevée dans la bande et dans les zones cultivées à proximité, ce qui peut potentiellement se traduire par une augmentation des services de régulation des ravageurs et des adventices dans ces zones. Cette observation pourrait expliquer en partie les taux de prédatons plus élevés enregistrés à proximité de la bande dans les zones cultivées.

Chapitre 5

Les bandes de couvert d'interculture favorisent les abeilles sauvages et leur diversité dans les paysages intensivement cultivés



5. Undestroyed winter cover crop strip supports wild bee abundance and diversity in intensive cropping systems

Coralie Triquet¹, Alexander Wezel¹, Aurélie Ferrer¹

¹Agroecology and Environment Research Group, ISARA, 23 rue Jean Baldassini, 69364 Lyon, France

Abstract

Agricultural intensification is known to be one of the main drivers of pollinator decline, in particular because flower resources are often scarce in intensively cultivated landscapes. Agroecological practices such as wildflower strips implementation are seen as effective to mitigate this food scarcity by increasing the abundance, diversity and temporal continuity of the flower resources. However, in intensive cropping systems, these practices are often poorly adopted by farmers because of technical and economic barriers. We thus designed and tested a practice based on the conservation of winter cover crop strips in the middle of spring crops. Our study aims at assessing the value of such undestroyed cover crop strip for the enhancement of pollinator populations, and the conservation of wild bee species. We surveyed 12 cover crop strips on farmers' fields in 2019 and 2020, and compared them to existing herbaceous field margins of the same fields. Our results showed that within-field cover crop strips are effective to increase the availability and continuity of the flower resources for pollinators. We recorded a higher abundance, richness, taxonomic and functional diversity of bees in the cover crop strips than in the field margins, but no significant effect on hoverflies. Wild bees were supported by the sown flowers of the strips during spring, before the main blooming period of the spontaneous flowers of the field margins, and the combination of sown species of three different botanical families in the strips allowed the support of wild bees with different ecological traits, including oligolectic bees. However, the spontaneous flowers (weeds in the strips or native forbs in the field margins) were highly important as they supported other oligolectic species and rare bees. Our findings indicate that this practice can support complementary flower resources, but highlight also the high importance of protecting and extending spontaneous plants patches such as field margins for the conservation of rare and specialist bees. The implementation of annual mid-field strips could be effective for pollinators population stability beyond the field scale if renewed every year at the farm scale.

Keywords

Flower strip ; in-field vegetation strip ; maize cropping ; pollinators ; wild bees ; hoverflies ; plant-pollinator network ; *Phacelia tanacetifolia*

5.1. Introduction

Agricultural intensification is known to be one of the main drivers of the biodiversity decline recorded this last decade (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Seibold et al., 2019), essentially because of the chemical pollution from pesticides, cropping intensification and landscape simplification (Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019; Wagner, 2020). In particular, the biomass and species number loss of wild pollinator insects (Le Féon et al., 2010; Ollerton et al., 2014; Zattara and Aizen, 2021) and of flowering plants (Eichenberg et al., 2021; Scheper et al., 2014) were reported by many studies, and are strongly correlated (Biesmeijer et al., 2006). Yet, agroecosystems highly depend on the pollination service provided by these insects for the sexual reproduction of many wild plants (Ollerton et al., 2011) and cropped plants (Burkle et al., 2013; Garibaldi et al., 2013).

Wild pollinators such as bees depend on plant materials for nest construction and on flower resources for food (Danforth et al., 2019; Requier and Leonhardt, 2020). The abundance and diversity of flower resources (Scheper et al., 2013; Sutter et al., 2017), and its temporal continuity (Blüthgen and Klein, 2011) is highly important to maintain or increase a high pollinator diversity at the local scale. Indeed, the different pollinator species forage the flowers depending on their food requirements and potential specialisation on specific plant families (oligolecty), this also related to different ecological traits such as tongue and body length of pollinators and their ability to access floral resources (Danforth et al., 2019; Rowe et al., 2020). The composition of the flower resources thus determine the composition of the pollinator community foraging the resource (Hadrava et al., 2022; Kratschmer et al., 2021; Neumüller et al., 2021). However, the flower resources are often scarce in intensively cultivated landscapes, leading to food shortages for pollinators, at least in some periods of the year, and loss of species diversity (Abrahamczyk et al., 2020; Dicks et al., 2021; Wood et al., 2019). The conservation of pollinator species thus rely on sufficient habitats and resources availability, as shown in particular through the implementation of additional flower resources which aim to counteract food shortages and the poor local flower diversity available (Neumüller et al., 2021; Scheper et al., 2015; Sutter et al., 2017).

For this purpose, perennial agroecological infrastructures implementation (e.g. hedges and vegetation strips) are prominent practices (Albrecht et al., 2020; Haaland et al., 2011; von Königslöw et al., 2021a), often supported with financial incentives through agro-environmental schemes in Europe (Batáry et al., 2015). Many studies have indeed reported their high efficiency to enhance pollinator abundance, richness and diversity (Albrecht et al., 2020; Campbell et al., 2019; Haaland et al., 2011). More recent studies also provided new insights on the real contribution of

these practices to wild bees conservation (Albrecht et al., 2021; Hadrava et al., 2022; Mallinger et al., 2019; von Königslöw et al., 2021a, 2021b; Wood et al., 2017). Other investigated more specifically the best choices in term of management and botanical composition of perennial vegetation or wildflower strips to ensure the support of common and rare bees throughout the year (Burkle et al., 2020; Neumüller et al., 2021; Nichols et al., 2019; Sutter et al., 2017; Warzecha et al., 2018). However, these practices are not widely adopted by farmers, and, especially in intensive cropping systems, where most of the cultivated fields and their margins remain poor in term of flowering plant abundance and diversity. One reason is that the perennial infrastructures require substantial financial and time investment for implementation and maintenance (e.g. mowing or regular re-sowing, Albrecht et al., 2021). In addition, the benefits are often difficult to be perceived by farmers (Sattler and Nagel, 2010; Uyttenbroeck et al., 2016; Venturini et al., 2017). To overcome such barriers for enhanced development of such practices, several studies highlighted that within-field vegetation strips (i.e. on tilled arable land) as well as use of agroecological cropping practices were easier to implement in existing systems (Pearsons and Tooker, 2017; Pe'er et al., 2017).

The implementation of annual flower strips (around fields) and within-field vegetation strips is therefore more and more documented as a valuable option to increase pollinator abundance and diversity (Amy et al., 2018; Azpiazu et al., 2020; Kujawa et al., 2020; Rundlöf et al., 2018). The latter are often less expensive and easier to manage as they can be integrated in the crop rotation, and implemented in changing fields every year (Kujawa et al., 2020; von Redwitz et al., 2019). However, depending on their composition and sowing period, their blooming may start in late spring and summer, and thus does not complement flower resources for bees emerging in early spring (Amy et al., 2018; von Königslöw et al., 2021a). Here, cover crops are particularly interesting for pollinator conservation, as they are already widely implemented by farmers because they provide a wide range of ecosystem services (Dabney et al., 2001; Snapp et al., 2005). The cover crops can provide a significant resource in autumn and/or in early spring when flower availability in agricultural landscapes generally is low (Eberle et al., 2015; Ellis and Barbercheck, 2015; Mallinger et al., 2019; Thom et al., 2018). However, the period of blooming of these cover crops is often drastically shortened by their early termination in order to prepare the soil for the spring crop (Ellis and Barbercheck, 2015). To overcome this, a management that elongate the flowering period of these annual practices must be established, without any supplementary cost or technical intervention for farmers, and capitalizing on already implemented practices (Ellis and Barbercheck, 2015).

We therefore designed an agroecological practice, based on a flowering winter cover crop, which could bring together the assets of annual flower strips and of flowering cover crops. The practice

consists of keeping a strip of the winter cover crop, in the center of the field, to form an annual vegetation strip that will persist during the spring crop cultivation. This mid-field strip could be an interesting complement when flower resources in the surrounding landscape are scarce, or on farms where perennial agroecological infrastructures implementation is less feasible. In order to assess the benefits of this practice for flower resource enhancement and pollinators support, we compared the mid-field cover crop strips with the already present local spontaneous flower resources in field margins. We hypothesized that:

1. The cover crop strips would be visited by a higher abundance and species richness of pollinators than the field margins, due to its higher flower density and continuous blooming from spring to summer, but not a higher functional diversity due to the expected lower diversity of plants in the cover crop strips;
2. The cover crop strips would provide a substantial complementary food resource for pollinators, in terms of quality (different communities supported) and temporality, especially during early spring when flowers are only gradually developing;
3. Concerning wild bees, the sown flowers of the cover crop strips will mainly support common, eusocial and generalist (polylectic) species, but less rare, solitary and specialised (oligolectic) species than the spontaneous flowering plants.

5.2. Materials and methods

5.2.1. Experimental design

This study took place on 12 fields in commercial farms and experiments were conducted on five maize fields in 2019 and seven maize fields in 2020. The field size ranged from 1.1 to 5.7 ha. The crops were conventionally managed; however, no insecticides were applied on the fields during the experiment. The experimental fields were located in France in the Auvergne-Rhône-Alpes region (in the Isère, Ain, Drôme and Rhône districts), which is characterised by a semi-continental temperate climate with Mediterranean influence. The weather was particularly warm during the experiment, and intense heatwaves occurred in July the two years. The surrounding landscapes of the fields were dominated by conventional arable crops and grasslands.

In each field, a mid-field strip of 110 m length and 5 m width of the previous winter cover crop (sown in autumn) was delimited and conserved, while the rest of the winter cover crop was terminated as usually. The mid-field strip remained uncultivated and less disturbed as possible during the whole maize cultivation (i.e. from sowing in April-May to harvest in October). This strip

was connected to the perpendicular perennial field margin. Field margins were managed by farmers or local municipalities as usually. Thus, some of them were sometimes mowed, and the vegetation could not bloom at its full potential, even if they generally grew and bloomed again.

For the cover crop we chose a commercial cover crop mixture sown with 37.5 % ray grass (*Lolium multiflorum*), 35 % crimson clover (*Trifolium incarnatum*), 15 % turnip rape (*Brassica rapa* subsp. *Oleifera*), and 12.5 % phacelia (*Phacelia tanacetifolia*). In 2020, the Poaceae species was changed for rye (*Secale cereal*) and the Fabaceae species for Alexandria clover (*Trifolium alexandrinum*) in the exact same proportion, in order to adapt the practice to farmers' constraints and expectations. This mix was chosen to ensure a long flowering period in the mid-field strip, with the succession of the blooms of the turnip rape (from end of March to April), phacelia (from early May to July), and clovers (from May to June). The change for Alexandria clover allowed to extend the blooming period, which was shorter for crimson clover.

5.2.2. Pollinator sampling and plant monitoring

Pollinator sampling took place on each site once a month, from March to July. Standardized sweep net transects (Westphal et al., 2008) were conducted on the mid-field strips and on the field margins in order to collect bees and hoverflies visiting the flowers, without impacting the local populations (Gezon et al., 2015). The chosen field margin for the sampling was the one with the highest plant diversity around the experimental field. For standardized sweep net transects, the results depend on the vision and the dexterity/speed of the operator, thus it was the same person who collected the bees for each sampling. The samplings took place when the climatic conditions were optimal, between 13 and 30°C, low wind speed, few clouds and no rain.

One transect consisted of covering 100 m of vegetation in 30 min for data collection. In the mi-field strip, one transect was done on the left or right part of the strip, and another on the other side, thus 2 transects in total per strip, in order to cover the entire width of it. In the field margin, only one transect was done. These transects were carried out once in the morning and once in the afternoon. During the 30 minutes of observation, each individual pollinator that had contact with a flower was collected, and the identity of the flower visited recorded. Individuals that could be identified immediately by sight to the species level were released (mainly *Apis mellifera*), the others were taken to the laboratory where they were conserved by cold (freezer at -18°C minimum,) to be pinned and identified later. Identifications at the species level for bees (Apoidea apiformes) were conducted with the use of available literature (Amiet, 1991; Amiet et al., 2010, 2007, 2004, 2001, 1999; Michez et al., 2004). Hoverflies (Syrphidae) were counted without any further identifications. In our region, the females of the species *Halictus simplex*, *Halictus eurygnathus*, and *Halictus*

langobardicus are inseparable. We therefore pooled them, and referred to them as “*Halictus simplex* group”. Moreover, the bumblebees species *Bombus terrestris* and *Bombus lucorum* were often impossible to separate and identified with certainty, and were thus pooled them as “*Bombus terrestris* group”. Finally, four individuals of the same species of the genera *Nomada* could not be identified with certainty, we therefore referred to them as “*Nomada sp.*”.

Every sampling day, the flowers present in the cover crop strip (sown and spontaneous) and in the field margin were recorded, and the global number of different botanical families present calculated. When a plant could not be identified to the species level, a photography and a sample was taken to the laboratory for future identification. However, some morphologically very close plants could not be identified with certainty to the species level, and we thus referred to them by their family name + their color (Asteraceae yellow, Asteraceae white and Apiaceae white).

5.2.3. Data analysis

All analyses were conducted using R version 4.2.0 (R Development Core Team, 2021). We first calculated the number of visits (called “abundance” in the manuscript) of the total of all pollinators collected (hoverflies + bees), then respectively of hoverflies, domestic bees (*Apis mellifera*), bumblebees (*Bombus spp.*), and other wild bees (non-bumblebees wild Apoidea Apiformes), as the sum of visits per transect of 30 minutes. We also calculated the species richness of bees (i.e. domestic bees, bumblebees, other wild bees), the Shannon index for alpha diversity, and the functional dispersion (FDis) as an index of the functional diversity as described by Laliberté and Legendre (2010). We calculated FDis with the package FD, using the following ecological traits of bees: the lecty (oligolectic or polylectic indicating food specialisation of the species), tongue length (long or short), the pollen transport mode (accidental, under the abdomen, in the crop, on a corbiculae, on legs, or on legs and body), the sociality (eusocial or solitary, the communal species *Andrena agilissima* was counted as solitary), and the nesting mode (aerial resin nest, carder, excavator, renter, parasite). To compare the impact of the sampling effort and the bee abundance on the species richness collected in the margins and in the strips, we computed rarefaction curves of bee species with the function `accucomp` from the Biodiversity R package.

We used Generalised Linear Mixed Models (GLMM) and Linear Mixed Models (LMM) to analyse the differences in abundances of pollinator groups, species richness and diversity indices of bees visiting the flowers, between the two sampled habitats (the strip and the field margin), through the season (among months), and the effect of the number of botanical families present in the sampled habitats. Models were fitted with a negative binomial distribution for abundances, with Poisson for richness, and a Gaussian distribution (LMM) for diversity indices. We designed the following model

structure: “ $y \sim \text{Habitat} * \text{Month} + \text{nbf} + \text{Time} + (1 | \text{Site})$ ”, where Habitat is a categorical variable (margin and strip as factors), Month a categorical variable (March, April, May, June and July as factors), nbf a numeric variable indicating the number of botanical families present in the site (plants of margin and strip cumulated), and Time a categorical variable for the sampling period in the day (AM - morning and PM - afternoon as factors). In the random structure, the variable Site is a categorical variable with the identification of the experimental field. We used the function “dredge” of the MuMIn package to decline this full model in every possible combination of the variables by removing terms from the most complex model to the simplest. We fixed the variable Time in all models, to take its effect into account, but we did not interpret it. We ranged these possible models by decreasing Akaike Information Criterion corrected for small samples (AICc), and selected and averaged the models with a $\Delta_i \leq 2$ (i.e. the AICc difference with the smaller AICc value ; Burnham and Anderson, 2002) using the “mod.avg” function of the MuMIn package. The Aikake weights (w_i), Alcc value, marginal and conditional R^2 (R^2_m and R^2_c) of each selected model was reported (Nakagawa et al., 2017). The results of the model averaging of the selected models were reported by giving the effect size of each variable. For the bumblebees, we detected a Hauck-Donner effect related to the factor “July” of the variable month, which is a symptom of complete (or partial) separation (Bolker, 2021). As recommended by (Bolker et al., 2018), we used a Bayesian method, with the function bglmer of the blme package. We found no robust method to calculate R^2 values for the models fitted with bglmer, we therefore preferred to not give this indication for the bumblebees models.

To define the magnitude of the influence of each variable on the species composition of wild bee communities (excluding *Apis mellifera*), we conducted compositional dissimilarity analyses based on Bray-Curtis distances. For this, permutational analysis of variance (PERMANOVA) was conducted with 9999 permutations, using the function adonis2 from the vegan package (Faith et al., 1987; Warton et al., 2012). We used the R^2 values from the PERMANOVA outcome as quantification of the magnitude of variation in bee communities induced by each variable. Then, in order to determine the species which were associated to the strips or to the margins, we conducted an indicator species analysis (De Cáceres and Legendre, 2009), by calculating the Point-biserial correlation coefficient (9999 permutations) with the function multipatt from the R package indicpecies (De Cáceres et al., 2010).

Finally, we analysed the plant-pollinator networks to evaluate the effect of the strips on the foraging wild bee communities (species and ecological traits), and to compare the importance of sown flowers and spontaneous flowers in the network. We first visualised the plant-pollinator network of strips and field margins separately to compare them using the bipartite package

(Dormann, 2011; Dormann et al., 2009). Then, to analyse the relative importance of each flowering plant in the local pool species, we analysed the global plant-pollinator network (i.e. cumulating the strips and the margins data). We computed species-level indices for bees and plants in the global network to analyse the importance of the sown plants in the local plant pool. We used the number of effective partners which is the effective number of partners if each partner was equally common (Bersier et al., 2002), the species strength which is the sum of dependencies of each species and quantifies a species' importance among all species (Dormann, 2011), and d' which is the specialisation of each species ranged from 0 to 1 (a high value of d' indicates a higher complementarity, which presupposes a high specialisation, i.e. thus less common species of bees visiting the plant, Blüthgen and Klein, 2011). We considered a bee species as "rare" when accounting for <1 % of the total number of individuals (see Appendix F, Kleijn et al., 2008).

Finally, to complete our observations, we visualised the global network using this time the ecological traits of bees instead of species. The ecological traits lecty, longue length, pollen transport mode, sociality and nesting mode were combined to create 15 wild bee profiles, which were used instead of bee species in the visualisation of the network. This allowed us to identify visually the types of wild bees visiting each plant species or group.

5.3. Results

5.3.1. Abundances, species richness and diversity

A total of 3170 pollinators were recorded through 207 transects. In the strips, 39 % of the recorded pollinators were wild bees, 34 % were *Apis mellifera*, 22 % were bumblebees, and 5% were hoverflies. In the field margins, 59 % of the records were wild bees, 21 % were hoverflies, only 15 % were *Apis mellifera*, and 5 % were bumblebees.

The abundance of all pollinators together (Total), as well as the respective abundance of *Apis mellifera*, bumble bees and other wild bees were overall significantly higher in the strips than in the margins (Figure 17a, 1c-e, Table 6). The species richness of bees (i.e. *Apis mellifera* + bumblebees + other wild bees) and their diversity (Shannon and FDis) were also significantly higher in the strips than in the margins (Figure 17f-h, Table 6). However, it should be mentioned that the most parsimonious models for Shannon and FDis diversity indices explained only 13 to 14 % of the variation in data, and the fixed effects of the models explained only 6 to 8 % (R^2_c and R^2_m respectively, Table 7), which is quite low. Moreover, the rarefaction curves confirmed the lower species richness recorded in the margin at each sample date, but for the same number of

individuals, the species richness was higher in the margin. Moreover, both rarefaction curves did not achieve an asymptote, suggesting that more species would potentially be collected with more transects (Figure 16).

Apis mellifera and bumblebees, which are mainly highly eusocial species, were more abundant in May and June, especially in the strips (Figure 17c-d, with significant interaction between the habitat “strip” and the months April, May, and June for bumblebees, Table 6), which matches with the main period of the phacelia blooming. The abundance of wild bees significantly decreased from April to July in the strips (Table 6), and increased in the margins in May and June, exceeding the abundance in the strips in June (Figure 17e). This outcome may indicate a potential temporal complementarity between the two resources (the strip and the margin) for wild bees. The species richness of the bees was significantly higher in the strips at the beginning of the season (March, April, Table 6), and increased in the margins in May and June to reach a similar level in both habitats (Figure 17f). Finally, the number of botanical families (nbf) only had a significant negative effect on the abundance of hoverflies (Table 6).

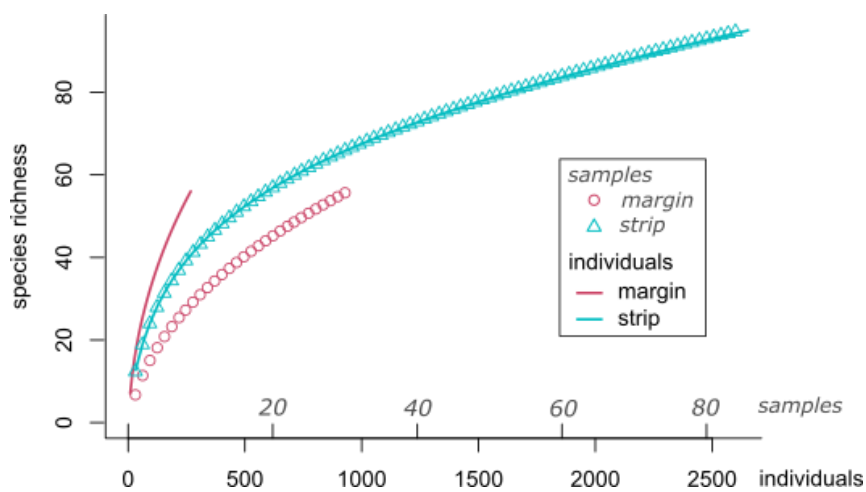


Figure 16: Rarefaction curves on individuals (bold lines) or transects (circles and triangles, related to the margin (red) and the strip (blue)). A sample refer to the data collected on one sampling day (morning and afternoon transects are pooled), for each site, in the strip or in the margin. Number of samples is lower in the margin as the sampling effort was divided per two compared to the strip, and the number of empty samples (no pollinator observed) was higher.

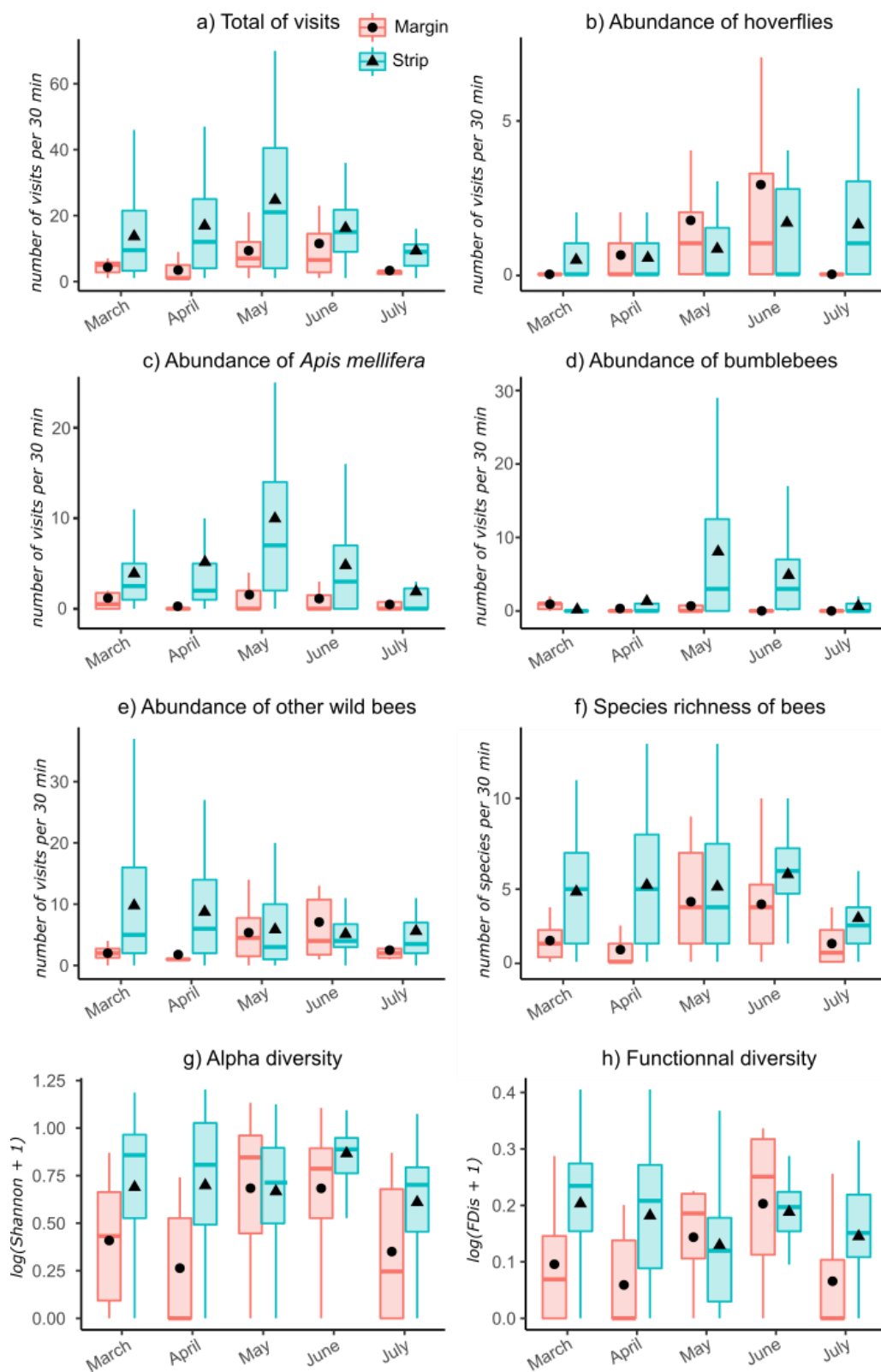


Figure 17: Graphical representation of abundance of pollinators pooled a) and per groups b), c), d), e), species richness of bees f), alpha diversity Shannon g) and functional diversity of bees h), in the two sampled habitats (margin in red, strip in blue), for each month (from march to July). The mean value (given for 30 min of collection) is represented by a circle for the margin and a triangle for the strip.

Table 6: Results of model averaging. Only variables present in averaged models are presented. Estimates and Confidence Intervals (CI) are given. Response variables are the abundance of all pollinators (Total), hoverflies, *Apis mellifera*, Bumblebees, other wild bees, species richness of bees, Shannon index of alpha diversity, and functional dispersion (FDis).

	Intercept	Habitat (strip)	Month (April)	Month (May)	Month (June)	Month (July)	Habitat* Month (April)	Habitat* Month (May)	Habitat* Month (June)	Habitat* Month (July)	nbf	Time (PM)
Total abundance												
Estimate	2.06	0.89	-0.31	0.40	0.21	-0.67	0.07	-0.14	-0.29	-0.04	-0.03	-0.26
Lower CI	1.29	0.24	-0.94	-0.23	-0.61	-1.39	-0.52	-0.78	-1.26	-0.68	-0.14	-0.47
Upper CI	2.84	1.55	0.32	1.04	1.04	0.04	0.67	0.05	0.69	0.60	0.07	-0.05
<i>A. mellifera</i> abundance												
Estimate	-0.15	1.55	-0.03	0.81	-0.27	-0.80					-0.06	0.02
Lower CI	-0.88	1.16	-0.49	0.36	-0.53	-1.44					-0.18	-0.23
Upper CI	0.57	1.94	0.42	1.25	0.47	-0.17					0.06	0.28
Bumblebee abundance												
Estimate	-1.09	-1.31	-0.69	0.51	-0.56	-1.40	2.26	3.56	4.08	2.67	-0.14	-0.05
Lower CI	-2.86	-3.11	-1.89	-1.01	-2.42	-4.65	0.01	1.57	1.83	-0.88	-0.37	-0.38
Upper CI	0.69	0.49	1.75	2.03	1.29	1.84	4.51	5.56	6.34	6.21	0.08	0.29
Wild bee abundance												
Estimate	0.69	1.94	-0.02	1.21	1.21	0.13	-0.49	-2.08	-2.31	-1.12		-0.45
Lower CI	-0.19	1.05	-1.08	0.26	0.25	-1.03	-1.62	-3.10	-3.36	-2.36		-0.68
Upper CI	1.57	2.83	1.04	2.16	2.17	1.28	0.64	-1.05	-1.26	0.11		-0.21
Hoverfly abundance												
Estimate	-1.62	1.44	1.19	2.17	2.57	0.07	-1.42	-2.08	-2.24	0.27	-0.26	-0.42
Lower CI	-3.77	-0.77	-1.09	-0.01	0.38	-2.56	-3.83	-4.38	-4.56	-2.47	-0.50	-0.77
Upper CI	0.52	3.64	3.47	4.36	4.75	2.70	0.99	0.23	0.08	3.00	-0.03	-0.07

	Intercept	Habitat (strip)	Month (April)	Month (May)	Month (June)	Month (July)	Habitat* Month (April)	Habitat* Month (May)	Habitat* Month (June)	Habitat* Month (July)	nbf	Time (PM)
Richness of bees												
Estimate	1.12	0.80	-0.14	0.59	0.54	-0.03	0.10	-0.64	-0.58	-0.41		-0.19
Lower CI	0.64	0.31	-0.75	0.07	0.01	-0.69	-0.54	-1.20	-1.15	-1.12		-0.31
Upper CI	1.59	1.29	0.47	1.11	1.06	0.63	0.74	-0.08	-0.01	0.30		-0.07
Shannon diversity												
Estimate	1.17	0.18										-0.11
Lower CI	1.07	0.08										-0.18
Upper CI	1.27	0.27										-0.03
FDis												
Estimate	1.09	0.17										-0.07
Lower CI	0.98	0.07										-0.15
Upper CI	1.20	0.27										0.01

Table 7: Selected models (i.e. $\Delta_i < 2$) used for the model averaging, for each response variable. The fixed effects included in the model, Δ_i , w_i , R^2m and R^2c are given for each selected model. Response variables are the abundance of all pollinators (Total), abundance of hoverflies, *Apis mellifera*, bumblebees, other wild bees, species richness of bees, Shannon index of alpha diversity (= "Shannon"), functional dispersion (FDis). Fixed effects include the number of botanical families (nbf).

	Fixed effects	Δ_i	w_i	R^2m	R^2c
Total bee abundance	Month + Habitat + nbf + Time	0.00	0.38	0.20	0.48
	Month + Habitat + Time	0.95	0.24	0.20	0.45
	Month*Habitat + Time	1.01	0.23	0.23	0.48
	Month*Habitat + nbf +Time	1.95	0.15	0.25	0.49
A. mellifera abundance	Month + Habitat + nbf +Time	0.0	0.59	0.39	0.61
	Month + Habitat +Time	1.18	0.33	0.38	0.60
Bumblebee abundance	Month*Habitat + Time + nbf	0.00	0.73	-	-
	Month*Habitat + Time	2.00	0.27	-	-
Wild bee abundance	Month*Habitat + Time	0.00	0.76	0.22	0.45
Hoverfly abundance	Month*Habitat + nbf + Time	0.00	0.62	0.14	0.38
Bee species richness	Month*Habitat + Time	0.00	0.67	0.24	0.42
Shannon diversity	Habitat + Time	0.00	0.90	0.08	0.15
FDis	Habitat + time	0.00	0.74	0.06	0.13

5.3.2. Composition of the bee communities

A total of 106 wild bee species were recorded in the study (full list and ranked abundances in both habitats in Appendix E). None of these species were on the European Red List of bees of 2014 (Niето et al., 2014; status reported in the Appendix F).

The wild bee communities of the strips were dominated by the genera *Andrena* and *Bombus* (Figure 18), and in particular by *Bombus terrestris* group (30 %), *Andrena flavipes* (11 %), *Andrena lagopus* (7 %), and *Halictus simplex* group (6 %). After the indicator species analysis, the species significantly associated to the strips were *Bombus terrestris* group (stat=0.318, $p < 0.001$), *Andrena flavipes* (stat=0.298, $p < 0.001$), *Andrena lagopus* (stat=0.224, $p < 0.001$), *Lasioglossum interruptum* (stat=0.248, $p < 0.01$), *Andrena dorsata* (stat=0.208, $p < 0.05$), *Andrena cineraria* (stat=0.203, $p < 0.05$), and *Andrena propinqua* ($\phi = 0.190$, $p < 0.05$).

In the margin, the main genera was *Lasioglossum* with almost half of the visits (Figure 18), the main wild bee species were *Lasioglossum villosulum* (16 %), *Lasioglossum malachurum* (10 %), *Lasioglossum pauxillum* (8 %), and *Bombus terrestris* group (6 %). The species which were significantly associated to the margin (indicator species analysis: $p < 0.05$) were *Heriades truncorum* (stat=0.186), *Lasioglossum villosulum* (stat=0.219), and *Lasioglossum medinai* (stat=0.159).

