



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie - Agro - Santé

présentée par

Diab AL HASSAN

préparée à l'unité de recherche (UMR 6553 ECOBIO)
Écosystèmes, Biodiversité, Évolution
UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

**Rôle du paysage sur la
répartition et
l'abondance des
pucerons et de leurs
prédateurs carabiques**

**Thèse soutenue à Rennes
le 18 décembre 2012**

devant le jury composé de :

Joan VAN BAAREN

PR Université de Rennes1 / *examineur*

Sandrine PETIT

DR INRA UMR BGA Dijon / *rapporteur*

Jean-Pierre SARTHOU

MC ENSA Toulouse / *rapporteur*

Mickaël HENRY

CR INRA UMR 406 Avignon/ *examineur*

Alain BUTET

CR CNRS / *directeur de thèse*

Françoise BUREL

DR CNRS / *co-directeur de thèse*

REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d'abord remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail: Sandrine Petit, Jean-Pierre Sarthou, Mickaël Henry et Joan van Baaren.

Je remercie très sincèrement Alain Butet et Françoise Burel, pour m'avoir accueillie dans leur laboratoire. Leur encadrement scientifique et leur soutien moral n'ont eu d'égal, durant ces quatre années, que leur disponibilité et leur gentillesse. J'ai beaucoup appris à vos côtés.

Je tiens à remercier Manuel Plantegenest et Pavel Kindlmann, pour leurs précieux conseils en statistiques et leurs connaissances scientifiques sans lesquels je n'aurais pu réaliser ce travail.

Je remercie également les membres de mon comité de thèse qui m'ont apporté une aide précieuse par leur remarques et suggestions : Stéphanie Aviron et Catherine Grimaldi (qui a acceptée de me tutrice).

Je tiens également à remercier tout particulièrement, Jean Sébastien Pierre pour sa gentillesse, sa sympathie et son intérêt concernant mes études.

Merci à l'ensemble des stagiaires qui se sont investis dans cette thèse. Ce fut une chance et un plaisir de travailler avec chacun d'entre vous: Ewen Georgelin, Noémie Guillaud, Jessica Thevenot, Jean-Baptiste Després, Alice Meyer, Marie Rimbault, Brendan Leclerc.

Ewen, un énorme merci à toi pour ton aide, tes conseils et la disponibilité que tu m'as donnée. Pour nos journées terrains qui étaient très intéressantes. Je te souhaite une bonne continuation dans la suite de ta thèse.

Noémie, avec qui j'ai passé des moments agréables surtout sur le terrain, une de mes meilleures amies.

Merci aux membres de l'équipe Ecologie du Paysage: Yannick Delettre, Aude Ernoult, Françoise Le Moal, Cendrine Mony, Yann Rantier, Agnès Schermann, Assu Gil-tena. Merci Yannick pour votre aide et vos conseils lors de la réalisation des mes analyses statistiques. Merci Yann, Olivier Jambon et Françoise pour leurs disponibilités, leurs aides et leurs enthousiasmes qui nous ont motivés lorsque la fatigue se faisait ressentir. Merci Aude et Cendrine pour vos encouragements dans la bonne humeur !

Merci à Sandra Rigaud, Tifenn Donguy et Isabelle Picouays pour leurs simplicités, leurs gentillesse et leurs encouragements.

Un grand merci à Stefaniya Kamenova pour son aide, sa patience, ses encouragements, sa gentillesse et sa sympathie. Je te souhaite bonne chance pour la suite de ta thèse.

Merci à Anne-Kristel et Lisa Favre, j'aimais discuter avec vous pendant que je faisais le mémoire.

Merci aux agriculteurs du Site Atelier de Pleine-Fougères pour leur accueil chaleureux et leur aide.

Un très grand merci à ma famille en Syrie sans qui tout ceci n'aurait été possible : mes parents qui ont toujours été présents pour moi quelques soient les difficultés.

Merci à ma femme et ma petite fille, sans l'attention de qui cette thèse n'aurait jamais vu le jour.

Enfin, je remercie le Ministère de l'Enseignement Supérieur syrien pour avoir mis à ma disposition un financement pour la réalisation de ces travaux de Doctorat.

Sommaire:

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| I. INTRODUCTION GÉNÉRALE | 1 |
| 1. L'évolution de l'agriculture | 4 |
| 2. Simplification des paysages et services écosystémiques | 5 |
| 3. Les pucerons et leurs ennemis naturels comme modèles pour évaluer la suppressivité du paysage | 6 |
| 4. L'effet du paysage sur les ravageurs agricoles et leurs ennemis naturels | 7 |
| 4.1. Évaluation globale de l'effet du paysage sur les ravageurs agricoles | 7 |
| 4.2. Impact de la structure du paysage sur les populations des ravageurs et les ennemis naturels | 9 |
| 4.3. Effet de la structure du paysage sur les mouvements des ravageurs et des ennemis naturels | 11 |
| 4.4. Effets indirects du paysage sur les ennemis des cultures | 12 |
| 5. Les bandes enherbées : nouvel élément paysager aux multiples intérêts | 15 |
| 5.1. Dispositif de réglementation des bandes enherbées | 15 |
| 5.2. Les Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales | 16 |
| 5.3. De futurs dispositifs issus du grenelle de l'environnement | 18 |
| 5.4. Rôle de conservation de la faune sauvage et de la flore | 18 |
| II. MATERIEL ET METHODES | 19 |
| 1. Les modèles biologiques | 19 |
| 1.1. Les pucerons | 19 |
| 1.1.1. Les espèces étudiées: Pucerons des céréales | 19 |
| 1.1.2. Cycles de vie et polymorphisme de reproduction | 20 |
| 1.1.3. Polyphénisme de dispersion | 22 |
| 1.1.4. Les mouvements des pucerons | 23 |
| 1.1.4.1. Mouvement entre les plantes | 23 |
| 1.1.4.2. Mouvement entre les habitats | 23 |
| 1.1.4.3. Mouvement régionaux | 24 |
| 1.1.4.4. Les pucerons et la disponibilité des ressources dans l'agro.écosystème | 24 |
| 1.2. Les carabes | 25 |
| 1.2.1. Description générale | 25 |
| 1.2.2. Alimentation et rôle d'auxiliaire des cultures | 26 |
| 1.2.3. Cycle de vie | 26 |
| 2. Sites d'étude | 28 |

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 2.1. La zone.atelier Armorique de Pleine.Fougères | 28 |
| 2.1.1. Climatologie générale | 30 |
| 2.1.2. Topographie, géologie et type de sol | 30 |
| 2.2. Comparaison des deux sites d'étude | 31 |
| 2.3. Sélection et description environnementale des parcelles d'échantillonnage dans les deux sites d'étude | 32 |
| 3. Méthodes d'échantillonnage | 38 |
| 3.1. Echantillonnage des pucerons | 38 |
| 3.2. Echantillonnage des carabes | 39 |
| 4. Méthodes statistiques utilisées | 40 |
| III. Organisation du manuscrit et problématiques abordées | 42 |
| | |
| Chapitre I : Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de leurs prédateurs carabes dans les champs de blé | 47 |
| I. Introduction | 50 |
| II. Materials and methods | 52 |
| II.1. Study site | 52 |
| II.2. Monitoring | 53 |
| II.3. Statistical Analysis | 54 |
| III. Results | 55 |
| III.1. Aphid abundance | 55 |
| III.2. Spatial autocorrelation of residuals from model predictions in aphid numbers | 58 |
| III.3. Carabid abundance | 58 |
| III.4. Spatial autocorrelation of residuals from model predictions in carabid numbers | 60 |
| III.5. Numbers of aphids and carabids in the two landscapes | 60 |
| IV. Discussion | 62 |
| IV.1. Fine.grain vs. coarse grain landscapes | 62 |
| IV.2. Aphid distribution within a field | 63 |
| IV.3. Carabid distribution within a field | 64 |
| IV.4. Effect of grassy strips | 64 |
| V. Conclusion | 65 |
| Annexes de chapitre I | 67 |

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Chapitre II : Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de leurs prédateurs carabes dans les champs de maïs. | 71 |
| I. INTRODUCTION GÉNÉRALE DU CHAPITRE | 71 |
| II. Matériels et méthodes | 73 |
| II.1. Le site d'étude : la zone atelier Armorique | 73 |
| II.2. Echantillonnage des pucerons et des carabes | 74 |
| II.3. Analyse statistique | 75 |
| III. RESULTATS | 76 |
| III.1. Abondance des pucerons | 76 |
| III.2. Autocorrélation spatiale des résidus de prédictions du modèle d'abondance des pucerons | 79 |
| III.3. Abondance des carabes | 79 |
| III.4. Autocorrélation spatiale des résidus de prédictions du modèle d'abondance de carabes | 80 |
| III.5. Nombre de pucerons et carabes dans les deux types de paysage | 80 |
| IV. DISCUSSION | 83 |
| IV.1. Influence de l'ouverture du paysage sur l'abondance des pucerons | 83 |
| IV.2. Distribution de pucerons dans les parcelles de maïs | 86 |
| IV.3. Distribution de carabes au sein des parcelles de maïs | 87 |
| IV.4. Effet des bandes enherbées | 88 |
| V. CONCLUSION | 89 |
| Annexe de chapitre II | 90 |
| | |
| Chapitre III : L'effet de la composition du paysage sur l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels dans les champs cultivés. | 94 |
| I. Introduction | 96 |
| II. Materials and methods | 98 |
| II.1. Study site | 98 |
| II.2. Monitoring | 99 |
| II.3. Characterization of the landscape | 100 |
| II.4. Statistical Analysis | 100 |
| III .Results | 101 |
| III.1. The influence of landscape context on abundance of aphids in wheat fields | 102 |
| III.2. The influence of landscape context on total abundance and species richness of carabids in wheat fields | 104 |

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| III.3. The influence of landscape context on abundance of aphids in maize fields | 106 |
| III.4. The influence of landscape context on total abundance and species richness of carabids in maize fields | 108 |
| IV. Discussion | 110 |
| IV.1. Influence of landscape context on abundance of aphids | 110 |
| IV.2. Influence of landscape context on abundance of carabids and species richness | 110 |
| IV.3. Effect of the proportion of grassy strips on abundance of aphids and carabids | 111 |
| V. Conclusion | 112 |
| Annexes de chapitre III | 113 |
| | |
| Chapitre IV : L'influence de différentes structures paysagères sur la répartition de la communauté de carabes dans un paysage agricole | 117 |
| I. INTRODUCTION | 117 |
| II. Le site d'étude : la zone atelier de la zone atelier d'Armorique | 120 |
| II.1. Dispositif expérimentale : le piégeage | 120 |
| II.1.1. Choix des parcelles | 120 |
| II.1.2. Echantillonnage des carabes | 121 |
| II.2. Données cartographiques | 121 |
| II.3. Traitement des données | 122 |
| II.3.1. Influence de l'ouverture du paysage sur la communauté des carabes | 122 |
| II.3.2. Etude de l'influence des bandes enherbées sur la communauté des carabes exploitant les parcelles cultivées | 123 |
| II.3.3. Influence de la distance à la bordure de la parcelle sur la richesse spécifique des carabes dans les parcelles cultivées | 123 |
| II.3.4. Relation entre variables paysagères et composition spécifique de la communauté des carabes dans les parcelles cultivées | 124 |
| III. RESULTATS | 124 |
| III.1. Etude à l'échelle des sites d'étude | 126 |
| III.1.1. Comparaison de l'occupation du sol des sites d'étude | 126 |
| III.1.2. Rôle de l'ouverture du paysage sur la structure de la communauté des carabes | 126 |
| III.2. Rôle de la présence des bandes enherbées sur la communauté des carabes dans les parcelles cultivées | 129 |
| III.3. Influence de la distance à la bordure de la parcelle sur la richesse spécifique des carabes par point d'échantillonnage dans les parcelles de blé et celles de maïs | 132 |
| III.4. Relation entre variables paysagères et composition spécifique de la | 133 |

communauté des carabes dans les parcelles cultivées

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| IV .DISCUSSION | 139 |
| IV.1. Influence de l'ouverture du paysage sur la communauté des carabes | 139 |
| IV.2. Influence de la présence de la bande enherbée sur la communauté des carabes | 140 |
| IV.3. Influence de la distance à la bordure de la parcelle sur la richesse spécifique des carabes | 141 |
| IV.4. La composition paysagère des sites | 142 |
| IV.5. Relation entre variables paysagères et composition spécifique de la communauté de carabes | 142 |
| Annexes de chapitre IV | 146 |
| | |
| CONCLUSION GÉNÉRALE | 149 |
| I. Facteurs déterminant la répartition des pucerons et de leurs prédateurs carabes | 151 |
| I.1. Influence de l'ouverture du paysage | 151 |
| I.2. Influence de la distance à la bordure de la parcelle | 152 |
| I.3. L'environnement local | 153 |
| II. Impacts des carabes auxiliaires de cultures sur les pucerons | 154 |
| III. Le rôle des bandes enherbées dans les paysages agricoles | 155 |
| IV. Perspectives en lutte intégrée contre les pucerons ravageurs de cultures | 156 |
| | |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 159 |

INTRODUCTION GÉNÉRALE ET PROBLEMATIQUE

I - INTRODUCTION GÉNÉRALE

A partir des années 1950, l'activité agricole a connu une intensification sans précédent en Europe et dans le monde qui conduit à une augmentation considérable de la production mais aussi à une simplification des paysages agricoles (Roschewitz *et al.*, 2005), à une forte diminution de la biodiversité patrimoniale (Krebs *et al.*, 1999; Tilman *et al.*, 2002) ainsi qu'à un affaiblissement des services éco-systémiques (Thies et Tschardtke, 1999). Cette réduction de biodiversité est en particulier imputable à la fragmentation du paysage, conséquence de cette simplification, qui induit une raréfaction ou une perte de certains habitats (Fahrig, 2003). Outre ces modifications, l'intensification agricole nuit également à la qualité des eaux et à la qualité esthétique du paysage (Gurr *et al.*, 2003).

Dans ce contexte et depuis plus de 50 ans, les ravageurs des cultures sont principalement régulés par l'application de pesticides sur les parcelles cultivées (Lewis *et al.*, 1997). Cependant, il a été démontré que le contrôle chimique des ravageurs avait des effets néfastes tant sur la santé humaine que sur l'environnement (Pimentel *et al.*, 1993; Lee *et al.*, 2004). Ce mode de contrôle agit donc négativement sur la conservation de la biodiversité (Letourneau et Golstein, 2001; Geiger *et al.*, 2010). De plus, il a été démontré que l'utilisation fréquente des pesticides engendrait un phénomène d'adaptation des ravageurs, qui développent des mécanismes de résistance aux produits phytosanitaires (McKenzie et Batterham, 1998; Gullino *et al.*, 2000). Les préoccupations actuelles, telles qu'elles ont été exprimées lors du Grenelle de l'Environnement, ou dans le cadre du plan Ecophyto 2018, visent au développement d'une agriculture écologique, saine, mais aussi la diminution de l'utilisation de ces pesticides. Il faut donc trouver des alternatives respectueuses de l'environnement, et de la conservation des ressources naturelles, mais qui n'affectent pas la rentabilité des exploitations agricoles (Estevez *et al.*, 2000).

Dans ce contexte, une ingénierie écologique basée sur les concepts de l'écologie du paysage connaît un fort développement ces dernières années. L'écologie du paysage est une discipline qui s'attache à étudier les relations spatiales et les interactions fonctionnelles entre les taches d'habitats et la mosaïque agricole (Selman, 1993). Elle peut donc s'attacher entre autre à établir les relations pouvant exister entre la structure du paysage et la distribution des espèces. La complexité du paysage a souvent été considérée comme un déterminant majeur de la répartition des espèces, notamment d'insectes (ravageurs et ennemis naturels), un paysage complexe assurant une meilleure régulation naturelle qu'un paysage simple (Bianchi *et al.*,

2006). Cette complexité peut s'exprimer en terme de composition mais également en terme de structure (Burel et Baudry, 1999).

La plupart des études concluent que mélanger certaines espèces de plantes avec l'hôte d'herbivores spécialistes permet de diminuer leur abondance comparé à des monocultures (Altieri, 1999). Andow (1991) sur la base d'une analyse de 209 études, traitant des effets de la diversité végétale dans les agro-écosystèmes sur les arthropodes phytophages, a montré que 52% des 287 espèces de ravageurs herbivores mentionnées sont moins abondantes dans des systèmes agricoles diversifiés (polycultures) que dans les monocultures contre seulement 15,3% des espèces ayant des densités plus élevées dans des polycultures. Ceci résulte de ce que les herbivores spécialistes ne disposent pas de taches où la ressource est concentrée et où les conditions physiques sont homogènes.

Dans ces études, les agro-écosystèmes étudiés sont des paysages modifiés et totalement structurés par l'homme et résultant des interactions de ses savoirs, ses pratiques et la diversité des ressources naturelles. L'agro-écosystème est l'unité de base permettant d'étudier les relations entre les humains, leur environnement et les services que les écosystèmes fournissent pour assurer leur subsistance. L'agro-écosystème est donc une association dynamique (Benton *et al.*, 2003). Son agencement engendre une hétérogénéité importante à l'échelle du paysage, qu'il est nécessaire de prendre en compte lors des études sur les populations de ravageurs (Ricci *et al.*, 2009).

Un insecte phytophage est considéré comme ravageur, quand son abondance est assez forte pour créer des dommages importants aux cultures et engendrer des pertes économiques (Peshin et Dhawan, 2009). Les pucerons, modèle biologique dans ce travail de thèse, comptent parmi les ravageurs les plus importants à l'échelle mondiale (van Emden et Harrington, 2007). Ils nuisent aux plantes cultivées selon deux mécanismes. Tout d'abord, les pucerons consomment la sève élaborée circulant dans le phloème des plantes et privent ainsi ces dernières de substances nutritives essentielles à leur développement (Giordanengo *et al.*, 2007; Fievet *et al.*, 2007). Les pucerons, sont également vecteurs de virus, induisant des perturbations physiologiques plus ou moins nocives au sein des plantes (Nault *et al.*, 1997; Dedryver, 2007). Ils possèdent également de grandes aptitudes à coloniser et à exploiter les paysages agricoles, avec un vol actif et passif pour les formes ailées et un mode marcheur pour les aptères, qui leur permettent de se disperser au sein du paysage (Feng *et al.*, 2007).

La complexité du paysage, liée à la proportion relative des habitats pouvant jouer le rôle de source ou de puits, a une influence sur les processus de colonisation des cultures par les pucerons (Elliott *et al.*, 2002). La composition du paysage peut donc agir sur la présence et l'abondance des pucerons (Ricci *et al.*, 2009). Cette complexité du paysage agit également sur la colonisation des cultures par le biais de sa structure (configuration spatiale de ces éléments), pouvant limiter ou faciliter les mouvements des organismes entre les différentes taches en fonction de leur capacités de dispersion (Fahrig et Merriam, 1994; Farhig *et al.*, 2011). Les pucerons sont également présents dans les habitats semi-naturels comme les bordures des champs, les bandes enherbées et les prairies. Ces habitats vont servir de refuges et de corridors pour les pucerons et leurs ennemis naturels (Corbit *et al.*, 1999; Pywell *et al.*, 2011). Les bandes enherbées sont des éléments non productifs qui visent à l'origine à améliorer la qualité de l'eau mais qui peuvent indirectement agir sur la diversité et l'abondance des ennemis naturels grâce à des mélanges de variétés végétales et un travail du sol réglementé (Nentwig *et al.*, 1998). Il a été montré qu'en bordure des parcelles de blé, elles avaient favorisé la prédation de ravageurs comme les pucerons par les carabes (Collins *et al.*, 2002). Du fait du caractère généraliste des carabes, elles sont susceptibles de jouer un rôle dans la régulation de ces ravageurs principalement en début de saison, lorsque les populations de ces carabes sont déjà bien installées et que les populations de pucerons sont en début d'expansion (Chiverton, 1986 dans Collins *et al.*, 2002).

Dans ce travail, nous nous concentrerons sur les pucerons (un groupe d'insectes ravageurs des cultures en Europe) et leurs principaux ennemis naturels comme les carabes, associés à la plupart des cultures économiquement importantes (blé, maïs). Ce travail vise à produire des connaissances générales sur l'écologie des pucerons ravageurs et de leurs ennemis naturels à l'échelle du paysage, et notamment sur le rôle des éléments semi-naturels qui sont des habitats-clés pour de nombreuses espèces d'insectes (Tscharntke *et al.*, 2005). Nous nous intéresserons à l'impact des caractéristiques du paysage (composition, hétérogénéité, fragmentation, connectivité) sur l'abondance des pucerons ravageurs et de leurs ennemis naturels dans les champs à diverses échelles de perception.

La principale force de cette thèse réside dans le fait que nous travaillons à plusieurs échelles spatiales et au niveau des communautés de ravageurs et de prédateurs. L'étude est effectuée à l'échelle du paysage dans une zone atelier de 13000ha. L'étude se concentre sur les espèces de pucerons des céréales (*Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* L. et

Rhopalosiphum padi Walk), ainsi que sur leurs ennemis naturels (carabes). L'étude tient compte de la composition globale du paysage à grande échelle ainsi que du rôle local des éléments semi-naturels (bordure du champ, haies, bandes enherbées, bois) dans le but d'évaluer le rôle potentiel de suppressivité du paysage, c'est-à-dire sa capacité à réguler les effets induits par ces ravageurs.

Cette thèse s'inscrit dans le projet ANR « Landscaphid » mis en oeuvre par l'INRA et ses partenaires, dont l'objectif est d'identifier à l'échelle du paysage les facteurs qui réduisent la fréquence et l'intensité des pullulations de ravageurs ou notamment en augmentant l'efficacité du contrôle biologique. La connaissance de ces éléments pourra ainsi contribuer au développement de systèmes de production agricole plus viables sur les plans économiques et écologiques, par le biais de propositions de gestion pertinente des habitats.

1. L'évolution de l'agriculture

La production agricole devrait doubler au cours des quatre ou cinq prochaines décennies en réponse à l'augmentation de la densité de population humaine et de la demande en viande (Tilman *et al.*, 2002). Les récents changements rapides des besoins internationaux de produits alimentaires non agricoles (biomasse énergie) peuvent encore exacerber cette demande. Pour atteindre cet objectif, l'amélioration de l'efficacité de la protection des cultures contre les ravageurs agricoles, les maladies et les mauvaises herbes devient nécessaire. En effet, les pertes potentielles des rendements des cultures à l'échelle mondiale dues aux ravageurs, aux maladies et aux mauvaises herbes sont estimées à 70% (Oerke et Dehne, 2004), tandis que les pertes réelles ne sont que d'environ 30%, en raison de l'efficacité des pratiques de protection des cultures. Ce succès relatif se fonde, pour une grande partie sur l'utilisation des produits phytosanitaires, qui ont augmenté annuellement de 4,4% durant les années 1990 (Oerke et Dehne, 2004). Toutefois, les stratégies de protection des cultures essentiellement basées sur les produits chimiques sont aujourd'hui largement remises en question. Dans ce contexte la protection des cultures reste un enjeu majeur (Oerke et Dehne, 2004). Jusqu'à maintenant elle a essentiellement reposé sur l'utilisation des pesticides synthétiques (Hashemi *et al.*, 2009). Pour explorer des alternatives à l'utilisation des pesticides pour la protection des cultures, il est essentiel de comprendre le fonctionnement des populations d'ennemis des cultures au sein des paysages agricoles afin de proposer des stratégies de contrôle intégrant la gestion durable des agro-écosystèmes. Ceci nécessite de

passer de l'échelle d'investigation du champ à celle du paysage agricole dans son entier (Plantegenest *et al.*, 2007). L'écologie du paysage fournit des outils pour gérer les agro-écosystèmes en termes de protection durable des cultures (Estevez *et al.*, 2000) et fournit des informations sur les processus écologiques qui s'opèrent à diverses échelles spatiales (Fabre *et al.*, 2005). Actuellement il est largement admis que le nouveau paradigme de l'agriculture doit réintégrer la production agricole dans son environnement afin d'être durable (Plantegenest *et al.*, 2007).

L'agriculture française, qui utilise annuellement 75000 tonnes de pesticides (5,4 kg d'ingrédients actifs par hectare de terres arables), est la 1ère consommatrice de l'Union européenne et la 3ème à l'échelle mondiale (Expertise Pesticides INRA-CEMAGREF, 2006). Après les inquiétudes exprimées au «Grenelle de l'Environnement» (2008) et le projet de réduction de 50% dans l'utilisation des pesticides de 2010 adoptée par le Parlement européen (24 octobre 2006), l'agriculture française sera inévitablement face à un devoir de réduction d'utilisation des pesticides et un changement radical dans les stratégies de protection des cultures. A cet égard, l'expertise ECOPHYTO coordonnée par l'INRA envisage différents scénarios impliquant, entre autres, des changements dans la gestion sur le terrain, une réduction du nombre de produits (environ 60% des produits phytosanitaires utilisés actuellement ne seront pas autorisés par la loi en 2010) et une réduction des doses maximales d'utilisation de pesticides par culture.

2. Simplification des paysages et services écosystémiques

L'intensification de l'agriculture associée à la politique agricole commune (PAC) a conduit à l'extinction de nombreuses espèces de la flore et de la faune européenne au cours des 40 dernières années, ainsi qu'à de profonds changements dans le fonctionnement des agroécosystèmes européens. Cette intensification s'est faite selon trois axes: la spécialisation des paysages agricoles qui se traduit par une diminution des prairies permanentes et des éléments semi-naturels du paysage, la transformation des zones les moins fertiles en friches et forêts, et une perte globale de la diversité des paysages, et l'augmentation de l'utilisation des intrants (herbicides, pesticides et engrais) par unité de surface (Stoate *et al.*, 2001). Ceci a conduit à (i) une dégradation de la qualité des habitats, l'homogénéisation des paysages agricoles et une diminution de la diversité et la biomasse totale des ressources utilisées par les herbivores (sauf certaines espèces de ravageurs sur les cultures) et par les espèces de prédateurs (Bianchi *et al.*, 2006) et (ii) des taux importants et similaires de disparition locale

d'espèces de groupes taxonomiques très différents dans les paysages agricoles européens (Henle *et al.*, 2008). Dans une large mesure, la perte d'espèces dans les paysages agricoles européens a été le résultat de changements dans la disponibilité des ressources et de la structure des réseaux trophiques induits par ces modifications des habitats. La simplification des paysages agricoles a non seulement affecté la diversité, mais aussi les services écosystémiques comme par exemple la lutte biologique contre les ravageurs agricoles (Thies et Tschamntke, 1999), qui est l'un des plus importants services rendus par la biodiversité (Weisser et Siemann, 2004). Cependant, il y a actuellement un manque d'études sur ces changements affectant les réseaux trophiques, la diversité, et les services écosystémiques au niveau européen. Comprendre comment la structure et l'organisation des paysages agricoles influencent la productivité de cultures au travers des processus de contrôle biologique des ravageurs (appelé ici «suppressivité du paysage agricole») apparaît désormais incontournable pour réintégrer la production agricole dans son environnement et répondre aux objectifs de développement durable.

3. Les pucerons et leurs ennemis naturels comme modèles pour évaluer la suppressivité du paysage

Les pucerons sont les principaux insectes ravageurs en milieu tempéré à l'échelle mondiale, causant des dégâts considérables sur l'ensemble des grandes cultures (van Emden et Harrington, 2007). Ils sont également présents dans les habitats semi-naturels comme les bordures des champs et les prairies. Cependant les pullulations de pucerons sont sporadiques dans le temps et dans l'espace, suggérant une limitation naturelle assez fréquente de leurs populations. Une lutte biologique efficace contre les pucerons par leurs ennemis naturels est économiquement intéressante pour les agriculteurs (Östman *et al.*, 2003). Les auxiliaires qui contribuent à la lutte biologique contre ces ravageurs dans les paysages européens sont principalement des prédateurs polyphages tels que les carabes, les syrphes, les araignées, les coccinelles, des parasitoïdes spécialisés et des agents pathogènes dont l'importance relative varie à travers l'Europe (Östman *et al.*, 2001a; Thies *et al.*, 2005). L'identification des facteurs du paysage capables de réduire la fréquence et l'intensité des pullulations de pucerons ou améliorant l'efficacité de leur contrôle naturel constitue aujourd'hui une question cruciale en matière d'ingénierie écologique.

4. L'effet du paysage sur les ravageurs agricoles et leurs ennemis naturels

4.1. Évaluation globale de l'effet du paysage sur les ravageurs agricoles

La structure du paysage, en particulier des paramètres de surface, d'isolement et d'hétérogénéité, influence la biodiversité (Ryskowski *et al.*, 1993; Jonsen and Fahrig, 1997; Thies *et al.*, 2003; Weibull *et al.*, 2000). La richesse et l'abondance d'insectes généralistes, sont plus grandes dans des paysages diversifiés en comparaison aux paysages simples. Les agroécosystèmes, en particulier en Europe, sont caractérisés par une très forte hétérogénéité spatiale et temporelle et peuvent offrir un large panel d'habitats putatifs aux populations de ravageurs (Vialatte *et al.*, 2006). De nombreux ravageurs ne sont pas limités à un hôte unique et peuvent exploiter des différentes espèces végétales dans les zones cultivées ou non cultivées. En effet, les ravageurs agricoles peuvent se spécialiser, en fonction de l'hétérogénéité et la stabilité du paysage, sur une plante hôte particulière ou exploiter successivement ou simultanément une large gamme d'hôtes (Kennedy et Storer, 2000). Compte-tenu du caractère fréquemment éphémère des zones cultivées, les ravageurs sont forcés de migrer vers d'autres plantes hôtes favorables (Vialatte *et al.*, 2006). En conséquence, ils ont des cycles complexes qui peuvent impliquer l'exploitation d'espèces de plantes différentes plus ou moins proches phylogénétiquement, dans les zones cultivées ou non cultivées (Norris et Kogan, 2005). Les marges non cultivées peuvent constituer une source permanente ou temporaire de migrants pour les ravageurs mais également pour leurs ennemis naturels (Thies *et al.*, 2003). De plus, les habitats non cultivés (haies, bois, prairies permanentes), sont temporellement plus stables, plus hétérogènes et peuvent constituer des zones refuges contre les perturbations, des sites d'hibernation et de sources de nourritures alternatives (Tschamntke *et al.*, 2007). Ils sont également des réservoirs potentiels de diversité génétique pour les ravageurs.

Les milieux agricoles représentent des paysages particuliers, par l'assemblage de milieux semi-naturels (parairie, bois, haies) et de parcelles cultivées (Vialatte *et al.*, 2006). Cet agencement engendre une hétérogénéité importante à l'échelle du paysage qu'il est nécessaire de prendre en compte lors de l'étude des populations (Ricci *et al.*, 2009). En effet, le paysage peut influencer les organismes vivants selon deux grands types de mécanismes (Ricci *et al.*, 2009). Dans un premier temps, la composition du paysage, correspondant à la proportion relative des différents types de taches, représente un ensemble de milieux sources et puits

pour les organismes. Cette composition va contrôler la présence et l'abondance des différentes espèces considérées (Ricci *et al.*, 2009). D'autre part, la structure du paysage, qui correspond alors à la configuration spatiale de ces éléments, va pouvoir limiter ou faciliter les mouvements des organismes entre les différents taches (Farhig *et al.*, 2011). Ainsi, plusieurs effets associés à cette configuration sont connus, tels que des effets barrières, corridors ou filtres, qui vont réguler la dispersion des organismes (Baguette et Van Dyck, 2007). Enfin, le paysage va influencer les organismes à différentes échelles en fonction de leurs traits de vie, en allant de l'échelle locale autour de la parcelle, à l'échelle régionale (Bianchi *et al.*, 2006). Ainsi, il est nécessaire, en lutte intégrée contre les ravageurs de cultures, de considérer le rôle du paysage et l'effet de la composition et de la structure de ce paysage sur l'abondance des ravageurs, à différentes échelles (Lewis *et al.*, 1997).

La présence de larges bordures de champs et de plantes pérennes à proximité des cultures favorise la survie et la reproduction des auxiliaires, et limite l'établissement des populations de ravageurs. Ainsi, Fry (1995) suggère que les bordures de champs constituent un réseau complexe de corridors reliant les cultures, améliorant la dispersion des ennemis naturels et stabilisant les populations de ravageurs. Un tel système de corridors peut également avoir des effets bénéfiques par son rôle de barrière à la dispersion des maladies et au mouvement des ravageurs.

Les pratiques culturales et la gestion des cultures ont un effet important sur les processus de dispersion. Le choix des successions culturales est un facteur important puisque les ravageurs se développent selon la culture présente. La modification du calendrier des cultures peut également réduire la sensibilité des cultures aux ravageurs. Ainsi, il est déconseillé de laisser les repousses de céréales avant les semis d'automne. Un semis tardif à l'automne, postérieur à la période de vols des pucerons, permet également de réduire les risques de JNO (Fabre *et al.*, 2003, 2005). Des pratiques culturales ont été mises en place afin de minimiser les effets négatifs des ravageurs dont le plus répandu est la rotation spatiale et temporelle des cultures, les polycultures ou le mélange de variétés de différentes sensibilités (Jeger, 1999). Ce aspect est illustré chez *Magnaporthe grisea* (un champignon pathogène du riz) dont la propagation a été significativement limitée dans une culture mélangée de deux variétés de riz de sensibilité différente (Zhu *et al.*, 2000).

4.2. Impact de la structure du paysage sur les populations des ravageurs et les ennemis naturels

L'hétérogénéité spatiale du paysage et la proportion d'habitats semi-naturels adjacents aux parcelles cultivées semblent être des facteurs déterminants pour l'abondance et la diversité d'insectes dans les parcelles cultivées (Le Ralec *et al.*, 2010; Sarthou, 1996; Thies et Tschardt, 1999; Thies *et al.* 2003). Ils peuvent offrir des sites d'hivernation, des sources d'hôtes alternatifs et des ressources alimentaires complémentaires (Landis *et al.*, 2000; Werling et Gratton, 2010). Les liens entre contrôle biologique et ennemis naturels d'une part, et entre ennemis naturels et habitats semi-naturels sont relativement bien établis (Bianchi *et al.*, 2006). Cependant le fonctionnement et la combinaison de ces processus à l'échelle du paysage restent mal connus (Bianchi *et al.*, 2006). Plusieurs études suggèrent que pour être efficace, le contrôle biologique doit être géré à l'échelle du paysage (Letourneau, 1998; Tschardt *et al.*, 2005).

A l'échelle du paysage, il existe des facteurs qui permettraient de limiter les pullulations des ravageurs directement ou en favorisant la régulation par leurs ennemis naturels et de déterminer à quelle échelle ils interviennent. En effet, les stratégies de gestion des ravageurs à l'échelle du paysage nécessitent des connaissances sur les facteurs pertinents à manipuler (Fahrig *et al.*, 2011). Le paysage peut être influent par sa composition mais également par sa structure.

Etablir les relations pouvant exister entre la structure du paysage et la distribution des espèces est une question essentielle en écologie du paysage. L'identification des paramètres influençant les répartitions et les dynamiques des populations est depuis plusieurs années au cœur des recherches menées dans ce domaine (Merriam, 1986; Delattre *et al.*, 1996; Millán de la Peña *et al.*, 2003). La complexité du paysage a souvent été considérée comme un déterminant majeur de la répartition des espèces, notamment d'insectes. Cette complexité peut s'exprimer en termes de composition (proportion de sites cultivés et des habitats semi-naturels) mais également en termes d'organisation des cultures dans l'espace (répartition des parcelles de mêmes types de cultures (agrégation ou isolement) (Burel et Baudry, 1999). Thies *et al.* (2003; 2005), par une étude des pucerons et de leurs parasitoïdes au sein de parcelles de colza, ont mis en évidence que la complexité du paysage (présence de prairies, haies et bois) favorise l'abondance de pucerons mais aussi celle de leurs parasitoïdes, entraînant un meilleur contrôle des populations de pucerons et une baisse des dommages

occasionnés. De plus, les auteurs ont montré que les pucerons et les parasitoïdes ne sont pas sensibles à la même échelle d'étude. Le paysage explique en effet la présence de parasitoïdes pour de petites échelles alors que les pucerons semblent très peu influencés par l'échelle d'étude. Ceci est mis en relation avec les distances de dispersion importante de ces derniers (Loxdale *et al.*, 1993; Simon et Hebert, 1995; Llewellyn *et al.*, 2003). Roschewitz *et al.* (2005) ainsi que Rand et Tscharrntke (2007) montrent qu'un paysage complexe (mesuré par le pourcentage d'habitats non cultivés) favorise l'établissement des pucerons. Selon Purtauf *et al.* (2005a), la réduction d'abondance dans les paysages simplifiés serait essentiellement due à une diminution de la quantité de ressources spécifiques et pas à une diminution globale de la quantité de nourriture disponible, et donc toucherait davantage des espèces ayant un régime alimentaire spécialisé (zoophage ou phytophage). En revanche, Batáry *et al.* (2007) suggèrent que les espèces généralistes sont plus et négativement affectées par une simplification du paysage avec augmentation de la quantité de surface prairiale. La contradiction apparente peut provenir d'un désaccord sur la notion de complexité du paysage et sa mesure.

Quelques cultures pourraient servir comme réservoirs des ravageurs comme le maïs pour quelques espèces de pucerons, (Fabre *et al.*, 2005; Joannon *et al.*, 2008), et faciliter leur migration vers les cultures adjacentes. L'alternance ou le mélange des cultures peuvent réduire l'efficacité de ces migrations. L'âge des habitats reflétant la stabilité des éléments du paysage influence également l'abondance des populations des ravageurs et les ennemis naturels. Les ratios prédateurs/proies des ravageurs et de leurs ennemis naturels sont plus élevés dans les bords de champ les plus anciens, parce que les habitats stables non perturbés aident à maintenir les populations à des niveaux trophiques élevés (Denys et Tscharrntke, 2002).

La littérature récente souligne souvent l'influence du paysage sur l'abondance des populations de ravageurs et les pertes de récoltes dans les agroécosystèmes (Thies *et al.*, 2003). Cependant, le rôle des patrons paysagers sur la production agricole reste encore mal connu, limitant considérablement l'émergence d'une politique de gestion basée sur les caractéristiques spatiales du paysage.

Selon Maxime *et al.* (1995), les dynamiques spatio-temporelles de la mosaïque agricole sont directement liées à l'hétérogénéité des pratiques et à l'organisation spatiale des exploitations.

Au niveau du champ, il a été démontré que la pratique de cultures intercalaires (imbrication de plusieurs cultures dans une même parcelle) et la diversité des plantes-hôtes

influençaient le contrôle des pathogènes des cultures et la dynamique des ravageurs (Garret et Mundt, 1999; Gilbert et Webb, 2007). Cependant, à l'échelle du paysage, l'impact de la distribution des taches de plantes hôtes par rapport aux plantes non-hôtes sur l'assemblage de communautés entières d'arthropodes (y compris les ravageurs et les ennemis naturels) reste encore largement inconnue. A côté de son importance théorique, cette connaissance peut offrir de nouvelles perspectives pour la conception de systèmes de culture afin de mieux gérer la colonisation des cultures par les ravageurs et leurs ennemis naturels (Vialatte, 2006). Evidemment, la composition du paysage influe sur la prévalence des plantes hôtes alternatives des ravageurs des cultures.

4.3. Effet de la structure du paysage sur les mouvements des ravageurs et des ennemis naturels

Les mouvements des organismes sont influencés par la structure du paysage (Johnson *et al.*, 2000; Weibull et Östman, 2003), la dispersion et la colonisation les ennemis des cultures de nouvelles parcelles ne dépendent pas seulement des capacités de dispersion des individus, mais aussi des caractéristiques du paysage. Par exemple, les haies sont connues pour affecter directement ou indirectement le mouvement des insectes volants en jouant le rôle de barrières physiques ou en modifiant localement les conditions climatiques (Forman et Baudry, 1984). Cependant, un paysage, par la présence de nombreux habitats permanents (prairies, haies), pourrait favoriser la persistance de populations locales en raison des ressources permanentes. Au contraire, un paysage ouvert caractérisé par des ressources éphémères pourrait renforcer mouvements de migration.

De nombreux processus sont dépendants d'échelle (Burel et Baudry, 2003). La question des échelles pertinentes à prendre en compte dans les études consacrées à l'influence du paysage sur l'écologie des espèces doit être considérée. Les espèces perçoivent diversement le paysage et réagissent différemment au contexte du paysage et la fragmentation des habitats à différentes échelles (Kareiva *et al.*, 1990; Tschardtke *et al.*, 2002). Or, quelques études effectuées à des échelles plus fines aboutissent à d'autres conclusions (Marrou *et al.*, 1979). Cette incohérence apparente peut résulter de l'existence de deux types de stratégies de dispersion chez les pucerons : une dispersion à longue distance à un moment particulier du cycle de vie du puceron (lors du changement de plante hôte au printemps et en automne) et une dispersion locale au cours de la saison (d'un champ à un autre). Ainsi, la structure du

paysage peut faiblement influencer le processus de colonisation primaire mais impacter la distribution locale dans le système agricole.

Actuellement, les recherches réalisées ont montré que les mouvements de dispersion des auxiliaires au sein des cultures sont très mal connus (Pearce et Zalucki, 2005). Toutefois, des études ont clairement montré que l'augmentation des sources de pollen à proximité des parcelles cultivées augmentait les taux de prédation sur les ravageurs (Pascual-Villalobos *et al.*, 2006; MacLeod, 1999; Lee et Heimpel, 2003). Différents comportements de dispersion sont également observés pour les ennemis naturels des pucerons en fonction de leur cycle de vie annuel: pour certains Syrphidae, une dispersion Nord-Sud à large échelle survient au début du printemps et en automne, tandis qu'une dispersion locale est observée toute l'année entre les différents habitats cultivés et semi-naturels du paysage agricole. *Episyrphus balteatus* utilise fortement les bosquets et leurs lisières en hiver et en été (Sarhou *et al.*, 2005), alors qu'elle colonise la mosaïque des cultures au printemps (Arrignon, 2006). De plus, chez les Carabidés il existe des individus qui volent et d'autres qui ne volent pas (Lövei et Sunderland, 1996). Ce dimorphisme de vol pourrait potentiellement avoir des conséquences sur les capacités de dispersion et être déterminant pour les patterns de distribution des individus au sein du paysage (Aviron *et al.*, 2005). Rien n'est connu sur l'effet de la structure du paysage sur les mouvements des parasitoïdes de pucerons.

4.4. Effets indirects du paysage sur les ennemis des cultures

La composition du paysage (haies, bandes enherbées, bordures de champs, prairies permanentes) peut influencer les populations des ennemis naturels. Ainsi, selon Colunga-Garcia, Gage et Landis (1997), les variations de diversité de coccinelles peuvent s'expliquer surtout par la présence d'habitats non cultivés. La présence d'habitats boisés dans les systèmes agricoles perturbés est aussi important, particulièrement, pour maintenir une diversité de parasitoïdes et un taux de parasitisme efficace (Landis et Haas, 1992; Landis *et al.*, 2000). L'hétérogénéité du paysage est aussi un paramètre qui revient souvent dans les études pour expliquer l'abondance des ennemis naturels. De nombreuses études ont montré que dans le paysage hétérogène, la richesse et l'abondance d'insectes généralistes, et la biomasse en général, sont plus grandes que dans le paysage simple comme les araignées (Clough *et al.*, 2005), les papillons (Kerr, 2001; Weibull *et al.*, 2000), les carabes (Weibull et Östman, 2003; Östman *et al.*, 2001a), et les Syrphidés (Bianchi *et al.*, 2006). Cette relation peut s'expliquer,

notamment, par le fait que le nombre d'habitats augmente lorsque le paysage est plus hétérogène (Rosenzweig, 1995), ce qui augmente alors la probabilité, pour les ennemis naturels, de trouver un site optimal pour l'hibernation, l'oviposition ou le développement des larves (Weibull et Östman, 2003).

Un paysage agricole dense, avec des champs de faible superficie, et une importante représentation des cultures de longue durée et des habitats naturels, fournit un environnement plus stable et favorable aux ennemis naturels. Une diversité génétique accrue des variétés cultivées permet, en outre, aux plantes de maintenir un potentiel de défense et de résistance naturelles face aux ravageurs des cultures. En alternant des espèces culturales phylogénétiquement éloignées, la colonisation à grande échelle par les ravageurs, est limitée car, il a été démontré que les espèces phylogénétiquement proches partagent plus facilement un même bioagresseur (Webb *et al.*, 2006). De même, la végétation adjacente, comme les adventices, dans les bordures des champs, influence la dynamique de colonisation des cultures par les ravageurs, surtout si elle est taxinomiquement proche de la culture (Altieri., 1999). Les habitats non cultivés, tels que les prairies, ou les bois, sont plus stables, plus hétérogènes, et peuvent constituer des zones de refuges, de réserves en nourriture et sont par conséquent des réservoirs potentiels de diversité génétique pour les ravageurs (Tscharntke *et al.*, 2007).

Dans la mosaïque agricole, la dynamique des populations d'auxiliaires, comme celle des ravageurs, fonctionne fréquemment sur le mode source-puits. Les ennemis naturels peuvent attaquer les proies dans les champs cultivés mais ils sont généralement incapables de maintenir des populations viables dans ces habitats (Thies et Tscharntke, 1999; Bianchi *et al.*, 2006). Leur persistance requiert l'apport constant de migrants à partir des populations exploitant des habitats non cultivés voisins (Tscharntke *et al.*, 2007). Il en résulte un effet de « débordement » (spillover) spatial et temporel, dans lequel les ressources disponibles dans un type d'habitat maintiennent les populations d'ennemis qui migrent vers le compartiment cultivé pour y exploiter l'abondante ressource que constituent les ravageurs des cultures (Landis *et al.*, 2000; Rand *et al.*, 2006). Ces habitats sont qualifiés de supplémentaires lorsqu'ils offrent des ressources alternatives et de complémentaires lorsqu'ils complètent les quantités de ressource. Par exemple, les parasitoïdes et les syrphes ont besoin d'insectes phytophages pour le développement de leurs larves mais la disponibilité en ressources florales dans les habitats naturels voisins augmente la longévité et la fécondité des adultes (Tscharntke *et al.*, 2007). Pour les espèces généralistes utilisant les habitats naturels, les stratégies

d'utilisation de la ressource et la dispersion jouent un rôle important dans la détermination de leur distribution spatiale et de leur niveau d'activité dans les champs. En conséquence, l'amplitude de leur débordement vers les cultures dépend largement de la qualité, et de la proximité des zones naturelles dans le paysage (Cronin et Reeve, 2005; Bianchi *et al.*, 2006).

En outre, la présence de larges bordures de champs et de plantes pérennes à proximité des cultures favorise la survie et la reproduction des auxiliaires, et limite l'établissement des populations de ravageurs. En analogie avec les travaux sur les cultures associées, un paysage de monoculture représente pour un ravageur spécialisé un milieu favorable par sa grande quantité de ressources alimentaires (Long *et al.*, 2002). Par ailleurs, Marino et Landis (1996) ainsi que Thies et Tschardtke (1999) ont mis en évidence des taux de parasitisme plus élevés dans des paysages complexes, comparés à ceux mesurés dans des paysages simples. Le rôle de la proportion des habitats semi-naturels en milieu agricole pour les carabes a été largement mis en évidence (Kromp, 1999; Purtauf *et al.*, 2005b). Ce sont des milieux favorables par leur complexité structurale importante, par l'abondance élevée en proies qu'ils hébergent et par la fréquence et l'intensité des interventions agricoles qu'ils reçoivent (Frank *et al.*, 2007). Les haies jouent également un rôle prépondérant pour les populations de carabes. Elles peuvent avoir plusieurs rôles : le rôle d'habitat pour les espèces forestières ou le rôle de corridor permettant les échanges et la dispersion (Petit et Burel, 1998). Ainsi la distribution de certaines espèces s'expliquerait en grande partie par la présence de ces éléments dans le paysage. Au contraire, les haies peuvent représenter une barrière au déplacement des espèces de cultures telles que *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus madidus* ou *Harpalus rufipes*, qui sont ralenties par la présence de haies (Mauremooto, 1995). Par ailleurs, la diminution du linéaire de haies et l'homogénéisation des paysages se traduisent par des modifications des assemblages spécifiques de carabes et une diminution de l'abondance totale des individus. Un contexte paysager boisé et hétérogène favorise ainsi la présence des carabes forestiers qui sont peu mobiles alors que les paysages plus homogènes et ouverts sont dominés par des espèces mobiles et de petite taille (Aviron *et al.*, 2005).

L'âge des habitats non cultivés est aussi un facteur qui influence sur les populations des parasitoïdes. L'étude de Thies et Tschardtke (1999) montre que les taux de parasitisme par trois espèces de parasitoïdes d'un coléoptère ravageur du colza, s'élevaient à 50% dans des champs cultivés ayant des bordures anciennes de 6 ans, alors que dans des champs ayant des bordures âgés de 1 an ou sans bordures, les taux de parasitisme n'étaient que de 20%. En

effet, les bordures anciennes représentent des habitats propices aux communautés permanentes de parasitoïdes qui migrent vers les cultures voisines et attaquent les populations de ravageurs, réduisant ainsi leurs populations. Toutefois, la nature des espèces composant les communautés végétales locales est importante (Baggen *et al.*, 1999) parce que quelques espèces végétales peuvent favoriser à la fois les ravageurs et leurs ennemis par la disponibilité de ressources alternatives ou pour l'hibernation. Les ennemis naturels utilisent donc les habitats naturels (les bordures) comme des habitats sources et renforcent considérablement le contrôle des populations de ravageurs qui se trouvent dans les bordures de champs (Cantrell *et al.*, 2001). Par exemple, Thies *et al.* (2003) ont trouvé peu de dommages sur les cultures et une forte mortalité des coléoptères ravageurs de colza (*Meligethes aeneus*) grâce au parasitisme élevé dans les paysages caractérisés par une forte proportion des zones non cultivées.

L'importance de la diversité des communautés d'ennemis naturels dans le contrôle des ravageurs est plus controversée : des communautés dominées par un nombre limité d'espèces d'ennemis sont également efficaces dans la lutte contre les ravageurs que des communautés très diversifiées (Bianchi *et al.*, 2006; Tschamntke *et al.*, 2007). En règle générale, la biodiversité peut être bénéfique, car elle peut tamponner les fluctuations dans le fonctionnement des écosystèmes et de maintenir la lutte biologique après des perturbations (Ives et Cardinale, 2004).

Toutefois les échelles spatiales influençant les populations d'ennemis naturels et de ravageurs peuvent varier. Kruess dans ses travaux (2003) montre que l'abondance des herbivores (*Agapanthia villosoviridescens*, *Acanephodus onopordi*) est positivement corrélée avec le pourcentage de zones non cultivées à grande échelle (2500 et 3000 m) alors que celle des parasitoïdes était corrélée négativement avec l'isolement de l'habitat à des échelles beaucoup plus faibles (750 m).

5. Les bandes enherbées : nouvel élément paysager aux multiples intérêts

5.1. Dispositif de réglementation des bandes enherbées

Les bandes enherbées sont obligatoires au sens juridique et font l'objet depuis 2005 de subventions pour les agriculteurs, via les aides P.A.C. de la conditionnalité. Il existe deux réglementations, dont les grands objectifs sont définis dans les commissions au niveau européen, puis traduits et définis au niveau national de chaque État membre. Les définitions et

le mode d'application de ces dispositifs sont précisés et complétés au niveau préfectoral et départemental. Ces réglementations sont la directive nitrates (D.N.), qui concerne la qualité des eaux et les Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales (B.C.A.E.), qui concernent l'agriculture.

5.2. Les Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales :

Les bandes enherbées sont inscrites dans les B.C.A.E. de septembre 2003 (règlement CE 1782/2003) et font partie des critères de conditionnalité des aides de la P.A.C. Au niveau national, elles sont traduites dans le code rural aux articles D615-45, D615-46, D615-48, R615-10, R615-11, R615-12, qui donnent notamment une définition du couvert environnemental et précisent ce qui doit être défini au niveau préfectoral, puis au niveau départemental avec les arrêtés préfectoraux. Les modalités d'application, comme l'implantation, les listes d'espèces autorisées, interdites et l'entretien des bandes enherbées, sont définies dans ces documents.

Depuis 2010, les B.C.A.E. couverts environnementaux mises en place en 2005 n'existent plus. Elles sont remplacées par 2 dispositifs qui vont concerner les bandes enherbées :

les B.C.A.E. zones tampons, qui imposent comme la directive nitrates des bandes enherbées de 5 mètres minimum le long des parcelles bordant les cours d'eau en traits ou en pointillés sur la carte I.G.N. au 1/25 000, les B.C.A.E. maintien des particularités topographiques, qui imposent aux agriculteurs un pourcentage d'éléments naturels du paysage en fonction de leur taille de S.A.U. Il y a par exemple les bandes enherbées, les haies, les murets, les jachères fleuries, etc. À chaque particularité est attribuée une valeur de « surface équivalente topographique ». Une liste est établie au niveau national. Elle pourra être complétée par arrêté préfectoral. En 2010, ce pourcentage doit être de 1 %, puis il a augmenté à 3 % en 2011 et à 5 % en 2012.

Les surfaces sont déclarées en gel afin de recevoir les aides financières. La largeur maximale de la bande enherbée prise en compte est de 10 mètres et la surface minimum est de 5 ares. Dans le cas de bandes enherbées concernées par les B.C.A.E. zones tampons les surfaces sont déclarées en gel environnemental. Si elles sont hors de ce dispositif, elles sont déclarées en gel classique, dont le cahier des charges est plus souple que celui des zones en gel environnemental.

Dans ces dispositifs, il est notamment précisé que les bandes enherbées ne doivent recevoir aucun intrant et produit phytosanitaire, sauf dans le cas de dispositifs particuliers de lutte obligatoire.

Concernant le couvert végétal de la zone tampon, le sol nu est interdit et une liste des espèces autorisées et invasives est établie. Par exemple, dans les espèces préconisées, on retrouve les graminées citées précédemment mais aussi d'autres légumineuses (en mélange et non en pur), comme le lotier commun (*Lotus corniculatus*), le trèfle violet (*Trifolium pratense*), et les dicotylédones, comme la centaurée des prés (*Centaurea jacea subsp.*). D'autres espèces n'étant pas mentionnées dans ces listes doivent faire l'objet d'une demande spécifique à la D.D.A.F. Concernant les espèces implantées, une liste indique pour les bandes enherbées les plantes préconisées pour le rôle d'épuration des eaux, avec des objectifs visant à protéger les cours d'eau (hors ou en zones vulnérables) ou à réduire les nitrates. Ce sont essentiellement des poacées, ou des légumineuses dont l'implantation au semis de ces dernières nécessite la présence d'au moins une poacée. En général, les espèces les plus couramment semées dans les milieux plutôt humides sont la fétuque des prés (*Festuca pratensis*), la fléole des prés (*Phleum pratense*), le lotier commun (*Lotus corniculatus*), le trèfle blanc (*Trifolium repens*) et le trèfle hybride (*Trifolium hybridum*) (Cordeau et Chauvel, 2008). Dans les milieux plutôt secs, des espèces tolérantes à la sécheresse sont préférentiellement implantées comme la fétuque rouge (*Festuca rubra*), le lotier commun (*Lotus corniculatus*), le mélilot (*Melilotus albus*), le sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) et le dactyle (*Dactylis glomerata*) (Cordeau et Chauvel, 2008).

Concernant le couvert végétal des bandes enherbées hors B.C.A.E. zones tampons, des couverts classiques ou adaptés (mélange fleuri et mellifère) peuvent être mis en place. Ces zones entrent dans le cadre de la préservation de la faune sauvage. Il y a par exemple des espèces telles que le bleuet, le sarrasin et le lotier.

L'entretien des surfaces gelées est assuré par le fauchage et le broyage, sous réserve d'une période d'interdiction de ces deux pratiques pendant 40 jours consécutifs du 5 mai au 15 juin. Une fertilisation dans la limite de 50 kg d'azote/ha est tolérée lors de l'implantation de la bande enherbée. Le semis doit être mis en place avant le 1^{er} mai pour limiter les espèces invasives et doit rester en place jusqu'au 31 août. Les cultures commerciales, comme le miscanthus et les repousses de culture ne sont pas autorisées par la directive nitrates comme couvert végétal au sein de ces zones gelées.

