

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES 1

COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 600

Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation

Spécialité : Ecologie et Evolution

Par

Maxime DAMIEN

Favoriser les ennemis naturels de ravageurs par la diversité végétale dans un contexte hivernal

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 4 Octobre 2018

Unités de recherche : CNRS UMR 6553 ECOBIO & INRA UMR 1355 ISA

Thèse N° :

Rapporteurs avant soutenance :

Philippe Jeanneret : Senior scientist, Agroscope, Zurich
Jérôme Moreau: Maître de conférence, UMR CNRS 5561
Biogéoscience, Dijon

Composition du Jury :

Aude Vialatte, Maître de conférence, Université de Toulouse,
INRA, UMR 1201 DYNAFOR, **Examinatrice**
François Verheggen, Professeur, Université de Liège,
Entomologie fonctionnelle et évolutive, **Examineur**
Philippe Jeanneret, Senior scientist, Agroscope, Research
division agroecology and environment, Zurich, **Rapporteur**
Jérôme Moreau, Maître de conférence, Université de Bourgogne,
CNRS, UMR 5561 Biogéoscience, Dijon, **Rapporteur**

Directeur de thèse

Joan Van Baaren, Professeur, Université de Rennes1, CNRS
UMR 6553 ECOBIO, Rennes

Co-directeur de thèse

Nicolas Desneux, Directeur de recherche, INRA UMR 1355
Institut Sophia Agrobiotech, Sophia Antipolis
Co-encadrant

Cécile Le Lann, Maître de conférence, Université de Rennes1,
CNRS UMR 6553 ECOBIO, Rennes



Cette thèse a été financée dans le cadre du projet FLEUR, qui s'inscrit dans les appels à projet « Pour et Sur le Plan Ecophyto » (PSPE2), de l'édition 2014 : Contribuer à l'essor du bio-contrôle. Cette thèse a été cofinancée par l'ONEMA et l'Institut National de la Recherche Agronomique.

Les différentes expériences réalisées, les participations aux congrès nationaux et internationaux, le financement d'étudiants stagiaires et la collaboration avec l'université du Minnesota ont également été financés par le projet FLEUR mais ont aussi été soutenus par la Zone Atelier Armorique, l'école doctorale VAS, le projet FP7-PEOPLE-2013-IRSES APHIWEB, le laboratoire Institut Sophia Agrobiotech, l'Université de Rennes 1 et l'UMR CNRS 6553 ECOBIO.

À Céline et Nicolas,

« Tout progrès de la connaissance profite à l'action, tout progrès de l'action profite à la connaissance. »

Edgar Morin ; La connaissance de la connaissance (1986)

Remerciements

Cette thèse je pense a été à l'image du parcours qui m'y aura amené et qu'il y a encore trois ans je n'aurais pas imaginé. Des jours plus faciles que d'autres, de l'abnégation, des doutes, beaucoup de plaisir à apprendre, l'opportunité de découvrir d'autres horizons, mais surtout, une bonne dose de chance tout de même, parce qu'il en faut, peu importe l'investissement qu'on y met. De ce fait, ce que je retiens surtout, c'est que j'ai (encore) eu la chance énorme de tomber sur les bonnes personnes, aux bons moments, sans qui je ne serais pas arrivé jusque là. Alors merci :

Merci à mon directeur et à mes directrices de thèse Nicolas, Joan et Cécile. Pour de nombreuses raisons qui vous sont propres à chacun, je suis très fier d'avoir pu travailler avec vous trois. J'espère que cette thèse saura vous le rendre, et que d'autres occasions sauront se présenter dans le futur.

Merci à toi Nicolas des opportunités que tu m'as offert et de ce que j'ai pu apprendre de toi, malgré les quelques 1189 km qui nous ont séparé. C'est vrai que ça n'a pas été évident, mais même de si loin ça a été enrichissant d'une certaine façon. Je regretterai sûrement un peu qu'on n'ait pas pu plus échangé scientifiquement et humainement. Mais merci pour m'avoir donné l'opportunité de passer ces cinq mois chez George, pour ces trois semaines à Sophia, pour ces (très) bons moments à Pékin, et ces chouettes cadeaux, même si le premier à avoir éclos m'aura fait une drôle de surprise !

Merci à toi Joan d'avoir été aussi présente du début à la fin (et encore plus à la fin) et ce, malgré ton devenu si célèbre « emploi du temps de ministre » (même si je pense qu'un ministre, ça travaille peut-être autant, sinon moins). Ton investissement, la pertinence de tes analyses, l'efficacité de ton pragmatisme et cette constante bienveillance ont été pour moi très important et inspirant pendant ces trois ans.

Merci à toi Cécile d'avoir été autant présente, autant à mon écoute, autant investie, aussi compréhensive et attentive. Si j'ai pu avancer, et peut-être même m'améliorer j'espère, c'est en grande partie grâce à toi et le temps que tu as su me donner ou la richesse de ce que tu auras pu m'apprendre.

Une chose difficile durant cette thèse aura été de réussir à enfin me sentir un peu plus légitime dans ce milieu que je n'avais pas forcément envisagé. Et si je peux l'être un tant soit peu maintenant, ou du moins me sentir un peu plus à ma place, c'est grâce à vous deux et tous ce que vous m'avez donné et appris. Merci encore!

Thank you to the members of my PhD committee, **Vincent Yung**, **Bruno Jaloux**, **Thiery Hance** and **Felix Wäckers** for the very helpful discussions we had during my committees. It was also a very good training to spend half a day to speak with you in English with my terrible accent!

Merci également à **Aude Vialatte**, **François Verheggen**, **Jérôme Moreau** et **Philippe Jeanneret** d'avoir accepté d'évaluer ces travaux. J'espère qu'ils sauront amener à d'intéressantes réflexions et discussions.

Thank you to **George Heimpel** and **Jonathan Dregni** for the five months spent at the University of Minnesota. You have been so welcoming, it was so impressive as much as

interesting for me. Thank you again George for all these discussions, for your dedicated book that helped me so much, and (among much more) for letting me to discover how it is Thanks Giving in USA. Thank you also to **Mark Asplen**, it has been so bad that the experience with the flight-mill did not work, but it was very interesting to discover your lab and to discuss with you.