The proportion of oligolectic bees or solitary bees in the field margins and in the strips were similar in both habitats, varying around 14-16 % of oligolectic bees and 38-43 % of solitary bees in the wild bee communities (Figure 19).

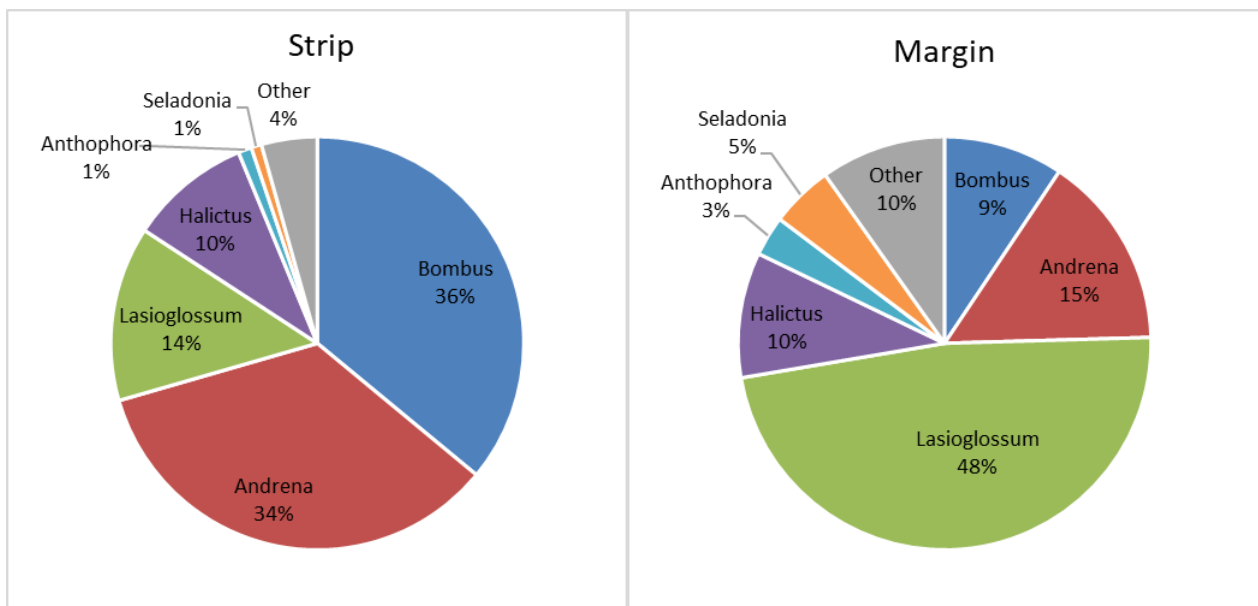


Figure 18: Proportions in abundance of the wild bees genera observed in the strips and margins.

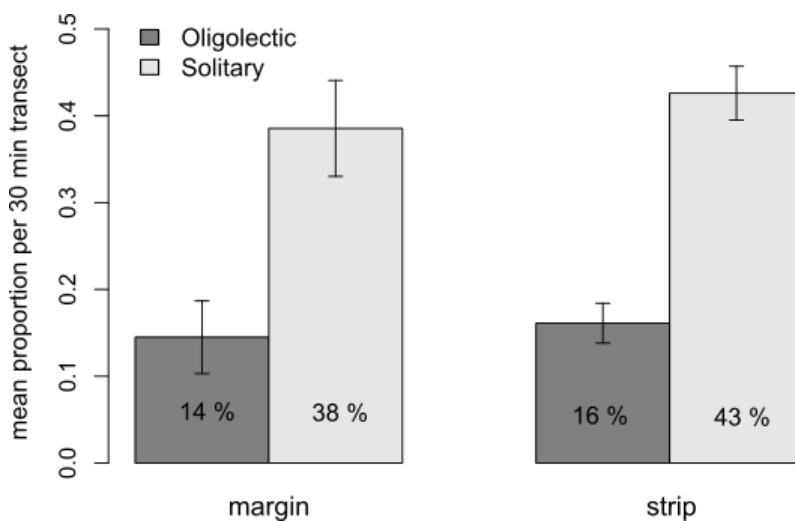


Figure 19: Proportion of oligolectic bees and solitary bees in the communities visiting the field margins and the strips.

Table 8: Results of the PERMANOVA analysis. The R^2 value is used as an indication of the proportion of the implication of the variable in the variation of the bee communities composition.

	df	R^2	p-value
Habitat	1	0.036	<0.001
Month	4	0.104	<0.001
Site	11	0.202	<0.001
Time	1	0.009	<0.001
Habitat:Month	4	0.028	<0.001
Habitat:Site	10	0.055	<0.001
Month:Site	29	0.289	<0.001
<i>Residual</i>	<i>142</i>	<i>0.277</i>	
<i>Total</i>	<i>202</i>	<i>1.000</i>	

The PERMANOVA analysis highlighted that the habitat (strip or margin), the month, the site, and the sampling time (AM or PM) had a significant influence on the composition of bee communities (Table 8). The R^2 values indicated that the site, the month and their interaction explained together 59.5 % of the variation in bee communities composition (Table 8). The habitat explained only 3.6 % of the variation, and its interactive effect with the site 5.5 % of the variation, showing that the dissimilarity between the communities visiting the strip and the margin could differ a lot from a field to another. The low variation (0.9 %, Table 8) found for the sampling time, was however significant, confirming the importance of the replication of bee monitoring in the morning and in the afternoon.

5.1.1. Plant-pollinator networks

The plant-pollinator network of the strips was mainly composed of bee visits on the sown plants, and was thus less complex than the plant-pollinator networks of the margins (Figure 20). The plant-pollinator network of the strips was also more asymmetric because of the fewer plant species or groups present, compared to the margins, especially in May and June (Figure 20, Table 9). However, more bee species were recorded overall in the strips, as described before (Table 7 and 4, Figure 17f).

The most visited plants in the strips were the sown plants phacelia, turnip rape and then Alexandria clover. In the strips, most of the rare species were found on the sown flowers, and only a few rare bee species were found exclusively on the spontaneous plants (i.e. weeds, mainly on yellow Asteraceae, Figure 20a). In the margins, the yellow Asteraceae was the most visited group, followed by *Papaver rhoeas*, both visited by rare and common bee species (Figure 20b).

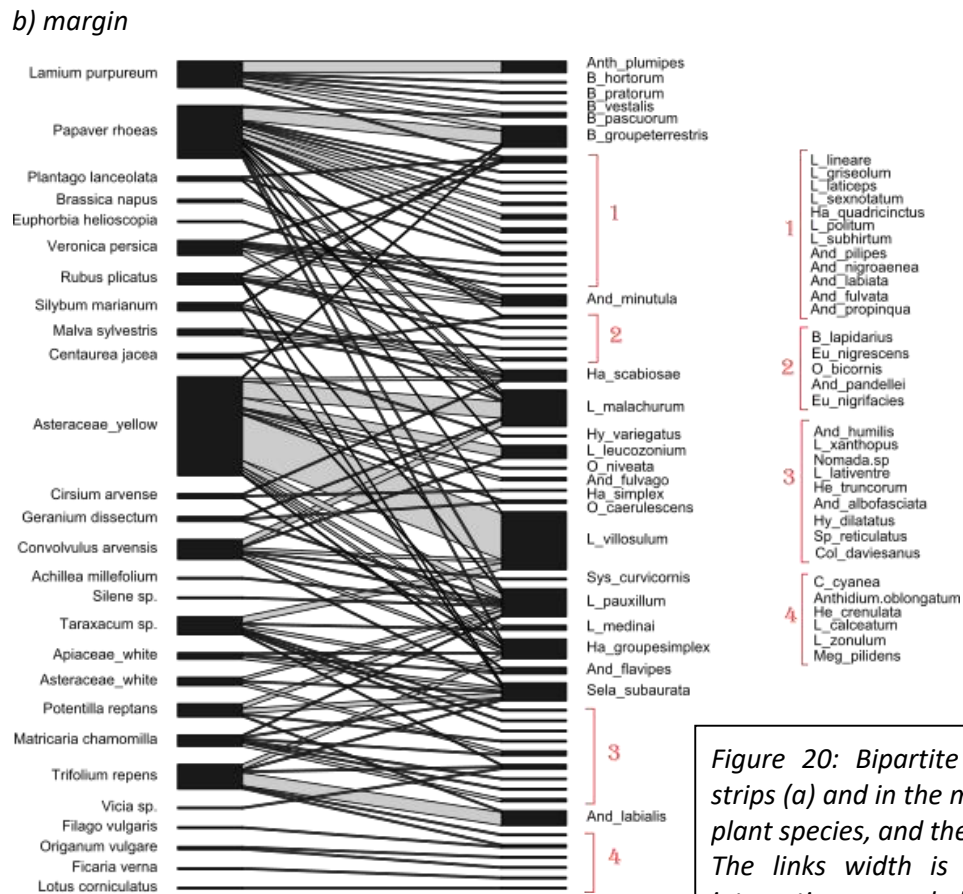
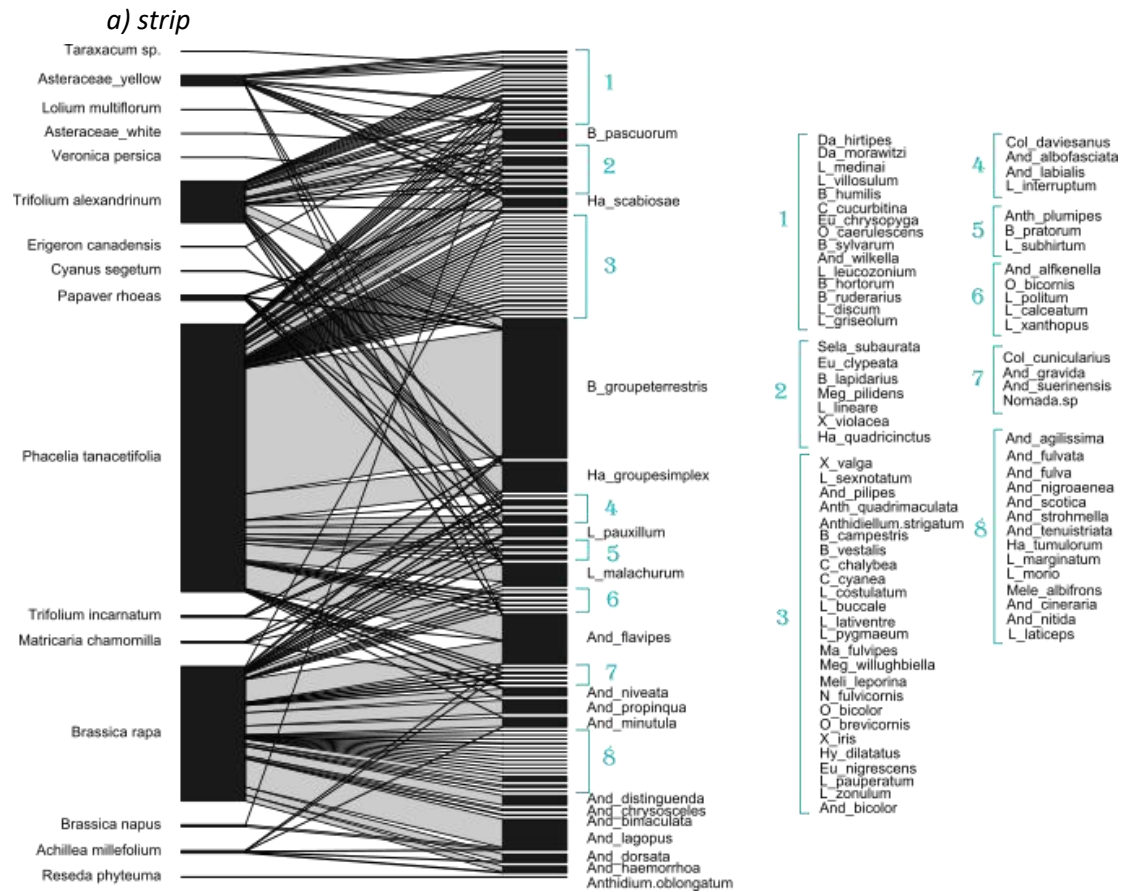


Figure 20: Bipartite plant-pollinator network in the strips (a) and in the margin (b). The left part represents plant species, and the right part represents bee species. The links width is proportional to the number of interactions recorded for one plant-pollinator pair.

Table 9: Number of bee species and plant species/groups from March to July, in the strip and margin plant-pollinator networks. The web asymmetry is the balance between bees and plants species (or groups), computed with the bipartite R package.

	STRIP					MARGIN				
	March	April	May	June	July	March	April	May	June	July
Number of bee species	23	46	50	43	23	8	12	31	24	8
Number of plant species or groups	4	4	8	9	7	2	7	18	14	6
Web asymmetry	0.70	0.84	0.72	0.65	0.53	0.60	0.26	0.27	0.26	0.14

5.1.2. Relative importance of each plant species in the local plant pool

With the visualisation of the global network based on wild bee traits rather than species, we observed that mainly polylectic bees were recorded in the total of interactions, and mainly on the sown phacelia. Oligolectic species were recorded on yellow Asteraceae and other spontaneous species, but above all on the sown turnip rape (Figure 21). The turnip rape was overwhelmingly visited by solitary bees with a short tongue. The Alexandria clover was mainly visited by eusocial bees with a long tongue. The phacelia was visited by eusocial bees in the large part, and by both long and short tongued bees. Concerning, pollen transport, the less common traits, i.e. in the crop, under the abdomen and accidental transport (i.e. by species that do not collect pollen per se, but nectars), were mainly found on spontaneous plants. On the contrary, the less common nesting modes “parasite” and “carder” were mainly recorded on sown species, carder bees especially (i.e. the genera *Anthidium* which collect plant fibers for nesting) were mainly found on the Alexandria clover.

Three of the sown plant species clearly had a much higher species strength value than the spontaneous plant species (Table 10): *Brassica rapa* (25.78), *Phacelia tanacetifolia* (37.67) and *Trifolium alexandrinum* (10.95). This results highlighted that, among the plants locally present, the sown species had high importance for the wild bee communities, especially more bees depended on phacelia and turnip rape. However, the specialisation value (d') of the sown plant species were lower than many spontaneous plants (Table 10), indicating that they were more visited by common wild bees (e.g. *Bombus terrestris*, *Andrena flavipes*, *Andrena lagopus*). The value of d' exceeded 0.5 and was higher for many spontaneous species, such as *Ficaria verna* (0.7), *Filago vulgaris* (0.78), *Malva sylvestris* (0.83), *Matricaria chamomilla* (0.68), *Origanum vulgare* (0.88), and *Reseda phyteuma* (0.88), indicating that they were more pollinated by less common bee species. More wild bees depended on yellow Asteraceae and *Papaver rhoeas* among the spontaneous plants (mainly

found in the field margins), as they had the highest species strength (relative to number of bee of bee species dependent on their presence) and number of effective partners (Table 10).

The bee species with the highest species strength, indicating the connectedness in the network, were *Bombus terrestris* group and *Lasioglossum pauxillum* (two eusocial species respectively associated to the strip and to the margin). Their d' value was low (0.18 to 0.33, Table 10) indicating that there were more generalist bees in this network, which is coherent as there are known as polylectic bees (Appendix F). However, the species *Lasioglossum villosulum* (Primitively eusocial species associated to the margin) with a much a higher value of d' (0.68), and thus considered as a more specialist bee in the network, is also known to be a polylectic bee. Finally, *Heriades truncorum* (Solitary species associated to the margin), is known to be oligolectic on Asteraceae, which is coherent with its d' value (0.76, indicating that it was a specialist bee in the network).

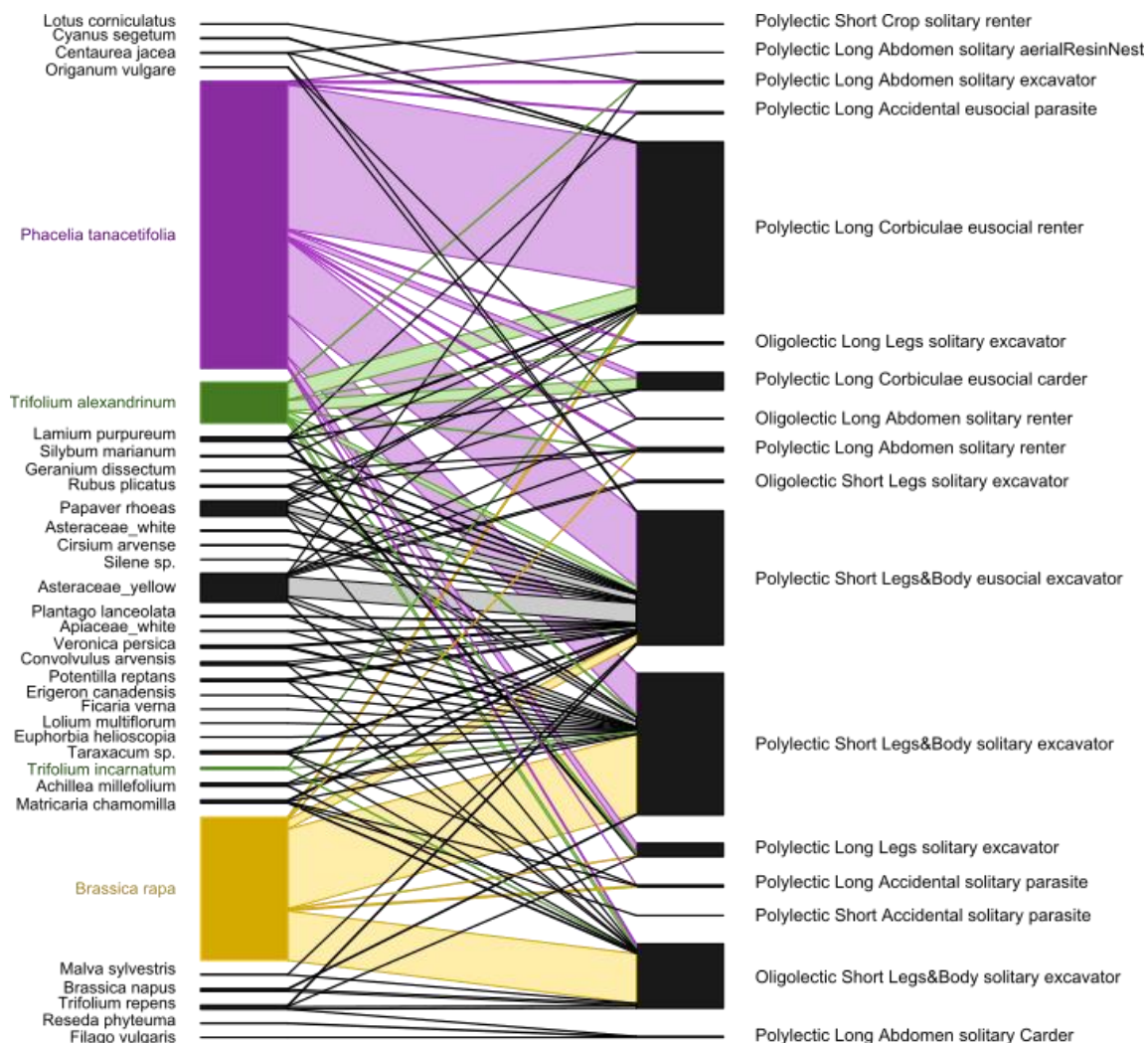


Figure 21: The global plant-pollinator network (interactions recorded in the strips and in the margins) with wild bees pooled by groups of ecological traits. The coloured interactions highlight the main interactions with sown plants (the turnip rape in yellow, the phacelia in blue, and the Alexandria clover in red).

Table 10: Species-level indices of plants species and of some bee species. Shown bee species are the most abundant species and the species that are significantly associated to the strip or to the field margin in the indicator species analysis (other bee species are shown in Appendix F). The number of effective partners, the species strength, and the specialisation (d') of each species present in the global plant-pollinator network are given. Grey lines indicate the bee species significantly associated to the strip and the sown plant species of the cover crop mix.

	Effective partners	Species strength	d'
PLANTS			
<i>Achillea millefolium</i>	6.34	0.42	0.32
<i>Apiaceae_white</i>	2.83	0.09	0.29
<i>Asteraceae_white</i>	3.00	0.78	0.59
<i>Asteraceae_yellow</i>	8.47	7.33	0.65
<i>Brassica napus</i>	2.23	0.17	0.39
<i>Brassica rapa</i>	15.09	25.78	0.66
<i>Centaurea jacea</i>	3.00	1.04	0.49
<i>Cirsium arvense</i>	3.00	1.03	0.48
<i>Convolvulus arvensis</i>	6.00	1.21	0.31
<i>Cyanus segetum</i>	1.00	0.01	0.05
<i>Erigeron canadensis</i>	2.00	0.10	0.48
<i>Euphorbia helioscopia</i>	1.00	0.02	0.40
<i>Ficaria verna</i>	1.00	0.25	0.78
<i>Filago vulgaris</i>	1.00	0.25	0.78
<i>Geranium dissectum</i>	3.00	0.28	0.39
<i>Lamium purpureum</i>	5.10	0.80	0.43
<i>Lolium multiflorum</i>	1.00	0.14	0.69
<i>Lotus corniculatus</i>	1.00	0.10	0.63
<i>Malva sylvestris</i>	2.83	2.03	0.83
<i>Matricaria chamomilla</i>	6.59	3.70	0.68
<i>Origanum vulgare</i>	2.00	1.25	0.88
<i>Papaver rhoeas</i>	12.26	3.41	0.26
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	9.63	37.67	0.49
<i>Plantago lanceolata</i>	3.00	0.25	0.44
<i>Potentilla reptans</i>	3.51	0.73	0.52
<i>Reseda phyteuma</i>	1.00	0.50	0.88
<i>Rubus plicatus</i>	5.74	0.43	0.42
<i>Silene sp.</i>	1.00	0.02	0.36
<i>Silybum marianum</i>	3.79	0.10	0.22
<i>Taraxacum sp.</i>	5.47	1.82	0.48
<i>Trifolium alexandrinum</i>	13.34	10.95	0.43
<i>Trifolium incarnatum</i>	3.75	0.22	0.23
<i>Trifolium repens</i>	3.97	1.33	0.61
<i>Veronica persica</i>	5.45	1.74	0.46
<i>Vicia sp.</i>	1.00	0.04	0.50
<i>Achillea millefolium</i>	6.34	0.42	0.32
BEES			
<i>Halictus simplex</i> group	2.51	1.54	0.12
<i>Bombus terrestris</i> group	1.74	2.71	0.33
<i>Andrena flavipes</i>	2.65	0.94	0.08
<i>Andrena lagopus</i>	1.38	1.09	0.47

	Effective partners	Species strength	d'
<i>Andrena dorsata</i>	1.28	0.24	0.32
<i>Andrena cineraria</i>	1.00	0.03	0.27
<i>Andrena propinqua</i>	1.30	0.20	0.30
<i>Lasioglossum interruptum</i>	1.31	0.03	0.09
<i>Heriades truncorum</i>	1.89	0.41	0.74
<i>Lasioglossum villosulum</i>	2.13	1.01	0.68
<i>Lasioglossum malachurum</i>	4.11	1.83	0.08
<i>Lasioglossum pauxilium</i>	6.18	2.87	0.18
<i>Lasioglossum medinai</i>	1.75	0.11	0.45

5.2. Discussion

5.2.1. Abundance, richness and diversity of pollinators among habitats and time

We found overall significantly higher abundance of *Apis mellifera*, bumble bees and other wild bees, and the species richness of bees, in the strips than in the margins, which is confirming our first hypothesis. This outcome can be well explained by the fact that the cover crop strips offered a continuous massive flower resource from March to June thanks to the turnip rape, phacelia and Alexandria clover blooming. *Apis mellifera* and bumblebees, which are mainly highly eusocial species, were more abundant in May and June, especially in the strips, which matches with the main period of the phacelia blooming. Indeed, the phacelia is known to be highly attractive for pollinators (Rundlöf et al., 2014; Williams and Christian, 1991), and thus commonly used in flowering cover crop or flower strip seed mixes (Bommarco et al., 2021; Hadrava et al., 2022; Warzecha et al., 2018). This cover crop mix can be of particular interest for beekeepers as it provides abundant resources for domestic bees from early spring to summer (Decourtye et al., 2010). The abundance of wild bees significantly decreased from April to July in the strips, while it increased in the margin in May and June. Moreover, the species richness of the bees was significantly higher in the strips at the beginning of the season, and increased in the margin in May and June to reach a similar level in both habitats. We also recorded a higher number of plant species in the margins in May and June. These outcomes indicated a temporal complementarity between cover crop strips and field margins for wild bees, validating our second hypothesis. Contrary to our prediction in the first hypothesis, the taxonomic and functional diversity were also significantly higher in the strips than in the margins, confirming the interest of such annual practices for wild bee conservation in resource poor agricultural landscapes, as reported in previous studies (Klatt et al., 2020; Mallinger et al., 2019; Twerski et al., 2022). However, based on the results shown by the rarefaction curves, the higher species richness recorded in the strips was directly related to the higher abundance

recorded. This means that, if we had a similar quantity of floral resource in both habitats, we could possibly have a higher species richness and diversity in the margins. Thus, the positive effect of cover crop strips on pollinators found in our study is certainly due to the complimentary resources they provide in time and in quantity, but not necessarily in quality (i.e. number of botanical species, or nutritional quality and diversity).

Regarding hoverflies, we observed that the number of botanical families only had a significant negative effect on the abundance of them. These outcomes is not in line with previous research demonstrating that a higher botanical diversity in spontaneous and sown flower patches increase the abundance and diversity of pollinators (Aguilera et al., 2020; Pywell et al., 2006; Wratten et al., 2012). However, our recording of botanical families was limited to the strips and the flower margins, which comprised a poor family diversity in most of our experimental sites, and was not extending to the surrounding landscapes. The slight but significant negative effect of the number of botanical families on the abundance of hoverflies could be explained by the absence of the adequate resource for them, even in the sites that had the highest number of different botanical families. Indeed, the abundance of hoverflies have been shown to be more influenced by the food resources availability for the larvae, and many hoverfly species are aphidophagous at this stage (Schirmel et al., 2018). We can suspect that the highest aphid abundance, attracting more aphidophagous hoverflies, was on sites with a low botanical family number recorded, explaining our results (Schirmel et al., 2018; von Königslöw et al., 2021b). Moreover, hoverfly adults of many species prefer open flowers of Asteraceae or Apiaceae as their floral resources as they are easier to access for them (Branquart and Hemptinne, 2000), but which were sometimes absent on our investigated sites.

5.2.2. Wild bee communities in the strip and in the margin

In the strips, the number of wild bee species recorded was always higher, and the number of plant species or groups were lower in May and June, compared to the margins. This resulted in a global higher web asymmetry of the plant-pollinator network in the strips than in the margins. The low plant diversity, but the higher abundance of flower resource, and the subsequent higher number of bees recorded in the strips can explain this effect (Dormann et al., 2009). Contrary to our findings, Hadrava et al. (2022) observed a similar web asymmetry between flower strips and surrounding semi-natural habitats, probably because they chose the semi-natural habitat with the highest plant diversity (including trees) within a perimeter of 1 km around the flower strip, while we chose the richest margin (without trees) of the field containing the cover crop strip.

The composition of the wild bee communities was significantly different between the two habitats, and dissimilarity between the communities of the strip and the margin could differ from a field to another. Overall, the main genera of bees recorded differed: the communities of the strips were globally dominated by *Bombus sp.* and *Andrena sp.*, while the communities of the margins were dominated by *Lasioglossum sp.* In particular, the large presence of *Bombus sp.* in the strips was not surprising because this genera was dominated by the *Bombus terrestris* group, which is one of the rare bumblebee species that assiduously forages phacelia (Folschweiller et al., 2020).

However, the proportion of oligolectic bees (i.e. specialised to one flower family mainly), and of solitary bees were similar in both habitats. This result is in contrast with previous studies showing that flower strips generally supported less oligolectic bees and solitary bees than semi-natural habitats (Haaland et al., 2011; Hadrava et al., 2022; von Königslöw et al., 2021a, 2021b), even if the oligolectic bee species present in the different habitat type were not the same (von Königslöw et al., 2021b). Our contrasting result could be explained once again with the choice of the semi-natural habitat surveyed, and the potential local availability of high quality semi-natural habitats in the other studies surely have influenced this results.

5.2.3. Importance of both sown and spontaneous plant species for wild bees

With phacelia, the other sown plants *Brassica rapa* and *Trifolium alexandrinum* were the most important plants in the plant-pollinator network, and especially more wild bees depended on phacelia and turnip rape. However, as we predicted in our third hypothesis, they were more visited by common and eusocial bees, which is consistent with previous studies showing that phacelia was the most important species in the network, but a had low specialisation index (Hadrava et al., 2022; Warzecha et al., 2018). A lot of bee species also depended on yellow Asteraceae and *Papaver rhoeas*, spontaneous plants that were present in majority in the margins. As assumed with our third hypothesis, a few rare bee species were found in the strips, only on the spontaneous plants (i.e. weeds), and mainly on yellow Asteraceae. In the margins, the yellow Asteraceae was also the most visited group, with both rare and common bee species. However, more rare bee species were also found on other spontaneous species, such as *Ficaria verna*, *Malva sylvestris*, *Matricaria chamomilla*, or *Reseda phyteuma*, and *Filago vulgaris* which were visited by carder bees (genera *Anthidium*). This finding is consistent with previous research showing the importance of weeds of wild bee populations (Bretagnolle and Gaba, 2015; Warzecha et al., 2018; Wood et al., 2016), and demonstrating that the native spontaneous flora is targeted by the rarest bees, while cropped

flowering plants and sown flowering plant commonly used in flower strips contribute more to enhance the abundance of common species (Kordbacheh et al., 2020; Wood et al., 2017).

Regarding results related to plant groups (in particular yellow Asteraceae) in the analysis of the plant-pollinator networks, we have to interpret the results with caution. The yellow Asteraceae group could contain several species (more or less, the exact number being unknown), thus the species-level indices calculated for each yellow Asteraceae species could change. Globally, the importance of these species was put forward among the other spontaneous plant species. However, we grouped plants which are very close in terms of morphology and phenology, and share many ecological traits (e.g. color, size and shape of the flower), and thus might have a lot of shared pollinators (Carvalho et al., 2014; Rowe et al., 2020; Wratten et al., 2012). In particular, many oligolectic bees are specialised at the botanical family level, with many preferences for the Asteraceae family (Wood et al., 2016).

Concerning ecological traits, our results showed that the association of turnip rape, Alexandria clover and phacelia was interesting to favour several different bee profiles. Turnip rape was overwhelmingly visited by solitary bees with a short tongue, Alexandria clover was mainly visited by eusocial bees with a long tongue, and phacelia was visited by eusocial bees in most part with both long and short tongued bees. Mainly polylectic bees were recorded in the total of visits, but most of the oligolectic bees were recorded on turnip rape, which is in opposition to our last prediction concerning the specialist bees. Additionally, the rare nesting modes “parasite” and “carder” were mainly recorded on sown species, carder bees especially were mainly found on the Alexandria clover. These observations are consistent with previous studies that showed that the association of different botanical families which are complementary in resource type and flowering period is efficient to support a large range of wild bee species (Buhk et al., 2018; Hadrava et al., 2022; Kratschmer et al., 2021; Scheper et al., 2015; von Königslöw et al., 2021a). Indeed, a high number of botanical families can ensure an adequate food resource for more different species by fulfilling their particular needs, and for a longer flowering period (Carreck and Williams, 2002; Wood et al., 2017, 2016).

Moreover, the presence of yellow Asteraceae species and other spontaneous plant species was once again essential as they were visited by the other oligolectic species recorded. Concerning pollen transport, the rarer traits, i.e. “crop”, “under the abdomen” and “accidental”, were mainly found on spontaneous plants. Thereby, the spontaneous species, even weeds in the strips, can be highly important to be preserved as they attracted more rare bees, and rare ecological traits, and thus participated to maintain and support the taxonomic and functional diversity of wild bees. These observations are consistent with previous studies showing that native plants are essential to

support diverse wild bee communities, especially those with rare ecological traits or highly specialised species (Mallinger et al., 2019; Wood et al., 2017, 2016). Indeed, a lot of rare bees which are highly specialised to key plant species rely less on the plants foraged by common bees (Danforth et al., 2019; Sutter et al., 2017). Consequently, field margins play an important role in stabilizing pollinator populations, especially wild solitary bees (Gardner et al., 2021).