5.3. De futurs dispositifs issus du grenelle de l'environnement :

Dans le cas du grenelle II, du 12 juillet 2010, des mesures propres à la France vont être mises en place afin de compléter sous 3 ans le réseau des bandes enherbées classées « B.C.A.E. » et en vue de créer des réseaux de corridors biologiques fonctionnels. Des schémas de cohérence écologique visant à organiser leur mise en place devraient être créés à l'échelle régionale (décret d'application en attente).

5.4. Rôle de conservation de la faune sauvage et de la flore:

Les bandes enherbées, possèdent de grandes propriétés écologiques. En effet ces zones vont avoir un rôle de refuge pour la flore et de la faune (Cordeau et Chauvel, 2008). Pour la diversité floristique, du fait des faibles pressions de désherbage, les dispositifs enherbés vont constituer des zones de refuge pour des espèces adventices rares telles que certaines plantes messicoles (Fried *et al.*, 2007). Ces milieux ont donc un rôle dans le maintien de la flore sauvage et l'augmentation de la diversité biologique (Smith *et al.*, 1994). Au niveau des espèces animales, ces dispositifs enherbés offrent également un nouvel habitat à divers invertébrés, qui se maintenaient dans les bordures ou les haies déjà existantes, agissant ainsi comme une zone refuge. Dans les espèces favorisées, on retrouve les gastéropodes (Marshall *et al.*, 1999), les carabes, les araignées, les papillons, les bourdons, etc. (Meek *et al.*, 2002). Rappelons que les carabes, les araignées et les papillons peuvent être des auxiliaires des cultures naturels qui vont jouer un rôle potentiel dans la prédation des ravageurs comme les pucerons ou les limaces. En termes réglementaires, pour la gestion des semis dans ces bandes enherbées, une liste d'espèces préconisées existe également avec différents objectifs, autre que la protection immédiate du cours d'eau. Ces différents objectifs seront : favoriser les auxiliaires de culture ou la biodiversité, protéger les sols de l'érosion. Par exemple, pour les espèces animales faisant l'objet d'un plan de chasse et qui peuvent occasionner des dégâts sur les cultures, des cultures cynégétiques extra-forestières pourront être mises en place pour favoriser ces espèces et protéger les parcelles cultivées (Perspectives Agricoles, 2006).

Le second point positif des bandes enherbées est qu'elles vont aussi servir de corridors écologiques, également appelés zones de connexion biologique, qui sont bénéfiques à la dispersion et à la circulation des espèces animales ou végétales (Clergeau *et al.*, 1999).

II. MATERIEL ET METHODES

1. Les modèles biologiques

1.1. Les pucerons

Les pucerons sont particulièrement adaptés à l'exploitation des ressources disponibles dans les agro-écosystèmes. Leur mode de reproduction et leur capacité de dispersion en font de parfaits colonisateurs d'habitats temporaires.

Les pucerons sont des insectes hémiptères hémimétaboles, ils sont souvent considérés comme ravageurs des cultures en tant qu'habitats temporaires des agro-écosystèmes (Vickerman et Wratten, 1979; Blackman et Eastop, 2000). Les dégâts occasionnés à leurs plantes hôtes résultent à la fois du prélèvement de sève et de la transmission de virus (Blackman et Eastop, 1994; Blackman et Eastop, 2000). Ce statut de ravageur a ainsi motivé l'initiation de nombreuses études et certaines espèces ont été particulièrement bien décrites, notamment du point de vue de leur biologie, de leurs interactions avec la plante hôte et de la dynamique de leurs populations.

1.1.1 Les espèces étudiées: Pucerons des céréales

Les pucerons se nourrissent en pompant la sève élaborée dans les vaisseaux de leurs plantes hôtes. Ces sont des phytophages assez spécifiques, chaque espèce ayant une gamme d'hôte plutôt restreinte. Ainsi, sur céréales et sous nos climats, trois espèces de pucerons dominant :



Figure 1. Pucerons des céréales. a : *Sitobion avenae* (adulte ailé et larves); b : *Rhopalosiphum padi* (adulte aptère); c : *Metopolophium dirhodum* (larves de différents âges, dont une avec ébauches alaires).

- *Sitobion avenae* Fabricius (Figure 1a) a le plus souvent une seule plante hôte et est inféodé aux graminées (Poacées). Les individus colonisent les céréales en s'installant sur le limbe des feuilles puis migrent dans les épis dès leur sortie. Cette espèce survit en hiver sur des résidus de culture ou des graminées spontanées. C'est souvent l'espèce la plus abondante dans notre région, surtout après l'émergence des épis. Les pucerons de cette espèce sont de couleurs très variées, mais avec toujours des tarse et des cornicules noirs.
- *Rhopalosiphum padi* L (Figure 1b) a conservé le plus souvent un cycle sur deux hôtes, son hôte primaire est *Prunus padus*, le merisier à grappes. On le reconnaît à sa forme très arrondie et à ses couleurs caractéristiques olive et bronze.
- *Metopolophium dirhodum* Walker (Figure 1c) pond son oeuf d'hiver sur des plantes du genre *Rosa*. Les individus de cette espèce sont de couleur verte très claire, portant souvent une ligne médiane plus foncée sur le dos.

1.1.2. Cycles de vie et polymorphisme de reproduction

Les cycles de vie des pucerons sont souvent complexes (Figure 2). Au cours d'une année, les populations alternent idéalement entre une longue phase, s'étalant du printemps à la fin de l'été, constituée de nombreux événements de reproduction parthénogénétique mitotique et une phase de reproduction sexuée obligatoire. Cette alternance d'une phase asexuée et sexuée caractérise les individus pratiquant la parthénogénèse cyclique ou holocyclie (Dixon, 1998). Au cours de la phase parthénogénétique, les femelles sont exclusivement vivipares et en automne, produisent des mâles et des femelles fécondables ovipares. Les œufs issus de la production sexuée résistent aux basses températures hivernales et éclosent le printemps suivant. Selon les espèces, cette alternance de phases de reproduction peut s'effectuer sur la même plante hôte (pucerons dits monoéciques) ou sur des plantes hôtes appartenant à des familles botaniques différentes (pucerons dits hétéroéciques). La production des formes sexuées est induite par les changements climatiques associés à l'automne; les pucerons répondant aux baisses de photopériode et de température (Lees, 1989). Cependant, certaines lignées ne répondent pas strictement à ces stimuli: les femelles des lignées dites anholocycliques continuent à se reproduire de manière parthénogénétique tout au long de l'hiver; d'autres lignées peuvent produire à l'automne uniquement quelques mâles (lignées androcyclique); enfin, des lignées peuvent produire dans des proportions variables des mâles, des femelles sexuées et des femelles parthénogénétiques (lignées intermédiaires) (Dixon,

1987; Leather, 1992; Simon *et al.*, 2002). Dès lors que des individus sexués sont produits, les échanges génétiques deviennent possibles entre ces différentes lignées et permettent ainsi un certain brassage génétique (Halkett *et al.*, 2005). Contrairement aux œufs, les individus hivernant à l'état de larve ou d'adulte sont sensibles aux basses températures. Les différents types de lignées sont donc plus ou moins favorisés selon la rigueur de l'hiver mais peuvent aisément coexister, les lignées holocycliques étant prédominantes dans les régions à hivers rigoureux car l'œuf représente la seule forme de résistance aux très basses températures. A l'inverse, les lignées formant peu ou pas de sexués prédomineront dans les régions océaniques, car elles bénéficieront le plus souvent d'un avantage numérique à la sortie de l'hiver (Rispe et Pierre, 1998; Rispe *et al.*, 1998).

Lors de la phase clonale, la multiplication parthénogénétique permet un accroissement rapide des populations. Les colonies issues d'un individu fondateur parthénogénétique seront de fait composées d'individus présentant une même identité génétique. Lors de la phase d'accroissement des populations, le fort apparentement au sein des colonies de pucerons peut engendrer de la compétition de parentèle (Un allèle pourrait également être sélectionné s'il apporte des bénéfices aux apparentés qui en possèdent une copie) (Dixon, 1998; Agrawal *et al.*, 2004).

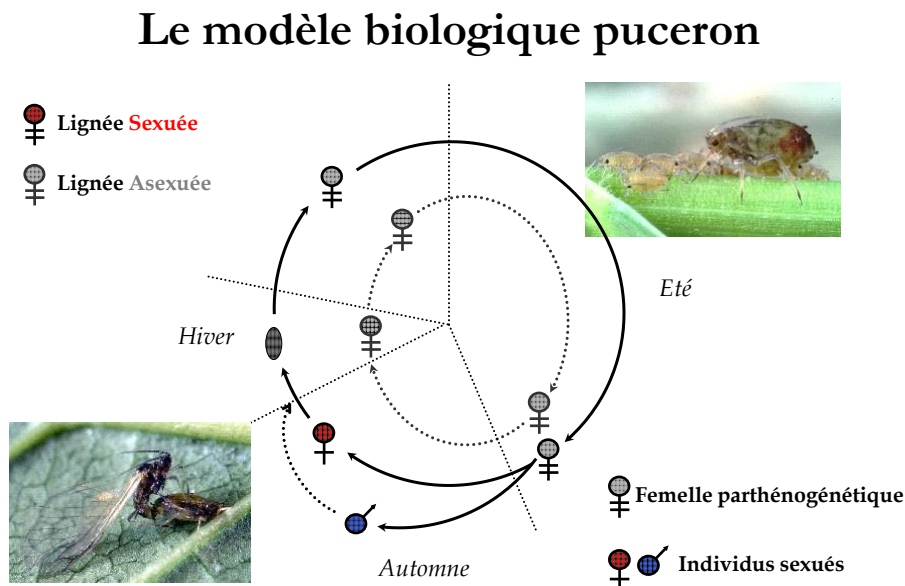


Figure 2. Cycle de vie du puceron des céréales

1.1.3. Polyphénisme de dispersion

Les populations de pucerons sont composées d'individus ailés ou aptères. Le déterminisme du morphe de dispersion d'un individu est épigénétique. Lorsque les conditions environnementales sont favorables, les populations sont principalement composées d'individus aptères particulièrement féconds; la fréquence d'individus ailés augmente lorsque les conditions environnementales se dégradent. Autrement dit, ce polyphénisme de dispersion permet aux pucerons de basculer d'un mode de vie principalement reproductif à un mode de vie dédié à la dispersion.

Les conditions environnementales ayant un effet sur le morphe de dispersion chez les pucerons ont fait l'objet de nombreuses études (Bonnemaison, 1951; Hille Ris Lambert 1966; Lees, 1966; Müller *et al.*, 2001). Les facteurs présentés ci-dessous induisent la production d'individus ailés selon Braendle et al. (2006) :

- La densité des colonies : les mécanismes proximaux impliqués semblent être liés à l'augmentation des contacts physiques entre individus (Johnson, 1965).
- La qualité de la plante hôte : il existe, pour certains clones de pucerons, une corrélation entre la fréquence d'individus ailés et la qualité de la plante hôte. (Vereschagina et Schaposhnikov, 1998) et/ou la phénologie de la plante hôte (Suntherland, 1967). D'une manière générale, une baisse de la qualité de la plante induit la production d'individus ailés (Dixon et Glen, 1971; Müller *et al.*, 2001).
- Les interactions interspécifiques : chez les pucerons du pois *Acyrtosiphon pisum*, la présence d'ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes), de traces de leur passage ou la perception de phéromone d'alarme (émise par les congénères lors d'une attaque) induit la production de formes ailées (Dixon et Agarwala, 1999; Weisser *et al.*, 1999; Kunert et Weisser, 2005; Sloggett et Weisser, 2002).
- Les facteurs abiotiques tels que la température ou la photopériode peuvent influencer le développement de formes ailées dans les populations (White, 1946; Lees, 1966 ; Schaefers et Judge, 197; Liu, 1994).

Ces polymorphismes de reproduction et polyphénismes de dispersion permettent à de nombreuses espèces de pucerons de présenter à la fois un taux de multiplication important et une stratégie de dispersion relativement efficace. Leur temps de développement court au moment de la phase clonale favorise l'explosion démographique des populations.

1.1.4. Les mouvements des pucerons

Le cycle de vie des populations de pucerons comprend plusieurs événements de dispersion. Qu'ils s'effectuent sur de grandes ou de courtes distances, l'initiation de leurs mouvements est influencée par un ensemble de facteurs.

1.1.4.1. Mouvement entre les plantes

A fine échelle, de nombreuses espèces de pucerons (dès le deuxième stade larvaire) se déplacent sur la plante et sur les plantes voisines. Ces mouvements entraînent une diffusion lente et progressive des populations au sein des habitats. Les pucerons ont naturellement tendance à quitter leur plante hôte, même en absence de facteurs incitatifs (Holmes, 1988). Cependant, les perturbations causées par des événements climatiques comme la pluie et le vent (Mann *et al.*, 1995), la présence de prédateurs (Roitberg *et al.*, 1979), les interactions inter et intra-spécifiques (Phelan *et al.*, 1976) ou encore la qualité de la plante hôte (Jepson, 1983) sont autant de facteurs influençant le mouvement des pucerons aptères au sein de leur habitat.

1.1.4.2. Mouvement entre les habitats

La circulation des masses d'air est le principal facteur des mouvements aériens des pucerons. Les individus présents dans les masses d'air peuvent ainsi être transportés à une vitesse de 5 km/h à 8 mètres au dessus du sol dans les conditions particulières d'un flux d'air laminaire (Kennedy, 1976). De tels déplacements sont de l'ordre de quelques centaines de mètres à plusieurs kilomètres (Taylor *et al.*, 1979). Les pucerons vont activement tenter de sortir de la masse d'air en mouvement afin de tenter de rejoindre les plantes hôtes. Lors d'un vol de pucerons, la probabilité pour que les individus s'établissent au sein d'un habitat de bonne qualité est plus importante que celle de s'établir au sein d'un mauvais habitat (Walters et Dixon, 1982). En cas d'atterrissage sur une plante non hôte ou de qualité médiocre, le puceron ne s'établira pas et s'envolera de nouveau. Il s'établira ensuite d'autant plus facilement qu'il a effectué plusieurs longs vols (Johnson, 1958; Kennedy et Booth, 1963). Aussi triviaux que ces résultats puissent paraître, ils indiquent cependant que les pucerons choisissent activement leur plante hôte. Les individus ne sont pas tous égaux dans l'efficacité du choix de cette dernière. Bernays et Funk (1999) ont ainsi montré que les individus exploitant une faible gamme d'hôtes (spécialistes) sélectionnent et s'établissent plus efficacement sur leurs hôtes que leurs homologues généralistes.

Nous avons vu dans le paragraphe précédent que de nombreux facteurs influencent la production d'individus ailés dans les populations. Les facteurs extrinsèques (densité des populations, ennemis naturels, qualité de la plante...) vont donc jouer un rôle considérable sur l'intensité des mouvements des pucerons entre les habitats en influençant le degré de production de formes ailées dans la descendance.

1.1.4.3 Mouvement régionaux

Les pucerons, entraînés par convection à des altitudes suffisantes pour entrer dans les courants d'air de hautes altitudes (300-900 m), peuvent être rapidement transportés sur de très grandes distances. Il est ainsi probable que le puceron des épicéas (*Cinara piceae*) qu'Elton (1925) trouva sur les glaciers du Spitsberg ait effectué les 1300km les séparant de la péninsule de Kola en profitant de ces masses d'airs. Bien que possibles, ces mouvements restent exceptionnels.

Ainsi, les déplacements locaux et distants peuvent être considérés comme les extrêmes d'un continuum de patrons de déplacement qu'utilisent les pucerons pour la recherche de nourriture. Ces mouvements ont comme conséquence de redistribuer continuellement les populations dans l'espace, à différentes échelles. Du départ des individus d'une plante hôte à l'arrivée sur une autre plante, l'environnement biotique et abiotique des individus conditionnera la manière dont les individus et les populations seront distribuées et structurées dans l'espace.

1.1.4.4 Les pucerons et la disponibilité des ressources dans l'agro-écosystème

Les pucerons sont donc particulièrement adaptés à l'exploitation des systèmes agricoles, autant du point de vue de leur dynamique locale que de leur capacité de dispersion. Rien d'étonnant donc à ce qu'ils soient considérés comme de grands ravageurs de nombreuses cultures (Blackman et Eastop, 2000). Les espèces de pucerons exploitant les systèmes de cultures annuelles alternent généralement entre les refuges hivernaux et les cultures qu'ils recolonisent au printemps. On retrouve ainsi, chez plusieurs espèces de pucerons, la séquence d'événement précédemment décrite dans le document : (i) une phase de dispersion à partir des sites d'hivernage; (ii) une phase d'établissement au sein des parcelles de cultures; (iii) une phase d'exploitation de la ressource impliquant plusieurs générations d'individus issus de la reproduction clonale; et (iv) une phase d'émigration (de retour) vers les sites d'hivernage.

Les populations de pucerons peuvent atteindre des effectifs considérables, notamment dans les parcelles de cultures. Un hectare de fève peut ainsi contenir 4 milliards de pucerons ailés d'*Aphis fabae* (Way et Banks, 1967) tandis que le puceron des céréales *Metopolophium dirhodum* peut atteindre des densités de 220 individus par talle ou milliards d'individus par hectare (Dixon, 1998). Cependant, les pullulations des populations ne sont pas systématiques et sont très sporadiques, à la fois dans le temps et l'espace.

1.2. Les carabes

1.2.1. Description générale

Les carabes (Coleoptera Adephaga Carabidae) font partie de l'ordre des coléoptères qui regroupe environ les 2/5ème des insectes terrestres (White, 1983), soit plus de 300 000 espèces. Les coléoptères ont des modes d'alimentation et des modes de vie très variés si bien qu'ils ont colonisé tous types d'habitats, du monde terrestre au monde aquatique, exception faite des profondeurs des eaux salées (Hagen *et al.*, 1999) ; c'est pourquoi on les retrouve fréquemment dans les écosystèmes agricoles. En Europe, les communautés de carabes présentes dans les champs sont dominées par les mêmes espèces quel que soit l'emplacement géographique (Thiele, 1977) (Figure 3). Les carabes ont beaucoup été étudiés, par conséquent, leur biologie est bien connue et il existe plusieurs clés pour les identifier (Larochelle, 1976). Le nom anglais « ground beetles » reflète bien le mode de vie terricole des carabes puisque les adultes et larves ont souvent une vie nocturne et se retrouvent, la journée, sous des pierres, des feuilles, des débris ou autres objets ou encore courent à la surface du sol (Borror, Triplehorn et Johnson, 1992).

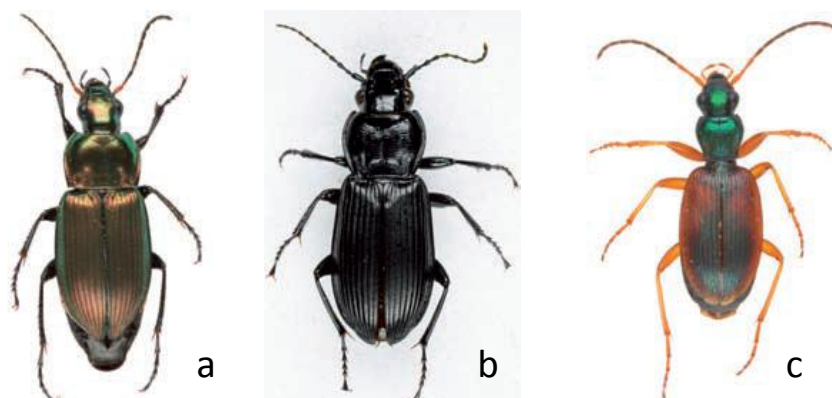


Figure 3. Les espèces des champs (prédateurs des pucerons). a : *Poecilus cupreus* ; b : *Pterostichus melanarius* ; c : *Anchomenus dorsalis*.

1.2.2. Alimentation et rôle d'auxiliaire des cultures

Certaines espèces sont également fouisseuses, la plupart d'entre elles se retrouvant dans les premiers 15-20 cm du sol mais d'autres peuvent hiberner jusqu'à 50 cm de profondeur (Larochelle et Larivière, 2003). D'autres espèces peuvent également grimper sur les plantes et les arbres (Larochelle et Larivière, 2003), ce qui s'avère particulièrement intéressant pour la lutte contre les ravageurs. Adultes et larves sont généralement omnivores ou prédateurs mais ils peuvent également se nourrir d'insectes morts ou séchés et quelques uns se nourrissent aussi de végétaux (White, 1983). D'une manière générale, les larves sont plus carnivores que les adultes. Beaucoup d'espèces de carabes peuvent être utiles en lutte biologique du fait qu'elles s'attaquent aux ravageurs des cultures tels que les mollusques (limaces et petits escargots), les larves d'autres insectes (taupins, diptères) ou encore les pucerons (Diwo et Rougon, 2004). Certaines études ont prouvé l'efficacité des carabes comme agent de lutte biologique contre des ravageurs, par exemple, en montrant que leur absence entraînait une augmentation des populations de pucerons (Lang, 2003; Schmidt *et al.*, 2003; Schmidt *et al.*, 2004). Schmidt *et al.* (2003) ont montré que les insectes marcheurs qui sont prédateurs des pucerons peuvent permettre d'en réduire la population de 18%. D'après Bilde et Toft (1997) qui ont comparé la consommation des pucerons *M. dirhodum*, *R. padi* et *S. avenae* par les carabes, il apparaît que *R. padi* est préféré à *S. avenae* lui-même préféré à *M. dirhodum*. L'étude de Sunderland (1975) montre que les pucerons forment une importante partie du régime alimentaire d'*Agonum dorsale* (30 à 46% des individus échantillonnés dans le champ), *Pterostichus melanarius* (Jusqu'à 16%), *Harpalus rufipes* (5-17%), *Nebria brevicollis* (Jusqu'à 50%). Les pucerons peuvent même être toxiques pour les carabes (Toft, 2005 in Von Berg, 2007). De plus, certains carabes « granivores » peuvent également intervenir dans la lutte contre les mauvaises herbes (Menalled *et al.*, 2007).

1.2.3. Cycle de vie

Les carabes sont des insectes holométaboles qui pondent généralement leurs œufs seuls. La femelle prépare plus ou moins son lieu de ponte, excavations souvent localisées dans le sol. Le soin parental le plus important consiste en la protection des œufs et de leur cachette (Lövei et Sunderland, 1996). Les larves sont le plus souvent mobiles (Crowson, 1981), passant pour la plupart par 3 stades de développement (2 seulement pour *Amara* ou *Harpalus*) avant de se transformer en puppe dans une cavité construite expressément dans le sol (Figure 4). En 2^{ème} ou 3^{ème} phase de développement, subissant une diapause, la puppe se tient sur le

dos, posée sur ses soies dorsales. A ce moment elle est faiblement scléreuse et blanchâtre. En effet sclérotisation et coloration n'interviennent qu'après éclosion (Lövei et Sunderland, 1996). Généralement, moins d'un an est nécessaire au passage de l'oeuf au stade adulte et les carabes se reproduisent une fois avant de mourir. Cependant la durée de développement peut aller jusqu'à 4 ans si les conditions de vie sont trop sévères (nourriture notamment). La durée de vie de l'adulte peut elle aussi être supérieure à une saison (*Agonini*, *Harpalini*, *Pterostichini*, *Carabini*) (Thiele, 1977).

Les carabes sont souvent classés en deux groupes en fonction de leur cycle de vie. On retrouve, d'une part, les « reproducteurs printaniers » qui hibernent ou entrent en diapause à l'état adulte, se reproduisent au printemps ou au début de l'été puis meurent la plupart du temps et d'autre part, les « reproducteurs automnaux » qui se reproduisent à l'automne avec des larves qui hibernent et deviennent adultes durant la saison estivale suivante (Hagen *et al.*, 1999). Pour ce qui est de la capacité de dispersion, elle va grandement dépendre de l'adaptation au vol et peut être reliée à leur taille. Les espèces macroptères présentent des ailes bien développées et peuvent donc voler facilement alors que les ailes sont réduites ou absentes chez les brachypères, ce qui les rend inaptes au vol (Dajoz, 2002). Il a été remarqué que les espèces de grande taille étaient souvent aptères tandis que les espèces de plus petite taille étaient particulièrement douées pour le vol et avaient donc un plus grand pouvoir de dispersion, d'où des réponses différentes aux effets du paysage (Burel *et al.*, 2004; Millàn de la Pena *et al.*, 2003). La dispersion des carabes est donc très variable d'une espèce à l'autre. Ainsi, certaines espèces peuvent se déplacer sur quelques centaines de mètres en une saison, comme *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824) alors que les espèces forestières *Carabus nemoralis* O.f. Müller, 1764 et *Pterostichus niger* (Schaller, 1783) peuvent s'aventurer jusqu'à 500 mètres de la lisière de la forêt. D'autres espèces, comme *Carabus intricatus* peuvent se déplacer sur une distance de 15 kilomètres grâce aux réseaux de haies (Dajoz, 2002).

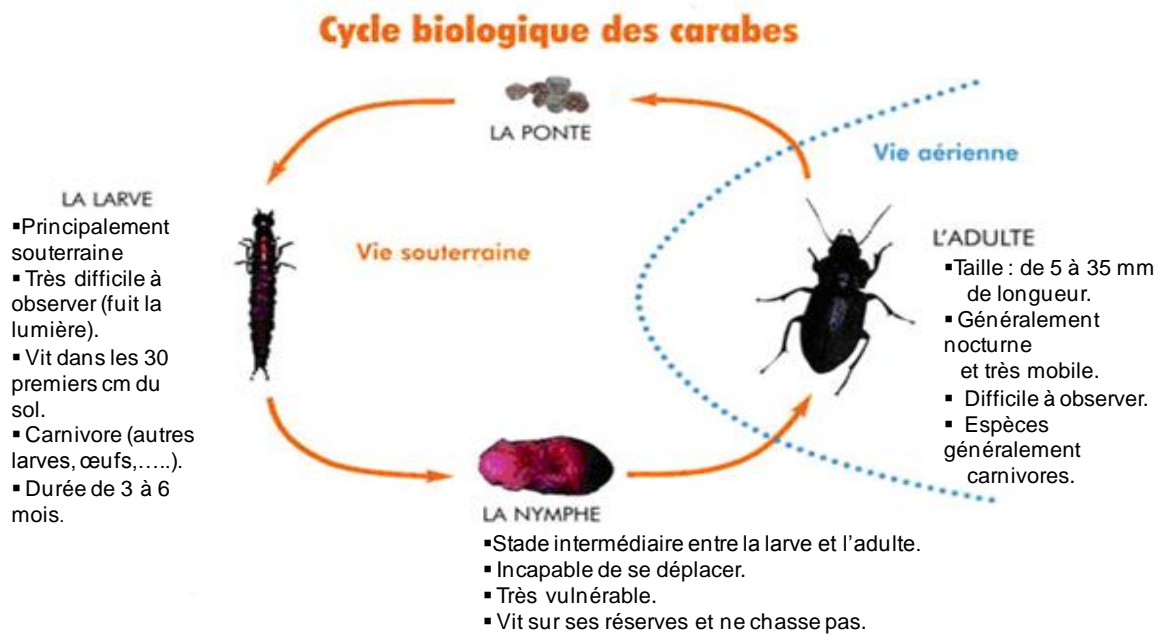


Figure 4. Cycle biologique des carabes. <http://www.campagnesetenvironnement.fr/des-alliesvenus-du-sol-1618.html>

2. Sites d'étude

2.1. La zone-atelier Armorique de Pleine-Fougères

L'étude s'est déroulée dans un paysage bocager armoricain situé au nord de l'Ille-et-Vilaine, au sud du Mont Saint Michel, dans la zone-atelier Armorique (région de Pleine-Fougères) (Figure 5). Cette zone-atelier d'une surface de près de 13000 ha est régulièrement suivie et étudiée depuis 1993 par divers laboratoires du CNRS et de INRA membres du CAREN (Centre Armoricain de Recherche en Environnement) et de l'OSUR (Observatoire des Sciences et de l'Univers de Rennes). L'objectif des recherches menées sur ce site est de comprendre les interactions entre activités agricoles et dynamiques des structures paysagères et leurs retombées sur des processus écologiques tels que l'évolution de la biodiversité ou les flux d'eau et de polluants agricoles (Baudry *et al.*, 2001). La zone-atelier a été délimitée afin d'intégrer un gradient de densité bocagère, avec un système de production dominant, l'élevage bovin laitier (Thenail, 1996). Ce site est établi sur socle ancien (Armoricain), avec un relief ondulé.

Depuis 1996, l'occupation du sol est cartographiée chaque année à partir de photographies aériennes réalisées par l'IGN et lors de vols ULM réalisés pendant la saison estivale.

Les données écologiques, cartographiques et de pratiques agricoles y sont collectées sur le long terme. Ceci permet de disposer d'informations très intéressantes pour comprendre le fonctionnement des systèmes écologiques, en particulier l'influence des évolutions passées du paysage.

Le choix de cette Zone pour y tester l'influence du paysage sur les pucerons et leurs prédateurs s'avère intéressante car elle présente un gradient d'intensification agricole permettant de tester l'influence de la structure du paysage sur la dynamique de ces taxons et de leur interaction. Au sein de cette zone d'étude, nous avons travaillé sur deux sites contrastés.

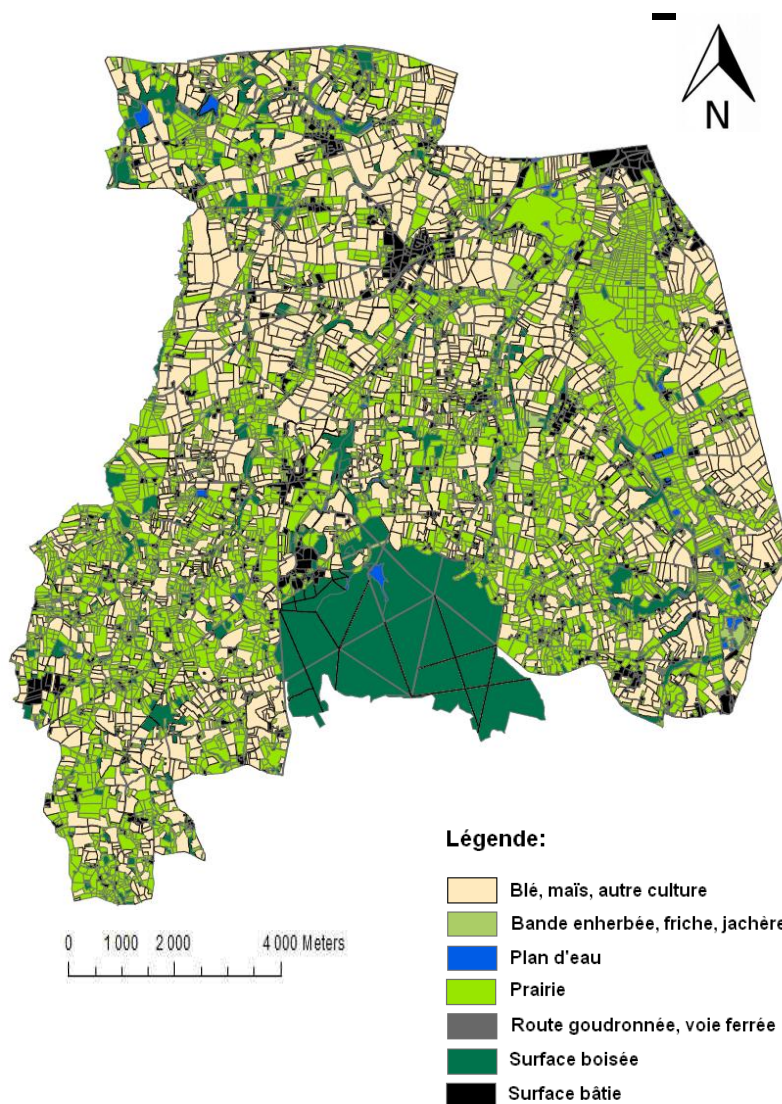


Figure 5. Cartographie de la Zone- Atelier Armorique (2010)

2.1.1. Climatologie générale

La Zone Atelier Armorique est marquée par un climat tempéré chaud (le type Cfb de la classification de Köppen), qui se caractérise par des hivers doux (températures moyennes des 3 mois les plus froids comprises entre -3 °C et 18 °C), des étés frais (températures moyennes du mois le plus chaud < 20 °C) et une absence de période sèche. Le relief peu accidenté permet une large pénétration des masses d'air d'origine Atlantique vers l'intérieur du continent, contribuant à une certaine homogénéisation climatique de l'ensemble des plaines et plateaux du Nord de la France, mais aussi la libre circulation de masses d'air d'origines diverses. Globalement, la Zone Atelier Armorique reçoit annuellement plus de 727 mm de précipitations par an.

2.1.2. Topographie, géologie et type de sol

Le sous-sol dans la Zone Atelier Armorique est en majorité composé de granodiorite et de schistes (roches métamorphiques), sous plusieurs formes, réparties du nord au sud du territoire. Ensuite il est possible d'observer des tâches de lœss Weichséliens (limons fins d'origine éolien) et des langues de limons humifères ou tourbes correspondant au passage des cours d'eau.

Les roches granodiorites sont des roches magmatiques et grenues proches du granite, qui vont être riches en silice, donnant ainsi des propriétés acides au milieu (pH < 7). Ces roches vont être peu fissurées, induisant un phénomène de quasi-imperméabilité, empêchant le passage de l'eau et favorisant ainsi les écoulements peu profonds, comme les écoulements hypodermiques ou lorsque le sol est saturé, le ruissellement.

La décomposition de ces roches pendant des milliers d'années, la pluie, le vent, les êtres vivants et les apports éoliens vont surtout produire des sols plus ou moins profonds, acides, riches en limons et en sables, qui vont permettre un enracinement profond des végétaux.

Ainsi en Bretagne, il y aura avec une part importante des cours d'eau de surface. C'est pour cela que 80 % de cette région est alimenté en eau par pompage dans les eaux superficielles, car il est difficile de trouver de l'eau en profondeur.

2.2. Comparaison des deux sites d'étude

Nous comparons ici les sites d'étude du point de vue des facteurs pouvant potentiellement influencer sur les pucerons et leurs prédateurs: le climat, le type de sol, la structure du paysage, les pratiques agricoles.

- Structure du paysage

Notre comparaison porte sur l'occupation du sol de l'année 2010. Les figures 7 et 8 présentent la cartographie des deux sites, respectivement pour la nature des parcelles et pour le linéaire de haies. Les tableaux 1 et 2 donnent la composition moyenne (proportions) du paysage dans des fenêtres de 500 et 800 m de côté autour des parcelles de piégeage.

- **Les bois**

Le site Sud est bordé par la Forêt de Villecartier à l'est mais aucun des points d'échantillonnage n'est proche de ce massif. En revanche, de nombreux petits bois étant présents dans les deux sites, la proportion moyenne de surfaces boisées est de 4-11 %.

- **Les cultures**

La proportion de cultures diffère grandement entre les sites : 30-40 % en moyenne dans le site Sud, 60 % dans le site Nord. Dans les deux sites, les cultures sont majoritairement le blé et le maïs. De plus, le site Sud est dominé par des parcelles de petite taille en moyenne (2-4 ha), mais le site Nord est dominé par des parcelles de plus grande taille en moyenne (4-6 ha).

- **Les prairies**

Les prairies (temporaires ou permanentes) occupent la moitié de la surface du site Sud, environ le quart du site Nord.

- **Les haies**

Les deux sites sont des sites bocagers où les haies multiséculaires sont composées de chênes, châtaigniers et noisetiers. Des opérations de remembrement ont été réalisées dans le site Nord dans les années 1970. Aujourd'hui, les haies sont deux fois plus abondantes dans le site Sud (160m/ha en moyenne) que dans le site Nord (70m/ha en moyenne) (Schermann et Baudry, 2001).

- **Eléments neutres**

Les éléments neutres (Voies de communications, bâtie et réseau hydrique) occupent en moyenne 6-10 % de la surface du site Nord, 8-10 % du site Sud.

- **Bandes enherbées**

Les proportions moyennes des bandes enherbées sont faibles dans les deux sites mais elles sont plus abondantes dans le site Nord que dans le site Sud.

2.3. Sélection et description environnementale des parcelles d'échantillonnage dans les deux sites d'étude.

La densité des haies est très souvent utilisée comme mesure de l'ouverture du paysage. Cependant, même lorsque les haies sont rares, leur distribution spatiale peut fortement influencer les mouvements des organismes (Baudry *et al.*, 2000a; Le Coeur *et al.*, 2002). Or, la simple mesure de densité ne tient pas compte des différences qui peuvent exister dans la répartition spatiale des haies. Nous avons donc retenu la mesure d'ouverture du paysage, proposée par Jacques Baudry du laboratoire SAD « Paysage ».1 A partir de la carte rasterisée d'occupation du sol et d'emplacement des bois et des haies, on mesure la distance de chaque pixel à la haie la plus proche (Figure 6), en utilisant trois classes de distances (0 à 50m, 50 à 100m et plus de 100m). Ensuite pour chaque point de la carte (un point tous les 250m), le nombre de pixels de chaque classe de distance est dénombré dans des fenêtres glissantes de différentes tailles (5, 10, 25, 50, 75, 100 et 150 pixels de largeur). On obtient une matrice « fenêtres X classes » de distances sur laquelle une Analyse Factorielle des Correspondances est effectuée. En chaque point, le degré d'ouverture du paysage est mesuré par sa coordonnée sur le premier axe de cette AFC. L'ensemble des calculs est effectué avec les logiciels CHLOE™ version 3.1 et ZAZIE™ version 1.0 (Baudry *et al.*, 2006).

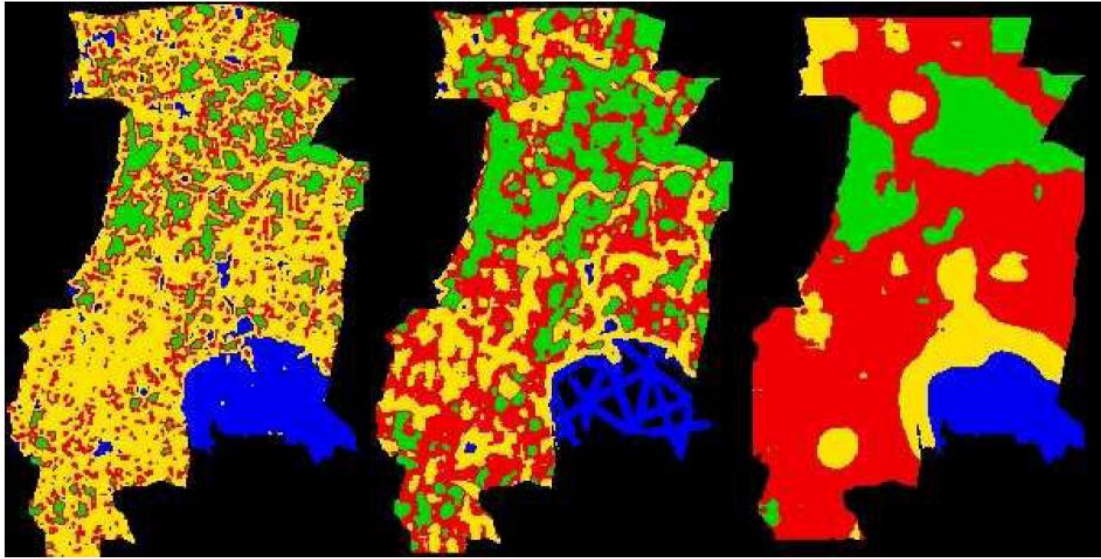


Figure 6. Cartographie des classes de distances aux haies (rouge = 0-50 m ; jaune = 50- 100 m ; vert > 100m ; bleu = zone boisée) pour la zone-atelier Pleine-Fougères, pour différentes fenêtres de différente taille (100, 250 et 1000 m).

Nous nous sommes ensuite efforcés de positionner nos parcelles d'étude de sorte à explorer l'ensemble de la gamme d'ouverture paysagère de la zone. Pour ce faire, le degré d'ouverture a été calculé dans des quadrats de 1km², en prenant un point tous les 50m. Le quadrat le plus ouvert a été sélectionné, puis la procédure a été réitérée. Parmi les quadrats ainsi sélectionnés, tous ceux présentant plus de 10% de surface bâtie ont été éliminés. A la fin, ont été obtenus vingt-quatre quadrats de 1km².

Nous avons sélectionné les parcelles centrales de chaque quadrat et avons vérifié le type d'occupation du sol. Les parcelles ne correspondant pas à nos exigences (type de culture, refus de l'agriculteur) ont été écartées et des parcelles convenables, le plus proche possible du centre de chaque quadrat ont été sélectionnées. Nous avons finalement vérifié que la distribution des parcelles se situait effectivement sur l'ensemble du gradient d'ouverture du paysage. Parmi les vingt-quatre parcelles retenus 12 blés et 12 maïs. Pour chacun des deux sites (Nord et Sud), nous avons échantillonné 6 parcelles de blé dont 3 bordées d'une bande enherbées et 6 parcelles de maïs dont 3 bordées également d'une bande enherbée

Tableau 1. Composition moyenne du paysage de l'ensemble des parcelles de blé en 2010. Les pourcentages pour chaque type d'occupation du sol sont calculés dans des fenêtres de 500 et 800 mètres de côté.

| Toutes les parcelles | Site Nord 500 m | | | Site Sud 500 m | | |
|----------------------|------------------|--------|---------|------------------|---------|---------|
| | Moy ± E.S | Min | Max | Moy ± E.S | Min | Max |
| Bois | 7,08 ± 3,30 | 0,00 | 22,76 | 7,66 ± 1,72 | 2,56 | 15,29 |
| Culture | 59,65 ± 7,20 | 37,83 | 82,27 | 39,68 ± 8,58 | 22,81 | 77,40 |
| Prairie | 25,52 ± 5,14 | 9,02 | 37,29 | 43,57 ± 7,44 | 9,60 | 58,22 |
| Eléments neutres | 7,31 ± 1,05 | 4,56 | 10,51 | 8,89 ± 1,15 | 4,57 | 12,49 |
| Bande enherbée | 0,43 ± 0,24 | 0,00 | 1,48 | 0,21 ± 0,11 | 0,00 | 0,64 |
| Haie | 3835,81 ± 795,43 | 826,07 | 6202,89 | 8089,57 ± 588,72 | 5484,50 | 9646,74 |

| Toutes les parcelles | Site Nord 800 m | | | Site Sud 800 m | | |
|----------------------|-------------------|---------|----------|--------------------|----------|----------|
| | Moy ± E.S | Min | Max | Moy ± E.S | Min | Max |
| Bois | 5,63 ± 1,95 | 0,34 | 13,68 | 11,81 ± 2,70 | 5,19 | 23,43 |
| Culture | 56,02 ± 4,78 | 40,01 | 67,17 | 33,63 ± 4,24 | 24,46 | 51,05 |
| Prairie | 27,66 ± 2,71 | 17,51 | 35,31 | 46,06 ± 5,15 | 25,16 | 60,52 |
| Eléments neutres | 10,40 ± 0,76 | 7,35 | 12,27 | 8,38 ± 0,71 | 5,40 | 10,30 |
| Bande enherbée | 0,28 ± 0,12 | 0,00 | 0,59 | 0,11 ± 0,06 | 0,00 | 0,34 |
| Haie | 9343,27 ± 1009,86 | 5485,23 | 12740,71 | 20629,21 ± 1639,44 | 13823,24 | 25704,40 |

Tableau 2. Composition moyenne du paysage de l'ensemble des parcelles de maïs en 2010. Les pourcentages pour chaque type d'occupation du sol sont calculés dans des fenêtres de 500 et 800 mètres de côté.

| Toutes les parcelles | Site Nord 500 m | | | Site Sud 500 m | | |
|----------------------|------------------|---------|---------|------------------|---------|----------|
| | Moy ± E.S | Min | Max | Moy ± E.S | Min | Max |
| Bois | 3,56 ± 1,13 | 0,22 | 7,88 | 3,93 ± 0,69 | 2,34 | 6,05 |
| Culture | 70,81 ± 2,81 | 59,74 | 77,42 | 49,49 ± 7,70 | 26,22 | 69,87 |
| Prairie | 18,65 ± 2,66 | 12,06 | 29,51 | 35,88 ± 6,70 | 16,82 | 55,93 |
| Éléments neutres | 6,67 ± 1,44 | 2,06 | 10,92 | 10,48 ± 1,36 | 7,29 | 15,23 |
| Bande enherbée | 0,31 ± 0,16 | 0,00 | 0,97 | 0,21 ± 0,05 | 0,09 | 0,38 |
| Haie | 3674,55 ± 241,55 | 2904,50 | 4679,03 | 8887,65 ± 944,05 | 6079,08 | 12524,99 |

| Toutes les parcelles | Site Nord 800 m | | | Site Sud 800 m | | |
|----------------------|------------------|---------|---------|--------------------|----------|----------|
| | Moy ± E.S | Min | Max | Moy ± E.S | Min | Max |
| Bois | 4,02 ± 1,22 | 1,14 | 8,51 | 6,25 ± 1,38 | 2,96 | 11,04 |
| Culture | 63,52 ± 4,07 | 45,51 | 74,32 | 50,34 ± 5,09 | 33,20 | 64,90 |
| Prairie | 21,96 ± 3,34 | 14,55 | 34,27 | 33,93 ± 4,85 | 18,88 | 51,14 |
| Éléments neutres | 10,21 ± 1,51 | 4,59 | 15,97 | 9,36 ± 1,84 | 4,95 | 16,12 |
| Bande enherbée | 0,29 ± 0,13 | 0,00 | 0,80 | 0,10 ± 0,03 | 0,03 | 0,22 |
| Haie | 9176,62 ± 334,53 | 7945,92 | 9847,09 | 20393,48 ± 1977,06 | 14486,86 | 25091,15 |

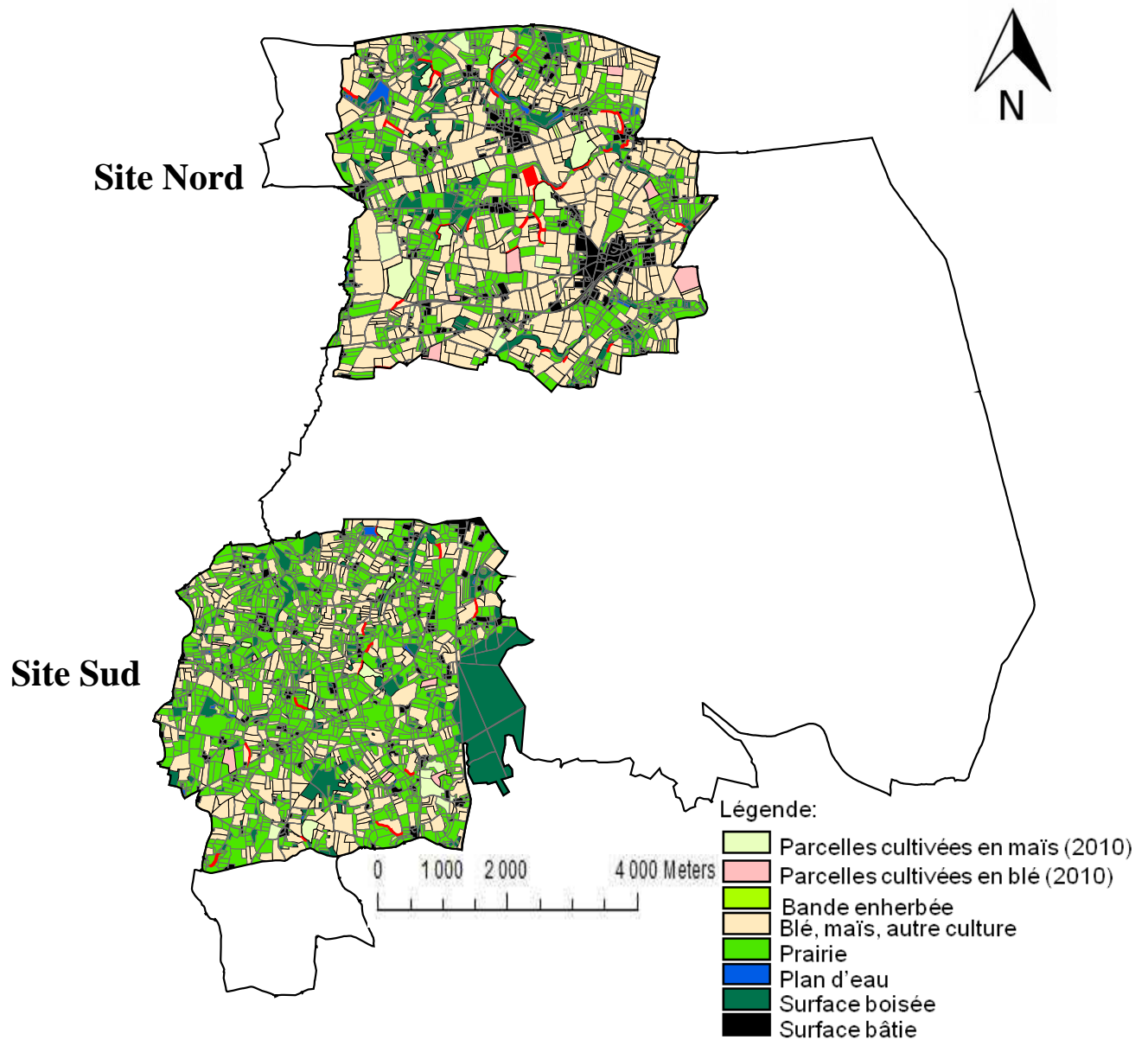


Figure 7. Carte de l'occupation du sol des sites d'études en 2010

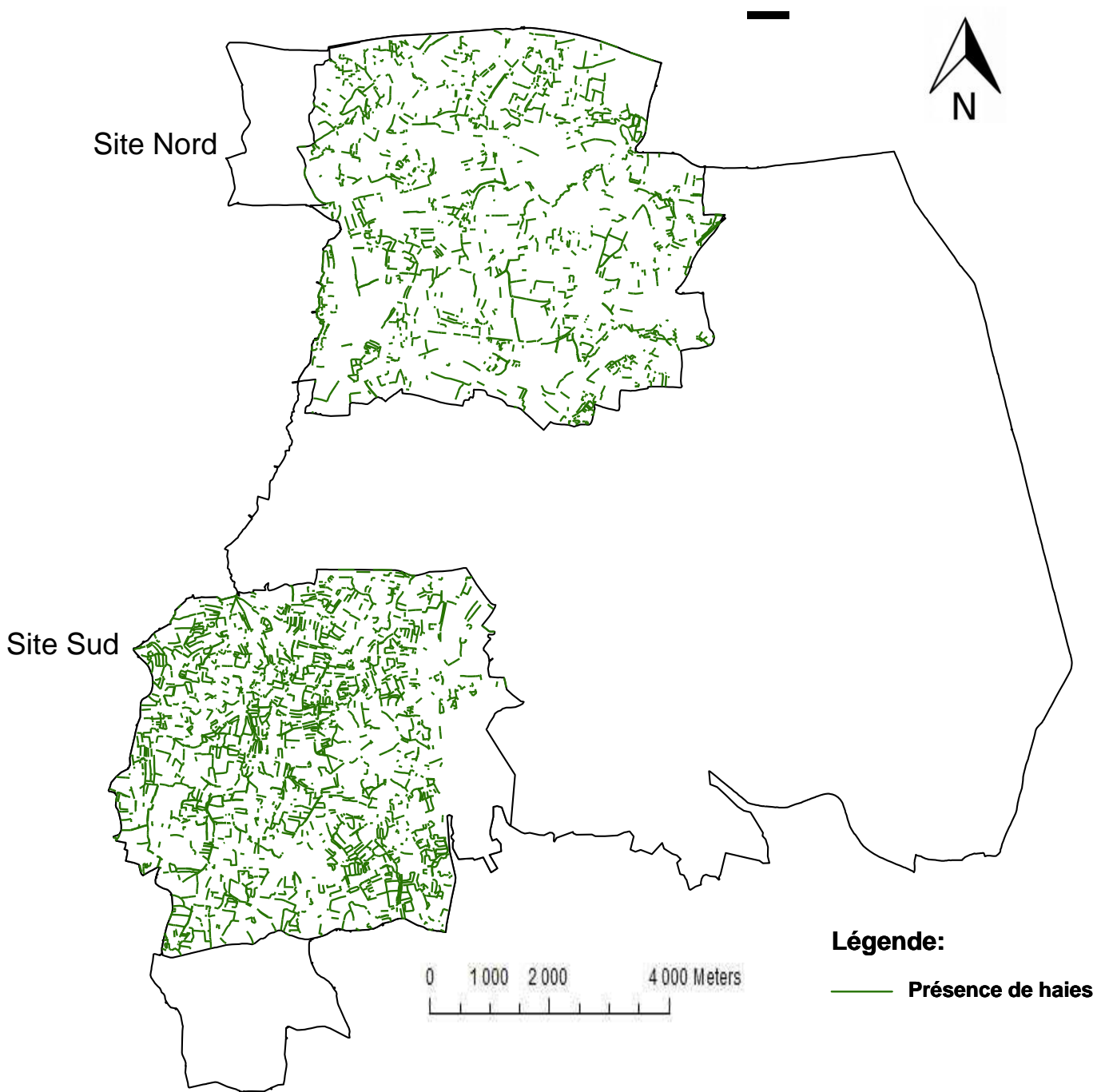


Figure 8. Carte du linéaire de haies dans les sites d'étude. Haies relevées en 2006 dans le site Sud et le site Nord.

3. Méthodes d'échantillonnage

3.1. Echantillonnage des pucerons

L'échantillonnage des pucerons s'est déroulé de mi-mai à début septembre, ce qui correspond à la période de colonisation et de reproduction des pucerons (Vialatte *et al.*, 2006). Les pucerons sont échantillonnés dans les champs de blé (Poaceae) et de maïs (Myadeae).

Le travail a été réalisé par les méthodes classiques d'échantillonnage (comptage à vue). Nous avons observé une trentaine de talles de blé (au niveau des pots pièges) choisis aléatoirement dans la parcelle. Pour des raisons d'efficacité, nous avons regardé 6 paquets de 5 talles (25 tiges dans chaque paquet), ce qui correspond à un total de 720 talles ou 150 tiges pour chaque parcelle de blé. Pour ce qui concerne les parcelles de maïs, nous avons regardé 8 plantes dans chaque paquet, ce qui correspond à un total de 48 plantes pour chaque parcelle.

Afin d'étudier l'abondance des pucerons à l'échelle de la parcelle, les données des 6 paquets de 5 talles sont sommées. Par contre pour étudier l'abondance des pucerons en fonction de la bordure, il est nécessaire d'évaluer la distance entre la bordure et les paquets considérés. Les paquets étaient pour cela géolocalisés à l'aide d'un GPS performant (Juno™ ST, logiciel ArpentGIS 4.5).

Chaque talle d'une plante de blé ou de maïs est scrupuleusement analysée, du bas vers le haut. Ainsi, chaque colonie de pucerons observée, est sujette à une description qualitative (identification spécifique, stades de développement) et quantitative (dénombrement selon les stades).

Lors des relevés, la manipulation des plantes, très délicate, sera limitée. Pour chaque colonie, nous ne retiendrons que les variables suivantes:

- La position de la colonie sur le talle : sur feuillage ou sur épi.
- La densité de la colonie : le nombre total d'individus par unité de surface.
- La composition de la colonie : il s'agit d'identifier les différents stades observés et la morphologie de dispersion. **On distingue quatre modalités : nombre d'adultes ailés et aptères ; nombre de larves avec ou sans ptérothèques (Fourreaux alaires) (Fievet *et al.*., 2007)**
- Le niveau de parasitisme de la colonie : les pucerons sont parasités ou non.

Deux passages (Plantegenest, communication personnelle) sont effectués par semaine, espacés de 2 jours pour chacun des sites. Lors de l'observation, différentes variables descriptives sont mesurées et notées tels que la température et le stade phénologique de la plante estimé selon l'échelle de Zadocks (Zadoks *et al.*, 1974). La répétition des observations sur 30 talles permettra d'estimer les densités d'aphides à l'échelle de la parcelle.