Merci à **Bastien Castagneyrol**, sans qui je ne me serais jamais lancé en thèse. Ces discussions qui ont continué à ponctuer ces trois ans ont continué de m'aider énormément. Merci encore pour ce premier papier, pour avoir su continuer à me stimuler scientifiquement quand je doutais un peu trop, ou encore pour ces « toasts » lointains du Lucifer. J'espère que cette thèse saura également te rendre un tant soit peu fier, je n'en serai pas là non plus sans t'avoir rencontré.

Merci aux membres d'Ecolex : merci à **Romain Georges** de m'avoir autant aidé à gérer les expériences de terrain. Des agriculteurs aux identifications, sans ta rigueur, sans cette discussion « absurde » qui a conduit à mettre des Barber et sans beaucoup d'autres choses, une moitié de cette thèse n'existerait pas. Merci également à **Olivier Jambon** d'avoir contribué autant aux échantillonnages, aux identifications et d'écouter Nostalgie pendant le tri des échantillons, « mais oui c'est clair » ! Merci également à **Diab Al Hassan** de m'avoir formé et tant aidé sur l'échantillonnage des pucerons, on ne peut pas dire que ce soit drôle tous les jours en plein hiver ! Merci pour tous ces cafés, ces discussions allant des statistiques aux résultats de Ligue2 du week-end, je te dois beaucoup ! Merci également à **Stéphanie Lloppis** de m'avoir appris tous tes petits secrets pour maintenir en vie du mieux qu'on le puisse ces satanées bestioles ! Merci pour le terrain, merci pour les différentes expériences où tu m'as aidé, et merci de m'avoir écouté me plaindre tant de fois ! Merci également à **Thiery Fontaine** et **Fouad Nassur** pour votre aide à la gestion des fleurs, à la serre ou dans le jardin. Merci également à Monsieur le (pas) directeur **Jean-Pierre Caudal** pour ta bonne humeur dès 7h du matin. J'ai essayé plusieurs fois mais à cette heure, je ne suis pas encore assez socialement réveillé pour le café !

Merci au « Staff », **Sandra Rigaud**, **Valérie Briand**, **Bertrand Di Cesare** et **Patricia Daucé**. Sans votre aide face à ce monstre administratif qu'est l'université, les commandes, les colloques et autres auraient été bien moins drôles, mais drôlement plus compliqués ! Merci également à **Isabelle Picouay** de veiller autant à ce que le labo tourne si bien et de ta chaleureuse sympathie.

Merci aux différents stagiaires que j'ai pu co-encadrer, Adrien, Lucie, Aurélien, Léna, Maïwenn, Benoit, merci pour votre aide, mais aussi pour m'avoir supporté dans mes mauvais jours il faut se l'avouer. Travailler avec vous a été autant, si ce n'est plus, formateur pour moi que ça l'a été pour vous (enfin j'espère pour vous que ça l'a été).

Merci à Nathan, Kevin, Alix, Lou, Lorine, Diana d'avoir accepté trinquer avec moi quand je daignais me sociabiliser un tant soit peu. Merci à Youn et Thomas d'avoir agrémenté les heures passées dans ces « placards » climatisés à s'occuper de nos précieux-mais-(par-moment)-non-moins-détestables insectes. Thank you to Gorenka and Julie for making the office an international area to keep practicing my English! Merci à Kevin d'avoir cet esprit critique sur l'état « des choses », mais également d'avoir mis la barre si haute, c'était effrayant mais aussi très stimulant. Merci à Emma pour ta gentillesse et d'avoir amené cette (presque) naïve bonne humeur dans le bureau, j'espère que tu la conserveras !

Merci à Lucie, bien qu'à l'autre bout de la France, nos rencontres plus ou moins longues qui ont ponctué ces trois années ont été tops. Des contextes comme le palais du Pharo à Marseille, Le bateau sur la Chicago River ou encore la grande muraille de Chine à Pékin ont fortement contribué à ce qu'on se crée de chouettes souvenirs. Mais nos discussions sur la thèse ou sur la vie de soumis à des insectes parasitoïdes, ainsi que ton abnégation démesurée pour ta thèse m'ont beaucoup apporté pendant ces trois ans.

Un merci très spécial à toi Eve, d'avoir été si présente pendant ces trois ans (ou presque trois on est plus à ça près) Autant au labo qu'en dehors, merci de m'avoir tant écouté, d'avoir toujours eu ces petites attentions éparpillées au grès des jours et des lieux, de ces instants volés toujours plus inattendus. Je n'ai pas toujours les mots ni le caractère facile mais te rencontrer m'aura beaucoup aidé et apporté pendant ces trois ans à Rennes.

Bien que j'ai certainement passé les trois quarts de ces trois ans au labo, un peu de temps à dormir, le reste du temps merci à tous mes colocataires d'avoir toujours été là pour trinquer mon verre du soir ! Merci à toi Pierric, j'ai encore en tête ce satané voilier et ta manière flippante de vouloir le mettre à 90°, je comprends toujours pas pourquoi on n'a pas fini à l'eau. Merci à Quentin, Laura, Valentin, Mitch, Laurent et Cloé.

Merci aux très chers vieux copains ch'tis, qui malgré les années, répondent encore présent quand le temps me permet de remonter là-haut. Merci à toi Dédé d'être resté le même après tout ce temps. Merci à toi Théo d'être resté cette constante spatio-temporelle, toujours prêt à débattre du temps qui passe et de la folie de ce monde. Ça n'a pas toujours été simple, mais on a toujours su se rappeler d'où l'on vient, je pense qu'on peut être fier de notre chemin. T'imagines bien qu'en rédigeant ces dernières lignes, il me tarde plus que tout de ce retour au Sénégal.

Enfin, merci à ma famille d'avoir toujours accepté mes choix et de répondre présent quand j'en ai besoin. Les moments passés ensemble se sont fait de plus en plus rares ces dernières années avec toutes nos aventures respectives, merci de ne m'en avoir jamais voulu.