Conclusion

The conservation of within-field cover crop strips showed to be an effective way to increase and prolong the flower resources availability for pollinators at the field scale. In intensively cultivated landscapes, these added resources can be a complement to field margins flowers (in particular in early spring), and increase the local richness, taxonomic and functional diversity of wild bees. The continuity of flower resources, and the presence of massive flowering plants in the cover crop strips (especially phacelia), helped in supporting common and generalist bee species, particularly the honey bee *Apis mellifera* and the bumblebees. The three sown plants supported different wild bees ecological traits, in particular the turnip rape favoured solitary oligolectic bees. However, other oligolectic bee species (including rare genera and rare combination of ecological traits) were recorded on yellow Asteraceae and other spontaneous forb species. In general, native spontaneous plants supported more rare species, indicating the high importance of preserving and extend such semi-natural habitat, and the presence of weeds around cropped areas. Nevertheless, the added resources provided by the sown flowers could be efficient for long term pollinator population enhancement and the species conservation if renewed every year on different fields by the farmer. Undestroyed winter cover crop strips show to be of interest to be implement as non-cropped habitats as also providing additional resources for many arthropod groups, and have a potential in increasing multiple ecosystems services (e.g. pest regulation). This practice can also be an interesting tool to introduce practices for biodiversity enhancement in cropping systems that are not already involved in agroecological transition, as a first step without implicating a drastic change.

Authors' contributions

C.T, A.F., designed the study; C.T conducted data collection; C.T. prepared and identified the pollinators; C.T. analysed data; C.T. wrote the first draft of the manuscript. All authors revised the manuscript and gave final approval for publication.

Acknowledgments

We thank Thomas J. Wood, Hugues Mouret and Frederic Vyghen for their help and participation in identifications of bees. We thank Lucile Toniutti, Manon Bouvier, Anthony Roume, and Oriane Matt for their technical assistance, Vincent Tolon for his advices during statistical analyses, and

Anthony Roume for his advices for the writing of the paper. We would like to thank the farmers for allowing us to conduct our experiment on their fields. This work was funded by BASF France division Agro and by Isara.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Résumé du chapitre 5

Rappel des objectifs et hypothèses

La pratique expérimentée a été conçue dans l'objectif de fournir plusieurs services, et notamment pour favoriser différents groupes d'arthropodes en leur apportant des ressources supplémentaires dans les zones intensivement cultivées. L'objectif de ce chapitre de thèse est donc d'étudier les effets de la pratique sur un autre groupe d'arthropodes : les pollinisateurs sauvages, en particulier les abeilles et les syrphes. En effet, la bande de couvert conservée n'étant ni détruite ni fauchée, la végétation peut continuer son cycle et fleurir. Ce chapitre a pour but de décrire les communautés de pollinisateurs qui sont favorisées par la bande, de déterminer si la bande apporte une ressource complémentaire à la végétation présente en bordure des parcelles, et enfin d'évaluer la contribution des espèces semées dans le pool d'espèces végétales locales (plantes fleuries spontanées en bordures de champs et adventices dans les bandes). Nous avons émis les hypothèses suivantes :

- i) La bande de couvert d'interculture est visitée par une plus grande abondance et richesse de pollinisateurs que la bordure du champ, en raison de sa densité de fleurs plus élevée et de sa floraison continue du printemps à l'été, mais pas par une plus grande diversité fonctionnelle étant donné la faible diversité de fleurs attendue dans les bandes ;
- ii) La bande de couvert fournit une ressource alimentaire complémentaire à la bordure du champ, en termes de qualité (les communautés soutenues sont différentes), et en termes de temporalité, surtout au début du printemps ;
- iii) Concernant les abeilles sauvages, les fleurs semées des bandes de couvert favorisent principalement des espèces communes, eusociales et généralistes (polylectiques), mais moins d'espèces rares, solitaires et spécialisées (oligolectiques) que les plantes à fleurs spontanées déjà présentes localement.

Matériel et méthodes mobilisés

Pour vérifier ces hypothèses, nous avons réalisé des relevés de pollinisateurs grâce à des transects standardisés au filet à papillon (100 m parcourus en 30 minutes), sur chaque parcelle (12 au total), et chaque mois de mars à juillet. Les transects sont réalisés deux fois sur la bande (pour couvrir l'intégralité de sa largeur) et une fois sur la bordure, matin et après-midi. Lors de ces transects, chaque pollinisateur entrant en contact avec une fleur est collecté et la fleur visitée est notée. Le nombre de familles botaniques en fleurs sur le site est relevé à chaque fois. Les abeilles ont été

identifiées à l'espèce et les syrphes comptés sans autre identification. Pour chaque espèce d'abeille collectée, les traits écologiques étudiés sont : le lectisme (oligolectique ou polylectique, indiquant le niveau de spécialisation alimentaire de l'abeille), la longueur de la langue (longue ou courte), le mode du transport du pollen (accidentel, brosse abdominale, jabot, corbiculae, sur les pattes, ou sur les pattes et le corps), la socialité (eusociale ou solitaire, l'espèce communale *Andrena agilissima* a été comptée comme solitaire), le mode de nidification (nid aérien en résine, cotonnière, fousseuse, dans des cavités déjà existantes, ou parasite).

Les données récoltées ont été analysées en trois étapes. Premièrement, des modèles linéaires généralisés mixtes ont été utilisés pour déterminer l'effet de l'habitat (bande ou bordure de champ), du mois et du nombre de familles botaniques présentes sur l'abondance des différents groupes de pollinisateurs et sur la richesse, diversité taxonomique (alpha) et diversité fonctionnelle des abeilles. Deuxièmement, nous avons réalisé une analyse de la composition des communautés d'abeilles sauvages à l'échelle de l'espèce (analyse de dissimilarité entre les zones, et analyse des espèces indicatrices de chaque zone échantillonnée). Enfin, l'analyse des réseaux plantes-pollinisateurs (en utilisant les espèces d'abeilles sauvages et leurs traits écologiques) a été utilisée pour comparer la contribution des plantes semées et des plantes spontanées locales.

Résumé des résultats

Nos résultats montrent que l'abondance des abeilles domestiques et des abeilles sauvages y compris les bourdons, sont globalement plus élevées dans la bande de couvert que dans les bordure de champ, validant notre première hypothèse. La richesse spécifique ainsi que la diversité alpha et la diversité fonctionnelle des abeilles visitant les fleurs étaient plus élevées dans la bande de couvert que dans la bordure de champ, en lien direct avec la plus forte abondance de ressources florales et la continuité des floraisons de mars à juillet dans les bandes de couvert. Aucun effet significatif de l'habitat n'a été observé sur les syrphes. En ce qui concerne les dynamiques temporelles, les abeilles domestiques et les bourdons, qui sont des espèces très eusociales, étaient particulièrement nombreux dans la bande en mai et juin, pendant le pic de floraison de la phacélie. L'abondance des abeilles sauvages était plus élevée dans la bande au début du printemps, puis a diminué alors qu'elle augmentait dans la bordure du champ. De même pour la richesse spécifique des abeilles, qui était plus élevée dans la bande au début de la saison, et qui a augmenté en mai dans la bordure pour atteindre des niveaux comparables dans les deux habitats en juin. Ces observations indiquent une complémentarité dans le temps des ressources issues des deux habitats, avec des plantes qui fleurissent plus tôt dans les bandes de couvert, et valident donc la seconde hypothèse.

Les communautés d'abeilles sauvages étaient significativement différentes entre la bande et la bordure, avec majoritairement des espèces des genres *Bombus* et *Andrena* dans la bande, et des espèces du genre *Lasioglossum* dans la bordure. Les proportions d'abeilles oligolectiques (spécialistes) et solitaires étaient en revanche similaires entre les deux habitats. C'est davantage entre les espèces ou groupes de plantes que les différences de communautés et de distribution des traits étaient marquées. Les plantes semées (phacélie, navette et trèfle d'Alexandrie) étaient très importantes dans le réseau plantes-pollinisateurs (nombre élevé de dépendances), et soutenaient différents types d'abeilles aux traits écologiques variés. En particulier la navette était visitée par de nombreuses abeilles solitaires oligolectiques. Mais comme nous l'avions prédit avec la troisième hypothèse, ces plantes semées étaient visitées par davantage d'espèces d'abeilles communes, tandis que de nombreuses plantes spontanées présentes dans les bordures et dans les bandes (issues du stock de graines d'adventices du sol) favorisaient davantage les espèces d'abeilles les plus rares, y compris des espèces avec des traits écologiques moins communs comme les Megachilidae.

Portée des résultats pour la thèse

Ces résultats concernant les pollinisateurs montrent que les bandes de couvert d'interculture sont un atout pour favoriser non seulement les arthropodes rampants, dont de nombreux prédateurs généralistes comme les carabes et les araignées, mais également les abeilles sauvages et domestiques. Cette pratique a donc un intérêt supplémentaire pour les apiculteurs, ou pour le maintien des populations d'abeilles sauvages dans les milieux intensivement cultivés. De plus, même si aucun service écosystémique directement lié à ces pollinisateurs n'a été mesuré (car le maïs ne dépend pas de la pollinisation entomophile), la préservation de nombreuses espèces d'abeilles sauvages dans le paysage est primordiale pour conserver le service écosystémique de pollinisation essentiel à la reproduction des plantes sauvages et à la production de nombreuses cultures. De plus, comme pour le chapitre précédent concernant les carabes, ce chapitre montre que les bandes de couvert d'interculture ne sont pas des habitats similaires aux bordures de champs, et que leurs caractéristiques permettent de soutenir des espèces d'arthropodes aux besoins différents. Cela souligne l'importance de préserver et d'étendre ces ESN pérennes autour des parcelles agricoles, et de les protéger autant que possible des perturbations liées aux activités humaines et agricoles.

La complémentarité entre les habitats et ressources offertes par les bandes de couvert conservées et les bordures de champs peut permettre de cibler davantage de groupes d'arthropodes, et donc d'augmenter les populations d'arthropodes bénéfiques et leur diversité à l'échelle locale.

Chapitre 6

Discussion générale



6. Discussion générale

6.1. Principaux résultats et validation des hypothèses

L'objectif du projet de thèse était de proposer et d'expérimenter une pratique agroécologique innovante en culture de maïs, qui soit facile à insérer dans les systèmes de culture existants, et qui permette de favoriser l'entomofaune bénéfique (ennemis naturels rampants et pollinisateurs) en leur apportant des ressources et un habitat supplémentaire au sein d'une parcelle agricole. La pratique choisie consiste en la conservation d'une bande de couvert d'interculture au centre d'une parcelle cultivée, et son maintien pendant toute la durée de la culture du maïs. Ainsi, la problématique posée était la suivante :

Une bande de couvert d'interculture conservée au centre de la culture de maïs suivante permet-elle de favoriser les arthropodes rampants et pollinisateurs dans les parcelles, et de contribuer au spillover des prédateurs et du potentiel de régulation des ravageurs dans la culture ?

La thèse a été organisée selon deux axes principaux :

- 1) Mesurer et comprendre l'impact de la pratique sur les arthropodes rampants, sur leur dispersion, et sur le potentiel service de régulation des ravageurs dans la culture adjacente ;
- 2) Mesurer et évaluer l'intérêt de la pratique pour la conservation des pollinisateurs sauvages en milieu de grandes cultures.

A travers chacun de ces axes, le travail de thèse a permis d'évaluer si la pratique permettait de fournir des habitats et des ressources favorisant des populations d'arthropodes, d'augmenter la diversité des espèces d'arthropodes et de participer à la conservation de certaines espèces. Il a également permis d'évaluer le potentiel service de régulation des ravageurs rendu ou favorisé à l'échelle de la parcelle lors de la mise en place de cette pratique.

6.1.1. Premier axe : effets de la pratique sur la distribution spatiale des ennemis naturels, des ravageurs et de l'activité de prédation

Les résultats ont montré que l'activité-densité des arthropodes rampants suivis, ainsi que la richesse des carabes et des araignées, étaient similaires dans la bande et dans la bordure du champ, validant ainsi notre hypothèse selon laquelle la bande de végétation serait un habitat favorable qui hébergerait alors autant d'arthropodes rampants (en abondance et richesse) que les bordures de champs (H1). Ces résultats concordent avec d'autres études, qui ont démontré que les bandes de

végétation étaient rapidement colonisées au cours des premières années d'établissement (Pywell et al., 2005) et montraient dès les premières années des niveaux d'abondance d'arthropodes (Boetzi et al., 2020; Fusser et al., 2017; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009) et de richesse (Fusser et al., 2017 ; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009 ; mais voir Pecheur et al., 2020) similaires à ceux des bordures de champs. Cependant, sans invalider notre première hypothèse, certaines tendances dans les résultats peuvent apporter de la nuance. En effet, les carabes et les araignées avaient tout de même tendance à être plus nombreux dans la bande, ce qui corrobore d'autres études qui ont démontré que les bandes fleuries dans des champs (Campbell et al., 2019; Denys et Tschardtke, 2002; Pecheur et al., 2020) et les bandes de végétation au centre des parcelles (Thomas et al., 1991) pouvaient abriter une plus grande abondance d'arthropodes que les bordures de champ.

Nous avons également démontré que la bande abritait une plus grande activité-densité de carabes et d'araignées que la zone cultivée pendant les stades sensibles du maïs, ce qui confirme notre seconde hypothèse selon laquelle la bande peut constituer un réservoir pour les ennemis naturels (H2). Ce résultat fait écho aux conclusions de nombreuses autres études comparant des bandes fleuries et des cultures adjacentes (Frank, 1998; Haaland et al., 2011; Meek et al., 2002), ou des bandes de végétation implantées en milieu de parcelle avec la culture, que cette dernière soit du seigle (Kujawa et al., 2020), du blé (Lee et al., 2001) ou du maïs (Carmona et Landis, 1999). En revanche, nous avons trouvé une richesse similaire entre bande de couvert et zone cultivée pour les espèces de carabes et les familles d'araignées. L'étude de Kujawa et al., (2020) a également mis en évidence des niveaux de richesse similaires entre les bandes annuelles au milieu des parcelles et la culture adjacente. Pourtant, un grand nombre d'études ont trouvé des niveaux de richesse de carabes plus élevés dans les IAE que dans les cultures adjacentes (Aviron et al., 2007 ; Balmer et al., 2013 ; Ditner et al., 2013 ; Frank et Reichhart, 2004 ; Pfiffner et Luka, 2000).

A l'instar d'autres études (Menalled et al., 2001 ; Schellhorn et al., 2014 ; Seidl et al., 2020), les résultats de nos analyses montrent que le type d'habitat explique mieux la répartition des arthropodes rampants que la distance entre un habitat non cultivé et la culture. Nous n'avons pas observé d'effet de bordure clair sur l'activité-densité ou sur la richesse de ces arthropodes, mais une légère tendance avec plus de carabes à 10 m de la bande a toutefois été détectée. Ainsi nos résultats ne confirment pas complètement l'hypothèse selon laquelle l'activité-densité des arthropodes suivis dans la zone cultivée diminuerait avec l'augmentation de la distance de la bande (H2). Dans la littérature, un effet de la distance depuis une bande de végétation sur la présence d'arthropodes tous groupes confondus est parfois observé (Boetzi et al., 2020; Thomas et al., 1991). Cependant il n'y a souvent pas de preuve d'un effet de bordure (c'est-à-dire les effets de la distance) pour les groupes d'arthropodes rampants séparément (Balmer et al., 2013; Boetzi et al., 2020;

Carmona et Landis, 1999; Kujawa et al., 2020; Woodcock et al., 2016). Pour le groupe des carabes, certaines études observent même une présence plus importante vers le centre des parcelles, avec une activité-densité principalement liée à la présence de quelques espèces dominantes (Al Hassan et al., 2013; Boetzl et al., 2020). Pour les staphylins, des études antérieures ont trouvé une activité-densité plus élevée dans les zones les plus éloignées des bandes de végétation en plein champ, indiquant l'influence possible de l'émigration depuis la bordure du champs (Boetzl et al., 2020; Collins et al., 2002; Thomas et al., 1991). Pour les araignées, deux études ont tout de même trouvé une activité-densité plus élevée près des bandes (Boetzl et al., 2018; Kujawa et al., 2020). Concernant la richesse, contrairement à nos conclusions, d'autres études ont rapporté que la richesse spécifique des carabes (Balmer et al., 2013; Boetzl et al., 2020, 2018) et des araignées (Kujawa et al., 2020) était négativement corrélée à la distance par rapport à une bande de végétation.

Bien que nous n'ayons pas constaté d'effet de bordure sur les arthropodes rampants à proximité de la bande, notre étude a révélé que les taux de prédation étaient plus élevés dans la bande que dans les autres habitats, et diminuaient avec la distance dans les zones cultivées. Ces résultats valident ainsi notre hypothèse d'un taux de prédation par les arthropodes rampants plus important près de la bande et diminuant avec l'augmentation de la distance à la bande (H4). Ce résultat est en accord avec les travaux d'Albrecht et al. (2020), qui ont démontré que les bandes fleuries peuvent entraîner une augmentation de 16 % du service de régulation des ravageurs pour les cultures adjacentes, et que ce service diminue avec la distance à la bande. Une observation similaire à celle de notre étude, montrant un service de régulation des ravageurs qui diminue avec la distance par rapport au bord de la culture, même si les densités de prédateurs ne semblent subir aucun effet de bordure, avait déjà été rapporté par Woodcock et al. (2016).

Concernant les limaces, nos résultats montrent une activité-densité plus importante dans la bande que dans les autres habitats, montrant que la bande est un habitat favorable à leur développement. Cependant, aucun effet de la distance à la bande n'a été observé sur l'activité-densité des limaces dans la culture, ce qui valide notre hypothèse selon laquelle la végétation de la bande formerait un habitat favorable aux limaces, mais sans favoriser leur dispersion dans la culture (H3). Cela avait déjà été observé par Frank (1998), dont les travaux montraient que les bandes refuges dans les parcelles cultivées n'augmentaient pas la présence de *D. reticulatum*.

Suite à l'analyse approfondie de la composition des communautés de carabes et de la distribution de leurs traits écologiques, nous avons pu montrer que la bordure du champ, la bande de couvert et la zone cultivée comportaient des communautés significativement différentes. Cette observation

est en accord avec de précédentes études ayant également montré que les communautés de carabes étaient différentes entre les zones cultivées et non cultivées (Boetzl et al., 2018; Pecheur et al., 2020), et entre les bordures de champs pérennes et les bandes de végétation récemment implantées (Maas et al., 2021). Les bandes de couvert de nos essais abritaient à la fois des espèces présentes dans les bords de champs et dans les zones cultivées, mais dans des proportions totalement différentes, ce qui valide partiellement notre hypothèse H5. Certaines espèces ont été enregistrées très majoritairement dans la bande de couvert (e.g *Amara similata*), indiquant que la pratique pourrait soutenir des espèces de carabes dès la première année de mise en place. Par ailleurs, les carabes prédateurs étaient majoritaires dans toutes les zones échantillonnées. Cependant les carabes phytophages et plus petits étaient davantage associés à la bande de couvert et à la bordure du champ comme observé précédemment par Boetzl et al. (2018) et Gayer et al. (2019), tandis que les carabes polyphages et plus gros étaient plutôt associés à la zone cultivée conformément cette fois aux observations de Baulechner et al. (2019), Birkhofer et al. (2014) et Gallé et al. (2020).

Néanmoins, la distribution des traits écologiques dans la bande présentait des caractéristiques à la fois de la zone cultivée et de la bordure de champs comme nous l'avions supposé, mais évoluait progressivement vers une distribution plus proche de celle de la zone cultivée au cours du temps, invalidant ainsi la deuxième partie de notre hypothèse H6 selon laquelle la distribution des traits écologiques des carabes dans la bande de couvert évoluerait vers une distribution des traits écologiques de type bordure. Notre hypothèse était basée sur de précédents résultats, notamment l'étude de Maas et al., (2021) qui a montré que la composition des communautés de prédateurs dans les bandes de prairies récemment mises en place est devenue de plus en plus similaire aux communautés dans les prairies pérennes au fil des trois premières années.

La dernière hypothèse que nous avons formulée sur les arthropodes rampants, qui prédisait que la distance à la bande influencerait la composition de la communauté de carabes et la distribution de leurs traits écologiques dans la proximité immédiate de la bande a pu être validée (H7). L'activité-densité des deux espèces les plus abondantes dans la zone cultivée, *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius*, était plus élevée dans la zone cultivée à proximité de la bande (10 m), indiquant un effet de bordure. Ces espèces étant associées à la zone cultivée, ce résultat suggère plus un effet d'agrégation de ces espèces vers la bande qu'un effet spillover de la bande vers la culture. Dans la zone cultivée, la proportion de petits carabes était plus élevée aux abords de la bande, indiquant cette fois-ci un potentiel spillover de certaines espèces majoritaires dans la bande (e.g. *Anchomenus dorsalis*) vers la zone cultivée. Cet effet de la distance à la bande sur la taille est cohérent avec des études antérieures montrant que la taille des carabes augmentait avec la

distance à la bordure du champ ou à une IAE (Boetzi et al., 2018; Gallé et al., 2020; Pecheur et al., 2020). Cependant, l'influence des bandes de couvert sur les communautés de la culture adjacente reste limitée au-delà d'une distance de 10 mètres, et les échanges entre habitats restent difficiles à identifier.

6.1.2. Deuxième axe : intérêt de la pratique pour la conservation des pollinisateurs sauvages

Les résultats de nos essais montrent que l'abondance des abeilles domestiques et sauvages était globalement plus élevée dans les bandes de couvert que dans les bordures de champs, comme nous l'avions supposé (H8). En revanche, aucune différence significative n'a été observée concernant les syrphes. Cette différence de comportement des syrphes vis-à-vis des bandes fleuries par rapport aux abeilles avait déjà été constaté par Warzecha et al. (2018). La richesse spécifique, la diversité alpha et la diversité fonctionnelle des abeilles étaient plus élevées dans les bandes de couvert que dans les bordures de champs, en raison de la plus forte abondance de ressources florales et la continuité des floraisons de mars à juillet dans les bandes de couvert, ce qui valide la deuxième partie de notre hypothèse H8 concernant la richesse, mais invalide notre prédiction concernant la diversité fonctionnelle.

En ce qui concerne les dynamiques temporelles, les abeilles domestiques et les bourdons, qui sont des espèces d'abeilles eusociales, étaient particulièrement nombreux dans la bande en mai et juin, pendant le pic de floraison de la phacélie. L'abondance des abeilles sauvages était plus élevée dans la bande au début du printemps, puis a diminué alors qu'elle augmentait dans la bordure du champ. De même pour la richesse spécifique des abeilles, qui était plus élevée dans la bande au début de la saison, et qui a augmenté en mai dans la bordure pour atteindre des niveaux comparables dans les deux habitats en juin. Ces observations confirment l'hypothèse selon laquelle la bande de couvert fournirait une ressource alimentaire complémentaire dans le temps à celle de la bordure du champ avec des plantes qui fleurissent plus tôt dans les bandes de couvert (H9).

Les communautés d'abeilles sauvages étaient significativement différentes entre les bandes et les bordures, avec majoritairement des espèces des genres *Bombus* et *Andrena* dans les bandes, et des espèces du genre *Lasioglossum* dans les bordures, montrant encore une fois la complémentarité entre les deux habitats en termes de qualité de la ressource (H9). Les proportions d'abeilles oligolectiques (spécialistes) et solitaires étaient néanmoins similaires entre les deux habitats. Ce résultat contraste avec des études antérieures montrant que les bandes fleuries supportaient généralement moins d'abeilles oligolectiques et d'abeilles solitaires que les ESN (Haaland et al.,

2011; Hadrava et al., 2022; von Königslöw et al., 2021a, 2021b) même si les espèces d'abeilles oligolectiques présentes dans les différents types d'habitats n'étaient pas les mêmes (von Königslöw et al., 2021b). Dans notre étude, c'est la navette qui a été visitée par un grand nombre d'espèces oligolectiques sur les Brassicaceae.

La dernière partie du travail de thèse concernant la contribution des espèces végétales semées dans le pool d'espèces végétales locales nous a permis de mettre en avant que les différences de communautés et de distribution des traits écologiques des pollinisateurs étaient davantage marquées entre les espèces ou groupes de plantes qu'entre la bande et la bordure. Les plantes semées (phacélie, navette et trèfle d'Alexandrie) étaient très importantes dans le réseau plantes-pollinisateurs et soutenaient différents types d'abeilles aux traits écologiques variés. Ces observations sont concordantes avec d'autres études qui ont montré que l'association de différentes familles botaniques dans les bandes fleuries est efficace pour soutenir une plus grande diversité d'espèces d'abeilles sauvages (Buhk et al., 2018; Hadrava et al., 2022; Kratschmer et al., 2021; Scheper et al., 2015; von Königslöw et al., 2021a). Cependant, ces plantes semées étaient visitées par davantage d'espèces d'abeilles communes, comme cela a déjà été montré (Hadrava et al., 2022; Warzecha et al., 2018). De nombreuses plantes spontanées présentes dans les bordures et dans les bandes favorisaient davantage les espèces d'abeilles les moins fréquentes, y compris des espèces avec des traits écologiques moins communs, validant ainsi notre dernière hypothèse (H10). Ce constat est cohérent avec des recherches antérieures démontrant l'importance des adventices pour les populations d'abeilles sauvages (Bretagnolle et Gaba, 2015; Warzecha et al., 2018; Wood et al., 2016).

6.2. Potentiel de la pratique pour favoriser les populations d'arthropodes bénéfiques à l'échelle de la parcelle

6.2.1. Fournir habitat et ressources pour les arthropodes

Les résultats de cette thèse montrent que la conservation de bandes de couvert d'interculture au sein des parcelles cultivées permet de fournir un habitat favorable et des ressources adéquates à de nombreux arthropodes bénéfiques. En effet, nous avons montré que les bandes constituent des réservoirs de biodiversité, où les populations de carabes, d'araignées et d'abeilles sont particulièrement abondantes.

Dans les parcelles, la bande de couvert est un habitat qui réunit des conditions plus favorables que la culture pour l'établissement de nombreux arthropodes comme les carabes et les araignées. En

effet, déjà plusieurs mois avant l'implantation du maïs, le couvert d'interculture a joué le rôle d'habitat d'hivernation pour de nombreux arthropodes (Pywell et al., 2005). Lors de sa destruction, la bande qui a été conservée a pu servir de zone de refuge pour les carabes et les araignées en leur fournissant un habitat approprié au sein du champ cultivé (Landis et al., 2005), tandis que le reste de la parcelle était soumis à de fortes perturbations comme les passages d'engins et le travail du sol (Rowen et al., 2020) ou les applications d'herbicides (Lee et al., 2001) qui peuvent augmenter la mortalité de nombreux arthropodes. Ces interventions auront pu conduire certains carabes et araignées à se réfugier dans les bordures et dans la bande (Lemke et Poehling, 2002; Tschardt et al., 2005). Puis pendant la cultivation du maïs, la végétation plus haute, plus dense et plus complexe de la bande a probablement permis d'apporter des conditions plus propices aux arthropodes que le sol nu de la zone cultivée (Aviron et al., 2007; Ganser et al., 2019; Schaffers et al., 2008). De nombreux aspects peuvent expliquer qu'une bande fleurie (ou en l'occurrence une bande de couvert) accueille plus d'arthropodes que les parcelles cultivées. La forte densité de végétation dans la bande a très probablement créé un microclimat plus stable en termes de température et d'humidité. Il peut également avoir fourni une teneur plus élevée en matière organique à la surface du sol, ce qui peut augmenter considérablement l'abondance des limaces et des collembolles, qui sont des proies importantes pour les araignées et les carabes (Norris et al., 2016). Les ressources florales de la bande ont également attiré de nombreux insectes volants qui sont des proies potentielles pour les arthropodes (González-Chang et al., 2019; Holland et al., 2016) et peuvent donc également contribuer au développement des populations (Schmidt-Entling et Döbeli, 2009).

Par ailleurs pour certains arthropodes, les bandes ont été des habitats largement préférés aux bordures de champs. C'est le cas des abeilles domestiques et sauvages dont l'abondance était largement supérieure dans les bandes de couvert que dans les bordures de champs. Ceci a été possible grâce à une ressource florale massive et continue de mars à juin dans les bandes de couvert, avec la floraison de la navette, de la phacélie et du trèfle d'Alexandrie. Il y a eu un pic important de visites d'abeilles domestiques et de bourdons en particulier en mai et juin, lors de la période principale de floraison des phacélies. En effet, la phacélie est très attractive pour les pollinisateurs (Rundlöf et al., 2014; Williams et Christian, 1991), et c'est pour cette raison qu'elle est couramment utilisée dans les démarches d'enrichissement floristique (Bommarco et al., 2021; Hadrava et al., 2022; Warzecha et al., 2018). Les ressources fournies par les bandes de couvert sont donc particulièrement intéressantes pour les apiculteurs car il fournit des ressources abondantes pendant plusieurs mois (Decourtye et al., 2010), et pour les pour les abeilles sauvages, en particulier au début du printemps quand les plantes spontanées en bordure de champs n'ont pas encore fleuri.

La navette a joué un rôle particulièrement important dans les réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs, car elle a été visitée par de nombreuses espèces d'abeilles solitaires et oligolectiques.

Mais pour d'autres groupes, les bandes de couvert étaient des réservoirs similaires aux ESN en bordure de champ. En effet, nous n'avons pas montré de différences significatives entre l'activité-densité des arthropodes rampants dans la bande de couvert et dans la bordure du champ, seulement une tendance pour les carabes et les araignées. Encore une fois, la plus grande disponibilité en ressources florales dans les bandes de couvert a sûrement joué un rôle, en attirant plus d'insectes et donc plus de prédateurs dont ils sont les proies, en comparaison avec les bordures de champs qui étaient majoritairement composées de graminées. Pourtant, nous avons observé que les syrphes n'étaient pas significativement plus abondants dans les bandes que dans les bordures de champs. Ce résultat n'était pas attendu, mais nous pouvons supposer que les ressources florales de la bande, certes abondantes, n'étaient pas adaptées aux besoins des syrphes. En effet, les syrphes au stade adulte dépendraient davantage de plantes clés (Warzecha et al., 2018), comme les fleurs ouvertes et faciles d'accès des Asteraceae et des Apiaceae (Branquart et Hemptinne, 2000), souvent absentes des bandes de couvert mises en place. De plus, des études ont montré que la présence de ressources alimentaires pour les larves, qui sont souvent aphidophages, était plus prédictive de l'abondance des syrphes que la ressource florale (Schirmel et al., 2018; von Königslöw et al., 2021b).

6.2.2. Augmenter la diversité des arthropodes

La bande est un habitat favorable pour de nombreux arthropodes, mais la fourniture d'un habitat et de ressources supplémentaires est-elle suffisante pour soutenir voire augmenter leur diversité localement ?

Diversité des arthropodes entre les différents habitats

Nos analyses ont montré que la richesse spécifique et la diversité taxonomique et fonctionnelle des abeilles étaient nettement plus élevées dans les bandes de couvert que dans les bordures de champs. En effet, la présence d'abeilles est conditionnée par la présence des ressources florales adéquates. L'abondance élevée de fleurs dans les bandes de couvert a attiré un plus grand nombre de pollinisateurs, ce qui s'est traduit par une plus grande probabilité de trouver des espèces différentes, et donc une richesse spécifique et une diversité alpha des abeilles collectées plus élevées que dans les bordures de champs (Dormann et al., 2009). Par ailleurs, le nombre d'espèces fleuries visitées a beaucoup augmenté dans les bordures en mai et juin, ce qui a induit une augmentation de la richesse qui a atteint un niveau similaire à la richesse dans les bandes en juin.

Les courbes de raréfaction montrent plus d'espèces différentes par échantillon dans les bandes, mais plus d'espèces différentes pour un même nombre d'individus dans les bordures. Ceci nous indique que l'effet positif des bandes de couvert sur la diversité des pollinisateurs était certainement dû à la ressource complémentaire qu'elles fournissent en quantité, et en continu dans le temps, mais pas nécessairement à leur qualité (i.e. nombre d'espèces botaniques, diversité des traits des fleurs, qualité nutritionnelle des plantes). Cela suggère que, si nous avons une quantité égale de ressources florales dans les deux habitats, nous pourrions éventuellement avoir une plus grande richesse et diversité d'abeilles visitant les fleurs dans les bordures de champs. D'autre part, la plus forte abondance d'abeilles s'est également traduite par une diversité fonctionnelle (donc liée aux nombres de traits écologiques différents et non plus aux espèces) plus élevée dans les bandes que dans les bordures. La faible diversité des ressources apportée par la bande, c'est-à-dire seulement trois espèces de plantes différentes (navette, phacélie et trèfle d'Alexandrie ou incarnat), a donc quand même permis de favoriser différents « profils » d'abeilles. Cela montre que le choix de trois plantes issues de familles botaniques distinctes, avec une morphologie, une couleur et une phénologie différentes, peut permettre de nourrir un large éventail d'abeilles différentes. Ce résultat confirme l'intérêt des bandes fleuries annuelles, même peu diversifiées, pour la conservation des abeilles sauvages dans les paysages agricoles pauvres (Klatt et al., 2020; Mallinger et al., 2019; Twerski et al., 2022).