3.2. Echantillonnage des carabes

Les coléoptères carabiques, faciles à identifier, peuvent être piégés et échantillonnés à l'aide de pots-pièges posés en terre ou pièges d'interception (type Barber) (Niemelä, 1996; Koivula *et al.*, 2003). Au cours d'une année, on peut identifier des reproducteurs de printemps et des reproducteurs d'automne (Purtauf *et al.*, 2005b).

Ces pièges Barber étaient disposés aléatoirement en 6 points dans chacune des parcelles. Ils sont enfoncés dans le sol et sont constitués d'un pot en plastique (de 9.5 cm de diamètre et 11 cm de profondeur) dont les bords affleurent le niveau du sol. La pose des pièges est effectuée en creusant un trou à l'aide d'une tarière pédologique de même diamètre que les pots afin de limiter les perturbations du milieu.

Le pot est rempli à moitié par une solution conservatrice constituée par la moitié d'eau salée à 10% et par l'autre moitié d'une solution de monopropylène glycol aqueux à 50% ainsi que de quelques gouttes de liquide vaisselle afin de diminuer la tension superficielle et ainsi faciliter l'immersion des insectes.

Ce mélange assure une capture efficace, ainsi qu'une fixation et conservation des insectes. Le contenu des pièges est récolté tous les 15 jours entre mi-avril et début septembre. Cette période correspond à la période où l'on rencontre le plus d'espèces (Croci, 2007). A chaque récolte, les pots sont remplis à nouveau de solution conservatrice.

Les carabes sont isolés du reste de la faune édaphique récoltée dans les pièges et sont conservés dans des piluliers contenant de l'alcool à 70%. Par la suite, les carabes sont déterminés sous la loupe binoculaire. L'identification est réalisée selon la clé d'identification établie par Trautner et Geigenmüller (1987) et celle de Forsythe (2000).

4. Méthodes statistiques utilisées

Dans un premier temps, nous avons utilisé les Modèles Linéaires Généralisés mixtes (GLMMs) (fonction lmer du package LME4 du logiciel R), pour estimer l'association de l'abondance de pucerons avec les facteurs explicatives suivantes: présence de bandes enherbées, la distance de la bordure du champ et l'abondance des carabes prédateurs. L'impact de chaque variable a été mesuré à l'aide du Critère d'Information d'Akaike (AIC), la significativité étant mesurée par un test du χ^2 , au seuil $\alpha = 0,05$. En vue de tester l'autocorrélation spatiale des résidus de la meilleur modèle (GLMM) pour l'abondance totale des pucerons et de carabes par point d'échantillonnage, nous avons calculé l'indice I de Moran pour des paires de points connectées selon un réseau de Delaunay. La significativité des coefficients d'auto-corrélation a été testée contre l'hypothèse nulle d'absence d'arrangement spatial au seuil $\alpha = 0,05$.

Dans un deuxième temps, nous avons effectué des Modèles Linéaires Généralisés (GLM) pour mettre en relation les abondances de pucerons et carabes et les variables paysagères (prairies, bois, autres éléments (eau, bâties, routes,) et la longueur de haies en mètres) à différentes échelles (100, 300, 500 et 800 mètres). Les analyses ont été réalisées sous R 2.9.2 (R Development Core Team 2009).

En vue de tester l'autocorrélation spatiale des résidus de la meilleur modèle (GLMM) et (GLM) pour l'abondance totale des pucerons et de carabes par point et par parcelle d'échantillonnage, nous avons calculé l'indice I de Moran pour des paires de points et de parcelles connectées selon un réseau de Delaunay. La significativité des coefficients d'auto-corrélation a été testée contre l'hypothèse nulle d'absence d'arrangement spatial au seuil $\alpha = 0,05$.

En ce qui concerne les communautés des carabes, les résultats d'abondance ne suivant pas une loi normale mais une loi de Poisson, les tests pratiqués sont non paramétriques. Les tests de comparaison de moyennes ont porté sur les différences d'abondance, de richesse spécifique et d'indice de diversité de Shannon entre les deux paysages (ouvert et fermé) dans les parcelles de blé et de maïs et entre les parcelles avec une bande enherbée et celle qui n'en ont pas. Chacun des tests effectués a été un test de Wilcoxon apparié. La mesure de corrélation a servi à établir le lien entre la distance du point à la bordure la plus proche et la population de carabes, caractérisée par sa richesse spécifique. La distribution des données ne

suivant pas une loi normale, c'est la méthode de Pearson, qui a été retenue pour le test. L'ensemble du traitement statistique a été réalisé à l'aide du logiciel R 2.9.2.

Il existe plusieurs analyses multivariées possibles telles que l'analyse factorielle multiple, la méthode de co-inertie ou l'analyse des correspondances canoniques. Ainsi, une Analyse Canonique des Correspondances (ACC) et a été réalisées grâce au logiciel CANOCO dans le but d'établir une hiérarchie des variables environnementales ayant un effet significatif sur la composition des communautés.

III- ORGANISATION DU MANUSCRIT ET PROBLEMATIQUES ABORDEES :

Cette thèse est organisée en quatre chapitres. Le premier analyse comment la présence de bandes enherbées et le grain du paysage influencent la distribution spatiale des pucerons et de leurs prédateurs dans les parcelles de blé ?, le deuxième analyse sur **la même approche que pour le chapitre 3 mais dans des parcelles de maïs**, le troisième sur l'effet du contexte paysager sur l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels dans les champs cultivés, le dernière présente les résultats de l'étude de l'influence de différentes structures paysagères sur la répartition de la communauté de carabes dans un paysage agricole.

Chapitre I

Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de leurs prédateurs carabes dans les champs de blé.

L'influence du paysage sur l'abondance des populations des ravageurs et de leurs ennemis naturels commence à être scientifiquement étayée (Zaller *et al.*, 2008; Maisonhaute et Lucas, 2011). Par conséquent, la lutte biologique par conservation, la manipulation des habitats agricoles afin de favoriser les ennemis naturels des ravageurs (prédateurs, parasitoïdes et pathogènes) pourrait constituer un moyen permettant la conservation de la biodiversité des ennemis naturels et la réduction des ravageurs (Barbosa, 1998; Straub *et al.*, 2008). La plupart des études récentes sur ce sujet montrent qu'il ya une corrélation négative entre l'abondance des ennemis naturels et la complexité du paysage (Bianchi *et al.*, 2006; Östman *et al.*, 2007). Cependant, le rôle des patrons paysagers sur la distribution et la dynamique des ravageurs a reçu relativement peu d'attention (Bianchi *et al.*, 2006). Peu d'attention est également accordée aux facteurs déterminants la colonisation des cultures par les ravageurs au début de la saison, même si cela affecte la distribution subséquente des populations de ravageurs dans le champ et par conséquent les dommages causés aux cultures.

L'objectif de cette étude est de mettre en évidence les paramètres paysagers pouvant influencer l'abondance et la distribution des pucerons et de leurs principaux ennemis naturels dans des parcelles de blé.

Pour cela, nous testons les hypothèses suivantes: l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels sont négativement corrélés avec l'accroissement de la taille du grain du paysage (H1) et avec la distance à la bordure du champ (H2). Comme la taille du grain du

paysage est liée à la taille de la parcelle, nous pouvons prédire que l'abondance des pucerons et de leurs ennemis naturels diminuent avec la taille de la parcelle (H3) et augmentent avec la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage global. (H4). Ensuite, nous faisons l'hypothèse (H5) que la présence de bandes enherbées permettra de renforcer la relation mentionnée dans (H4) en augmentant la proportion des habitats semi-naturels. Enfin, nous testons l'hypothèse (H6) que l'abondance des pucerons et de leurs ennemis naturels sont positivement corrélés. Nous utilisons les carabes comme le groupe de modèles pour les ennemis naturels.

Chapitre II

Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de leurs prédateurs carabes dans les champs de maïs.

C'est la même approche que pour le chapitre I mais dans des parcelles de maïs. Dans ce chapitre, De plus, nous voudrions savoir aussi si les pucerons et leurs ennemis naturels réagissent de la même façon aux paramètres paysagers dans des parcelles de maïs et de blé. Pour cela, nous testons les mêmes hypothèses que nous avons testé dans le chapitre I.

Chapitre III

L'effet de la composition du paysage sur l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels dans les champs cultivés.

La composition du paysage, en termes de proportion relative des différents éléments est importante pour les pucerons et leurs ennemis naturels comme les carabes. En raison de leur faible capacité de dispersion, de nombreuses espèces de carabes sont très sensibles à la fragmentation du paysage et des changements dans utilisation du sol (Petit et Burel, 1998; Hollande, 2001; Keller et Largiadèr, 2003). La structure du paysage affecte également la présence et l'abondance de pucerons dans les cultures (Ricci *et al.*, 2009). Ceci s'explique car les pucerons et leurs ennemis naturels hivernent à l'extérieur des champs, en habitats semi-naturels - arbres ou graminées (Carter *et al.*, 1982; Corbit *et al.*, 1999; Pywell *et al.*, 2011). Ces habitats fournissent donc une source pour les pucerons et leurs ennemis naturels qui colonisent les champs de céréales au printemps (Winder *et al.*, 1999; Martinez *et al.*, 2005; Levie *et al.*, 2005; Bianchi *et al.*, 2006; Grez *et al.*, 2008). Par conséquent, l'effet des habitats

semi-naturels sur l'abondance de pucerons peuvent être positive et négative, en fonction du groupe qui est le plus favorisé par les habitats semi-naturels (Woodcock *et al.*, 2010; Vanbergen *et al.*, 2010; Vandewalle *et al.*, 2010).

Ici, nous nous sommes intéressés aux effets possibles des caractéristiques de l'environnement parcellaire à différentes échelles spatiales (de la bordure de la parcelle à une distance de plusieurs centaines de mètres) sur l'abondance des pucerons ainsi qu'à l'intensité de leur contrôle biologique par des ennemis naturels comme les coléoptères carabiques. Le but de cette étude est d'explorer l'importance du contexte du paysage sur l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels. Ici, nous testons l'hypothèse que l'abondance de pucerons dans le champ est influencée par la composition du paysage (soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire de leurs ennemis naturels) et que cet effet dépend de l'échelle du paysage considéré.

Chapitre IV

L'influence de différentes structures paysagères sur la répartition de la communauté de carabes dans un paysage agricole.

Dans ce contexte, de nombreux processus écologiques ont été altérés, entraînant, en même temps, une diminution voire une perte de services écosystémiques (Lewis *et al.*, 1997; Altieri, 1999). Cette perte entraîne généralement une diminution de rendements (Matson *et al.*, 1997). L'un des services majeurs, le contrôle naturel des ravageurs de cultures a été profondément détérioré par ces changements (Altieri, 1999). En effet, la perte d'habitats refuges et de sources de nourritures alternatives (haies, bois, prairies permanentes), nécessaires dans un environnement spatialement et temporellement instable, diminue le nombre d'auxiliaires de cultures (Bianchi *et al.*, 2006; Tschamntke *et al.*, 2007). Cette perte de contrôle a engendré un accroissement de la quantité de ravageurs ainsi que leurs pullulations, ayant pour effet d'augmenter l'utilisation de produits nocifs pour l'environnement.

Les coléoptères carabiques (Carabidae) constituent le groupe dominant des prédateurs invertébrés dans de nombreux écosystèmes (Lövei et Sunderland, 1996; Toft et Bilde, 2003). C'est pourquoi de nombreuses connaissances ont été accumulées sur la biologie de ces insectes (Kromp, 1999). De nombreuses espèces de carabes sont des ennemis naturels de divers ravageurs de cultures (Lövei et Sunderland, 1996; Toft et Bilde, 2003), et peuvent consommer quotidiennement des quantités de proies équivalente à leur poids (Kromp, 1999). Les carabes sont également très sensibles aux modifications de leurs habitats et aux

transformations des paysages agricoles (Tréfás et Van Lenteren, 2008) et ils sont souvent utilisés comme indicateurs des impacts de l'agriculture et des transformations des paysages sur la biodiversité (Kromp, 1999).

L'objectif de cette étude est de déterminer si les structures paysagères et la présence de bandes, peuvent jouer un rôle dans le maintien des populations de carabes afin de diminuer la pression exercée par les pucerons des céréales, en milieu bocager. Ainsi, ce travail s'attachera à identifier les différents éléments du paysage favorables aux carabes. De ce fait, la problématique centrale est :

Quelles sont les structures paysagères pouvant expliquer l'abondance, la richesse spécifique et la composition spécifique des communautés de carabes dans les parcelles agricoles d'un paysage de bocage ?

Chapitre I

**Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain
du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de
leurs prédateurs carabes dans les champs de blé**

Chapitre I : Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de leurs prédateurs carabes dans les champs de blé

L'objectif de ce chapitre est d'étudier l'effet de la présence de bandes enherbées, la distance au bord de la parcelle et l'abondance des carabes prédateurs sur l'abondance de deux espèces de pucerons (*Sitobion avenae* et *Metopolophium dirhodum*) dans les parcelles de blé dans deux paysages. Le cadre théorique et les éléments bibliographiques présentés dans l'introduction de notre travail suggèrent qu'il existe plusieurs facteurs agissant à différentes échelles spatiales qui influencent la densité du ravageur et les dégâts qu'il occasionne à l'échelle de la parcelle. Il s'agit donc d'identifier les différentes variables permettant d'expliquer l'abondance des pucerons dans les deux paysages.

Pour répondre à ces objectifs nous avons choisi d'adopter une démarche expérimentale sur 24 parcelles de blé au Sud et au Nord de la Zone Atelier Armorique (35) durant l'année 2009 et 2010. Le paysage fermé du sud est caractérisé par une très forte proportion de prairies, des parcelles de petites tailles ainsi que par une forte densité de bocage tandis que le paysage ouvert du nord présente relativement beaucoup plus de cultures de rente (céréales et maïs essentiellement), des parcelles de plus grande taille en moyenne et un maillage bocager beaucoup plus lâche. Les deux espèces de pucerons étaient plus abondantes dans le paysage fermé, ce qui peut être dû à la plus forte densité d'éléments semi-naturels. Dans les deux types de paysage, le nombre total de pucerons était corrélé négativement avec la distance à la bordure des parcelles. En effet les bords de champs sont des refuges pour les pucerons, car ils offrent une diversité de plantes hôtes plus importante. L'abondance de *M. dirhodum* a été fortement corrélée positivement avec la présence de bandes enherbées dans le paysage ouvert, mais il n'y avait pas de telles corrélations significatives pour aucune des espèces de pucerons dans le paysage fermé. L'abondance des pucerons et des carabes était négativement corrélée dans le paysage fermé et positivement dans paysage ouvert. L'abondance des carabes était plus importante dans le paysage ouvert.

Ce chapitre à été publié dans le numéro 587 de la revue Agricultural and Forest Entomology et est intitulé : ***“Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators?”***

Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators?

Authors: Diab Al hassan¹, Ewen Georgelin², Thomas Delattre¹, Françoise Burel¹, Manuel Plantegenest², Pavel Kindlmann³, Alain Butet¹

¹ CAREN-OSUR, UMR CNRS 6553 Ecobio, Université de Rennes 1, Avenue Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

² UMR INRA Agrocampus Rennes 1099 BIO3P, 65, rue de Saint Briec, CS 84215, 35042 Rennes, France.

³ Department of Biodiversity Research, Global Change Research Center AS CR, České Budějovice, and Institute of Environmental Studies, Charles University, Benátská 2, CZ-12801 Prague 2, Czech Republic.

Corresponding author: Diab Al hassan

UMR CNRS 6553 Ecobio, Université de Rennes 1, Avenue Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

Tel: +33 2 23 23 66 63; fax: +33 2 23 23 50 26

E-Mail address: dyabhasan@hotmail.com

Abstract:

1. We investigated, over the course of two years, the spatial distribution and abundance of two species of aphid (*Metopolophium dirhodum* and *Sitobion avenae*) as well as predatory species of carabid. This was undertaken in 24 wheat fields in "coarse-grain" and "fine-grain" landscapes in western France. A greater percentage of the latter landscape is covered by hedgerows and grassland and the total area there covered by fields and the average size of the fields is smaller.
2. The effects on aphid abundance of the distance from field margins, presence of grassy strips and carabid abundance were determined in both landscapes.
3. Both aphid species were more abundant in the "fine-grain" landscape, which may be due to the higher density of semi-natural elements there. In both types of landscape, the total numbers of aphids were negatively correlated with the distance from the field margin. This may be because aphids are dispersing in from overwintering sites in field margins. The abundance of *M. dirhodum* was strongly negatively correlated with the presence of grassy strips in the "coarse-grain" landscape, but there were no such significant correlations for either of the aphid species in the "fine-grain" landscape.
4. Aphid and carabid abundances were negatively correlated in the "fine-grain" and positively in "coarse-grain" landscape.
5. Our results underline the importance of semi-natural areas in agricultural landscapes in shaping the spatial distribution of aphids and carabid beetles, their natural enemies, at different spatial scales.

Keywords:

Cereal aphids; grassy strips; landscape structure; biological control; Carabidae; beneficial predators

I - Introduction

Intensification of agriculture in Europe over the past 50 years has led to a considerable increase in agricultural productivity, simplification of agricultural landscapes, drastic loss of biodiversity and degradation of ecosystem services (Krebs *et al.*, 1999; Tilman *et al.*, 2002; Ameixa & Kindlmann, 2011a). Agricultural intensification resulted in an increase in mean field size, disappearance of semi-natural habitats and dramatic increase in chemical inputs (Ameixa & Kindlmann, 2011a). Intensive use of chemicals causes concerns (Ecophyto, 2018) because of its negative effect on flora and fauna and human health (Pimentel *et al.*, 1993), but also because resistance against chemicals is often selected for in target organisms (Gullino *et al.*, 2000). It is estimated that 70% of the yield of main crops would be lost if pesticides were not used (Oerke & Dehne, 2004) and currently there are no effective alternative strategies to using pesticides (Altieri, 1999; Bianchi *et al.*, 2006; Ameixa & Kindlmann, 2011a).

It is argued that landscape structure can affect the abundance of pests and their natural enemies (Zaller *et al.*, 2008; Maisonhaute & Lucas, 2011). Therefore, conservation biological control (CBC), the manipulation of agricultural habitats in order to favour natural enemies of pests (i.e., predators, parasitoids, and pathogens), might be a promising way of both conserving natural enemy biodiversity and simultaneously reducing the abundance of pests (Barbosa, 1998; Straub *et al.*, 2008). Most of the recent studies focusing on the effect of abundance, richness or dispersal abilities of natural enemies show that they are positively correlated with landscape heterogeneity, defined by grain size or the percentage of semi-natural habitats. Grain size is hereafter considered to be the average size of patches in the landscape, patches being either fields, meadows, forest etc.). Heterogeneous landscapes are characterised by a small or fine grain size (Bianchi *et al.*, 2006; Östman *et al.*, 2007). Inversely, the role of landscape pattern in determining the dynamics and distribution of pests has received relatively little attention (Bianchi *et al.*, 2006), maybe because of problems with factoring out the effect of pesticides at large scales (Ricci *et al.*, 2009). Little attention was also paid to the factors determining the colonization of crops by pests early in the season, even though this affects subsequent pest population distribution within the field (i.e., the dependence of pest abundance on the distance from the source population at the field margin) and consequently the damage caused to crops (Kindlmann & Dixon, 1999; Houdková & Kindlmann, 2006; Das & Dixon, 2011; Dixon *et al.*, 2011).

Aphids (Hemiptera: Aphididae) are a useful model group for testing the effect of landscape pattern on pest distribution, crop colonization and dynamics, because of their economic importance. They are serious pests of cereals in temperate ecosystems (Carter *et al.*, 1982; Dixon, 1973, 1985; van Emden & Harrington, 2007; Ameixa & Kindlmann, 2011b), causing both direct damage by feeding on phloem sap and indirectly as vectors of pathogens, e.g., barley yellow dwarf virus (Carter *et al.*, 1982; Dixon, 1973, 1985; Llewellyn *et al.*, 2003). Information on their distribution in agricultural landscapes is lacking, (Gilabert *et al.*, 2009) and many aspects of their biological control remain hypothetical (Vialatte *et al.*, 2006; Frère *et al.*, 2011).

As fields are ploughed every year, aphids cannot survive there for the whole year and fields must be re-colonized from neighbouring semi-natural habitats, such as grassy strips established along the borders of fields (agri-environmental scheme; Boatman, 1994), field borders and grasslands (Gilabert *et al.*, 2009). Average field size may determine the extent to which they are colonized by aphids, because substantial areas in the middle of large fields are far from semi-natural habitats. Therefore, both the abundance of grassy strips and grain size of the landscape may strongly affect the extent and rate with which aphids colonize crops.

Both aphids and their natural enemies occur in semi-natural habitats (Carter *et al.*, 1982; Corbit *et al.*, 1999; Pywell *et al.*, 2011). Therefore, the effect of semi-natural habitats on aphid abundance may be questioned (Woodcock *et al.*, 2010, Vanbergen *et al.*, 2010, Vandewalle *et al.*, 2010) as such habitats may provide both a source of the aphids and natural enemies that colonize cereal fields (Winder *et al.*, 1999; Martinez *et al.*, 2005; Levie *et al.*, 2005; Bianchi *et al.*, 2006; Grez *et al.*, 2008). This is especially true for non-flying predators, like carabids. Carabids are polyphagous generalist predators, not solely dependent on aphids for survival, which can have an effect in the early growth phase of aphid populations (Cardina *et al.*, 1996; Wissinger, 1997; Sunderland, 2003; Grez *et al.*, 2008). The regulatory effect of carabids on aphids is still controversial and is rarely studied in the field (Symondson *et al.*, 2002, Sunderland, 2003, Ameixa & Kindlmann, 2008). Because of their poor dispersal ability, many species of carabid are very sensitive to landscape fragmentation and to changes in land use (Petit & Burel, 1998; Keller & Largiadèr, 2003).

Here we test the hypotheses that abundances of aphids and their natural enemies are negatively correlated with increasing landscape grain size (H1) and distance from field

margins (H2). As grain size is related to field size and proportion of semi-natural elements, we then predict that abundances of aphids and of their natural enemies decrease with field size (H3) and increase with proportion of semi-natural habitats within the overall landscape (H4). Then we hypothesize (H5) that presence of grassy strips will reinforce the relationship mentioned in (H4) by increasing areas of semi natural habitats. Finally, we test hypothesis (H6): the abundances of aphids and their natural enemies are positively correlated. We use carabids as the model group for natural enemies.

II - Materials and methods

II.1 - Study site

This study was conducted during 2009 and 2010 within an agricultural landscape situated in the “ZA Armorique” in the vicinity of Pleine-Fougères, which is located in the south of the Mont Saint Michel’s Bay (Brittany, Western France, 48°36'N,1°32'W). This study area is a long-term ecological research site (LTER) and includes a wide array of landscape structures, which may be divided into a "northern site" and "southern site", which are separated by a distance of 7 km (Baudry *et al.*, 2000b). The southern site is a fine-grain landscape with a complex network of hedgerows (160 m/ha) enclosing small fields and a heterogeneous landscape structure (Le Coeur *et al.*, 1997). At the northern site, agricultural intensification has led to a more homogeneous coarse-grain landscape (Baudry *et al.*, 2000a) with fewer meters of hedgerow per hectare (70 m/ha) enclosing large fields (Figure I.1). The biodiversity of these two landscapes is very different (Burel *et al.*, 1998): the proportion of grassland is greater in the southern site, while that of maize and cereal fields is greater in the northern site.

In each of these two landscapes, twelve widely separated wheat fields were chosen (on average of 1 km apart) (Figure I.1). Six of these in each landscape were next to grassy strips. The establishment of grassy strips was from 2005 onwards and a result of agri-environmental schemes, with had the objective of converting 3% of the land previously used for growing grains, oilseeds and protein crops into grassy strips. In these strips no fertilizer, pesticide or herbicide were applied and *Lolium perenne* and *Trifolium repens* were most often the dominant plants.

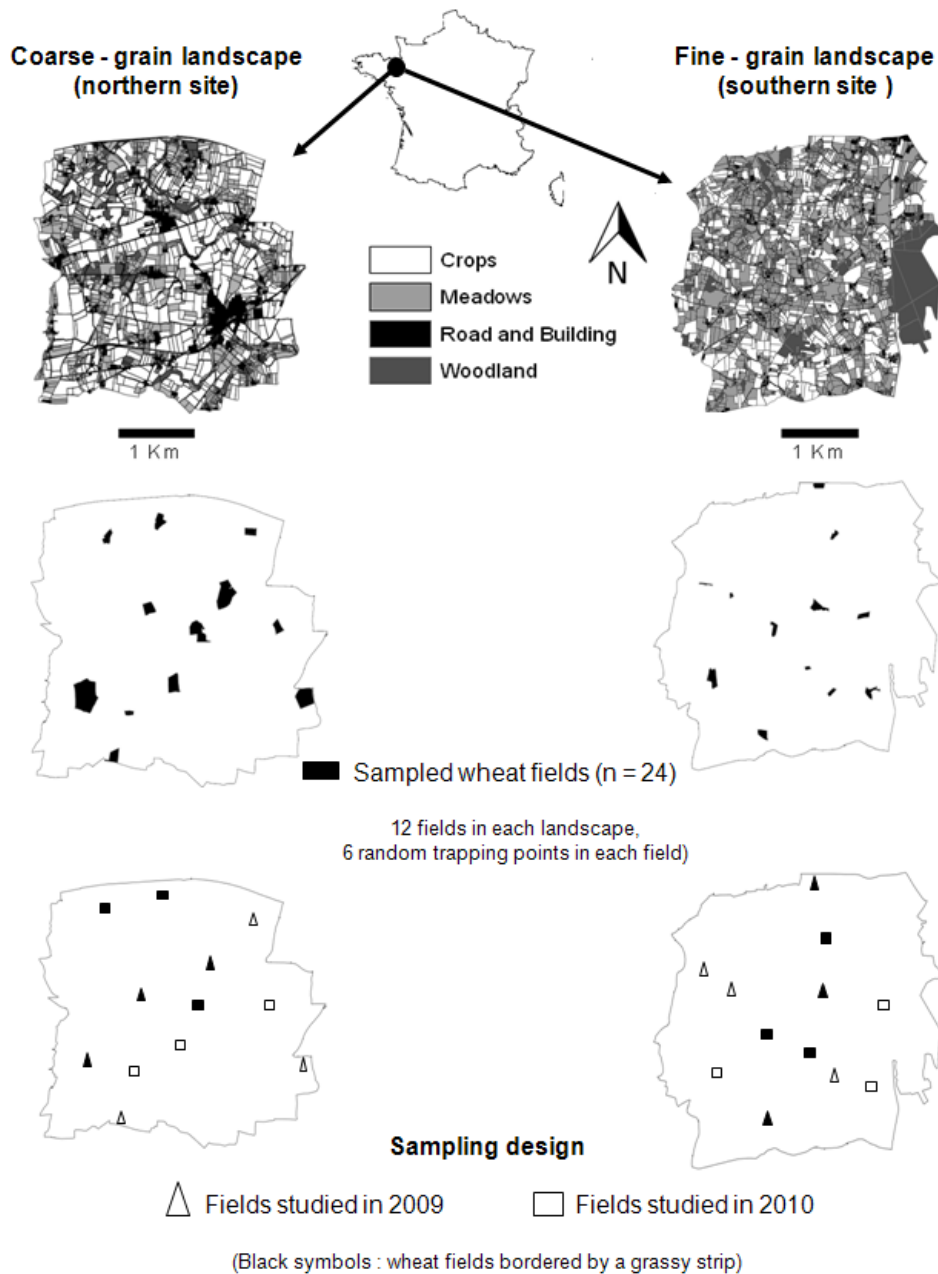


Figure I.1. Location and main characteristics of land use in the two landscapes studied. Distribution of the wheat fields sampled and the sampling design are indicated for each landscape.

II.2 - Monitoring

In each of the twenty-four wheat fields, six sampling points were randomly selected using ArcGIS software (version 9.1, ESRI) and geo-referenced using a GPS (Juno™ ST, Software ArpentGIS 4.5). The distance of each sampling point to the nearest edge of the field was calculated using ArcGIS software ® (ESRI Inc. Version 9.2).

At each of these points, the numbers of aphids present on 25 tillers were counted in 2009 and 2010, 5 times at two weekly intervals each year, between 1 May and 15 July. This period covers the time when aphids are most abundant on cereal plants.

Carabids were captured at the same sampling points, using pitfall traps (one trap per sampling point). The traps (polypropylene pots, H = 120 mm, Ø 8.5 cm) were buried in the ground and protected from rain by transparent Plexiglas plates, positioned about two inches above each trap. Each trap contained a solution of 50% salt water and 50% propylene glycol (Bouget, 2001) and was emptied when the aphids were counted. Captured carabids were stored in 70% alcohol and identified to the species level using Trautner and Geingenmüller (1987) and Forsythe (2000). Only the numbers of the 25 predominantly carnivorous species of carabids caught (Luff, 1987; Thiele, 1977; Ameixa & Kindlmann, 2008) were used in the analyses (Supplementary Material I.1 and I.2).

II.3 - Statistical Analysis

We used Generalized Linear Mixed Models (GLMMs; Breslow & Clayton, 1993), lmer function of package LME4 of Software R, to estimate the association of aphid abundance with the following explanatory factors: presence of grassy strips, distance from the field edge and abundance of predatory carabids. All data were pooled and analyses used Poisson error term and a Log link. The significance of the estimated parameters was tested using the chi-square test. In order to take into account constraints of spatial dependence in the data the fields (n=24) were considered as random factors.

We performed a model selection procedure based on the comparison of the values of the Akaike information criterion (AIC). All possible models containing all considered random factors plus any subset of explanatory factors were fitted to the data and ranked according to their AIC value from the model with the lowest AIC (Supplementary Materials I.3 and I.4). Top regression models, with the highest level of empirical support, were those within 2 AIC units of the top-supported model (Burnham & Anderson, 2002) and with informative parameters (Arnold, 2010). These models were calculated using R Software (R-Development-Core-team, 2008).

Autocorrelation is problematic for classical statistical tests like regression, which rely on independently distributed errors (Legendre, 1993), as it may lead to erroneous conclusions

regarding the significance of covariates in studies of species-environment relationships (Christman, 2008, Thornton *et al.*, 2011).

To account for this the coordinates of each sampling point in each field were obtained using ArcGIS software ® and used for subsequent tests of spatial autocorrelation between the sampling points (Thébaud *et al.*, 2006). In order to test for spatial autocorrelation of the residuals of the best model (GLMM) for total aphid and carabid abundances at the sampling point, we computed Moran's I indices for nearest-neighbour pairs of the sampling points according to the Delaunay network. The objective was to test the interdependence of the residuals of the model within each landscape. Under the hypothesis of spatial independence, the values of the residuals should be distributed at random among the locations of the coordinates of the sampling point (Thébaud *et al.*, 2006). Spatial autocorrelation was tested using Passage 2.0 software (Rosenberg, 2009). The significance of the coefficients of autocorrelation was tested against the null hypothesis of absence of a spatial arrangement ($\alpha = 0, 05$).

III - Results

We recorded a total of 40167 aphids. In Western Europe, *Sitobion avenae*, *Metopolophium dirhodum* and *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) are the three most abundant cereal aphid pests (Carter *et al.*, 1982; Hill, 1987). However, in this study, only *S. avenae* (31897 individuals) and *M. dirhodum* (8270 individuals) were found. Of these, 11566 (28%) were recorded in the coarse-grain landscape and 28601 (72%) in the fine-grain landscape. Among the 71 species of carabids caught in the study area, 25 were predatory. Their rank-abundance values in the coarse-grain landscape are plotted in Supplementary Material I.1 and those in the fine-grain landscape in Supplementary Material I.2. A total of 40966 individuals of the 25 predatory carabids species were caught: 29383 (72%) in the coarse-grain landscape and 11583 (28%) in the fine-grain landscape. The 12 most abundant species made up 99% of the total.

III.1 - Aphid abundance

The best model describing both total abundance and that of each aphid species included presence of grassy strips, distance from the field edge and abundance of predatory carabids (see AIC values of the mixed models in the two landscapes, Supplementary Material I.3).

The best models for the fine and coarse landscapes are presented in Table I.1. They show that there were significantly more aphids in the fine-grain landscape ($\chi^2 = 5.86$; $df = 1$, $P = 0.0154$) even when the two aphid species are considered separately ($\chi^2 = 4.58$; $df = 1$, $P = 0.0323$ for *S. avenae* and $\chi^2 = 3.28$; $df = 1$, $P = 0.0499$ for *M. dirhodum*, respectively).

In the coarse-grain landscape, only one significant correlation was found: *M. dirhodum* abundance was positively correlated with absence of grassy strips ($\chi^2 = 3.91$; $df = 1$, $P = 0.0443$). The total aphid abundance was significantly negatively correlated with distance from the field margin ($\chi^2 = 446.17$; $df = 1$, $P < 0.0001$), as was that of *S. avenae* ($\chi^2 = 531.79$; $df = 1$, $P < 0.0001$) and *M. dirhodum* ($\chi^2 = 20.73$; $df = 1$, $P < 0.0001$). The abundance of carabids was positively correlated with total aphid abundance ($\chi^2 = 258.84$; $df = 1$, $P < 0.0001$) and with that of *S. avenae* ($\chi^2 = 152.25$; $df = 1$, $P < 0.0001$) and *M. dirhodum* ($\chi^2 = 87.68$; $df = 1$, $P < 0.0001$).

In the fine-grain landscape, no association was detected between total aphid abundance and the presence of grassy strips ($\chi^2 = 0.03$; $df = 1$, $P = 0.8592$). Total aphid abundance was negatively correlated with the distance from the field edge ($\chi^2 = 1181.50$; $df = 1$, $P < 0.0001$), as was that of *Sitobion avenae* ($\chi^2 = 1355.60$; $df = 1$, $P < 0.0001$) and *M. dirhodum* ($\chi^2 = 10.23$; $df = 1$, $P = 0.0014$). In this fine-grain landscape, only the negative correlations between total aphid ($\chi^2 = 474.14$; $df = 1$, $P < 0.0001$) and *S. avenae* abundance ($\chi^2 = 649.85$; $df = 1$, $P < 0.0001$), and abundance of predatory carabids were significant. No such relationship was detected for *M. dirhodum* ($\chi^2 = 1.67$; $df = 1$, $P = 0.1955$).

Table I.1. Generalized Linear Mixed Model including both biotic and abiotic factors describing total and species abundances of aphids. Results include coarse-grain and fine-grain landscapes. df: degrees of freedom, β : estimate of regression coefficient, SE: standard error, χ^2 = test value, P = significance of β . All sp.: Total aphid abundance; *S.a.*: *Sitobion avenae* abundance; *M.d.*: *Metopolophium dirhodum* abundance.

| | df | | | β | | | SE | | | χ^2 | | | P | | |
|------------------------------------------------------------|---------|-------------|-------------|---------|-------------|-------------|---------|-------------|-------------|----------|-------------|-------------|----------|-------------|-------------|
| | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> |
| Coarse-grain and fine-grain landscapes (n = 24) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Effect of site | 1 | 1 | 1 | 0.780 | 0.832 | 0.799 | 0.237 | 0.271 | 0.234 | 5.86 | 4.58 | 3.28 | 0.0154 | 0.0323 | 0.0499 |
| Coarse-grain landscape (n = 12) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Fields without grassy strip | 1 | 1 | 1 | 0.470 | 0.395 | 0.718 | 0.309 | 0.357 | 0.324 | 2.09 | 1.17 | 3.91 | 0.1476 | 0.2802 | 0.0443 |
| Distance to the field edge | 1 | 1 | 1 | -0.130 | -0.160 | -0.003 | 0.057 | 0.061 | 0.007 | 446.17 | 531.79 | 20.73 | < 0.0001 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| Abundance of predatory carabids | 1 | 1 | 1 | 0.290 | 0.250 | 0.316 | 0.017 | 0.020 | 0.034 | 258.84 | 152.25 | 87.68 | < 0.0001 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| Fine-grain landscape (n = 12) | | | | | | | | | | | | | | | |
| Fields without grassy strip | 1 | 1 | 1 | 0.083 | 0.028 | 0.048 | 0.472 | 0.568 | 0.423 | 0.03 | 0.01 | 0.02 | 0.8592 | 0.9602 | 0.8819 |
| Distance to the field edge | 1 | 1 | 1 | -0.188 | -0.119 | -0.492 | 0.051 | 0.056 | 0.009 | 1181.50 | 1355.60 | 10.23 | < 0.0001 | < 0.0001 | 0.0014 |
| Abundance of predatory carabids | 1 | 1 | 1 | -0.350 | -0.455 | -0.049 | 0.015 | 0.017 | 0.045 | 474.14 | 649.85 | 1.67 | < 0.0001 | < 0.0001 | 0.1955 |

III.2 - Spatial autocorrelation of residuals from model predictions in aphid numbers

The analysis revealed no spatial autocorrelation for the model residuals (GLMM) of total aphid abundance at the level of the 36 sampling points at each landscape site, in each of the landscapes and each year (within landscape, between the residuals of sampling points; aphids in 2009: fine-grain landscape, $I = 0.007$, $P = 0.47$; coarse-grain landscape: $I = -0.19$, $P = 0.05$; aphids in 2010: fine-grain landscape, $I = -0.085$, $P = 0.52$; coarse-grain landscape: $I = 0.03$, $P = 0.52$). This means that the residuals exhibit no spatial structure and the sampling points can be considered as independent spatial replicates.

III.3 - Carabid abundance

The best model describing the abundance of predatory carabids included presence of grassy strip and distance from the field edge (see AIC values of the mixed models in the two landscapes, Supplementary Material I.4).

Significantly fewer predatory carabids were caught in the fine-grain than in the coarse-grained landscape ($\chi^2 = 9.61$; $df = 1$, $P = 0.0019$; Table I.2). In the coarse-grain landscape, no association between carabid abundance and the presence of grassy strips was detected ($\chi^2 = 0.09$; $df = 1$, $P = 0.9225$) and there was a significant positive correlation between the total abundance of predatory carabids and distance from the field margin ($\chi^2 = 315.21$; $df = 1$, $P < 0.0001$). In the fine-grained landscape, the abundance of carabids was significantly higher in fields without grassy strips ($\chi^2 = 6.16$; $df = 1$, $P = 0.0131$) and there was a significant positive correlation between the total abundance of predatory carabids and distance from the field margin ($\chi^2 = 42.43$; $df = 1$, $P < 0.0001$).

Table I.2: Generalized Linear Mixed Model including selected biotic and abiotic factors describing abundance of predatory carabids. Results include coarse-grain and fine-grain landscapes. df: degrees of freedom, β : estimate of regression coefficient; SE: standard error, χ^2 = test value, P = significance of β .

| | df | β | SE | χ^2 | P |
|-----------------------------------------------|----|-----------|----------|----------|----------|
| Coarse-grain and fine-grain landscapes | | | | | |
| (n = 24) | | | | | |
| Effect of site | 1 | -8.59e-01 | 2.23e-01 | 9.61 | 0.0019 |
| Coarse-grain landscape | | | | | |
| (n = 12) | | | | | |
| Fields without grassy strip | 1 | -3.70e-02 | 3.77e-01 | 0.09 | 0.9225 |
| Distance to the field edge | 1 | 4.35e-01 | 2.40e-02 | 315.21 | < 0.0001 |
| Fine-grain landscape | | | | | |
| (n = 12) | | | | | |
| Fields without grassy strip | 1 | 5.01e-01 | 1.94e-01 | 6.16 | 0.0131 |
| Distance to the field edge | 1 | 8.04e-05 | 4.28e-03 | 42.43 | < 0.0001 |

III.4 - Spatial autocorrelation of residuals from model predictions in carabid numbers

The analysis revealed no spatial autocorrelations in the residuals of the model (GLMM) for carabid abundance at the level of the 36 sampling points within each landscape, in each of the landscapes and for each year (within landscape, between the residuals of sampling points; carabids in 2009: fine-grain landscape, $I = -0.08$, $P = 0.50$; coarse-grain landscape: $I = -0.08$, $P = 0.57$; carabids in 2010: fine-grain landscape, $I = 0.05$, $P = 0.37$; coarse-grain landscape: $I = -0.24$, $P = 0.05$). This means that the residuals exhibit no spatial structure and the sampling points can be considered as independent spatial replicates.

III.5 - Numbers of aphids and carabids in the two landscapes

The numbers of aphids and carabids fluctuated following a similar temporal pattern within the two landscapes for both years of the study. The two species of aphids were generally most abundant around mid June and decreased rapidly during summer (Figure I.2a). Carabids were most abundant around the end of May and decreased moderately during the summer (Figure I.2b). There was a significant difference in the overall abundance of aphids in 2009 ($\chi^2 = 199.17$; $df = 4$; $P < 0.001$) and 2010 ($\chi^2 = 62.18$; $df = 4$; $P < 0.001$), and of carabids in 2009 ($\chi^2 = 721.04$; $df = 4$; $P < 0.001$) and 2010 ($\chi^2 = 208.28$; $df = 4$; $P < 0.001$) in the two landscapes. There were similar patterns in the fluctuations in aphid and carabid abundances in the two landscapes in the two years (Figure I.2a and I.2b).

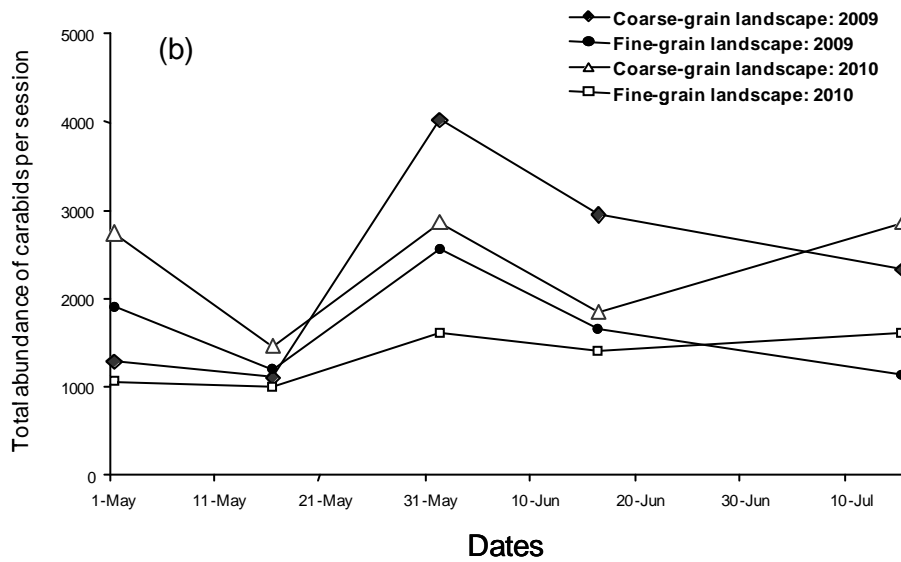
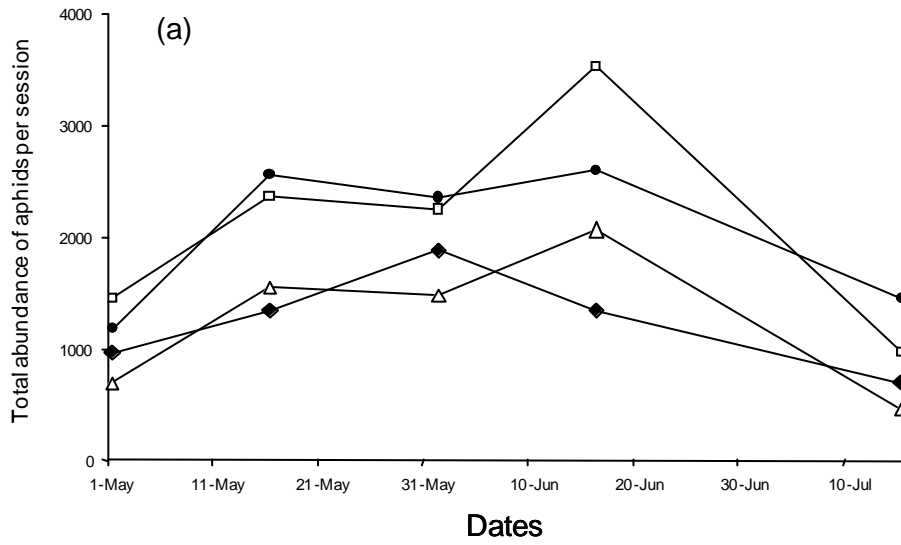


Figure I.2. Temporal changes in total aphid (a) and carabid (b) abundance in the coarse- and fine-grained landscapes.

IV - Discussion

IV.1 - Fine-grain vs. coarse grain landscapes

Our results indicate a significant link between landscape grain size (a measure of heterogeneity) and both the overall abundance of cereal aphids and carabids, as well as a correlation between these two. Bianchi *et al.* (2006) suggest that aphids are more abundant in complex (fine-grain in our sense) landscapes. This is supported by our results and supports our first hypothesis that aphid numbers are positively correlated with landscape heterogeneity. In more heterogeneous, fine-grain landscapes, the proportion of semi-natural, uncultivated habitats (grasslands, woods, hedgerows) is higher, with a greater level of connectedness in terms of the network of hedgerows (Le Coeur *et al.*, 1997; Burel *et al.*, 1998; Delattre *et al.*, 2011). This is consistent with our fourth hypothesis that aphid abundance increases with proportion of semi-natural habitats within the overall landscape. In general, semi-natural habitats are more stable and so provide refuges for aphids from human disturbances (e.g., pesticides) and hibernation sites from which they can colonize crops in spring (Dixon, 1973, 1985; Carter *et al.*, 1982). Thus semi-natural habitats are sources and cereals sinks in aphid source-sink dynamics, as suggested by Dunning *et al.* (1992) and Dias (1996).

Landscape structure can influence both the species composition (Millán de la Peña *et al.*, 2003) and movement of individuals in carabid communities (Morales *et al.*, 2005). In our study, there were significantly fewer predatory carabids in the fine-grain than in the coarse-grain landscape, contrary to hypothesis (H1). This difference was mainly determined by differences in the abundance of the two dominant species: *Poecilus cupreus* and *Pterostichus melanarius* (Supplementary Materials I.1 and I.2), which made up 71% of all the carabids captured. These species are typical of fields (Thiele, 1977; Kromp, 1999; Ameixa & Kindlmann, 2008), are adapted to living in open plains (Diwo & Rougon, 2004) and hedgerows can act as a barrier to their movement (Mauremooto *et al.*, 1995). There is a lower proportion of fields and larger proportion of hedgerows in the fine-grain than in the coarse-grain landscape, which explains the lower abundance of *P. cupreus* and *P. melanarius* (consequently the lower total carabid abundance) in the fine-grain landscape.

Earlier studies on the relationships between carabid abundance and landscape suggest that a landscape consisting of small fields and with a high proportion of the area covered by hedgerows and banks is a more favourable habitat for carabids (Holland & Luff, 2000; Diwo

& Rougon, 2004), which in the context of this study means that a fine-grain landscape should host more carabids (Jeanneret *et al.*, 2003a). Our results indicate that the proportion covered by fields, which affects the abundance of the dominant carabid species, should also be considered.

Abundance of predators is often correlated with that of aphids (Winder *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2004). One would expect a positive relationship (positive numerical response – hypothesis H6), as carabids, like other aphid predators, aggregate where aphids are abundant (Monsrud & Toft, 1999). In our study, total aphid and carabid abundances were always significantly correlated: positively in the coarse-grain landscape (which supports H6) and negatively in the fine-grain landscape (which contradicts H6). Winder *et al.* (2001) found a positive relationship between abundance of *P. melanarius* and two cereal aphid species (*S. avenae* and *M. dirhodum*) in open plains. Our coarse-grain landscape is characterized by large fields. Therefore, field size might play a role (hypothesis H3): the above-mentioned positive numerical response may be overshadowed by other factors when fields are small. Intra-guild predation between carabids and other aphid predators and/or parasites could also be a factor (Snyder & Ives, 2001; Lang, 2003). However, in the absence of good data for all the species involved, it is not possible to even speculate why this is the case.

It is important to say here that the positive correlation between aphids and carabids does not necessarily indicate that carabids regulate aphid abundance. Correlative studies do not demonstrate a causal regulatory effect of carabids on aphids *in situ*. They suggest, however, that the effect of these predators on aphid abundance needs to be checked. Our results show that this regulatory effect, if it exists, may vary considerably depending on the landscape.

IV.2 - Aphid distribution within a field

The existing literature on the distribution of aphids within a field is rather poor and contradictory. Aphids are sometimes most abundant close to field margins, which accords with hypothesis H2 (Winder *et al.*, 1999; Martinez *et al.*, 2005), sometimes in the centre of a field (Ruggle & Holst, 1995; Fievet *et al.*, 2007) and sometimes there is no spatial structure in their distribution (Winder *et al.*, 2005). Our data support hypothesis H2.

There are several explanations of these patterns. Winder *et al.* (1999) and Martinez *et al.* (2005) suggest that field edges may act as a source of the spring colonization of fields by

aphids and as a consequence there is an abundance of aphids close to field margins, especially early in the season. However, Vialatte *et al.* (2005) have shown that there is an important genetic differentiation between aphid populations living in fields and those living at the edge of fields, which supports the idea that the colonization of fields from local sources is very weak. Thus, it is still unknown whether field edges are the main source habitat for the colonization of fields.

IV.3 - Carabid distribution within a field

Anjum-Zubair *et al.* (2010) report that predatory carabids, especially the dominant species (*P. cupreus*, *P. melanarius*, *Anchomenus dorsalis* and *Agonum muelleri*) are generally more abundant in the centres than at the margins of fields. They hypothesize that this may be because of predator avoidance and/or higher prey density in field centres. In our study, aphids were always less abundant in the centres than close to the margins of fields, but there were more carabids in the centres of fields in both types of landscape. Thus, hypothesis H2 was only partially supported by our data. This, together with the lack of a positive relationship between aphid and carabid abundance, speaks against the Anjum-Zubair *et al.*'s (2010) explanation that the higher numbers of carabids in the centres of fields is a response to the higher numbers of prey there. One aspect that should also be taken into account is that the field margins are sites for reproduction and hibernation of many animals (birds, mammals), which may account for the low abundance of carabids in field margins. There are high densities of arthropod predators, such as wolf spiders, in field margins that may also feed on carabids (Lang, 2003).

The high abundance of *P. cupreus* in centres of fields was especially unexpected, because its activity-density in arable crops was previously found to benefit from sown wildflower areas (Lys *et al.*, 1994) and hedgerows (Coombes & Sotherton, 1986; Wallin, 1987; Thomas, 1990; Lys & Nentwig, 1992).

IV.4 - Effect of grassy strips

Grassy strips have been set in agricultural landscapes many years ago, but their ecological role is still not fully understood (Marshall & Moonen, 2002). Undoubtedly, they play an important role in increasing the amount of semi-permanent and semi-natural habitat in the landscape, thereby favouring beneficial species. They may thus partly compensate for the loss of semi-natural habitats and ameliorate the negative effects of the intensification of

agriculture (Woodcock *et al.*, 2010). Interestingly, grassy strips were originally proposed as a means of protecting the water supply from contamination with agricultural inputs (Delattre *et al.*, 2011).

The only correlation between aphid abundance and the presence grassy strips was a negative one for *M. dirhodum* in the coarse-grain landscape. Therefore, our fifth hypothesis that presence of grassy strips will reinforce the effect of landscape heterogeneity by increasing areas of semi natural habitats was not supported by our data. Maybe the effect was stronger there, because grassy strips increase the amount of semi-natural habitat much more in coarse-grain than in fine-grain landscapes. It is not possible, however, to draw any conclusions based on the meagre results presented here, but we can compare our results with those of other studies. Marshall *et al.* (2006) did not detect any response of carabids to grassy strips, while some other authors claim that carabids are more active and more abundant in fields bordered by grassy margins (Varchola & Dunn, 2001; Collins *et al.*, 2002; Hof & Bright, 2010; Pywell *et al.*, 2011).

V - Conclusion

The distribution and abundance of aphids and carabids varies considerably depending on landscape structure and composition. Density of semi-natural elements and especially average field size were important factors. These two factors may play a role as refuge habitat or as barriers for dispersal leading to varying distributions and complex relationships between aphids and their predators. The relationship between the distribution of carabids and that of aphids depends on the type of landscape. Landscape context should therefore be given more prominence in future studies on aphids and their relationships with their predators. For aphid abundance, the presence of grassy strips is less important. The distribution of carabids is sometimes, but not always correlated with that of aphids, so their biocontrol potential is probably not large.

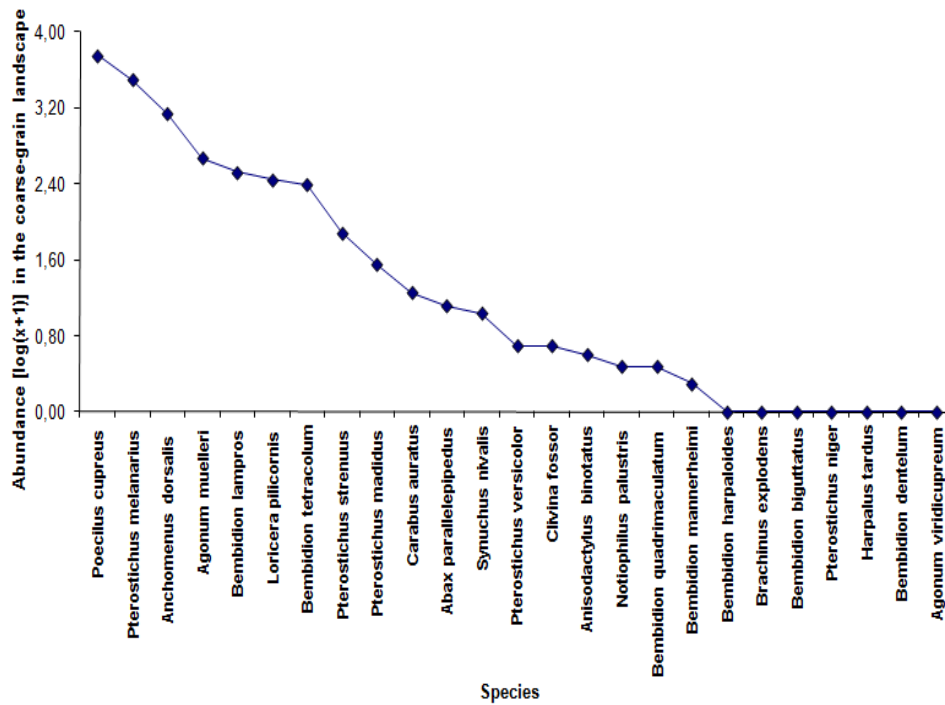
Semi-natural elements in the landscape favor pests but not their natural enemies. In heterogeneous landscapes, abundance of field carabid species seems to be impeded by the presence of a dense hedgerow network. However, aphid outbreaks seem also to be impeded here, because scattered cereal fields. In more intensively cultivated landscapes, where fields are large and the dominant part of the landscape, field carabid species develop large populations that are able to affect aphid populations.