Sommaire

Remerciements	8
Sommaire	11
Liste des figures	16
Liste des tableaux	16
Introduction générale.....	18
1- La crise de la biodiversité dans les écosystèmes terrestres	18
1.1. Les changements environnementaux globaux.....	18
1.2. Les services écosystémiques	20
1.3. La lutte biologique	22
1.4. Lutte biologique et changements climatiques	24
2- Le rôle de la diversité végétale dans les agroécosystèmes	26
2.1. Les concepts théoriques	26
2.2. Les méthodes de lutte biologique par conservation : l'application des concepts théoriques	28
2.3. Approche fonctionnelle : l'approvisionnement en ressources nutritives	31
2.4. Approche fonctionnelle : la constitution de zones refuges	33
3 – L'impact du nectar floral sur la fitness des parasitoïdes	34
3.1. Le concept de fitness	35
3.2. Les compromis évolutifs	35
3.3. Le compromis entre pondre (fitness immédiate) ou se nourrir (fitness future).....	36
3.4. Allocation de la ressource nutritive entre traits.....	39
3.5. Le rôle de la diversité fonctionnelle des plantes à fleurs sur la ressource : le nectar	42
Objectifs et problématique de la thèse	43
Partie I : Acquisition et allocation de ressources par les insectes parasitoïdes sur les espèces de plantes à fleurs cultivées.....	45
Partie II : Interactions des ennemis naturels avec les habitats semi-naturels durant la saison hivernale	45
Chapitre 1 : Présentation de la région d'étude, des dispositifs expérimentaux et des modèles biologiques.	48
1. La zone d'étude : caractéristiques générales	48
2. Les parcelles d'étude	48
3. Dispositif expérimental	50
4. Les arthropodes suivis.....	52
4.1. Les ravageurs des céréales	52
4.2. Les agents de bio-contrôle (<i>i.e.</i> ennemis naturels des ravageurs des céréales).....	53

5. Elevages et cultures pour les expérimentations en laboratoire.....	58
6. Méthode d'échantillonnage	59
6.1. Le système pucerons-parasitoïdes.....	59
6.2. Les prédateurs du sol	60
Partie I : Acquisition et allocation de ressources par les insectes parasitoïdes sur les espèces de plantes à fleurs cultivées.	62
Chapitre 2 : Nutrition ou Reproduction: les décisions des insectes parasitoïdes pour l'approvisionnement en ressources sont-elles affectées par leurs statut physiologique et l'espèce de fleur ?.....	63
Abstract	65
Introduction	66
Plants and insects materials.....	68
Fed versus starved treatment	68
Low versus high life expectancy starvation treatment	69
Mated versus unmated females treatment	69
Effect of the quality of flower species and internal state of females on their decision-making.....	69
Flower preferences of females with different physiological conditions	69
Experimental design and behavioural observations	70
Statistical analyses.....	70
Results	71
Effects of the flower species and feeding status of parasitoids on their foraging behaviour	71
Effects of the flower species and of the life expectancy of starved mated parasitoid females on their foraging behaviour	71
Effects of the flower species and the mating status of starved parasitoids on their foraging behaviour	72
Mating and lifespan expectancy effects on the flower preference of parasitoids	72
Discussion	73
Effects of the feeding status and the life expectancy levels of female parasitoids on their foraging decisions	73
Mating status effects on the foraging behaviour of starved parasitoids	74
Flower species effects on female parasitoids foraging behaviour.....	75
Conclusion.....	76
Acknowledgments	77
References	78
Figures	83

Chapitre 3 : Comment la qualité du nectar floral modifie-t-elle l'allocation de ressource entre les traits d'histoire de vie d'un insecte parasitoïde ?.....	85
Abstract	87
Introduction	88
Material and methods	90
Animal and vegetal materials	90
Experimental design	91
Longevity without egg laying	92
Egg load at one and three days-old	92
Statistical analyses.....	93
Results	94
Discussion	95
Conclusion.....	98
Acknowledgement.....	99
References	100
Figures and tables.....	104
Partie II : Interactions des ennemis naturels avec les habitats semi-naturels durant la saison hivernale	106
Chapitre 4 : Les couverts fleuris hivernaux augmentent le bio-contrôle de ravageurs mais ne modifient pas la complexité des interactions trophiques	107
Abstract	109
Introduction	110
Materials and Methods	113
Study area and experimental design	113
Statistical analysis	114
Results	115
Discussion	116
Functional redundancy	117
Decrease in apparent competition.	118
Improve in micro-climatic conditions	118
Increase in food resource availability.....	118
Conclusion.....	119
Acknowledgments	120
References	121
Tables and Figures	128

Chapitre 5 : Les bandes fleuries adjacentes aux cultures de céréales peuvent-elles promouvoir les prédateurs actifs de la faune du sol en hiver ?	131
Abstract	133
Introduction	134
Material and Methods.....	136
Study area and experimental design.....	136
Statistical analyses.....	137
Results	138
Effects of farming systems, habitats and flows between crops and SNHs on the activity-density of ground predators.....	138
Effects of farming systems, habitats and flows between crops and SNHs on the specific diversity of carabid beetles and spiders.....	139
Effects of farming systems, habitats or flows between crops and SNHs on carabid beetle assemblages	140
Effects of farming systems, habitats and flows between crops and SNHs on spider assemblages	140
Discussion	141
Predatory ground arthropods are now active during winter	141
The overall activity of ground predators was not higher in organic farming systems ...	141
Higher overall activity around ephemeral flowering strips.....	142
Higher diversity of spiders and carabid beetles around perennial grassy margins	143
Species assemblages of carabid beetles and spiders explain variations of abundances and/or diversity among habitats	144
Conclusion.....	145
Acknowledgments	146
Tables and Figures	155
Supplementary material.....	162
Appendix I.....	163
Appendix II	166
Appendix III	167
Chapitre 6 : Quels sont les bénéfices procurés par les habitats semi-naturels aux guildes régulatrices de ravageurs pendant la saison hivernale ?.....	168
Introduction	170
Matériel et Méthodes.....	173
Sites d'étude et sessions d'échantillonnage.....	173
Dispositifs et plans d'échantillonnage.....	173
Nutrition des insectes parasitoïdes adultes sur les différentes espèces de fleurs	175