Cependant, cette conclusion dépend très largement du contexte des parcelles d'expérimentation, du type et de la qualité des IAE ou ESN que l'on compare aux bandes fleuries. Le niveau de richesse spécifique des abeilles observé dépend très largement de leurs caractéristiques, en particulier de la composition botanique et de la quantité de fleurs. En effet, nos parcelles étaient généralement situées dans des paysages intensivement cultivés avec des surfaces occupées par les ESN restreintes et des ressources florales limitées. Nous avons choisi de comparer la bande à une ressource locale déjà existante, c'est-à-dire une bordure de la parcelle accueillant l'essai, et de nous limiter à la strate herbacée. Or, d'autres études ont comparé les ressources des bandes fleuries avec les ressources présentes dans les ESN dans un périmètre de 1 km autour de la bande fleurie, y compris les espèces ligneuses (e.g. Hadrava et al., 2022) donnant davantage un aperçu de la ressource réelle pour les pollinisateurs. Le nombre d'espèces d'abeilles alors recensé a d'autant plus de probabilité d'être élevé si le paysage alentour est riche en ESN et en ressources florales diversifiées, en particulier dans les paysages moins anthropisés, riches en prairies et zones boisées (Aguilera et al., 2020; Heard et al., 2007; Holland et al., 2015; Scheper et al., 2015). Dans ces conditions, l'intérêt des bandes fleuries peut être moindre.

Concernant les arthropodes rampants, les résultats sur les niveaux de diversité sont tout à fait différents. En effet, le nombre de familles d'araignées et d'espèces de carabes était similaire dans tous les habitats étudiés. Cette observation est partagée avec d'autres études, mais ceci n'est pas une généralité : les résultats sont très variables. Comme pour les abeilles, cette différence de résultat peut s'expliquer par la forte variabilité dans la qualité des ESN choisis en comparaison : âge, composition botanique, présence d'espèces ligneuses ou non (Badenhausser et al., 2020; Ganser et al., 2019; Marshall et Moonen, 2002; Pywell et al., 2005). De plus, la culture choisie en comparaison, le mode de culture (e.g. biologique, conventionnel), et le précédent cultural peuvent impacter les communautés d'arthropodes présentes (Gallé et al., 2020; Gayer et al., 2019; Rusch et al., 2014).

Si le nombre d'espèces n'est pas toujours plus élevé dans les bandes en comparaison des autres habitats, en revanche rien n'indique que les espèces sont les mêmes. En effet, comme nous l'avons détaillé précédemment, les bandes et les bordures ont des caractéristiques particulières pouvant répondre aux besoins de différentes espèces. Ce n'est donc pas seulement le nombre d'espèces favorisées qui est pertinent pour évaluer l'effet de la pratique sur la diversité, mais également la complémentarité entre les milieux.

Différentes communautés dans les habitats étudiés

Les résultats de la thèse ont montré que la composition des communautés de carabes et d'abeilles collectés dans les bandes de couvert était différente de celles trouvées dans les cultures, et dans les habitats pérennes que sont les bordures de champs.

Les communautés de carabes étaient impactées par l'effet de l'habitat et de la période de relevé, même pendant la croissance du maïs, montrant l'évolution rapide des communautés de carabes dans l'agroécosystème suivant les saisons et les interventions humaines. La communauté initialement présente dans le couvert d'interculture a été perturbée par le travail du sol et le semis dans la zone cultivée, et par conséquent a évolué vers une communauté différente de celle de la bande de couvert conservée. Cette évolution a également été observée dans la distribution des traits écologiques des carabes, dont la trajectoire diffère dans chaque habitat à partir du semis du maïs.

Après le semis, la communauté de carabes dans la bande ne comprenait pas seulement un mélange d'espèces typiques des bordures et des zones cultivées. Certaines espèces étaient majoritairement présentes dans la bande (e.g. *Brachinus scolpeta*, *Amara similata*, *Carabus cancellatus*, minoritaires dans d'autres habitats) voire uniquement relevées dans la bande (e.g. *Syntomus obscuroguttatus*,

cependant trouvé en faible abondance). Cette observation est cohérente avec certains traits d'histoire de vie de ces espèces. En effet, les espèces du genre *Amara* sont connues pour être principalement trouvées dans des habitats non cultivés où le sol est moins compact et où il est plus facile de creuser des galeries (Pywell et al., 2005; Thomas et al., 2001). L'espèce *B. sclopeta*, quant à elle, semble être associée avec le colza (Marrec et al., 2015), et sa présence dans les bandes pourrait potentiellement s'expliquer par la composition végétale du couvert d'interculture, dont la navette est une plante proche du colza.

De manière générale, nous avons observé une distribution des traits écologiques des carabes différente entre les zones cultivées et non cultivées, en cohérence avec la littérature scientifique. Les espèces de carabes polyphages, plus grandes et plus mobiles sont davantage associées aux zones cultivées qu'aux ESN, probablement grâce à leur plus grande capacité à vivre dans des habitats plus fréquemment perturbés (Cardarelli et Bogliani, 2014). Les carabes phytophages et les plus petites espèces sont quant à elles plutôt associées aux zones non cultivées comme les bordures de champs, car la végétation non cultivée fournit une ressource alimentaire plus abondante et diversifiée pour les espèces phytophages (Kulkarni et al., 2015). Dans les bandes de couvert, la distribution des traits des carabes présentait des caractéristiques communes avec les bordures de champs et les zones cultivées. Les bandes étaient composées d'une végétation haute plus hétérogène et moins dense que la végétation des bordures (principalement composée de graminées). Par conséquent, la bande offrait probablement un habitat plus propice, par rapport aux bordures, pour les plus grands carabes (*Carabus spp.*) qui ne peuvent pas se disperser facilement dans une végétation très dense (Ng et al., 2018; Rouabah et al., 2015). Ces différents résultats montrent que la mise en place de telles bandes de végétation semble pouvoir favoriser certaines espèces de carabes moins abondantes dans les habitats déjà existants.

Concernant les abeilles, les communautés visitant les bandes de couvert étaient globalement dominées par les genres *Bombus* et *Andrena*, tandis que les communautés visitant les bordures étaient dominées par le genre *Lasioglossum*. Cependant, la proportion d'abeilles oligolectiques (c'est-à-dire spécialistes d'une famille de fleurs principalement) et d'abeilles solitaires était similaire dans les deux habitats. Dans notre cas, c'est la présence de la navette qui a attiré un grand nombre d'abeilles spécialistes des Brassicaceae. Comme pour les carabes, la bande semble pouvoir fournir un habitat qui ne substitue pas les bordures de champs mais qui en est complémentaire, et qui pourrait donc à terme soutenir la diversité locale.

Cette comparaison entre habitats est davantage pertinente pour les arthropodes rampants, mais pour les pollinisateurs il est également intéressant de comparer les ressources apportées par la

pratique, en particulier les plantes semées avec le couvert et les plantes fleuries spontanées, naturellement présentes dans les bordures de champs et dans les bandes de couvert.

Complémentarité entre fleurs de plantes semées et spontanées

Les résultats de la thèse montrent que la plupart des interactions plantes-pollinisateurs enregistrées concernaient les plantes semées (phacélie, navette, trèfles). Nous avons observé que l'association de la phacélie, de la navette, et du trèfle d'Alexandrie était intéressante pour favoriser plusieurs types d'abeilles aux traits écologiques différents. Notamment la navette était largement visitée par des abeilles solitaires et oligolectiques. Diversifier les mélanges des bandes fleuries en associant des familles botaniques différentes permet d'assurer une ressource alimentaire adéquate à de nombreuses espèces d'abeilles en répondant à leurs besoins particuliers, et pour une période de floraison plus longue (Carreck et Williams, 2002; Wood et al., 2017; Woodcock et al., 2016).

Nos résultats montrent que beaucoup de plantes spontanées, dans les bordures de champs comme dans des bandes, sont visitées par des espèces moins communes, en comparaison des plantes semées du couvert (phacélie, navette et trèfles). En effet, les plantes fleuries généralement utilisées dans les mélanges pour les bandes fleuries contribuent davantage à améliorer l'abondance des espèces communes (Kordbacheh et al., 2020; Wood et al., 2017).

De nombreuses plantes spontanées étaient visitées par des abeilles oligolectiques, ou d'autres traits plus rares comme les abeilles cotonnières des genres *Anthidium* et *Anthidiellum* qui n'ont été observées que de rares fois. Peu d'espèces d'abeilles rares ont été trouvées dans les bandes, mais toutes ont visité les plantes spontanées (qui peuvent être aussi des adventices pour les champs cultivés), et principalement des Asteraceae jaunes. Les plantes spontanées sont essentielles pour soutenir diverses communautés d'abeilles sauvages (Bretagnolle et Gaba, 2015; Warzecha et al., 2018), en particulier celles présentant des traits écologiques rares ou des espèces spécialisées (Mallinger et al., 2019; Wood et al., 2017, 2016). En effet, de nombreuses abeilles rares qui sont hautement spécialisées dans les espèces végétales clés dépendent moins des plantes butinées par les abeilles communes (Danforth et al., 2019; Sutter et al., 2017).

En conclusion, les bandes de couvert et les espèces fleuries semées qui les composent favorisent des espèces ou groupes d'espèces d'arthropodes en particulier, et abritent une communauté différente de celles habituellement trouvées dans et autour des parcelles dès leur première année de mise en place. Leur présence pourrait donc potentiellement permettre d'augmenter la richesse locale, aussi sur un plus long terme. Néanmoins, notre étude se basant sur les effets de la bande lors de sa première année de mise en place, il est pertinent de souligner que ces espèces ont dû être recrutées dans le paysage environnant (dans un rayon de 500 m à 1 km pour les

pollinisateurs, et à plus petite échelle pour les arthropodes rampants). De plus, contrairement à nos prédictions, la communauté de carabes n'a pas évolué vers une communauté plus proche des bordures. Ceci peut indiquer que sa structure est trop différente de celle des ESN, et que de tels changements s'opèrent sur un plus long terme et ne peuvent pas être observés à l'issue d'une seule année de mise en place. Cette pratique a été pensée pour être une pratique annuelle, néanmoins l'étude de ses effets sur plusieurs années permettrait de mieux explorer son potentiel pour augmenter et stabiliser la diversité des arthropodes à l'échelle d'un paysage agricole.

Les résultats de la thèse soulignent également l'importance de préserver et d'étendre les habitats non cultivés à caractère pérenne comme les bordures de champs. En effet, leurs caractéristiques propres permettent d'accueillir des arthropodes qui ne sont pas ou peu présents dans les zones cultivées et dans les bandes de couvert. Ces espèces sont dépendantes des habitats stables (Maas et al., 2021), ou des ressources florales qui s'y trouvent même si elles sont peu abondantes (Gardner et al., 2021), comme c'est le cas pour des espèces de pollinisateurs plus spécialisées et donc plus vulnérables à la perte de leurs habitats (Danforth et al., 2019; Sutter et al., 2017 ; Wood et al., 2017).

6.3. Potentiel de la pratique pour favoriser les services écosystémiques associés aux arthropodes

De nombreuses études ont montré des liens entre l'augmentation de l'abondance et de la diversité des arthropodes bénéfiques, et l'augmentation de la fourniture des services écosystémiques à l'échelle du paysage. Les effets bénéfiques de la pratique observés sur les arthropodes que nous avons détaillé précédemment se traduisent-ils par l'augmentation des services écosystémiques qui leur sont associés (i.e. régulation des ravageurs et des adventices, pollinisation) à l'échelle de la parcelle ?

6.3.1. Des échanges entre habitats ? Effet de la distance à la bande sur les arthropodes dans la culture

La fourniture des services écosystémiques dépend de la présence des arthropodes bénéfiques. L'ajout d'une IAE visant à augmenter les services écosystémiques dans la culture adjacente présuppose des transferts d'arthropodes depuis l'IAE (habitat réservoir ou source) vers la zone cultivée (habitat puits).

Dans un premier temps, l'exploration de la distribution spatiale des différents groupes d'arthropodes rampants dans la zone cultivée n'a pas permis de discriminer un effet de bordure clair à proximité de la bande, même si l'activité-densité des carabes avait tendance à être légèrement plus élevée plus près de la bande. On sait que les différents groupes d'arthropodes et les différentes espèces au sein d'un groupe n'utilisent pas les habitats de la même manière, mais plutôt selon leurs préférences écologiques (Collins et al., 2002; Marrec et al., 2015). Par exemple, des espèces vivant principalement dans des ESN peuvent être attirées par les cultures pour chasser des proies mais ne pourront pas s'installer dans la culture, tandis que d'autres prédateurs ont une bonne capacité d'adaptation et sont plus aptes à changer d'habitat en fonction des ressources disponibles (Tscharrntke et al., 2007). D'autre part, d'importants carabes prédateurs vivant et hivernant dans les cultures sont plus adaptés aux habitats ouverts et sont négativement impactés par la présence d'ESN dans le paysage, qui agissent comme des barrières (Aviron et al., 2018; Fahrig et al., 2015).

De ce fait, il semble qu'il n'y ait pas de schéma global concernant l'émigration des arthropodes rampants vers les cultures, en raison de leurs besoins alimentaires spécifiques (Boetzel et al., 2018; Gallé et al., 2019; Gayer et al., 2019), de leur taille et de leur capacité de dispersion (Gallé et al., 2019; Lemke et Poehling, 2002; Pecheur et al., 2020; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009). De plus, l'immigration d'une population peut se produire dans un laps de temps très court (Schellhorn et al., 2014), rendant la visualisation d'un potentiel effet spillover impossible à observer grâce aux périodes d'échantillonnage que nous avons choisies. Tout comme l'étude de Lemke et Poehling (2002), nous avons remarqué que l'activité-densité des araignées a d'abord augmenté dans la bande de couvert, puis a progressivement augmenté dans la zone cultivée adjacente. Ces dynamiques temporelles n'ont pas pu être décrites pour les carabes, une raison probable étant que ces dynamiques aient été plus rapides et donc pas observables dans les fourchettes de temps choisies (i.e. entre le semis du maïs et le stade quatre feuilles par exemple). En plus de l'échelle temporelle, l'échelle spatiale peut également avoir influencé nos résultats. La distance parcourue depuis la bande par certains arthropodes vivant au sol peut être inférieure à 10 m (Thomas et Marshall, 1999) ou supérieure à 50 m (Menalled et al., 2001), mais ce facteur n'a pas été pris en compte dans notre échantillonnage.

Dans la littérature, les résultats concernant la distribution spatiale des arthropodes rampants à différentes distances d'une IAE sont parfois contradictoires. Comme nous, d'autres chercheurs n'ont pas pu mettre en avant un effet de la distance, probablement pour les raisons que nous venons d'évoquer. D'autres études rapportent néanmoins des activité-densités de carabes, d'araignées ou de staphylin plus élevées soit à proximité d'une IAE, soit au centre des parcelles (Al

Hassan et al., 2013; Boetzi et al., 2020, 2018; Collins et al., 2002; Thomas et al., 1991; Kujawa et al., 2020). Ces résultats contradictoires peuvent s'expliquer en partie par des différences dans les types de cultures et les modes de cultures appliqués dans les études, ou dans les choix des échelles spatiales et temporelles observées, et cette variation dans les protocoles expérimentaux rend difficile l'élaboration de conclusions générales.

L'analyse des communautés des carabes a permis en revanche de mettre en évidence des effets de bordures clairs sur les deux espèces majoritaires des zones cultivées. Les deux espèces dominantes de carabes dans la zone cultivée (*Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius*) étaient plus abondantes à 10 m de la bande, mais pas dans la bande. Cette affinité avec la proximité de la bande pourrait être interprétée à la fois comme un effet spillover depuis la bande (Holland et al., 2009; Schellhorn et al., 2014), ou comme un phénomène d'agrégation des carabes vers la bande (Bianchi et al., 2010). Pour *P. melanarius*, le phénomène d'agrégation semble être le plus probable car ils ont été très peu observés dans la bande. La bande n'est alors probablement pas un habitat source pour la culture adjacente (Bianchi et al., 2013; Blitzer et al., 2012) pour cette espèce. Pour *P. cupreus*, le processus à l'origine de cette distribution spatiale est moins clair. La bande de couvert comprenait plusieurs espèces de plantes à fleurs, qui attiraient de nombreux arthropodes, y compris des insectes volants qui peuvent être la proie de nombreux arthropodes prédateurs vivant au sol (González-Chang et al., 2019; Holland et al., 2016). Par conséquent, une grande quantité de proies à proximité de la bande aurait pu attirer ces carabes entomophages dans la zone (Anjum-Zubair et al., 2010), ce qui expliquerait nos observations, et pourrait entraîner une régulation accrue des ravageurs dans la zone (Woodcock et al., 2016).

L'effet de la distance à la bande était également visible sur la répartition des traits écologiques des carabes. La taille était le trait écologique le plus affecté par la distance à la bande. Lors de la croissance du maïs, les petits carabes (entre 5 mm et 10 mm) étaient moins présents dans les zones cultivées les plus éloignées de la bande. Cela indique qu'il y a pu avoir certaines espèces de petits carabes tels que ceux associés à la bande qui se sont dispersées dans la culture (Schellhorn et al., 2014) à la recherche de ressources alimentaires (Tscharnkte et al., 2007).

6.3.2. Une augmentation du service de régulation des ravageurs ? Effet de la distance à la bande sur les taux de prédation et les ravageurs

Les résultats montrent que les taux de prédation étaient plus élevés dans la bande que dans la zone cultivée, très certainement en lien direct avec la forte abondance de prédateurs généralistes. En effet, les taux de prédation augmentent avec l'abondance et la diversité des arthropodes

prédateurs, qui augmentent avec une plus grande qualité et quantité d'IAE (Badenhausser et al., 2020). La principale explication de cette différence est sûrement la présence de ressources florales dans la bande, qui a pu augmenter l'abondance de nombreuses proies attirant les prédateurs généralistes (Bianchi et al., 2006). Notre étude a également révélé que les taux de prédation dans les zones cultivées diminuaient à mesure que la distance à bande augmentait (effet non significatif cependant), mais le pattern spatial n'était pas identique à celui de l'activité-densité des arthropodes rampants ou des principales espèces de carabes. Même si la distance du spillover (Tscharntke et al., 2007), l'abondance, et la richesse des arthropodes bénéfiques (Dainese et al., 2019) sont déterminants pour la régulation des ravageurs, l'augmentation de la prédation dépend également de la diversité fonctionnelle des prédateurs (Badenhausser et al., 2020). En effet, selon Rusch et al. (2015), la diversité fonctionnelle des prédateurs explique mieux la variation des taux de prédation que l'activité-densité ou la richesse des prédateurs. Ce constat montre la nécessité de passer par une phase d'analyse de la composition des communautés et de la distribution de leurs traits écologiques.

Dans le cadre de notre étude, la mesure du potentiel de régulation des ravageurs a été faite indirectement avec une mesure de l'activité de prédation sur des proies artificielles. Cette méthode a l'avantage d'être facilement reproductible et de permettre l'identification du prédateur (grâce aux traces de morsures), en comparaison avec l'utilisation de vraies proies comme les pucerons vivants ou les œufs de carpocapses. D'autre part, les chenilles artificielles nous permettaient d'explorer facilement le service de régulation au niveau du sol, et sous un format se rapprochant des ravageurs étudiés, les limaces. En revanche, les proies artificielles, visuellement attractives, n'ont pas de marqueurs olfactifs, et restent donc moins attractives que les proies réelles. Cela peut expliquer les taux de chenilles artificielles mordues relativement faibles, et le nombre de chenilles mordues par les carabes uniquement encore plus faibles. Ceci ne nous a pas permis de réaliser des modèles statistiques robustes qui nous auraient permis d'évaluer la corrélation entre les taux de prédation enregistrés et l'abondance de *P. cupreus* et *P. melanarius*, ou la proportion de certains traits écologiques des carabes (e.g. la taille).

Le suivi des populations de ravageurs est une approche complémentaire nécessaire pour évaluer le service de régulation des ravageurs, mais surtout le risque lié à l'augmentation de leur présence. Sur les exploitations des agriculteurs volontaires, le ravageur principal et causant le plus de dégâts sur le maïs est la limace, en particulier la limace grise *Deroceras reticulatum*.

Nous avons retrouvé une activité-densité de limaces plus élevée dans les bandes que dans les autres habitats. La destruction du couvert d'interculture par le labour, puis le travail du sol au moment de

l'implantation du maïs ont probablement permis de détruire en partie les limaces présentes sur les zones cultivées. De plus *D. reticulatum* est adaptée aux sols cultivés et dépend moins des habitats pérennes non perturbés tels que les bordures de champs, en comparaison à d'autres espèces de limaces (e.g. *Arion lusitanicus*). Elle peut donc être plus facilement trouvée dans les zones cultivées ou récemment semées comme les bandes de couvert (Fusser et al., 2017) que dans les bordures. Dans les zones cultivées, peu de limaces ont finalement été retrouvées dans les parcelles d'essai. Les infestations de limaces peuvent en effet être très aléatoires, d'une année sur l'autre et d'une parcelle à l'autre. Même dans les parcelles les plus sujettes aux infestations de limaces, aucun effet de la distance n'a été observé, y compris proximité de la bande (10 m). Ce résultat est cohérent avec de précédentes recherches montrant que leur dispersion est généralement limitée à 1 m des habitats sources (Tscharncke et al., 2005). En complément, sur les parcelles concernées par la présence de limaces, nous avons réalisé des surveillances sur les pieds de maïs dans les rangs proches de la bande, mais nous n'avons trouvé aucune différence de dégâts avec les pieds de maïs dans les rangs plus éloignées (données non exploitées dans la thèse). Aucun agriculteur volontaire de l'étude n'a rapporté des dégâts accrus sur les rangs autour des bandes. **Ainsi, même sur les parcelles dont les bandes contenaient des abondances de limaces élevées, nous n'avons pas observé de potentiel disservice lié aux limaces.**

6.4. Perspectives de recherche

6.4.1. Evaluation d'autres services écosystémiques et groupes fonctionnels associés

Le travail de thèse est une évaluation exploratoire de la pratique et de ses effets sur les arthropodes et les services écosystémiques. Les résultats présentés montrent un potentiel prometteur pour fournir habitats et ressources à de nombreux arthropodes, et contribuer à la régulation naturelle des ravageurs au niveau du sol.

La régulation des ravageurs par les ennemis naturels : approfondir le suivi existant

Lors de recherches sur l'effet d'IAE sur la régulation des ravageurs dans les cultures adjacentes, il est commun de passer par le suivi des ennemis naturels, puis de chercher à prouver -ou réfuter- que les IAE permettent leur transfert à la culture. Cependant, le simple suivi de l'activité-densité, même à l'échelle de l'espèce, ne permet pas toujours de mettre en évidence des flux d'arthropodes (émigrations et immigrations) et les échanges entre habitats, mais plutôt leur distribution dans l'espace et dans le temps. Quand un effet de bordure est observé, c'est-à-dire une plus grande

densité d'arthropodes à proximité d'une IAE, il peut aussi bien s'agir d'un effet spillover depuis l'IAE (habitat source), que de l'agrégation des arthropodes du paysage environnant vers l'IAE (la bande ou ses alentours deviennent alors l'habitat puits ; Bianchi et al., 2010; Bryan et Wratten, 1984). Dans notre cas, même si un effet de bordure a été observé sur deux espèces de carabes, nous constatons qu'il est difficile d'affirmer qu'il s'agit d'un transfert d'arthropodes depuis la bande, et non pas une répartition spatiale différente des individus qui étaient déjà dans la parcelle (et qui seraient attirés par la bande). De même, il est possible que la bande permette d'augmenter l'abondance d'arthropodes locale en recrutant des individus du paysage environnant (ESN ou parcelles voisines).

L'utilisation de paires de parcelles expérimentales, avec une parcelle sans bande et une parcelle avec bande, pourrait permettre de s'assurer que la pratique augmente la présence d'arthropodes dans la culture adjacente, et non pas qu'elle modifie uniquement leur répartition dans la parcelle.

L'utilisation de pièges directionnels et du marquage des insectes permettrait de vérifier s'il y a bien des échanges entre la bande et la culture adjacente. A titre d'exemple, dans l'étude de Madeira et Pons (2016), une méthode de marquage des insectes par la dispersion d'une solution de Rubidium sur la végétation a été utilisée afin de suivre les mouvements des carabes à l'interface entre une culture de maïs et une parcelle de luzerne. Pour aller plus loin, ce type de méthode pourrait également permettre de vérifier si une partie des arthropodes qui s'établissent dans les bandes viennent de la bordure du champ, et donc de vérifier si la connexion entre la bande et la bordure a permis de favoriser la colonisation rapide de la bande.

Dans l'objectif de compléter l'évaluation des différents services que peut apporter cette pratique, il serait également intéressant d'**élargir le nombre de groupes fonctionnels suivis**. En effet, l'habitat et les ressources supplémentaires apportées par les bandes pourraient être bénéfiques pour de nombreux arthropodes, à commencer par la faune foliaire. Les bandes de végétation comme les bandes fleuries sont en effet également connues pour attirer de nombreux prédateurs généralistes volants comme les chrysopes et les coccinelles (Haaland et al., 2011; Tschumi et al., 2016, 2015) mais aussi des microhyménoptères parasitoïdes (Wäckers, 2004). Elles contiennent également de nombreuses araignées différentes de celles que l'on retrouve au sol (e.g. les thomisés). L'exploration de la faune foliaire et des taux de parasitisme ou de prédation dans les strates aériennes serait particulièrement pertinente dans le cadre d'une culture autre que le maïs.

La pratique étudiée pourrait par exemple être adaptée à d'autres cultures de printemps comme le sorgho, le colza, le soja, le tournesol, ou encore la pomme de terre. Pour chacune de ces cultures, il serait intéressant de **réaliser un suivi du ou des ravageurs principaux et de leurs ennemis naturels à différentes distances de la bande**.

La prédation des graines d'adventices par les carabes

Dans notre étude, nous nous sommes intéressés aux arthropodes rampants principalement pour leur fonction de prédateurs généralistes. Or, parmi le groupe des carabes, de nombreuses espèces sont granivores et participent à la régulation des adventices dans les parcelles agricoles (Honek et al., 2013; Kulkarni et al., 2015). Les carabes polyphages ou granivores participent en effet à réduire la levée des adventices dans les parcelles en détruisant les graines. Comme pour les abeilles avec les pollens, les carabes ont des préférences pour certains types de graines en fonction de leur morphologie (Honek et al., 2007) et de leurs besoins nutritionnels (Gaba et al., 2019). Certaines espèces de carabes sont particulièrement impliquées dans la prédation des graines d'adventices, c'est le cas des genres *Harpalus* et *Amara*, et des espèces *P. cupreus* et *P. melanarius* (Bohan et al., 2011; Carbonne et al., 2020; Petit et al., 2014). On sait que la prédation des graines est variable à cause de relations biotiques complexes, et dépend notamment de la présence de proies alternatives pour les carabes (Carbonne, 2020). Néanmoins, il y a encore peu d'études qui ont été conduites pour savoir s'il est possible de mobiliser ces carabes afin d'augmenter la régulation des adventices, et surtout comment.

Dans le cadre de la culture du maïs, qui est hautement sensible à la compétition, le contrôle des adventices est primordial lors des premiers stades de développement des plants, le rôle des carabes pourrait alors y être indispensable. Nous avons montré que la bande abritait plus de carabes phytophages que la culture, et pouvait favoriser la présence de certaines espèces au sein des parcelles. **L'évaluation de la contribution de la bande dans l'augmentation de la consommation de graines d'adventices dans le maïs par les carabes granivores ou polyphages** semble être une piste de recherche intéressante pour compléter l'évaluation de la pratique.

La pollinisation : spillover des pollinisateurs et facilitation

Les résultats de la thèse montrent que les bandes de couvert peuvent agir de la même façon que les bandes fleuries en fournissant des ressources florales abondantes et diversifiées du début du printemps jusqu'à l'été.

A l'échelle du paysage, l'ajout de ressources florales permet une meilleure stabilité des populations et une plus grande diversité fonctionnelle dans les communautés (Albrecht et al., 2020; Gardner et al., 2021), permettant ainsi d'assurer la reproduction d'un large éventail de plantes dans le paysage, et une meilleure pollinisation grâce à leur complémentarité. La présence d'IAE comme les bandes de couvert fleuries pourrait donc en théorie **participer à conserver la fonction de pollinisation dans les agroécosystèmes**, ce qui pourrait faire l'objet de futures recherches. **A l'échelle de la parcelle**,

la présence d'une bande fleurie permettrait d'augmenter le spillover des abeilles dans la culture adjacente (Woodcock et al., 2016), ainsi que sa pollinisation, et donc impacter positivement le rendement ou la qualité de la production (Connelly et al., 2015; Martin et al., 2019). Nous pouvons donc faire l'hypothèse que les bandes de couvert pourraient permettre d'**augmenter le spillover des pollinisateurs et la pollinisation dans le cadre d'une utilisation en culture entomophile** (e.g. colza, tournesol), ce qui semble être une piste de recherche intéressante pour compléter l'évaluation de la pratique.

Par ailleurs, la présence de bandes fleuries et plus particulièrement **l'introduction de plantes à floraison massive** comme la phacélie ou la navette, peuvent modifier les réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs (Spiesman et Gratton, 2016), et pourraient avoir un impact - positif ou négatif - sur l'attractivité et la pollinisation des plantes spontanées locales. L'impact d'une plante à floraison massive sur les plantes spontanées en bordure de champs est surtout étudié dans le cas du colza (Geslin et al., 2017), mais il serait également pertinent d'étudier ces effets dans le cadre de l'introduction de bandes de couvert fleuries contenant d'autres Brassicaceae (moutarde, navette) ou de la phacélie. Dans le cas d'un spillover, la pollinisation des fleurs spontanées locales est **facilitée** par la présence de la plante à floraison massive introduite (Geslin et al., 2017; Westphal et al., 2008). Les potentiels services écosystémiques ainsi favorisés par la présence de la bande seraient, en plus de la pollinisation des cultures, **la pollinisation des plantes spontanées locales**, et donc leur conservation et indirectement la conservation des ressources pour d'autres arthropodes dont ils sont hôtes. Cependant, dans le cas où les plantes à floraison massive seraient plus attractives, il y aurait alors une **compétition** pour la pollinisation, pouvant entraîner un défaut de pollinisation des plantes spontanées locales (Carvalho et al., 2014; Geslin et al., 2017). À terme, ces interactions pourraient perturber les réseaux plantes-pollinisateurs et impacter la reproduction des plantes locales, et par effet cascade certaines espèces de pollinisateurs spécialisés (Geslin et al., 2017). Les **potentiels effets négatifs liés à la présence de plantes à floraison massive dans les bandes de couvert** sont possibles et devraient également être évalués dans de futures recherches.

6.4.2. Interactions entre les pratiques agroécologiques et le contexte local et paysager des parcelles : perspectives pour améliorer l'efficacité des pratiques agroécologiques

A travers l'analyse des communautés de carabes et d'abeilles, nous avons montré que la composition des communautés variait fortement d'un site d'expérimentation à l'autre, davantage qu'entre les différentes zones ou périodes d'échantillonnage. Dans ce contexte, l'analyse des

communautés de carabes à travers leurs traits écologiques nous a permis de détecter d'autres tendances générales dans l'évolution des communautés dans les différents habitats, au-delà de l'identité des espèces. Cependant, les effets des caractéristiques de chaque parcelle ont tout de même fortement influencé les résultats. Cette conclusion fait écho à de nombreuses études qui ont démontré que les caractéristiques locales des parcelles et leur contexte paysager impactent les communautés d'arthropodes et la fourniture des services écosystémiques associés.