Acknowledgements

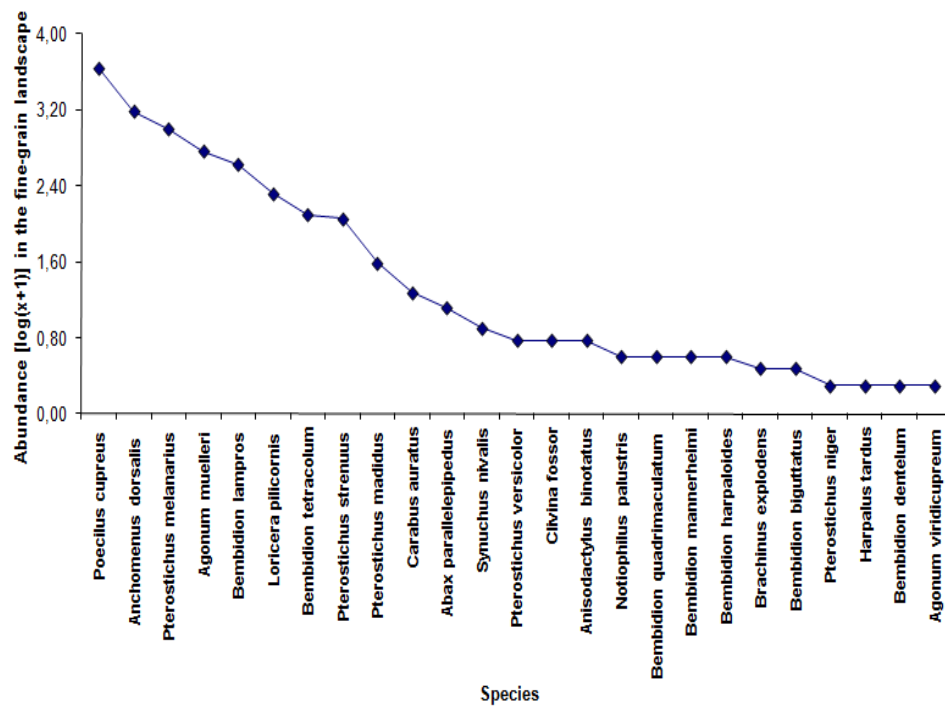
This study was funded by a grant from the ANR “Landscaphid” (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05) for the LTER “Armorique” study area and two grants to PK: VOL/11/E036 of the GA CR, CZ.1.05/1.1.00/02.0073 of the MSMT. Diab Al hassan obtained a PhD fellowship from the Syrian Minister of Higher Education. We thank Tony Dixon for reviewing and improvement of English, Noémie Guillaud, Jessica Thevenot, Yann Rantier, Olivier Jambon and Jean Sébastien Pierre who contributed to field work, data collection and/or data analysis. This paper is a contribution of the research team UMR CNRS 6553 ECOBIO, CAREN-OSUR, Rennes.

Annexes de chapitre I:

Supplementary Material I.1. Rank-abundance diagram of the 25 predatory species of carabids caught in the coarse-grain landscape.



Supplementary Material I.2. Rank-abundance diagram of the 25 predatory species of carabids caught in the fine-grain landscape



Supplementary Material I.3. Comparison of AIC (Akaike Information Criterion) values of all possible combinations of the mixed models for total and aphid species abundances in the two landscapes. All sp.: Total aphid abundance; *S.a.*: *Sitobion avenae* abundance; *M.d.*: *Metopolophium dirhodum* abundance. Best models are in bold.

| Landscape sites | Grassy strip | Distance | Carabids | Interaction grassy strips /carabids | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> |
|--------------------------------------------------------|--------------|----------|----------|-------------------------------------|---------------|---------------|---------------|
| Coarse-grain and fine-grain landscapes (n = 24) | | | | | | | |
| Model 1 | × | | | | 726.20 | 702.70 | 671.30 |
| Null model | | | | | 833.20 | 808.60 | 678.70 |
| Coarse-grain landscape (n = 12) | | | | | | | |
| Model1 | × | × | × | | 388.80 | 360.41 | 304.58 |
| Model 2 | × | × | × | × | 391.35 | 369.10 | 308.30 |
| Model 3 | × | × | | | 391.35 | 369.31 | 309.06 |
| Model 4 | × | × | | × | 391.35 | 369.31 | 309.06 |
| Model 5 | | × | | × | 394.39 | 371.49 | 315.67 |
| Model 6 | | × | × | × | 394.39 | 371.49 | 315.67 |
| Model 7 | × | | | × | 394.39 | 371.49 | 315.67 |
| Model 8 | × | | × | × | 401.69 | 385.74 | 307.42 |
| Model 9 | | × | × | | 401.69 | 385.74 | 307.42 |
| Model 10 | × | | × | | 401.69 | 385.74 | 307.42 |
| Model 11 | | | × | × | 401.69 | 385.74 | 307.42 |
| Null model | | | | | 402.91 | 385.82 | 314.87 |
| Fine-grain landscape (n = 12) | | | | | | | |
| Model1 | × | × | × | | 421.23 | 419.23 | 360.53 |
| Model 2 | × | × | × | × | 424.50 | 423.70 | 362.10 |
| Model 3 | | × | | × | 425.82 | 421.87 | 362.76 |
| Model 4 | | × | × | × | 425.82 | 421.87 | 362.76 |
| Model 5 | | × | × | | 426.94 | 422.69 | 364.76 |
| Model 6 | × | | × | × | 426.94 | 422.69 | 364.76 |
| Model 7 | × | | | × | 426.94 | 422.69 | 364.76 |
| Model 8 | × | × | × | | 426.94 | 422.69 | 364.76 |
| Model 9 | × | | | × | 426.94 | 422.68 | 364.76 |
| Model 10 | × | × | | | 426.94 | 422.68 | 364.76 |
| Model 11 | | | × | × | 427.54 | 423.71 | 364.51 |
| Null model | | | | | 470.50 | 440.80 | 365.70 |

Supplementary Material I.4. Comparison of AIC (Akaike Information Criterion) values of all possible combinations of the mixed models for predatory carabids in the two landscapes. Best models are in bold.

| Landscape sites | Grassy strip | Distance | predatory carabids(AIC) |
|--------------------------------------------------------|---------------------|-----------------|--------------------------------|
| Coarse-grain and fine-grain landscapes (n = 24) | | | |
| Model 1 | × | | 619.50 |
| Null model | | | 729.00 |
| Coarse-grain landscape (n = 12) | | | |
| Model 1 | | × | 372.70 |
| Model 2 | | × | 376.71 |
| Model 3 | × | | 382.88 |
| Null model | | | 380.90 |
| Fine-grain landscape (n = 12) | | | |
| Model 1 | | × | 376.70 |
| Model 2 | | × | 378.71 |
| Model 3 | × | | 382.88 |
| Null model | | | 395.90 |

Chapitre II

**Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain
du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de
leurs prédateurs carabes dans les champs de maïs**

Rôle de la présence de bandes enherbées et du grain du paysage sur la distribution spatiale des pucerons et de leurs prédateurs carabes dans les champs de maïs

I - INTRODUCTION GÉNÉRALE DU CHAPITRE

En Europe les paysages agricoles recouvrent jusqu'à 75% des territoires (Burel, 2007). La conservation de la biodiversité ne peut donc plus se faire sans la prise en compte des agrosystèmes. L'intensification agricole a causé une diminution en surface de nombreux espaces semi-naturels d'intérêt à forte valeur écologique paysagère et culturelle, mais certaines zones, comme le bocage breton, sont des sources de biodiversité importantes (Le Coeur *et al.*, 2002).

La trame verte formée par le paysage bocager, et plus particulièrement par le réseau de bordures de champs, est source d'une grande biodiversité faunistique et floristique. On y rencontre notamment de très nombreuses communautés d'insectes en raison de la diversité des habitats (champs, forêts, haies, lisières, ourlets....) (Baudry *et al.*, 1998; Meek *et al.*, 2002). Les colonies de pucerons y sont particulièrement abondantes (Roschewitz *et al.*, 2005; Rand et Tschamntke, 2007).

Dans la littérature il est couramment admis qu'il existe un processus de colonisation des parcelles par les pucerons et les auxiliaires depuis les bordures, et il a été démontré que les prédateurs migrent de façon cyclique entre les habitats cultivés et non cultivés (Coombes et Sotherton, 1986; Wissinger, 1997). Certaines études ont ainsi montré que les changements d'usages des terres ont un impact sur la régulation des insectes phytophages, ravageurs des cultures. L'intérêt à porter à l'ensemble de la mosaïque paysagère est majeur (Landis *et al.*, 2000; Gurr *et al.*, 2004; Dauber *et al.*, 2005; Sarthou *et al.*, 2005). L'importance de l'effet de la structure paysagère sur l'abondance est directement en relation avec la capacité des espèces à se disperser (Dunning *et al.*, 1992; Fahrig et Merriam, 1994). Ainsi, des populations d'espèces aux capacités de dispersion différentes seront affectées différemment par un changement dans la structure du paysage. Les pucerons et leurs ennemis naturels ont un cycle de vie requérant l'accès à et la disponibilité de plusieurs types d'habitats pour leur survie et leur reproduction (Elliott *et al.*, 2002; Fournier et Loreau, 2002). Et ces besoins (accès aux ressources ou aux hôtes) varient selon les saisons (Hodek et Honek, 1996; Bommarco *et al.*, 2007). Ainsi, la composition du paysage (quantité d'habitats, fragmentation) est en lien direct avec la diversité et l'abondance du complexe d'ennemis naturels (Pickett et Bugg, 1998;

Landis *et al.*, 2000; Bianchi *et al.*, 2005; Grez et Zaviezo, 2006; Grez *et al.*, 2008), et cela car différents types d'habitats favorisent différents types d'ennemis naturels (Bianchi *et al.*, 2006).

L'objectif de cette étude est de mettre en évidence les paramètres paysagers pouvant influencer l'abondance et la distribution des pucerons et de leurs principaux ennemis naturels dans des parcelles de maïs. **(C'est la même approche que pour le chapitre I mais dans des parcelles de maïs)**. De plus, nous voudrions savoir aussi si les pucerons et leurs ennemis naturels réagissent de la même façon aux paramètres paysagers dans des parcelles de maïs et de blé. Pour cela, nous testons les mêmes hypothèses que nous avons testé dans le chapitre I. Les hypothèses étaient les suivantes : l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels sont négativement corrélés avec l'accroissement de la taille du grain du paysage (H1) et avec la distance à la bordure du champ (H2). Comme la taille du grain du paysage est liée à la taille de la parcelle et à la proportion d'éléments semi-naturels, nous pouvons prédire que l'abondance des pucerons et de leurs ennemis naturels diminuent avec la taille de la parcelle (H3) et augmentent avec la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage global. (H4). Ensuite, nous faisons l'hypothèse (H5) que la présence de bandes enherbées permettra de renforcer la relation mentionnée dans (H4) en augmentant la proportion des habitats semi-naturels. Enfin, nous testons l'hypothèse (H6) que l'abondance des pucerons et de leurs ennemis naturels sont positivement corrélés. Nous utilisons les carabes comme le groupe de modèles pour les ennemis naturels.

II - Matériels et méthodes

II.1 - Le site d'étude : la zone atelier Armorique

Le site d'étude est la zone atelier Armorique (48°36' N, 1°32'W) située au nord-est de l'Ille-et-Vilaine, en Bretagne. Depuis 1993, des travaux de recherches intégrant sciences sociales et sciences de la nature y sont menées par les chercheurs de l'OSUR de Rennes. Les objectifs principaux de ce site de recherche sont d'étudier sur le long terme les relations entre les dynamiques de l'agriculture, du paysage et de la biodiversité (voir l'introduction générale: partie Matériels et Méthodes). Nous avons travaillé dans deux types de paysages agricoles contrastés. Dans chacun de ces deux paysages, douze parcelles de maïs largement séparées ont été choisies (en moyenne de 1 km de distance) (Figure II.1). Six d'entre elles dans chaque type de paysage étaient bordées d'une bande enherbée.

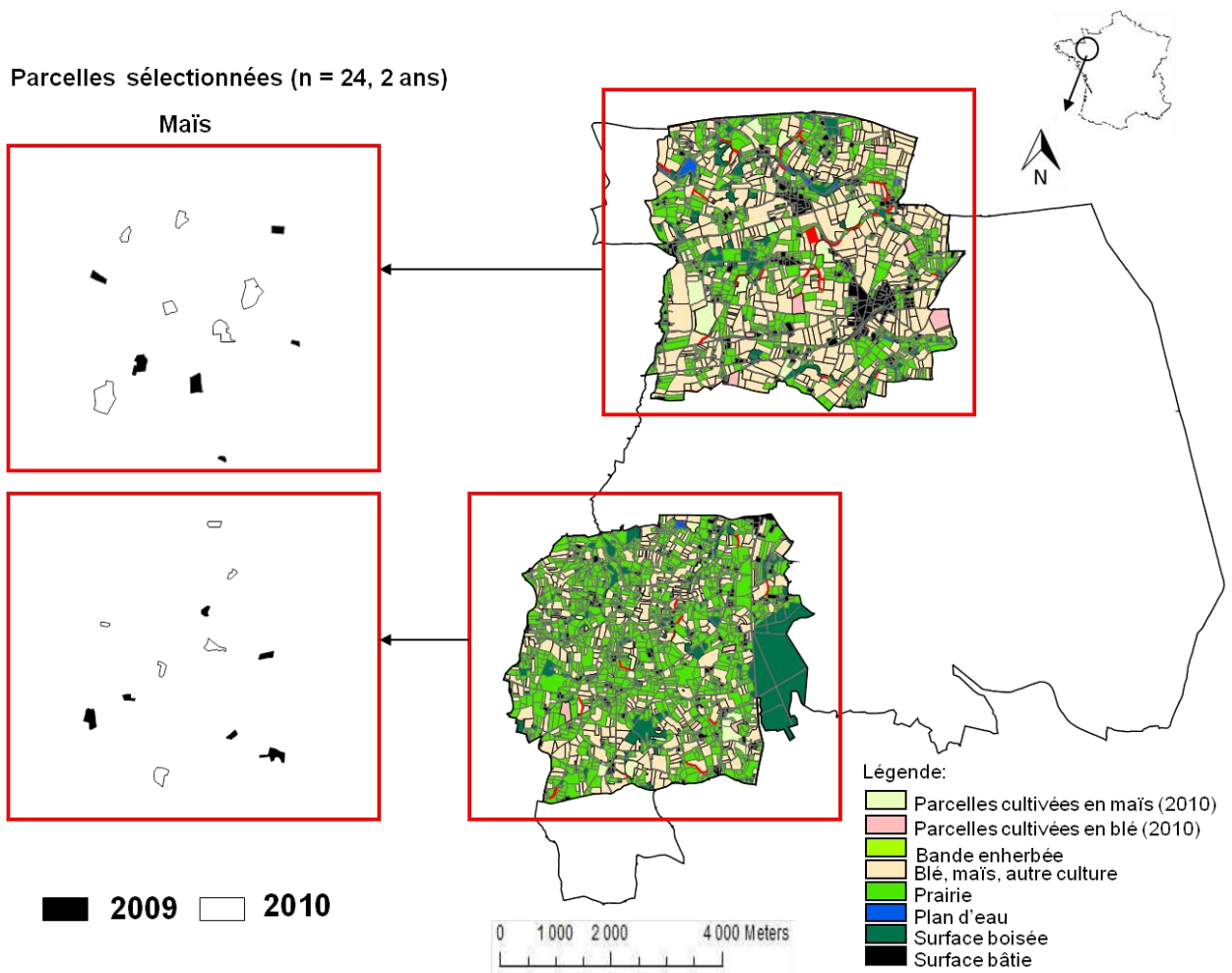


Figure II.1. Localisation et principale utilisation des terres des deux secteurs d'étude au sein de la ZA Armorique. Répartition des 24 parcelles de maïs échantillonnées au cours des deux années d'études.

II.2 - Echantillonnage des pucerons et des carabes

Dans chacune des vingt quatre parcelles de maïs, six points de collecte des pucerons et des carabes ont été choisis aléatoirement à l'aide du logiciel ArcGIS (version 9.1, ESRI) et géo-référencés à l'aide d'un GPS (Juno ST™, logiciel ArpentGIS 4,5). La distance de chaque point d'échantillonnage au bord le plus proche de la parcelle a été calculée à l'aide du logiciel ArcGIS® (ESRI Inc Version 9.2). À chacun de ces points, le nombre de pucerons présents sur 8 plants de maïs (voir l'introduction générale: partie Matériels et Méthodes) ont été dénombrés en 2009 et 2010, 6 fois à intervalles de deux semaines chaque année, entre le 20 juin et le 5 Septembre.

Les carabes ont été capturés sur les mêmes points d'échantillonnage à l'aide de pots-pièges posés en terre ou pièges d'interception (type Barber) (un piège par point d'échantillonnage). Les pièges ont été enterrés dans le sol et protégés de la pluie par des plaques de plexiglas transparent placées à environ cinq cm au-dessus de chaque piège (voir le chapitre I : partie Matériels et Méthodes). Chaque piège contenait une solution d'eau salée à 50% et du propylène glycol à 50% (Bouget, 2001) et a été vidé lorsque les pucerons ont été comptés. Seuls les 25 espèces principalement carnivores (Luff, 1987; Thiele, 1977; Ameixa et Kindlmann, 2008) ont été utilisées dans les analyses (Annexe II.1 et II.2).

II.3 - Analyse statistique

Nous avons utilisé les Modèles Linéaires Généralisés Mixtes (GLMM; Breslow et Clayton, 1993), avec la fonction `lmer` du package LME4 du logiciel R, pour tester l'effet des variables suivantes sur l'abondance des pucerons: présence de bandes enherbées, distance au bord de la parcelle et abondance des carabes prédateurs. Toutes les captures de l'abondance des pucerons et des carabes ont été regroupées et l'analyse est effectuée sous une hypothèse de distribution de poisson avec une fonction de lien log. La signification des paramètres estimés a été testée en utilisant le test du chi-deux. Afin de tenir compte des contraintes de dépendance spatiale dans les données, les parcelles ($n = 24$) ont été considérées comme des facteurs aléatoires.

Nous avons effectué une procédure de sélection du modèle sur la base de la comparaison des valeurs du critère d'information d'Akaike (AIC) (voir dans le chapitre I: la partie Analyse statistique). Tous les modèles possibles contenant tous les facteurs considérés aléatoires ainsi que tous les facteurs explicatifs ont été ajustés aux données et classés en fonction de leur valeur AIC du modèle avec l'AIC le plus bas (Annexe II.3 et II.4) (voir dans le chapitre I: la partie Analyse statistique). L'ensemble des modèles a été réalisé à l'aide du logiciel R (R-Development-Core-team, 2008).

L'existence d'autocorrélation spatiale des résidus du meilleur modèle (GLMM) pour l'abondance totale des pucerons et des carabes par point d'échantillonnage, a été testée pour chaque paysage. Le but de ce test est de vérifier l'indépendance spatiale des données au sein de chaque paysage. Cette auto-corrélation spatiale a été testée à l'aide du logiciel Passage 2.0 (Rosenberg, 2009), en utilisant l'indice I de Moran pour des paires de points d'échantillonnages connectées selon un réseau de Delaunay. La significativité des coefficients

d'auto-corrélation a été testée contre l'hypothèse nulle d'absence d'arrangement spatial au seuil = 0,05 (voir dans le chapitre I: la partie Analyse statistique).

III - RESULTATS

Nous avons capturé un total de 31125 pucerons dans les parcelles de maïs englobant trois espèces: *S. avenae* (11 450 individus), *M. dirhodum* (5250 individus) et *R. padi* (14 425 individus). Parmi ceux-ci, 17 203 (56%) ont été capturés dans le paysage ouvert et 13 922 (44%) dans le paysage fermé. Parmi les 70 espèces de carabes capturées dans la zone d'étude, 25 étaient des prédateurs : *Pterostichus melanarius*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Poecilus cupreus*, *Harpalus rufipes*, *Agonum muelleri*, *Bembidion lampros*, *Bembidion tetracolum*, *Bembidion harpaloides*, *Harpalus rubripes*, *Pterostichus strenuus*, *Anchomenus dorsalis*, *Trechus quadristriatus*, *Bembidion biguttatus*, *Loricera pilicornis*, *Pterostichus madidus*, *Harpalus aeneus*, *Brachynus sclopeta*, *Carabus violaceus*, *Pterostichus versicolor*, *Agonum moestum*, *Clivina fossor*, *Carabus auratus*, *Agonum viridicupreum*, *Calathus piceus* et *Brachinus explodens*. Un graphique rang-abondance de ces 25 espèces dans les deux paysages est représenté en Annexe II.1 et II.2. Ces 25 espèces représentent un total de 30165 individus: 20145 (67%) dans le paysage ouvert et 10 020 (33%) dans le paysage fermé. Les 12 espèces les plus abondantes représentaient 98% du total des effectifs.

III.1 - Abondance des pucerons

Le meilleur modèle décrivant à la fois l'abondance totale et celle de chacune des espèces de pucerons comprend la présence de bandes enherbées, la distance au bord de la parcelle et l'abondance des espèces de carabes (voir les valeurs d'AIC des modèles mixtes dans les deux paysages, Annexe II.3).

Les meilleurs modèles pour les deux paysages (ouvert et fermé) sont présentés dans le Tableau II.1. Ils montrent qu'il y avait beaucoup plus de *M. dirhodum* dans le paysage fermé ($\chi^2 = 4.39$, dl = 1, $P = 0.0360$), aucune association n'a été détectée entre l'abondance totale des pucerons, *S. avenae* et *R. padi* et la structure du paysage ($\chi^2 = 0.01$; dl = 1, $P = 0.9052$, $\chi^2 = 0.100$; dl = 1, $P = 0.7478$, $\chi^2 = 0.04$; dl = 1, $P = 0.8411$, respectivement).

Dans le paysage ouvert, une seule corrélation significative a été trouvée: l'abondance de *M. dirhodum* est corrélée positivement avec la présence de bandes enherbées ($\chi^2 = 5.04$; dl = 1, $P = 0.0247$). L'abondance totale des pucerons était significativement et négativement

corrélée avec la distance à la bordure des parcelles ($\chi^2 = 330.68$; dl = 1, $P < 0.0001$), de même que celle de *S. avenae* ($\chi^2 = 12.534$; dl = 1, $P < 0.0001$), *M. dirhodum* ($\chi^2 = 7.63$; dl = 1, $P = 0.0057$) et *R. padi* ($\chi^2 = 1144.3.00$; dl = 1, $P < 0.0001$). L'abondance des carabes était positivement corrélée avec l'abondance totale de pucerons ($\chi^2 = 562.68$; dl = 1, $P < 0.0001$) et avec celle de *S. avenae* ($\chi^2 = 27.277$; dl = 1, $P < 0.0001$) et *R. padi* ($\chi^2 = 1011.00$; dl = 1, $P < 0.0001$). Aucune relation n'a été détectée pour *M. dirhodum* ($\chi^2 = 0.6798$; dl = 1, $P = 0.4097$).

Dans le paysage fermé, aucune relation n'a été détectée entre l'abondance totale des pucerons et la présence de bandes enherbées ($\chi^2 = 0.03$; dl = 1, $P = 0.8667$). L'abondance des pucerons totale est corrélée négativement avec la distance au bord des parcelles ($\chi^2 = 5.95$; dl = 1, $P = 0.0147$), de même que celle de *Sitobion avenae* ($\chi^2 = 3.988$; dl = 1, $P = 0.0458$) et *M. dirhodum* ($\chi^2 = 7.86$; dl = 1, $P = 0.0050$). Cette relation n'a pas été détectée pour *R. padi* ($\chi^2 = 0.6798$; dl = 1, $P = 0.9997$). Dans ce paysage, des corrélations positives entre abondance totale de pucerons ($\chi^2 = 91.46$; dl = 1, $P < 0.0001$), *S. avenae* ($\chi^2 = 59.92$; dl = 1, $P < 0.0001$), *M. dirhodum* ($\chi^2 = 50.42$; dl = 1, $P < 0.0001$) et *R. padi* ($\chi^2 = 6.9218$; dl = 1, $P = 0.008515$) et l'abondance des carabes prédateurs étaient significatives.

Tableau II.1. Résultats des GLMM, incluant les facteurs biotiques et abiotiques décrivant l'abondance totale des espèces de pucerons. Les résultats incluent le paysage ouvert et le paysage ouvert. df: degrés de liberté, β estimation du coefficient de régression ; ES : erreur standard ; χ^2 = valeur du test ; P = significativité de β . Tout.sp: l'abondance totale des pucerons; S.a.: abondance de *Sitobion avenae*; Md: abondance de *Metopolophium dirhodum*; R.p. : abondance de *Rhopalosiphum padi*.

| | df | | | | β | | | | ES | | | | χ^2 | | | | P | | | |
|-----------------------------------------|----|----|----|----|---------|--------|--------|------------------------|---------|--------|--------|-----------------------|----------|--------|--------|-----------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | Ab | Sa | Md | Rp | Ab | Sa | Md | Rp | Ab | Sa | Md | Rp | Ab | Sa | Md | Rp | Ab | Sa | Md | Rp |
| Paysage ouvert ou dense (n = 24) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Effet du site | 1 | 1 | 1 | 1 | 0.031 | -0.114 | 0.464 | 0.214 | 0.24800 | 0.1570 | 0.2130 | 0.800 | 0.01 | 0.100 | 4.39 | 0.04 | 0.9052 | 0.7478 | 0.0360 | 0.8411 |
| Paysage ouvert (n = 12) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Parcelles sans bande enherbée | 1 | 1 | 1 | 1 | -0.318 | -0.021 | -0.548 | -0.537 | 0.5890 | 0.4828 | 0.2199 | 1.4420 | 0.29 | 0.002 | 5.04 | 0.14 | 0.5914 | 0.9642 | 0.0247 | 0.7110 |
| Distance du bord des parcelles | 1 | 1 | 1 | 1 | -0.006 | -0.001 | -0.002 | -0.016 | 0.0003 | 0.0004 | 0.0008 | 0.0005 | 330.68 | 12.534 | 7.63 | 1144.3.00 | < 0.0001 | 0.0003 | 0.0057 | < 0.0001 |
| Abondance des carabes | 1 | 1 | 1 | 1 | 0.421 | 0.154 | 0.037 | 0.793 | 0.0174 | 0.0294 | 0.0448 | 0.0244 | 562.68 | 27.277 | 0.6798 | 1011.00 | < 0.0001 | < 0.0001 | 0.4097 | < 0.0001 |
| Paysage dense (n = 12) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Parcelles sans bande enherbée | 1 | 1 | 1 | 1 | -0.057 | 0.200 | -0.403 | -3.60×10^{-1} | 0.3407 | 0.4985 | 0.2512 | 6.62×10^{-1} | 0.03 | 0.16 | 2.35 | 0.29 | 0.8667 | 0.6889 | 0.1252 | 0.5877 |
| Distance du bord des parcelles | 1 | 1 | 1 | 1 | -0.001 | -0.002 | -0.004 | -5.46×10^{-7} | 0.0005 | 0.0008 | 0.0014 | 9.82×10^{-4} | 5.95 | 3.988 | 7.86 | 0.00 | 0.0147 | 0.0458 | 0.0050 | 0.9997 |
| Abondance des carabes | 1 | 1 | 1 | 1 | 0.289 | 0.429 | 0.391 | 1.25×10^{-1} | 0.0299 | 0.0545 | 0.0544 | 4.74×10^{-2} | 91.46 | 59.92 | 50.42 | 6.9218 | < 0.0001 | < 0.0001 | < 0.0001 | 0.008515 |

III.2 - Autocorrélation spatiale des résidus de prédictions du modèle d'abondance des pucerons

L'analyse n'a révélé aucune autocorrélation spatiale pour les résidus du modèle (GLMM) de l'abondance totale des pucerons au niveau des 36 points d'échantillonnage sur chaque paysage (dans le paysage, entre le résidu de points d'échantillonnage; pucerons en 2009: paysage ouvert, $I = -0.14$, $P = 0.22$; paysage fermé: $I = -0,12$, $P = 0.37$; pucerons en 2010: paysage ouvert, $I = -0,087$, $P = 0,52$; paysage fermé: $I = -0,14$, $P = 0.25$). Cela signifie que les résidus ne présentent pas de structure spatiale et que les points d'échantillonnage peuvent être considérés comme des répétitions spatiales indépendantes.

III.3 - Abondance des carabes

Le meilleur modèle décrivant l'abondance des carabes prédateurs comprend la présence d'une bande enherbée et la distance au bord des parcelles (voir les valeurs d'AIC des modèles mixtes dans les deux paysages, II. 4).

Significativement moins de carabes prédateurs ont été capturés dans le paysage fermé que dans le paysage ouvert ($\chi^2 = 15.63$; dl = 1, $P < 0.0001$; Tableau II.2). Dans le paysage ouvert, il n'y avait pas de relation entre l'abondance des carabes et la présence de bandes enherbées ($\chi^2 = 0.03$; dl = 1, $P = 0.8515$) et il y avait une corrélation positive significative entre l'abondance totale des carabes et la distance à la bordure de parcelles ($\chi^2 = 36.29$; dl = 1, $P < 0,0001$). Dans le paysage fermé, aucune association entre l'abondance des carabes et la présence de bandes enherbées a été détectée ($\chi^2 = 0.11$; dl = 1, $P = 0.7444$) et il y avait une corrélation positive significative entre l'abondance totale des carabes prédateurs et la distance à la bordure des parcelles ($\chi^2 = 48.49$; dl = 1, $P < 0,0001$).

Tableau II.2. Résultats des GLMM, incluant les facteurs biotiques et abiotiques décrivant l'abondance des carabes. Les résultats incluent le paysage ouvert et le paysage fermé. df: degrés de liberté, β estimation du coefficient de régression ; ES : erreur standard ; χ^2 = valeur du test ; P = significativité de β .

| | df | β | SE | χ^2 | P |
|--------------------------------|----|---------|--------|----------|----------|
| Paysage ouvert et fermé | | | | | |
| (n = 24) | | | | | |
| Effet du site | 1 | -0.992 | 0.2120 | 15.63 | < 0.0001 |
| Paysage ouvert | | | | | |
| (n = 12) | | | | | |
| Parcelles sans bande enherbée | 1 | 0.049 | 0.2623 | 0.03 | 0.8515 |
| Distance du bord des parcelles | 1 | 0.002 | 0.0003 | 36.29 | < 0.0001 |
| Paysage fermé | | | | | |
| (n = 12) | | | | | |
| Parcelles sans bande enherbée | 1 | 0.102 | 0.3109 | 0.11 | 0.7444 |
| Distance du bord des parcelles | 1 | 0.006 | 0.0008 | 48.49 | < 0.0001 |

III.4 - Autocorrélation spatiale des résidus de prédictions du modèle d'abondance de carabes

L'analyse n'a révélé aucune autocorrélation spatiales dans les résidus du modèle (GLMM) pour l'abondance des carabes au niveau des 36 points d'échantillonnage au sein de chaque paysage, dans chacune des paysages et pour chaque année (dans le paysage, entre les résidus des points d'échantillonnage; carabes en 2009: paysage ouvert, $I = 0.022$, $P = 0.59$; paysage fermé: $I = -0.18$, $P = 0,11$; carabes en 2010: paysage ouvert, $I = -0.06$, $P = 0.74$; paysage fermé: $I = -0,14$, $P = 0.24$). Cela signifie que les résidus ne présentent pas de structure spatiale et que les points d'échantillonnage peuvent être considérés comme des répétitions spatiales indépendantes.

III.5 - Nombre de pucerons et carabes dans les deux types de paysage

Les nombres de pucerons et les carabes ont fluctué de façon similaire dans les deux paysages pour les deux années de l'étude. Le premier pic d'abondance pour les pucerons, se situe la première semaine de l'observation, le 20 juin. On remarque par la suite, une décroissance des effectifs jusqu'au 20 juillet, à partir de laquelle on observe une augmentation rapide et continue (Figure II.2a). Les carabes étaient plus abondants vers le mi d'août et ont

légèrement diminué à la de fin de l'été (Figure II.2b). Il y avait une différence significative dans l'abondance globale de pucerons en 2009 ($\chi^2 = 1729.61$; dl = 5, $P < 0.0001$) et 2010 ($\chi^2 = 727.72$; dl = 4, $P < 0,001$), et des carabes en 2009 ($\chi^2 = 861.88$; df = 5, $P < 0.0001$) et 2010 ($\chi^2 = 248.24$; dl = 5, $P < 0.0001$) dans les deux paysages. Il y avait des tendances similaires dans les fluctuations de l'abondance des pucerons et des carabes dans les deux paysages dans les deux ans (Figure II.2a et II.2b).

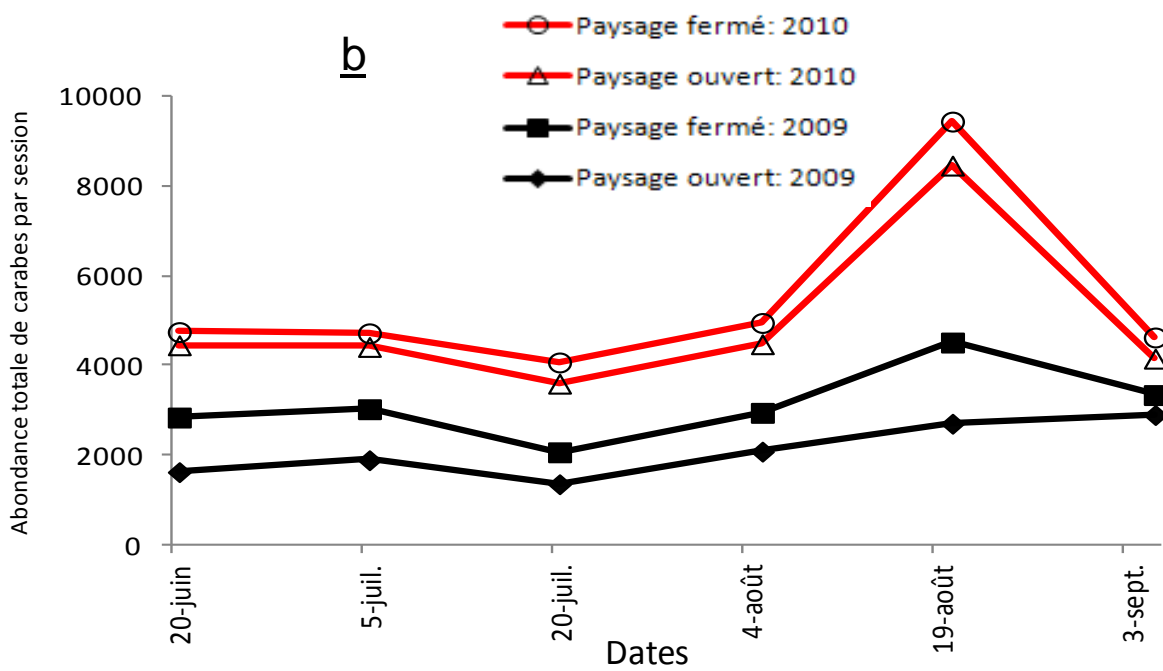
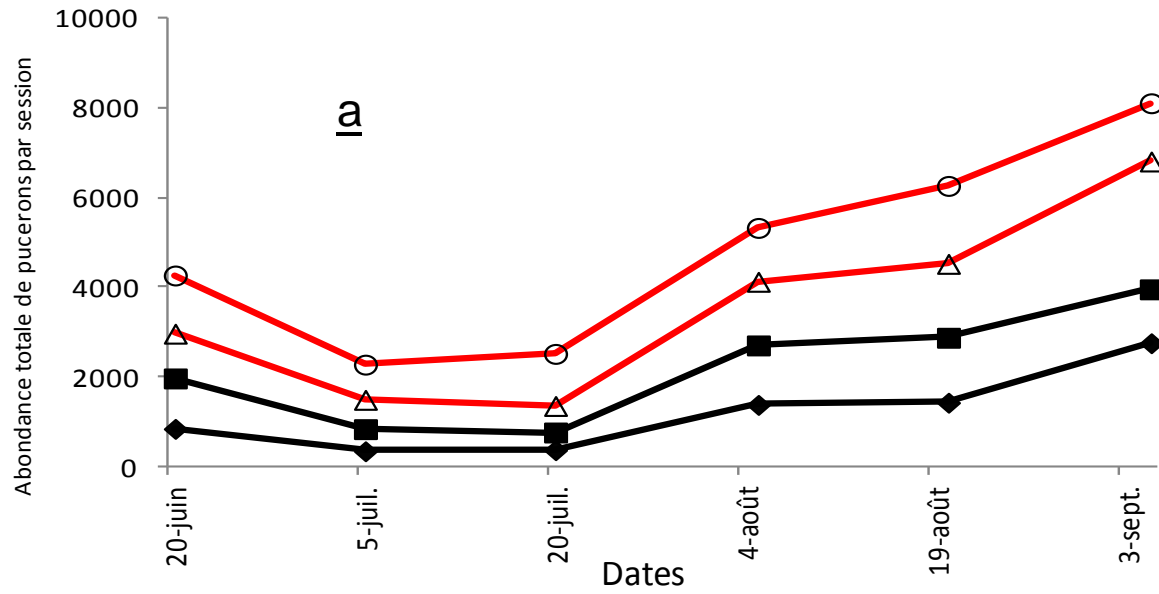


Figure II.2. Changements temporels (année 2009 et 2009) dans l'abondance totale des pucerons (a) et des carabes (b) dans les parcelles de maïs des deux paysages (ouvert et fermé).

IV - DISCUSSION

IV.1 - Influence de l'ouverture du paysage sur l'abondance des pucerons

Les résultats de notre étude, montrent qu'il existe, une différence de réponse importante entre le maïs et le blé à l'échelle du paysage. En effet, Il existe plus de pucerons dans le paysage fermé pour les parcelles de blé mais pas pour le maïs pour lequel l'abondance des pucerons ne diffère pas en fonction du type du paysage. Cette différence entre les deux cultures peut être liée à différents facteurs. Tout d'abord, la présence de *R. padi* dans les parcelles de maïs peut jouer un rôle (cette espèce est la plus abondante dans les parcelles de maïs). Cette espèce a la particularité de pouvoir exploiter plusieurs espèces de plantes hôtes tout en étant susceptible d'être plus ou moins bien adaptée à ces différentes espèces. Nous pouvons donc proposer que cette espèce exploite plusieurs types de plantes et qu'il n'est donc pas très sensible à la qualité des ressources qui diffère entre les deux paysages.

Pailleurs, le processus de dispersion chez les pucerons, et en particulier la décision de se déplacer et de se poser, est en partie guidé par des variables climatiques telles que la température et la vitesse du vent (Kring, 1972; van Emden et Harrington, 2007). Ceci est conforté par nos données puisque, à une large échelle (les deux paysages confondus) et donc en étant confrontés aux mêmes conditions climatiques, nous avons observé une même dynamique temporelle des populations de pucerons.

L'utilisation des isotopes stables du carbone permet d'identifier et de quantifier certaines sources de pucerons. Ainsi, Vialatte et al. (2006) ont montré que la source principale des pucerons des épis *S. avenae* colonisant les jeunes céréales à l'automne dans le bassin de Rennes était le maïs alors qu'on considèrerait auparavant que les repousses de blé et d'orge jouaient le rôle le plus important. En effet, la répartition des pucerons a été très peu étudiée au sein du maïs, il est donc difficile d'expliquer la différence constatée contrairement aux parcelles de blé. Le fait que la complexité ait de façon constante un effet positif sur les pucerons dans les parcelles de blé remet en cause l'hypothèse faite que les pucerons présents dans le maïs soient originaires du blé. En effet, dans ce cas, l'analyse ne devrait pas mettre en évidence l'impact du paysage sur l'abondance de pucerons dans le maïs. La culture de maïs, en entraînant un travail de la terre plus tardif, a un effet néfaste sur le cycle de vie des carabes (Dajoz, 2002). Il est donc possible que les pratiques culturales différentes soient la cause des résultats observés. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que la diminution du nombre de

prédateurs dans le maïs empêche un contrôle biologique efficace des pucerons. L'étude comparative de la présence de prédateurs entre le blé et le maïs montre que l'abondance des carabes est plus forte en culture de blé (29383 individuels) qu'en maïs (20145 individuels). La quantification de leur activité d'auxiliaires serait plus importante dans le blé et pourrait confirmer cette hypothèse.

Une seule corrélation entre l'abondance des pucerons et le paysage fermé a été trouvée pour *M. dirhodum*. Cette espèce est plus abondante sur le site au paysage fermé. Ceci est en accord avec notre hypothèse de départ et une partie des études précédentes. Nous avons bien discuté cette corrélation dans le chapitre précédent qui traite la réparation des pucerons dans les parcelles de blé où nous avons trouvé des résultats similaires (chapitre I).

Le contexte paysager a des effets significatifs sur les populations de carabes. Ceci a été déjà confirmé dans d'autres études sur les communautés de carabes (Millán de la Peña *et al.*, 2003; Weibull *et al.*, 2003; Purtauf *et al.*, 2005b; Aviron *et al.*, 2005). Les résultats de l'étude montrent que les carabes prédateurs sont plus abondants sur le site au paysage ouvert. Nos résultats confirment, ce que nous avons trouvé précédemment pour le blé (voir chapitre I). Contrairement à l'hypothèse (H1). En effet, l'abondance est surtout influencée par les espèces *P. melanarius*, *P. cupreus* et *Bembidion quadrimaculatum* qui représentent 86% de l'abondance totale observée (Annexe II.1 et II.2). Ces espèces sont également très sensibles aux modifications de leurs habitats et aux transformations des paysages agricoles (Tréfás et Van Lenteren, 2008) et ils sont souvent utilisés comme indicateurs des impacts de l'agriculture et des transformations des paysages sur la biodiversité (Kromp, 1999). Elles sont très largement répandues et souvent considérées comme dominantes dans les agroécosystèmes européens (Luff, 2003). En comparaison d'autres espèces, elles sont relativement tolérantes aux perturbations agricoles et se maintiennent dans des paysages ouverts à densité réduite de haies et des systèmes de production de type conventionnel (Kromp, 1999). Ces espèces sont eurytopiques ce qui signifie qu'elles sont capables de s'adapter à une large gamme de conditions environnementales (Fournier et Loreau, 2002). Il existe un dimorphisme alaire chez ces espèces, le pourcentage d'individus ailés diminuant lorsque les populations deviennent stables (Niemelä et Spence, 1999). Les individus marcheurs sont supposés majoritaires dans nos régions et possèdent un pouvoir de dispersion raisonnable de 2,5 à 5m par jour (Thomas *et al.*, 1998). Les haies denses jouent d'ailleurs un rôle de filtre voire de barrière pour ces espèces (Mauremootoo *et al.*, 1995).

D'une manière générale, les petites parcelles (ratio périmètre sur surface) (Diwo et Rougon, 2004; Östman *et al.*, 2001a), le nombre important de haies et de talus (Holland et Luff, 2000) sont plus favorables à l'abri, la dispersion et la reproduction des carabes. Ainsi le site à paysage complexe qui présente davantage ces caractéristiques que le site à paysage simple aurait dû être avantageux (Jeanneret *et al.*, 2003a). Nos résultats indiquent que la proportion couverte par les champs, ce qui affecte l'abondance des espèces dominantes de carabes, devrait également être envisagée.

L'abondance des prédateurs est souvent corrélée à celle de pucerons (Winder *et al.*, 2004; Holland *et al.*, 2004). On pourrait s'attendre à une relation positive (positive réponse numérique - hypothèse H6), les carabes, comme d'autres prédateurs de pucerons, l'agrégat où les pucerons sont abondants (Monsrud et Toft, 1999). Dans notre étude, l'abondance totale des pucerons et l'abondance des carabes étaient toujours significativement corrélées positivement dans les deux types de paysage soit ouvert ou fermé (qui supporte H6). Nos résultats confirment, ce que nous avons trouvé précédemment pour le blé (voir chapitre I). Nos deux paysages sont caractérisés par de grandes parcelles. Par conséquent, la taille du parcelle peut jouer un rôle (hypothèse H3): elles pourraient favoriser l'abondance des espèces de champs comme *P. melanarius*, *P. cupreus* qui sont connues pour consommer des pucerons (Ameixa et Kindlmann, 2008).

Cette corrélation positive entre les carabes et les pucerons peut traduire une agrégation des auxiliaires dans les parcelles qui leur fournissent le plus de proies ou d'hôtes. Winder *et al.* (2001) ont montré que la distribution des carabes était positivement corrélée à la distribution des pucerons. La présence de carabes peut s'expliquer parce qu'ils se nourrissent de pucerons ou de leurs ennemis naturels comme par exemple les parasitoïdes (prédation intra-guilde). Il a par exemple été montré que *P. melanarius* se nourrit de momies du puceron *A. pisum* dans le pois (Snyder et Ives, 2001). La prédation intra-guilde pourrait également expliquer l'association positive entre pucerons et carabes : les prédateurs généralistes comme les carabes peuvent se nourrir de prédateurs spécialistes ou des parasitoïdes (momies) et ainsi affecter l'efficacité du contrôle biologique par les autres auxiliaires. Cette interaction négative a été démontrée entre le carabe *P. melanarius* et les parasitoïdes de *A. pisum*. Les interactions intra-guilde ont également été observées entre les carabes et les araignées (Lycosidae) (Lang, 2003).

En fait, il est très difficile de tirer des conclusions, où même d'avoir des éléments de réponse quant au rôle potentiel de carabes pour contrôler les pucerons sur notre zone d'étude. Ainsi la corrélation positive entre pucerons et carabes ne traduit pas forcément une régulation potentielle des pucerons. Toutes ces études ne suffisent pas à elles seules pour préciser l'importance de la régulation des pucerons par les carabes *in situ*. Elles suggèrent toutefois que ces carabes pourraient jouer un rôle dans le contrôle des pucerons, rôle qui doit être vérifié.

IV.2 - Distribution de pucerons dans les parcelles de maïs

La bibliographie existante sur la répartition des pucerons intra-parcelle est très faible (Winder *et al.*, 1999). De plus, ces études présentent des résultats différents, les pucerons étant parfois plus abondants en bordure de parcelle comme le montrent nos résultats (Winder *et al.*, 1999; Martinez *et al.*, 2005), parfois concentrés au centre de la parcelle (Ruggle et Holst, 1995; Fievet *et al.*, 2007). Dans d'autres cas, aucune structure spatiale ne ressort de l'étude (Winder *et al.*, 2005). Nos résultats confirment l'hypothèse H2 et ce que nous avons trouvé précédemment pour le blé (voir chapitre I). Ces études ont mis en évidence différents facteurs pouvant expliquer la distribution des pucerons au sein d'une parcelle, que nous allons passer en revue. Le premier facteur correspond aux conditions microclimatiques. Dans leurs études, Winder *et al.* (1999) et Martinez *et al.* (2005) expliquent la présence de nombreux pucerons en bord de parcelle par le fait que ce milieu constitue une sorte de « couloir » entraînant des vents assez importants. Les pucerons seraient alors accumulés en bord de champ et leur abondance chuterait de manière exponentielle avec la distance. Le deuxième facteur mis en évidence par ces auteurs, est que les bords de champs correspondent à des milieux refuges pour les pucerons, offrant une diversité de plantes hôtes plus importante. Les pucerons coloniseraient alors le champ à partir de ces zones refuges en début de croissance de la culture. Vialatte *et al.* (2006) ont montré qu'à l'intérieur d'un paysage agricole, le puceron *S. avenae* se développe d'abord au printemps sur le blé puis migre vers les cultures de maïs pendant l'été. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que les pucerons colonisent les parcelles à partir des bordures, se développent sur le blé en produisant des individus ailés et migrent de façon importante vers le maïs. Cependant, le rôle des bords de champs en tant que refuge est assez incertain. En effet, Vialatte *et al.* (2005), ont montré qu'il existe une différenciation génétique importante entre les populations de pucerons présents dans la parcelle et les pucerons de bords de champs, témoignant d'une faible colonisation locale.

L'étude des déplacements de pucerons entre les différents éléments du paysage est donc nécessaire pour confirmer cette hypothèse.

Le dernier ensemble de facteurs pouvant expliquer la répartition des pucerons correspond aux facteurs biologiques. La distribution spatiale des prédateurs est connue pour avoir une influence sur la distribution des proies (Winder *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2004). Fievet (2007) a en effet montré que les pucerons réagissaient activement à la présence de momies en choisissant préférentiellement des plants sans momies. Le carabe *Poecilus cupreus* est connu pour être beaucoup plus présent dans le centre des parcelles (Winder *et al.*, 2005) diminuant de manière significative l'abondance de pucerons.

IV.3 - Distribution de carabes au sein des parcelles de maïs

Contrairement aux hypothèses de départ, il existe une corrélation significative positive entre la distance à la bordure la plus proche et l'abondance des carabes: plus on s'éloigne de la bordure, plus l'abondance est forte, ce que nous avons trouvé précédemment pour le blé (voir chapitre 1). Cependant, ces résultats vont à l'encontre de ceux de Thomas *et al.* (1999) pour qui l'abondance était décroissante au fur et à mesure que l'on s'éloignait de la bordure. Ceci est à replacer dans le contexte des espèces qui dominent la communauté de carabes. Anjum-Zubair *et al.* (2010) signalent que les carabes prédateurs, en particulier les espèces dominantes (*P. cupreus*, *P. melanarius*, *Anchomenus dorsalis* et *Agonum muelleri*) sont généralement plus abondants dans le centre qu'au bord des parcelles. Ils émettent l'hypothèse que cela pourrait être dû à l'évitement des prédateurs et / ou à la densité plus importante des proies dans les centres des parcelles. Dans notre étude, les pucerons ont toujours été moins abondants dans les centres qu'en bordure des parcelles, mais il y avait plus de carabes dans les centres de parcelles dans les deux types de paysage. Ainsi, l'hypothèse H2 n'a été que partiellement soutenue par nos données. Anjum-Zubair *et al.* (2010) expliquent que l'augmentation du nombre de carabes dans le centre des parcelles est une réponse à l'augmentation du nombre de proies. Un aspect qui devrait être pris en compte, c'est que les bordures de champs sont des sites de reproduction et d'hibernation de nombreux animaux (oiseaux, mammifères), ce qui peut expliquer la faible abondance des carabes en bordure des parcelles. Il existe de fortes densités de prédateurs arthropodes, comme les araignées, en bordure des parcelles qui peuvent aussi se nourrir de carabes (Lang, 2003). La forte abondance de *P. cupreus* dans les centres de parcelles était particulièrement inattendue, parce

que son activité-densité dans les cultures bénéficie des zones semées de fleurs sauvages (Lys *et al.*, 1994.) et des haies (Coombes et Sotherton, 1986; Wallin, 1987; Thomas, 1990; Lys et Nentwig, 1992).

IV.4 - Effet des bandes enherbées

Les bandes enherbées ont été mises en place dans les paysages agricoles depuis quelques années, mais leur rôle écologique n'est pas encore totalement compris (Marshall et Moonen, 2002). Elles jouent un rôle important dans l'augmentation de la quantité d'habitats semi-naturels dans le paysage, en favorisant ainsi les espèces bénéfiques. Elles peuvent ainsi compenser en partie la perte de habitats semi-naturels et améliorer les effets négatifs de l'intensification agricole (Woodcock *et al.*, 2010). Il est intéressant de noter que les bandes enherbées ont été initialement proposées comme un moyen de protéger les eaux de la contamination par les intrants agricoles (Delattre *et al.*, 2011).

La seule corrélation entre l'abondance des pucerons et la présence des bandes enherbées a été positive pour *M. dirhodum* dans le paysage ouvert. Cela n'est pas en accord avec nos résultats dans les parcelles de blé où nous avons trouvé aussi une seule corrélation mais elle a été négative pour *M. dirhodum* dans le même paysage. En effet, le rôle des bandes enherbées sur l'abondance des pucerons a été très peu étudiée au sein du maïs, il est donc difficile d'expliquer la différence constatée. Les bandes enherbées sont connues pour agir comme des sources de prédateurs. Ainsi, Collins *et al.* (2002) ont montré qu'une bande enherbée augmente l'abondance de carabes dans la parcelle proche, mais que cette abondance diminue rapidement avec la distance à la bande. Cependant, il est difficile d'expliquer pourquoi, les bandes enherbées continuent à limiter l'abondance de pucerons dans la parcelle de blé contrairement aux parcelles de maïs. Par conséquent, notre cinquième hypothèse que la présence de bandes enherbées renforcera l'effet de l'hétérogénéité du paysage par l'augmentation des surfaces d'habitats semi-naturels a été soutenue par nos données dans le maïs et ce n'est pas le cas dans le blé. En outre, nous n'avons observé un effet des bandes enherbées que dans le paysage ouvert et pour une seule espèce de pucerons pour les deux cultures. On peut expliquer que les bandes enherbées augmentent la quantité d'habitats semi-naturels de façon plus importante, proportionnellement, dans le paysage ouvert que dans le paysage fermé. Il n'est pas possible, cependant, de tirer des conclusions fondées sur les maigres résultats présentés ici, mais nous pouvons comparer nos résultats avec ceux d'autres

études. Marshall et al. (2006) n'ont pas détecté de réponse des carabes aux bandes enherbées, tandis que certains autres auteurs affirment que les carabes sont plus actifs et plus abondantes dans les parcelles bordées par des bandes enherbées (Varchola et Dunn, 2001; Collins *et al.*, 2002; Hof et Bright; 2010; Pywell *et al.*, 2011). D'après Favret et Voegtlin (2001), les pucerons de cultures discriminent activement les taches lors des déplacements migratoires et sont particulièrement attirés par les parcelles cultivées. L'attraction du puceron *Brevicoryne brassicae* pour le vert foncé a été démontrée (Favret et Voegtlin, 2001). Les bandes enherbées peuvent donc constituer un milieu très attractif pour les pucerons et en étant adjacentes aux parcelles, offrir une alternative sérieuse à l'installation dans la parcelle. Cette hypothèse nécessite des études du déplacement des pucerons dans un paysage agricole, et plus particulièrement du mécanisme de sélection de tache.

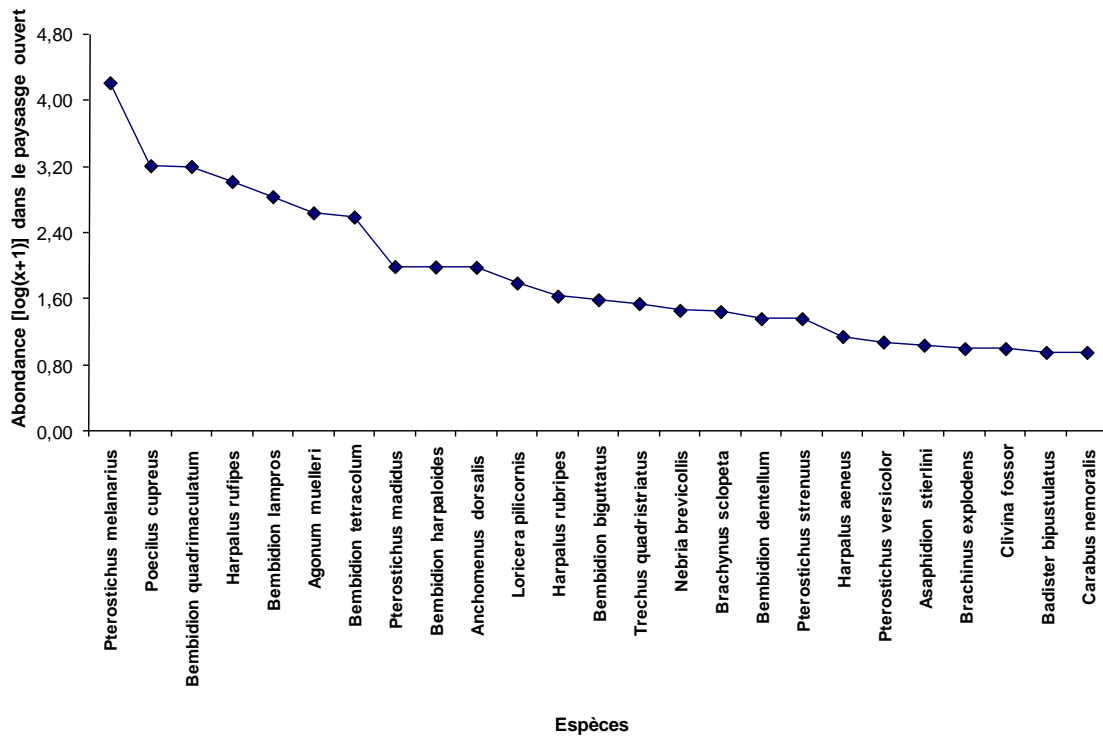
V - CONCLUSION

Notre étude a permis d'approfondir nos connaissances sur les facteurs influençant l'abondance des pucerons et des carabes du maïs selon le contexte paysager en comparaison avec les parcelles de blé. Les résultats de notre étude, montrent qu'il existe, une différence de réponse importante entre le maïs et le blé à l'échelle du paysage. La structure du paysage influence l'abondance des pucerons dans le blé et il n'y a pas cet effet dans le maïs. Nous avons trouvé des résultats similaires concernant l'abondance des carabes en fonction du type du paysage pour les deux cultures. La relation entre la distribution des carabes et des pucerons dépend du type de paysage pour les parcelles de blé tandis que cette relation ne varie pas dans les deux paysages pour les parcelles de maïs. Pour l'abondance des pucerons, la présence de bandes enherbées a un effet seulement sur *M. dirhodum* pour les deux cultures mais dans un sens différent.