Analyses statistiques	176
Résultats	177
Caractérisation de la végétation et du microclimat	177
Réponse des ravageurs et des ennemis naturels	177
Discussion	179
Végétation et microclimat	179
Conséquences sur les différents groupes taxonomiques étudiés	180
Impact du type d'agriculture	183
Implications pour les services écosystémiques	184
Remerciements	186
Références	187
Figures et tableaux	192
Discussion générale	200
Partie I : Acquisition et allocation du nectar de fleurs cultivées entre traits de vie chez les insectes parasitoïdes	202
1. L'acquisition des ressources	203
2. L'allocation de la ressource acquise entre les différents traits.....	207
3. Synthèse	211
Partie II : La lutte biologique par conservation dans le contexte des changements climatiques : Interactions entre diversité végétale et ennemis naturels de pucerons durant la saison hivernale	213
1. Les écosystèmes terrestres face aux changements climatiques	213
2. Le système hivernal couverts fleuris – parasitoïdes dans la mosaïque agricole ..	215
3. L'activité hivernale des prédateurs de la faune du sol : une réalité	217
4. Favoriser les populations d'ennemis naturels durant la période hivernale : les bandes fleuries	218
5. Synthèse	220
Conclusion, résultats majeurs et originaux et perspectives	222
Références	226
Sommaire des annexes	246
Annexe 1 Tableau de synthèse des bénéfices d'espèces de plantes à fleurs sur les insectes parasitoïdes.....	247
Annexe 2: Rapid responses of winter aphid-parasitoid communities to climate warming: Tougeron, Damien et al., <i>under review</i> for <i>Frontiers in Ecology and Evolution</i>	258
Annexe 3 : Damien et al., <i>Forest Ecology and Mangement</i> , 2016.....	273
Annexe 4: Castagneyrol, Bonal, Damien et al., <i>Ecology and Evolution</i> , 2017	280

Liste des figures

- Figure 1** Diagramme illustrant le système d'interactions entre un agent de bio-contrôle (BCA), un organisme cible, la ressource et l'homme d'après les critères de (Levins, 1975). Les lignes pleines représentent les effets directs, les lignes pointillées les effets indirects, les flèches les effets positifs, et les ronds les effets négatifs. L'ensemble des interactions en noir représentent le triangle de « contrôle biologique », nombre minimum requis d'interactions définissant le service de contrôle biologique. D'après Heimpel et Mills, (2017)..... 22
- Figure 2** Illustration d'une méthode utilisée en Chine pour conserver les fourmis tisserandes dans les citronniers et favoriser leur répartition entre les arbres. Les nids de fourmis sont prélevés dans les montagnes, installés dans certains arbres, et des échelles sont placées entre les arbres pour favoriser les colonisations. D'après Heimpel et Mills, (2017) et Olkowski et Zhang, (1998) 24
- Figure 3.** Schéma illustrant la "diversity-trophic structure hypothesis" (Hutchinson, 1959). A gauche, la situation dans les monocultures, à droite la situation lorsque la diversité végétale augmente, favorisant ainsi la complexité des réseaux trophiques 28
- Figure 4.** Illustration du concept de compromis entre les comportements d'acquisition de ressources par les organismes parasitoïdes entre leur fitness immédiate ou future (d'après Sirot et Bernstein, 1996)) 36
- Figure 5.** Illustration du déterminisme multifactoriel dans la prise de décision pour l'acquisition en ressources chez les insectes parasitoïdes, d'après Lewis et al., (1998)..... 399
- Figure 6.** Diagramme illustratif de l'allocation du capital énergétique acquis pendant leur développement aux dépends de leurs hôtes par les femelles d'insectes holométales entre les fonctions physiologiques en compétition. D'après Jervis et al., (2005)..... 411
- Figure 7.** Moyennes hautes (en haut) et basses (en bas) de températures pour la période Octobre – Mars de 1949 à 2013, enregistrées à la station de Dinard Pleurtuit, Ouest de la France. Les déviations de température aux moyennes de long terme (haute : 10.9°C ; basse : 4.8°C) sont représentées par les barres, et celles à la moyenne des cinq années précédant une date donnée par la courbe. D'après Andrade et al., (2016)..... 44
- Figure 8.** Représentation de la zone géographique d'étude. Les parcelles durant les trois années étudiées étaient réparties autour de la ville de Rennes dans les zones géographiques entourées en rouge 49
- Figure 9** Cycle simplifié d'une espèce de puceron holocyclique (INRA Encyclop'aphid)..... 52
- Figure 10** Représentation schématique du cycle de vie des parasitoïdes du genre *Aphidius*. Les stades donnés des pucerons hôtes sont indicatives et peuvent varier. (© R. Chabert, INRA Encyclop'aphid)54
- Figure 11** Représentation schématique du cycle de vie des insectes coléoptères carabiques (d'après Al Hassan, 2012)..... 57
- Figure 12 .** Représentation schématique de la méthode d'échantillonnage pour le système pucerons-parasitoïdes. La distance minimale entre les surfaces d'échantillonnage proches de chacun des habitats semi-naturels était de 30 mètres lorsque les bandes fleuries et les bandes herbeuses étaient perpendiculaires du fait de la configuration des parcelles..... 60
- Figure 13** Représentation schématique de la méthode d'échantillonnage des communautés de prédateurs du sol pour l'année 2016-2017. La même configuration a été utilisée pour l'année 2017-2018 avec cependant l'absence des pièges directionnels, et l'ajout de pièges pour les limaces, distant de 25m des pièges barbers..... 61

Liste des tableaux

- Tableau 1** Résumé de la valeur monétaire de chaque service écosystémique par biome (valeur en \$/ha/an, 2007). D'après de Groot et al., (2012)..... 21

Introduction générale

1- La crise de la biodiversité dans les écosystèmes terrestres

1.1. Les changements environnementaux globaux

Durant les cinquante dernières années, les activités humaines ont profondément modifié la structure et le fonctionnement des écosystèmes terrestres, donnant lieu à ce qui a été défini par la terminologie comme les « changements environnementaux globaux », qui comprennent les changements d'usage des terres et les changements climatiques. En cause, les pratiques de la « révolution verte » mises en place au sein de l'agriculture moderne afin de répondre aux besoins croissants des populations humaines, ainsi que l'activité industrielle et l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Ces deux processus sont maintenant reconnus (en plus de la fragmentation des habitats, des espèces invasives de la pollution et du dérangement environnemental), comme étant en partie responsables des perturbations biotiques et abiotiques majeures à l'origine de la sixième crise d'extinction de la biodiversité (Sukhdev et *al.*, 2010).