D'une part, **à l'échelle de la parcelle**, le type de culture (Aguilera et al., 2020; Labruyere et al., 2016; Rusch et al., 2014), le mode de culture (e.g. biologique ou conventionnel), et les pratiques culturales (Gallé et al., 2020, 2019; Gayer et al., 2019) peuvent modifier le pool d'espèces locales, façonner la distribution des traits dans les communautés de carabes, et modifier la recolonisation des parcelles par ces derniers (Rusch et al., 2014). Par ailleurs, les caractéristiques locales d'un milieu auraient plus d'impact sur la structure des communautés d'arthropodes prédateurs que les caractéristiques du paysage comme la complexité et l'hétérogénéité (Gayer et al., 2019; Rusch et al., 2014; Sarthou et al., 2014). Dans notre cas, les pratiques culturales étaient généralement très similaires (toutes les parcelles étaient conduites en conventionnel), bien que les agriculteurs aient adapté le calendrier et l'intensité des interventions à leurs contraintes particulières. Les variations peuvent résider dans le précédent cultural (et le type de résidus présents), le type de sol et sa fertilité organique et chimique, et donc le développement du couvert d'interculture. **Des essais supplémentaires pourraient permettre de mettre en évidence les meilleures conditions pour l'établissement du couvert et des populations d'arthropodes**, et notamment de mettre en avant les pratiques agricoles les plus compatibles avec la présence de la bande. **Des essais en agriculture biologique seraient pertinents pour étendre les conditions d'évaluation de la pratique.**

D'autre part, **à l'échelle du paysage**, la disponibilité des ressources, la proportion d'ESN, la longueur des linéaires de bordure de champs, et l'hétérogénéité du paysage impactent la composition des communautés de pollinisateurs (Aguilera et al., 2020; Heard et al., 2007; Holland et al., 2015; Scheper et al., 2015; Wratten et al., 2012) et d'arthropodes rampants (DufLOT et al., 2014; Gallé et al., 2020, 2019; Jonsson et al., 2015). Une augmentation de la proportion d'ESN dans le paysage permet une meilleure fourniture des services écosystémiques comme la régulation des ravageurs et la pollinisation (Albrecht et al., 2020; Badenhausser et al., 2020; Boetzel et al., 2020; Martin et al., 2019).

Concernant les carabes, un paysage plus hétérogène, avec plus d'ESN, des parcelles de plus petite taille et un plus grand linéaire de bordures de champs favorise leur richesse spécifique et leur diversité fonctionnelle (Badenhausser et al., 2020; Landis et al., 2005; Martin et al., 2019; Sirami et

al., 2019). Cependant, il a été démontré que l'effet positif des pratiques agroécologiques sur les arthropodes rampants et les services écosystémiques est plus important dans des paysages à la complexité intermédiaire (Concepción et al., 2012). En effet, La présence de connexions entre les ESN (i.e. les corridors écologiques) favorise la dispersion de nombreux arthropodes dans le paysage (Martin et al., 2019), mais pour les espèces de carabe inféodées aux milieux ouverts comme *P. cupreus* et *P. melanarius*, les ESN linéaires séparant les espaces cultivés peuvent agir comme des barrières à leur déplacement dans le paysage (Aviron et al., 2018; Fahrig et al., 2015). Ainsi, l'abondance de ces espèces est réduite dans les paysages où la proportion d'ESN est élevée (Al Hassan et al., 2013; Boetzi et al., 2020; Martin et al., 2019), ce qui peut impliquer une diminution du service de régulation des ravageurs qu'ils fournissent. **La composition du paysage pourrait donc moduler l'effet d'une bande de couvert conservée sur l'abondance de ces espèces de carabe, leur répartition dans la parcelle, et les services de régulation qu'ils fournissent.**

Concernant les **pollinisateurs**, l'effet d'une bande fleurie sur les populations de pollinisateurs dépend en grande partie de la disponibilité des ressources florales dans le paysage environnant (Aguilera et al., 2020; Holland et al., 2015; Scheper et al., 2015; Wratten et al., 2012). En effet, les bandes fleuries sont plus attractives quand il y a une plus grande proportion de surface cultivée dans le paysage alentour (Heard et al., 2007), ce qui montre la nécessité d'ajouter des ressources florales dans les paysages agricoles. Ceci met également en avant les interactions entre les pratiques et le contexte paysager, et leurs impacts sur les résultats des études. En effet, même si de précédentes recherches ont démontré qu'une plus grande diversité botanique dans les patches de fleurs augmente l'abondance et la diversité des pollinisateurs (Aguilera et al., 2020; Balzan et al., 2016; Pywell et al., 2006; Wratten et al., 2012), nous n'avons pas montré d'effet positif de la diversité botanique sur l'abondance ou la diversité des pollinisateurs dans les bandes de couvert et dans les bordures de champs (qui comportaient néanmoins une faible diversité florale dans la plupart de nos sites expérimentaux). A l'inverse, nous avons décelé un effet négatif (léger mais significatif) du nombre de familles botaniques sur l'abondance des syrphes. Ce résultat pourrait s'expliquer par une faible disponibilité des ressources alimentaires pour les larves dans le paysage, notamment des pucerons car de nombreuses espèces de syrphes sont aphidophages à ce stade (Hemptinne et al., 2013; Schirmel et al., 2018; von Königslöw et al., 2021b). De plus, même si les syrphes adultes dépendent des ressources florales pour se nourrir, ils préféreraient les fleurs ouvertes plus faciles d'accès d'Asteraceae ou d'Apiaceae (Branquart et Hemptinne, 2000), mais ces familles étaient parfois absentes. Ainsi, **une étude plus approfondie de l'effet la présence de ressources dans le paysage (diversité botanique, pucerons, matériaux de construction et sites de nidification) sur les pollinisateurs visitant bandes de couvert** permettrait de mieux comprendre

nos résultats. De manière générale, il serait intéressant de **définir la réelle contribution des bandes de couverts pour la conservation des pollinisateurs dans différents contextes paysagers.**

Pour conclure, ces exemples d'interactions entre les composantes du paysage et l'effet des pratiques agroécologiques sur les arthropodes soulignent l'intérêt d'intégrer le contexte paysager dans de futures recherches sur l'évaluation de la mise en place de bandes de couvert d'interculture, et plus généralement sur le développement et l'optimisation de pratiques agrologiques innovantes. Les travaux de la thèse ont permis de mettre en avant les grandes tendances concernant la pratique étudiée, malgré les variations entre parcelles, mais la connaissance des paramètres qui font varier son efficacité serait nécessaire pour **comprendre les conditions de succès** concernant l'augmentation des services écosystémiques, et donc de **savoir comment adapter la pratique au mieux suivant le contexte paysager et les caractéristiques de la parcelle.**

6.5. Perspectives opérationnelles

6.5.1. Adaptation des paramètres d'essais à différents contextes

Dans le cadre d'une première exploration, nous avons fait différents choix qui peuvent être modifiés pour s'adapter à différents contextes, ou améliorer la pratique. Premièrement, cette pratique est adaptée à **différentes cultures de printemps** telles que le sorgho, le colza, le soja, la pomme de terre, le tournesol, ou l'orge de printemps. Les interventions agricoles et la couverture du sol diffèrent pour chaque culture, et peuvent donc influencer les résultats obtenus, en particulier sur les communautés d'arthropodes. Il serait donc pertinent d'expérimenter les effets du type de culture sur la pratique, et de l'adapter au besoin.

De même, le type de couvert choisi peut largement faire varier les résultats, notamment en changeant les plantes à fleurs. Dans notre contexte, un couvert non gélif et pouvant être semé tard était nécessaire, mais les mélanges peuvent - et doivent - être adaptés aux conditions pédoclimatiques et attentes agronomiques des agriculteurs. Un changement important dans **la composition botanique de la bande** a de fortes chances de modifier les communautés d'arthropodes qui s'y trouvent, et en particulier les pollinisateurs. Des essais comparant différents mélanges et différents niveaux de diversité sur les communautés de pollinisateurs seraient pertinents pour évaluer le meilleur compromis entre conservation des pollinisateurs et coût des semences. Notre choix a également été guidé par la facilité d'accès au mélange de semences, et

c'est un critère important à garder en tête pour conserver une pratique facile à mettre en place et avec le moins de contraintes possible pour les agriculteurs.

Enfin, **la gestion et la taille de la bande** sont les derniers critères pouvant être modifiés dans un but d'expérimentation ou pour adapter la pratique aux attentes et besoins de l'agriculteur. Pour les besoins de notre expérimentation, les bandes mesuraient toutes 110 mètres de long pour 5 mètres de large. Or, de nombreux agriculteurs ayant travaillé avec nous auraient trouvé plus simple de faire traverser la parcelle de part en part par la bande, de façon à la diviser en deux parties distinctes. Cela aurait supprimé les manœuvres qui étaient nécessaires pour cultiver les rangs qui se trouvaient au bout de la bande. Ceci est tout à fait possible, et d'un point de vue écologique la bande pourrait ainsi créer une connexion entre les bordures des champs (et potentiellement les ESN qui s'y trouvent), créant un potentiel corridor pour la dispersion des arthropodes dans le paysage. Cet effet et ses impacts sur l'efficacité de la pratique pourraient être mesurés. En ce qui concerne la gestion de la bande, les fauches sont souvent souhaitées pour diminuer le risque de la dispersion des adventices, et sont possibles mais surement pas sans conséquences sur l'efficacité de la pratique. En fonction de sa composition botanique, une fauche peut limiter (ou supprimer) la floraison de certaines espèces, et en stimuler d'autres, mais romprait la continuité des ressources florales qui est indispensable dans le soutien des populations de pollinisateurs. Une fauche engendrerait probablement de nombreux dégâts sur la faune vivant dans la bande, mais on peut supposer que les impacts sur les arthropodes rampants seraient limités. Ces modifications peuvent comme les précédentes faire l'objet d'essais pertinents.

6.5.2. Aspects socio-économiques de la pratique

Un des objectifs du projet de recherche dans lequel s'inscrit le travail de thèse était de proposer une pratique facile à mettre en place pour les agriculteurs en grandes cultures. La pratique a donc été pensée pour être la moins contraignante possible d'un point de vue technique et la plus économique possible.

La pratique a été expérimentée sur des parcelles d'agriculteurs volontaires en conditions réelles, ce qui a permis de prendre en compte leurs contraintes techniques et leur cadre de travail. Cela nous a également permis de récolter les retours des agriculteurs participant au fur et à mesure de la mise en place de la pratique, et également leurs avis à la fin de l'expérimentation. De plus, dans le cadre de ma thèse, j'ai contribué à l'encadrement de deux groupes d'étudiants en master à l'Isara sur les

aspects socio-économiques de la pratique. L'objectif était de réaliser une enquête qualitative¹ puis quantitative² auprès d'agriculteurs européens en grandes cultures, afin d'identifier les avantages, les inconvénients et les pistes d'améliorations concernant la pratique. Dans un premier temps, 10 agriculteurs ont été interrogés par téléphone pendant 30 à 60 minutes, dont 5 agriculteurs français, 3 agriculteurs italiens et 2 agriculteurs allemands. Ensuite, un questionnaire en ligne a été utilisé pour récolter le témoignage de 24 agriculteurs à travers la France. Ces enquêtes ont également permis d'identifier des freins et des leviers pour l'adoption de pratiques pour la biodiversité. Les éléments ci-dessous sont issus des travaux de ces étudiants et des nombreux retours et échanges avec les agriculteurs participant à l'expérimentation.

D'un point de vue technique, la mise en place de la pratique proposée est relativement simple dans la mesure où elle consiste à éviter une zone du couvert d'interculture lors de sa destruction. D'après les agriculteurs participants, leur temps de travail et leur organisation n'a pas été impacté négativement par la pratique. En revanche avant de détruire le couvert, il est nécessaire de placer des repères pour délimiter la bande et donc de choisir une distance de la bordure du champ qui facilite les passages d'engins (e.g. un multiple de la largeur du semoir, pour pouvoir arriver à la bande sans devoir chevaucher des rangs ou laisser un espace vide entre le dernier rang et la bande). D'après les agriculteurs participants, ceci ne représente pas une contrainte importante car ce type de précaution est habituelle dans leurs activités. Cependant, la localisation de la bande requiert une vigilance accrue lors de la pulvérisation d'herbicides (quand il n'est pas possible de recourir uniquement au désherbage mécanique). De plus, le caractère annuel de la pratique apporte plus de flexibilité aux agriculteurs, par exemple, dans le choix de la période de destruction de la bande qu'ils peuvent choisir en fonction de leur calendrier (i.e. lors de périodes moins chargées ou au moment du travail du sol pour la mise en place de la culture suivante). L'intérêt de la pratique pour les agriculteurs est également de pouvoir valoriser les zones peu productives comme les passages d'enrouleurs d'irrigation, les lisières de haie ou de bosquet. Un agriculteur participant a émis l'idée de réutiliser le principe de la pratique pour créer des zones tampons entre la culture et les jardins adjacents à sa parcelle.

D'un point de vue économique, dans le cadre où le couvert d'interculture est déjà implanté, conserver une bande est moins coûteux que de semer une bande fleurie classique, dont les semences sont généralement onéreuses. Cet avantage est un atout pour les agriculteurs qui

¹ Travail réalisé par Garreth Kratz, Giacomo Morassutti, Lea Chopin, Léa Dolimier, Michiel van de Glind, Olivier Nefti (2019), étudiants du master international Agroecology, Isara

² Travail réalisé par Esdras Akaffou, Valentine Bourdreux et Paul Sauvan (2021), étudiants du cursus ingénieur de l'Isara

souhaiteraient expérimenter l'implantation d'une bande de végétation fleurie dans leur parcelle. De plus, la présence de la bande n'a pas impacté le rendement sur les plants de maïs. En revanche, la bande occupe une zone de parcelle habituellement cultivée, ce qui induit une réduction de la production. Le tableau 11 donne un aperçu des pertes de rendement attendues lors de la mise en place de la pratique, par 100 mètres de bande. La largeur de bande proposée étant de 5 m, 100 m de longueur correspond à 0,05 hectares de terre non cultivée en maïs.

Tableau 11 : Perte de rendement et financière attendue correspondant à 100 m de bande non cultivée en maïs non-irrigué pour la France, l'Allemagne, les Pays-Bas, et l'Italie en 2019 (d'après le Joint Research Centre, Commission Européenne, 2019).

	Rendement (tonnes/hectare)	Perte de rendement attendue (tonnes) **	Perte financière attendue (euros) ***
France	9,17	0,46	69,60
Allemagne	9,62	0,48	73,02
Pays Bas	9,92	0,50	75,29
Italie	10,30	0,52	78,18

** Rendement (t/ha) x 0,05 (ha) = Perte de rendement attendue (t)

*** Perte de rendement attendue (t) x 151.80 (euros) = Perte financière attendue (euros)

La valeur de 151,80 euros par tonne de maïs est extraite du tableau des prix des matières premières de la Commission Européenne d'Octobre 2019.

Les travaux d'étudiants ont permis d'identifier **les principaux freins à l'adoption** de la pratique, qui se sont avérés être généralisables à l'ensemble des pratiques visant à favoriser la biodiversité, et sont cohérents avec les conclusions de précédentes études (Albrecht et al., 2020; González-Chang et al., 2019; Holland et al., 2016; Letourneau et al., 2011). Le manque de preuves scientifiques claires de l'augmentation des services écosystémiques, et l'absence de l'augmentation des rendements (Sutter et al., 2018) semblent être les principales raisons pour lesquelles les agriculteurs pourraient être réticents à adopter des pratiques pour la biodiversité. De plus, les IAE peuvent occasionnellement favoriser des ravageurs des cultures, un risque que les agriculteurs ne souhaitent généralement pas prendre (Albrecht et al., 2020; González-Chang et al., 2019). Les agriculteurs ont mentionné un manque d'aides financières ou des subventions trop faibles pour la mise en place de ce type de pratiques, et surtout pour compenser les risques potentiels en cas

d'échecs. De plus, les démarches administratives pour l'acquisition de subventions dans le cadre des MAEC sont souvent compliquées et chronophages, et peuvent décourager les agriculteurs. Il semble donc clair que les **premiers leviers pour favoriser l'adoption de pratiques pour la biodiversité** sont le renfort et la simplification de l'acquisition de subventions, l'augmentation de la communication à leur sujet, et de la transmission des connaissances sur les services écosystémiques rendus par l'entomofaune. La valorisation des actions pour la biodiversité faites par les agriculteurs est également un levier important, de nombreux agriculteurs ont par ailleurs mentionné le fait de vouloir changer la perception parfois négative des agriculteurs aux yeux du grand public.

Peu d'articles scientifiques évaluant des pratiques agroécologiques se penchent sur la perception des agriculteurs (Uyttenbroeck et al., 2016). Au-delà des aspects écologiques de la pratique, les aspects socio-économiques devraient être pris en compte dans de futures recherches, à la fois dans sa conception, mais également pour orienter les politiques économiques à venir.

Références bibliographiques

- Abrahamczyk, S., Wohlgemuth, T., Nobis, M., Nyffeler, R., Kessler, M., 2020. Shifts in food plant abundance for flower-visiting insects between 1900 and 2017 in the canton of Zurich, Switzerland. *Ecol. Appl.* 30, e02138. <https://doi.org/10.1002/eap.2138>
- Agreste, 2021. Agreste conjuncture - Infos Rapides - Grandes cultures - septembre 2021 - n°119.
- Aguilera, G., Roslin, T., Miller, K., Tamburini, G., Birkhofer, K., Caballero-Lopez, B., Lindström, S.A.-M., Öckinger, E., Rundlöf, M., Rusch, A., Smith, H.G., Bommarco, R., 2020. Crop diversity benefits carabid and pollinator communities in landscapes with semi-natural habitats. *J. Appl. Ecol.* 57, 2170–2179. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13712>
- Aizen, M.A., Harder, L.D., 2009. The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Curr. Biol.* 19, 915–918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2013. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agric. For. Entomol.* 15, 24–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x>
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N.M., Tschumi, M., Blaauw, B.R., Bommarco, R., Campbell, A.J., Dainese, M., Drummond, F.A., Entling, M.H., Ganser, D., Arjen de Groot, G., Goulson, D., Grab, H., Hamilton, H., Herzog, F., Isaacs, R., Jacot, K., Jeanneret, P., Jonsson, M., Knop, E., Kremen, C., Landis, D.A., Loeb, G.M., Marini, L., McKerchar, M., Morandin, L., Pfister, S.C., Potts, S.G., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Sciligo, A., Thies, C., Tscharrntke, T., Venturini, E., Veromann, E., Vollhardt, I.M.G., Wäckers, F., Ward, K., Wilby, A., Woltz, M., Wratten, S., Sutter, L., 2020. The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis. *Ecol. Lett.* 23, 1488–1498. <https://doi.org/10.1111/ele.13576>
- Albrecht, M., Knecht, A., Riesen, M., Rutz, T., Ganser, D., 2021. Time since establishment drives bee and hoverfly diversity, abundance of crop-pollinating bees and aphidophagous hoverflies in perennial wildflower strips. *Basic Appl. Ecol.* 57, 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.10.003>
- Amiet, F., 1991. Apidae 1 (Apis, Bombus, Psithyrus), Fauna Helvetica. Centre suisse de cartographie de la faune : Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amiet, F., Hermann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2010. Apidae 6: Andrena, Melitturga, Panurginus, Panurgus, Fauna Helvetica. Centre suisse de cartographie de la faune : Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amiet, F., Hermann, M., Müller, A., Neumeyer, R. (Eds.), 2007. Apidae. 5: Ammobates, Ammobatoides, Anthophora, Biastes, Ceratina, Dasypoda, Epeoloides, Epeolus, Eucera, Macropis, Melecta, Melitta, Nomada, Pasites, Tetralonia, Thyreus, Xylocopa, Fauna Helvetica. Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.

- Amiet, F., Hermann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2001. Apidae 3. Halictus, Lasioglossum. Fauna Helvetica, Fauna Helvetica. Centre suisse de cartographie de la faune : Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A., Neumeyer, R., 2004. Apidae 4: Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis. Fauna Helvetica, Fauna Helvetica. Centre suisse de cartographie de la faune : Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amiet, F., Müller, A., Neumeyer, R., 1999. Apidae 2: Colletes, Dufourea, Hylaeus, Nomia, Nomioides, Rhopitoides, Rophites, Sphecodes, Systropha, Fauna Helvetica. Centre suisse de cartographie de la faune : Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- Amy, C., Noël, G., Hatt, S., Uyttenbroeck, R., Van de Meutter, F., Genoud, D., Francis, F., 2018. Flower Strips in Wheat Intercropping System: Effect on Pollinator Abundance and Diversity in Belgium. *Insects* 9, 114. <https://doi.org/10.3390/insects9030114>
- Anjum-Zubair, M., Schmidt-Entling, M.H., Querner, P., Frank, T., 2010. Influence of within-field position and adjoining habitat on carabid beetle assemblages in winter wheat. *Agric. For. Entomol.* no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00479.x>
- Aviron, S., Jeanneret, P., Schüpbach, B., Herzog, F., 2007. Effects of agri-environmental measures, site and landscape conditions on butterfly diversity of Swiss grassland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 122, 295–304. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.035>
- Aviron, S., Lalechère, E., Duflot, R., Parisey, N., Poggi, S., 2018. Connectivity of cropped vs. semi-natural habitats mediates biodiversity: A case study of carabid beetles communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 268, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.025>
- Azpiazu, C., Medina, P., Adán, Á., Sánchez-Ramos, I., del Estal, P., Fereres, A., Viñuela, E., 2020. The Role of Annual Flowering Plant Strips on a Melon Crop in Central Spain. Influence on Pollinators and Crop. *Insects* 11, 66. <https://doi.org/10.3390/insects11010066>
- Badenhausser, I., Gross, N., Mornet, V., Roncoroni, M., Saintilan, A., Rusch, A., 2020. Increasing amount and quality of green infrastructures at different scales promotes biological control in agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 290, 106735. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106735>
- Balmer, O., Pfiffner, L., Schied, J., Willareth, M., Leimgruber, A., Luka, H., Traugott, M., 2013. Noncrop flowering plants restore top-down herbivore control in agricultural fields. *Ecol. Evol.* 3, 2634–2646. <https://doi.org/10.1002/ece3.658>
- Balzan, M.V., Bocci, G., Moonen, A.-C., 2016. Utilisation of plant functional diversity in wildflower strips for the delivery of multiple agroecosystem services. *Entomol. Exp. Appl.* 158, 304–319. <https://doi.org/10.1111/eea.12403>
- 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. *J. Insect Conserv.* 18, 713–728. <https://doi.org/10.1007/s10841-014-9680-2>
- Batáry, P., Dicks, L.V., Kleijn, D., Sutherland, W.J., 2015. The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. *Conserv. Biol.* 29, 1006–1016. <https://doi.org/10.1111/cobi.12536>

- Baulechner, D., Diekötter, T., Wolters, V., Jauker, F., 2019. Converting arable land into flowering fields changes functional and phylogenetic community structure in ground beetles. *Biol. Conserv.* 231, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.005>
- Bedoussac, L., Journet, E.-P., 2017. Culture associée : Définition. *Dictionnaire d'Agroécologie*.
- Beketov, M.A., Kefford, B.J., Schäfer, R.B., Liess, M., 2013. Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 11039–11043. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305618110>
- Ben-Issa, R., Gomez, L., Gautier, H., 2017. Companion Plants for Aphid Pest Management. *Insects* 8, 112. <https://doi.org/10.3390/insects8040112>
- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Cattin, M.-F., 2002. Quantitative Descriptors of Food-Web Matrices. *Ecology* 83, 2394–2407. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2394:QDOFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2394:QDOFWM]2.0.CO;2)
- Bertrand, C., Burel, F., Baudry, J., 2016. Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 31, 451–466. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0259-4>
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tschardtke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Bianchi, F.J.J.A., Schellhorn, N.A., Buckley, Y.M., Possingham, H.P., 2010. Spatial variability in ecosystem services: simple rules for predator-mediated pest suppression. *Ecol. Appl.* 20, 2322–2333. <https://doi.org/10.1890/09-1278.1>
- Bianchi, F.J.J.A., Schellhorn, N.A., Cunningham, S.A., 2013. Habitat functionality for the ecosystem service of pest control: reproduction and feeding sites of pests and natural enemies. *Agric. For. Entomol.* 15, 12–23. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00586.x>
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E., 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Birkhofer, K., Wolters, V., Diekötter, T., 2014. Grassy margins along organically managed cereal fields foster trait diversity and taxonomic distinctness of arthropod communities. *Insect Conserv. Divers.* 7, 274–287. <https://doi.org/10.1111/icad.12051>
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., Tschardtke, T., 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 146, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.09.005>
- Blitzer, E.J., Gibbs, J., Park, M.G., Danforth, B.N., 2016. Pollination services for apple are dependent on diverse wild bee communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 221, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.004>
- Blüthgen, N., Klein, A.-M., 2011. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic Appl. Ecol.* 12, 282–291. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>

- Blüthgen, Nico, Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., Blüthgen, Nils, 2007. Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Curr. Biol.* 17, 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>
- Boetzel, F.A., Krimmer, E., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., 2018. Agri-environmental schemes promote ground-dwelling predators in adjacent oilseed rape fields: Diversity, species traits and distance-decay functions. *J. Appl. Ecol.* 56, 10–20. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13162>
- Boetzel, F.A., Schuele, M., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., 2020. Pest control potential of adjacent agri-environment schemes varies with crop type and is shaped by landscape context and within-field position. *J. Appl. Ecol.* 57, 1482–1493. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13653>
- Bohan, D.A., Boursault, A., Brooks, D.R., Petit, S., 2011. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators: Carabid seed predation. *J. Appl. Ecol.* 48, 888–898. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02008.x>
- Bolker, B.M., 2021. GLMM FAQ [WWW Document]. URL <https://bbolker.github.io/mixedmodels-misc/glmmFAQ.html#penalizationhandling-complete-separation> (accessed 2.20.22).
- Bolker, B.M., 2018. GLMM worked examples [WWW Document]. URL http://bbolker.github.io/mixedmodels-misc/ecostats_chap.html#digression-complete-separation (accessed 2.20.22).
- 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 Ecol. Evol.* 24, 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Bommarco, R., Lindström, S.A.M., Raderschall, C.A., Gagic, V., Lundin, O., 2021. Flower strips enhance abundance of bumble bee queens and males in landscapes with few honey bee hives. *Biol. Conserv.* 263, 109363. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109363>
- Brandmeier, J., Reininghaus, H., Pappagallo, S., Karley, A.J., Kiær, L.P., Scherber, C., 2021. Intercropping in high input agriculture supports arthropod diversity without risking significant yield losses. *Basic Appl. Ecol.* 53, 26–38. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.02.011>
- Branquart, E., Hemptinne, J.-L., 2000. Selectivity in the exploitation of floral resources by hoverflies (Diptera: Syrphinae). *Ecography* 23, 732–742. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00316.x>
- Bretagnolle, V., Gaba, S., 2015. Weeds for bees? A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 891–909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>
- Brooker, R.W., Bennett, A.E., Cong, W.-F., Daniell, T.J., George, T.S., Hallett, P.D., Hawes, C., Iannetta, P.P.M., Jones, H.G., Karley, A.J., Li, L., McKenzie, B.M., Pakeman, R.J., Paterson, E., Schöb, C., Shen, J., Squire, G., Watson, C.A., Zhang, C., Zhang, F., Zhang, J., White, P.J., 2015. Improving intercropping: a synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytol.* 206, 107–117. <https://doi.org/10.1111/nph.13132>

- Bryan, K.M., Wratten, S.D., 1984. The responses of polyphagous predators to prey spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey. *Ecol. Entomol.* 9, 251–259. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1984.tb00849.x>
- Buhk, C., Oppermann, R., Schanowski, A., Bleil, R., Lüdemann, J., Maus, C., 2018. Flower strip networks offer promising long term effects on pollinator species richness in intensively cultivated agricultural areas. *BMC Ecol.* 18, 55. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0210-z>
- Burkle, L.A., 2020. Redundancy in wildflower strip species helps support spatiotemporal variation in wild bee communities on diversified farms. *Basic Appl. Ecol.* 13.
- Burkle, L.A., Delphia, C.M., O'Neill, K.M., 2020. Redundancy in wildflower strip species helps support spatiotemporal variation in wild bee communities on diversified farms. *Basic Appl. Ecol.* 44, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.02.005>
- Burkle, L.A., Marlin, J.C., Knight, T.M., 2013. Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function. *Science* 339, 1611–1615. <https://doi.org/10.1126/science.1232728>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. ed. Springer, New York.
- Campbell, J.W., Kimmel, C.B., Grodsky, S.M., Smithers, C., Daniels, J.C., Ellis, J.D., 2019. Wildflower plantings harbor increased arthropod richness and abundance within agricultural areas in Florida (USA). *Ecosphere* 10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2890>
- Carbonne, B., 2020. Le rôle des interactions biotiques dans un système proie-prédateur: le cas de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes. *Sciences agricoles. Université Bourgogne-Franche-Comté. NNT:2020UBFCK047. tel-03163078.*
- Carbonne, B., Bohan, D.A., Petit, S., 2020. Key carabid species drive spring weed seed predation of *Viola arvensis*. *Biol. Control* 141, 104148. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104148>
- Cardarelli, E., Bogliani, G., 2014. Effects of grass management intensity on ground beetle assemblages in rice field banks. *Agric. Ecosyst. Environ.* 195, 120–126. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.05.004>
- Carmona, D.M., Landis, D.A., 1999. Influence of Refuge Habitats and Cover Crops on Seasonal Activity-Density of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Field Crops. *Environ. Entomol.* 28, 1145–1153. <https://doi.org/10.1093/ee/28.6.1145>
- Carreck, N.L., Williams, I.H., 2002. Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures. *J. Insect Conserv.* 6, 13–23. <https://doi.org/10.1023/A:1015764925536>
- Carvalho, L.G., Biesmeijer, J.C., Benadi, G., Fründ, J., Stang, M., Bartomeus, I., Kaiser-Bunbury, C.N., Baude, M., Gomes, S.I.F., Merckx, V., Baldock, K.C.R., Bennett, A.T.D., Boada, R., Bommarco, R., Cartar, R., Chacoff, N., Dänhardt, J., Dicks, L.V., Dormann, C.F., Ekroos, J., Henson, K.S.E., Holzschuh, A., Junker, R.R., Lopezaraiza-Mikel, M., Memmott, J., Montero-Castaño, A., Nelson, I.L., Petanidou, T., Power, E.F., Rundlöf, M., Smith, H.G., Stout, J.C., Temitope, K., Tscharntke, T., Tscheulin, T., Vilà, M., Kunin, W.E., 2014. The potential for

- indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecol. Lett.* 17, 1389–1399. <https://doi.org/10.1111/ele.12342>
- Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D., Goulson, D., 2006. Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biol. Conserv.* 132, 481–489. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.008>
- Cerrudo, D., Page, E.R., Tollenaar, M., Stewart, G., Swanton, C.J., 2012. Mechanisms of Yield Loss in Maize Caused by Weed Competition. *Weed Sci.* 60, 225–232. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00127.1>
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., 2003a. Effects of different grass treatments used to create overwintering habitat for predatory arthropods on arable farmland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 96, 59–67. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00032-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00032-X)
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., 2003b. A 5-year comparison of overwintering polyphagous predator densities within a beetle bank and two conventional hedgebanks. *Ann. Appl. Biol.* 143, 63–71. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2003.tb00270.x>
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 337–350. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00340-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00340-1)
- Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., Marshall, E.J.P., Tscharrntke, T., Verhulst, J., 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management: Landscape constrains the effectiveness of local management. *J. Appl. Ecol.* no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x>
- Connelly, H., Poveda, K., Loeb, G., 2015. Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agric. Ecosyst. Environ.* 211, 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.05.004>
- Cresswell, C.J., Cunningham, H.M., Wilcox, A., Randall, N.P., 2018. What specific plant traits support ecosystem services such as pollination, bio-control and water quality protection in temperate climates? A systematic map. *Environ. Evid.* 7. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0120-8>
- Dabney, S.M., Delgado, J.A., Reeves, D.W., 2001. Using winter cover crops to improve soil and water quality. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 32, 1221–1250. <https://doi.org/10.1081/CSS-100104110>
- Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L.G., Chaplin-Kramer, R., Gagic, V., Garibaldi, L.A., Ghazoul, J., Grab, H., Jonsson, M., Karp, D.S., Kennedy, C.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Letourneau, D.K., Marini, L., Poveda, K., Rader, R., Smith, H.G., Tscharrntke, T., Andersson, G.K.S., Badenhausser, I., Baensch, S., Bezerra, A.D.M., Caballero-Lopez, B., Cavigliasso, P., Classen, A., Cusser, S., Dudenhöffer, J.H., Ekroos, J., Fijen, T., Franck, P., Freitas, B.M., Garratt, M.P.D., Gratton, C., Hipólito, J., Holzschuh, A., Hunt, L., Iverson, A.L., Jha, S., Keasar, T., Kim, T.N., Kishinevsky, M., Klatt, B.K., Klein, A.-M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Larsen, A.E., Lavigne, C., Liere, H., Maas, B., Mallinger, R.E., Pachon, E.M., Martínez-Salinas, A., Meehan, T.D., Mitchell, M.G.E., Molina, G.A.R., Nesper, M., Nilsson, L., O'Rourke, M.E., Peters, M.K., Ple, M., Ramos, D. de L.,

- Rosenheim, J.A., Rundlöf, M., Rusch, A., Sáez, A., Scheper, J., Schleuning, M., Schmack, J.M., Sciligo, A.R., Seymour, C., Stanley, D.A., Stewart, R., Stout, J.C., Sutter, L., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Tschumi, M., Viana, B.F., Westphal, C., Willcox, B.K., Wratten, S.D., Yoshioka, A., Zaragoza-Trello, C., Zhang, W., Zou, Y., Steffan-Dewenter, I., 2019. A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Sci. Adv.* 5, 14. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax0121>
- Danforth, B.N., Minckley, R.L., Neff, J.L., Fawcett, F., 2019. *The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvd1c929>
- Davis, H.N., Currie, R.S., Wade French, B., Buschman, L.L., 2009. Impact of Land Management Practices on Carabids (Coleoptera: Carabidae) and Other Arthropods on the Western High Plains of North America. *Southwest. Entomol.* 34, 43–59. <https://doi.org/10.3958/059.034.0104>
- De Cáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90, 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- De Cáceres, M., Legendre, P., Moretti, M., 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119, 1674–1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N., 2010. Landscape enhancement of floral resources for honey bees in agro-ecosystems. *Apidologie* 41, 264–277. <https://doi.org/10.1051/apido/2010024>
- Dennis, P., Thomas, M.B., Sotherton, N.W., 1994. Structural Features of Field Boundaries Which Influence the Overwintering Densities of Beneficial Arthropod Predators. *J. Appl. Ecol.* 31, 361. <https://doi.org/10.2307/2404550>
- Denys, C., Tschardt, T., 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130, 315–324. <https://doi.org/10.1007/s004420100796>
- Dicks, L.V., Breeze, T.D., Ngo, H.T., Senapathi, D., An, J., Aizen, M.A., Basu, P., Buchori, D., Galetto, L., Garibaldi, L.A., Gemmill-Herren, B., Howlett, B.G., Imperatriz-Fonseca, V.L., Johnson, S.D., Kovács-Hostyánszki, A., Kwon, Y.J., Lattorff, H.M.G., Lungharwo, T., Seymour, C.L., Vanbergen, A.J., Potts, S.G., 2021. A global-scale expert assessment of drivers and risks associated with pollinator decline. *Nat. Ecol. Evol.* 5, 1453–1461. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01534-9>
- Didham, R.K., Basset, Y., Collins, C.M., Leather, S.R., Littlewood, N.A., Menz, M.H.M., Müller, J., Packer, L., Saunders, M.E., Schönrogge, K., Stewart, A.J.A., Yanoviak, S.P., Hassall, C., 2020. Interpreting insect declines: seven challenges and a way forward. *Insect Conserv. Divers.* 13, 103–114. <https://doi.org/10.1111/icad.12408>
- Ditner, N., Balmer, O., Beck, J., Blick, T., Nagel, P., Luka, H., 2013. Effects of experimentally planting non-crop flowers into cabbage fields on the abundance and diversity of predators. *Biodivers. Conserv.* 22, 1049–1061. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0469-5>
- Dormann, C.F., 2011. How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Netw. Biol.* 11, 1–20, 35.