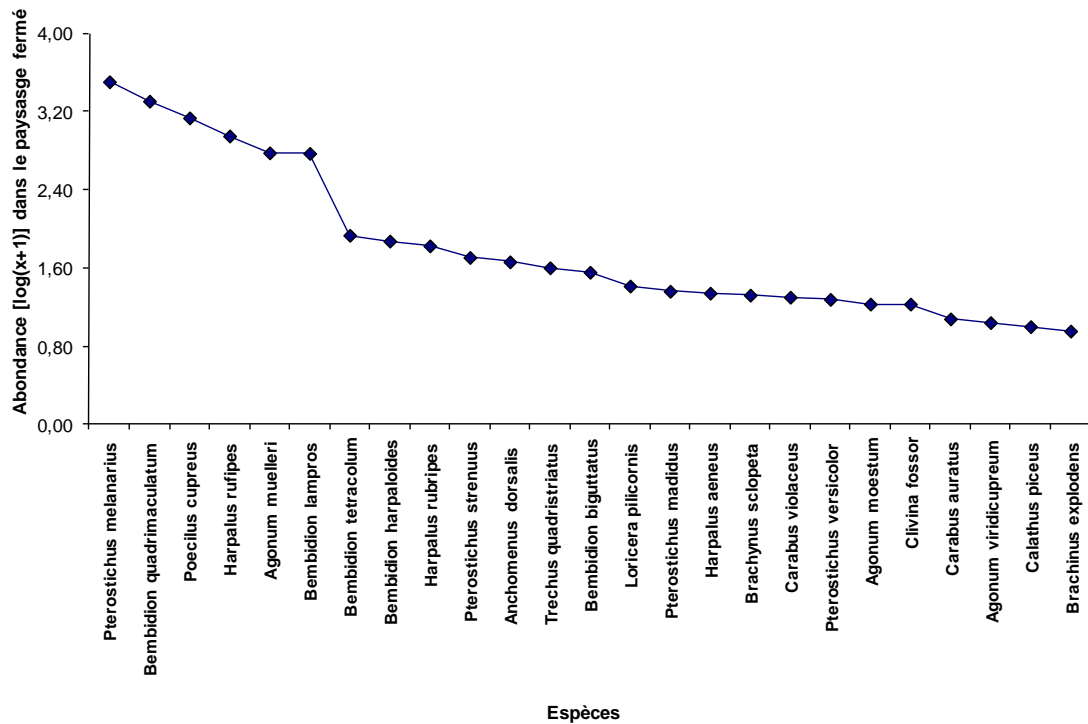
Dans notre étude, l'abondance totale des pucerons et l'abondance des carabes étaient toujours significativement corrélées positivement dans les deux types de paysage. Ainsi la corrélation positive entre pucerons et carabes existe mais elle ne traduit pas forcément une régulation potentielle des pucerons. Pour confirmer l'influence de la répartition des carabes sur leur efficacité de régulation des populations de pucerons. Il sera nécessaire de mettre en place des techniques de suivi direct. Un dispositif de caméra et/ou une analyse des contenus stomacaux des carabes pourraient correspondre d'avantage.

Annexes de chapitre II :

Annexe II.1. Diagramme rang-abondance des 25 espèces de carabes dans les parcelles de maïs dans le paysage ouvert.



Annexe II.2. Diagramme rang-abondance des 25 espèces de carabes dans les parcelles de maïs dans le paysage fermé.



Annexe II.3. Comparaison des AIC (Akaike information Criterion), les valeurs de toutes les combinaisons possibles des Modèles mixtes pour l'abondance totale et les espèces des pucerons dans les deux paysages. Tout.sp: l'abondance totale des pucerons; S.a.: abondance de *Sitobion avenae*; Md: abondance de *Metopolophium dirhodum*; R.p. : abondance de *Rhopalosiphum padi*.. Meilleurs modèles sont en gras.

| | Paysage | Bande enherbée | Distance | Carabes | Interaction bande enherbée / carabes | Tout.sp | S.a. | M.d. | R.p. |
|-----------------------------------------|---------|----------------|----------|---------|--------------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Paysage ouvert et fermé (n = 24) | | | | | | | | | |
| Modèle 1 | × | | | | | 802.7 | 606.6 | 516.7 | 759.7 |
| Modèle null | | | | | | 807.8 | 614.7 | 526 | 767.8 |
| Paysage ouvert (n = 12) | | | | | | | | | |
| Modèle1 | | × | × | × | | 416.4 | 329 | 332.9 | 373.3 |
| Modèle 2 | | × | | × | × | 419.62 | 330.95 | 339.84 | 377.3 |
| Modèle 3 | | | × | × | | 419.62 | 330.95 | 339.84 | 375.2 |
| Modèle 4 | | × | × | × | × | 419.62 | 330.95 | 339.84 | 377.2 |
| Modèle 5 | | × | | × | | 419.62 | 332.65 | 339.84 | 377.2 |
| Modèle 6 | | × | × | | | 420.15 | 332.65 | 339.84 | 376.2 |
| Modèle 7 | | | × | × | × | 420.15 | 332.65 | 333.74 | 375.2 |
| Modèle 8 | | × | × | | × | 420.15 | 332.65 | 333.74 | 377.2 |
| Modèle 9 | | | × | | × | 421.30 | 332.41 | 333.74 | 375.2 |
| Modèle 10 | | × | | | × | 421.30 | 332.41 | 333.74 | 375.2 |
| Modèle 11 | | | | × | × | 421.30 | 332.41 | 333.74 | 375.2 |
| Modèle null | | | | | | 422.20 | 348.1 | 237 | 381.8 |
| Paysage fermé (n = 12) | | | | | | | | | |
| Modèle1 | | × | × | × | | 395.8 | 293.9 | 278 | 402.1 |
| Modèle 2 | | × | | × | × | 398.4 | 296.8 | 289.9 | 404.8 |
| Modèle 3 | | × | × | | × | 398.4 | 296.8 | 289.9 | 404.8 |
| Modèle 4 | | | × | × | × | 398.4 | 296.8 | 289.9 | 404.8 |
| Modèle 5 | | | × | × | | 398.4 | 296.8 | 288.5 | 405.5 |
| Modèle 6 | | × | × | × | × | 397.1 | 297.0 | 288.5 | 405.5 |
| Modèle 7 | | × | | | × | 397.1 | 297.0 | 288.5 | 404.8 |
| Modèle 8 | | × | | × | | 397.1 | 297.0 | 288.5 | 404.8 |
| Modèle 9 | | | | × | × | 396.8 | 297.0 | 289.9 | 404.8 |
| Modèle 10 | | × | × | | | 396.8 | 297.0 | 289.9 | 404.8 |
| Modèle 11 | | | × | | × | 396.8 | 297.0 | 288.5 | 404.8 |
| Modèle null | | | | | | 399.8 | 388.6 | 287.8 | 410.5 |

Annexe II.4. Comparaison des AIC (Akaike information Criterion), les valeurs de toutes les combinaisons possibles des Modèles mixtes pour l'abondance totale des carabes dans les deux paysages. Meilleurs modèles sont en gras.

| | Paysage | Bande enherbée | Distance | carabes(AIC) |
|-----------------------------------------|---------|----------------|----------|--------------|
| Paysage ouvert et fermé (n = 24) | | | | |
| Modèle 1 | | × | | 684.5 |
| Modèle null | | | | 694.2 |
| Paysage ouvert (n = 12) | | | | |
| Modèle 1 | | | × | 357.5 |
| Modèle 2 | | | × | 355.39 |
| Modèle 3 | | | × | 358.39 |
| Modèle null | | | | 366.4 |
| Paysage fermé (n = 12) | | | | |
| Modèle 1 | | | × | 313.2 |
| Modèle 2 | | | × | 317.20 |
| Modèle 3 | | | × | 317.76 |
| Modèle null | | | | 315.8 |

Chapitre III

**L'effet de la composition du paysage sur l'abondance
des pucerons et leurs ennemis naturels dans les champs
cultivés**

Chapitre III : L'effet de la composition du paysage sur l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels dans les champs cultivés

Le but de cette étude est d'explorer l'importance du contexte du paysage sur l'abondance des pucerons et leurs ennemis naturels. Ici, nous testons l'hypothèse que l'abondance des pucerons dans le champ est influencée par la composition du paysage (soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire de leurs ennemis naturels) et que cet effet dépend de l'échelle du paysage considéré.

Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés aux effets possibles des caractéristiques de l'environnement des parcelles à différentes échelles spatiales (de la bordure de la parcelle à une distance de plusieurs centaines de mètres) sur l'abondance des pucerons ainsi qu'à l'intensité de leur contrôle biologique par des ennemis naturels comme les coléoptères carabiques.

Cette étude a été menée, comme dans le chapitre I, sur 12 parcelles de blé et 12 parcelles de maïs durant l'année 2009 et 2010. Elle a eu pour enjeu de montrer l'influence du paysage (en termes de proportions d'occupation du sol et de longueur des haies) sur l'abondance des pucerons et l'abondance et la diversité des populations de carabes. Nos résultats ont montré que l'abondance des pucerons dans les deux cultures était associée à la composition du paysage à grande échelle. Il y avait une corrélation positive entre l'abondance des pucerons et la proportion de bois et de prairies à ces échelles. Les proportions relatives de ces habitats semi-naturels étaient négativement corrélées avec l'abondance des carabes à deux échelles différentes. Cependant, la richesse spécifique des carabes augmente avec la proportion d'habitats semi-naturels comme les haies ou les prairies. La présence de bandes enherbées semble avoir une influence positive sur l'abondance et la diversité spécifique des carabes prédateurs.

Ce chapitre fait l'objet d'une publication soumise en octobre 2012 à l'European Journal of Environmental Sciences: **Relationship between landscape composition and the abundance of aphids and their natural enemies in crop fields.**

Relationship between landscape composition and the abundance of aphids and their natural enemies in crop fields.

DIAB AL HASSAN¹, NICOLAS PARISEY², FRANÇOISE BUREL¹, MANUEL PLANTEGENEST², PAVEL KINDLMANN³, ALAIN BUTET¹

¹ CAREN-OSUR, UMR CNRS 6553 Ecobio, Université de Rennes 1, Avenue Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France.

² UMR INRA Agrocampus Rennes 1099 BIO3P, 65, rue de Saint Briec, CS 84215, 35042 Rennes, France.

³ Department of Biodiversity Research, Global Change Research Center AS CR, Na sádkách 7, 37005 České Budějovice, and Institute of Environmental Studies, Charles University, Benátská 2, 12801 Prague 2, Czech Republic.

Corresponding author: DIAB AL HASSAN

UMR CNRS 6553 Ecobio, Université de Rennes 1, Avenue Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

Tel.: +33 2 23 23 663; fax: +33 2 23 23 50 26

E-Mail address: dyabhasan@hotmail.com

ABSTRACT

We investigated, over the course of two years, the importance of landscape context on the abundance of aphids and their natural carabid enemies, which may help to develop effective strategies for reduction of aphid outbreaks in agricultural landscapes. This was undertaken in 12 wheat fields and in 12 maize fields each year in an agricultural landscape in western France. Our study area was characterized by hedgerows surrounding arable fields and permanent grasslands. Some areas did not change much over a few decades, while field enlargement and removal of hedges appeared in some places following agricultural intensification. The present paper aimed at examining if the landscape context around crop fields affected the abundance of aphids (either directly, or indirectly via their natural enemies) and if this effect depends on the landscape scale considered. We observed that the abundance of aphids in the field was associated with landscape composition at large scale (500 m and 800 m). There was a positive correlation between the abundance of the aphids and the proportion of woodland and grassland at these scales. There was a negative correlation between the abundance of carabids and the proportion of grassland and hedgerow around crop fields. The species richness of carabids was positively correlated with the proportion of hedgerows. We found that the proportion of grassy strips affect negatively the abundance of aphids in the wheat fields, and positively so in maize fields. Carabid abundance was positively correlated with the proportion of grassy strips at large scale in both types of cultures.

Keywords: Agrosystems, landscape structure, crop pests, aphids, biological control, semi-natural habitats.

I - Introduction

Increasing demand of human population for food resulted in the necessity to increase agricultural yields and subsequently in intensification of agriculture (Gardner 1996; Krebs *et al.*, 1999), among others increasing application of pesticides (Lewis *et al.*, 1997; Oerke and Dehne 2004; Ameixa and Kindlmann 2011a). However, in the long term run, pesticide treatments do not prevent pest outbreaks and subsequent yield losses completely (Oerke 2006; Wilson *et al.*, 2001), because of development of resistance in pests and/or breakdown of ecological processes like pollination, ecological functioning of the soil and biological control (Lewis *et al.*, 1997; Plantegenest *et al.*, 2007). In addition, lots of negative effects of pesticides have been reported on human health environment (Benton 2003; Lee 2004; Ameixa and Kindlmann 2011a). Therefore, effective alternative solutions to pesticides have to be proposed.

One alternative is to use ecosystem services in terms of natural enemies to suppress the abundance of agricultural pests (Kindlmann and Růžička 1992; Altieri 1999; Kindlmann and Dixon 1999; Plantegenest *et al.*, 2001; Benton 2003; Wratten *et al.*, 2003). Landscape complexity, both in terms of its composition and structure, can play an important role here (Burel and Baudry 1995; Kindlmann *et al.*, 2005). Agricultural intensification leads to simplification of landscape structure by increasing the size of the fields, homogenization of cultures and fragmentation of semi-natural habitats (hedges, grasslands, woodlands), which has resulted in a loss of biodiversity, including that of natural enemies, in agroecosystems (Robinson and Sutherland 2002; Stoate *et al.*, 2001). This undermines the efficiency of natural biological control at local and landscape scale (Krauss 2011; Östman 2001b), because a heterogeneous landscape can better ensure regulation of pests by their natural enemies (Bianchi *et al.*, 2006; Maisonhaute and Lucas 2012). This is also supported by a metaanalysis of 209 papers, which has shown that 52% of herbivorous insects were significantly less abundant in polycultures than in monocultures (Andow 1991).

Aphids (Hemiptera: Aphididae) are among the most important pests on global scale (Dixon *et al.*, 1996; Dixon and Kindlmann 1998; van Emden and Harrington 2007; Ameixa and Kindlmann 2011b; Šipoš *et al.*, 2012). They are harmful to crops because they consume phloem sap and thus deprive plants from nutrients (Giordanengo *et al.*, 2007; Fievet *et al.*, 2007), and because they act as vectors of viruses, which then cause physiological damage to plants (Nault *et al.*, 1997).

One important group of natural enemies of aphids is non-flying polyphagous generalist predators, like carabids. It is believed that the predation by carabids in regulating the dynamic of population of aphids, can limit the probability of outbreaks (Symondson *et al.*, 2002). However, their regulatory effect on aphids is still not fully understood, because it was rarely studied in the field and the diet composition of carabids is not well known (Holland 2002; Symondson *et al.*, 2002; Sunderland 2003; Ameixa and Kindlmann 2008).

Landscape composition, in terms of the relative proportion and size of patches of different types and their spatial configuration, is important for both aphids and carabids. Because of their poor dispersal ability, many species of carabids are very sensitive to landscape fragmentation and to changes in land use (Petit and Burel 1998; Holland 2002; Keller and Largiadèr 2003). Landscape structure also affects the presence and the abundance of aphids in the crops (Ricci *et al.*, 2009). This is because both aphids and their natural enemies overwinter outside of the fields, in semi-natural habitats - trees or grasses (Carter *et al.*, 1982; Corbit *et al.*, 1999; Pywell *et al.*, 2011). These habitats therefore provide a source of both aphids and their natural enemies, which both then colonize cereal fields in spring (Winder *et al.*, 1999; Martinez *et al.*, 2005; Levie *et al.*, 2005; Bianchi *et al.*, 2006; Grez *et al.*, 2008). Therefore, the effect of semi-natural habitats on aphid abundance can be both positive and negative, depending on which of these groups is better supported by the semi-natural habitats (Woodcock *et al.*, 2010; Vanbergen *et al.*, 2010; Vandewalle *et al.*, 2010).

The aim of this study is to explore the importance of landscape context on the abundance of aphids and their natural enemies, which may help to develop effective strategies for reduction of aphid outbreaks in agricultural landscapes. Here we test the hypothesis that the abundance of aphids in the field is influenced by landscape composition (either directly, or indirectly via their natural enemies) and that this effect depends on the landscape scale considered.

II - Materials and methods

II. 1 - Study site

This study was conducted during 2009 and 2010 within an agricultural landscape situated in the “ZA Armorique” in the vicinity of Pleine-Fougères, which is located in the south of the Mont Saint Michel’s Bay (Brittany, Western France, 48°36'N,1°32'W). The locality is a long-term ecological research site (Burel *et al.*, 1998; Baudry *et al.*, 2000). It is a representative of the “bocage” landscape, characteristic for Brittany, with a mixture of cultivated fields, grasslands and a dense hedgerow network (Baudry *et al.*, 2000). This site also has a gradient of landscapes (Figure III.1) ranging from a fine-grain landscape with a complex network of hedgerows (160 m/ha) enclosing small fields and a heterogeneous landscape structure (Le Coeur *et al.*, 1997) to a more open landscape with fewer meters of hedgerow per hectare (70 m/ha) enclosing large fields (Baudry *et al.*, 2000). The main crops of this area are cereals, maize, oilseed rape and some vegetables. The main agricultural activity is mixed farming and milk production.

To estimate variations of landscape on the scale of this area, the experimental fields were chosen within the area of 24 km², distributed along the landscape gradient in each year (Baudry *et al.*, 2006), depending on the surrounding landscape features. The software CHLOETM 3.1 and ZAZIETM1.0 (Baudry *et al.*, 2006) was used to verify that the fields represent well the gradient of opening of the landscape within the site.

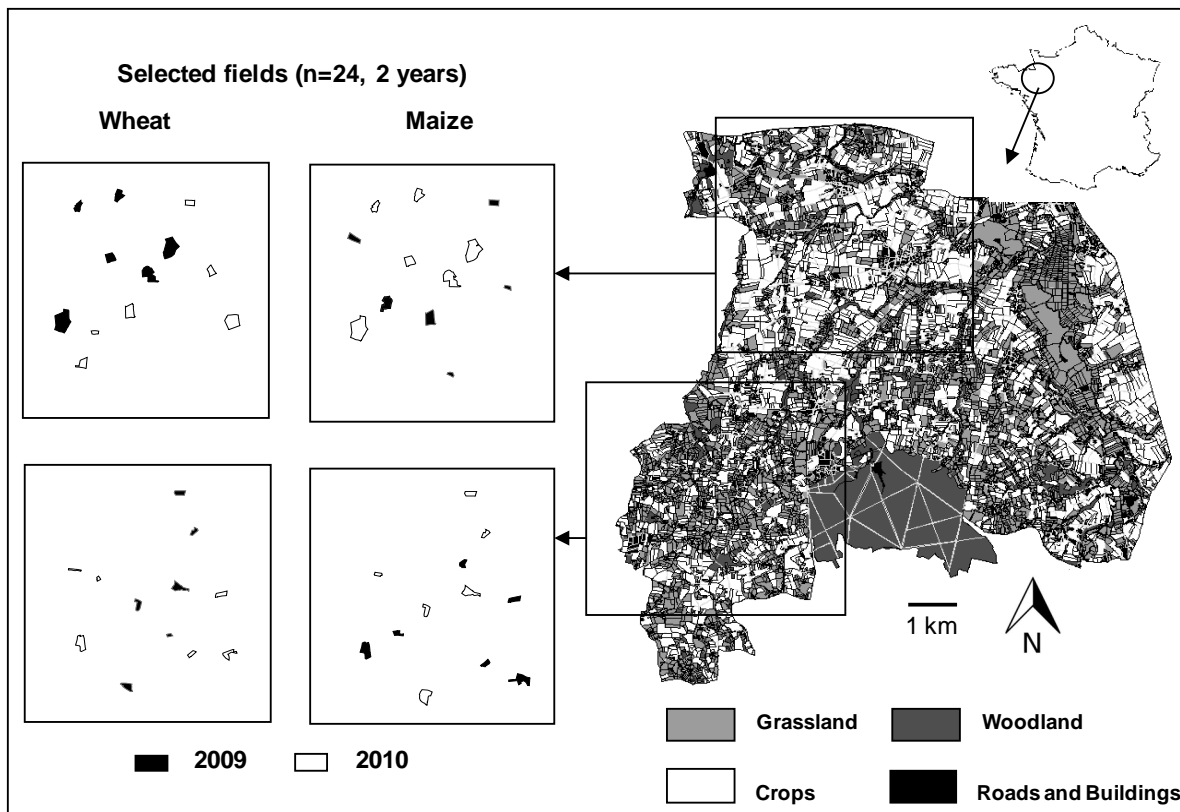


Figure III.1. Location and main land use of the study area. Distribution of the 24 sampled wheat and maize fields during the two years of study.

II. 2 - Monitoring

In each year (2009 and 2010), 12 wheat fields and 12 maize fields were chosen at random within the experimental area (because of crop rotation, they were different between years). In each of these fields, six sampling points were randomly selected using ArcGIS software (version 9.1, ESRI) and geo-referenced using a GPS (Juno™ ST, Software ArpentGIS 4.5). In each year, sampling was performed 5 times during the season for wheat fields and 6 times for maize fields, every 2 weeks: between May 1 and July 15 in wheat fields and between June 20 and September 5 in maize fields. This period covers the time when aphids are most abundant on these crops.

At each of these points and instants, the numbers of aphids present on 25 tillers of wheat and 8 plants of maize were counted and their species and developmental stage and life form (larvae, unwinged and winged adults) were determined. Carabids were captured at the same sampling points, using pitfall traps (one trap per sampling point). Each trap was set up at

the instant of aphid counting and emptied 15 days later (except of the last interval, in was during the next aphid counting). The traps (polypropylene pots, H = 120 mm, Ø 8.5 cm) were buried in the ground and protected from rain by transparent Plexiglas plates, positioned about two inches above each trap. Each trap contained a solution of 50% salt water and 50% propylene glycol (Bouget 2001). Captured carabids were stored in 70% alcohol and identified to the species level using Trautner and Geingenmüller (1987) and Forsythe (2000).

II. 3 - Characterization of the landscape

In a 100 m wide buffer strip around each field and in circles with diameters 300, 500 and 800 m, centered in the centre of each of the experimental field, we have measured six variables: percentage of land covered by (1) grassland, (2) woodland, (3) grassy strips, (4) cultures (wheat, maize, oilseed rape), (5) other elements (water, fresh, built areas, roads, railways, gardens) and the length in meters of (6) hedgerows. All these were identified and digitized with ArcGIS software (version 9.1, ESRI). In the subsequent text, the distance is indicated as a subscript to the landscape variable (e.g., grassland₈₀₀ means proportion of grassland in the circle with 800 m diameter). The distances used are a compromise between the scale to which the landscape structure influences the maximum populations of aphids and parasitoids: about 1 km (Rand and Tschardtke 2007). The hedgerows were included, because they are structuring the agricultural landscapes and thus are particularly important with respect to the movement of organisms in agroecosystems (Ricci *et al.*, 2009).

The abundance of aphids is determined by climatic factors (Hulle *et al.*, 2010), and therefore we also included year as an explanatory variable. As we considered percentages, we had only 5 degrees of freedom among the 6 variables and one of them could be deleted. Because the percentage of grasslands was strongly negatively correlated with that of the cultures, we did deleted cultures from further analyses. This resulted in 21 variables: 5 types landscape variables times 4 sizes of the circles/buffers considered, plus year.

II. 4 - Statistical Analysis

Because the number of explanatory variables was large, we had to adopt a procedure for variable selection. This was conducted in two phases. First, we used a procedure for selecting variables by Ricci *et al.* (2009). For each landscape variable and each distance, the index Akaike (Akaike Information Criterion, Akaike 1974) was calculated. The distance with the

lowest AIC was selected for subsequent analyses. Then, the procedure `glmulti` (Calcagno and De Mazancourt 2010) was applied to select the combination of variables producing the best model according to AIC. The default method in `glmulti` (`method = "h"`) fits all candidate models. All 50 possible models containing all considered explanatory factors were fitted to the data and ranked according to their AIC value from the model with the lowest AIC (Appendix III.1, III.2, III.3 and III.4). Top regression models, with the highest level of empirical support, were those within 2 AIC units of the top-supported model (Burnham and Anderson 2002) and with informative parameters (Arnold 2010). Finally, the GLM including all variables selected by the selection procedure were adjusted to the data set. All data were pooled and analyses used Poisson error term and a Log link. The significance of the estimated parameters was tested using the chi-square test. These models were calculated using R Software (R Development Core Team 2008).

Autocorrelation is problematic for classical statistical tests like regression, which rely on independently distributed errors (Legendre 1993), as it may lead to erroneous conclusions regarding the significance of covariates in studies of species-environment relationships (Christman 2008; Thornton *et al.*, 2011). To account for this, the coordinates of each field were obtained using ArcGIS software and used for subsequent tests of spatial autocorrelation between the fields (Thébaud *et al.*, 2006). In order to test for spatial autocorrelation of the residuals of the best model (GLM) for total aphid and carabid abundances in the field, we computed Moran's I indices for nearest-neighbour pairs of the sampling fields according to the Delaunay network. The objective was to test the interdependence of the residuals of the model within our area. Under the hypothesis of spatial independence, the values of the residuals should be distributed at random among the locations of the coordinates of the sampling field (Thébaud *et al.*, 2006). Spatial autocorrelation was tested using Passage 2.0 software (Rosenberg 2009). The significance of the coefficients of autocorrelation was tested against the null hypothesis of absence of a spatial arrangement ($\alpha = 0.05$).

III -Results

We recorded a total of 40167 aphids in the wheat fields and 31125 in the maize fields. In Western Europe, *Sitobion avenae*, *Metopolophium dirhodum* and *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) are the three most abundant cereal aphid pests (Carter *et al.*, 1982; Hill 1987). However, in this study, all three species were found only in maize fields: *S.*

avenae (11450 individuals), *M. dirhodum* (5250 individuals) and *R. padi* (14425 individuals), but only *S. avenae* (31897 individuals) and *M. dirhodum* (8270 individuals) were found in wheat fields. A total of 85 species of carabids were captured: 44558 individuals from 71 species in wheat fields and 32148 individuals from 70 species in maize fields. The two cultures shared 56 species. Rank-abundance values of all species found in wheat and maize fields are plotted in Appendix III.5.

III.1 - The influence of landscape context on abundance of aphids in wheat fields

The model that best described total aphid and *S. avenae* abundances included year, woodland₈₀₀, grassland₃₀₀, grassy strip₈₀₀ and hedgerow₈₀₀ for total abundance of aphids and year, woodland₈₀₀, grassland₃₀₀, grassy strip₈₀₀ and hedgerow₁₀₀ for *S. avenae*. The model that best described the abundance of *M. dirhodum* included year, grassland₁₀₀, grassy strip₃₀₀ and hedgerow₅₀₀ (see AIC values of the generalized linear model, Appendix III.1).

The best models for total abundance and that of each aphid species in wheat fields are presented in Table III.1. Estimated parameter values indicate that there are positive effects of woodland₈₀₀ and grassland₃₀₀ on aphid abundance ($\chi^2 = 5038.7$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 3380.6$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively), and on that of *S. avenae* ($\chi^2 = 5974.9$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 1943.7$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively). The abundance of *M. dirhodum* was positively correlated only with grassland₁₀₀ ($\chi^2 = 66.103$; df = 1, $P < 0.0001$). The total aphid abundance was significantly negatively correlated with grassy strips₈₀₀ and hedgerow₈₀₀ ($\chi^2 = 3684.2$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 206.18$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively) as was that of *S. avenae* with grassy strips₈₀₀ and hedgerow₁₀₀ ($\chi^2 = 3432.8$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 1292.3$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively) and *M. dirhodum* with grassy strips₃₀₀ and hedgerow₅₀₀ ($\chi^2 = 61.067$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 54.613$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively). The year did not contribute significantly to explaining total aphids and species abundances of aphids in the wheat fields ($\chi^2 = 419.52$; df = 1, $P = 0.0799$, $\chi^2 = 122.26$; df = 1, $P = 0.0887$, $\chi^2 = 41.1$; df = 1, $P = 0.1147$, respectively).

The analysis revealed no spatial autocorrelation for the model residuals (GLM) of total aphid abundance at the level of the 12 sampling fields at each year; aphids in 2009: $I = -0.18$, $P = 0.55$; aphids in 2010: $I = -0.014$, $P = 0.61$. This means that the residuals exhibit no spatial structure and the sampling fields can be considered as independent spatial replicates.

Table III.1 Generalized Linear Model including parameter estimates explaining total abundances of aphids and the abundances of individual species in wheat fields; df: degrees of freedom, β : estimate of regression coefficient, SE: standard error, χ^2 = test value, P = significance of β . All sp.: Total aphid abundance; *S.a.*: *Sitobion avenae* abundance; *M.d.*: *Metopolophium dirhodum* abundance.

| Parameters | Distance | df | | | β | | | SE | | | χ^2 | | | P | | |
|--------------|----------|---------|-------------|-------------|------------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|----------|-------------|-------------|----------|-------------|-------------|
| | | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> |
| Year 2010 | | | | | -2.468e-01 | 1.592e-01 | -1.720e+00 | 1.208e-02 | 1.441e-02 | 3.097e-02 | 419.52 | 122.26 | 41.1 | 0.0799 | 0.0887 | 0.1147 |
| Woodland | 800 m | 1 | 1 | 1 | 6.510e-02 | 7.862e-02 | | 9.267e-04 | 1.046e-03 | | 5038.7 | 5974.9 | | < 0.0001 | < 0.0001 | |
| Grassland | 300 m | 1 | 1 | 1 | 1.839e-02 | 1.551e-02 | | 3.278e-04 | 3.519e-04 | | 3380.6 | 1943.7 | | < 0.0001 | < 0.0001 | |
| Grassy strip | 800 m | 1 | 1 | 1 | -1.722e+00 | -1.869e+00 | | 3.119e-02 | 3.565e-02 | | 3684.2 | 3432.8 | | < 0.0001 | < 0.0001 | |
| Hedgerow | 800 m | 1 | 1 | 1 | -1.507e-05 | | | 1.052e-06 | | | 206.18 | | | < 0.0001 | | |
| Hedgerow | 100 m | 1 | 1 | 1 | | -3.092e-04 | | | 8.915e-06 | | | 1292.3 | | | < 0.0001 | |
| Grassland | 100 m | 1 | 1 | 1 | | | 5.168e-03 | | 6.317e-04 | | | | 66.103 | | | < 0.0001 |
| Grassy strip | 300 m | 1 | 1 | 1 | | | -1.144e-01 | | 1.524e-02 | | | | 61.067 | | | < 0.0001 |
| Hedgerow | 500 m | 1 | 1 | 1 | | | -3.151e-05 | | 4.219e-06 | | | | 54.613 | | | < 0.0001 |

III.2 - The influence of landscape context on total abundance and species richness of carabids in wheat fields

The best model describing total abundance of carabids included year, grassland₈₀₀, other₃₀₀, grassy strip₈₀₀ and hedgerow₈₀₀. The best model describing species richness of carabid included other₃₀₀ and hedgerow₈₀₀ (see AIC values of the generalized linear model, Appendix III.2).

The best models for total abundance and species richness of carabid in the wheat fields are presented in Table III.2. The total abundance of carabids was negatively influenced by grassland₈₀₀, and hedgerow₈₀₀ ($\chi^2 = 94.165$; $df = 1$, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 9.8548$; $df = 1$, $P = 0.001694$, respectively). There was a significant positive correlation between the total abundance of carabids and grassy strips₈₀₀ and other₃₀₀ ($\chi^2 = 853.46$; $df = 1$, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 470.51$; $df = 1$, $P < 0.0001$,). The proportion of hedgerow₈₀₀ had a positive effect on species richness of carabid ($\chi^2 = 6.3529$; $df = 1$, $P = 0.001742$). In the wheat fields, no association between species richness of carabid and the proportion of other was detected ($\chi^2 = 4.3555$; $df = 1$, $P = 0.05689$).

The analysis revealed no spatial autocorrelations in the residuals of the model (GLM) for carabid abundance at the level of the 12 sampling fields at each year; carabids in 2009: $I = 0.154$, $P = 0.09$; carabids in 2010: $I = -0.005$, $P = 0.56$. This means that the residuals exhibit no spatial structure and the sampling fields can be considered as independent spatial replicates.

Table III.2 Generalized Linear Model including parameter estimates explaining total abundance and species richness of carabids in wheat fields; df: degrees of freedom, β : estimate of regression coefficient; SE: standard error, χ^2 = test value, P = significance of β .

| Parameters | Distance | Carabid bundance | | | | | Species richness of carabid | | | | |
|--------------|----------|------------------|------------|-----------|----------|----------|-----------------------------|------------|-----------|----------|----------|
| | | df | β | SE | χ^2 | P | df | β | SE | χ^2 | P |
| Year 2010 | | 1 | 7.009e-02 | 1.019e-02 | 47.363 | 0.0599 | | | | | |
| Grassland | 800 m | 1 | -6.148e-03 | 6.315e-04 | 94.165 | < 0.0001 | | | | | |
| Other | 300 m | 1 | 3.123e-02 | 1.463e-03 | 470.51 | < 0.0001 | 1 | -2.697e-02 | 1.297e-02 | 4.3555 | 0.05689 |
| Grassy strip | 800 m | 1 | 6.010e-01 | 2.019e-02 | 853.46 | < 0.0001 | 1 | | | | |
| Hedgerow | 800 m | 1 | -4.223e-06 | 1.347e-06 | 9.8548 | 0.001694 | 1 | 2.252e-05 | 6.561e-06 | 6.3529 | 0.001742 |

III.3 - The influence of landscape context on abundance of aphids in maize fields

The best model describing total abundance of aphids included woodland₃₀₀, other₅₀₀, grassy strip₃₀₀, hedgerow₈₀₀ and grassland₈₀₀. The best model describing the abundance of *S. avenae* included hedgerow₈₀₀, grassland₈₀₀, woodland₅₀₀, and grassy strip₈₀₀. The best model describing the abundance of *M. dirhodum* included grassland₈₀₀, grassy strip₅₀₀ and hedgerow₁₀₀. For the abundance of *R. padi*, the best model included woodland₃₀₀, grassy strip₃₀₀ and grassland₅₀₀ - see AIC values of the generalized linear model, Appendix III.3.

The best models for total abundance and that of each aphid species in the field of maize are presented in Table III.3. We found that there are positive effects of woodland₃₀₀, other₅₀₀, grassy strip₃₀₀ and grassland₈₀₀ on total abundance of aphids ($\chi^2 = 1082.7$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 1397.4$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 1559.1$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 1125.9.1$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively), while grassland₈₀₀, woodland₅₀₀ and grassy strip₈₀₀ had a positive effect on *S. avenae* abundance ($\chi^2 = 220.72$; df = 1, $P = 0.00410$, $\chi^2 = 14.45$; df = 1, $P = 0.0001$, $\chi^2 = 86.69$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively). The effects of grassland₈₀₀ and grassy strip₅₀₀ were also positive on *M. dirhodum* ($\chi^2 = 254.44$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 35.87$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively). The abundance of *R. padi* was significantly positively correlated with woodland₃₀₀, grassy strip₃₀₀ and grassland₅₀₀ ($\chi^2 = 892.42$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 5305.60$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 1108.00$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively). The total abundance of aphids, *S. avenae* and *M. dirhodum* were significantly negatively correlated with hedgerow₈₀₀ and hedgerow₁₀₀ ($\chi^2 = 1759.7$; df = 1, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 761.24$; df = 3, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 34.84$; df = 1, $P < 0.0001$, respectively).

The analysis revealed no spatial autocorrelation for the model residuals (GLM) of total aphid abundance at the level of the 12 sampling fields at each year; aphids in 2009: $I = -0.12$, $P = 0.13$; aphids in 2010: $I = -0.21$, $P = 0.43$. This means that the residuals exhibit no spatial structure and the sampling fields can be considered as independent spatial replicates.

Table III.3 Generalized Linear Model including parameter estimates explaining total abundances of aphids and the abundances of individual species in maize fields; df: degrees of freedom, β : estimate of regression coefficient, SE: standard error, χ^2 = test value, P = significance of β . All sp.: Total aphid abundance; *S.a.*: *Sitobion avenae* abundance; *M.d.*: *Metopolophium dirhodum* abundance; *R.p.* : *Rhopalosiphum padi* abundance.

| Parameters | Distance | df | | | | β | | | | SE | | | | χ^2 | | | | P | | | | | | | |
|--------------|----------|---------|-------------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|-------------|---------|-------------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|-------------|---------|-------------|-------------|-------------|----------|----------|----------|----------|
| | | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | <i>R.p.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | <i>R.p.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | <i>R.p.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | <i>R.p.</i> | All sp. | <i>S.a.</i> | <i>M.d.</i> | <i>R.p.</i> | | | | |
| Woodland | 300 m | 1 | | | 1 | 8.16e-02 | | | | 0.10 | | | | 2.48e-03 | | | | 1082.7 | | | 892.42 | < 0.0001 | < 0.0001 | | |
| Other | 500 m | 1 | | | | 8.51e-02 | | | | | | | | 2.30e-03 | | | | 1397.4 | | | | < 0.0001 | < 0.0001 | | |
| Grassy strip | 300 m | 1 | | | 1 | 3.56e-01 | | | | 0.82 | | | | 8.83e-03 | | | | 1559.1 | | | 5305.60 | < 0.0001 | < 0.000 | | |
| Hedgerow | 800 m | 1 | 1 | | | -5.81e-05 | -6.43e-05 | | | | | | | 1.43e-06 | 2.35e-06 | | | 1759.7 | 761.24 | | | < 0.0001 | < 0.0001 | | |
| Grassland | 800 m | 1 | 1 | 1 | | 2.462e-02 | 1.691e-02 | 1.682e-02 | | | | | | 7.388e-04 | 1.143e-03 | 1.044e-03 | | 1125.9 | 220.72 | 254.44 | | < 0.0001 | 0.0410 | < 0.0001 | |
| Woodland | 500 m | | 1 | | | | 1.32e-02 | | | | | | | | 3.47e-03 | | | | 14.45 | | | | 0.0001 | < 0.0001 | |
| Grassy strip | 800 m | | 1 | | | | 4.18e-01 | | | | | | | | 4.57e-02 | | | | 86.69 | | | | < 0.0001 | < 0.0001 | |
| Grassy strip | 500 m | | | 1 | | | | 3.46e-01 | | | | | | | | 5.72e-02 | | | | 35.87 | | | | < 0.0001 | < 0.0001 |
| Hedgerow | 100 m | | | 1 | | | | -1.30e-04 | | | | | | | | 2.21e-05 | | | | 34.84 | | | | < 0.0001 | < 0.0001 |
| Grassland | 500 m | | | | 1 | | | | | 0.03 | | | | | | | | | | | 1108.00 | | | < 0.0001 | < 0.0001 |

III.4 - The influence of landscape context on total abundance and species richness of carabids in maize fields

The best model describing the total abundance of carabids included woodland₁₀₀, grassland₁₀₀, grassy strip₃₀₀ and hedgerow₈₀₀. The best model describing species richness of carabids included other₅₀₀ and hedgerow₈₀₀ - see AIC values of the generalized linear model, Appendix III.4.

The best models for total abundance and species richness of carabid in the fields of maize are presented in Table III.4; woodland₁₀₀, grassland₁₀₀ and hedgerow₈₀₀ have a negative and significant effect on the total abundance of carabids ($\chi^2 = 16.18$; $df = 1$, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 93.81$; $df = 3$, $P < 0.0001$, $\chi^2 = 2043.40$; $df = 1$, $P < 0.0001$, respectively). We found a significant positive correlation between the total abundance of carabids and grassy strips₃₀₀ ($\chi^2 = 522.18$; $df = 1$, $P < 0.0001$). The species richness of carabid was significantly positively correlated with hedgerow₈₀₀ ($\chi^2 = 4.8647$; $df = 1$, $P = 0.02741$).

The analysis revealed no spatial autocorrelations in the residuals of the model (GLM) for carabid abundance at the level of the 12 sampling fields at each year; carabids in 2009: $I = 0.11$, $P = 0.15$; carabids in 2010: $I = 0.23$, $P = 0.05$. This means that the residuals exhibit no spatial structure and the sampling fields can be considered as independent spatial replicates.

Table III.4 Generalized Linear Model including parameter estimates explaining total abundance and species richness of carabids in maize fields; df: degrees of freedom, β : estimate of regression coefficient; SE: standard error, χ^2 = test value, P = significance of β .

| Parameters | Distance | Carabid bundance | | | | | Species richness of carabid | | | | |
|--------------|----------|------------------|------------|-----------|----------|----------|-----------------------------|------------|-----------|----------|---------|
| | | df | β | SE | χ^2 | P | df | β | SE | χ^2 | P |
| Woodland | 100 m | 1 | -8.945e-03 | 2.228e-03 | 16.18 | < 0.0001 | | | | | |
| Grassland | 100 m | 1 | -4.128e-03 | 4.277e-04 | 93.81 | < 0.0001 | | | | | |
| Other | 500 m | | | | | | 1 | -4.145e-02 | 1.695e-02 | 2.2793 | 0.05626 |
| Grassy strip | 300 m | 1 | 2.402e-01 | 1.087e-02 | 522.18 | < 0.0001 | | | | | |
| Hedgerow | 800 m | | -6.802e-05 | 1.564e-06 | 2043.40 | < 0.0001 | 1 | 1.800e-05 | 8.154e-06 | 4.8647 | 0.02741 |

IV - Discussion

IV.1 - Influence of landscape context on abundance of aphids

Landscape composition affects various insect pest species in different ways (den Belder et al. 2002). E.g., Bianchi et al. (2006) in a recent review demonstrated that pest pressure was lower in more complex landscapes in 45 % of the selected publications and higher in 15 %. In our study, the abundance of aphids in the field was associated with landscape composition at large scale (500 m and 800 m). There was a positive correlation between the abundance of the aphids and the proportion of woodland and grassland at these scales. Aphid abundance was negatively correlated with the proportion of grassy strips in wheat fields and positively in maize fields. We also found a negative effect of the proportion of hedgerows on the abundance of aphids at these scales in both types of cultures.

The semi-natural habitats at large scale were shown to be key factors in determining pest pressure also in Rusch et al. (2010). In general, semi-natural habitats are more stable and so provide refuges for aphids from human disturbances (e.g., pesticides) and hibernation sites from which they can colonize crops in spring (Dixon 1973, 1985; Carter *et al.*, 1982). Thus semi-natural habitats are sources and cereals sinks in aphid source-sink dynamics, as suggested by Dunning et al. (1992) and Dias (1996).

IV.2 - Influence of landscape context on abundance of carabids and species richness

There was a negative correlation between the abundance of carabids and the proportion of grassland and hedgerow at large scale in the field of wheat. We found the same results in the maize fields but at small scale for the proportion of grassland and woodland. Carabid abundance was positively correlated with the proportion of grassy strips at large scale in both types of cultures. Carabid species richness was significantly positively correlated with the proportion of hedgerows at large scale in both types of cultures.

The semi-natural environments promote the diversity of carabids, but their impacts on different species are debated (Holland 2002). Carabids are known to be particularly sensitive to the landscape structure, especially at large scale (Holland 2002; Aviron *et al.*, 2005). In our study, the relative proportions of semi-natural habitats such as woodland, grassland and hedgerows were negatively correlated with the abundance of carabids at two different scales. This may be because the dominant species in our study were *Poecilus cupreus* and

Pterostichus melanarius (Appendix III.5), which made up 71% of all the carabids captured. These species are mainly occurring in fields (Thiele 1977; Kromp 1999; Ameixa and Kindlmann 2008).

The proportion of hedgerows was positively correlated with the species richness of carabids. This may be because hedgerows can act as habitat or as a corridor for forest species (Petit and Burel 1998), which then may venture into the adjacent fields. Thus the carabid community in landscapes rich in hedgerows might have been enriched by the species, which would not be present here, if hedgerows were missing. Also the proportion of other elements was positively correlated with the abundance of aphids and carabids. This may be due to factors such as the presence of diversified resources and spread over time (e.g., flower of gardens) or a micro-climate (high temperature of winter or spring).

IV.3 - Effect of the proportion of grassy strips on abundance of aphids and carabids

We found that the proportion of grassy strips was negatively correlated with the abundance of aphids in the wheat fields, and positively so in maize fields at different scales. Carabid abundance was positively correlated with the proportion of grassy strips at large scale in both types of cultures. Similarly, Collins et al. (2002) showed that a presence of grassy strips was positively correlated with the abundance of carabids in the adjacent field, but this abundance decreased rapidly with distance from the strip. Pywell et al. (2011) showed that the grassy strip is useful for predators. Carabids were more active and more abundant in fields bordered by grassy margins (Varchola and Dunn 2001; Hof and Bright 2010). Thus, even if it is not possible to draw any strong conclusions based on the meagre results of our study, additional literature data support the idea that grassy strips may provide an interesting compensation against the loss of semi-natural habitats and its negative influence on beneficial insect species, like carabids. This is particularly interesting since despite their cost, grassy strips have not been designed for ecological multifunctionality: their initial – and only official – goal is to protect water against agricultural inputs (Delattre *et al.*, 2011). However, some results contradict this idea: Marshall et al. (2006) showed that carabids did not respond to the presence of 6 m margin strips.

Grassy strips have been set in agricultural landscapes many years ago, but their ecological role is still not fully understood (Marshall and Moonen 2002). Undoubtedly, they play an important role in increasing the amount of semi-permanent and semi-natural habitat in

the landscape, thereby favouring beneficial species. They may thus partly compensate for the loss of semi-natural habitats and ameliorate the negative effects of the intensification of agriculture (Woodcock *et al.*, 2010).

V - Conclusion

Because species differ in the scales at which they use resources and perceive their environment (Wiens 1989), studying the scale-dependent effect of local and landscape factors on pest abundance is a pre-requisite for conceiving ecologically-based pest management strategies at large scales. Our study demonstrated that the abundance of aphids and their natural carabid enemies was affected by the landscape composition at large scale. We found a strong positive effect of the proportion of woodland and grassland on abundance of the aphids. This result confirms Rusch *et al.* (2001) findings who reported an important role of semi-natural habitats at large scale as key factors determining pest pressure. Thus, movements of aphids from semi-natural habitats toward cereal crops can be considered as a source-sink dynamics, as suggested by Dunning *et al.* (1992) and Dias (1996). Carabid abundance was negatively influenced by the proportion of these semi-natural habitats. In our study, the carabid community was dominated by typical field species which are known to be impeded by the presence of these semi-natural habitats such as dense hedgerow network acting as barrier effect on dispersal movements. Carabids were more abundant in crop fields surrounded by grassy strips while aphids showed similar trend only in maize fields but not in wheat fields.

Further research is needed to better clarify the relationships that can exist between the abundance of aphids and carabids and the landscape context in order to improve our ability to predict their dynamics in agricultural landscapes. This will help to take the measures of management of sustainable agro-ecosystems for the conservation of species and maximizing the service of biological control of pest populations.

Acknowledgements

This study was funded by a grant from the ANR “Landscaphid” (French National Research Agency, ANR-09-STRA-05) for the LTER “Armorique” study area and two grants to PK: VOL/11/E036 of the GA CR, and CZ.1.05/1.1.00/02.0073 of the MSMT. Diab Al hassan obtained a PhD fellowship from the Syrian Minister of Higher Education. We thank Noémie Guillaud, Jessica Thevenot, Yann Rantier and Olivier Jambon who contributed to field work, data collection and/or data analysis. This paper is a contribution of the research team UMR CNRS 6553 ECOBIO, CAREN-OSUR, Rennes.

Annexes de chapitre III :

Appendix III.1. Comparison of AIC (Akaike Information Criterion) values of the four best models of the generalized linear model for total and aphid species abundances in wheat fields. Best models are in bold.

| Total aphid abundance | | | | | |
|-----------------------------------------|----------|---------------|--------|--------|------------|
| Parameters | Distance | Model1 | Model2 | Model3 | Null model |
| Year 2010 | | × | × | | |
| Woodland | 800 m | × | × | × | |
| Grassland | 300 m | × | × | × | |
| Grassy strip | 800 m | × | × | × | |
| Hedgerow | 800 m | × | × | × | |
| Other | 500 m | | × | × | |
| (AIC) | | 5164.7 | 5568.9 | 5782.3 | 31420 |
| <i>Sitobion avenae</i> abundance | | | | | |
| Year 2010 | | × | | | |
| Woodland | 800 m | × | × | × | |
| Grassland | 300 m | × | × | × | |
| Grassy strip | 800 m | × | × | × | |
| Hedgerow | 100 m | × | × | × | |
| Other | 800 m | | × | × | |
| (AIC) | | 4102.9 | 4423.2 | 5493.2 | 35927 |
| <i>Metopolophium dirhodum</i> abundance | | | | | |
| Year 2010 | | × | × | | |
| Woodland | 500 m | | × | × | |
| Grassland | 100 m | × | × | × | |
| Grassy strip | 300 m | × | × | × | |
| Hedgerow | 500 m | × | × | | |
| (AIC) | | 1360.0 | 1365.3 | 1413.3 | 6095 |

Appendix III.2. Comparison of AIC (Akaike Information Criterion) values of the four best models of the generalized linear model total and species richness of carabid in wheat fields. Best models are in bold.

| Carabid abundance | | | | | |
|------------------------------|----------|---------------|--------|--------|------------|
| Parameters | Distance | Model1 | Model2 | Model3 | Null model |
| Year 2010 | | × | × | × | |
| Grassland | 800 m | × | × | × | |
| Other | 300 m | × | × | × | |
| Grassy strip | 800 m | × | × | × | |
| Hedgerow | 800 m | × | × | | |
| Woodland | 100 m | | × | | |
| (AIC) | | 12305 | 12317 | 12325 | 14877 |
| Species richness of carabids | | | | | |
| Grassland | 500 m | | × | | |
| Grassy strip | 300 m | | × | × | |
| Hedgerow | 800 m | × | × | × | |
| Other | 300 m | × | | | |
| (AIC) | | 147.64 | 150.55 | 158.5 | 155 |

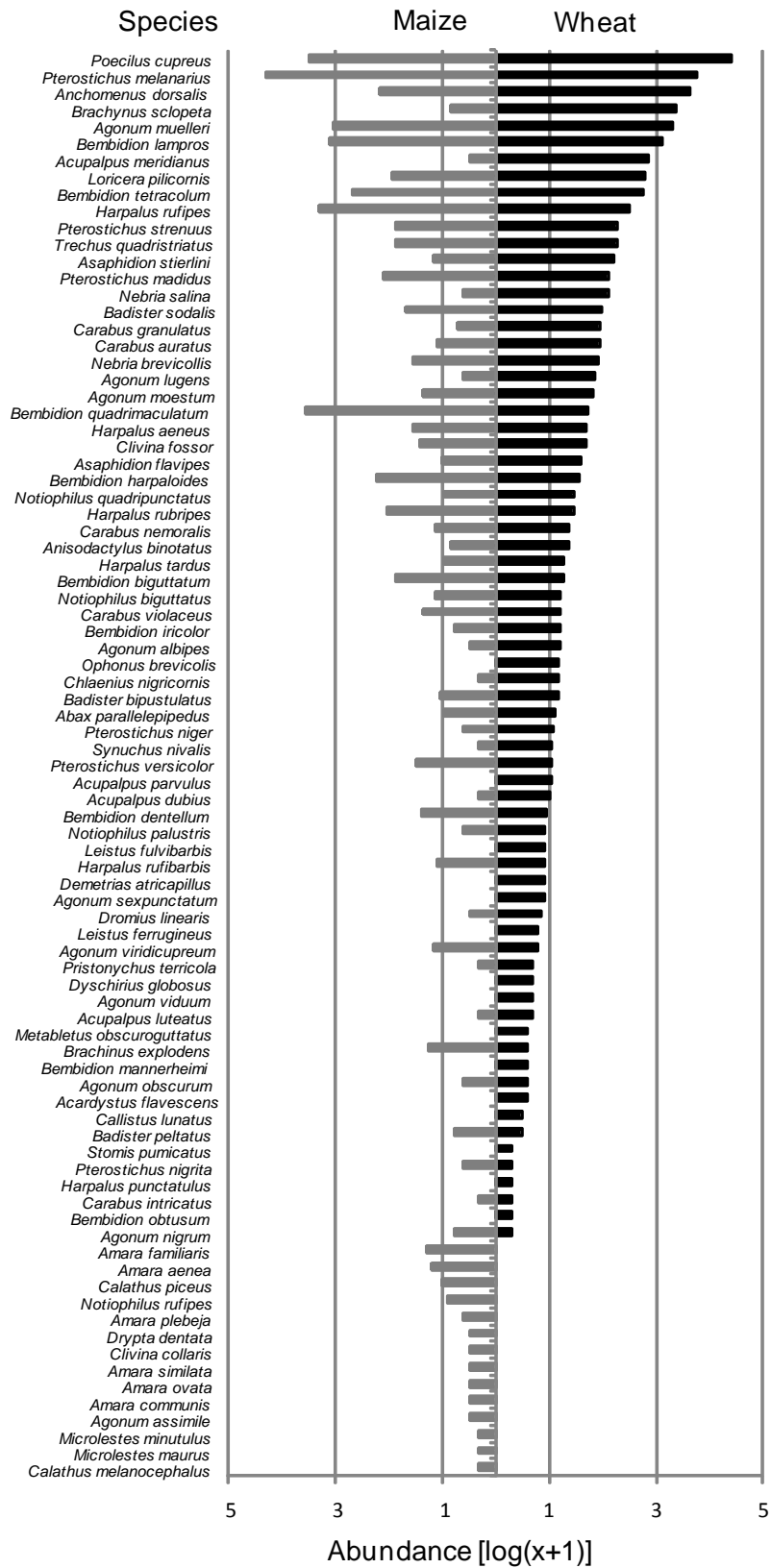
Appendix III.3. Comparison of AIC (Akaike Information Criterion) values of the four best models of the generalized linear model for total and aphid species abundances in maize fields. Best models are in bold.

| Total aphid abundance | | | | | |
|-----------------------------------------|----------|---------------|--------|--------|------------|
| Parameters | Distance | Model1 | Model2 | Model3 | Null model |
| Year 2010 | | | × | × | |
| Woodland | 300 m | × | × | | |
| Other | 500 m | × | × | × | |
| Grassy strip | 300 m | × | × | × | |
| Hedgerow | 800 m | × | × | × | |
| Grassland | 800 m | × | × | × | |
| (AIC) | | 4759.5 | 4765.2 | 5718.3 | 14475 |
| <i>Sitobion avenae</i> abundance | | | | | |
| Year 2010 | | | × | × | |
| Hedgerow | 800 m | × | × | × | |
| Grassland | 800 m | × | × | × | |
| Woodland | 500 m | × | × | | |
| Grassy strip | 800 m | × | | × | |
| Other | 800 m | | × | × | |
| (AIC) | | 1613.7 | 1620.7 | 1631.8 | 7931 |
| <i>Metopolophium dirhodum</i> abundance | | | | | |
| Year 2010 | | | × | | |
| Woodland | 300 m | | × | × | |
| Grassland | 800 m | × | × | | |
| Grassy strip | 500 m | × | × | × | |
| Hedgerow | 100 m | × | × | × | |
| Other | 800 m | | | × | |
| (AIC) | | 783.22 | 798.46 | 805.76 | 1455.333 |
| <i>Rhopalosiphum padi</i> abundance | | | | | |
| Year 2010 | | | × | × | |
| Woodland | 300 m | × | × | × | |
| Grassy strip | 300 m | × | × | × | |
| Grassland | 500 m | × | × | | |
| Hedgerow | 800 m | | | × | |
| Other | 800 m | | × | × | |
| (AIC) | | 8107.1 | 8171.9 | 8268.8 | 19013.92 |

Appendix III.4. Comparison of AIC (Akaike Information Criterion) values of the four best models of the generalized linear model total and species richness of carabid in maize fields. Best models are in bold.

| Carabid abundance | | | | | |
|------------------------------|----------|---------------|--------|--------|------------|
| Parameters | Distance | Model1 | Model2 | Model3 | Null model |
| Year 2010 | | | | × | |
| Woodland | 100 m | × | × | × | |
| Grassland | 100 m | × | × | × | |
| Other | 500 m | | × | × | |
| Grassy strip | 300 m | × | | | |
| Hedgerow | 800 m | × | × | × | |
| (AIC) | | 6234.9 | 6305.1 | 6386.5 | 12852 |
| Species richness of carabids | | | | | |
| Woodland | 300 m | | × | × | |
| Hedgerow | 800 m | × | × | × | |
| Other | 500 m | × | | × | |
| (AIC) | | 139.29 | 143.3 | 143.3 | 143 |

Appendix III.5. Rank abundance distribution of carabid species in wheat and maize fields. Only species from wheat fields are ranked



Chapitre IV

L'influence de différentes structures paysagères sur la répartition de la communauté de carabes dans un paysage agricole

Chapitre IV : L'influence de différentes structures paysagères sur la répartition de la communauté de carabes dans un paysage agricole

I - INTRODUCTION

Les paysages agricoles occupent, en Europe de l'Ouest, la majeure partie du territoire (Purtauf *et al.*, 2005a). Depuis les années 1970, l'intensification agricole a entraîné une simplification des paysages, se traduisant par une diminution et une fragmentation de la quantité d'habitats semi-naturels au sein des paysages (Tivy, 1990; Kruess et Tscharntke, 1994). Cette homogénéisation des paysages agricoles a entraîné une perte importante de biodiversité au sein des agroécosystèmes (Robinson et Sutherland, 2002; Benton *et al.*, 2003; Tscharntke *et al.*, 2005), et donc une érosion des services rendus par les espèces perdues, notamment la protection contre les phytophages (Kruess et Tscharntke, 1994). En effet, la richesse spécifique locale dans les écosystèmes dépend le plus souvent du paysage environnant (Jonsen et Fahrig, 1997; Weibull et Östman, 2003).