La dernière évaluation à l'échelle mondiale faisait état de 50% de la surface terrestre convertie en prairies destinées à l'élevage, ou en terres cultivées, avec la perte de plus de la moitié des forêts primaires (Sarukhan et *al.*, 2005). Au-delà de la destruction directe de biotopes naturels, ce sont également les méthodes d'exploitation mises en place qui sont en cause. En effet, les trois piliers de l'agriculture moderne que sont : la sélection génétique des variétés de plantes cultivées, l'irrigation des sols et enfin l'utilisation d'intrants chimiques pour la fertilisation des sols ou la régulation des adventices et des ravageurs (plantes non cultivées, insectes et pathogènes), ont transformé des écosystèmes naturels en simple monocultures (Sanderson et *al.*, 2002). Au-delà de la simple sélection de certaines espèces végétales ou animales, ce sont donc des paysages et des écosystèmes entiers qui ont ainsi été domestiqués, impliquant d'importants phénomènes de rétroaction (Kareiva et *al.*, 2007). Par exemple, sur l'ensemble de la planète, l'orge, le riz, le maïs et le blé constituent les espèces de plantes les plus abondantes, représentant 588 millions d'hectares de monocultures, parfois sur des régions entières (Tilman, 1999). En Europe, cette simplification des paysages et l'homogénéisation des surfaces de terres cultivées ont ainsi conduit à la dégradation du nombre et de la diversité en éléments naturels et semi-naturels (Stoate et *al.*, 2001). L'effet rétroactif de cette utilisation des terres consiste en une perte de diversité au sein des communautés végétales (Baessler et Klotz,

2006; Gabriel *et al.*, 2006), se répercutant sur les niveaux trophiques supérieurs et entraînant une perte de biodiversité animale (Tscharntke *et al.*, 2012; van Swaay *et al.*, 2006). Récemment par exemple, Hallmann *et al.*, (2017) ont ainsi montré que 75% de la biomasse des communautés d'insectes volants a été perdue sur le territoire européen en presque 30 ans.

Conjointement à l'exploitation intensive des terres, l'activité humaine et l'augmentation associée de la quantité de gaz à effet de serre émise dans l'atmosphère, est responsable d'un second effet de rétroaction majeur, le dérèglement climatique global (Cox *et al.*, 2000; Houghton *et al.*, 1996). Celui-ci se traduit par une augmentation des températures moyennes ainsi que du nombre des évènements climatiques extrêmes, comme des sécheresses ou des inondations majeures, des tempêtes, des canicules ou des coups de froid imprévisibles (LoPresti *et al.*, 2015; Smith, 2011). Pour les organismes vivants, un nombre croissant d'études a ainsi pu mettre en évidence que la modification des conditions abiotiques, de l'échelle globale à l'échelle locale, est responsable de changements de phénologie (*i.e* évènement périodique de l'activité biologique déterminé par les variations saisonnières) et des distributions géographiques (Hughes, 2000; Leemans et Eickhout, 2004). Par exemple, dans les régions au climat tempéré, les hivers deviennent plus chauds et plus courts du fait d'un allongement des saisons automnales et printanières (Sparks et Menzel, 2002). En Europe, les modèles prédisent d'ailleurs une augmentation plus importante des températures durant la saison hivernale que pendant le reste de l'année (Räisänen *et al.*, 2004). Ainsi, depuis les années 1970, ces modifications abiotiques ont par exemple engendré une reprise de l'activité biologique printanière de la biocénose européenne, plus précoce de deux jours et demi par décennie en moyenne (Menzel *et al.*, 2006). La rapidité de ces modifications est généralement supérieure à la vitesse d'adaptation des organismes vivants. De plus, ces modifications agissent d'une part, directement sur les êtres vivants, mais aussi sur leurs interactions (Uelmen *et al.*, 2016). Ces deux facteurs sont ainsi responsables de la perte actuelle de biodiversité dans les écosystèmes terrestres, et ce quels que soient les niveaux trophiques (Parmesan et Yohe, 2003; Thuiller *et al.*, 2005).

L'utilisation intensive des terres et les changements climatiques constituent ainsi deux facteurs responsables des changements environnementaux globaux et de la perte de biodiversité que subissent les écosystèmes tels que les agroécosystèmes. Ces modifications biotiques et abiotiques sont responsables de changements dans la physiologie des organismes vivants, dans l'abondance relative des individus des différentes espèces et enfin dans la diversité spécifique des communautés (Sala, 2000). L'ensemble de ces changements biotiques et abiotiques sont à

l'origine d'une altération des interactions entre les espèces et les niveaux trophiques, qui a engendré des modifications du fonctionnement même de ces écosystèmes et ainsi, des services écosystémiques associés (Hooper et *al.*, 2005; Loreau et *al.*, 2001; Tylianakis et *al.*, 2008).

1.2. Les services écosystémiques

Les services écosystémiques représentent l'ensemble des services d'importance fondamentale, procurés par les écosystèmes pour le bien-être des humains, leur santé, leur subsistance et leur survie (de Groot et *al.*, 2012). Cette définition concerne une large gamme d'écosystèmes et de processus écologiques intimement liés à la biodiversité et répartis en quatre catégories de services d'après le « Millennium Ecosystem Assessment » (Sarukhan et *al.*, 2005) : les services de soutien (cycle des nutriments, formation des sols, production primaire), les services d'approvisionnement (nourriture, eau potable, bois, fibre et énergie), les services de régulation (régulation du climat, des flux et des maladies, purification de l'eau) et les services culturels (esthétiques, spirituels, récréatifs et éducatifs). Au sein de ces quatre catégories sont rassemblés 22 services écosystémiques distincts, procurés par 10 biomes différents, et ayant fait l'objet d'une conversion en terme de valeur économique (Tableau 1).

Dans les agroécosystèmes, un des services écosystémiques majeur qui sera l'objet des travaux présentés par la suite est celui du contrôle biologique des ravageurs des cultures. Ce processus écologique, de par son lien étroit avec la biodiversité (Fiedler et *al.*, 2008; Wilby et Thomas, 2002), a été affecté de manière significative par les changements environnementaux globaux. Le terme de contrôle biologique est de manière générale utilisé pour définir toute suppression d'un organisme nuisible à l'homme par un autre organisme vivant. Cependant, pour comprendre l'importance des liens entre les processus de contrôle biologique et de la biodiversité, une définition anthropo-centrée mais tenant néanmoins compte des interactions écologiques est nécessaire. Le contrôle biologique peut alors être défini comme étant tout système d'interaction entre l'homme, un organisme directement ou indirectement nuisible pour ce dernier, et un organisme vivant dit « agent de bio-contrôle », capable de limiter ou de supprimer le développement de l'organisme considéré comme nuisible (Heimpel et Mills, 2017).