- Dormann, C.F., Frund, J., Bluthgen, N., Gruber, B., 2009. Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *Open Ecol. J.* 2, 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S., ter Braak, C.J.F., 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95, 14–21. <https://doi.org/10.1890/13-0196.1>
- Duelli, P., Obrist, M.K., 2003. Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic Appl. Ecol.* 4, 129–138. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00140>
- Duflot, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S., Burel, F., 2014. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica* 56, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.01.004>
- Eberle, C.A., Thom, M.D., Nemeč, K.T., Forcella, F., Lundgren, J.G., Gesch, R.W., Riedell, W.E., Papiernik, S.K., Wagner, A., Peterson, D.H., Eklund, J.J., 2015. Using pennycress, camelina, and canola cash cover crops to provision pollinators. *Ind. Crops Prod.* 75, 20–25. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2015.06.026>
- Eichenberg, D., Bowler, D.E., Bonn, A., Bruelheide, H., Grescho, V., Harter, D., Jandt, U., May, R., Winter, M., Jansen, F., 2021. Widespread decline in Central European plant diversity across six decades. *Glob. Change Biol.* 27, 1097–1110. <https://doi.org/10.1111/gcb.15447>
- Ekroos, J., Ödman, A.M., Andersson, G.K.S., Birkhofer, K., Herbertsson, L., Klatt, B.K., Olsson, O., Olsson, P.A., Persson, A.S., Prentice, H.C., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2016. Sparing Land for Biodiversity at Multiple Spatial Scales. *Front. Ecol. Evol.* 3. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00145>
- Ellis, K.E., Barbercheck, M.E., 2015. Management of Overwintering Cover Crops Influences Floral Resources and Visitation by Native Bees. *Environ. Entomol.* 44, 999–1010. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv086>
- Emmerson, M.C., Raffaelli, D., 2004. Predator–prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *J. Anim. Ecol.* 73, 399–409. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00818.x>
- Ercin, A.E., Mekonnen, M.M., Hoekstra, A.Y., 2013. Sustainability of national consumption from a water resources perspective: The case study for France. *Ecol. Econ., Transaction Costs and Environmental Policy* 88, 133–147. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2013.01.015>
- European Commission, 2019. Commodity Price Dashboard October 2019.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S., Tischendorf, L., 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 219–234. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.11.018>
- Faith, D.P., Minchin, P.R., Belbin, L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69, 57–68. <https://doi.org/10.1007/BF00038687>

- Ferrante, M., Lo Cacciato, A., Lovei, G.L., 2014. Quantifying predation pressure along an urbanisation gradient in Denmark using artificial caterpillars. *Eur. J. Entomol.* 111, 649–654. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.082>
- Folschweiller, M., Hubert, B., Rey, G., Barbier, Y., D’Haeseleer, J., Drossart, M., Lemoine, G., Proesmans, W., Vanappelghem, C., Vray, S., 2020. Atlas des bourdons de Belgique et du nord de la France 151.
- Frank, T., 1998. Slug damage and numbers of the slug pests, *Arion lusitanicus* and *Deroceras reticulatum*, in oilseed rape grown beside sown wildflower strips. *Agric. Ecosyst. Environ.* 67, 67–78. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00108-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00108-4)
- Frank, T., Reichhart, B., 2004. Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age. *Bull. Entomol. Res.* 94, 209–217. <https://doi.org/10.1079/BER2004301>
- Fründ, J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Tschamntke, T., 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology* 94, 2042–2054.
- Fusser, M.S., Pfister, S.C., Entling, M.H., Schirmel, J., 2017. Effects of field margin type and landscape composition on predatory carabids and slugs in wheat fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 182–188. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.030>
- Gaba, S., Deroulers, P., Bretagnolle, F., Bretagnolle, V., 2019. Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (Coleoptera, Carabidae) within the smallest seeds. *Weed Res.* 59, 170–179. <https://doi.org/10.1111/wre.12354>
- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Navas, M.-L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M., Ozier-Lafontaine, H., 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 607–623. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0272-z>
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Gallé, R., Geppert, C., Földesi, R., Tschamntke, T., Batáry, P., 2020. Arthropod functional traits shaped by landscape-scale field size, local agri-environment schemes and edge effects. *Basic Appl. Ecol.* 48, 102–111. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.09.006>
- Gallé, R., Happe, A., Baillod, A.B., Tschamntke, T., Batáry, P., 2019. Landscape configuration, organic management, and within-field position drive functional diversity of spiders and carabids. *J. Appl. Ecol.* 56, 63–72. <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? *Agric. Ecosyst. Environ.* 275, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.02.010>
- Garbach, K., Long, R.F., 2017. Determinants of field edge habitat restoration on farms in California’s Sacramento Valley. *J. Environ. Manage.* 189, 134–141. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.036>

- Gardner, E., Breeze, T.D., Clough, Y., Smith, H.G., Baldock, K.C.R., Campbell, A., Garratt, M.P.D., Gillespie, M.A.K., Kunin, W.E., Mc Kerchar, M., Potts, S.G., Senapathi, D., Stone, G.N., Wäckers, F., Westbury, D.B., Wilby, A., Oliver, T.H., 2021. Field boundary features can stabilise bee populations and the pollination of mass-flowering crops in rotational systems. *J. Appl. Ecol.* 58, 2287–2304. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13948>
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A.M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J., Winfree, R., 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front. Ecol. Environ.* 12, 439–447. <https://doi.org/10.1890/130330>
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Seymour, C.L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N., Klein, A.M., 2013. Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339, 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 284, 106579. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106579>
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M., Ropars, L., Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J., 2017. Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 147–199. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.007>
- Gezon, Z.J., Wyman, E.S., Ascher, J.S., Inouye, D.W., Irwin, R.E., 2015. The effect of repeated, lethal sampling on wild bee abundance and diversity. *Methods Ecol. Evol.* 6, 1044–1054. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12375>
- González-Chang, M., Tiwari, S., Sharma, S., Wratten, S.D., 2019. Habitat Management for Pest Management: Limitations and Prospects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 112, 302–317. <https://doi.org/10.1093/aesa/saz020>
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L., 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347, 1255957. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>
- Griffiths, G.J.K., Holland, J.M., Bailey, A., Thomas, M.B., 2008. Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biol. Control* 45, 200–209. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.09.002>
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A., You, M., 2017. Habitat Management to Suppress Pest Populations: Progress and Prospects. *Annu. Rev. Entomol.* 62, 91–109. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035050>

- Haaland, C., Gyllin, M., 2010. Butterflies and bumblebees in greenways and sown wildflower strips in southern Sweden. *J. Insect Conserv.* 14, 125–132. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9232-3>
- Haaland, C., Naisbit, R.E., Bersier, L.-F., 2011. Sown wildflower strips for insect conservation: a review: Wildflower strips for insect conservation. *Insect Conserv. Divers.* 4, 60–80. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00098.x>
- Hadrava, J., Talašová, A., Straka, J., Benda, D., Kazda, J., Klečka, J., 2022. A comparison of wild bee communities in sown flower strips and semi-natural habitats: A pollination network approach. *Insect Conserv. Divers.* n/a. <https://doi.org/10.1111/icad.12565>
- Hass, A.L., Brachmann, L., Batáry, P., Clough, Y., Behling, H., Tscharntke, T., 2019. Maize-dominated landscapes reduce bumblebee colony growth through pollen diversity loss. *J. Appl. Ecol.* 56, 294–304. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13296>
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tscharntke, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.-L., Baudry, J., Bertrand, C., Bosch, J., Brotons, L., Burel, F., Georges, R., Giralt, D., Marcos-García, M.Á., Ricarte, A., Siriwardena, G., Batáry, P., 2018. Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, 20172242. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2242>
- Hatt, S., Boeraeve, F., Artru, S., Dufrêne, M., Francis, F., 2018. Spatial diversification of agroecosystems to enhance biological control and other regulating services: An agroecological perspective. *Sci. Total Environ.* 621, 600–611. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.296>
- Heard, M. s, Carvell, C., Carreck, N. I, Rothery, P., Osborne, J. I, Bourke, A. f. g, 2007. Landscape context not patch size determines bumble-bee density on flower mixtures sown for agri-environment schemes. *Biol. Lett.* 3, 638–641. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0425>
- Hemptinne, J.L., Dixon, A.F.G., Doucet, J.L., Petersen, J.E., 2013. Optimal foraging by hoverflies (Diptera: Syrphidae) and ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): Mechanism. *EJE* 90, 451–455.
- Hof, A.R., Bright, P.W., 2010. The impact of grassy field margins on macro-invertebrate abundance in adjacent arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 280–283. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.08.014>
- Holland, J.M., Bianchi, F.J., Entling, M.H., Moonen, A.-C., Smith, B.M., Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest Manag. Sci.* 72, 1638–1651. <https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holland, J.M., Birkett, T., Southway, S., 2009. Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl* 54, 19–33. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9152-2>
- 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. *Agron. Sustain. Dev.* 37. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0434-x>

- Holland, J.M., Smith, B.M., Storkey, J., Lutman, P.J.W., Aebischer, N.J., 2015. Managing habitats on English farmland for insect pollinator conservation. *Biol. Conserv.* 182, 215–222. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.009>
- Holzschuh, A., Dudenhöffer, J.-H., Tschardtke, T., 2012. Landscapes with wild bee habitats enhance pollination, fruit set and yield of sweet cherry. *Biol. Conserv.* 153, 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.032>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *J. Anim. Ecol.* 79, 491–500. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x>
- Homburg, K., Schuldt, A., Drees, C., Assmann, T., 2013. Broad-scale geographic patterns in body size and hind wing development of western Palaearctic carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Ecography* 36, 166–177. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07488.x>
- Honek, A., Martinkova, Z., Jarosik, V., 2013. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *EJE* 100, 531–544. <https://doi.org/10.14411/eje.2003.081>
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., Pekar, S., 2007. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic Appl. Ecol.* 8, 343–353. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2006.07.002>
- Jabbour, R., Pisani-Gareau, T., Smith, R.G., Mullen, C., Barbercheck, M., 2016. Cover crop and tillage intensities alter ground-dwelling arthropod communities during the transition to organic production. *Renew. Agric. Food Syst.* 31, 361–374. <https://doi.org/10.1017/S1742170515000290>
- Javorek, S.K., Mackenzie, K.E., Vander Kloet, S.P., 2002. Comparative Pollination Effectiveness Among Bees (Hymenoptera: Apoidea) on Lowbush Blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95, 345–351. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2002\)095\[0345:CPEABH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2002)095[0345:CPEABH]2.0.CO;2)
- Jeannel, R., 1942. Coléoptères Carabiques. Tome II. Faune Fr. 40.
- Jeannel, R., 1941. Coléoptères Carabiques. Tome I. Faune Fr. 39.
- Joint Research Centre, European Commission, 2019. Crop Monitoring in Europe October 2019.
- Jonsson, M., Straub, C.S., Didham, R.K., Buckley, H.L., Case, B.S., Hale, R.J., Gratton, C., Wratten, S.D., 2015. Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1274–1282. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12489>
- Joseph, C., Delattre, D., Sarthou, J.-P., 2018. Auxiliaires des cultures : Définition. *Dictionnaire d'Agroécologie*.
- Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A.E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M.E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J.A., Schellhorn, N.A., Tschardtke, T., Wratten, S.D., Zhang, W., Iverson, A.L., Adler, L.S., Albrecht, M., Alignier, A., Angelella, G.M., Zubair Anjum, M., Avelino, J., Batáry, P., Baveco, J.M., Bianchi, F.J.J.A., Birkhofer, K., Bohnenblust, E.W., Bommarco, R., Brewer, M.J., Caballero-López, B., Carrière, Y., Carvalheiro, L.G., Cayuela, L., Centrella, M., Četković,

- A., Henri, D.C., Chabert, A., Costamagna, A.C., De la Mora, A., de Kraker, J., Desneux, N., Diehl, E., Diekötter, T., Dormann, C.F., Eckberg, J.O., Entling, M.H., Fiedler, D., Franck, P., Frank van Veen, F.J., Frank, T., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Getachew, A., Gonthier, D.J., Goodell, P.B., Graziosi, I., Groves, R.L., Gurr, G.M., Hajian-Forooshani, Z., Heimpel, G.E., Herrmann, J.D., Huseeth, A.S., Inclán, D.J., Ingrao, A.J., Iv, P., Jacot, K., Johnson, G.A., Jones, L., Kaiser, M., Kaser, J.M., Keasar, T., Kim, T.N., Kishinevsky, M., Landis, D.A., Lavandero, B., Lavigne, C., Le Ralec, A., Lemessa, D., Letourneau, D.K., Liere, H., Lu, Y., Lubin, Y., Luttermoser, T., Maas, B., Mace, K., Madeira, F., Mader, V., Cortesero, A.M., Marini, L., Martinez, E., Martinson, H.M., Menozzi, P., Mitchell, M.G.E., Miyashita, T., Molina, G.A.R., Molina-Montenegro, M.A., O'Neal, M.E., Opatovsky, I., Ortiz-Martinez, S., Nash, M., Östman, Ö., Ouin, A., Pak, D., Paredes, D., Parsa, S., Parry, H., Perez-Alvarez, R., Perović, D.J., Peterson, J.A., Petit, S., Philpott, S.M., Plantegenest, M., Plečaš, M., Pluess, T., Pons, X., Potts, S.G., Pywell, R.F., Ragsdale, D.W., Rand, T.A., Raymond, L., Ricci, B., Sargent, C., Sarthou, J.-P., Saulais, J., Schäckermann, J., Schmidt, N.P., Schneider, G., Schüepp, C., Sivakoff, F.S., Smith, H.G., Stack Whitney, K., Stutz, S., Szendrei, Z., Takada, M.B., Taki, H., Tamburini, G., Thomson, L.J., Tricault, Y., Tsafack, N., Tschumi, M., Valantin-Morison, M., Van Trinh, M., van der Werf, W., Vierling, K.T., Werling, B.P., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Woodcock, B.A., Wyckhuys, K., Xiao, H., Yasuda, M., Yoshioka, A., Zou, Y., 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, E7863–E7870. <https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115>
- Kati, V., Karamaouna, F., Economou, L., Mylona, P.V., Samara, M., Mitroiu, M.-D., Barda, M., Edwards, M., Liberopoulou, S., 2021. Sown Wildflowers Enhance Habitats of Pollinators and Beneficial Arthropods in a Tomato Field Margin. *Plants* 10, 1003. <https://doi.org/10.3390/plants10051003>
- Kergunteuil, A., Bakhtiari, M., Formenti, L., Xiao, Z., Defosse, E., Rasmann, S., 2016. Biological Control beneath the Feet: A Review of Crop Protection against Insect Root Herbivores. *Insects* 7, 70. <https://doi.org/10.3390/insects7040070>
- Klatt, B.K., Nilsson, L., Smith, H.G., 2020. Annual flowers strips benefit bumble bee colony growth and reproduction. *Biol. Conserv.* 252, 108814. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108814>
- Kleijn, D., Bommarco, R., Fijen, T.P.M., Garibaldi, L.A., Potts, S.G., van der Putten, W.H., 2019. Ecological Intensification: Bridging the Gap between Science and Practice. *Trends Ecol. Evol.* 34, 154–166. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.002>
- Kleijn, D., Kohler, F., Bldi, A., Batry, P., Concepcin, E.D., Clough, Y., Daz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovcs, A., Marshall, E.J.P., Tscharrntke, T., Verhulst, J., 2008. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1509>
- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G., Tscharrntke, T., 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends Ecol. Evol.* 26, 474–481. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.009>
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharrntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>

- Knapp, M., Řezáč, M., 2015. Even the Smallest Non-Crop Habitat Islands Could Be Beneficial: Distribution of Carabid Beetles and Spiders in Agricultural Landscape. *PLOS ONE* 10, e0123052. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123052>
- Kohler, F., Verhulst, J., Van Klink, R., Kleijn, D., 2007. At what spatial scale do high-quality habitats enhance the diversity of forbs and pollinators in intensively farmed landscapes?: High-quality habitats in farmed landscapes. *J. Appl. Ecol.* 45, 753–762. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01394.x>
- Kordbacheh, F., Liebman, M., Harris, M., 2020. Strips of prairie vegetation placed within row crops can sustain native bee communities. *PLOS ONE* 15, e0240354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240354>
- Korner-Nievergelt, F., Von Felten, S., Roth, T., Almasi, B., Guélat, J., Korner-Nievergelt, P., 2015. Bayesian data analysis in ecology using linear models with R, Bugs, and Stan. Elsevier/AP, Academic Press is an imprint of Elsevier, Amsterdam ; Boston.
- Kratschmer, S., Pachinger, B., Gaigher, R., Pryke, J.S., Schalkwyk, J., Samways, M.J., Melin, A., Kehinde, T., Zaller, J.G., Winter, S., 2021. Enhancing flowering plant functional richness improves wild bee diversity in vineyard inter-rows in different floral kingdoms. *Ecol. Evol.* ece3.7623. <https://doi.org/10.1002/ece3.7623>
- Krenn, H.W., 2019. Form and Function of Insect Mouthparts, in: Krenn, H.W. (Ed.), *Insect Mouthparts: Form, Function, Development and Performance*, Zoological Monographs. Springer International Publishing, Cham, pp. 9–46. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_2
- Kujawa, K., Bernacki, Z., Kowalska, J., Kujawa, A., Oleszczuk, M., Sienkiewicz, P., Sobczyk, D., 2020. Annual Wildflower Strips as a Tool for Enhancing Functional Biodiversity in Rye Fields in an Organic Cultivation System. *Agronomy* 10, 1696. <https://doi.org/10.3390/agronomy10111696>
- Kulkarni, S.S., Dossall, L.M., Willenborg, C.J., 2015. The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Sci.* 63, 355–376. <https://doi.org/10.1614/WS-D-14-00067.1>
- Labruyere, S., Ricci, B., Lubac, A., Petit, S., 2016. Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed-eating carabid species in arable landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 231, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.037>
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Landis, D.A., 2017. Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic Appl. Ecol.* 18, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.07.005>
- Landis, D.A., Menalled, F.D., Costamagna, A.C., Wilkinson, T.K., 2005. Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes. *Weed Sci.* 53, 902–908. <https://doi.org/10.1614/WS-04-050R1.1>

- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., Burel, F., 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137, 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.01.015>
- Lee, J.C., Menalled, F.D., Landis, D.A., 2001. Refuge habitats modify impact of insecticide disturbance on carabid beetle communities. *J. Appl. Ecol.* 38, 472–483. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00602.x>
- Lemke, A., Poehling, H.-M., 2002. Sown weed strips in cereal fields: overwintering site and “source” habitat for *Oedothorax apicatus* (Blackwall) and *Erigone atra* (Blackwall) (Araneae: Erigonidae). *Agric. Ecosyst. Environ.* 90, 67–80. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00173-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00173-6)
- Letourneau, D.K., Armbrrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D., Mejía, J.L., Rangel, A.M.A., Rangel, J.H., Rivera, L., Saavedra, C.A., Torres, A.M., Trujillo, A.R., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecol. Appl.* 21, 9–21. <https://doi.org/10.1890/09-2026.1>
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Low, P.A., Sam, K., McArthur, C., Posa, M.R.C., Hochuli, D.F., 2014. Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: guidelines for best practice. *Entomol. Exp. Appl.* 152, 120–126. <https://doi.org/10.1111/eea.12207>
- Lundgren, J.G., Fergen, J.K., 2011. Enhancing predation of a subterranean insect pest: A conservation benefit of winter vegetation in agroecosystems. *Appl. Soil Ecol.* 51, 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.08.005>
- Lundgren, J.G., Fergen, J.K., 2010. The Effects of a Winter Cover Crop on *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) Populations and Beneficial Arthropod Communities in No-Till Maize. *Environ. Entomol.* 39, 1816–1828. <https://doi.org/10.1603/EN10041>
- Maas, B., Brandl, M., Hussain, R.I., Frank, T., Zulka, K.P., Rabl, D., Walcher, R., Moser, D., 2021. Functional traits driving pollinator and predator responses to newly established grassland strips in agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 1365-2664.13892. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13892>
- Madeira, F., Pons, X., 2016. Rubidium marking reveals different patterns of movement in four ground beetle species (Col., Carabidae) between adjacent alfalfa and maize: Carabid movement between alfalfa and maize. *Agric. For. Entomol.* 18, 99–107. <https://doi.org/10.1111/afe.12141>
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tournonnet, S., Valantin-Morison, M., 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 29, 43–62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>

- Mallinger, R.E., Franco, J.G., Prischmann-Voldseth, D.A., Prasifka, J.R., 2019. Annual cover crops for managed and wild bees: Optimal plant mixtures depend on pollinator enhancement goals. *Agric. Ecosyst. Environ.* 273, 107–116. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.12.006>
- Mansion-Vaquié, A., Wezel, A., Ferrer, A., 2019. Wheat genotypic diversity and intercropping to control cereal aphids. *Agric. Ecosyst. Environ.* 285, 106604. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106604>
- Marja, R., Klein, A.-M., Viik, E., Batáry, P., 2021. Environmentally-friendly and organic management practices enable complementary diversification of plant–bumblebee food webs. *Basic Appl. Ecol.* 53, 164–174. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.03.013>
- Marrec, R., Badenhausser, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., Gauffre, B., 2015. Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 199, 282–289. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.005>
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Martin, C., 2015. A re-examination of the pollinator crisis. *Curr. Biol.* 25, R811–R815. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.022>
- Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., Marini, L., Potts, S.G., Smith, H.G., Al Hassan, D., Albrecht, M., Andersson, G.K.S., Asís, J.D., Aviron, S., Balzan, M.V., Baños-Picón, L., Bartomeus, I., Batáry, P., Burel, F., Caballero-López, B., Concepción, E.D., Coudrain, V., Dänhardt, J., Diaz, M., Diekötter, T., Dormann, C.F., Dufлот, R., Entling, M.H., Farwig, N., Fischer, C., Frank, T., Garibaldi, L.A., Hermann, J., Herzog, F., Inclán, D., Jacot, K., Jauker, F., Jeanneret, P., Kaiser, M., Krauss, J., Le Féon, V., Marshall, J., Moonen, A., Moreno, G., Riedinger, V., Rundlöf, M., Rusch, A., Scheper, J., Schneider, G., Schüepp, C., Stutz, S., Sutter, L., Tamburini, G., Thies, C., Tormos, J., Tschardt, T., Tschumi, M., Uzman, D., Wagner, C., Zubair-Anjum, M., Steffan-Dewenter, I., 2019. The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecol. Lett.* 22, 1083–1094. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- Martinez Arbizu, P., 2020. pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.4.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., Nowakowski, M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biol. Conserv.* 106, 259–271. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00252-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00252-X)
- Menalled, F.D., Lee, J.C., Landis, D.A., 2001. Herbaceous filter strips in agroecosystems: Implications for ground beetle (Coleoptera : Carabidae) conservation and invertebrate weed seed predation. *Gt. Lakes Entomol.* 34, 77–91.
- M’Gonigle, L.K., Williams, N.M., Lonsdorf, E., Kremen, C., 2017. A Tool for Selecting Plants When Restoring Habitat for Pollinators: Selecting plants for pollinator restoration. *Conserv. Lett.* 10, 105–111. <https://doi.org/10.1111/conl.12261>

- Michez, D., Terzo, M., Rasmont, P., 2004. Révision des espèces ouest-paléarctiques du genre *Dasygoda* Latreille 1802 (Hymenoptera, Apoidea, Melittidae).
- Moore, S.M., Borer, E.T., Hosseini, P.R., 2010. Predators indirectly control vector-borne disease: linking predator-prey and host-pathogen models. *J. R. Soc. Interface* 7, 161–176. <https://doi.org/10.1098/rsif.2009.0131>
- Murrell, E.G., 2017. Can agricultural practices that mitigate or improve crop resilience to climate change also manage crop pests? *Curr. Opin. Insect Sci.* 23, 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.07.008>
- Nakagawa, S., Johnson, P.C.D., Schielzeth, H., 2017. The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *J. R. Soc. Interface* 14, 20170213. <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0213>
- Neumüller, U., Burger, H., Schwenninger, H.R., Hopfenmüller, S., Krausch, S., Weiß, K., Ayasse, M., 2021. Prolonged blooming season of flower plantings increases wild bee abundance and richness in agricultural landscapes. *Biodivers. Conserv.* 30, 3003–3021. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02233-4>
- Ng, K., Barton, P.S., Blanchard, W., Evans, M.J., Lindenmayer, D.B., Macfadyen, S., McIntyre, S., Driscoll, D.A., 2018. Disentangling the effects of farmland use, habitat edges, and vegetation structure on ground beetle morphological traits. *Oecologia* 188, 645–657. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4180-9>
- Nichols, R.N., Goulson, D., Holland, J.M., 2019. The best wildflowers for wild bees. *J. Insect Conserv.* 23, 819–830. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00180-8>
- Noriega, J.A., Hortal, J., Azcárate, F.M., Berg, M.P., Bonada, N., Briones, M.J.I., Del Toro, I., Goulson, D., Ibanez, S., Landis, D.A., Moretti, M., Potts, S.G., Slade, E.M., Stout, J.C., Ulyshen, M.D., Wackers, F.L., Woodcock, B.A., Santos, A.M.C., 2018. Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic Appl. Ecol.* 26, 8–23. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.006>
- Norris, S.L., Blackshaw, R.P., Critchley, C.N.R., Dunn, R.M., Smith, K.E., Williams, J., Randall, N.P., Murray, P.J., 2018. Intercropping flowering plants in maize systems increases pollinator diversity: Supporting pollinator diversity in maize systems. *Agric. For. Entomol.* 20, 246–254. <https://doi.org/10.1111/afe.12251>
- Norris, S.L., Blackshaw, R.P., Dunn, R.M., Critchley, N.R., Smith, K.E., Williams, J.R., Randall, N.P., Murray, P.J., 2016. Improving above and below-ground arthropod biodiversity in maize cultivation systems. *Appl. Soil Ecol.* 108, 25–46. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.015>
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M., Crockett, R., 2014. Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science.* <https://doi.org/10.1126/science.1257259>
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Page, E.R., Cerrudo, D., Westra, P., Loux, M., Smith, K., Foresman, C., Wright, H., Swanton, C.J., 2012. Why Early Season Weed Control Is Important in Maize. *Weed Sci.* 60, 423–430. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00183.1>

- Pearsons, K., Tooker, J., 2017. In-Field Habitat Management to Optimize Pest Control of Novel Soil Communities in Agroecosystems. *Insects* 8, 82. <https://doi.org/10.3390/insects8030082>
- Pecheur, E., Piqueray, J., Monty, A., Dufrêne, M., Mahy, G., 2020. The influence of ecological infrastructures adjacent to crops on their carabid assemblages in intensive agroecosystems. *PeerJ* 8, e8094. <https://doi.org/10.7717/peerj.8094>
- Pe'er, G., Dicks, L.V., Visconti, P., Arlettaz, R., Báldi, A., Benton, T.G., Collins, S., Dieterich, M., Gregory, R.D., Hartig, F., Henle, K., Hobson, P.R., Kleijn, D., Neumann, R.K., Robijns, T., Schmidt, J., Shwartz, A., Sutherland, W.J., Turbé, A., Wulf, F., Scott, A.V., 2014. EU agricultural reform fails on biodiversity. *Science* 344, 1090–1092. <https://doi.org/10.1126/science.1253425>
- Pe'er, G., Zinngrebe, Y., Hauck, J., Schindler, S., Dittrich, A., Zingg, S., Tschardtke, T., Oppermann, R., Sutcliffe, L.M.E., Sirami, C., Schmidt, J., Hoyer, C., Schleyer, C., Lakner, S., 2017. Adding Some Green to the Greening: Improving the EU's Ecological Focus Areas for Biodiversity and Farmers. *Conserv. Lett.* 10, 517–530. <https://doi.org/10.1111/conl.12333>
- Petit, S., Boursault, A., Bohan, D., 2014. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera : Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *Eur. J. Entomol.* 111, 615–620. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.086>
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 215–222. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00130-9)
- Pfiffner, L., Merkelbach, L., Luka, H., 2003. Landscape Management for Functional Biodiversity. *IOBCWPRS Bulletin* 26, 7.
- Pfiffner, L., Wyss, E., 2003. Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests., in: Gurr, G.M., Wratten, S.D., Altieri, M.A. (Eds.), *Ecological Engineering for Pest Management: Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. CABI, Wallingford, pp. 165–186. <https://doi.org/10.1079/9780851999036.0165>
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Pywell, R.F., James, K.L., Herbert, I., Meek, W.R., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T.H., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biol. Conserv.* 123, 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.010>
- Pywell, R.F., Meek, W.R., Loxton, R.G., Nowakowski, M., Carvell, C., Woodcock, B.A., 2011. Ecological restoration on farmland can drive beneficial functional responses in plant and invertebrate communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 62–67. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.11.012>
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttall, P., Sparks, T.H., Critchley, C.N.R., Sherwood, A., 2006. Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biol. Conserv.* 129, 192–206. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.034>