Dans ce contexte, de nombreux processus écologiques ont été altérés, entraînant, en même temps, une diminution voire une perte de services écosystémiques (Lewis *et al.*, 1997; Altieri, 1999). Cette perte entraîne généralement une diminution de rendements (Matson *et al.*, 1997). L'un des services majeurs, le contrôle naturel des ravageurs de cultures a été profondément détérioré par ces changements (Altieri, 1999). En effet, la perte d'habitats refuges et de sources de nourritures alternatives (haies, bois, prairies permanentes), nécessaires dans un environnement spatialement et temporellement instable, diminue le nombre d'auxiliaires de cultures (Bianchi *et al.*, 2006; Tscharntke *et al.*, 2007). Cette perte de contrôle a engendré un accroissement de la quantité de ravageurs ainsi que leurs pullulations, ayant pour effet d'augmenter l'utilisation de produits nocifs pour l'environnement. Dans un but de restauration et de renforcement de ce contrôle, il est nécessaire de comprendre son fonctionnement en étudiant la biologie et l'écologie des ravageurs de cultures, des auxiliaires de cultures ainsi que de leurs interactions (Lewis *et al.*, 1997; Matson *et al.*, 1997). L'étude de ce contrôle doit se faire à différents niveaux, allant de la parcelle au paysage, les différents organismes ne répondant pas à la même échelle (Levin, 1992; Tscharntke *et al.*, 2007).

De plus la présence d'éléments particuliers, telles que les bandes enherbées qui sont des éléments non productifs visant à augmenter la diversité des ennemis naturels sans augmenter celle des ravageurs, grâce à des mélanges de variétés végétales et un travail du sol réglementés (Nentwig *et al.*, 1998), favorisent la présence d'ennemis naturels comme les araignées et les prédateurs (Lys et Nentwig, 1994 dans Nentwig *et al.*, 1998) ou les carabes (Aviron *et al.*, 2007). Il a également été montré que dans les blés, les bandes enherbées avaient favorisé la prédation de ravageurs comme les pucerons par les carabes (Collins *et al.*, 2002). Néanmoins, l'impact de la fragmentation paysagère et de la perte d'habitats sur les interactions entre organismes est complexe et ne peut être généralisée, chaque organisme nécessitant donc des études particulières (Kareiva, 1987). Bianchi et al. (2006), dans une revue de l'impact de la complexité du paysage sur le contrôle naturel des ravageurs, montrent qu'il existe des résultats très contrastés entre les différentes études, la complexité du paysage pouvant être positive, neutre ou négative sur les ennemis naturels ainsi que sur les ravageurs. Il existe cependant une tendance à la diminution de l'impact des ravageurs, grâce à la présence d'un nombre plus important d'ennemis dans les paysages contrastés.

Une des solutions alternatives aux produits phytosanitaires réside dans l'utilisation des relations trophiques entre divers organismes afin de diminuer les dommages causés par les ravageurs (Eilenberg *et al.*, 2001). Plusieurs concepts sont regroupés sous le terme de lutte biologique. Parmi eux, la lutte biologique par conservation consiste à préserver et valoriser des espèces d'auxiliaires naturellement présentes dans les agroécosystèmes. Elle est différente de la lutte biologique par inondation qui consiste en des lâchers d'organismes auxiliaires dans des serres ou des champs quand les populations de ravageurs croissent dangereusement. Dans le concept de lutte biologique par conservation, on trouve la volonté d'optimiser l'efficacité des ennemis naturels indigènes grâce à la manipulation de leurs habitats, associée à une réduction des impacts négatifs des produits phytosanitaires. Ce mode de gestion permet de fournir aux espèces auxiliaires des ressources clés pour leur installation et leur maintien (Gurr et Wratten, 2000).

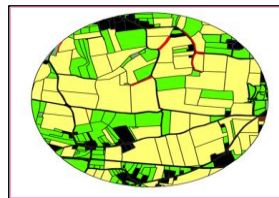
Les coléoptères carabiques (Carabidae) constituent le groupe dominant des prédateurs invertébrés dans de nombreux écosystèmes (Lövei et Sunderland, 1996; Toft et Bilde, 2003). C'est pourquoi de nombreuses connaissances ont été accumulées sur la biologie de ces insectes (Kromp, 1999). De nombreuses espèces de carabes sont des ennemis naturels de divers ravageurs de cultures (Lövei et Sunderland, 1996; Toft et Bilde, 2003), et peuvent

consommer quotidiennement des quantités de proies équivalente à leur poids (Kromp, 1999). Les carabes sont également très sensibles aux modifications de leurs habitats et aux transformations des paysages agricoles (Tréfás et Van Lenteren, 2008) et ils sont souvent utilisés comme indicateurs des impacts de l'agriculture et des transformations des paysages sur la biodiversité (Kromp, 1999). Des preuves de la consommation de pucerons par les carabes ont été obtenues en laboratoire à l'aide d'analyses des contenus d'intestins et de méthodes sérologiques (Sunderland, 2003). Les limites de ces techniques sont la prédation secondaire (i.e. un carabe qui mange un autre prédateur ayant lui-même mangé des pucerons) et la consommation de proies mortes, qui peuvent être des causes de résultat positif (Harwood *et al.*, 2001). Al Hassan *et al.* (2012) ont trouvé que l'abondance de pucerons des céréales et de carabes a été négativement corrélée dans le paysage fermé et positivement corrélée dans le paysage ouvert. Enfin, Winder *et al.* (2001) ont montré que la distribution des carabes et des pucerons des céréales (*S. avenae* et *M. dirhodum*) étaient positivement corrélées en plein champ. Cette corrélation pourrait toutefois être liée à une attraction des carabes par le miellat des pucerons, qui attire de nombreuses proies potentielles pour les carabes (Monsrud et Toft, 1999). Ainsi la corrélation positive entre pucerons et carabes ne traduirait pas forcément une régulation potentielle des pucerons.

L'objectif de cette étude est de déterminer si les structures paysagères et la présence de bandes, peuvent jouer un rôle dans le maintien des populations de carabes afin de diminuer la pression exercée par les pucerons des céréales, en milieu bocager. Ainsi, ce travail s'attachera à identifier les différents éléments du paysage favorables aux carabes. De ce fait, la problématique centrale est :

Quelles sont les structures paysagères pouvant expliquer l'abondance, la richesse spécifique et la composition spécifique des communautés de carabes dans les parcelles agricoles d'un paysage de bocage ? trois échelles d'étude seront prises en compte :

- l'échelle du paysage, en considérant deux sites plus ou moins bocagers,
- l'échelle de l'environnement local en considérant une zone-tampon de 500 m de rayon autour de chaque parcelle,
- l'échelle locale : la présence ou absence d'une bande enherbée et la distance à la bordure de la parcelle (le plus proche),



II - Le site d'étude : la zone atelier de la zone atelier d'Armorique

Le site d'étude est la zone atelier d'Armorique (48°36' N, 1°32'W) située au nord-est de l'Ille-et-Vilaine, en Bretagne. Depuis 1993, des travaux de recherches intégrant sciences sociales et sciences de la nature y sont menées par les chercheurs de l'OSUR de Rennes. Les objectifs principaux de ce site de recherche sont d'étudier sur le long terme les relations entre les dynamiques de l'agriculture, du paysage et de la biodiversité (voir l'introduction générale, la partie Matériels et Méthodes).

II.1 - Dispositif expérimentale : le piégeage

II.1.1 - Choix des parcelles

Afin d'estimer les variations à l'échelle la zone atelier Armorique, des parcelles ont été choisies, au sein de 24 carrées d'un km² de chaque années, répartis le long du gradient paysager (Baudry *et al.*, 2006), en fonction des caractéristiques paysagères environnantes. Les logiciels CHLOETM 3.1 et ZAZIETM 1.0 (Baudry *et al.*, 2006) ont été utilisés pour vérifier que les parcelles représentaient bien l'ensemble du gradient d'ouverture du paysage au sein du site. Enfin, les agriculteurs des parcelles retenues ont été contactés et informés de notre étude,

de ses objectifs et des manipulations qui auraient lieu. Seules les parcelles pour lesquelles l'accord des exploitants a été obtenu, ont été utilisées pour les suivis de population. Un repas, organisé chaque année sur la zone atelier, conviait tous les agriculteurs participant au notre étude, afin d'établir un dialogue entre eux et les scientifiques et permettant ainsi, de les tenir au courant de l'avancée des expérimentations. Une enquête a également été réalisée auprès de tous les agriculteurs ayant participé au notre étude (cf. fiche d'enquête en annexe 1). Au total, 24 parcelles ont été retenues sur la ZA de deux cultures (12 parcelles de blé et 12 parcelles de maïs) chaque année. Au sein de chacune de ces parcelles, six points d'échantillonnages ont été choisis aléatoirement à l'aide du logiciel Arc GIS[®] (ESRI Inc. Version 9.2). Pour chacun des deux paysages (ouvert et fermé), nous avons échantillonné 12 parcelles de blé dont 6 bordées d'une bande enherbées et 12 parcelles de maïs dont 6 bordées également d'une bande enherbée chaque année (2009 et 2010) (voir l'introduction générale, la partie Matériels et Méthodes).

II.1.2 - Echantillonnage des carabes

L'échantillonnage des carabes se déroule pendant deux années (2009 et 2010). En effet, les coléoptères carabiques, faciles à identifier, peuvent être piégés et échantillonnés à l'aide de pots-pièges posés en terre ou pièges d'interception (type Barber) (Niemelä, 1996; Koivula *et al.*, 2003). Ces pièges Barber étaient disposés aléatoirement en 6 points dans chacune des parcelles (voir l'introduction générale, la partie Matériels et Méthodes).

II.2 - Données cartographiques

L'ensemble des données cartographiques a été obtenu en utilisant le logiciel Arc GIS[®] (ESRI Inc. Version 9.2) et les différentes cartographies de la Zone Atelier : carte d'occupation du sol et carte du réseau de haies. L'ensemble de ces données date de 2009 et 2010. Dans un premier temps, la distance de chacun des points de piège à la bordure la plus proche de la parcelle a été calculée, de manière à pouvoir étudier la variabilité d'abondance et la richesse spécifique à l'échelle d'une parcelle. Dans un deuxième temps la surface occupée pour cinq types d'occupations du sol (surface boisée, culture, prairie, et éléments neutres : voies de communications, bâti et réseau hydrique), ainsi que le linéaire de haies (en mètres) ont été calculés à l'intérieur de « buffers » circulaires centrés sur le centre des parcelles et ayant un rayon de 500 mètres. Le diamètre des zones-tampons a été fixé à 500 m pour éviter leur chevauchement excessif (Ricci *et al.*, 2009) susceptible de créer des corrélations entre les

variables paysagères par la suite. De plus, des zones-tampon de plus grande taille ne pouvaient pas être prises en compte car sortant rapidement des limites de la zone-atelier, en dehors desquelles nous ne disposons pas de fonds cartographiques.

II.3 - Traitement des données

Les insectes récoltés sont triés pour ne garder que les carabes. La matrice de données comprend quatre variables à expliquer : l'abondance, la richesse spécifique, l'indice de Shannon-Wiener et l'indice d'Equitabilité des carabes, et dix variables explicatives : les facteurs environnementaux sont présentés dans les tableaux IV.1 et IV.2.

Tableau IV.1. Variables explicatives.

| Variables explicatives | Modalités |
|----------------------------------------------------|---------------------------|
| Localisation de la parcelle | Nord/Sud |
| Occupation du sol au paysage fermé de la parcelle | Blé ou maïs (fermé) |
| Occupation du sol au paysage ouvert de la parcelle | Blé ou maïs (ouvert) |
| La bande enherbée | (présence ou absence BE |
| La bordure de la parcelle | distance (le plus proche) |

Tableau IV.2. Variables explicatives basées sur les proportions (%) des différents éléments paysagers dans les zones tampons.

| Variables explicatives | Proportions (%) |
|----------------------------------------------------------------------|-----------------|
| Surfaces boisées | % |
| Cultures | % |
| Surfaces prairiales (Vergers, prairies, bandes enherbées et friches) | % |
| Éléments neutres (Voies de communications, bâtie et réseau hydrique) | % |
| la longueur des haies | m |

II.3.1 - Influence de l'ouverture du paysage sur la communauté des carabes

Cet objectif permet de déterminer l'éventuelle influence de deux types paysagers différents sur les populations de carabes. Il a pour but de comparer la communauté des carabes des site fermé et ouvert différenciant par la densité bocagère du site à paysage bocager à celle du site au paysage ouvert. Une comparaison des indices de diversité (Indice de Shannon-Wiener, Indice d'Equitabilité, abondance et richesse spécifique des carabes sont réalisée afin d'établir si l'ouverture du paysage influence de façon significative la structuration de la communauté des carabes entre deux types paysagers. La comparaison des indices de diversité est réalisée par un test de Wilcoxon, au seuil = 0,05. Les tests de Wilcoxon ont été réalisés à l'aide du logiciel R2.9.2.

II.3.2 - Etude de l'influence des bandes enherbées sur la communauté des carabes exploitant les parcelles cultivées

- **Effet sur l'abondance des carabes**

L'abondance est définie par l'effectif total des individus au sein de la communauté, les échantillons ne suivant pas une loi Normale. Un test de Wilcoxon de comparaison de moyenne est réalisé pour tester si l'abondance des carabes est significativement différente entre les parcelles adjacentes à une bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée.

- **Effet sur la richesse spécifique**

La richesse spécifique est définie comme le nombre d'espèces au sein de la communauté. Un test de Wilcoxon de comparaison de moyenne est réalisé pour voir si la richesse spécifique des carabes est significativement différente entre les parcelles adjacentes à une bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée.

- **Effet sur la diversité des communautés : Indice de Shannon**

L'indice de Shannon H' permet de mesurer la diversité au sein d'un habitat. La comparaison entre les indices de Shannon-Wiener des parcelles adjacentes à une bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée est réalisée par un test de Wilcoxon car les échantillons étudiés ne suivent pas une distribution normale.

- **Effet sur l'équitabilité des communautés**

L'indice d'équitabilité permet de rendre compte des inégalités de distribution entre les espèces. Il varie entre 0 et 1. La valeur 1 signifie un équilibre parfait d'abondance des espèces au sein d'un habitat. La comparaison entre les indices d'Equitabilité des parcelles adjacentes à une bande enherbée et les parcelles sans une bande enherbée est réalisée par un test de Wilcoxon car les échantillons étudiés ne suivent pas une distribution normale.

II.3.3 - Influence de la distance à la bordure de la parcelle sur la richesse spécifique des carabes dans les parcelles cultivées

Dans le but de mesurer l'existence de différences dans la distribution des espèces des carabes à l'intérieur d'une même parcelle, la richesse spécifique des carabes moyenne pour chaque point d'échantillonnage a été corrélés à la distance minimale de ce point à la bordure, pour chaque type de culture. Le nombre de points étant important ($n = 144$ pour la distance à la bordure), la corrélation effectuée est une corrélation de Pearson, la significativité du

coefficient de corrélation étant testée au seuil = 0,05. Les tests de corrélation ont été réalisés à l'aide du logiciel R 2.9.2.

II.3.4 - Relation entre variables paysagères et composition spécifique de la communauté des carabes dans les parcelles cultivées.

La réponse des communautés de coléoptères carabiques aux changements de structure du paysage n'étant pas totalement exprimée au travers des indices syntaxiques espacés précédemment (abondance, richesse spécifique, diversité et l'équitabilité) (Burel *et al.*, 1998), nous avons choisi en plus de considérer la composition spécifique des communautés pour analyser les relations entre espèces et environnement. Ainsi, une Analyse Canonique des Correspondances (ACC) a été réalisée grâce au logiciel CANOCO (Ter Braak et Smilauer, 1998) dans le but d'établir une hiérarchie des variables environnementales ayant un effet significatif sur la composition des communautés. Cette méthode a été beaucoup utilisée en écologie du paysage (Legendre, 1998; Jeanneret *et al.*, 2003b; Schweiger *et al.*, 2005; Aviron *et al.*, 2005). Elle consiste à effectuer une ACC globale avec les variables significatives précédentes afin d'obtenir la matrice des corrélations de ces variables. L'ACC, permet d'obtenir la variance expliquée par chaque variable et sa significativité (Test de Monte-Carlo, 999 permutations), indépendamment des autres variables considérées comme co-variables.

III - RESULTATS

Un total de 85 espèces de carabes ont été capturées: 44558 individus de 71 espèces dans les parcelles de blé (27046 dans le paysage ouvert et 17508 dans le paysage fermé) et 32133 individus de 70 espèces dans les parcelles de maïs (22777 dans le paysage ouvert et 9356 dans le paysage fermé). Les deux cultures partagent 56 espèces. Un diagramme rang-abondance des espèces dans le blé et le maïs est représenté à la figure IV.1.

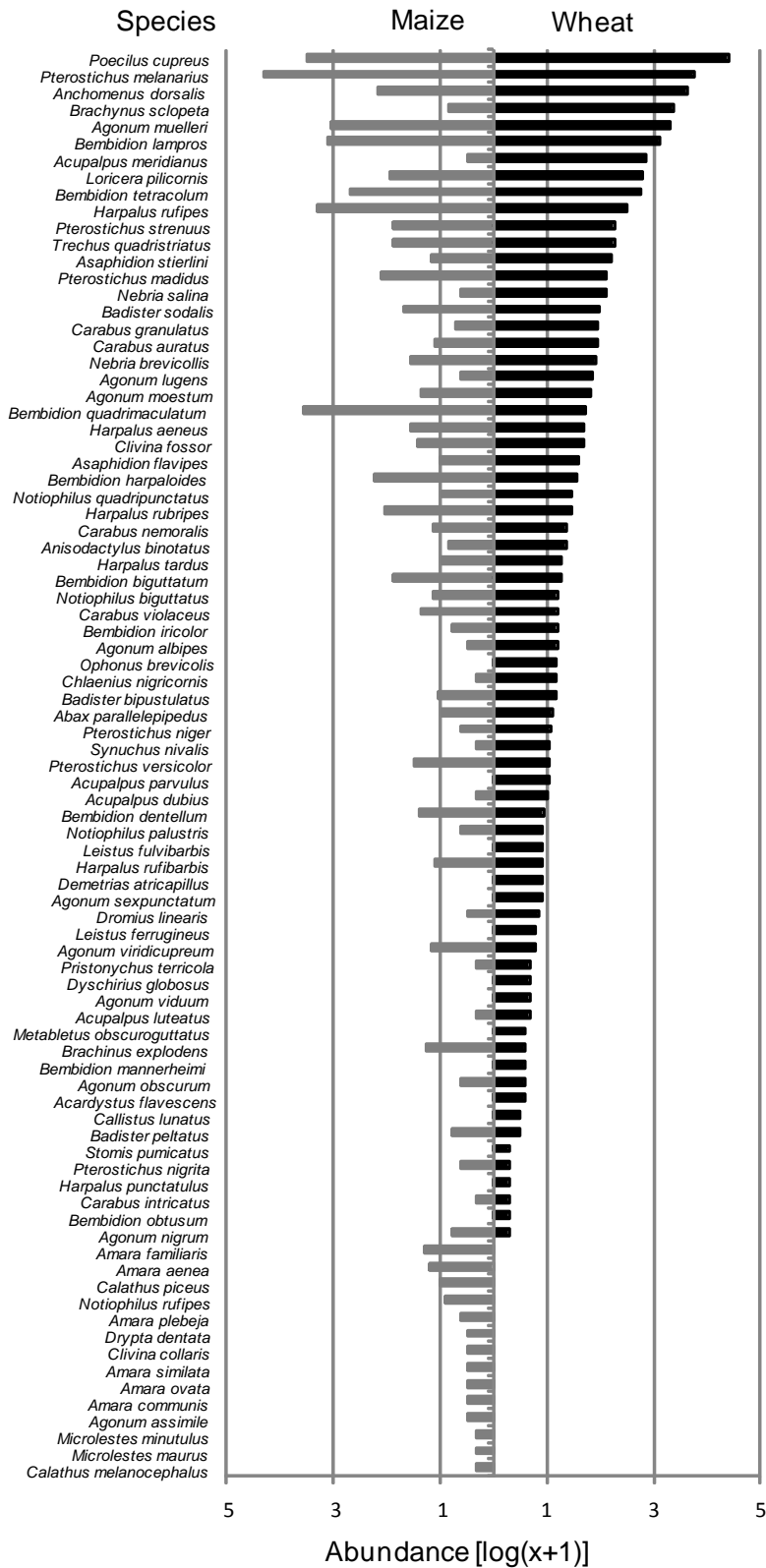


Figure IV.1. Diagramme rang-abondance des espèces de carabes dans les parcelles de blé et de maïs. Seules les espèces des parcelles de blé sont classées de la plus abondante vers le mois abondant.

III.1 - Etude à l'échelle des sites d'étude

III.1.1 - Comparaison de l'occupation du sol des sites d'étude

La comparaison de la composition paysagère des sites d'étude indique que les surfaces prairiales sont beaucoup plus importantes dans paysage fermé (Figure IV.2). Le paysage ouvert se caractérise par une grande abondance des cultures comme le blé et le maïs (Figure IV. 3). Les surfaces boisées sont plus présentes sur le paysage fermé (Figure IV.2).

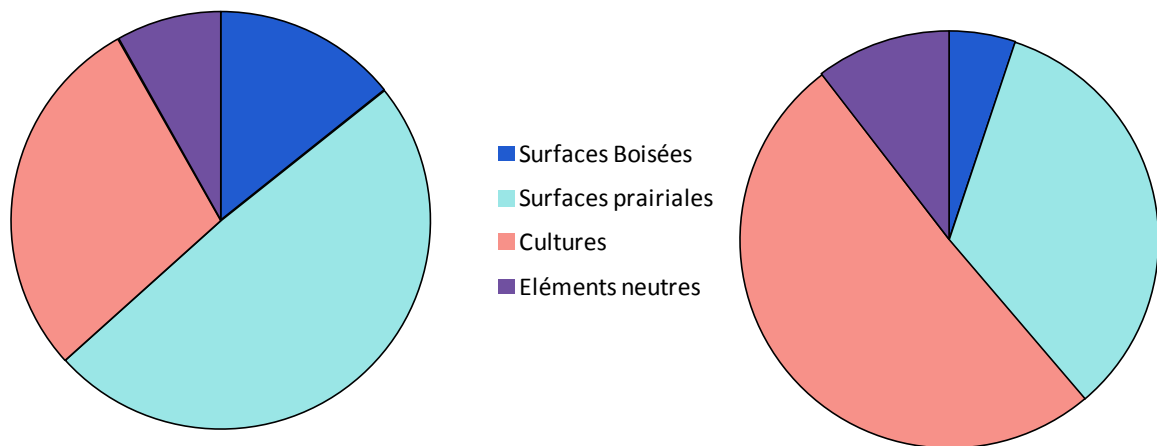


Figure IV.2. Occupation du sol du paysage fermé Figure IV.3. Occupation du sol du paysage ouvert

III.1.2 - Rôle de l'ouverture du paysage sur la structure de la communauté des carabes

- Abondance

Le paysage ouvert présente une abondance plus élevée de carabes que le paysage fermé dans les parcelles de blé (Figure IV.4, $W = 3355.5$, $P = 0.002299$). De même, on constate que l'abondance des carabes est plus abondante dans le paysage ouvert que dans le paysage fermé pour les parcelles de maïs (Figure IV.4). Cette différence est toujours significative ($W = 740$, $P = 1.384e-13$).

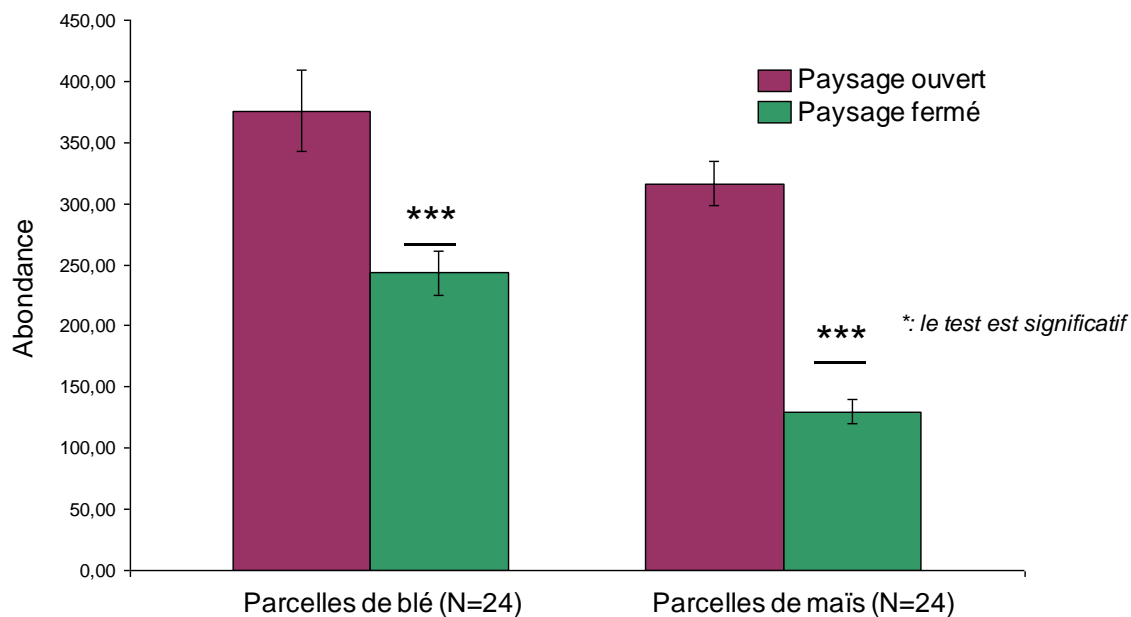


Figure IV.4. Comparaison de l'abondance des carabes dans le blé et le maïs en fonction de deux types de paysage. * $p < 0.001$.**

- *Richesse spécifique*

Il existe une différence significative entre la richesse spécifique des parcelles de blé dans le paysage à caractère bocager et celle des parcelles du paysage ouvert ($W = 1607$, $P = 7.663e-05$) (Figure IV.5). En ce qui concerne la richesse spécifique des carabes dans les parcelles de maïs, il n'y a pas de différences significatives entre les parcelles du paysage ouvert et les parcelles du paysage fermé ($W = 2572.5$, $P = 0.9392$) (Figure IV.5).

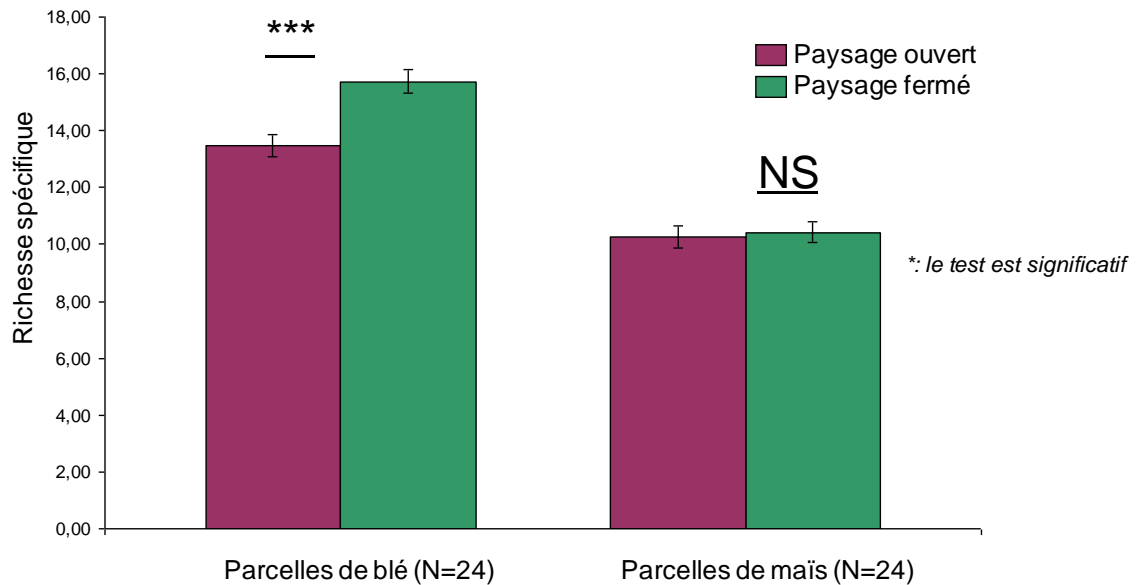


Figure IV.5. Comparaison de la richesse spécifique des carabes dans le blé et le maïs en fonction de deux types de paysages * $p < 001$, ns. $p > 0.05$.**

- *Indice de Shannon-Wiener*

L'indice de Shannon-Wiener de la communauté de carabes est significativement plus élevé dans le paysage fermé que dans le paysage ouvert pour les parcelles de blé ainsi que pour les parcelles de maïs (Figure IV.6, respectivement $W = 1803$, $P = 0.00163$, $W = 631$, $P = 4.755e-15$).

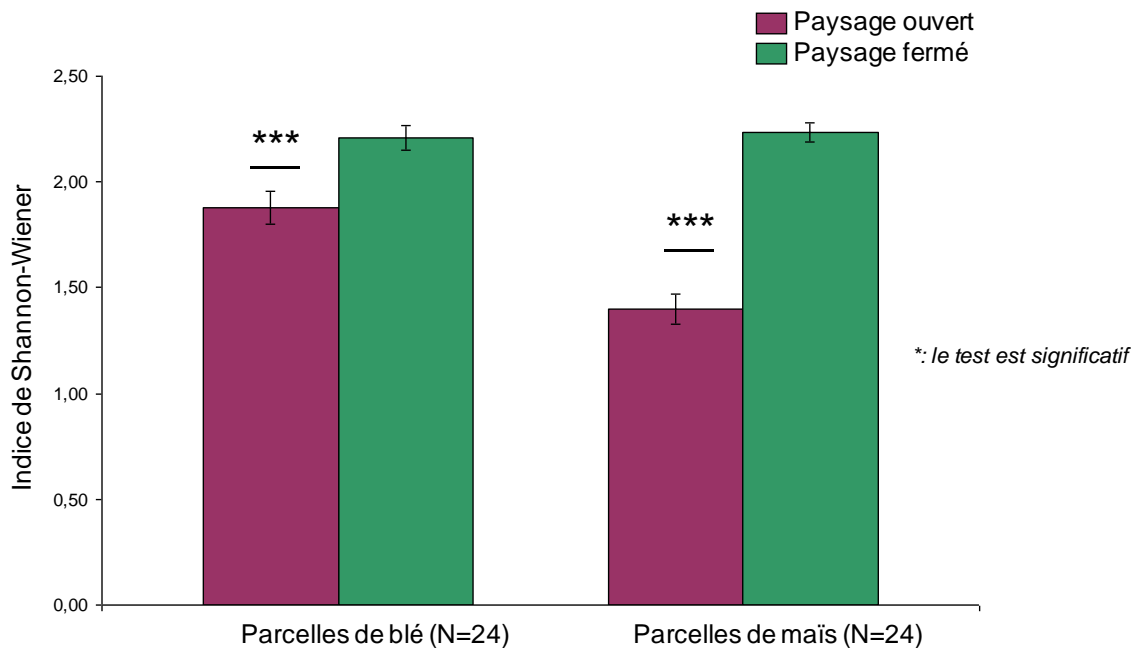


Figure IV.6. Comparaison des indices de Shannon-Wiener de la communauté des carabes dans le blé et le maïs en fonction de deux types de paysage * $p < 0.001$.**

- Indice d'Équitabilité

La figure IV.7 indique une supériorité de l'indice d'équitabilité plus élevé dans le paysage fermé que dans le paysage ouvert. Cette différence est significative pour les parcelles de blé ($W = 2145, P = 0.04426$) et celles de maïs ($W = 395, P < 2.2e-16$).

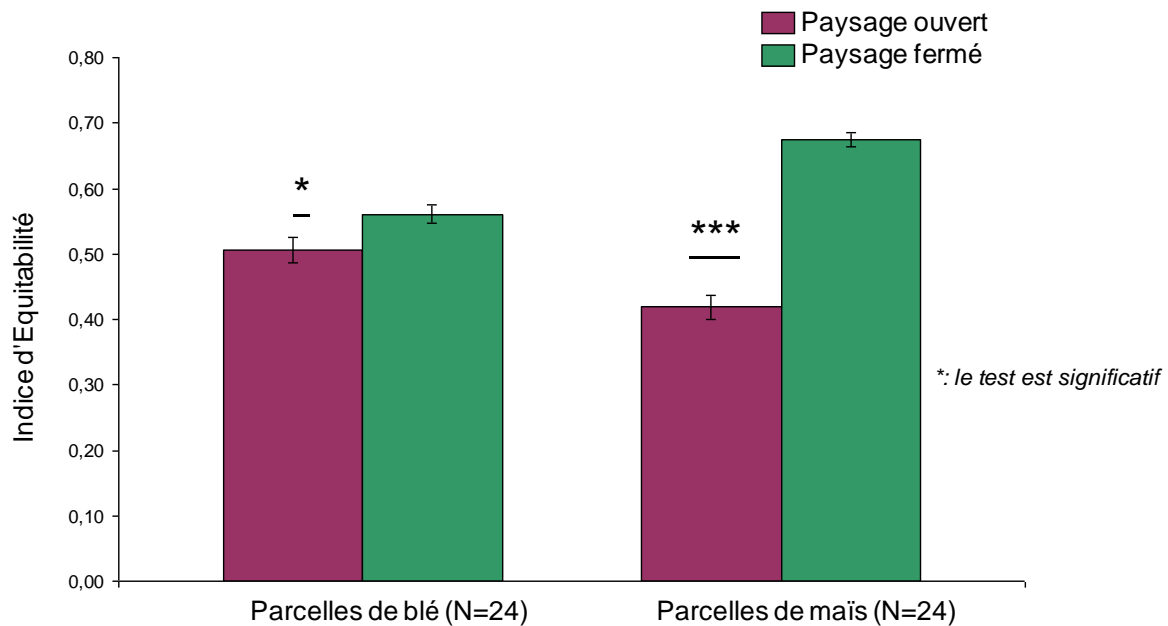


Figure IV.7. Comparaison des indices d'Équitabilité de la communauté des carabes dans le blé et le maïs en fonction de deux types de paysage. * $p < 0.001$, * $p < 0.05$.**

III.2 - Rôle de la présence des bandes enherbées sur la communauté des carabes dans les parcelles cultivées

- Abondance

L'abondance des carabes entre les parcelles sans bande enherbée et les parcelles ayant une bande enherbée ne sont pas significativement différentes pour les parcelles de blé ($W = 2478.5, P = 0.6516$) (Figure IV.8). En ce qui concerne l'abondance des carabes dans les parcelles de maïs, il n'y a également pas de différences significatives entre les parcelles sans bande enherbée et les parcelles adjacentes à une bande enherbée ($W = 2417.5, P = 0.4869$).

- *Richesse spécifique*

La richesse spécifique des carabes n'est pas significativement différente entre les parcelles ayant une bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée dans les parcelles de blé ($W = 2694.5$, $P = 0.682$) (Figure IV.9). Par contre, dans les parcelles de maïs, on constate des différences significatives entre les parcelles sans bande enherbée et les parcelles adjacentes à une bande enherbée ($W = 2355$, $P = 0.03423$) (Figure IV.9).

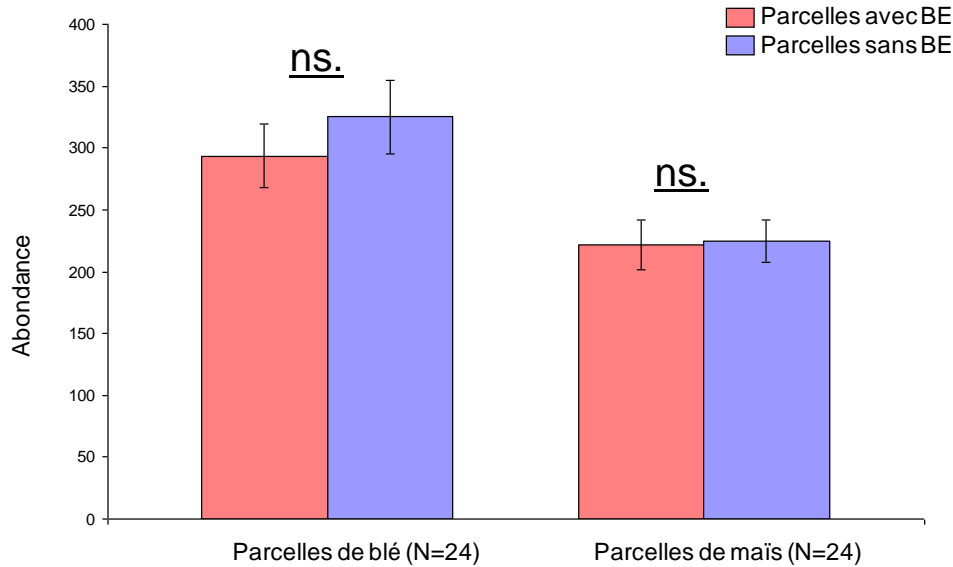


Figure IV.8. Comparaison de l'abondance en carabidés dans le blé et le maïs entre les parcelles avec bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée. NS $p > 0.05$.

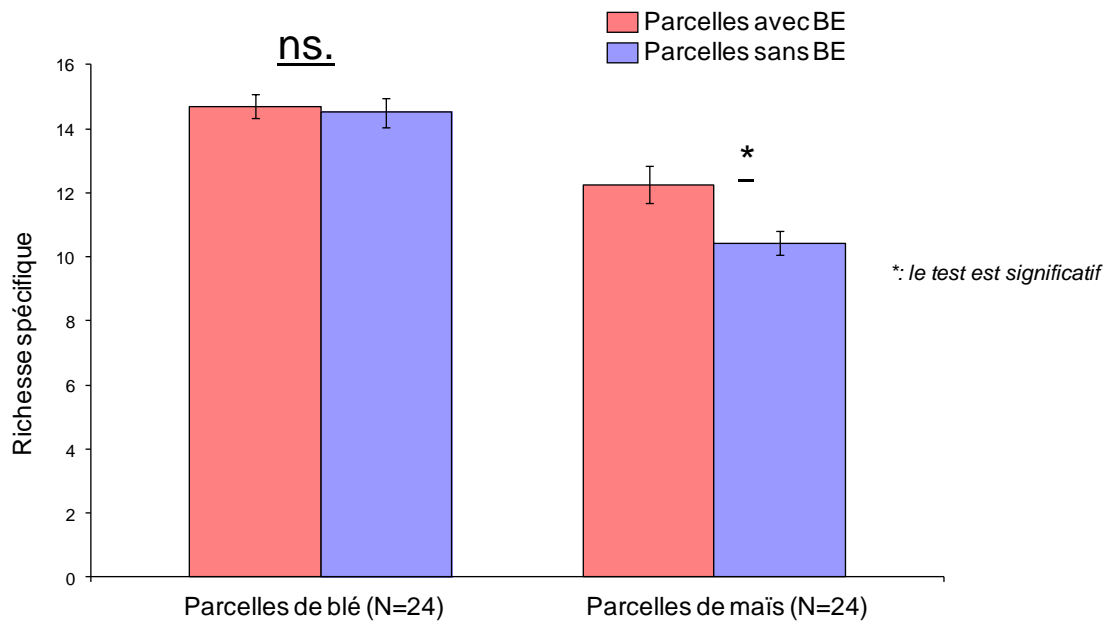


Figure IV.9. Comparaison de la richesse spécifique des carabes dans le blé et le maïs entre les parcelles adjacentes à une bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée. * $p < 0.05$, NS $p > 0.05$.

- *Indice de Shannon-Wiener*

Un test de Wilcoxon de comparaison de moyennes montre que les Indices de Shannon (de la communauté des carabes) ne sont pas significativement différents entre les parcelles de blé adjacentes à une bande enherbée et les parcelles de blé sans bande enherbée ($W = 2728$, $P = 0.5882$) (Figure IV.10). Par contre, il existe des différences significatives entre les parcelles de maïs sans bande enherbée et les parcelles de maïs adjacentes à une bande enherbée ($W = 2244$, $P = 0.03326$) (Figure IV.10).

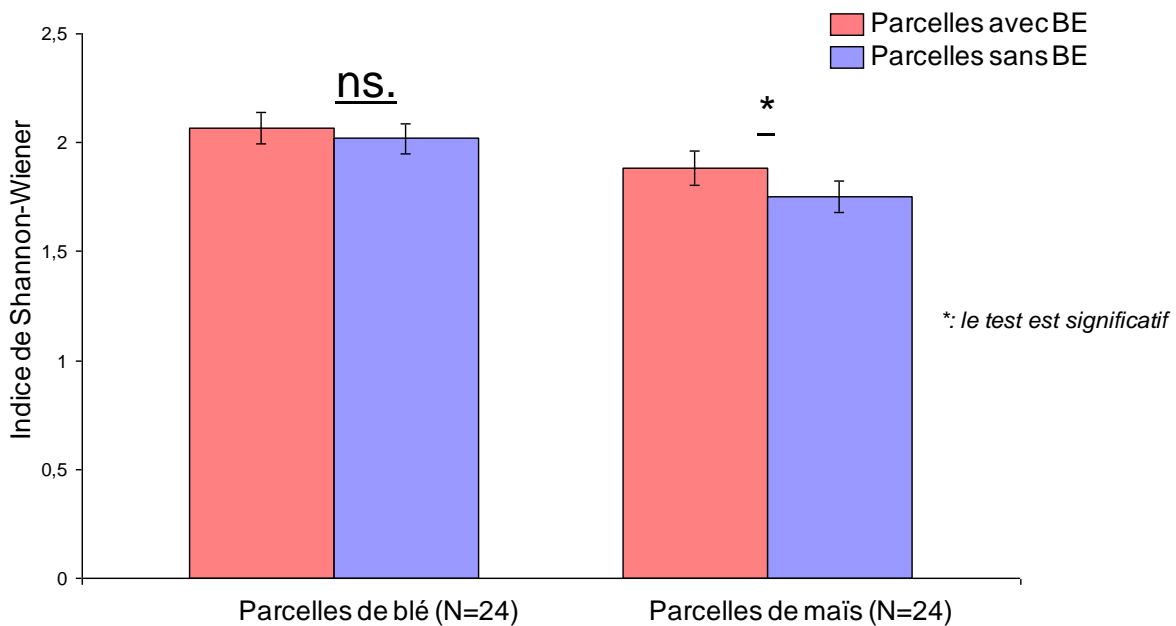


Figure IV.10. Comparaison des indices de Shannon-Wiener de la communauté de carabes dans le blé et le maïs entre les parcelles adjacentes à une bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée. * $p < 0.05$, NS $p > 0.05$.

- *Indice d'Equitabilité*

Il n'y a également pas de différences significatives entre l'indice d'Equitabilité moyen des parcelles de blé adjacentes à une bande enherbée et celui des parcelles de blé sans bande enherbée ($W = 2659$, $P = 0.7905$) (Figure IV.11). L'indice d'Equitabilité de la communauté de carabes est significativement plus élevé dans les parcelles de maïs adjacentes à une bande enherbée et les parcelles de maïs sans une bande enherbée ($W = 2003$, $P = 0.00465$,) (Figure IV.11).

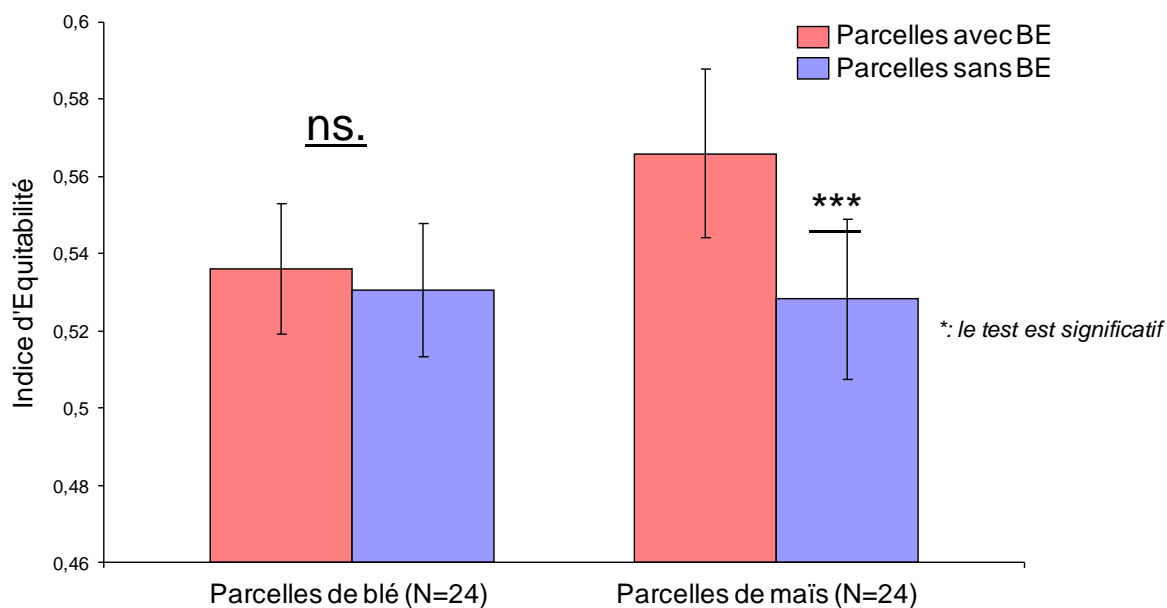


Figure IV.11. Comparaison des indices d'Equitabilité de la communauté de carabes dans le blé et le maïs entre les parcelles adjacentes à une bande enherbée et les parcelles sans bande enherbée* $p < 0.001$, NS $p > 0.05$.**

III.3 - Influence de la distance à la bordure de la parcelle sur la richesse spécifique des carabes par point d'échantillonnage dans les parcelles de blé et celles de maïs

Il y a une corrélation négative entre la richesse spécifique des carabes dans le blé et la distance à la bordure de la parcelle d'une part ($t = -3.4073$, $dl = 142$, $P = 0.0008536$; Figure IV.12a), et dans le maïs d'autre part ($t = -2.6128$, $dl = 142$, $P = 0.009946$; Figure IV.12b).

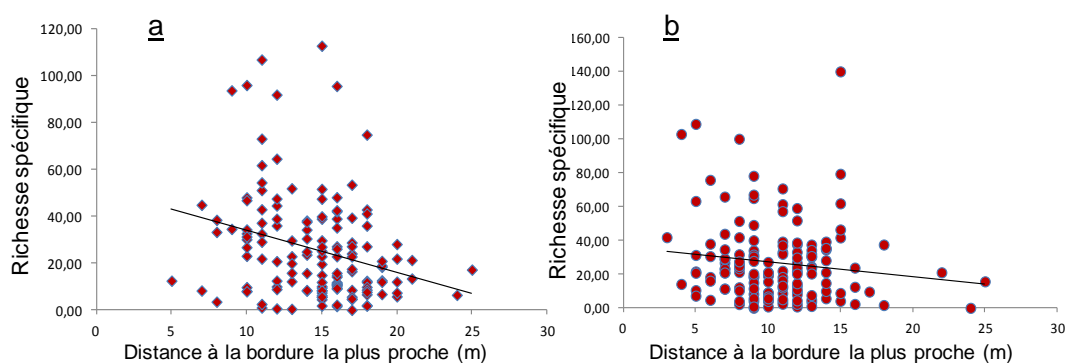


Figure IV.12. Richesse spécifique des carabes pour les 144 points d'échantillonnage en fonction de la distance du point à la bordure la plus proche de la parcelle dans le blé (a) et dans le maïs (b).

III.4 - Relation entre variables paysagères et composition spécifique de la communauté des carabes dans les parcelles cultivées.

-ACC dans les parcelles de blé

Le test de permutation de Monte-Carlo indique que la relation entre le peuplement de carabes et les variables paysagères est hautement significative pour le premier axe canonique ($P=0.001$) ainsi que pour l'ensemble des axes canoniques ($P=0.001$).

L'ensemble des variables paysagères explique 45.73 % de la variance du tableau espèces.

En regardant les espèces qui contribuent au plan canonique (Figure IV.13), deux groupes d'espèces se distinguent :

- Un premier groupe d'espèces favorisées par un bocage ouvert cultivé dont : *Poecilus cupreus* (POCU), *Pterostichus melanarius* (PTME), *Anchomenus dorsalis* (ANDO), *Harpalus rubripes*(HARU) et *Harpalus aeneus* (HAAE).

- Un deuxième groupe d'espèces favorisées par un bocage dense hétérogène dont: *Clivina fossor* (CLFO), *Callistus lunatus* (CALU), *Stenolophus mixtus* (STMI), *Drypta dentata* (DRDE), *Carabus granulatus* (CAGR) et *Carabus violaceus* (CAVI).

L'examen de la matrice de corrélations entre les variables paysagères et les axes factoriels canoniques permet l'identification de la signification des axes (Tableau IV.3b) :

- Les deux axes 1 et 2 mettent surtout un gradient de l'opposition des cultures aux prairies et aux bois.

- Les haies varient indépendamment de ce gradient avec une grande importance sur les deux axes.

La figure IV.14 montre que les prairies et les bois sont dominants autour des parcelles du paysage fermé. Par contre, la part des cultures est plus importante autour des parcelles du paysage ouvert (Figure IV.14). Nos résultats montrent que la richesse spécifique (S) et que l'Indice de Shannon-Wiener (H') augmentent significativement sur le deuxième axe de la CCA (Figure IV.15b et IV.15c, $t = 4.1912$, $dl = 22$, $P = 0.0003783$; $t = 1.932$, $dl = 22$, $P = 0.04634$), tandis que l'Indice d'Equitabilité (J) diminue sur les deux axes (Figure IV.15a et IV.15d, $t = -2.2192$, $dl = 22$, $P = 0.0371$; $t = -4.4199$, $dl = 22$, $P = 0.0291$).

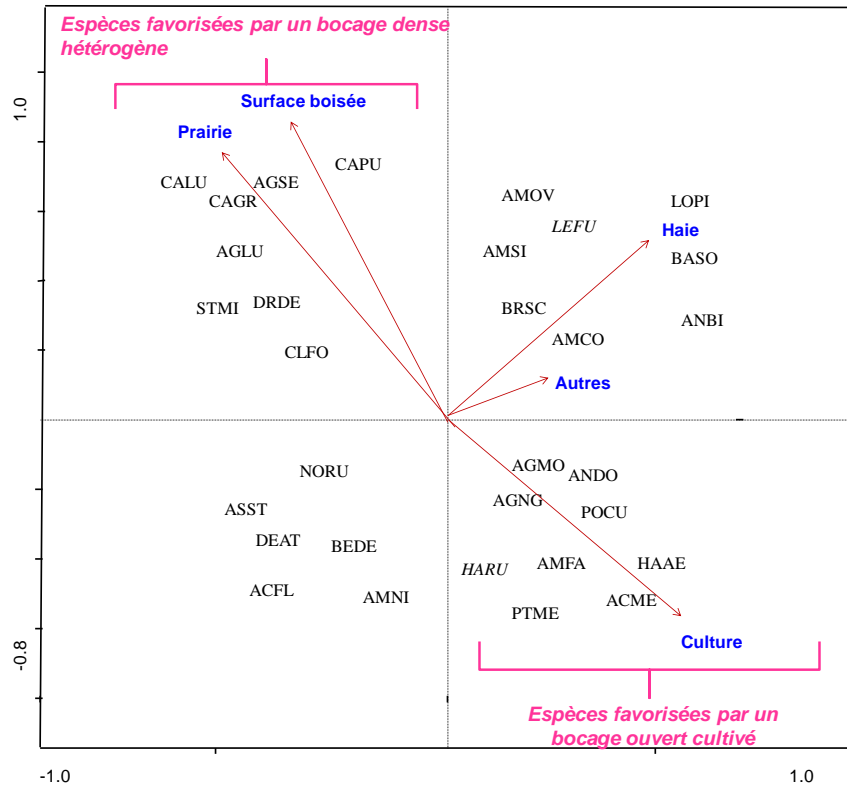


Figure IV.13. Représentation des espèces et des variables sur le plan de l'ACC pour les parcelles de blé (pour le premier axe canonique (P=0.001) ainsi que pour l'ensemble des axes canoniques (P=0.001).