Tableau 1 Résumé de la valeur monétaire de chaque service écosystémique par biome (valeur en \$/ha/an, 2007). D'après de Groot et al., (2012)

	Marine	Coral reefs	Coastal systems	Coastal wetlands ^a	Inland wetlands	Fresh water (rivers/ lakes)	Tropical forest	Temperate forest	Woodlands	Grasslands
Provisioning services	102	55,724	2396	2998	1659	1914	1828	671	253	1305
1 Food	93	677	2384	1111	614	106	200	299	52	1192
2 Water				1217	408	1808	27	191		60
3 Raw materials	8	21,528	12	358	425		84	181	170	53
4 Genetic resources		33,048		10			13			
5 Medicinal resources				301	99		1504			1
6 Ornamental resources		472			114				32	
Regulating services	65	171,478	25,847	171,515	17,364	187	2529	491	51	159
7 Air quality regulation							12			
8 Climate regulation	65	1188	479	65	488		2044	152	7	40
9 Disturbance moderation		16,991		5351	2986		66			
10 Regulation of water flows					5606		342			
11 Waste treatment		85		162,125	3015	187	6	7		75
12 Erosion prevention		153,214	25,368	3929	2607		15	5	13	44
13 Nutrient cycling				45	1713		3	93		
14 Pollination							30		31	
15 Biological control					948		11	235		
Habitat services	5	16,210	375	17,138	2455	0	39	862	1277	1214
16 Nursery service		0	194	10,648	1287		16		1273	
17 Genetic diversity	5	16,210	180	6490	1168		23	862	3	1214
Cultural services	319	108,837	300	2193	4203	2166	867	990	7	193
18 Esthetic information		11,390			1292					167
19 Recreation	319	96,302	256	2193	2211	2166	867	989	7	26
20 Inspiration		0			700					
21 Spiritual experience			21							
22 Cognitive development		1145	22					1		
Total economic value	491	352,249	28,917	193,845	25,682	4267	5264	3013	1588	2,871

Numbers in the cells are averages of the values found for a particular service and biome. Calculations are based on a total of 665 values. For details see [Appendix 1](#).

^a Coastal systems include estuaries, continental shelf area and sea grass, but exclude wetlands like tidal marsh, mangroves and salt water wetlands.

Dans les agroécosystèmes, les arthropodes ravageurs de plantes cultivées diminuent la productivité et favorisent la hausse des coûts de production (Zhang et al., 2007). De ce fait, la perte de biodiversité dans les agroécosystèmes et du service de contrôle biologique associé ont nécessité une hausse de l'utilisation de produits phytosanitaires afin de limiter leur nuisance, accentuant également la crise de la biodiversité dans ces écosystèmes (Bommarco et al., 2011; Van Lexmond et al., 2015). Par exemple, il a été démontré que les pesticides avaient des effets létaux ou sub-létaux sur des organismes non cibles tels que les arthropodes participant au contrôle biologique des ravageurs ciblés (Desneux et al., 2007). En effet le service de contrôle biologique des ravageurs peut être assuré par un grand nombre d'organismes vivants. Ce service est assuré par les niveaux trophiques supérieurs, tels que les consommateurs primaires (*i.e* phytophages) régulant les plantes considérées comme nuisibles et/ou envahissantes (Coquillard et al., 2000), ou par les consommateurs secondaires tels que les prédateurs, ou les insectes

parasites (parasitoïdes), régulant les consommateurs primaires également nuisibles ou envahissants (Paz et *al.*, 2013; Symondson et *al.*, 2002; Ulber et *al.*, 2010). Enfin, les micro-organismes tels que des bactéries ou des champignons (Charudattan, 2005; Lacey et *al.*, 2001), ou bien même les virus (Fenner et Fantini, 1999) assurent un rôle de régulation et l'homéostasie de l'ensemble des réseaux trophiques. Par exemple, la valeur du contrôle biologique procuré par les communautés d'insectes dans les terres cultivées aux Etats-Unis a été évaluée par Losey et Vaughan, (2006) à 4.5 milliards de dollars par an. De ce fait, afin de réduire l'utilisation de produits phytosanitaires et de limiter leurs effets négatifs sur la biodiversité, tout en préservant la production de ressources, des méthodes alternatives et durables ont été développées afin de promouvoir et/ou de restaurer le service de contrôle biologique des organismes nuisibles. Ces méthodes s'inscrivent dans le champ de la lutte biologique (Eilenberg et *al.*, 2001).

1.3. La lutte biologique

La lutte biologique (à bien différencier du service de contrôle biologique) peut être définie comme étant l'utilisation volontaire par l'homme d'organismes vivants pour limiter ou annihiler les pertes et/ou les dommages causés par des organismes nuisibles sur les ressources (Figure 1). Trois méthodes distinctes de lutte biologique peuvent être distinguées (Eilenberg et *al.*, 2001; Heimpel et Mills, 2017) :

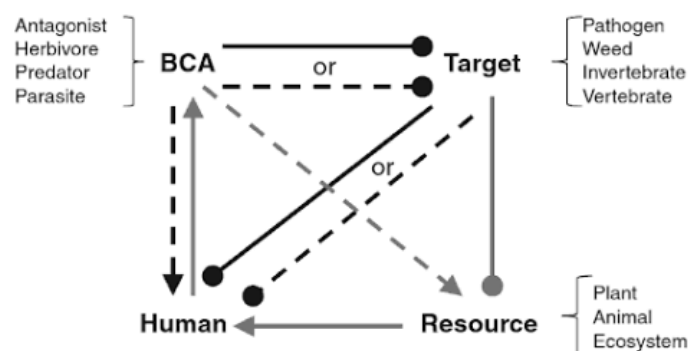


Figure 1 Diagramme illustrant le système d'interactions entre un agent de bio-contrôle (BCA), un organisme cible, la ressource et l'homme d'après les critères de Levins, (1975). Les lignes pleines représentent les effets directs, les lignes pointillées les effets indirects, les flèches les effets positifs, et les ronds les effets négatifs. L'ensemble des interactions en noir représentent le triangle de « contrôle biologique », nombre minimum requis d'interactions définissant le service de contrôle biologique. D'après Heimpel et Mills, (2017)

- **La lutte biologique classique.** (acclimatation d'agents auxiliaires introduits). Lorsque qu'une nouvelle culture est introduite dans un continent, que les ravageurs ou maladies de son continent d'origine arrivent accidentellement dans la nouvelle zone de culture, cette méthode de lutte biologique consiste à rechercher les ennemis naturels dans la zone d'origine et à les introduire dans la nouvelle zone de culture. Son appellation a connu différentes variantes telles que « neoclassical biological control » (Lockwood, 1993), ou bien « new associations biological control » (Hokkanen et Pimentel, 1989). Par exemple, le manioc, originaire d'Amérique du sud a été cultivé en Afrique à partir du XVIème siècle. La cochenille du manioc est apparue accidentellement en Afrique au XXème siècle, causant des ravages importants en absence d'ennemis naturels. Plusieurs espèces de coccinelles et de parasitoïdes sud-américains ont alors été introduits en Afrique pour réguler cette cochenille (van Baaren et Nénon, 1996). Elle se différencie de la lutte biologique par **inoculation** dans la mesure où cette dernière, après importation, ne permet pas de s'établir de manière pérenne, et nécessite des nouvelles inoculations régulières après sa mise en place (Hare et *al.*, 1997).