- Requier, F., Leonhardt, S.D., 2020. Beyond flowers: including non-floral resources in bee conservation schemes. *J. Insect Conserv.* 24, 5–16. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00206-1>
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S., Foster, G.N., 2001. Effect of Land Disturbance and Stress on Species Traits of Ground Beetle Assemblages. *Ecology* 82, 1112–1129. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1112:EOLDAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1112:EOLDAS]2.0.CO;2)
- Rivers, A., Mullen, C., Wallace, J., Barbercheck, M., 2017. Cover crop-based reduced tillage system influences Carabidae (Coleoptera) activity, diversity and trophic group during transition to organic production. *Renew. Agric. Food Syst.* 32, 538–551. <https://doi.org/10.1017/S1742170516000466>
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.011>
- Rousseaux, A., Seychal, L., Sarthou, J.-P., 2018. Lutte biologique par conservation : Définition. *Dictionnaire d'Agroécologie*.
- Rowe, L., Gibson, D., Bahlai, C.A., Gibbs, J., Landis, D.A., Isaacs, R., 2020. Flower traits associated with the visitation patterns of bees. *Oecologia* 193, 511–522. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04674-0>
- Rowen, E.K., Regan, K.H., Barbercheck, M.E., Tooker, J.F., 2020. Is tillage beneficial or detrimental for insect and slug management? A meta-analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 294, 106849. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106849>
- Rundlöf, M., Lundin, O., Bommarco, R., 2018. Annual flower strips support pollinators and potentially enhance red clover seed yield. *Ecol. Evol.* 8, 7974–7985. <https://doi.org/10.1002/ece3.4330>
- Rundlöf, M., Persson, A.S., Smith, H.G., Bommarco, R., 2014. Late-season mass-flowering red clover increases bumble bee queen and male densities. *Biol. Conserv.* 172, 138–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.027>
- Rusch, A., Binet, D., Delbac, L., Thiéry, D., 2016. Local and landscape effects of agricultural intensification on Carabid community structure and weed seed predation in a perennial cropping system. *Landsc. Ecol.* 31, 2163–2174. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0390-x>
- 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 Appl. Ecol.* 16, 250–259. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2015.02.003>
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G., Ekbom, B., 2014. Management intensity at field and landscape levels affects the structure of generalist predator communities. *Oecologia* 175, 971–983. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2949-z>
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Roger-Estrade, J., 2010. Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier, pp. 219–259. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2>

- Šálek, M., Hula, V., Kipson, M., Daňková, R., Niedobová, J., Gamero, A., 2018. Bringing diversity back to agriculture: Smaller fields and non-crop elements enhance biodiversity in intensively managed arable farmlands. *Ecol. Indic.* 90, 65–73. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.001>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2021. Further evidence for a global decline of the entomofauna. *Austral Entomol.* 60, 9–26. <https://doi.org/10.1111/aen.12509>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 194, 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.018>
- Saska, P., Němeček, J., Koprudová, S., Skuhrovec, J., Káš, M., 2014. Weeds determine the composition of carabid assemblage in maize at a fine scale. *Sci. Agric. Bohem.* 2014, 85–92. <https://doi.org/10.7160/sab.2014.450202>
- Sattler, C., Nagel, U.J., 2010. Factors affecting farmers' acceptance of conservation measures—A case study from north-eastern Germany. *Land Use Policy, Soil and Water Conservation Measures in Europe* 27, 70–77. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2008.02.002>
- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sýkora, K.V., Braak, C.J.F. ter, 2008. Arthropod Assemblages Are Best Predicted by Plant Species Composition. *Ecology* 89, 782–794. <https://doi.org/10.1890/07-0361.1>
- Schellhorn, N.A., Bianchi, F.J.J.A., Hsu, C.L., 2014. Movement of Entomophagous Arthropods in Agricultural Landscapes: Links to Pest Suppression. *Annu. Rev. Entomol.* 59, 559–581. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-161952>
- Scheper, J., Bommarco, R., Holzschuh, A., Potts, S.G., Riedinger, V., Roberts, S.P.M., Rundlöf, M., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Kleijn, D., 2015. Local and landscape-level floral resources explain effects of wildflower strips on wild bees across four European countries. *J. Appl. Ecol.* 52, 1165–1175. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12479>
- 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. *Ecol. Lett.* 16, 912–920. <https://doi.org/10.1111/ele.12128>
- Scheper, J., Reemer, M., van Kats, R., Ozinga, W.A., van der Linden, G.T.J., Schaminée, J.H.J., Siepel, H., Kleijn, D., 2014. Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 17552–17557. <https://doi.org/10.1073/pnas.1412973111>
- Schirmel, J., Albrecht, M., Bauer, P.-M., Sutter, L., Pfister, S.C., Entling, M.H., 2018. Landscape complexity promotes hoverflies across different types of semi-natural habitats in farmland. *J. Appl. Ecol.* 55, 1747–1758. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13095>

- Schmidt-Entling, M.H., Döbeli, J., 2009. Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 19–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.04.015>
- Schulz, V.S., Schumann, C., Weisenburger, S., Müller-Lindenlauf, M., Stolzenburg, K., Möller, K., 2020. Row-Intercropping Maize (*Zea mays* L.) with Biodiversity-Enhancing Flowering-Partners—Effect on Plant Growth, Silage Yield, and Composition of Harvest Material. *Agriculture* 10, 524. <https://doi.org/10.3390/agriculture10110524>
- Seibold, S., Gossner, M.M., Simons, N.K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J.C., Linsenmair, K.E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., Weisser, W.W., 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574, 671–674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>
- Seidl, M., González, E., Kadlec, T., Saska, P., Knapp, M., 2020. Temporary non-crop habitats within arable fields: The effects of field defects on carabid beetle assemblages. *Agric. Ecosyst. Environ.* 293, 106856. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106856>
- Sentil, A., Lhomme, P., Michez, D., Reverté, S., Rasmont, P., Christmann, S., 2021. “Farming with Alternative Pollinators” approach increases pollinator abundance and diversity in faba bean fields. *J. Insect Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10841-021-00351-6>
- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A.B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhauer, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X.O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J.A., Ricarte, A., Marcos-García, M.Á., Miñano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tschardtke, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.-L., Fahrig, L., 2019. Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 116, 16442–16447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116>
- Snapp, S.S., Swinton, S.M., Labarta, R., Mutch, D., Black, J.R., Leep, R., Nyiraneza, J., O’Neil, K., 2005. Evaluating Cover Crops for Benefits, Costs and Performance within Cropping System Niches. *Agron. J.* 97, 322–332. <https://doi.org/10.2134/agronj2005.0322>
- Spiesman, B.J., Gratton, C., 2016. Flexible foraging shapes the topology of plant–pollinator interaction networks. *Ecology* 97, 1431–1441. <https://doi.org/10.1890/15-1735.1>
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. de, Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Sutherland, J.P., Sullivan, M.S., Poppy, G.M., 2001. Distribution and abundance of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in wildflower patches and field margin habitats. *Agric. For. Entomol.* 3, 57–64. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2001.00090.x>
- Sutter, L., Albrecht, M., Jeanneret, P., 2018. Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 55, 612–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12977>
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A.M., Bocci, G., Albrecht, M., 2017. Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees

- through complementary increase in key floral resources. *J. Appl. Ecol.* 54, 1856–1864. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12907>
- Thom, M.D., Eberle, C.A., Forcella, F., Gesch, R., Weyers, S., 2018. Specialty oilseed crops provide an abundant source of pollen for pollinators and beneficial insects. *J. Appl. Entomol.* 142, 211–222. <https://doi.org/10.1111/jen.12401>
- Thomas, C.F.G., Marshall, E.J.P., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72, 131–144. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(98\)00169-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(98)00169-8)
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Garcia, A.F., Marshall, E.J.P., 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *J. Appl. Ecol.* 38, 100–116. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00574.x>
- Thomas, M.B., Wratten, S.D., Sotherton, N.W., 1991. Creation of “Island” Habitats in Farmland to Manipulate Populations of Beneficial Arthropods: Predator Densities and Emigration. *J. Appl. Ecol.* 28, 906. <https://doi.org/10.2307/2404216>
- Triquet, C., Roume, A., Tolon, V., Wezel, A., Ferrer, A., 2022. Undestroyed winter cover crop strip in maize fields supports ground-dwelling arthropods and predation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 326, 107783. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107783>
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S. van, Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control* 43, 294–309. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.006>
- Tscharntke, T., Rand, T.A., Bianchi, F.J.J.A., 2005. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop–noncrop interface. *Ann. Zool. Fenn.* 42, 421–432. <https://doi.org/https://edepot.wur.nl/39081>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsky, V., Entling, M.H., Najjar-Rodriguez, A.J., Jacot, K., 2016. Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *J. Appl. Ecol.* 53, 1169–1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12653>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Entling, M.H., Jacot, K., 2015. High effectiveness of tailored flower strips in reducing pests and crop plant damage. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20151369. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1369>
- Twerski, A., Albrecht, H., Fründ, J., Moosner, M., Fischer, C., 2022. Effects of rare arable plants on flower-visiting wild bees in agricultural fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 323, 107685. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107685>
- Uyttenbroeck, R., Hatt, S., Paul, A., Boeraeve, F., Piqueray, J., Francis, F., Danthine, S., Frédéric, M., Dufrêne, M., Bodson, B., Monty, A., 2016. Pros and cons of flowers strips for farmers. A review. *BASE* 225–235. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.12961>
- Venturini, E.M., Drummond, F.A., Hoshida, A.K., Dibble, A.C., Stack, L.B., 2017. Pollination reservoirs for wild bee habitat enhancement in cropping systems: a review. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 41, 101–142. <https://doi.org/10.1080/21683565.2016.1258377>

- Vicens, N., Bosch, J., 2000. Weather-Dependent Pollinator Activity in an Apple Orchard, with Special Reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environ. Entomol.* 29, 413–420. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.3.413>
- von Königslöw, V., Fornoff, F., Klein, A.-M., 2021a. Pollinator enhancement in agriculture: comparing sown flower strips, hedges and sown hedge herb layers in apple orchards. *Biodivers. Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02338-w>
- von Königslöw, V., Mupepele, A.-C., Klein, A.-M., 2021b. Overlooked jewels: Existing habitat patches complement sown flower strips to conserve pollinators. *Biol. Conserv.* 261, 109263. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109263>
- von Redwitz, C., Glemnitz, M., Hoffmann, J., Brose, R., Verch, G., Barkusky, D., Saure, C., Berger, G., Bellingrath-Kimura, S., 2019. Microsegregation in Maize Cropping—a Chance to Improve Farmland Biodiversity. *Gesunde Pflanz.* 71, 87–102. <https://doi.org/10.1007/s10343-019-00457-7>
- Wäckers, F.L., 2004. Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biol. Control* 29, 307–314. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.08.005>
- Wagner, D.L., 2020. Insect Declines in the Anthropocene. *Annu. Rev. Entomol.* 65, 457–480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- Warton, D.I., Wright, S.T., Wang, Y., 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods Ecol. Evol.* 3, 89–101. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00127.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 Conserv. Divers.* 11, 32–41. <https://doi.org/10.1111/icad.12264>
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Vaissière, B.E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., 2008. Measuring bee diversity in different european habitats and biogeographical regions. *Ecol. Monogr.* 78, 653–671. <https://doi.org/10.1890/07-1292.1>
- Wezel, A., Casagrande, M., Celette, F., Vian, J.-F., Ferrer, A., Peigné, J., 2014. Agroecological practices for sustainable agriculture. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7>
- Williams, I.H., Christian, D.G., 1991. Observations on *Phacelia tanacetifolia* Bentham (Hydrophyllaceae) as a food plant for honey bees and bumble bees. *J. Apic. Res.* 30, 3–12. <https://doi.org/10.1080/00218839.1991.11101227>
- Williams, I.H., Ferguson, A.W., Kruus, M., Veromann, E., Warner, D.J., 2010. Ground Beetles as Predators of Oilseed Rape Pests: Incidence, Spatio-Temporal Distributions and Feeding, in: Williams, I.H. (Ed.), *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 115–149. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3983-5_4

- Wood, T.J., Gibbs, J., Graham, K.K., Isaacs, R., 2019. Narrow pollen diets are associated with declining Midwestern bumble bee species. *Ecology* 100, e02697. <https://doi.org/10.1002/ecy.2697>
- Wood, T.J., Holland, J.M., Goulson, D., 2017. Providing foraging resources for solitary bees on farmland: current schemes for pollinators benefit a limited suite of species. *J. Appl. Ecol.* 54, 323–333. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12718>
- Wood, T.J., Holland, J.M., Goulson, D., 2016. Diet characterisation of solitary bees on farmland: dietary specialisation predicts rarity. *Biodivers. Conserv.* 25, 2655–2671. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1191-x>
- Woodcock, B.A., 2005. Pitfall trapping in ecological studies, in: *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Wiley Online Library, pp. 37–57.
- Woodcock, B.A., Bullock, J.M., McCracken, M., Chapman, R.E., Ball, S.L., Edwards, M.E., Nowakowski, M., Pywell, R.F., 2016. Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 231, 15–23. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.023>
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N., 2012. Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 159, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.020>
- Zattara, E.E., Aizen, M.A., 2021. Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* 4, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>

Annexes



Photographie par Lucile Toniutti

Informations supplémentaires du Chapitre 3

Appendix A: Results of the model averaging

Standardized estimates (Est.) and unconditional 95 % confidence intervals (CI) of explanatory variables from best models with a Δi value < 2 (the averaged model included all plausible candidate was used when there were more than one model with $\Delta I < 2$). The null models are not included. Confidence intervals (CI) that do not include 0 are in bold. The back-transformed estimates ($e^{(Est.)}$) are given for an easier interpretation of coefficients on the original scale. Names of the animals refer to their activity-density, and “Per” refer to Period variable.

Variables		$e^{(Est.)}$	Est.	Lower CI	Upper CI
Analysis 1 : Margin vs strip					
Carabids	Intercept	2.41	0.88	0.46	1.30
	Habitat_strip	1.18	0.16	-0.32	0.64
	Per_4L	1.18	0.17	-0.20	0.54
	Per_8L	1.00	0.01	-0.22	0.24
Spiders	Intercept	3.99	1.38	0.99	1.78
	Habitat_strip	1.03	0.03	-0.20	0.26
	Per_4L	1.29	0.26	-0.02	0.54
	Per_8L	1.80	0.59	0.31	0.86
Staphylinids	Intercept	1.46	0.38	-0.02	0.77
	Per_4L	1.42	0.35	0.01	0.69
	Per_8L	0.84	-0.17	-0.53	0.19
Harvestmen	Intercept	0.17	-1.80	-2.48	-1.11
	Per_4L	2.58	0.95	0.29	1.61
	Per_8L	2.87	1.06	0.40	1.71
Slugs	Intercept	1.08	0.08	-0.54	0.69
	Habitat_strip	2.01	0.70	-0.16	1.55
	Per_4L	0.57	-0.55	-1.14	0.03
	Per_8L	0.23	-1.46	-2.21	-0.71
	Habitat_strip:Per_4L	0.52	-0.65	-1.44	0.14
	Habitat_strip:Per_8L	0.15	-1.87	-3.11	-0.63
Analysis 2 : Habitat or Distance					
Carabids	(Intercept)	1.83	0.60	-0.02	1.23
	Habitat_strip	1.76	0.56	0.09	1.03
	Per_4L	1.52	0.42	0.24	0.60
	Per_8L	1.44	0.37	0.17	0.56
	Habitat_strip:Per_4L	0.93	-0.08	-0.46	0.30
	Habitat_strip:Per_8L	0.71	-0.35	-0.98	0.28
Carabid richness	(Intercept)	1.37	0.31	-0.10	0.72
	Per_4L	1.06	0.06	-0.12	0.24
	Per_8L	1.14	0.13	-0.12	0.38

	Variables	e ^(Est.)	Est.	Lower CI	Upper CI
Spiders	(Intercept)	1.77	0.57	0.14	1.00
	Habitat_strip	2.42	0.88	0.52	1.25
	Per_4L	2.46	0.90	0.72	1.08
	Per_8L	3.06	1.12	0.94	1.30
	Habitat_strip:Per_4L	0.54	-0.62	-1.05	-0.20
	Habitat_strip:Per_8L	0.58	-0.55	-0.97	-0.13
Spider richness	(Intercept)	1.51	0.41	0.27	0.55
	Per_4L	1.43	0.36	0.22	0.50
	Per_8L	1.66	0.51	0.37	0.65
Staphylinids	(Intercept)	1.50	0.40	-0.48	1.28
	Habitat_strip	0.94	-0.06	-0.47	0.34
	Per_4L	0.94	-0.07	-0.27	0.13
	Per_8L	0.96	-0.04	-0.20	0.12
	Habitat_strip:Per_4L	1.33	0.28	-0.45	1.01
	Habitat_strip:Per_8L	0.99	-0.01	-0.37	0.34
Harvestmen	(Intercept)	0.35	-1.06	-1.58	-0.55
	Habitat_strip	0.31	-1.17	-2.01	-0.34
	Per_4L	3.29	1.19	0.92	1.46
	Per_8L	5.30	1.67	1.40	1.93
	Habitat_strip:Per_4L	0.98	-0.02	-0.61	0.57
	Habitat_strip:Per_8L	0.79	-0.24	-1.10	0.62
Slugs	(Intercept)	0.38	-0.96	-1.83	-0.09
	Habitat_strip	4.71	1.55	0.83	2.27
	Per_4L	0.50	-0.69	-1.00	-0.37
	Per_8L	0.17	-1.80	-2.25	-1.35
	Habitat_strip:Per_4L	0.63	-0.47	-1.09	0.15
	Habitat_strip:Per_8L	0.23	-1.47	-2.56	-0.37
Predation	(Intercept)	0.01	-4.31	-5.52	-3.10
	Habitat_strip	42.63	3.75	2.51	4.99
	Per_4L	5.09	1.63	0.68	2.58
	Per_8L	24.10	3.18	2.26	4.10
	Habitat_strip:Per_4L	0.18	-1.69	-3.13	-0.25
	Habitat_strip:Per_8L	0.08	-2.54	-4.00	-1.08
Analysis 3 : Distance within crop					
Carabids	(Intercept)	1.73	0.55	-0.07	1.16
	Distance	0.99	-0.01	-0.07	0.05
	Per_4L	1.53	0.43	0.24	0.61
	Per_8L	1.48	0.39	0.21	0.58
Spiders	(Intercept)	1.79	0.58	0.15	1.02
	Distance	1.01	0.01	-0.04	0.05
	Per_4L	2.48	0.91	0.73	1.09
	Per_8L	3.07	1.12	0.94	1.30
Spider richness	(Intercept)	1.45	0.37	0.21	0.53
	Per_4L	1.46	0.38	0.22	0.54
	Per_8L	1.73	0.55	0.40	0.70

	Variables	e ^(Est.)	Est.	Lower CI	Upper CI
Harvestmen	(Intercept)	0.34	-1.09	-1.60	-0.57
	Distance	1.17	0.16	0.06	0.25
	Per_4L	3.29	1.19	0.92	1.47
	Per_8L	5.45	1.70	1.43	1.96
Slugs	(Intercept)	0.38	-0.97	-1.79	-0.15
	Distance	0.99	-0.01	-0.14	0.12
	Per_4L	0.48	-0.73	-1.05	-0.41
	Per_8L	0.16	-1.84	-2.31	-1.37
	Distance:Per_4L	1.02	0.02	-0.17	0.20
	Distance:Per_8L	1.17	0.15	-0.36	0.67
Predation	(Intercept)	0.01	-4.51	-5.82	-3.22
	Distance	0.84	-0.17	-0.64	0.30
	Per_4L	5.17	1.64	0.69	2.60
	Per_8L	25.32	3.23	2.30	4.16

Informations supplémentaires du Chapitre 4

Appendix B: List of carabid species ranked by abundances in the three habitats (margin, strip and cropped area)

For each species, rank, abundance (Ab.), and proportion in the habitat (%) are given. Bold species are the 3 main species; grey boxes highlight the species found exclusively in the strip (however in low abundances). These abundances take into account all sampling periods with an existing strip (from Sowing to Final Stage).

<u>Strip</u>	rank	Ab.	%	<u>Margin</u>	rank	Ab.	%	<u>Crop</u>	rank	Ab.	%
ancdor	1	267	35,3	ancdor	1	80	23,2	ptemel	1	1078	37,3
poecup	2	98	13	ptemel	2	31	9	poecup	2	577	20
brascl	3	54	7,1	phyobt	3	20	5,8	hardis	3	140	4,8
ptemel	4	39	5,2	haraff	4	17	4,9	caraur	4	135	4,7
carcan	5	35	4,6	hardim	5	17	4,9	trequa	5	117	4
amasim	6	29	3,8	pseruf	6	17	4,9	phyobt	6	116	4
carmon	7	26	3,4	carcan	7	16	4,6	pseruf	7	78	2,7
micmin	8	23	3	hardis	8	13	3,8	micmin	8	73	2,5
pseruf	9	21	2,8	trequa	9	12	3,5	carmon	9	48	1,7
hardim	10	17	2,2	carcor	10	11	3,2	ptemad	10	47	1,6
hardis	11	16	2,1	metlam	11	11	3,2	hardim	11	43	1,5
trequa	12	16	2,1	brascl	12	10	2,9	carcan	12	38	1,3
braele	13	14	1,9	haranx	13	10	2,9	asasti	13	36	1,2
carcor	14	14	1,9	harser	14	10	2,9	cylger	14	35	1,2
caraur	15	10	1,3	poecup	15	7	2	haraff	15	34	1,2
haraff	16	10	1,3	micmin	16	6	1,7	anisig	16	33	1,1
metlam	17	9	1,2	carmon	17	5	1,4	metlam	17	29	1
asasti	18	6	0,8	hartar	18	5	1,4	ancdor	18	26	0,9
pteant	19	5	0,7	ophazu	19	5	1,4	metpro	19	23	0,8
nebsal	20	4	0,5	cylger	20	4	1,2	pteant	20	20	0,7
ptemad	21	4	0,5	micmau	21	4	1,2	nebbre	21	19	0,7
anisig	22	3	0,4	ptemad	22	4	1,2	ptenie	22	17	0,6
calfus	23	3	0,4	dryden	23	3	0,9	calfus	23	15	0,5
cylger	24	3	0,4	nebsal	24	3	0,9	bemqua	24	14	0,5
dematr	25	3	0,4	parmac	25	3	0,9	nebsal	25	14	0,5

<u>Strip</u>	rank	Ab.	%	<u>Margin</u>	rank	Ab.	%	<u>Crop</u>	rank	Ab.	%
ophazu	26	3	0,4	amaaen	26	2	0,6	carcor	26	13	0,4
synobs	27	3	0,4	caraur	27	2	0,6	notqua	27	10	0,3
agomue	28	2	0,3	haralb	28	2	0,6	ophazu	28	9	0,3
amaaen	29	2	0,3	harrub	29	2	0,6	ciccam	29	4	0,1
amabif	30	2	0,3	pladep	30	2	0,6	psecal	30	4	0,1
nebbre	31	2	0,3	amabif	31	1	0,3	amaaen	31	3	0,1
acumer	32	1	0,1	amasim	32	1	0,3	calcin	32	3	0,1
badbul	33	1	0,1	asasti	33	1	0,3	haranx	33	3	0,1
bemqua	34	1	0,1	braexp	34	1	0,3	harrub	34	3	0,1
braexp	35	1	0,1	diager	35	1	0,3	harser	35	3	0,1
carnem	36	1	0,1	harsma	36	1	0,3	micmau	36	3	0,1
carvio	37	1	0,1	metpro	37	1	0,3	stopum	37	3	0,1
dryden	38	1	0,1	nebbre	38	1	0,3	badbul	38	2	0,1
metpro	39	1	0,1	polcon	39	1	0,3	ocylat	39	2	0,1
phyobt	40	1	0,1	pteovo	40	1	0,3	ophcri	40	2	0,1
ptenie	41	1	0,1	steteu	41	1	0,3	parbis	41	2	0,1
semsig	42	1	0,1					tacpar	42	2	0,1
stopum	43	1	0,1					acumer	43	1	0
zabten	44	1	0,1					agoema	44	1	0
								amasim	45	1	0
								callun	46	1	0
								carvio	47	1	0
								dematr	48	1	0
								harpyg	49	1	0
								harsma	50	1	0
								lorpil	51	1	0
								ocytet	52	1	0
								philun	53	1	0
								poelep	54	1	0
								psegri	55	1	0
								steteu	56	1	0

Code names correspondences:

<p>abapar: <i>Abax parallelus</i> (Duftschmid, 1812) acumer: <i>Acupalpus meridianus</i> (Linne, 1761) agoema: <i>Agonum emarginatum</i> (Gyllenhal, 1827) agomue: <i>Agonum muelleri</i> (Herbst, 1784) amaaen: <i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774) amabif: <i>Amara bifrons</i> (Gyllenhal, 1810) amasim: <i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810) ancdor: <i>Anchomenus dorsalis</i> (Pontoppidan, 1763) anisig: <i>Anisodactylus signatus</i> (Panzer, 1796) asasti: <i>Asaphidion stierlini</i> (Heyden, 1880) badbul: <i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798) bemqua: <i>Bembidion quadrimaculatum</i> (Linne, 1761) braele: <i>Brachinus elegans</i> Chaudoir, 1842 braexp: <i>Brachinus explodens</i> Duftschmid, 1812 brascl: <i>Brachinus sclopeta</i> (Fabricius, 1792) calcin: <i>Calathus cinctus</i> Motschulsky, 1850 calfus: <i>Calathus fuscipes</i> (Goeze, 1777) callun: <i>Callistus lunatus</i> (Fabricius, 1775) caraur: <i>Carabus auratus</i> Linne, 1761 carcan: <i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798 carcor: <i>Carabus coriaceus</i> Linne, 1758 carmon: <i>Carabus monilis</i> Fabricius, 1792 carnem: <i>Carabus nemoralis</i> Müller, 1764 carvio: <i>Carabus violaceus subsp. purpurascens</i> Fabricius, 1787 ciccama: <i>Cicindela campestris</i> Linne, 1758 clifos: <i>Clivina fossor</i> (Linne, 1758) cylger: <i>Cylindera germanica</i> (Linne, 1758) dematr: <i>Demetrias atricapillus</i> (Linne, 1758) diager: <i>Diachromus germanus</i> (Linne, 1758) dryden: <i>Drypta dentata</i> (Rossi, 1790) haraff: <i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781) haralb: <i>Harpalus albanicus</i> Reitter, 1900 haranx: <i>Harpalus anxius</i> (Duftschmid, 1812) hardim: <i>Harpalus dimidiatus</i> (Rossi, 1790) hardis: <i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812) harpyg: <i>Harpalus pygmaeus</i> Dejean, 1829 harrub: <i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812) harser: <i>Harpalus serripes</i> (Quensel in Schönherr, 1806) harsma: <i>Harpalus smaragdinus</i> (Duftschmid, 1812) hartar: <i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1797) lorpil: <i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)</p>	<p>metlam: <i>Metallina lampros</i> (Herbst, 1784) metpro: <i>Metallina properans</i> (Stephens, 1828) micmau: <i>Microlestes maurus</i> (Sturm, 1827) micmin: <i>Microlestes minutulus</i> (Goeze, 1777) nebbre: <i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius, 1792) nebsal: <i>Nebria salina</i> Fairmaire & Laboulbène, 1854 notqua: <i>Notiophilus quadripunctatus</i> Dejean, 1826 notsub: <i>Notiophilus substriatus</i> G.R. Waterhouse, 1833 ocylat: <i>Ocydromus latinus</i> (Netolitzky, 1911) ocytet: <i>Ocydromus tetracolum</i> (Say, 1823) ophazu: <i>Ophonus azureus</i> (Fabricius, 1775) ophcri: <i>Ophonus cribricollis</i> (Dejean, 1829) parbis: <i>Paratachys bistriatus</i> (Duftschmid, 1812) parmac: <i>Parophonus maculicornis</i> (Duftschmid, 1812) philun: <i>Philochthus lunulatus</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785) phyobt: <i>Phyla obtusa</i> (Audinet-Serville, 1821) pladep: <i>Platyderus depressus</i> (Audinet-Serville, 1821) poecup: <i>Poecilus cupreus</i> (Linne, 1758) poelep: <i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785) polcon: <i>Polistichus connexus</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785) psecal: <i>Pseudoophonus calceatus</i> (Duftschmid, 1812) psegri: <i>Pseudoophonus griseus</i> (Panzer, 1797) pseruf: <i>Pseudoophonus rufipes</i> (De Geer, 1774) pteant: <i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798) ptemad: <i>Pterostichus madidus</i> (Fabricius, 1775) ptemel: <i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798) ptenie: <i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783) pteovo: <i>Pterostichus ovoideus</i> (Sturm, 1824) semsig: <i>Semiophonus signaticornis</i> (Duftschmid, 1812) steteu: <i>Stenolophus teutonius</i> (Schrank, 1781) stopum: <i>Stomis pumicatus</i> (Panzer, 1796) synobs: <i>Syntomus obscuroguttatus</i> (Duftschmid, 1812) tacpar: <i>Tachyura parvula</i> (Dejean, 1831) trequa: <i>Trechus quadristriatus</i> (Schrank, 1781) zabten: <i>Zabrus tenebrioides</i> (Goeze, 1777)</p>
---	--

Appendix C: Indicator species analysis results by zone groups for carabids

Multilevel pattern analysis: 9999 permutations

Significance level (alpha): 0.05

Significance codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

First analysis: full sampling period (from Initial Stage to Final Stage)

Total number of species: 76

Selected number of species: 19

Number of species associated to 1 group: 14

Number of species associated to 2 groups: 2

Number of species associated to 3 groups: 2

Number of species associated to 4 groups: 1

List of species associated to each combination:

Group	species	stat	p.value
Group margin	haranx	0.207	0.0001 ***
	hartar	0.186	0.0001 ***
	harser	0.155	0.0003 ***
	micmau	0.137	0.0037 **
	pladep	0.124	0.0167 *
	parmac	0.117	0.0137 *
Group 0m	andcor	0.334	0.0001 ***
	brascl	0.231	0.0001 ***
	amasim	0.191	0.0001 ***
	braele	0.160	0.0001 ***
	carmon	0.129	0.0075 **
	dematr	0.108	0.0497 *
	carcan	0.102	0.0500 *
Group 50m	ptenie	0.124	0.01 **
Group margin+0m	carcor	0.167	4e-04 ***
Group 10m+25m	caraur	0.131	0.0059 **
Group 0m+10m+25m	poecup	0.192	1e-04 ***
Group 10m+25m+50m	ptemel	0.165	2e-04 ***
Group margin+10m+25m+50m	phyobt	0.136	0.0023 **

Second analysis: during maize growth (from Sowing to 8 Leaves stage)

Total number of species: 76

Selected number of species: 21

Number of species associated to 1 group: 17

Number of species associated to 2 groups: 1

Number of species associated to 3 groups: 2

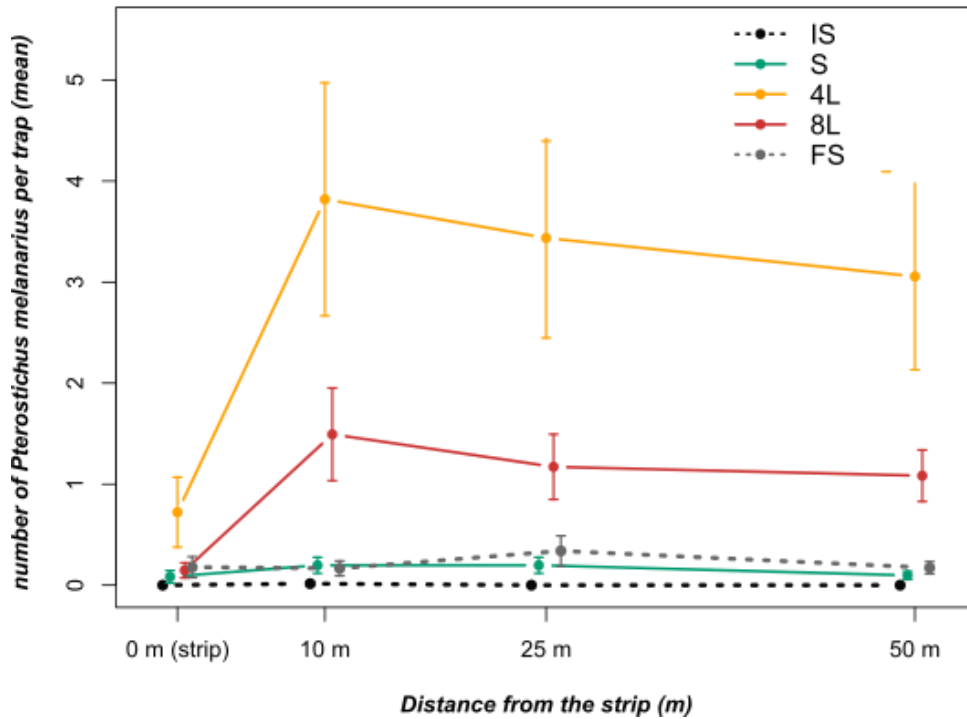
Number of species associated to 4 groups: 1

List of species associated to each combination:

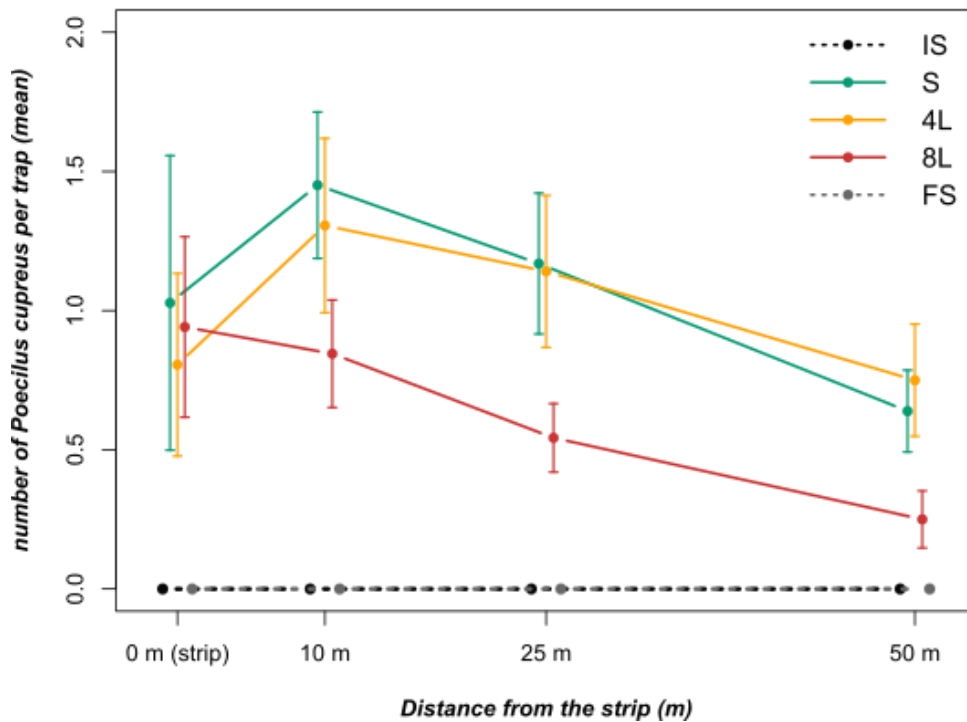
Group	species	stat	p.value
Group margin	haranx	0.246	0.0001 ***
	hartar	0.195	0.0006 ***
	harser	0.183	0.0004 ***
	haralb	0.145	0.0137 *
	pladep	0.145	0.0137 *
	parmac	0.138	0.0167 *
	micmau	0.136	0.0150 *
	haraff	0.133	0.0158 *
	dryden	0.119	0.0444 *
Group 0m	andcor	0.448	0.0001 ***
	brascl	0.277	0.0001 ***
	amasim	0.218	0.0001 ***
	braele	0.183	0.0001 ***
	carmon	0.150	0.0053 **
	dematr	0.141	0.0235 *
	agomue	0.133	0.0401 *
	ptenie	0.147	0.0087 **
Group 10m+25m	caraur	0.146	0.0068 **
Group 0m+10m+25m	poecup	0.219	1e-04 ***
Group 10m+25m+50m	ptemel	0.181	7e-04 ***
Group margin+10m+25m+50m	phyobt	0.148	0.006 **

Appendix D: Spatial distribution of *P. melanarius* and *P. cupreus* in the fields.