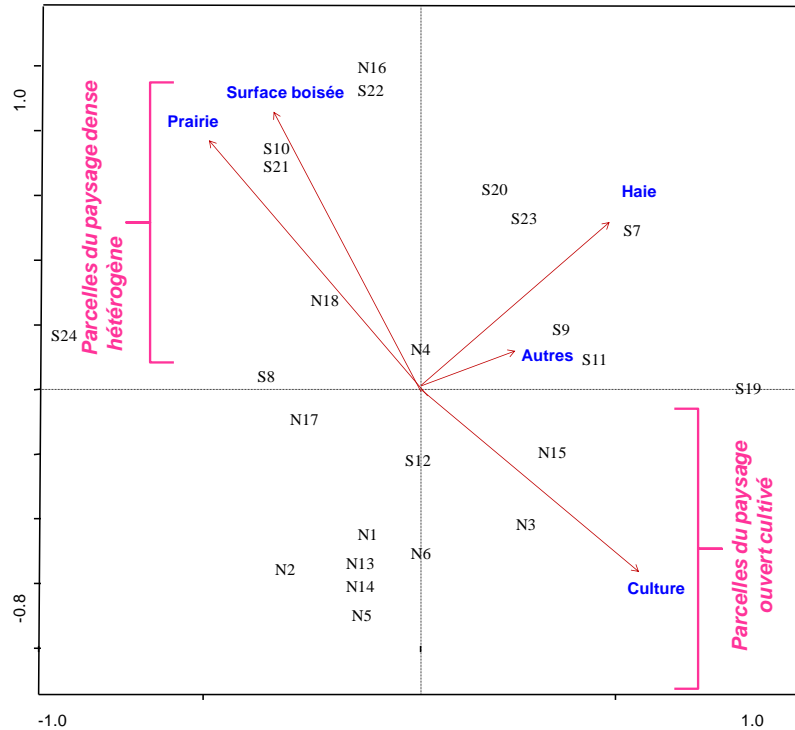
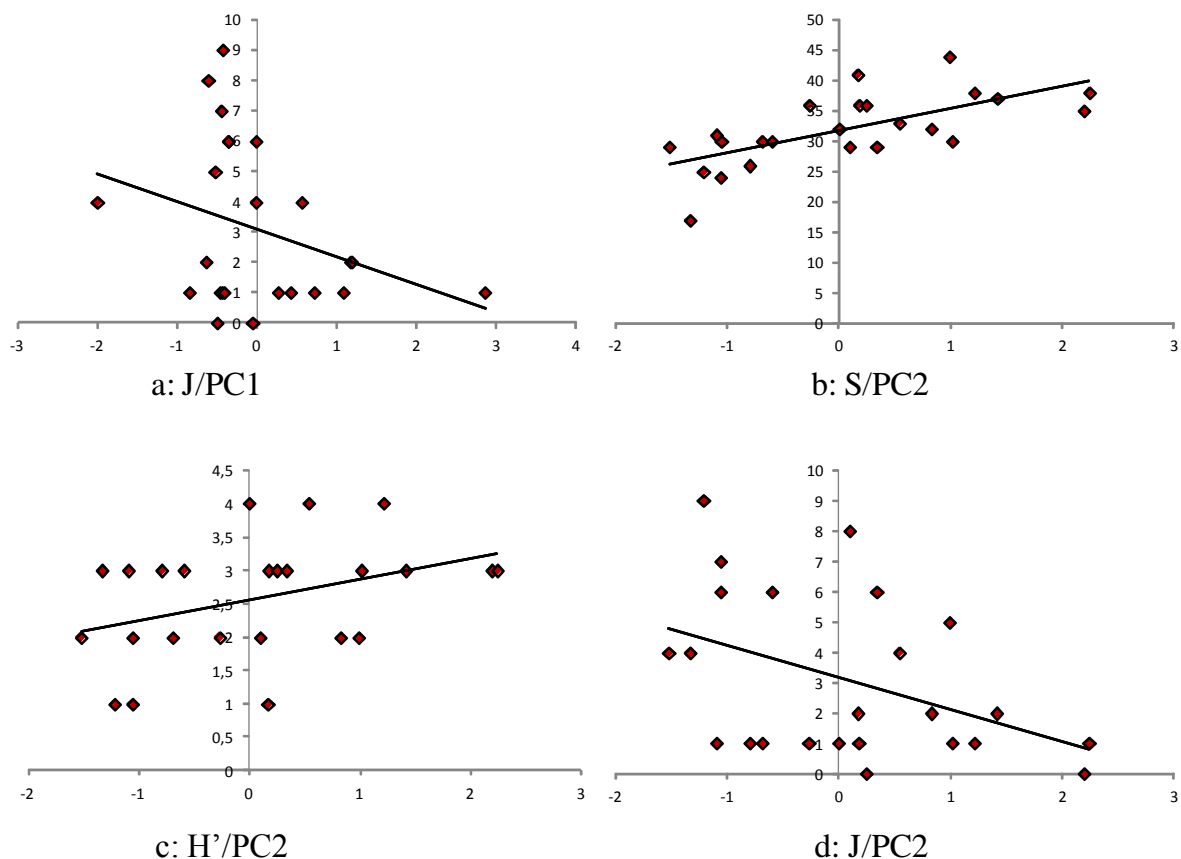


Figure IV.14. Représentation des parcelles de blé dans chaque site et les variables paysagères sur le plan de l'ACC



**Figure IV.15. Corrélation des indices de diversité (S, H' et J) avec les coordonnées factorielles (issues de la CCA) des parcelles de blé des deux sites (n=24).
a: J/PC1 - b: S/PC2 - c: H'/PC2 - d: J/PC2**

Tableau IV.3. Résultats principaux de l'ACC pour les parcelles de blé : (a) significativité et part d'explication des variables, et (b) corrélation des variables avec les 2 premiers axes.

| Variable | % de variance expliquée | P | Variable | Axe 1 | Axe 2 |
|----------------|-------------------------|-------|----------------|--------|--------|
| Haie | 46.00 | 0.001 | Surface boisée | -0.169 | 0.572 |
| Prairie | 20.00 | 0.040 | Culture | 0.302 | -0.483 |
| Culture | 15.00 | 0.048 | Prairie | -0.359 | 0.379 |
| Surface boisée | 0.06 | 0.252 | Autres | 0.245 | 0.040 |
| Autres | 0.06 | 0.344 | Bande enherbée | -0.135 | 0.205 |
| Bande enherbée | 0.05 | 0.505 | Haie | 0.374 | 0.284 |

-ACC dans les parcelles de maïs

Le test de permutation de Monte-Carlo indique que la relation entre le peuplement de carabes et les variables paysagères est hautement significative pour le premier axe canonique ($P=0.001$) ainsi que pour l'ensemble des axes canoniques ($P=0.002$).

L'ensemble des variables paysagères explique 40 % de la variance du tableau espèces.

En regardant les espèces qui contribuent au plan canonique (Figure IV.16), deux groupes d'espèces se distinguent :

- Un premier groupe d'espèces favorisées par un bocage ouvert cultivé dont : *Pterostichus madidus* (PTMA), *Pterostichus melanarius* (PTME), *Bembidion dentulum*(BEDE), *Bembidion lampros* (BELA), *Pterostichus nigrita*(PTNG) et *Bembidion quadrimaculatum* (BEQU).
- Un deuxième groupe d'espèces favorisées par un bocage dense hétérogène dont: *Clivina fossor* (CLFO), *Acupalpus dubius* (ACDU), *Carabus intricatus* (CAIN), *Carabus violaceus* (CAPU), *Callistus lunatus* (CALU) et *Acupalpus dubius* (ACDU),

L'examen de la matrice de corrélations entre les variables paysagères et les axes factoriels canoniques permet l'identification de la signification des axes (Tableau IV.4b) :

- Les deux axes 1 et 2 mettent surtout un gradient de l'opposition des cultures aux prairies et aux bois.
- Les haies varient indépendant de ce gradient avec une grande importance sur les deux axes. La figure IV.17 montre que les prairies et les bois sont dominants autour des parcelles du paysage fermé. Par contre, la part des cultures est plus importante autour des parcelles du paysage ouvert (Figure IV.17). Notre résultats montrent que l'abondance des carabes (N) diminue significativement sur les deux axes de CCA (Figure IV.18a et IV.18c, $t = -2.4043$, $dl = 22$, $P = 0.02506$; $t = -2.2886$, $dl = 22$, $P = 0.03207$), tandis que la richesse spécifique (S) augmente sur les deux axes (Figure IV.18b et IV.18d, $t = 1.7257$, $dl = 22$, $P = 0.09842$; $t = 3.3111$, $dl = 22$, $P = 0.0456$).

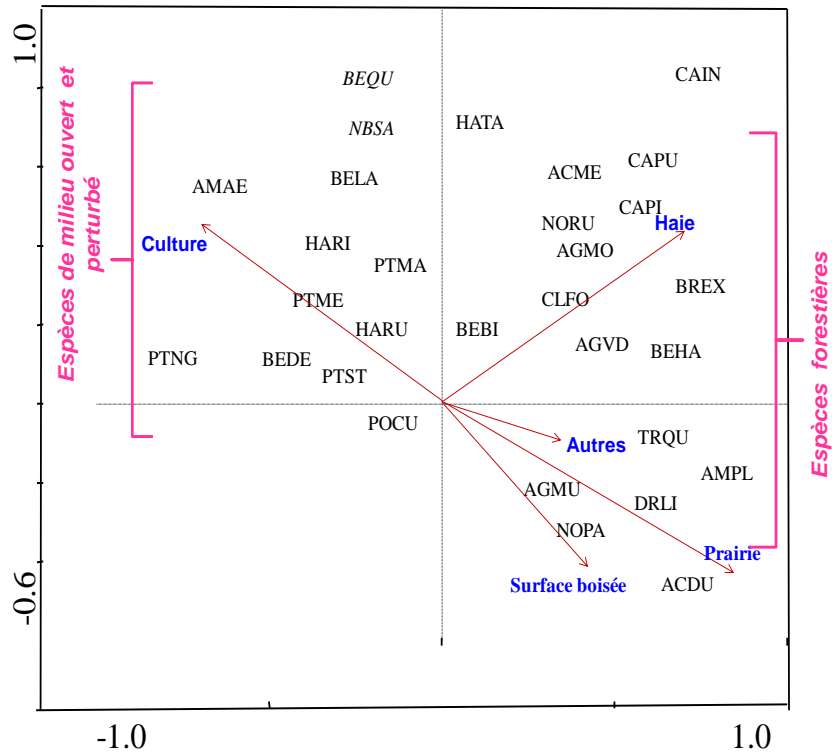


Figure IV.16. Représentation des espèces sur le plan de l'ACC pour les parcelles de maïs (pour le premier axe canonique (P=0.001) ainsi que pour l'ensemble des axes canoniques (P=0.002))

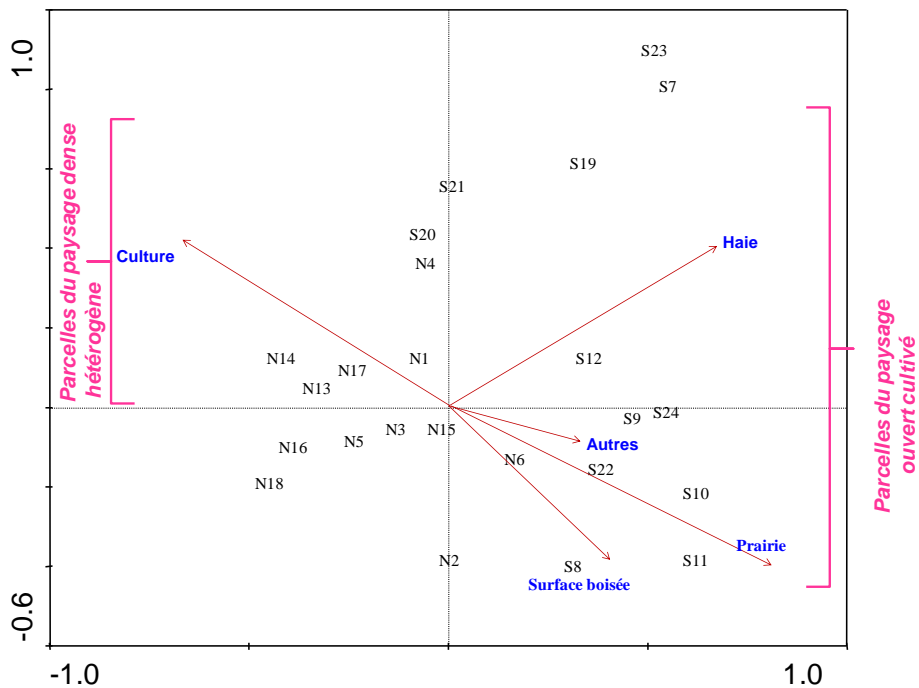


Figure IV.17. Représentation des parcelles de maïs dans chaque site et les variables paysagères sur le plan de l'ACC

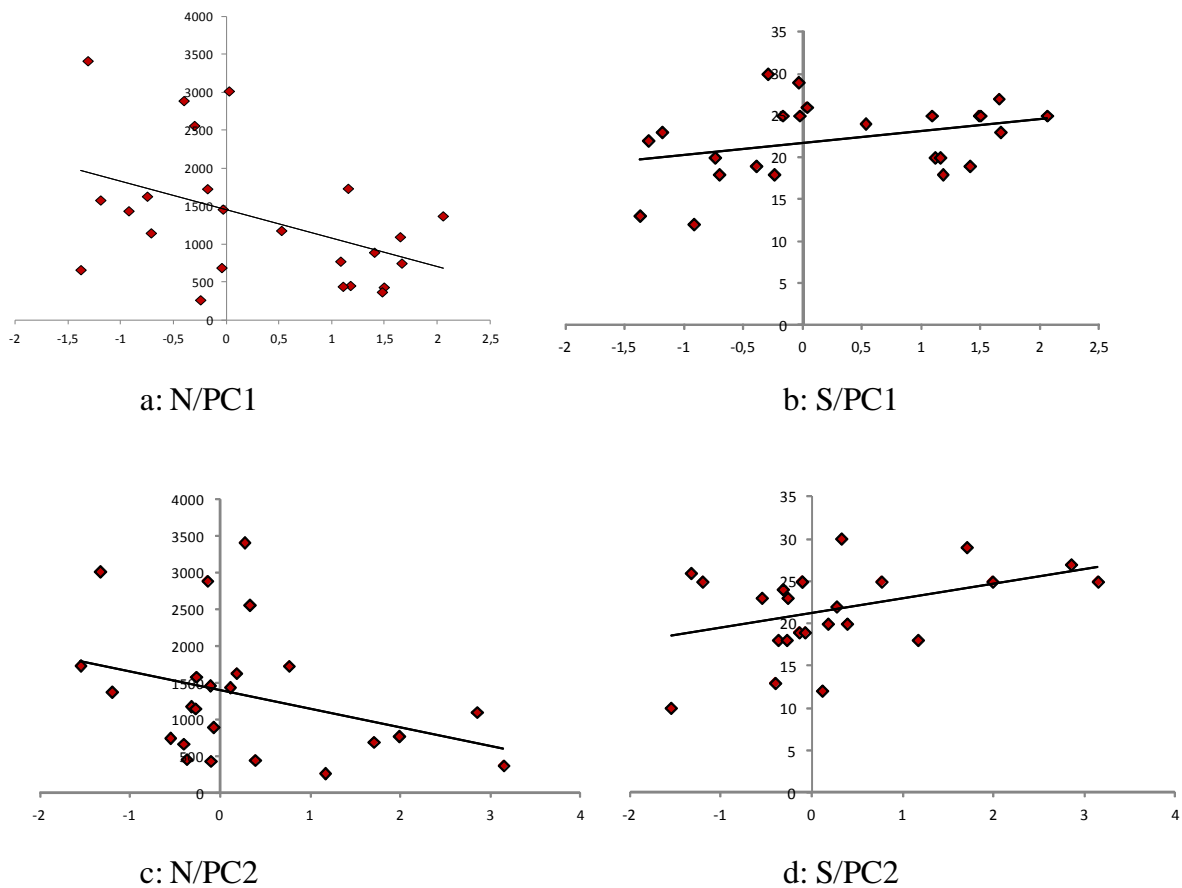


Figure IV.18. Corrélation des abondances et des indices de diversité (N et S) avec les coordonnées factorielles (issues de la CCA) des parcelles de maïs des deux sites (n=24). a: N/PC1 - b: S/PC1 - c: N/PC2 - d: S/PC2

Tableau IV.4. Résultats principaux de l'ACC pour les parcelles de maïs : (a) significativité et part d'explication des variables, et (b) corrélation des variables avec les 2 premiers axes.

| Variable | % de variance expliquée | P | Variable | Axe 1 | Axe 2 |
|----------------|-------------------------|-------|----------------|--------|--------|
| Culture | 61.54 | 0.001 | Surface boisée | 0.418 | -0.315 |
| Haie | 23.08 | 0.009 | Culture | -0.816 | 0.267 |
| Autres | 7.69 | 0.673 | Prairie | 0.824 | -0.224 |
| Bande enherbée | 3.85 | 0.769 | Autres | 0.313 | -0.082 |
| Surface boisée | 3.85 | 0.999 | Bande enherbée | 0.092 | -0.145 |
| Prairie | 0.00 | 1.000 | Haie | 0.774 | 0.329 |

IV -DISCUSSION

IV.1 - Influence de l'ouverture du paysage sur la communauté des carabes

Nous avons cherché à montrer si, au sein de la zone atelier d'Armorique, il existe un contraste concernant la communauté des carabes entre le site au paysage ouvert et celui au bocage dense et aux pratiques agricoles moins intensives. Les résultats de l'étude montrent que les carabes est plus abondants sur le site au paysage ouvert par rapport au site au bocage dense. Ceci peut s'expliquer par plusieurs points :

En effet, les paysages simples semblent davantage favorables à l'abondance en carabes que les paysages complexes. A ce sujet, les études préalablement conduites montrent une tendance inverse. D'une manière générale et quasi unanime, les petites parcelles (ratio périmètre sur surface) (Diwo et Rougon, 2004; Östman *et al.*, 2001a), le nombre important de haies et de talus (Holland et Luff, 2000) sont plus favorables à l'abris, la dispersion et la reproduction des carabes. Ainsi le site à paysage complexe qui présente davantage ces caractéristiques que le site à paysage simple aurait dû être avantageux (Jeanneret *et al.*, 2003a). Ce résultat peut cependant être expliqué sous un autre angle. En effet, l'abondance est surtout influencée par les espèces *P. cupreus* et *P. melanarius* qui représentent 70% de l'abondance totale observée, espèces de taille moyenne à petite très adaptées à la vie en plaine (Burel *et al.*, 2004) car mobiles et ubiquistes (Millán de la Peña *et al.*, 2003). De plus cette différence d'abondance pourrait être liée à des capacités de dispersion réduite en présence de haies comparativement aux plaines ouvertes (Mauremooto *et al.*, 1995).

En revanche, notre résultat montre que les indices de diversité (Richesse spécifique, Indice de Shannon-Wiener et Indice d'Equitabilité) sont supérieurs dans le paysage bocager que dans le paysage ouvert. La structure du paysage influence la composition des peuplements de coléoptères carabiques (Millán de la Peña *et al.*, 2003). Tout d'abord, le site au bocage dense est le plus fermé, le réseau bocager est mieux connecté et héberge une forte proportion d'espèces végétales forestières et prairiales. Il présente des habitats plus favorables aux carabes que le site au paysage ouvert. La proportion d'éléments permanents tels que les prairies et les bois y est importante et les parcelles sont de petite taille (Burel *et al.*, 1998; Michel, 2006). Ces habitats offrent des sites de nidification variés ainsi que des réserves de nourriture tout au long de l'année. Cette situation selon Duelli (1990) maximise la diversité des arthropodes et diminue leur disparition. Donc, ce site semble apporter suffisamment de

ressources et posséder un grain de paysage suffisamment fin pour permettre le développement de populations de carabes, en particulier, certaines espèces qui possèdent de faibles capacités de déplacement (Dajoz, 2002). Ainsi, selon Baudry (2000a), la présence de haies favorise la biodiversité. Aussi, la diversité animale est liée à la diversité végétale ce qui implique un lien positif entre un paysage bocager et une forte diversité en carabes (Bernard, 2002; Thomas *et al.*, 1999). Le bocage est donc favorable à l'équilibre des abondances entre les espèces, confirmant les résultats de Thies *et al.* (2005).

IV.2 - Influence de la présence de la bande enherbée sur la communauté des carabes

La présence de bandes enherbées semble avoir une influence positive sur la diversité spécifique et l'équitabilité des communautés carabiques avec une relation significative surtout dans les parcelles dans les parcelles de maïs. Cet effet a été également vérifié pour d'autres communautés d'ennemis naturels des ravageurs; par exemple, Bogya et Markó, (1999) ont obtenu une richesse spécifique et une diversité significativement supérieures à la proximité de bandes enherbées pour une communauté d'araignées dans des vergers de pommiers. De même, Lemke et Poehling (2002) ont montré la valeur refuge de ce type d'habitat pour les araignées. Ce type de résultat peut être expliqué par une plus grande diversité ou une quantité plus importante de ressources alimentaires, et par la présence de refuges. Effectivement, il a été démontré que les bandes enherbées peuvent fonctionner comme un habitat refuge pour les populations de carabidés face aux perturbations constantes des parcelles agricoles et comme source d'alimentation (Lys *et al.*, 1994).

Selon Costamagna *et al.* (2005), les ennemis naturels des ravageurs, comme certains carabidés, indépendamment de la diversité floristique, peuvent être favorisés par la diversité des ressources trophiques végétales exploitables, incluant le nectar, le pollen, la sève et les graines. Par conséquent, la quantité, l'organisation spatiale et la période de disponibilité de ces ressources dans les paysages agricoles peuvent influencer significativement l'efficacité de ces ennemis naturels pour la lutte biologique (Dyer *et al.*, 2004). Par ailleurs, d'après Berthe (2007), la densité de la végétation peut influencer le nombre d'individus, la richesse spécifique et la diversité des communautés de carabidés dans la mesure où les espèces sont plus ou moins bien adaptées aux différents types de végétation. En outre, selon Lövei *et*

Sunderland (1996), l'occupation des habitats par les carabidés est surtout conditionnée par la vulnérabilité des stades de développement; ainsi, les femelles ont une tendance à pondre leurs œufs là où le taux de survie de leurs descendants est maximisé. Finalement, selon Magagula (2003), les proies de plusieurs espèces de carabidés ne sont pas restreintes à un seul type d'habitat, ce qui plaide en faveur de la diversité des environnements naturels dans une matrice paysagère agricole. Tout cela indique que les parcelles de blé dont l'environnement immédiat est peu diversifié sont peu favorables à la présence de certaines espèces de carabidés. Cela peut expliquer les résultats que nous avons obtenus par rapport à la diversité, à la richesse spécifique et à l'équitabilité dans les parcelles de blé bordées ou non d'une bande enherbée.

IV.3 - Influence de la distance à la bordure de la parcelle sur la richesse spécifique des carabes

Dans notre étude, la richesse en espèces de carabes était significativement plus grande au niveau des bords de parcelle que dans les centres. Cela confirme à la fois l'hypothèse initiale et les résultats de Thomas et al. (1999). Il peut être tentant de rajouter qu'en se rapprochant de la bordure, la biodiversité végétale environnante augmente contribuant à davantage d'équilibre entre les espèces et donc des communautés de carabes plus riches. En outre, notre résultat est cohérent avec les études précédentes qui ont montré que beaucoup d'espèces de carabes ont été détectés sur le bord par rapport au centre d'un champ de blé d'hiver qui a été bordé par une zone des fleurs sauvages (Lys et Nentwig, 1992). En outre, Lys et al. (1994) ont observé une diminution de la richesse spécifique avec une augmentation de la distance entre les zones de fleurs sauvages dans un champ de blé subdivisé de 1,5 m de large de zones des fleurs sauvages laissant 12 -, 24 - et de 36 - m dans les zones intermédiaires. Dans cette étude, la richesse en espèces de carabes a augmenté vers les bords de champ, quel que soit le type d'habitat adjacent. Ainsi, si la tendance observée par Lys et al. (1994) était spécifique aux zones de fleurs sauvages, ou s'il s'agissait d'un effet de bord général reste discutable. Puisque habitats semi-naturels tels que les zones herbeuses de fleurs sauvages et les marges sont habitées par des assemblages de carabes différentes de celles des champs cultivés (Zangger *et al.*, 1994; Frank, 1997; Kromp, 1999; Purtauf *et al.*, 2005a), certaines espèces de carabes additionnels de habitats semi-naturels peuvent avoir envahi les positions des bords des parcelles cultivées.

IV.4 - La composition paysagère des sites

La présence plus importante de cultures dans les contextes paysagers au site ouvert de la zone atelier, est l'illustration d'une agriculture plus intensive (Gaucherel *et al.*, 2006; Michel *et al.*, 2006). L'agriculture moins intensive pratiquée dans le site Sud (Burel *et al.*, 1998; Michel *et al.*, 2006) permet de maintenir des éléments de la classe « surfaces prairiales ». En effet, les petites exploitations destinées à l'élevage laitier ont conservé plus de prairies (éléments paysagers de cette classe) en comparaison que les grandes exploitations où les cultures fourragères assurent en majorité l'alimentation du bétail.

Par contre, le type d'agriculture n'a pas d'effet sur la présence des surfaces boisées. Le bocage breton est le lieu de pratiques agricoles depuis plusieurs siècles. En effet, le défrichement et l'occupation des terres intérieures de la Bretagne peuvent être datés de l'âge de bronze (Burel et Baudry, 1999). Aujourd'hui, la Bretagne est l'une des régions les moins boisées de France (Burel et Baudry, 1999). Toutes les terres exploitables sont donc utilisées et les surfaces boisées ne recouvrent que des terres non exploitables que se soit pour le pâturage ou pour certaines cultures. L'abondance des éléments neutres au site ouvert par rapport à celui du paysage fermé peut être rattachée à la présence de la voie ferrée et d'axes routiers plus développés que sur le site fermé. De plus, le bourg de Pleine-Fougères augmente les proportions de surfaces bâties et d'éléments neutres dans les zones tampons effectuées à proximité.

Concernant l'importante différence entre les proportions des surfaces boisées du site fermé et les proportions du site ouvert, elle est due à la présence d'une partie de la forêt de Vilcartier sur le site fermé. En conséquence, aucun échantillonnage de parcelles ne pouvait être effectué dans cette partie. Enfin la faible représentation des surfaces d'éléments neutres dans le site ouvert peut être expliquée par la présence de la commune de Pleine-Fougères. De la même manière, cette partie de la zone ouverte ne pouvait donner lieu à un échantillonnage.

IV.5 - Relation entre variables paysagères et composition spécifique de la communauté de carabes

La caractérisation du paysage avec la distance de 500 m de tailles de fenêtres d'analyse montre les deux axes 1 et 2 mettent surtout un gradient de l'opposition des cultures aux prairies et aux bois. Les haies varient indépendamment de ce gradient avec une grande importance sur les deux axes deux gradients.

D'une manière générale, nos résultats montrent une relation évidente entre la composition spécifique de la communauté de carabes et le paysage. En effet, on remarque une diminution de la richesse vers les paysages ouverts (Figure IV.15 et IV.18). De même, on observe que les espèces répondent différemment au paysage.

Pour ce qui concerne la composition des espèces par rapport aux sites à différentes échelles de perception, on remarque, sur les axes un gradient, l'opposition entre la présence des cultures et la présence des prairies et le bois. En effet, la réponse des espèces du milieu non perturbé et les espèces forestières montre une corrélation négative vers le paysage ouvert. La composition des peuplements fait ressortir également l'opposition des espèces de bois et de la prairie comme le cas de *Carabus granulatus* et *Carabus violaceus* aux espèces de cultures qui sont dimorphes et certaines individus ailés sont moins sensibles aux perturbations agricoles comme *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*, *Anchomenus dorsales*. Ces espèces sont des espèces en général plus petites et plus mobiles. Par contre, les espèces du milieu non perturbé et les espèces forestières sont espèces de plus grande taille, peu tolérantes aux perturbations.

Peters (1983) montre que la taille des animaux peut aussi être considérée comme un outil pour évaluer les caractéristiques écologiques. C'est ainsi que les carabes de grandes tailles sont indicateurs d'habitats stables tandis que les carabes de petites tailles sont adaptés aux habitats perturbés (den Boer, 1970). Dans nos sites, les prairies sont moins perturbées que les cultures. En effet, on observe une diminution des espèces de grande taille vers les paysages ouverts tandis que les espèces de petite taille sont plus abondantes et ubiquistes.

Den Boer (1987); Gutierrez et Menedez (1987) soulignent l'importance du pouvoir de dispersion des espèces. Ils concluent que les paysages « stables » comme la forêt ou la prairie sont caractérisés par la présence d'espèces à faible pouvoir de dispersion (cas de espèces forestières. En revanche, Fournier et Loreau (2001) soulignent que les haies isolées sont des habitats disponibles pour des espèces ayant un fort pouvoir de dispersion. En effet, les haies qu'ils sont étudiées sont obtenus dans un contexte de paysage très ouvert. Eyre et al. (1990) soulignent que les espèces lentes sont remplacées par des espèces très actives et on assistera à la diminution progressive des espèces forestières.

Ces analyses tendent à montrer que les prairies, les bois et les haies sont des éléments déterminant fortement la présence des carabes des habitats non perturbés et forestiers dans des

sites les plus riches. Par contre, l'ouverture du paysage et l'intensification agricole ont un effet négatif sur cette communauté. Holland et Fahring (2000) montrent que les limites de bois dans le paysage jouent un rôle principal dans le maintien de la diversité des insectes dans des agro-systèmes.

De même, aux échelles fines, les espèces comme *Carabus intricatus*, *Carabus violaceus*, *Callistus lunatus* et *Acupalpus dubius* sont corrélées de manière significative au paysage fermé. Par contre, aux échelles plus grossières, les espèces comme *Bembidion dentulum*, *Bembidion lampros*, *Pterostichus nigrita* et *Bembidion quadrimaculatum* sont corrélées de manière significative au paysage ouvert. En effet, on remarque que les espèces forestières peu mobiles et de grande taille comme le cas de *Carabus* sp montrent une relation significative avec les échelles fines tandis que les espèces mobiles et de petites tailles sont plutôt corrélées au paysage cultures et aux échelles grossières. Ces résultats mettent en évidence une réponse des espèces aux changements de la structure du paysage avec une réponse spécifique selon l'espèce et l'importance de la capacité de dispersion sur l'échelle de perception.

En effet, les espèces du paysage fermé ont besoin des prairies, surface boisée et d'un réseau de haie pour leur survie, comportement qui est détectable par l'analyse à l'échelle fin. Par contre, les espèces de paysage ouvert sont des espèces de petite taille. On remarque qu'à une échelle plus large, la dominance des espèces de culture est perceptible. En effet, elles n'apparaissent en moyenne que lorsque le grain du paysage augmente.

De la même manière, Petit et Burel (1993) montrent une diminution de certaines espèces forestières quand la surface de bois diminue et lorsque les haies sont assez isolées. Burel (1992) souligne que l'isolement des haies a comme conséquence l'extinction d'espèces. Nos résultats montrent l'effet du contexte du paysage sur les communautés de carabes. Burel et Baudry (1994) soulignent l'importance de la connectivité. Ils mettent en évidence que l'arrangement spatial des éléments du paysage permet des processus de colonisation. Ainsi, pour les espèces marcheuses comme les espèces forestières les éléments comme la haie et le bois seront indispensables à leur survie.

Fournier et Loreau (2001) montrent que les habitats semi-naturels ont un grand effet sur la diversité de carabes à une échelle locale. De même, Doak et al. (1992) et Rescia et al. (1997) montrent que les espèces d'insectes répondent aux changements aux échelles fines et

soulignent que les insectes sont de bons indicateurs pour comprendre la fragmentation des paysages.

Nos résultats confirment l'hypothèse relative à la dynamique du paysage et à la qualité de l'habitat pour les carabes. Dans des zones où les habitats semi-naturels présentent une bonne production végétale, elles pourront maintenir des espèces forestières. Par contre, dans des zones où l'ouverture du paysage augmente, les habitats semi-naturels seront de moins bonne qualité et amèneront une diminution des espèces forestières.

Il est donc intéressant de constater que ces résultats sont essentiels du point de vue de la gestion. Ainsi, on remarque que les espèces sont sensibles à la présence des habitats semi-naturels. Cet aspect primordial est à prendre en considération si l'on s'intéresse à la qualité biologique, à la conservation et à l'aménagement puisque la perte d'espèces est bien liée au changement du paysage en terme de qualité du milieu boisé.

Annexes de chapitre IV :

Annexe 1 : Enquête auprès des agriculteurs:

Gestion des parcelles échantillonnées et des bandes enherbées adjacentes

Date de l'entretien :

Chez l'agriculteur

Au téléphone

Nom de l'agriculteur :

Adresse :

Téléphone :

Parcelle :

Présence d'une bande enherbée :

Nature de la parcelle adjacente :

Blé

Maïs

Localisation : Lieu-dit : Beauregard

Commune : 35610 VIEUX VIEL

Date d'échantillonnage :

2009

2010

GESTION DE LA BORDURE

Quelles interventions ont été réalisées sur la bordure de champ durant l'année d'échantillonnages (2009 ou 2010) ? A quelle(s) date(s) ?

Fauche : ...

Herbicides : ...

Autre : ...

Quelle est la motivation principale pour ces interventions ?

Les interventions réalisées sont-elles globalement les mêmes chaque année sur cette bordure ?

Quelles sont les espèces végétales qui vous posent le plus de problèmes vis-à-vis des cultures (risque d'adventices)

Interventions sur la parcelle

Parcelle

Nature de la parcelle (culture) :

Variété (nom, traitement) :

Date de semis :

Date de récolte :

Fertilisation (type, date) :

Traitements (insecticides, fongicides, herbicides, retardants, ... : date et période d'application dans la journée) :

Critères de choix des variétés (résistance maladies / ravageurs, productivité, délais de retour, sensibilité à la verse...) :

Comment est choisi l'emplacement des parcelles de blé ou maïs ?

Regroupez-vous volontairement les parcelles de blé ou maïs ?

Où est implanté le blé ou maïs dans votre exploitation ?

Quelles caractéristiques de parcelles recherchez-vous pour cette culture ?

Avez-vous des techniques particulières pour le semer ?

Quelle densité de semis ? Type de semoir (semoir céréales, semoir précision 40, 60, 75 cm)

Ecartement du semoir ?

Rendement moyen ? Espéré ?

Rotations culturales

Quelles sont les rotations culturales appliquées ?

Quelle surface possédez-vous en jachère ? Quel(s) type(s) de jachère ?

Conclusion générale et perspectives

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette thèse était une meilleure compréhension de l'influence de la structure du paysage et de sa composition sur la répartition spatiale des pucerons et de leurs prédateurs carabes. Nous avons abordé cette problématique à trois échelles spatiales différentes :

- (1) Echelle du paysage en considérant deux sites plus ou moins bocagers,
- (2) Echelle du contexte paysager, en regardant la composition du paysage dans des buffers autour de chaque parcelle
- (3) Echelle locale : présence d'un bande enherbée adossée à la parcelle et distance à la bordure de la parcelle.

Les principales cultures annuelles rencontrées sont des cultures d'hiver (blé), et des cultures de printemps (maïs). Ces cultures sont caractérisées par des états de couverts végétaux différents tout au long de la campagne de culture, du fait de différences de dates de semis, de phénologies, et de dates de récolte. Ainsi les cultures d'hiver possèdent un couvert végétal développé dès le début de la période d'activité des pucerons et de leurs prédateurs carabes et jusqu'en milieu d'été (période de récolte). Les cultures de maïs, quant à elles, se développent plus tardivement avec un couvert végétal maximal du milieu de l'été jusqu'à l'automne où elles sont récoltées. Le rôle de carabes en tant que prédateurs des pucerons constitue le fil directeur de notre travail.

Nous discutons dans cette partie des résultats et des apports de cette thèse selon trois axes :

- I – Facteurs déterminant la répartition des pucerons et de leurs prédateurs carabes
- II – Impacts potentiel des carabes auxiliaires de cultures sur les pucerons
- III – Le rôle des bandes enherbées dans les paysages agricoles sur ces communautés

Les résultats présentés dans les 4 chapitres sont résumés de manière synthétique dans le tableau 3.

Tableau 3. Synthèse des relations (GLM et GLMm) observées entre les facteurs paysagers l'abondance et la diversité des communautés de pucerons et de carabes dans les deux types de cultures aux différentes échelles. Ab: abondance totale des espèces de pucerons ou de carabes (toutes espèces ou espèces prédatrices); Sa: abondance des populations de *Sitobion avenae*; Md: abondance des populations de *Metopolophium dirhodum*; Rp: *Rhopalosiphum padi*; S: richesse de la communauté de carabes; H': diversité de la communauté de carabes.
Nt: non testé, ns: effet non significatif, +: corrélation positive, -: corrélation négative.

| Variables explicatives | Variables dépendantes | Pucerons | | | | Carabes | | | Carabes prédateurs | | | | | | | | |
|---------------------------------------------------------|----------------------------|----------|----|------|----|---------|----|------|--------------------|------|----|----|----|----|----|----|---|
| | | Blé | | Maïs | | Blé | | Maïs | Blé | Maïs | | | | | | | |
| | | Ab | Sa | Md | Ab | Sa | Md | Rp | Ab | S | H' | Ab | S | H' | Ab | Ab | |
| Paysage | Paysage fermé | + | + | + | ns | ns | + | ns | - | + | + | - | ns | + | - | - | |
| | Paysage ouvert | - | - | - | ns | ns | - | ns | + | - | - | + | ns | - | + | + | |
| Contexte des 24 parcelles dans les deux paysages | Bois (% oc sol) | + | + | ns | + | + | ns | + | ns | ns | nt | - | ns | nt | nt | nt | |
| | Haies (% oc sol) | - | - | - | - | - | - | ns | - | + | nt | - | + | nt | nt | nt | |
| | Prairies(% oc sol) | + | + | + | + | + | + | + | - | ns | nt | - | ns | nt | nt | nt | |
| | Bandes enherbées(% oc sol) | - | - | - | + | + | + | + | + | ns | nt | + | ns | nt | nt | nt | |
| Local | Présence bande enherbée | Ouvert | ns | ns | - | ns | ns | + | ns | ns | ns | ns | - | - | ns | ns | |
| | | Fermé | ns | ns | ns | ns | ns | - | ns | ns | ns | ns | + | + | - | ns | |
| | Distance au bord du champ | Ouvert | - | - | - | - | - | - | - | + | - | nt | + | - | nt | + | + |
| | | Fermé | - | - | - | - | - | ns | - | + | - | nt | + | - | nt | + | + |
| Carabes | Paysage fermé | - | - | ns | + | + | + | + | nt | nt | nt | nt | nt | nt | nt | nt | |
| | Paysage ouvert | + | + | + | + | + | ns | + | nt | nt | nt | nt | nt | nt | nt | nt | |

I – Facteurs déterminant la répartition des pucerons et de leurs prédateurs carabes

I.1 – Influence de l'ouverture du paysage

Nous avons cherché à montrer si, au sein de la zone atelier Armorique, il existe un contraste concernant l'abondance des pucerons et des carabes entre le paysage ouvert et le paysage fermé dans les parcelles cultivées (blé ou maïs). Les résultats nous permettent de montrer que le paysage fermé favorise l'abondance des pucerons dans le blé mais pas dans le maïs. En revanche, le paysage fermé ne favorise pas l'abondance des carabes dans le blé comme dans le maïs (chapitre I et II). La composition et l'organisation spatiale du paysage déterminent l'abondance et la distribution des pucerons et le mouvement des individus. Ainsi, la présence et l'abondance des pucerons dans le paysage fermé sont liés à la présence et de la quantité des habitats semi-naturels (haies, bois, prairies permanentes) pour le blé. Ceci est en accord avec une partie des études précédentes. Dans leur revue sur le contrôle biologique, Bianchi et al. (2006) ont trouvé ce résultat dans 15% des études, pour les ravageurs de cultures. Roschewitz et al. (2005) ainsi que Rand et Tscharrntke (2007) montrent qu'un paysage complexe (mesuré par le pourcentage d'habitats non cultivés) favorise l'établissement des pucerons. Ces habitats sont temporellement plus stables, plus hétérogènes et peuvent constituer des zones refuges contre les perturbations, des sites d'hibernation et de sources de nourritures alternatives (Tscharrntke *et al.*, 2007). Il existe un manque d'informations sur la répartition et l'écologie des pucerons, eux-mêmes, au sein des paysages agricoles (Gilbert, 2009). Or, il est indispensable de connaître ce fonctionnement dans le but d'un contrôle biologique efficace. Thies et al. (2003; 2005), par une étude des pucerons et de leurs parasitoïdes au sein de parcelles de colza, ont mis en évidence que la complexité du paysage (présence de prairies, haies et bois) favorise l'abondance de pucerons mais aussi celle de leurs parasitoïdes, entraînant un meilleur contrôle des populations de pucerons et une baisse des dommages occasionnés.

Concernant la communauté des carabes, nous avons mis en évidence une relation significative entre le paysage et le peuplement. L'augmentation des surfaces cultivées conduit à une perte d'espèces et à un remplacement des espèces de grande taille par des espèces de petite taille (chapitre IV). La disparition des prairies ou des surfaces boisées ou des haies pourraient aboutir à la raréfaction des espèces de grande taille.

Nous avons mis en évidence que les carabes répondent aux échelles grossières mais également aux échelles fines. De même, nous avons montré que les carabes des cultures présentent une augmentation de leur abondance avec l'ouverture du paysage alors que les carabes forestiers présentent une diminution de leur abondance avec cette ouverture (chapitre IV). A l'échelle locale, le contexte paysager autour de la parcelle joue un rôle sur la sélection des espèces. La présence des haies favorise par exemple les espèces de grande taille dans la parcelle.

D'après nos résultats, on constate donc une influence de la structure du paysage sur l'abondance des pucerons dans le blé mais pas dans le maïs alors que cette influence sur l'abondance des carabes s'observe dans le blé comme dans le maïs.

I.2 – Influence de la distance à la bordure de la parcelle

La présence d'éléments paysagers comme les bordures de champ, sont connus pour avoir un impact sur l'abondance et la colonisation des ravageurs (Gilabert, 2009) ainsi que sur la présence/absence et la viabilité du cortège d'ennemis naturels (Lewis *et al.*, 1997). Nos résultats permettent de mettre en évidence qu'il existe une corrélation entre l'abondance des pucerons et la distance à la bordure pour les parcelles de blé ainsi que pour le maïs. En effet, dans les deux cultures, les pucerons ne se répartissent pas de manière homogène, en étant plus présents à proximité de la bordure (chapitre I et II). Notre étude ayant été réalisée sur un nombre important de données (144 pour la distance à la bordure), atteste de la robustesse des corrélations obtenues. La bibliographie existante sur la répartition des pucerons intra-parcelle est très faible (Winder *et al.*, 1999). Ce résultat suggère donc que les bords de champs sont des milieux refuges pour les pucerons, offrant une diversité de plantes hôtes plus importante. Les pucerons coloniseraient alors le champ à partir de ces zones refuges en début de croissance de la culture. Vialatte *et al.* (2006) ont montré qu'à l'intérieur d'un paysage agricole, le puceron *S. avenae* se développe d'abord au printemps sur le blé puis migre vers les cultures de maïs pendant l'été. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que les pucerons colonisent les parcelles à partir des bordures, se développent sur le blé en produisant des individus ailés et migrent de façon importante vers le maïs. Cependant, le rôle des bords de champs en tant que refuge reste hypothétique. L'étude des déplacements de pucerons entre les différents éléments du paysage est donc nécessaire pour confirmer cette hypothèse.

En ce qui concerne la communauté de carabes, on observe une augmentation de l'abondance avec la distance à la bordure la plus proche dans les deux cultures (chapitre I et II). Anjum-Zubair et al. (2010) expliquent que l'augmentation du nombre de carabes dans le centre des parcelles est une réponse à l'augmentation du nombre de proies. Un aspect qui devrait être pris en compte, c'est que les bordures de champs sont des sites de reproduction et d'hibernation de nombreux animaux (oiseaux, mammifères), ce qui peut expliquer la faible abondance des carabes en bordure des parcelles. Cependant, la richesse en espèces de carabes était significativement plus grande au niveau des bords de parcelles que dans les centres dans le blé et le maïs (chapitre IV). Il peut être tentant de rajouter qu'en se rapprochant de la bordure, la biodiversité végétale environnante augmente contribuant à davantage d'équilibre entre les espèces et donc des communautés de carabes plus riches. En outre, notre résultat est cohérent avec les études précédentes qui ont montré que beaucoup d'espèces de carabes ont été détectées sur le bord par rapport au centre d'un champ de blé d'hiver qui a été bordé par une zone des fleurs sauvages (Lys et Nentwig, 1992). La richesse spécifique augmente avec la présence voisine de zones non cultivées et non traitées aux pesticides (Hegarty et Cooper, 1994). D'après nos résultats, il existe donc une distribution particulière des pucerons et des carabes à l'intérieur des parcelles cultivées.

I.3 – L'environnement local

La corrélation de l'ensemble des facteurs environnementaux et l'abondance totale des pucerons et des carabes montre que l'environnement local influence ces abondances grâce à sa composition en éléments paysagers. Nos résultats ont montré que l'abondance des pucerons dans les deux cultures a été associée à la composition du paysage à grande échelle. Il y avait une corrélation positive entre l'abondance des pucerons et la proportion de bois et de prairies à ces échelles (chapitre III). En effet, les habitats semi-naturels à grande échelle sont des facteurs clés dans la détermination de la pression des ravageurs (Rusch *et al.*, 2010). D'une façon plus globale, le rôle des habitats semi-naturels, peut se traduire par un fonctionnement de type source-puits (Dunning *et al.*, 1992; Dias., 1996) pour les populations de ravageurs comme les pucerons. Contrairement aux zones cultivées, les habitats non cultivés sont temporellement plus stables, plus hétérogènes et peuvent constituer des zones de refuges contre les perturbations (pesticides) ou des sites d'hibernation ou encore, offrir des ressources alternatives (Tschardtke *et al.*, 2007).

Les habitats semi-naturels favorisent la diversité des carabes, mais leurs impacts sur les différentes espèces sont discutées (Holland, 2002). Les carabes sont connus pour être particulièrement sensibles à la structure du paysage, en particulier à grande échelle (Holland 2002; Aviron *et al.*, 2005). Dans notre étude, les proportions relatives des habitats semi-naturels tels que les bois, les prairies et les haies ont été négativement corrélées avec l'abondance des carabes (chapitre III). C'est peut-être parce que les espèces dominantes dans notre étude étaient *P. cupreus* et *P. melanarius* qui représentaient 71% de tous les carabes capturés. Ces espèces caractéristiques des milieux ouverts peuvent se reproduire dans les champs (Thiele, 1977; Kromp 1999; Ameixa et Kindlmann 2008). Cependant, la richesse spécifique augmente avec la proportion d'habitats semi-naturels comme les haies ou les prairies. Le rôle de la proportion des habitats semi-naturels en milieu agricole pour les carabes a été largement mise en évidence (Kromp, 1999; Purtauf *et al.*, 2005b). Ce sont des milieux favorables par leur complexité structurale importante, par l'abondance élevée en proies qu'ils hébergent et par la fréquence et l'intensité des interventions agricoles qu'ils reçoivent (Frank *et al.*, 2007). Les haies jouent également un rôle prépondérant pour les populations de carabes. Elles peuvent avoir plusieurs rôles : le rôle d'habitat pour les espèces forestières ou le rôle de corridor permettant les échanges et la dispersion (Petit et Burel, 1998). En conclusion, la présence des habitats semi-naturels semble donc avoir une influence positive sur les espèces forestières mais pas sur les espèces des milieux ouverts.

II – Impacts des carabes auxiliaires de cultures sur les pucerons

L'abondance des prédateurs est souvent corrélée à celle des pucerons (Winder *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2004). Dans notre étude, l'abondance totale des pucerons et l'abondance des carabes étaient significativement corrélées positivement dans le paysage ouvert pour les deux cultures (chapitre I et II), alors que dans le paysage fermé, cette corrélation était négative pour le blé et positive pour le maïs. Certains points peuvent expliquer ces relations. En effet, le paysage fermé présente un réseau dense de haies fortement connectées et peu d'individus de carabes si l'on compare avec le paysage ouvert où par exemple *Pterostichus cupreus* et *Pterostichus melanarius* sont très abondantes. Ces deux espèces sont des espèces de champs et il est donc possible que leur dispersion est limitée par des haies dans le paysage fermé. Par conséquent, les prédateurs ne pouvaient pas réagir rapidement et numériquement à l'abondance de pucerons. Nous pouvons faire l'hypothèse d'un effet tampon de la structure du paysage qui permettrait de ralentir la réaction des prédateurs.

Pour la relation positive entre l'abondance totale des pucerons et l'abondance des carabes, on peut supposer que l'abondance de proies entraîne l'abondance des prédateurs suite à une réponse rapide des prédateurs. En effet, les carabes sont des prédateurs généralistes polyphages (Sunderland, 2003; Toft et Bilde, 2003). Ces généralistes opportunistes consomment des organismes appartenant à plus de 49 taxons différents, dont les pucerons (Kromp, 1999). Du fait de ces caractères généralistes, les carabes sont susceptibles de jouer un rôle dans la régulation de ces ravageurs principalement en début de saison : lorsque les populations sont déjà bien installées et que les populations de pucerons sont en début d'expansion. Le potentiel de régulation biologique semble alors maximal (Chiverton, 1986 dans Collins *et al.*, 2002). Des preuves de la consommation de pucerons par les carabes ont été obtenues en laboratoire à l'aide d'analyses des contenus d'intestins et de méthodes sérologiques (Sunderland, 2003). Les limites de ces techniques sont la prédation secondaire (i.e. un carabe qui mange un autre prédateur ayant lui-même mangé des pucerons) et la consommation de proies mortes, qui peuvent être des causes de résultat positif (Harwood *et al.*, 2001). D'autres études ont mis en évidence un comportement de chasse de *P. melanarius* envers différentes espèces de pucerons dont *S. avenae*, *M. dirhodum* et *R. padi* (Sunderland, 2003). Ce carabe semble attiré par une phéromone d'alarme émise par les pucerons (Kielty *et al.*, 1996). Ces observations ont toutefois été réalisées en laboratoire et ne sont pas représentatives du comportement des populations de plein champ. Enfin, Winder *et al.* (2001) ont montré que la distribution du carabe *P. melanarius* et des pucerons des céréales (*S. avenae* et *M. dirhodum*) étaient positivement corrélées en plein champ. Cette corrélation pourrait toutefois être liée à une attraction de *P. melanarius* par le miellat des pucerons, qui attire de nombreuses proies potentielles pour ce carabe (Monsrud et Toft, 1999). Ainsi la corrélation positive entre pucerons et carabes ne traduirait pas forcément une régulation potentielle des pucerons. Toutes ces études ne suffisent pas à elles seules pour préciser l'importance de la régulation des pucerons par ces prédateurs *in situ*. Elles suggèrent toutefois que les carabes pourraient jouer un rôle dans le contrôle des pucerons, rôle qui doit être vérifié. Nos travaux montrent que ces relations semblent varier selon la composition du paysage et le type de cultures.

III – Le rôle des bandes enherbées dans les paysages agricoles

Les bandes enherbées ont été mises en place dans les paysages agricoles depuis quelques années, mais leur rôle écologique n'est pas encore totalement compris (Marshall et

Moonen, 2002). Nous avons trouvé une seule corrélation entre l'abondance des pucerons et la présence des bandes enherbées mais elle a été négative pour *M. dirhodum* dans le paysage ouvert pour le blé et positive pour cette espèce dans le même paysage pour le maïs (chapitre I et II). Nos résultats montrent ainsi que la présence des bandes enherbées influence de manière faiblement l'abondance des pucerons. Toutefois, ayant été mises en place seulement depuis 2005 lors de la réforme de la PAC, les bandes enherbées sont à l'heure actuelle des habitats récents. Elles sont soumises à un processus de colonisation de la part d'espèces venues des bordures adjacentes (Kleijn *et al.*, 1997) et leur diversité végétale augmente les années qui suivent le semis (De Cauwer, 2005). Ainsi, il est probable que ces bandes enherbées soient plus colonisées dans le futur lorsque leur richesse en espèce végétale sera plus importante.

Les surfaces relatives en bandes enherbées ont une influence positive sur l'abondance et la diversité des carabes prédateurs dans les parcelles de maïs mais pas dans le blé (chapitre III). En effet, les bandes enherbées sont des éléments non productifs qui visent à l'origine à améliorer la qualité de l'eau mais qui peuvent indirectement agir sur la diversité et l'abondance des ennemis naturels grâce à des mélanges de variétés végétales et un travail du sol réglementé (Nentwig *et al.*, 1998). De même, Lys *et al.* (1994) montrent que les bandes enherbées sont favorables à l'abondance en carabes et même qu'il existe un gradient d'abondance selon la distance à la bande enherbée. C'est aussi le cas de l'expérimentation conduite par Diwo et Rougon (2002) qui concluent sur un effet positif des bandes enherbées dans l'abondance des carabes dans les parcelles. En conclusion, les bandes enherbées pourraient favoriser l'action des carabes sans toutefois servir efficacement de refuge pour les pucerons. Elles pourraient de ce fait, être un atout intéressant de lutte biologique

IV – Perspectives en lutte intégrée contre les pucerons ravageurs de cultures

D'après nos résultats, il existe donc une distribution particulière des pucerons à l'intérieur des parcelles cultivées. De même, pour ces cultures, la présence des bandes enherbées influence de manière faiblement l'abondance des pucerons. Ceci donne des pistes d'actions pour le contrôle biologique des pucerons dans les cultures. La présence d'un plus grand nombre de bandes enherbées servant de zones refuges pour des prédateurs serait favorable à ce contrôle. Les résultats différents pour les deux cultures montrent qu'il est toutefois nécessaire de développer des méthodes d'action adoptées à chaque culture pour limiter l'abondance de pucerons. En effet, dans notre étude les parcelles de maïs sont plus grandes

que celles de blé, il est possible que cette différence de la taille des parcelles joue un rôle. D'autre part, notre étude a mis en évidence la réelle complexité qui existe dans la variabilité d'abondance des pucerons et de carabes au sein des paysages agricoles. Cette complexité se retrouve aussi dans les études précédentes, que ce soit pour la répartition intra-parcellaire (Park et Obrycki, 2004; Fievet *et al.*, 2007), pour le rôle du paysage environnant la parcelle (Bianchi *et al.*, 2006), ainsi que pour la variabilité temporelle (intra- et interannuelle) (Thies *et al.*, 2005). Il reste donc de nombreux points à élucider. Les mouvements des pucerons et de leurs prédateurs dans un paysage ainsi que les relations prédateurs/proies sont à l'évidence très complexe. L'étude du contrôle biologique permet donc de donner des pistes pour développer un contrôle intégré mais révèle aussi l'étendue des connaissances encore nécessaires.

Par ailleurs, l'effet des autres prédateurs des pucerons doit être considéré au cours des analyses futures, pour tester l'existence d'une synergie entre ces différents prédateurs (Losey et Denno, 1999). L'utilisation, au sein de nos modèles, de données sur les syrphes (Diptères : Syrphidae) et les coccinelles (Coléoptères : Coccinellidae) et les parasitoïdes de pucerons (Hyménoptères : Aphidiidae), peut donc améliorer la compréhension de la dynamique des pucerons (van Emden et Harrington, 2007), quelque soit le cortège ou l'espèce considérée. A Par ailleurs, d'autres facteurs régulent la croissance des pucerons en plein champ : les facteurs climatiques, nutritionnels et culturels (Peshin et Dhawan, 2009; Hullé *et al.*, 2010). La complexité de ce système indique donc qu'il est réellement important d'adopter l'approche proposée par la lutte intégrée, sans oublier que l'ensemble des processus étudiés a lieu au sein de paysages particuliers et hétérogènes (Lewis *et al.*, 1997; Bianchi *et al.*, 2006; Peshin et Dhawan, 2009). L'utilisation d'indices dits fonctionnels, en particulier dans le cadre de la mesure de la connectivité, constitue une approche intéressante (Kindlmann et Burel, 2008). Ces indices, en se basant sur l'écologie des espèces, représentent mieux leurs perceptions du paysage (Gustafson et Gardner, 1996). Il est intéressant de mettre en place cette approche fonctionnelle dans les modèles spatialisés dans les analyses futures.

A ce titre, cette étude constitue une partie du projet Landscaphid, visant à comprendre le fonctionnement des pucerons au sein des paysages agricoles. L'intégration des autres processus associés à l'abondance et la dynamique des pucerons et la mise en place de méthodologie pour les étudier, tant au niveau de l'intégration du paysage et au niveau statistique, constitue la suite de ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références Bibliographiques:

- Agrawal, A.A., Underwood, N., Stinchcombe, R. 2004.** Intraspecific variation in the strength of density dependence in aphid populations. *Ecological Entomology* 29, 521-526.
- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A. 2012.** Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? Available online 7 July 2012.
- Altieri, M. 1999.** The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74, 19-31.
- Ameixa, O., Kindlmann, P. 2008.** Agricultural policy-induced landscape changes: effects on carabid abundance and their biocontrol potential. *European Journal of Entomology* 105, 467-476.
- Ameixa, O., Kindlmann, P. 2011a.** Biodiversity Drifts in Agricultural Landscapes) Invertebrate Pest Control by Carabids. 315-332 in: O. Grillo and G. Venora - Ecosystems Biodiversity. In Tech Publishers, Rijeka, Croatia.
- Ameixa, O., Kindlmann, P. 2011b.** Some exclusion cages do not exclude predators. *European Journal of Environmental Sciences* 1, 67-69.
- Andow, D.A. 1991.** Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36, 561-586.
- 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. *Agricultural and Forest Entomology* 123, 301-306.
- Arnold, T.W. 2010.** Uninformative Parameters and Model Selection Using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management* 74, 1175-1178.
- Arrignon, F. 2006.** Hover-Winter: un modèle multi-agents pour simuler la dynamique hivernale d'un insecte auxiliaire des cultures (*Episyrphus balteatus*, Diptera: Syrphidae) dans un paysage hétérogène. Thèse de Doctorat de l'Institut National Polytechnique de Toulouse, 222 p.

- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N. 2005.** Carabid assemblages in agricultural landscapes : impacts of habitat features, landscape contexte at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108, 205-217.
- Aviron, S., Herzog, F., Klaus, I., Schüpbach, B., Pfiffner, L., Jeanneret, P. 2007.** Effects of Swiss agri-environmental measures on arthropod diversity in arable landscapes. *Aspects of Applied Biology* 81, 101-109.
- Baggen, L.R., Gurr, G.M. 1998.** The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the use of flowering plants as a habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control* 11, 9-17.
- Baguette, M., Van Dyck, H. 2007.** Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22, 1117-1129.
- Barbosa, P. 1998.** Conservation Biological Control. Academic Press, London.
- Batáry, P., Báldi, A., Szél, G., Podlussány, A., Rozner, I., Erdős., S. 2007.** Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity and Distributions* 13, 196-202.
- Baudry, J. 2001.** Programme Zone Atelier «Bretagne Continentale» trajectoires d'évolution de l'agriculture et des paysages en Bretagne : réactivité et temps de réponse de la qualité de l'eau et de la biodiversité. Rennes, CAREN/CNRS PEVS.
- Baudry, J., Bunce, R.G.H., Burel, F. 2000a.** Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60, 7-22.
- Baudry, J., Burel, F., Thenail, C., Le Coeur, D. 2000b.** A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France. *Landscape and Urban Planning* 50, 119-128.
- Baudry, J., Jouin, A., Thenail, C. 1998.** La diversité des bordures de champ dans les exploitations agricoles de pays de bocage. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, 31, 117-134.

- Baudry, J., Schermann, N., Boussard, H. 2006.** Chloé 3.1: freeware of multi-scales analyses. INRA, SAD-Paysage.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D. 2003.** Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18, 182-188.
- Bernard, J.L. 2002.** Journées d'études européennes sur les bocages. Ruralité, faune sauvage et développement durable. Le bocage, enjeux de territoire pour demain. Actes du colloque. [online] Disponible sur : <http://www.oncfs.gouv.fr/Journees-detudes-europeennes-sur-lesbocages-ru273/Actes-du-colloque-ar515>.
- Bernays, E.A., Funk, D. 1999.** Specialists make faster decisions than generalists: experiments with aphids. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266, 151-156.
- Berthe, S. 2007.** Etude exploratoire visant à caractériser la diversité des coléoptères carabiques dans les haies d'une nouvelle forme urbaine (Saint Jacques de la Lande, 35). Mémoire de Master 1. Université de Rennes 1, encadré par Françoise Burel. 15 p.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., Tscharntke, T. 2006.** Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 1715-1727.
- Bianchi, F.J.J.A., Van Wingerden, W.K.R.E., Griffioen, A.J. Van der Veen, M., Van der Straten, M.J.J., Wegman, R.M.A., Meeuwsen H.A.M. 2005.** Landscape factors affecting control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in Brussels sprout. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 107, 145-150.
- Bilde, T., Toft, S. 1997.** Consumption by carabid beetles of three cereal aphid species relative to other prey types. *Entomophaga* 42, 21-32.
- Blackman, R.L. Eastop, V.F. 1994.** Aphids on the World's Trees. An Identification and Information Guide. CAB International, Wallingford, UK.
- Blackman, R.L., Eastop, V.F. 2000.** Aphids on the World's Crops. An Identification and Information Guide. 2nd ed. John Wiley & Sons, Chichester.

- Boatman, N.D. 1994.** Field margins: Integrating agriculture and conservation. BPC Monograph 58, British Crop Protection Council, Farnham, United Kingdom. 283-288.
- Bogya, S., Markó, V. 1999.** Effect of pest management systems on ground-dwelling spider assemblages in an apple orchard in Hungary. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 73, 7-18.
- Bommarco, R., Wetterlind, S., Sigvald, R. 2007.** Cereal aphid populations in non-crop habitats show strong density dependence. *Journal of Applied Ecology* 44, 1013-1022.
- Bonnemaison, L. 1951.** Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. *Annales des Epiphyties (C)* 2, 1-380.
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A., Johnson, N.F. 1992.** An introduction to the study of insects, 6th. Fort Worth; Montréal: Saunders College.
- Bouget, C. 2001.** Echantillonnage des communautés de Coléoptères Carabiques en milieu forestier. Relation espèces-milieu et variations d'efficacité du piège à fosse. *Symbioses*, NS 4, 55-64.
- Braendle, C., Davis, G.K., Brisson, J.A., Stern, D.L. 2006.** Wing dimorphism in aphids. *Heredity* 97,192-199.
- Breslow, N.E. Clayton, D. 1993.** Approximate inference in generalized linear mixed models. *Journal of the American Statistical Association* 88, 9-25.
- Burel, F. 1992.** Effect of landscape structure and dynamics on species diversity in hedgerow networks. *Landscape Ecology* 6, 161-174.
- Burel, F. 2007.** Le bocage : un élément clé de la biodiversité régionale. In : *Eau et Rivières de Bretagne. 2007. Le bocage breton : quel avenir ? Eau, biodiversité, paysage. Grâce :* 5-7.
- Burel, F., Baudry, J. 1994.** Reaction of ground beetles to vegetation changes following grassland dereliction. *Acta Oecologica* 15 (4), 401-415.
- Burel, F., Baudry, J. 1999.** *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*, Tec et Doc Paris.

- Burel, F., Baudry, J. 2003.** Landscape ecology: concepts, methods, and applications. Enfield, N.H., Science Publishers.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Cœur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., Brunel, E., Lefeuvre, J.C. 1998.** Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* 19, 47-60.
- Burel, F., Baudry, J. 1995.** Species biodiversity in changing agricultural landscapes: A case study in the Pays d'Auge, France. *Agriculture Ecosystems and Environment* 55, 193-200.
- Burel, F., Butet, A., Delettre, Y.R., Millán de la Pena, N. 2004.** Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning* 67, 195-204.
- Burnham, K. Anderson, D. 2002.** Model Selection and Multimodel Inference: A
- Calcagno, V., De Mazancourt, C. 2010.** glmulti: An R Package for Easy. Automated Model Selection with (Generalized) Linear Models. *Journal of Statistical Software* 34, 1-29.
- Cantrell, R.S., Cosner, C., Fagan, W.F. 2001.** How predator incursions affect critical patch size: the role of the functional response. *American Naturalist* 158, 368-375.
- Cardina, J., Norquay, H.M., Stinner, B.R., McCartney, D.A. 1996.** Postdispersal Predation of Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) Seeds. *Weed science* 44, 534-539.
- Carter, N., Dixon, A.F.G., Rabbinge, R. 1982.** Cereal Aphid Populations, Biology, Simulation and Prediction. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- Chiverton, P.A. 1986.** Predator density manipulation and its effects on populations of *Rhopalosiphum padi* (Hom: Aphidae) in spring barley. *Annales of Applied Biology* 109, 49-60.
- Christman, M.C. 2008.** Statistical modeling of observation data with spatial dependencies. *J Wildl Manag* 72, 22-33.
- Clergeau, P., Désiré, G. 1999.** Biodiversité, paysage et aménagement : du corridor à la zone de connexion biologique, *Mappemonde* 55, 19-23.

- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D., Tschardtke, T. 2005.** Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *J. Biogeography* 32, 2007-2014.
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., Chaney, K. 2002.** Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93, 337-350.
- Colunga-Garcia, M., S.H. Gage., Landis., D.A. 1997.** Response of an assemblage of Coccinellidae (Coleoptera) to a diverse agricultural landscape. *Environmental Entomology* 26, 797-804.
- Coombes, D.S., Sothertons, N.W. 1986.** The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Annals of Applied Biology* 108, 461-474.
- Corbit, M., Marks, P.L., Gardescu, S. 1999.** Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology* 87, 220-232.
- Cordeau, S., Chauvel, B. 2008.** Qu'est-ce que les bandes enherbées ? Conséquences environnementales et biologiques. *Revue scientifique Bourgogne-Nature* 7, 97-108.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A., Menalled, F.D., Wilkinson, T.K. 2005.** Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes. *Weed Science* 53, 902-908.
- Croci, S. 2007.** Urbanisation et Biodiversité: Traits biologiques et facteurs environnementaux associés à l'organisation des communautés animales le long d'un gradient rural-urbain. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, 216 p.
- Cronin, J.T., Reeve, J.D. 2005.** Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272, 2225-2235.
- Crowson, R.A. 1981.** The biology of coleoptera, London: Academic, 802 p.
- Dajoz, R. 2002.** Les coléoptères carabidés et ténébrionidés, Édition Tee and Doc. Paris.
- Das, B.C., Dixon, A.F.G. 2011.** Assessment of patch quality by aphidophagous ladybirds: Laboratory study on the minimum density of aphids required for oviposition. *European Journal of Environmental Sciences* 1, 57-60.

- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voigtländer, K., Wolters, V. 2005.** Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography* 14, 213-221.
- Dedryver, C.A. 2007.** Puceron : des dégâts et des hommes. *Biofutur* 279, 22-25.
- Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Quéré, J.P., Fichet, E. 1996.** Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance a several space scales. *Landscape Ecology* 11, 279-288.
- Delattre, T., Vernon, P., Burel, F. 2011.** An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Available online 14 July 2011
- Den Belder, E., Elderson, J., Van Den Brink, W.J., Schelling, G. 2002.** Effect of woodlots on thrips density in leek fields: a landscape analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 91, 139-145.
- Den Boer, P.J. 1970.** On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 4, 1-28.
- Den Boer, P.J. 1987.** On the turnover of carabid populations in changing environments. *Acta Phytopathol Entomol Hung* 22, 71-83.
- Denys, C., Tscarntke, T. 2002.** Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia* 130, 315-324.
- Dias, P.C. 1996.** Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 326-330.
- Diwo, A.S., Rougon, D. 2004.** Carabes : auxiliaires des cultures, indicateurs de la biodiversité d'un milieu. *Réussir Fruits et Légumes*, 231: encart central.
- Dixon, A.F.G. 1987.** Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids . *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control* (ed. by A.K. Minks and P. Harrewijn), Vol. 2A , 269-287 . Elsevier, Netherlands
- Dixon, A.F.G. 1998.** *Aphid Ecology*, 2nd ed. Chapman and Hall, London, UK.

- Dixon, A.F.G., Agarwala, B.K. 1999.** Ladybird-induced life-history changes in aphids. Proceedings of the Royal Society of London B 266, 1549-1553.
- Dixon, A.F.G., Agarwala, B., Hemptinne, J.L., Honěk, A., Jarošík, V. 2011.** Fast–slow continuum in the life history parameters of ladybirds revisited. European Journal of Environmental Science, 1, 61-66.
- Dixon, A.F.G., Glen, D.M. 1971.** Morph determination in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. Annals of Applied Biology 68, 11-21.
- Dixon, A.F.G. 1973.** Aphid Biology. Edward Arnold Ltd., London, UK.
- Dixon, A.F.G. 1985.** Aphid Ecology. Chapman & Hall, Glasgow, UK.
- Dixon, A.F.G., Kindlmann, P. 1998.** Population dynamics of aphids. In: Dempster, JP; McLean, IFG (eds) Insect populations in theory and in practice, Springer, Dordrecht, The Netherlands, 207-230.
- Dixon, A.F.G., Kindlmann, P., Sequeira, R. 1996.** Population regulation in aphids. In: Floyd RB, Sheppard AW, DeBarro PJ (eds) Frontiers of population ecology. CSIRO, Melbourne, Australia, 103-114.
- Doak, D.F., Marino, P.C., Kareiva, P.M. 1992.** Spatial scale mediates the influence of habitat fragmentation on dispersal success: implications for conservation. Theoretical Population Biology 41, 315-336.
- Duelli, P. 1990.** Population movements of Arthropods between Natural and Cultivated areas. Biological Conservation 54, 193-207.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R. 1992.** Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos 65, 169-175.
- Dyer, L., Landis, D.A., Menalled, F.D. 2004.** Research and extension supporting ecologically based IPM systems. Journal of Crop Improvement 11, 153-174.
- Ecophyto 2018. 2008.** Plan de réduction des usages des pesticides 2008-2018. Ministère de l’Agriculture et de la Pêche, 1-20.
- <http://agriculture.gouv.fr/sections/magazine/focus/phyto-2018-plan-pour>*

- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C. 2001.** Suggestions for unifying the terminology in biological control. *Biological Control* 46, 387-400.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Michels, G.J., Giles, K.L. 2002.** Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology* 31, 253-260.
- Elton, C.S. 1925.** The dispersal of insects to Spitsbergen. *Transactions of the Entomological Society of London* 1925, 289-299.
- Estevez, B., Domon, G., Lucas, E. 2000.** Contribution de l'écologie du paysage à la diversification des agroécosystèmes à des fins de phytiprotection. *Phytoprotection* 81, 1-14.
- Eyre, M.D., Luff, M.L., Rushton, S.P. 1990.** The ground beetle (Coleoptera, Carabidae) fauna of intensively managed agricultural grasslands in Northern England and Southern Scotland. *Pedobiologia* 34, 11-18.
- Fabre, F., Dedryver, C.A., Leterrier, J.L., Plantegenest, M. 2003.** Aphid abundance on cereals in autumn predicts yield losses caused by Barley yellow dwarf virus. *Phytopathology* 93, 1223-1227.
- Fabre, F., Plantegenest, M., Mieuzet, L., Dedryver, C.A., Leterrier J.L., Jacquot, E. 2005.** Effects of climate and land use on the occurrence of viruliferous aphids and the epidemiology of barley yellow dwarf disease. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106, 49-55.
- Fahrig, L. 2003.** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34, 487-515.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F., Crist, T.O., Fuller, R.J, Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L. 2011.** Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101-112.
- Fahrig, L., Merriam, G. 1994.** Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8, 50-59.

- Favret, C., Voegtlin, D.J. 2001.** Migratory Aphid (Hemiptera : Aphididae) Habitat Selection in Agricultural and Adjacent Natural Habitats. *Environnemental Entomology* 30, 371-379.
- Feng, M., Chen, C., Shang, S. Ying, S., Shen, Z., Chen, X. 2007.** Aphid dispersal might disseminates fungal pathogens and parasitoids as natural control agents of aphids. *Ecological Entomology* 32, 97-104.
- Fievet, V., Dedryver, C.A., Plantegenest, M., Simon, J.C., Outreman, Y. 2007.** Aphid colony turn-over influences the spatial distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* over the wheat growing season. *Agricultural and Forest Entomology* 9, 125-134.
- Forman, R.T.T., Baudry, J. 1984.** Hedgerows and hedgerows networks in Landscape Ecology, *Environnemental Management* 8, 495-510.
- Forsythe, T.G. 2000.** Ground Beetles. *Natuarlist' Handbooks* 8. Richmond Publishing. 8, pp. 74.
- Fournier, E., Loreau, M. 2001.** Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* 16, 17-32.
- Fournier, E., Loreau, M. 2002.** Activity and satiation state in *Pterostichus melanarius*: an experiment in different agricultural habitats. *Ecological Entomology* 26, 235-244.
- Franck, T., Kehrli, P., Germann, C. 2007.** Density and nutritional condition of carabid beetles in wildflower areas of different age. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120, 377-383.
- Frank, T. 1997.** Species diversity of ground beetles (Carabidae) in sown weed strips and adjacent fields. *Biological Agriculture and Horticulture* 15, 297-307.
- Frère, I., Balthazar, C., Sabri A., Hance, T. 2011.** Improvement in the cold storage of *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiinae). *European Journal of Environmental Sciences* 1, 33-40.
- Fried, G., Girod, C., Jacquot, M., Dessaint, F. 2007.** répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des

bordures. Conférence du COLUMA - journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes (afpp), p. 245-254. afpp, Dijon.

Fry, G. 1995. Landscape Ecology of Insect Movement in Arable Ecosystems. In: Glen, D.M., (Ed.), Wiley, Bristol, UK, 236-242.

Gardner, B. 1996. European Agriculture: Policies, Production and Trade, London: Routledge

Garrett, K.A., Mundt, C.C. 1999. Epidemiology in mixed host populations. *Phytopath* 89, 984-990.

Gaucherel, C., Giboire, N., Viaud, V., Houet, T., Baudry, J., Burel, F. 2006. A domain-specific language for patchy landscape modelling : The Brittany agricultural mosaic as a case study. *Ecological modeling* 194, 233-243.

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tsharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, Christopher, Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11(2), 97-105.

Gilbert, A., Simon, J.C., Mieuzet, L., Halkett, F., Stoeckel, S., Plantegenest, M., Dedryver, C.A. 2009. Climate and agricultural context shape reproductive mode variation in an aphid crop pest. *Molecular Ecology* 18, 3050-3061.

Gilbert, G.S., Webb, C.O. 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)* 104, 4979-4983.

Giordanengo, P., Febvay, G., Rahbé, Y. 2007. Comment les pucerons manipulent les plantes. *Biofutur* 279, 35-38.

Grez, A.A., Zaviezo, T. 2006. Efectos de la fragmentación de agroecosistemas sobre insectos herbívoros y depredadores. IN Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas (eds. A.A. Grez, J.A. Simonetti & R.O. Bustamante). Editorial Universitaria (Santiago).

- Grez, A.A., Zaviezo, T., Diaz, S., Camousseight, B. Cortes, G. 2008.** Effects of habitat loss and fragmentation on the abundance and species richness of aphidophagous beetles and aphids in experimental alfalfa landscapes. *European Journal of Entomology* 105, 411-420.
- Gullino, M. L., Leroux, P., Smith, C. M. 2000.** Uses and challenges of novel compounds for plant disease control. *Crop Protection* 19, 1-11.
- Gurr, G. M., Wratten, S. D. 2000.** Biological control: Measures of succes. p 106. G. M. Gurr and S. D. Wratten, Dordrecht, the Netherland.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Luna, J.M. 2003.** Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4(2), 107-116.
- Gurr, M., Wratten, S.D., Altieri, M.A. 2004.** Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for Arthropods. Editions CAB International (Wallingford).
- Gustafson, E.J., Gardner, R.H. 1996.** The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77, 94-107.
- Gutiérrez, D., Menéndez, R. 1997.** Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera: Caraboidea) in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography* 24, 903-914.
- Hagen, K.S., Mills, N.J., Gordh, G. McMurtrys, J.A. 1999.** Terrestrial Arthropod Predators of Insect and mite Pesb. In *Handbook of biological control: principles and applications of biological control*, 1. S. Bellows, T.W., Fisher, L.E., Caltagirone, D.L., Dahlsten, Carl, B., Huffaker, , Gordh, G. 383-503. San Diego: Academie Press.
- Halkett, F., Plantegenest, M., Prunier-Leterme, N., Mieuze, L., Delmotte, F., Simon, J.C. 2005.** Blackwell Publishing, Ltd. Admixed sexual and facultatively asexual aphid lineages at mating sites. *Molecular Ecology* 14, 325-336.
- Harwood, J.D., Phillips, S.W., Sunderland, K.D., Symondson, W.O.C. 2001.** Secondary predation: quantification of food chain errors in an aphid-spider-carabid system using monoclonal antibodies. *Molecular Ecology* 10, 2049-2057.

- Hashemi, S.M., Hosseini, S.M., Damalas, C.A. 2009.** Farmer's competence and training needs on pest management practices: Participation in extension workshops. *Crop Protection* 28, 934-939.
- Henle, K., Alard, D., Clitherow, J., Cobb, P., Firbank, L., Kull, T., McCracken, D., Moritz, R.F.A., Niemelä, J., Rebane, M., Wascher, D., Watt, A., Young, J. 2008.** Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe. A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 124, 60-71.
- Hill, D.S. 1987.** Agricultural insect pests of temperate regions and their control. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hille Ris Lambers, L. 1966.** Polymorphism in the Aphididae. *Annual Review of Entomology* 11, 47-78.
- Hodek, I., Honek, A. 1996.** Ecology of Coccinellidae. Editions Kluwer (Dordrecht).
- Hof, A.R., Bright, P.W. 2010.** The impact of grassy field margins on macro-invertebrate abundance in adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139, 280-283.
- Holland, J., Fahrig, L., 2000.** Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: A landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 78, 115-122.
- Holland, J.M. 2002.** The agroecology of carabid beetles. Andover. Intercept. 356 p.
- Holland, J.M., Luff, M.L. 2000.** The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews* 5, 109-129.
- Holland, J.M., Winder, L., Woolley, C., Alexander, C.J., Perry, J.N. 2004.** The spatial dynamics of crop and ground active predatory arthropods and their aphid prey in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research* 94, 419-431.
- Holmes, P.R. 1988.** Mobility of apterous grain aphids *Sitobion avenae* within wheat fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 46, 275-279.

- Houdková K., Kindlmann, P. 2006.** Scaling up population dynamic processes in a ladybird-aphid system. *Population Ecology* 48, 323-332.
- Hullé, M., d'Acier, A.C., Bankhead-Dromet, S., Harrington, R. 2010.** Aphids in the face of global changes. *Comptes Rendus Biologies* 333, 497-503.
- Hullé, M., Coeur d'Acier, A., Bankhead-Dronnet, S., Harrington, R. 2010.** Aphids in the face of global changes. *Comptes Rendus Biologies* 333, 497-503.
- Ives, A.R., Cardinale, B.J. 2004.** Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. *Nature* 429, 174-177.
- Jeanneret, P., Schüpbach, B., Luka, H. 2003a.** Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98, 311-320.
- Jeanneret, P., Schupbach, B., Pfiffner, L., Walter, T. 2003b.** Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 18(3), 253-263.
- Jeger, M.J. 1999.** Improved understanding of dispersal in crop pest and disease management: current status and future directions. *Agricultural and Forest Meteorology* 97, 331-349.
- Jepson, P.C. 1983.** A controlled environment study of the effect of leaf physiological age on the movement of apterous *Myzus persicae* on sugar-beet plants. *Annals of Applied Biology* 103, 173-183.
- Joannon, A., Vialatte, A., Vasseur, C., Baudry, J., Thenail, C. 2008.** Combining studies on crop mosaic dynamics and pest population dynamics to foster biological control. In: Rossing, W.A.H., Poehling, H.M., Helden van M., (Eds.), *Landscape Management for Functional biodiversity*, IOBC wprs Bulletin 34, 45-48.
- Johnson, P.C.D., Llewellyn, K.S., Amos, W. 2000.** Microsatellite loci for studying clonal mixing, population structure and inbreeding in a social aphid, *Pemphigus spyrothecae* (Hemiptera: Pemphigidae). *Molecular Ecology* 9, 1445-1446.
- Johnson, B. 1958.** Factors affecting the locomotor and settling responses of alate aphids. *Animal Behaviour* 6, 9-26.

- Johnson, B. 1965.** Wing polymorphism in aphids II. Interaction between aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 8, 49-64.
- Jonsen, I.D., Fahrig, L. 1997.** Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* 12(3), 185-197.
- Kareiva, P. 1987.** Habitat fragmentation and the stability of predators prey interactions. *Nature* 326, 388-390.
- Kareiva, P., Mullen, A., Southwood, R. 1990.** Population dynamics in spatially complex environments: theory and data [and discussion]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 330, 175-190.
- Keller, I., Largiadèr, C.R. 2003.** Recent Habitat Fragmentation Caused by Major Roads Leads to Reduction of Gene Flow and Loss of Genetic Variability in Ground Beetles. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270, 417-423.
- Kennedy, G.G., Storer., N.P. 2000.** Life systems of polyphagous arthropod pests in temporally unstable cropping systems. *Annual Review of Entomology* 45, 467-493.
- Kennedy, J.S., Booth, C.O. 1963.** Free flight of aphids in the laboratory. *Journal of Experimental Biology* 40, 67-85.
- Kennedy, J.S. 1976.** Host-plant finding by flying aphids. *Symposium Biologica Hungarica* 16, 121-123.
- Kerr, J.T. 2001.** Butterfly species richness patterns in Canada: energy, heterogeneity, and the potential consequences of climate change. *Conservation Ecology* 5(1), 10.
- Kindlmann, P., Růžička, Z. 1992.** Possible consequences of a specific interaction between predators and parasites of aphids. *Ecological Modelling* 61, 253-265.
- Kindlmann, P., Burel, F. 2008.** Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23, 879-890.
- Kindlmann, P., Aviron, S., Burel, F. 2005.** When is landscape matrix important for determining animal fluxes between resource patches? *Ecological Complexity* 2, 150-158.

- Kindlmann, P., Dixon, A.F.G. 1999.** Strategies of aphidophagous predators: lessons for modelling insect predator-prey dynamics. *Journal of Applied Entomology* 123, 397-399.
- Kindlmann, P., Dixon, A.F.G. 1999.** Strategies of aphidophagous predators: lessons for modelling insect predator-prey dynamics. *Journal of Applied Entomology* 123, 397-399.
- Koivula, M., Kotze, D.J., Hiisivuori, L., Rita, H. 2003.** Pitfall trap efficiency: do trap size, collecting fluid and vegetation structure matter? *Entomologici Fennici* 14, 2-14.
- Krauss, J., Gallenberger, I., Steffan-Dewenter, I. 2011.** Decreased functional diversity and biological pest control in conventional compared to organic crop fields. *PloS One* 6:e19502.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B., Siriwardena, G.M. 1999.** The second silent spring? *Nature* 400, 611-612.
- Kring, J.B. 1972.** Flight behavior of aphids. *Annual Review of Entomology* 17, 461-492.
- Kromp, B. 1999.** Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74, 187-228.
- Kruess, A. 2003.** Effects of landscape structure and habitat type on plant-herbivore parasitoid community. *Ecography* 26, 283-290.
- Kruess, A., Tschardtke, T. 1994.** Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264, 1581-1584.
- Kunert, G., Weisser, W.W. 2005.** The importance of antennae for pea aphid wing induction in the presence of natural enemies. *Bulletin of Entomological Research* 95, 125-131.
- Landis, D., Wratten, S.D. 2002.** Conservation of biological controls. In *Encyclopedia of Pest Management*, Pimentel D., 138-140. New York, USA: Marcel Dekker.
- Landis, D., Wratten, S.D., Gurr, G.M. 2000.** Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45, 175-201.

- Landis, D.A., Haas., M.J. 1992.** Influence of Landscape Structure on Abundance and within-Field Distribution of European Corn-Borer (Lepidoptera, Pyralidae) Larval Parasitoids in Michigan. *Environmental Entomology* 21, 409-416.
- Lang, A. 2003.** Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134, 144-153.
- Larochelle, A. 1976.** Manuel d'identification des Carabidae du Québec. *Cordulia* (supplément n° 2), p. 1-127.
- Larochelle, A., Larivière, M.C. 2003.** A natural history of the ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) of America north of Mexico. Sofia and Moscow: Pensoft Series Faunistica.
- Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F. 1997.** Field margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape and urban planning* 37, 57-71.
- Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C. 2002.** Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89, 23-40.
- Le Ralec, A., Anselme, C., Outreman, Y., Poirie, M., Van Baaren, J., Le Lann, C., Van Alphen, J.J.M. 2010.** Evolutionary ecology of the interactions between aphids and their parasitoids. *Comptes rendus biologies* 333, 554-565.
- Leather, S. R. 1992.** Aspects of Aphid Overwintering (Homoptera, Aphidinea, Aphididae). *Entomologia Generalis* 17(2), 101-113.
- Lee, J.C., Heimpel, G.E. 2003.** Nectar availability and parasitoid sugar feeding. Department of Entomology, University of Minnesota, Saint Paul, Minnesota, U.S.A.
- Lee, J.C., Heimpel, G.E., Leibe, G.L. 2004.** Comparing floral nectar and aphid honeydew diets on the longevity and nutrient levels of a parasitoid wasp. *Entomologia Experimentalis and Applicata* 111, 189-199.
- Lees, A.D. 1966.** The control of polymorphism in aphids. *Advances in insect physiology* 3, 207-277.

- Lees, A.D. 1989.** The photoperiodic response and phenology of an English strain of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecological Entomology* 14, 69-78.
- Legendre, P. 1993.** Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74, 1659-1673
- Legendre, P. 1998.** *Numerical Ecology*. Edited by Elsevier. Amsterdam.
- 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).
- Letourneau, D.K. 1998.** Conservation biology: lessons for conserving natural enemies 12, 9-38.
- Letourneau, D.K., Goldstein, B. 2001.** Pest damage and arthropod community structure in organic vs. conventional tomato production in California. *Journal of Applied Ecology* 38, 557-570.
- Levie, A., Legrand, M.A., Dogot, P., Pels, C., Baret, P.V., Hance, T. 2005.** Mass releases of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiinae), and strip management to control of wheat aphids. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105, 17-21.
- Levin, S.A. 1992.** The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Lewis, W.J., Lenteren, J.C.V., Phatak, S.C., Tumlinson, J.H. 1997.** A total system approach to sustainable pest management. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 12243-12248.
- Liu, S-S. 1994.** Production of alatae in response to low temperature in aphids: a trait of seasonal adaptation. In: Danks HV (ed) *Insect Life-Cycle Polymorphism: Theory, Evolution, and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control*. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht. 245-261.
- Llewellyn, K.S., Loxdale, H.D., Harrington, R., Brookes, C.P., Clarck, S.J., Sunnucks, P. 2003.** Migration and genetic structure of the grain aphid (*Sitobion avenae*) in Britain related to climate and clonal fluctuation as revealed using microsatellites. *Molecular Ecology* 12, 21-34.

- Llewellyn, K.S., Loxdale, H.D., Harrington, R., Brookes, C.P., Clarck, S.J., Sunnucks, P. 2003.** Migration and genetic structure of the grain aphid (*Sitobion avenae*) in Britain related to climate and clonal fluctuation as revealed using microsatellites. *Molecular Ecology* 12, 21-34.
- Long, Z.T., Mohler, C.L., Carson, W.P, 2002.** Extending the resource concentration hypothesis to plant communities effects of litter and herbivores. *Ecology* 84, 652-665.
- Losey, J.E., Denno, R.F. 1999.** Factors facilitating synergistic predation: The central role of synchrony. *Ecological Applications* 9, 378-386.
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D. 1996.** Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41, 231-256.
- Loxdale, H.D., Hardie, J., Halbert, S., Footitt, R., Kidd, N.A.C., Carter, C.I. 1993.** The relative importance of short- and long-range movements of flying aphids. *Biological Reviews* 68, 291-311.
- Luff, M.L. 2003.** Carabid Assemblage Organization and Species Composition. 41-79 in: J. M. Holland - *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept Publishers, Hampshire, UK.
- Luff, M.L. 1987.** Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology Reviews* 2, 237-278.
- Lys, J.A., Nentwig, W. 1992.** Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. IV: Surface activity, movements and activity density of abundant carabid beetles in a cereal field. *Oecologia* 92, 373-382.
- Lys, J.A., Nentwig, W. 1994.** Improvement of the overwintering sites for Carabidae, Staphylinidae and Araneae by strip-management in a cereal field. *Pedobiologia* 38, 238-242.
- Lys, J.A., Zimmermann, M., Nentwig, W. 1994.** Increase in activity density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 73, 1-9

- MacLeod, A. 1999.** Attraction and retention of *Episyrphus balteatus* DeGeer. (Diptera: Syrphidae) at an arable field margin with rich and poor floral resources. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 73(3), 237-244.
- Magagula, C.N. 2003.** Changes in carabid beetle diversity within a fragmented agricultural landscape. *African Journal of Ecology* 41, 23-30.
- Maisonhaute, J.E., Lucas, E. 2011.** Influence of landscape structure on the functional groups of an aphidophagous guild: Active-searching predators, furtive predators and parasitoids. *European Journal of Environmental Sciences* 1, 41-50.
- Mann, J.A., Tatchell, G.M., Dupuch, M.J., Harrington, R., Clark, S.J., McCarten, H.A. 1995.** Movement of apterous *Sitobionavenae* (Homoptera; Aphididae) in response to leaf disturbances caused by wind and rain. *Annals of Applied Biology* 126, 417-427.
- Marino, P.D., Landis, D.A. 1996.** Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications* 6, 276-284.
- Marrou, J., Quiot, J.B., Duteil, M., Labonne, G., Leclant, F., Renoust, M. 1979.** Ecology and epidemiology of cucumber mosaic virus: effects of natural windbreaks and surrounding vegetable crops on cucumber mosaic virus (CMV) epidemics. *Annals of the Phytopathological Society of Japan* 11, 375-392.
- Marshall, E.J.P., Grant, A.J., Fairbairn, S. 1999.** Spatial patterns of gastropod occurrence and herbivory in a field-scale habitat mosaic in winter. *Heterogeneity in landscape Ecology: Pattern and Scale*.
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C. 2002.** Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89, 5-21.
- Marshall, E.J.P., West, T.M., Kleijn, D. 2006.** Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113, 36-44.
- Martinez, J.J.I., Mokady, O., Wool, D. 2005.** Patch Size and Patch Quality of Gall-inducing Aphids in a Mosaic Landscape in Israel. *Landscape Ecology* 20, 1013-1024.

- Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J. 1997.** Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* 277, 504-509.
- Mauremooto, J.R., Wratten, S.D., Worner, S.P., Fry, G.L.A. 1995.** Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 52, 141-148.
- Maxime, F., Mollet, J.M., Papy, F. 1995.** Aide au raisonnement de l'assolement en grande culture. *Cahiers Agricultures* 4, 351-362.
- McKenzie, J.A., Batterham, P. 1998.** Predicting insecticide resistance: Mutagenesis, selection, and response. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 353, 1729-1734.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., Nowakowski, M. 2002.** The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation* 106(2), 259-271.
- Menalled, F.D., Smith, R.G., Dauer, J.T., Fox, T.B. 2007.** Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118, 49-54.
- Merriam, H.G. 1986.** Ecological processes in farmland mosaics. Program of the IV International Congress of Ecology landscape factors. *Biodiversity and Conservation* 10, 1839-1863.
- Michel, N., Burel, F., Butet, A. 2006.** How does landscape use influence small mammal diversity and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? *Acta Oecologica* 30, 11-20.
- Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P., Burel, F. 2003.** Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 94, 59-72.
- Monsrud, C., Toft, S. 1999.** The aggregative numerical response of polyphagous predators to aphids in cereal fields: attraction to what? *Annals of applied biology* 134, 265-270.
- Morales, J.M., Fortin, D., Frair, J.L., Merrill, E.H. 2005.** Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 20, 301-316.

- Müller, C.B., Williams, I.S., Hardie, J. 2001.** The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology* 26, 330–340.
- Nault, L.R. 1997.** Arthropod transmission of plant viruses: a new synthesis. *Annals of the Entomological Society of America* 90, 521-541.
- Nentwig, W., Frank, T., Lethmayer, C. 1998.** Sown weed strips : Artificial ecological compensation areas as an important tool in conservation biological control. 133-153 in: P. Barbosa - Conservation biological control. Academic Press, San Diego.
- Niemelä, J. 1996.** From systematics to conservation – carabidologists do it all. *Annales Zoologici Fennici* 33, 1-4.
- Niemelä, J., Spence, J.R. 1999.** Dynamics of local expansion by an introduced species: *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) in Alberta, Canada. *Diversity and Distributions* 5, 121-127.
- Norris, R.F., Kogan., M. 2005.** Ecology of interactions between weeds and arthropods. *Annual Review of Entomology* 50, 479-503.
- Oerke, E.C. 2006.** Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science* 144, 31-43.
- Oerke, E.C., Dehne, H.W. 2004.** Safeguarding production-losses in major crops and the role of crop protection. *Crop Protection* 23, 275-285.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J. 2001b.** Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* 2, 365-371.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J. 2003.** Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economics* 45, 149-158.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., Weibull, A.C. 2001a.** Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological Applications* 11, 480-488.

- Östman, Ö., Griffin, N.W., Strasburg, J.L., Brisson, J.A., Templeton, A.R., knight, T.M., Chase, J.M. 2007.** Habitat area affects arthropod communities directly and indirectly through top predators. *Ecography* 30, 359-366.
- Park, Y.L. Obrycki , J.J. 2004.** Spatio-temporal distribution of corn leaf Aphids (Homoptera : Aphididae) and lady beetles (Coleoptera : Coccinellidae) in Iowa cornfields. *Biological Control* 31, 210-217.
- Pascual-Villalobos, M.J., Lacasa, A., González, A., Varó, P., García, M.J. 2006.** Effect of flowering plant strips on aphid and syrphid populations in lettuce. *European Journal of Agronomy* 24 (2), 182-185.
- Pearce, S., Zalucki, M.P. 2005.** Does the cutting of lucerne (*Medicago sativa*) encourage the movement of arthropod pests and predators into the adjacent crop?. *Australian Journal of Entomology* 44, 219-225.
- Peshin, R., Dhawan, A.K. 2009.** *Integrated Pest Management : Innovation-Development Process.* Springer. 689 p.
- Peters, R.H. 1983.** *The ecological implications of body size.* Cambridge University Press, Cambridge, 329 p.
- Petit, S., Burel, F. 1993.** Movement of *Abax ater* (Col. Carabidae): do forest species survive in hedgerow networks? *Vie Milieu* 43, 119-124.
- Petit, S., Burel, F. 1998.** Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 69, 243-252.
- Phelan, P., Montgomery, M.E., Nault, L.R. 1976.** Orientation and locomotion of apterous aphids dislodged from their hosts by alarm pheromone. *Annals of the Entomological Society of America* 69, 1153-1156.
- Pickett, C.H., Bugg, R.L. 1998.** *Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests.* University of California Press (Berkeley).
- Pimentel, D., McLaughlin, L., Zepp, A., Lakitan, B., Kraus, T., Kleinman, P., Vancini, F., Roach, W.J., Graap, E., Keeton, W.S., Selig, G. 1993.** *Environmental and*

- economic effects of reducing pesticide use in agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 46, 273-288.
- Pimentel, D., McLaughlin, L., Zepp, A., Lakitan, B., Kraus, T., Kleinman, P., Vancini, F., Roach, W.J., Graap, E., Keeton, W.S., Selig, G. 1993.** Environmental and economic effects of reducing pesticide use in agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 46, 273-288.
- Plantegenest, M., Le May, C., Fabre, F. 2007.** Landscape epidemiology of plant diseases. *Journal of the Royal Society Interface* 4, 963-972.
- Plantegenest, M., Pierre, J.S., Dedryver, C.A., Kindlmann, P. 2001.** Assessment of the relative impact of different natural enemies on population dynamics of the grain aphid *Sitobion avenae* in the field. *Ecological Entomology* 26, 404-410.
- Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V. 2005a.** The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142, 458-464.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tschardtke, T., Wolters, V. 2005b.** Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108, 165-174.
- 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. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 140, 62-67.
- Rand, A.T., Tschardtke, T. 2007.** Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos* 116, 1353-1362.
- Rand, T., Tylianakis, J.M., Tschardtke, T. 2006.** Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally-subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9, 603-614.
- R-Development-Core-Team. 2008.** R: a Language and Environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Rescia, A.J., Schmitz, M.F., Martin de Agar, P., De Pablo, C.L., Pineda, F.D. 1997.** A Fragmented Landscape in Northern Spain Analyzed at Different Spatial Scales: Implications for Management. *Journal of Vegetation Science* 8, 343-352.
- Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.F., bouvier, J.C., Sauphanor, B., Lavigne, C. 2009.** The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology* 24, 337-349.
- Rispe, C., Pierre, J.S., Simon, J.C., Gouyon, P.H. 1998.** Models of sexual and asexual coexistence in aphids based on constraints. *Journal of Evolutionary Biology* 11, 685-701.
- Rispe, C., Pierre, J.S. 1998.** Coexistence between cyclical parthenogens, obligate parthenogens, and intermediates in a fluctuating environment. *Journal of Theoretical Biology* 195, 97-110.
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J. 2002.** Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39,157-176.
- Roitberg, B.D., Myers, J.H., Frazer, B.D. 1979.** The influence of predators on the movement of apterous pea aphids between plants. *Journal of Animal Ecology* 48, 111-122.
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., Thies, C. 2005.** The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology* 42, 873-882.
- Rosenberg, M.S. 2009.** *Passage: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis.* Arizona State University, Tempe, AZ.
- Rosenzweig, M.L. 1995.** *Species diversity in space and time.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ruggle, P., Holst, N. 1995.** Spatial variation of *Sitobion avenae* (F.) (Hom. Aphididae) and its primary parasitoids (Hym.: Aphidiidae, Aphelinidae). *Acta Jutlandica* 70, 227-233.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., Roger-Estrade, J. 2010.** Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management farming

systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. *Advances in Agronomy*. Doi: 10.1016/S0065-2113(10)09006-1.

Ryszkowski, L., Karg, J., Margarit, G., Paoletti, M.G., Zlotin, R. 1993. Above ground insect biomass in agricultural landscapes of Europe. In R.G.H. Bunce, L. Ryszkowski and M.G. Paoletti (eds). *Landscape Ecology and Agroecosystems* 71-82. Lewis Publishers, Ann Arbor.

Sarthou, J.P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B. 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae) .*European Journal of Entomology* 102, 539-545.

Sarthou, J.P. 1996. Contribution a l'étude systématique, biogéographique et agroécocénotique des Syrphidae (Insecta, Dipt.) du sud-ouest de la France. Thèse de Doctorat de l'institut National Polytechnique de Toulouse., 250 p.

Sarthou, J.P., Speight, M.C.D. 2005. Les diptères Syrphidés, peuple de tous les espaces. *Insectes* 137, 3-8.

Schaefers, G.A., Judge, F.D. 1971. Effects of temperature, photoperiod, and host plant on alary polymorphism in the aphid, *Chaetosiphon fragaefolii*. *Journal of Insect Physiology* 17, 365-379.

Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., Tschardtke, T. 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 1905-1909.

Schmidt, M.H., Thews, U., Thies, C., Tschardtke, T. 2004. Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 13, 87-93.

Schweiger, O., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekotter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Bugter, R., 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42, 1129-1139.

- Selman, P. 1993.** Landscape ecology and countryside planning: vision, theory and practice. *Journal of Rural Studies* 9, 1-21.
- Simon, J.C., Hebert, P.D.N. 1995.** Pattern of genetic variation among canadian population of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. (Homoptera : Aphididae). *Heredity* 74, 346-353.
- Simon, J.C., Rispe, C., Sunnucks, P. 2002.** Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 34-39.
- Šipoš, J., Kvastegård, E., Baffoe, K.O., Sharmin, K., Glinwood, R., Kindlmann, P. 2012.** Differences in the predatory behaviour of male and female ladybird beetles (Coccinellidae). *European Journal of Environmental Sciences* 2, 51-55.
- Sloggett, J.J., Weisser, W.W. 2002.** Parasitoids induce production of the dispersal morph of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* . *Oikos* 98, 323-333.
- Smith, H., Feber, R.E., MacDonald, D.W. 1994.** The role of the wildflower seed mixtures in field margin restoration. *field margin : integrating agriculture and conservation* (N. D. Boatman), 289-294. British crop protection council, Warmick.
- Snyder, W.E., Ives, A.R. 2001.** Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82, 705-716.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., de Snoo, G.R., Eden, P. 2001.** Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63(4), 337-365.
- Straub, C.S., Finke, D.L., Snyder, W.E. 2008.** Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control* 45, 225-237.
- Sunderland, K.D. 2003.** Invertebrate Pest Control by Carabids. 165-214 in: J. M. Holland - *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept Publishers, Hampshire, UK.
- Sunderland, K.O. 1975.** The Diet of some predatory arthropods in Cereal Crops, *British Ecological Society* 12, 507-515.
- Sutherland, O.R.W. 1967.** Role of host plant in production of winged forms by a green strain of pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris. *Nature* 216, 387-388.

- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone M.H. 2002.** Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47, 561-594.
- Taylor, L.R., Woiwod, I.P., Taylor, R.A.J. 1979.** The migratory ambit of the hop aphid and its significance in aphid population dynamics *Journal of Animal Ecology* 48, 955-972.
- Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P. 1998.** CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (Version 4): Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA, 352 p.
- Thébaud, G., Sauvion, N., Chadoeuf, J., Dufils, A., Labonne, G. 2006.** Identifying Risk Factors for European Stone Fruit Yellows from a Survey. *Phytopathology* 96, 890-899.
- Thenail, C. 1996.** Exploitations et territoire(s). Contribution à la structuration de la mosaïque paysagère. Thèse Université de Rennes 1.
- Thiele, H.U. 1977.** Carabid beetles in their environments: A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. *Zoophysiology and Ecology*: 10. Springer-Verlag, Berlin. 369 p.
- Thies, C., Roschewitz, I., Tscharncke, T. 2005.** The landscape context of cereal aphid-parasitoids interactions. *Proceedings of The Royal Society of London, B-Biological Sciences* 272, 203-210.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharncke, T. 2003.** Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18-25.
- Thies, C., Tscharncke, T. 1999.** Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285, 893-895.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Marshall, E.J.P. 1998.** Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116, 103-112.
- Thomas, C.F.G., Marshall, E.J.P. 1999.** Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 72, 131-144.

- Thomas, M.B. 1990.** The effect of man-made grassy habitats for enhancing carabid populations in arable land. In: *The Role of Carabid Beetles in Ecology and Environmental Studies* (Ed. by N.E. Stork), 77-86. Intercept, Andover, Hampshire.
- Thornton, D.H., Branch, L.C., Sunkuist, M.E. 2011.** The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: a review of focal patch studies. *Landscape Ecology* 26, 7-18.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., Polasky, S. 2002.** Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671-677.
- Tivy, J. 1990.** *Agricultural ecology*. Editions Longman Scientific and Technical (UK).
- Toft, S. 2005.** The quality of aphids as food for generalist predators: implications for natural control of aphids. *European Journal of Entomology* 102, 371-383.
- Toft, S., Bilde, T. 2003.** Carabid Diets and Food Value. 81-110 in: J. M. Holland - *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept Publishers, Hampshire, UK.
- Trautner, J., Geigenmüller, K. 1987.** Tiger beetles, ground beetles, illustrated key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe., 488 p., J. Margraf, Aichtal, Allemagne.
- Tréfás, H., Van Lenteren, J. C. 2008.** Egg- laying- site preferences of *Pterostichus melanarius* in mono- and intercrops. *Bulletin of Insectology* 61, 225-231.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys S., Vidal, S. 2007.** Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43, 294-309.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C. 2005.** Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857-874.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C. 2002.** Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* 12, 354-363.
- Van Emden, H.F., Harrington, R. 2007.** *Aphids as Crop Pests*. CABI, Wallingford, Oxford, UK. pp. 447-468.

- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Koivula, M., Niemela, J., Kotze, D.J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger, G., Serrano, J., Lencina, J.L., Serrano, A., Aguiar, C., Grandchamp, A.C., Stofer, S., Szel, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J., Watt, A.D. 2010.** Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology* 35, 226-235.
- Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., Martins da Silva, P., Moretti, M., Niemelä, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A. 2010.** Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19, 2921-2947.
- Varchola, J.M., Dunn, J.P. 2001.** Influence of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera : Carabidae) activity in fields of corn. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83, 153-163.
- Vereschagina, A.B., Shaposhnikov, G.C. 1998.** Influence of crowding and host-plant on development of winged and apterous aphids. In: Nieto Nafrio JM and Dixon AFG (ed) *Aphids in Natural and Managed Ecosystems*. Universidad de Leon: Leon, Spain.
- Vialatte, A. 2006.** Ecologie du puceron *S.avenae* dans un paysage agricole – Application au raisonnement de la lutte intégrée et chimique sur blé au printemps. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, 213 p.
- Vialatte, A., Dedryver, C.A., Simon, J.C., Galman, M., Plantegenest, M. 2005.** Limited genetic exchanges between populations of an insect pest living on uncultivated and related cultivated host plants. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272, 1075-1082.
- Vialatte, A., Simon, J.C., Dedryver, C.A., Fabre, F., Plantegenest, M. 2006.** Tracing individual movements of aphids reveals preferential routes of population transfers in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16(3), 839-844.
- Vickerman, G.P., Wratten, S.D. 1979.** The biology and pest status of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) in Europe: a review. *Bulletin of Entomological Research* 69, 1-32.

- Von Berg, K. 2007.** The role of detrital subsidies for biological control by generalist predators evaluated by molecular gut content analysis, Univ: Darmstadt.
- Wallin, H. 1987.** Dispersal and migration of carabid beetles inhabiting cereal fields. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 22, 449-453.
- Walters., K.F.A., Dixon, A.F.G. 1982.** The effect of host quality and crowding on the settling and take-off of cereal aphids. *Annals of Applied Biology* 101, 211-218.
- Way, M., Banks, C. 1967.** Intra-specific mechanisms in relation to the regulation of numbers of *Aphis fabae* Scop. *Annals of Applied Biology* 110, 1-7.
- Webb, C.O., Gilbert, G.S., Donoghue, M.J. 2006.** Phylodiversity-dependent seedling mortality, size, structure, and disease in a bornean rain forest. *Ecology* 87, 123-131.
- Weibull, A.C., Östman, O. 2003.** Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4, 349-361.
- Weibull, A.C., Jan Bengtsson, J., Nohlgren, E. 2000.** Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23, 743-750.
- Weibull, A.C., Östman, O. 2003.** Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic Appl. Ecol* 4, 349-361.
- Weisser, W., Siemann, E. (Eds). 2004.** Insect and ecosystem function. *Ecological Studies* 173. Springer, Berlin.
- Weisser, W.W., Braendle, C., Minoretti, N. 1999.** Predator-induced morphological change in the pea aphid. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, 1175-1181.
- Werling, B.P., Gratton, C. 2010.** Local and broadscale landscape structure differentially impact predation of two potato pests. *Ecological Applications* 20, 1114-1125.
- White, R.E. 1983.** A field guide to the beetles of North America. Collection : The Peterson field guide series. Houghton Mifflin, Boston. 368 p.
- White, W.S. 1946.** The environmental conditions affecting the genetic mechanism of wing production in the chrysanthemum aphid. *American Naturalist* 80, 245-270.

- Wilson, C., Tisdell, C. 2001.** Why farmers continue to use pesticides despite environmental health and sustainability costs? *Ecological Economics* 39, 449-462.
- Winder, L., Alexander, C.J., Holland, J.M., Woolley, C., Perry, J.N. 2001.** Modelling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field. *Ecology Letters* 4, 568-576.
- Winder, L., Griffiths, G.J.K., Perry, J.N., Alexander, C.J., Holland, J.M., Kennedy, P.J., Birt A. 2005.** The role of large-scale spatially explicit and small-scale localized processes on the population dynamics of cereal aphids. *Bulletin of Entomological Research* 95, 579-587.
- Winder, L., Perry, J.N., Holland, J.M. 1999.** The spatial and temporal distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* in winter wheat. *Entomologia experimentalis et applicata* 93, 275-288.
- Wissinger, S.A. 1997.** Cyclic Colonization in Predictably Ephemeral Habitats: A Template for Biological Control in Annual Crop Systems. *Biological Control* 10, 4-15.
- Woodcock, B.A., Redhead, J., Vanbergen, A.J., Hulmes, L., Hulmes, S., Peyton, J., Nowakowski, M., Pywell, R.F., Heard, M.S. 2010.** Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture Ecosystems and Environment* 139, 181-186.
- Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R., Tylianakis, J.M. 2003.** Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia* 134, 605-611.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F. 1974.** A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research* 14, 415-421.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmöger, C., Franck, T. 2008.** Insect pests in winter oilseed rape affected by field and landscape characteristics. *Basic and Applied Ecology* 9, 682-690.
- Zangger, A., Lys, J.A., Nentwig, W. 1994.** Increasing the availability of food and the reproduction of *Poecilus cupreus* in a cereal field by strip-management. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71, 111-120.

Zhu, Y., Chen, H., Fan, J., Wang, Y., Li, Y., Chen, J., Fan, J., Yang, S., Hu, L., Leung, H., Mew, T.W., Teng, P.S., Wang, Z., Mundt, C.C. 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature* 406, 718-722.

RÉSUMÉ

Les pucerons causent des dommages importants aux cultures céréalières et il est de plus en plus crucial de trouver des alternatives à la lutte chimique. Suite au Grenelle de l'Environnement, les impératifs du développement durable et d'une agriculture respectueuse de l'environnement imposent de développer les recherches sur les méthodes de lutte biologique. Dans les paysages agricoles, la régulation naturelle des pucerons est assurée par divers parasites et une guildes diversifiée de prédateurs qui peuvent jouer un rôle régulateur important dans les phases précoces de la saison de reproduction. L'objectif de cette thèse est de comparer l'occupation des parcelles de blé et de maïs par les pucerons et leurs prédateurs carabiques dans des situations paysagères contrastées. Le travail a été mené pendant deux années sur 24 parcelles de céréales au sein de la zone atelier Armorique. Nous avons testé l'effet de diverses variables paysagères sur la diversité et l'abondance des pucerons et des communautés de carabes dans des parcelles de blé et de maïs.

A l'échelle du paysage, nous avons montré que la densité du bocage favorise l'abondance des pucerons dans le blé mais pas dans le maïs. En revanche, le paysage ouvert favorise l'abondance des carabes dans le blé comme dans le maïs. L'augmentation des surfaces cultivées conduit à une perte d'espèces des carabes et à un remplacement des espèces de grande taille par des espèces de petite taille

A l'échelle du contexte paysager, il y a une corrélation positive entre l'abondance des pucerons et la proportion de bois et de prairies à grande échelle (500m et 800m). Les proportions des prairies et des haies sont négativement corrélées avec l'abondance des carabes tandis que la richesse spécifique de cette communauté augmente avec la proportion des haies et des prairies. La proportion de bandes enherbées affecte négativement l'abondance des pucerons dans les parcelles de blé, et positivement dans les parcelles de maïs. L'abondance de carabes est positivement corrélée avec la proportion de bandes enherbées à grande échelle dans les deux types de cultures.

A l'échelle locale, on observe une diminution du nombre total de pucerons à mesure qu'on s'éloigne de la bordure du champ. Alors que le nombre total de carabes augmente vers le centre des parcelles. La présence des bandes enherbées influence faiblement l'abondance des pucerons.

L'abondance totale des pucerons et des carabes était significativement corrélée de manière positive dans le paysage ouvert pour les deux cultures, alors que dans le paysage fermé, cette corrélation était négative pour le blé et positive pour le maïs.

Nos résultats montrent que les distributions et les relations carabes pucerons dans les paysages agricoles sont complexes puisqu'elles varient à la fois selon le type de paysage, le contexte local et le type de culture.

Mots clés : pucerons, bandes enherbées, structure du paysage, carabidae, habitats semi-naturels, distribution spatiale, agrosystèmes, ravageurs des cultures, lutte biologique.

ABSTRACT

Aphids cause extensive damage to cereal crops and it is increasingly crucial to find alternatives to chemical control. Following the French “Grenelle de l’Environnement”, the necessity to develop a sustainable and environmentally friendly agriculture requires more research on biological control. In agricultural landscapes, the natural control of aphids is provided by various parasites and a diverse guild of predators which may play an important regulatory role in the early phases of the breeding season. The objective of this thesis is to compare the colonization aphids and their carabids predators distribution in wheat and maize fields by in contrasted landscape contexts. The work was conducted for two years on 24 cereal plots within an agricultural landscape of the ZA Armorique. We tested the effect of various landscape variables on the diversity and abundance of aphids and carabid beetles communities in wheat and maize fields.

At the landscape scale, we have shown that the "fine-grain" landscape promotes the abundance of aphids in wheat but not in maize. The "coarse-grain" favors the abundance of carabid beetles in wheat and in maize. The increase in cultivated land leads to a loss of species of carabid beetles and replacement of large species by small ones.

At the landscape context scale, there is a positive correlation between the abundance of aphids and the proportion of woodland and grassland at large scale (500 m and 800 m). There is a negative correlation between the abundance of carabids and the proportion of grassland and hedgerow around crop fields. The species richness of carabids is positively correlated with the proportion of hedgerows and grassland. The proportion of grassy strips affects negatively the abundance of aphids in the wheat fields, and positively in maize fields. Carabid abundance is positively correlated with the proportion of grassy strips at large scale in both types of cultures.

At the local scale, the total numbers of aphids were negatively correlated with the distance from the field margin. The total numbers of carabids were positively correlated with the distance from the field margin. The presence of grass strips so weakly influences the abundance of aphids.

In our study, the total abundance of aphids and abundance of carabid beetles were significantly positively correlated in the in "coarse-grain" landscape for both cultures, while in "fine-grain" landscape, this correlation was negative for wheat and positive for maize.

Our results showed that spatial distribution and aphid/carabid relationships are complex as they vary according to the landscape structure, the landscape context and the type of culture.

Key words: aphids, grassy strips, landscape structure, carabidae, semi-natural habitats, spatial distribution, agrosystems, crop pests, biological control.