- **La lutte biologique par augmentation.** Cette méthode est basée sur l'élevage de masse et des lâchers d'agents de bio-contrôle dans les milieux naturels où les populations naturelles sont limitées et ne parviennent pas à réguler les populations d'organismes nuisibles. Un des exemples le plus connu en France, et celui de l'utilisation d'insectes parasitoïdes oophages du genre *Trichogramma*, qui sont élevés et relâchés en masse pour lutter contre la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* (Lépidoptère, Crambidae).

- **La lutte biologique par conservation.** Pour cette méthode, l'objectif est de promouvoir le service de contrôle biologique naturellement existant dans un écosystème, par le renforcement des agents de bio-contrôle naturellement présents dans l'environnement, ciblant principalement les arthropodes (Figure 2). La méthode peut se baser sur l'utilisation de pesticides inoffensifs pour ces agents de bio-contrôle, mais consiste le plus souvent en la manipulation des habitats naturels et de leur diversité afin de maintenir les organismes nuisibles à l'écart des plantes cibles, ou bien, de promouvoir l'installation, la survie et la reproduction des agents de bio-contrôle dans l'écosystème où se trouve la ressource à protéger contre les organismes nuisibles (Landis et *al.*, 2000). La lutte biologique par conservation a connu un essor récent dans les pratiques agro-écologiques du fait des bénéfices qu'elle procure au-delà de la lutte

biologique (augmentation plus générale de la biodiversité au sein des agroécosystèmes). Par exemple, elle peut favoriser la diversité des pollinisateurs (Wratten et *al.*, 2012) et des oiseaux (Fuller et *al.*, 2004). L'engouement récent pour la lutte biologique par conservation provient aussi des restrictions de plus en plus importantes de l'introduction d'organismes exotiques suite à des problèmes patents suivant ces importations, comme par exemple les invasions de coccinelles asiatiques *Harmonia axyridis* (Coléoptères, Coccinellidae ; Roy et Wajnberg, 2008), mais aussi des coûts de production de masse des agents de lutte biologique pour la méthode de lutte par inondation. L'ensemble des travaux présentés ci-après s'inscrivent dans ce champ théorique et des pratiques de la lutte biologique par conservation.

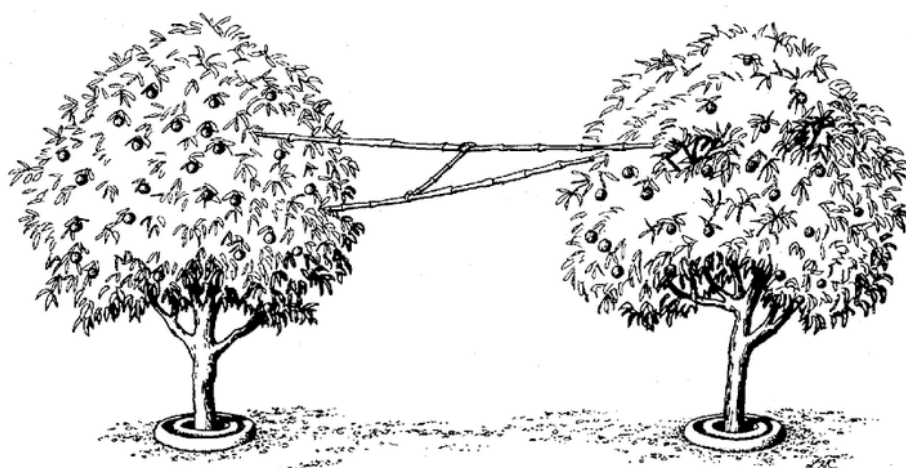


Figure 2 Illustration d'une méthode utilisée en Chine pour conserver les fourmis tisserandes dans les citronniers et favoriser leur répartition entre les arbres. Les nids de fourmis sont prélevés dans les montagnes, installés dans certains arbres, et des échelles sont placées entre les arbres pour favoriser les colonisations. D'après Heimpel et Mills, (2017) et Olkowski et Zhang, (1998)

1.4. Lutte biologique et changements climatiques

Il est également important de mettre en évidence qu'à ce jour, l'ensemble des méthodes de lutte biologique ne prend pas en considération la situation actuelle des écosystèmes face aux changements climatiques. Cependant, par définition même, les méthodes de lutte biologique sont basées sur les interactions entre organismes, elles-mêmes directement affectées par les changements climatiques, tels que l'augmentation des températures. En conséquence, il paraît

inévitables que ces méthodes soient impactées elles aussi par la modification des interactions entre niveaux trophiques en réponse aux changements climatiques. Par exemple, les arthropodes nuisibles ou bénéfiques étant des organismes ectothermes, leur biologie est dépendante des conditions abiotiques. De ce fait, les modifications induites par les changements climatiques soulèvent de nouvelles interrogations encore peu considérées dans le champ de la lutte biologique comme celles des conséquences de ces nouvelles conditions environnementales sur les interactions entre agents de bio-contrôle, végétation naturelle, cultivée ou implantée et organismes nuisibles. En effet, l'augmentation des températures induit des modifications de phénologie à tous les niveaux trophiques : or la phénologie constitue un trait fonctionnel déterminant pour les systèmes d'interactions et pourrait donc affecter les méthodes de lutte biologique actuellement utilisées.