Activity-density of *Pterostichus melanarius*



Activity-density of *Poecilus cupreus*



Informations supplémentaires du Chapitre 5

Appendix E: Ranked abundance of bee species in both habitats (strip and margin)

Species ranked by abundance (ab) with their proportion (%), in the strip and in the margin.

<u>Strip</u>			<u>Margin</u>		
Species	ab	%	Species	ab	%
<i>Apis mellifera</i>	945	35.6	<i>Apis mellifera</i>	50	18.7
<i>Bombus terrestris</i> group	506	19.1	<i>Lasioglossum villosulum</i>	35	13.1
<i>Andrena flavipes</i>	180	6.8	<i>Lasioglossum malachurum</i>	22	8.2
<i>Andrena lagopus</i>	112	4.2	<i>Lasioglossum pauxillum</i>	17	6.3
<i>Halictus simplex</i> group	108	4.1	<i>Bombus terrestris</i> group	13	4.9
<i>Lasioglossum malachurum</i>	82	3.1	<i>Halictus simplex</i> group	12	4.5
<i>Andrena propinqua</i>	50	1.9	<i>Seladonia subaurata</i>	11	4.1
<i>Bombus pascuorum</i>	45	1.7	<i>Andrena labialis</i>	9	3.4
<i>Lasioglossum pauxillum</i>	37	1.4	<i>Lasioglossum leucozonium</i>	8	3.0
<i>Andrena distinguenda</i>	35	1.3	<i>Andrena minutula</i>	7	2.6
<i>Andrena minutula</i>	35	1.3	<i>Anthophora plumipes</i>	7	2.6
<i>Halictus scabiosae</i>	32	1.2	<i>Halictus scabiosae</i>	7	2.6
<i>Bombus lapidarius</i>	31	1.2	<i>Andrena flavipes</i>	4	1.5
<i>Andrena dorsata</i>	30	1.1	<i>Lasioglossum lineare</i>	4	1.5
<i>Andrena niveata</i>	30	1.1	<i>Andrena albofasciata</i>	3	1.1
<i>Lasioglossum interruptum</i>	26	1.0	<i>Bombus pascuorum</i>	3	1.1
<i>Andrena haemorrhoea</i>	25	0.9	<i>Heriades truncorum</i>	3	1.1
<i>Halictus quadricinctus</i>	23	0.9	<i>Lasioglossum medinai</i>	3	1.1
<i>Andrena albofasciata</i>	20	0.8	<i>Lasioglossum politum</i>	3	1.1
<i>Andrena cineraria</i>	17	0.6	<i>Lasioglossum subhirtum</i>	3	1.1
<i>Anthophora plumipes</i>	17	0.6	<i>Anthidium oblongatum</i>	2	0.7
<i>Lasioglossum subhirtum</i>	17	0.6	<i>Andrena fulvago</i>	2	0.7
<i>Lasioglossum villosulum</i>	14	0.5	<i>Andrena nigroaenea</i>	2	0.7
<i>Seladonia subaurata</i>	14	0.5	<i>Bombus lapidarius</i>	2	0.7
<i>Bombus hortorum</i>	12	0.5	<i>Colletes daviesanus</i>	2	0.7
<i>Lasioglossum lineare</i>	10	0.4	<i>Eucera nigrifacies</i>	2	0.7
<i>Lasioglossum leucozonium</i>	9	0.3	<i>Halictus quadricinctus</i>	2	0.7
<i>Megachile pilidens</i>	9	0.3	<i>Osmia caerulea</i>	2	0.7
<i>Andrena labialis</i>	8	0.3	<i>Andrena fulvata</i>	1	0.4
<i>Andrena nitida</i>	8	0.3	<i>Andrena humilis</i>	1	0.4
<i>Bombus pratorum</i>	8	0.3	<i>Andrena labiata</i>	1	0.4
<i>Osmia bicornis</i>	8	0.3	<i>Andrena pandellei</i>	1	0.4
<i>Xylocopa valga</i>	8	0.3	<i>Andrena pilipes</i>	1	0.4
<i>Andrena chrysoseles</i>	7	0.3	<i>Andrena propinqua</i>	1	0.4

<u>Strip</u>				<u>Margin</u>			
Species	ab	%		Species	ab	%	
<i>Andrena wilkella</i>	7	0.3		<i>Bombus hortorum</i>	1	0.4	
<i>Bombus sylvarum</i>	7	0.3		<i>Bombus pratorum</i>	1	0.4	
<i>Xylocopa violacea</i>	7	0.3		<i>Bombus vestalis</i>	1	0.4	
<i>Andrena gravida</i>	6	0.2		<i>Ceratina cyanea</i>	1	0.4	
<i>Dasypoda hirtipes</i>	6	0.2		<i>Eucera nigrescens</i>	1	0.4	
<i>Eucera nigrescens</i>	6	0.2		<i>Halictus simplex</i>	1	0.4	
<i>Lasioglossum griseolum</i>	6	0.2		<i>Heriades crenulata</i>	1	0.4	
<i>Nomada sp.</i>	5	0.2		<i>Hylaeus dilatatus</i>	1	0.4	
<i>Andrena nigroaenea</i>	4	0.2		<i>Hylaeus variegatus</i>	1	0.4	
<i>Andrena suerinensis</i>	4	0.2		<i>Lasioglossum calceatum</i>	1	0.4	
<i>Bombus vestalis</i>	4	0.2		<i>Lasioglossum griseolum</i>	1	0.4	
<i>Lasioglossum politum</i>	4	0.2		<i>Lasioglossum laticeps</i>	1	0.4	
<i>Andrena bimaculata</i>	3	0.1		<i>Lasioglossum lativentre</i>	1	0.4	
<i>Bombus ruderarius</i>	3	0.1		<i>Lasioglossum sexnotatum</i>	1	0.4	
<i>Lasioglossum calceatum</i>	3	0.1		<i>Lasioglossum xanthopus</i>	1	0.4	
<i>Lasioglossum discum</i>	3	0.1		<i>Lasioglossum zonulum</i>	1	0.4	
<i>Lasioglossum pauperatum</i>	3	0.1		<i>Megachile pilidens</i>	1	0.4	
<i>Lasioglossum xanthopus</i>	3	0.1		<i>Nomada sp.</i>	1	0.4	
<i>Lasioglossum zonulum</i>	3	0.1		<i>Osmia bicornis</i>	1	0.4	
<i>Anthidium oblongatum</i>	2	0.1		<i>Osmia niveata</i>	1	0.4	
<i>Colletes cunicularius</i>	2	0.1		<i>Sphecodes reticulatus</i>	1	0.4	
<i>Colletes daviesanus</i>	2	0.1		<i>Systropha curvicornis</i>	1	0.4	
<i>Eucera clypeata</i>	2	0.1					
<i>Hylaeus dilatatus</i>	2	0.1					
<i>Lasioglossum laticeps</i>	2	0.1					
<i>Osmia caerulescens</i>	2	0.1					
<i>Andrena agilissima</i>	1	0.03					
<i>Andrena alfkenella</i>	1	0.03					
<i>Andrena bicolor</i>	1	0.03					
<i>Andrena fulva</i>	1	0.03					
<i>Andrena fulvata</i>	1	0.03					
<i>Andrena pilipes</i>	1	0.03					
<i>Andrena scotica</i>	1	0.03					
<i>Andrena strohmeilla</i>	1	0.03					
<i>Andrena tenuistriata</i>	1	0.03					
<i>Anthophora quadrimaculata</i>	1	0.03					
<i>Anthidiellum strigatum</i>	1	0.03					
<i>Bombus campestris</i>	1	0.03					
<i>Bombus humilis</i>	1	0.03					
<i>Ceratina chalybea</i>	1	0.03					
<i>Ceratina cucurbitina</i>	1	0.03					
<i>Ceratina cyanea</i>	1	0.03					
<i>Dasypoda morawitzi</i>	1	0.03					

<u>Strip</u>				<u>Margin</u>			
Species	ab	%		Species	ab	%	
<i>Eucera chrysopyga</i>	1	0.03					
<i>Halictus tumulorum</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum buccale</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum costulatum</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum lativentre</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum marginatum</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum medinai</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum morio</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum pygmaeum</i>	1	0.03					
<i>Lasioglossum sexnotatum</i>	1	0.03					
<i>Macropis fulvipes</i>	1	0.03					
<i>Megachile willughbiella</i>	1	0.03					
<i>Melecta albifrons</i>	1	0.03					
<i>Melitta leporina</i>	1	0.03					
<i>Nomada fulvicornis</i>	1	0.03					
<i>Osmia bicolor</i>	1	0.03					
<i>Osmia brevicornis</i>	1	0.03					
<i>Xylocopa iris</i>	1	0.03					

Appendix F: List of wild bee species, their status on the European Red List, and their species-level indices in the global plant-pollinator network

List of collected wild bees species and code names, with their total abundance (ab), species-level indices related to the global network (number of effective partners, species strength and the index of specialisation d'), and their status on the European Red List of bees: Data Deficient (DD), Least Concern (LC), Near Threatened (NT, in grey boxes), Nieto et al., (2014). Orange boxes highlight the most specialised species in the global network (high d' value).

Species names	Code name	ab	%	Effective Partners	Species Strength	d'	Red List
<i>Andrena agilissima</i> (Scopoli, 1770)	And_agilissima	1	0,03	1,00	0,00	0,10	DD
<i>Andrena albobfasciata</i> Thomson, 1870	And_albobfasciata	23	0,79	4,40	1,99	0,37	NT
<i>Andrena alfenella</i> Perkins, 1914	And_alfenella	1	0,03	1,00	0,08	0,63	DD
<i>Andrena bicolor</i> Fabricius, 1775	And_bicolor	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Andrena bimaculata</i> (Kirby, 1802)	And_bimaculata	3	0,10	1,00	0,01	0,18	DD
<i>Andrena chrysoseles</i> (Kirby, 1802)	And_chrysoseles	7	0,24	1,00	0,01	0,22	DD
<i>Andrena cineraria</i> (Linnaeus, 1758)	And_cineraria	17	0,58	1,00	0,03	0,27	LC
<i>Andrena distinguenda</i> Schenck, 1871	And_distinguenda	35	1,20	1,00	0,07	0,33	DD
<i>Andrena dorsata</i> (Kirby, 1802)	And_dorsata	30	1,03	1,28	0,24	0,32	DD
<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	And_flavipes	18 4	6,30	2,65	0,94	0,08	LC
<i>Andrena fulva</i> (Müller, 1766)	And_fulva	1	0,03	1,00	0,00	0,10	DD
<i>Andrena fulvago</i> (Christ, 1791)	And_fulvago	2	0,07	1,00	0,02	0,40	DD
<i>Andrena fulvata</i> Stoeckhert, 1930	And_fulvata	2	0,07	2,00	0,10	0,35	DD
<i>Andrena gravida</i> Imhoff, 1832	And_gravida	6	0,21	2,75	0,10	0,10	DD
<i>Andrena haemorrhoa</i> (Fabricius, 1781)	And_haemorrhoa	25	0,86	1,44	0,32	0,32	LC
<i>Andrena humilis</i> Imhoff, 1832	And_humilis	1	0,03	1,00	0,08	0,64	DD
<i>Andrena labialis</i> (Kirby, 1802)	And_labialis	17	0,58	4,25	0,96	0,56	DD
<i>Andrena labiata</i> Fabricius, 1781	And_labiata	1	0,03	1,00	0,10	0,67	DD
<i>Andrena lagopus</i> Latreille, 1809	And_lagopus	11 2	3,83	1,38	1,09	0,47	LC

Species names	Code name	ab	%	Effective Partners	Species Strength	d'	Red List
<i>Andrena minutula</i> (Kirby, 1802)	And_minutula	42	1,44	2,44	1,85	0,32	DD
<i>Andrena nigroaenea</i> (Kirby, 1802)	And_nigroaenea	6	0,21	2,38	0,36	0,27	LC
<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)	And_nitida	8	0,27	1,00	0,02	0,23	LC
<i>Andrena niveata</i> Friese, 1887	And_niveata	30	1,03	1,48	0,06	0,20	DD
<i>Andrena pandellei</i> Pérez, 1895	And_pandellei	1	0,03	1,00	0,25	0,80	LC
<i>Andrena pilipes</i> Fabricius 1781	And_pilipes	2	0,07	2,00	0,02	0,17	LC
<i>Andrena propinqua</i> Schenck 1853	And_propinqua	51	1,75	1,30	0,20	0,30	DD
<i>Andrena scotica</i> Perkins, 1916	And_scotica	1	0,03	1,00	0,00	0,10	DD
<i>Andrena strohella</i> Stoeckert, 1928	And_strohella	1	0,03	1,00	0,00	0,10	LC
<i>Andrena suerinensis</i> Friese, 1884	And_suerinensis	4	0,14	1,75	0,01	0,06	DD
<i>Andrena tenuistriata</i> Pérez, 1895	And_tenuistriata	1	0,03	1,00	0,00	0,10	LC
<i>Andrena wilkella</i> (Kirby, 1802)	And_wilkella	7	0,24	1,51	0,04	0,31	DD
<i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	Anth_plumipes	24	0,82	2,36	0,46	0,23	LC
<i>Anthophora quadrimaculata</i> (Panzer, 1806)	Anth_quadrimaculata	1	0,03	1,00	0,00	0,00	DD
<i>Anthidiellum strigatum</i> (Panzer, 1805)	Anthidiellum.strigatum	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Anthidium oblongatum</i> (Illiger, 1806)	Anthidium.oblongatum	4	0,14	2,83	2,07	0,89	LC
<i>Bombus campestris</i> (Panzer, 1801)	B_campestris	1	34,05	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Bombus terrestris</i> group	B_groupeterrestris	51 9	0,03	1,74	2,71	0,33	LC
<i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	B_hortorum	13	17,76	2,36	0,12	0,24	LC
<i>Bombus humilis</i> Illiger, 1806	B_humilis	1	0,44	1,00	0,01	0,27	LC
<i>Bombus lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	B_lapidarius	33	0,03	2,51	0,47	0,20	LC
<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	B_pascuorum	48	1,13	2,49	0,34	0,26	LC
<i>Bombus pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	B_pratorum	9	1,64	1,98	0,07	0,07	LC
<i>Bombus ruderarius</i> (Müller, 1776)	B_ruderarius	3	0,31	1,89	0,01	0,16	LC
<i>Bombus sylvarum</i> (Linnaeus, 1761)	B_sylvarum	7	0,10	1,00	0,05	0,43	LC
<i>Bombus vestalis</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	B_vestalis	5	0,24	1,65	0,07	0,13	LC

Species names	Code name	ab	%	Effective Partners	Species Strength	d'	Red List
<i>Ceratina chalybea</i> Chevrier, 1872	C_chalybea	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Ceratina cucurbitina</i> (Rossi 1792)	C_cucurbitina	1	0,03	1,00	0,01	0,27	LC
<i>Ceratina cyanea</i> (Kirby, 1802)	C_cyanea	2	0,07	2,00	0,07	0,27	LC
<i>Colletes cunicularius</i> (Linnaeus, 1761)	Col_cunicularius	2	0,07	2,00	0,00	0,00	LC
<i>Colletes daviesanus</i> Smith, 1846	Col_daviesanus	4	0,14	1,75	0,24	0,60	LC
<i>Dasypoda hirtipes</i> (Fabricius, 1793)	Da_hirtipes	6	0,21	1,00	0,06	0,50	LC
<i>Dasypoda morawitzi</i> Radchenko 2016	Da_morawitzi	1	0,03	1,00	0,01	0,33	-
<i>Eucera chrysopyga</i> Pérez, 1880	Eu_chrysopyga	1	0,03	1,00	0,01	0,27	LC
<i>Eucera clypeata</i> Erichson in Waltl, 1835	Eu_clypeata	2	0,07	2,00	0,01	0,09	LC
<i>Eucera nigrescens</i> Pérez, 1880	Eu_nigrescens	7	0,24	1,51	0,15	0,15	LC
<i>Eucera nigrifacies</i> Lepeletier, 1841	Eu_nigrifacies	2	0,07	1,00	0,50	0,89	LC
<i>Halictus simplex</i> group	Ha_groupesimplex	12 0	4,11	2,51	1,54	0,12	LC
<i>Halictus quadricinctus</i> (Fabricius, 1777)	Ha_quadricinctus	25	0,86	2,50	0,14	0,12	NT
<i>Halictus scabiosae</i> (Rossi, 1790)	Ha_scabiosae	39	1,33	3,12	1,11	0,15	LC
<i>Halictus simplex</i> Blüthgen, 1923	Ha_simplex	1	0,03	1,00	0,33	0,84	LC
<i>Halictus tumulorum</i> (Linnaeus,1758)	Ha_tumulorum	1	0,03	1,00	0,00	0,10	LC
<i>Heriades crenulata</i> Nylander, 1856	He_crenulata	1	0,03	1,00	0,50	0,90	LC
<i>Heriades truncorum</i> (Linnaeus,1758)	He_tumulorum	3	0,10	1,89	0,41	0,74	LC
<i>Hylaeus dilatatus</i> (Kirby,1802)	Hy_dilatatus	3	0,10	1,89	0,08	0,20	LC
<i>Hylaeus variegatus</i> (Fabricius, 1798)	Hy_variegatus	1	0,03	1,00	0,33	0,84	LC
<i>Lasioglossum buccale</i> (Pérez 1903)	L_buccale	1	0,03	1,00	0,00	0,00	DD
<i>Lasioglossum calceatum</i> (Scopoli 1763)	L_calceatum	4	0,14	2,83	0,50	0,18	LC
<i>Lasioglossum costulatum</i> (Kriechbaumer, 1873)	L_costulatum	1	0,03	1,00	0,00	0,00	NT
<i>Lasioglossum discum</i> (Smith, 1853)	L_discum	3	0,10	1,89	0,01	0,16	LC
<i>Lasioglossum griseolum</i> (Morawitz, 1872)	L_griseolum	7	0,24	3,17	1,03	0,20	LC
<i>Lasioglossum interruptum</i> (Panzer, 1798)	L_interruptum	26	0,89	1,31	0,03	0,09	LC
<i>Lasioglossum laticeps</i> (Schenck, 1868)	L_laticeps	3	0,10	1,89	0,02	0,19	LC

Species names	Code name	ab	%	Effective Partners	Species Strength	d'	Red List
<i>Lasioglossum lativentre</i> (Schenck, 1853)	L_lativentre	2	0,07	2,00	0,13	0,31	LC
<i>Lasioglossum leucozonium</i> (Schrank, 1781)	L_leucozonium	17	0,58	2,94	0,82	0,47	LC
<i>Lasioglossum lineare</i> (Schenck, 1870)	L_lineare	14	0,48	3,86	0,76	0,23	DD
<i>Lasioglossum malachurum</i> (Kirby, 1802)	L_malachurum	10 4	3,56	4,11	1,83	0,08	LC
<i>Lasioglossum marginatum</i> (Brullé, 1832)	L_marginatum	1	0,03	1,00	0,00	0,10	LC
<i>Lasioglossum medinai</i> (Vachal, 1895)	L_medinai	4	0,14	1,75	0,11	0,45	-
<i>Lasioglossum morio</i> (Fabricius, 1793)	L_morio	1	0,03	1,00	0,00	0,10	LC
<i>Lasioglossum pauperatum</i> (Brullé, 1832)	L_pauperatum	3	0,10	1,00	0,00	0,07	LC
<i>Lasioglossum pauxillum</i> (Schenck, 1853)	L_pauxillum	54	1,85	6,18	2,87	0,18	LC
<i>Lasioglossum politum</i> (Schenck, 1853)	L_politum	7	0,24	2,73	0,06	0,16	LC
<i>Lasioglossum pygmaeum</i> (Schenck, 1853)	L_pygmaeum	1	0,03	1,00	0,00	0,00	NT
<i>Lasioglossum sexnotatum</i> (Kirby 1802)	L_sexnotatum	2	0,07	1,00	0,04	0,50	NT
<i>Lasioglossum subhirtum</i> (Lepeletier, 1841)	L_subhirtum	20	0,68	2,43	0,10	0,09	LC
<i>Lasioglossum villosulum</i> (Kirby, 1802)	L_villosulum	49	1,68	2,13	1,01	0,68	LC
<i>Lasioglossum xanthopus</i> (Kirby, 1802)	L_xanthopus	4	0,14	2,83	0,09	0,11	NT
<i>Lasioglossum zonulum</i> (Smith, 1848)	L_zonulum	4	0,14	1,75	1,00	0,26	LC
<i>Macropis fulvipes</i> (Fabricius, 1804)	Ma_fulvipes	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Megachile pilidens</i> (Alfken, 1924)	Meg_pilidens	10	0,34	2,97	1,03	0,15	LC
<i>Megachile willughbiella</i> (Kirby, 1802)	Meg_willughbiella	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Melecta albifrons</i> (Forster, 1771)	Mele_albifrons	1	0,03	1,00	0,00	0,10	LC
<i>Melitta leporina</i> (Panzer, 1799)	Meli_leporina	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Nomada fulvicornis</i> Fabricius, 1793	N_fulvicornis	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Nomada sp.</i>	Nomada.sp	6	0,21	2,38	0,17	0,27	-
<i>Osmia bicolor</i> (Schrank, 1781)	O_bicolor	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Osmia bicornis</i> (Linnaeus, 1758)	O_bicornis	9	0,31	2,34	0,15	0,07	LC
<i>Osmia brevicornis</i> (Fabricius, 1798)	O_brevicornis	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC

Species names	Code name	ab	%	Effective Partners	Species Strength	d'	Red List
<i>Osmia caerulescens</i> (Linnaeus, 1758)	O_caerulescens	4	0,14	2,83	0,36	0,39	LC
<i>Osmia niveata</i> (Fabricius, 1804)	O_niveata	1	0,03	1,00	0,01	0,33	LC
<i>Seladonia subaurata</i> (Rossi, 1792)	Sela_subaurata	25	0,86	7,40	1,83	0,32	LC
<i>Sphecodes reticulatus</i> Thomson, 1870	Sp_reticulatus	1	0,03	1,00	0,08	0,63	LC
<i>Systropha curvicornis</i> (Scopoli, 1770)	Sys_curvicornis	1	0,03	1,00	0,08	0,64	NT
<i>Xylocopa iris</i> (Christ, 1791)	X_iris	1	0,03	1,00	0,00	0,00	LC
<i>Xylocopa valga</i> Gerstäcker, 1872	X_valga	8	0,27	1,46	0,01	0,07	LC
<i>Xylocopa violacea</i> (Linnaeus, 1758)	X_violacea	7	0,24	1,82	0,02	0,08	LC

Title : Undestroyed winter cover crop strips in maize fields: effects on ground-dwelling arthropods, predation by generalist predators, and pollinators

Keywords : Agroecological practice, vegetation strip, natural biological control, natural enemies, carabid communities, plant-pollinator networks

Abstract :

The intensification of agriculture with intensive use of inputs, simplification of the landscape, and reduction of semi-natural habitats, is known to contribute to the decline of arthropods. However, arthropods provide essential ecosystem functions and services in agroecosystems and for agricultural activities such as natural regulation of pests and weeds, and pollination. Increasing plant diversity in cultivated fields through the implementation of agroecological practices and infrastructures is a promising approach to promote the presence of arthropods and their associated ecosystem services. The overall objective of the thesis project was to design and experiment an innovative agroecological practice in maize cropping systems, which is easy to insert into existing cropping systems, and which provides an undisturbed habitat for ground-dwelling arthropods and supplementary floral resources for pollinators. The idea of the proposed practice was to capitalize on an already well known practice, the implementation of winter cover crops, by keeping a strip of a winter cover crop in the middle of the field during the whole maize cultivation period. Therefore, two research objectives were defined: i) to measure the impact of the practice on activity-density and diversity of ground-dwelling arthropods, on their dispersion in the cultivated area (spillover), and on the potential pest regulation in the adjacent cultivated area, and ii) to measure the interest of the practice for the conservation of wild pollinators in intensively cultivated landscapes.

Field experiments took place on 12 commercial fields of volunteer farmers in 2019 and 2020, in order to take into account the technical and regulatory constraints of farmers in a conventional arable cropping system. Different species groups were surveyed: communities of ground-dwelling arthropods (carabids, spiders, staphylinids and harvestmen), slugs (the main maize pest in the study area), and pollinating insects (bees and hoverflies). Spatio-temporal dynamics of the different natural enemy groups were analysed, predation rates measured with sentinel prey, and the composition of carabid and wild bee communities investigated. Results show that the undestroyed cover crop strips constitute reservoirs of biodiversity, in particular for carabids, spiders, and bees. In the cropped area, no clear effect of the distance from the strip was detected for the different groups of ground-dwelling arthropods, thus no indication of a potential spillover of arthropods into the crop. However, two main carabid species (*Poecilus cupreus* and *Pterostichus melanarius*) were more abundant in the vicinity of the strip (10 meters), but not inside the strip, indicating a potential phenomenon of aggregation of these species towards the strip. Predation rates were higher in the strip and seemed to decrease with increasing distance from the strip into the cropped area. Moreover, carabid and bee communities showed to be different from one habitat to another, as well as the distribution of their ecological traits. Thus, the strips can provide complementary habitat and resources for natural enemies and pollinators. Finally, the spontaneous plants of field margins appeared to be essential for oligolectic and less common bees.

The results of this thesis show that the conservation of a cover crop strip in the middle of cropped fields can be an effective practice for the conservation of beneficial arthropods in agricultural landscapes, but can also enhance ecosystem services such as pest regulation. Additionally, the results highlight the importance of preserving or even extending perennial semi-natural habitats such as field margins to contribute to biodiversity conservation in arable cropping systems and landscapes.

Titre : Bandes de couvert d'interculture conservées en culture de maïs : effets sur les arthropodes rampants, la prédation par les prédateurs généralistes, et les pollinisateurs

Mots-clés : Pratique agroécologique, bande de végétation, lutte biologique par conservation, prédateurs généralistes, communautés de carabes, réseaux plantes-pollinisateurs

Résumé :

L'intensification de l'agriculture, avec l'utilisation massive d'intrants, la simplification du paysage et la réduction des habitats semi-naturels, est identifiée comme un facteur important du déclin des arthropodes. Or, les arthropodes fournissent des fonctions et des services écosystémiques essentiels dans les agroécosystèmes et pour les activités agricoles, comme la régulation naturelle des ravageurs et des adventices ou la pollinisation. Augmenter la diversité végétale dans les parcelles cultivées, grâce aux pratiques et infrastructures agroécologiques, est une approche prometteuse pour favoriser la présence d'arthropodes et les services écosystémiques qu'ils fournissent. L'enjeu de cette thèse était de concevoir et d'expérimenter une pratique agroécologique innovante en culture de maïs, qui soit facile à insérer dans les systèmes de cultures existants, et qui fournisse un habitat peu perturbé pour les arthropodes rampants ainsi que des ressources florales supplémentaires pour les pollinisateurs. L'idée de la pratique proposée est de valoriser les couverts d'interculture en conservant une bande du couvert non détruite au milieu de la parcelle, et ce tout au long de la culture du maïs. Ainsi, les deux objectifs principaux du travail de thèse étaient : i) de mesurer l'impact de la pratique sur les arthropodes épigés, sur leur dispersion (spillover) dans la zone cultivée, et sur le potentiel service de régulation des ravageurs dans la culture, et ii) de mesurer l'intérêt de la pratique pour la conservation des pollinisateurs sauvages dans les milieux intensivement cultivés.

Des expérimentations ont été mises en places sur 12 parcelles d'agriculteurs volontaires en 2019 et en 2020, afin de prendre en compte les contraintes techniques et réglementaires des agriculteurs en système de grandes cultures conventionnel. Nous avons suivi les communautés d'arthropodes rampants (carabes, araignées, staphylins et opilions), les limaces (le ravageur principal du maïs dans la zone d'étude), et les insectes pollinisateurs (abeilles et syrphes). Nous avons analysé les dynamiques spatio-temporelles de ces différents groupes, ainsi que des taux de prédation sur les proies sentinelles, et de la composition des communautés de carabes et d'abeilles sauvages.

Les résultats montrent que les bandes de couvert conservées constituent des réservoirs de biodiversité, en particulier pour les carabes, les araignées et les abeilles. Dans la zone cultivée en maïs, aucun effet de la distance à la bande indiquant un potentiel spillover des arthropodes dans la culture n'a été détecté pour les différents groupes d'arthropodes rampants. Cependant, deux des espèces de carabes majoritaires (*Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius*) étaient plus abondantes dans la culture à proximité de la bande (10 mètres) que dans la bande, indiquant un potentiel phénomène d'agrégation de ces espèces vers la bande. Les taux de prédation, quant à eux, étaient plus élevés dans la bande et semblaient diminuer à mesure de l'éloignement de la bande. Les analyses montrent que les communautés de carabes et d'abeilles sont différentes d'un habitat à l'autre, ainsi que la distribution de leurs traits écologiques. De fait, les résultats indiquent que les bandes fournissent un habitat et des ressources complémentaires aux cultures et aux bordures de champs. Enfin, les plantes à fleur spontanées se sont révélées essentielles pour les abeilles oligolectiques et moins communes.

La conservation d'une bande de couvert d'interculture au centre des parcelles peut donc être une pratique efficace pour la préservation de la biodiversité dans les paysages agricoles, mais aussi pour augmenter le potentiel service de régulation des ravageurs au sein des cultures. De manière plus générale, les résultats mettent en avant l'importance de préserver voire d'étendre les habitats semi-naturels pérennes tels que les bordures de champs.