Par exemple, dans leur étude Uelmen et *al.*, (2016) ont mis en évidence aux Etats-Unis que l'augmentation des températures hivernales modifiait les dates d'éclosion des œufs des livrées des forêts (*Malacosoma disstria*, Lépidoptère, Lasiocampidae), et le débourrement de deux essences d'arbres hôtes, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marshall). Ces changements de phénologie induisent une désynchronisation entre les insectes et les arbres, à l'origine d'une concentration des attaques de chenilles sur les bouleaux du fait d'un débourrement plus précoce de ceux-ci sous les nouvelles conditions de température. A l'inverse, Lemoine et *al.*, (2017) ont démontré que sous l'augmentation des températures, l'Onagre bisannuelle (*Oenothera biennis* Linnaeus) compensait les dégâts d'herbivorie plus importants causés par le scarabée japonais (*Popillia japonica*, Coléoptère, Scarabaeidae) en produisant une biomasse totale de graines plus importante que les plantes non-attaquées, alors que sous des conditions plus basses de températures, l'herbivorie causait une diminution de la biomasse totale de graines produites. Le mécanisme probable serait une synergie entre les moyens de défense et les stratégies d'allocation induites sur les plantes face à ces nouvelles conditions abiotiques.

Dans ce contexte, il apparaît donc nécessaire de considérer la réponse des systèmes trophiques face à ces changements climatiques, tout comme les risques ou les opportunités que ces modifications peuvent apporter aux méthodes de lutte biologique, en particulier dans le cas de la lutte biologique par conservation. En effet, si la prise en compte de l'échelle spatiale dans les bénéfices des méthodes utilisées a été importante ces dernières années (Lindborg et *al.*, 2017; Power, 2010; Yang et *al.*, 2018), la dynamique temporelle et sa continuité au cours des saisons restent très peu considérées (Gurr et *al.*, 2017), et la question des conséquences du

changement climatique commence seulement à être adressée (Cebolla et *al.*, 2018; Jiang et *al.*, 2018).

2- Le rôle de la diversité végétale dans les agroécosystèmes

2.1. Les concepts théoriques

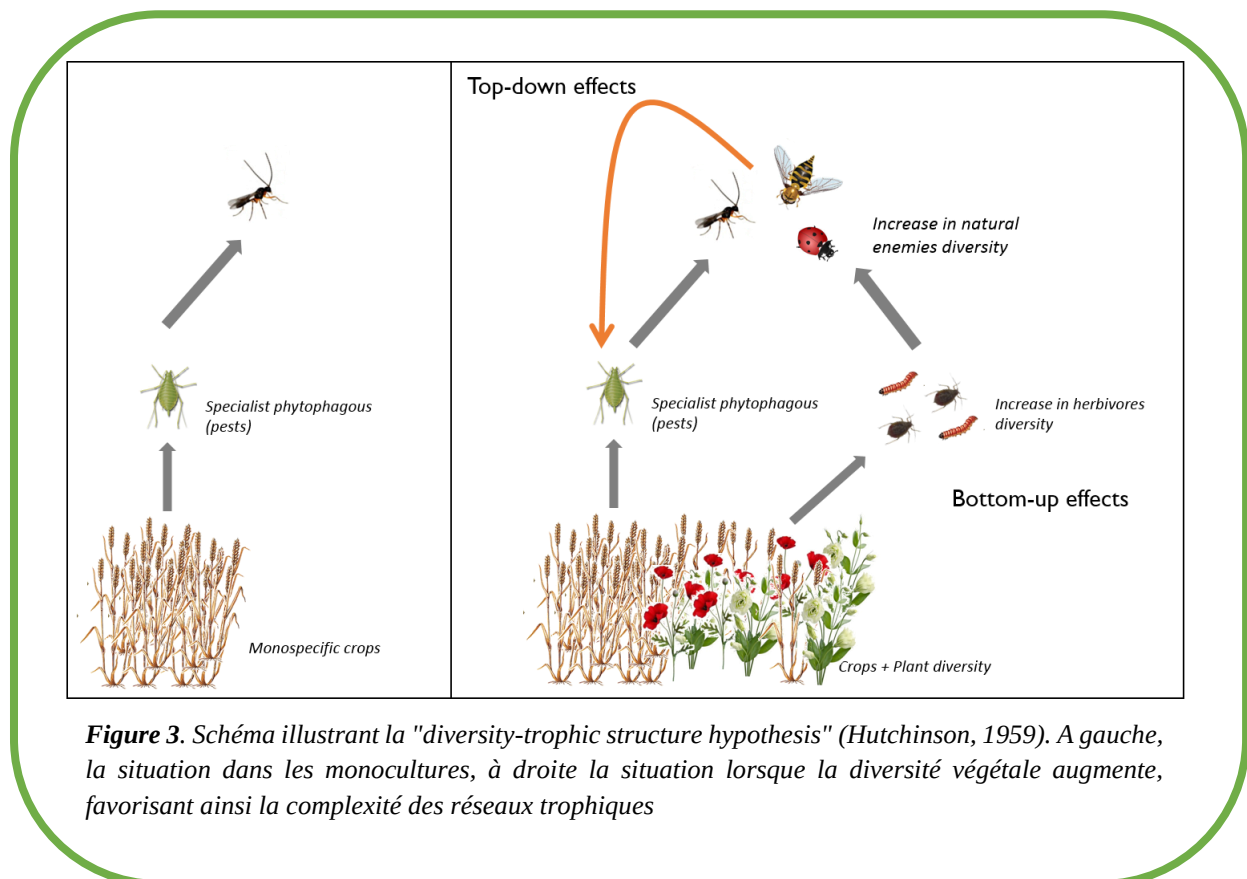
Théoriquement, les liens entre la diversité végétale et la diversité des niveaux trophiques supérieurs sont maintenant clairement identifiés et ont fait l'objet de théories plus ou moins complémentaires, confirmées par des études empiriques. La domestication des agroécosystèmes a résulté en de larges monocultures, spécifiquement et génétiquement contrôlées. L'hypothèse de la spécialisation en ressources (Strong et *al.*, 1984) prédit que les organismes possèdent à des degrés divers une spécialisation alimentaire qui les différencie et participe à la construction de leur niche écologique. De ce fait, l'utilisation majoritaire d'un faible nombre de cultivars dans les cultures favorise les populations des consommateurs primaires les plus spécialisés des plantes cultivées. De plus, comme le postule l'hypothèse de la concentration en ressources (Root, 1973), ces organismes vont préférentiellement s'installer dans les milieux où leur ressource est la plus concentrée. De ce fait, les monocultures constituent des puits de ressource infinis pour un nombre limité de catégorie de consommateurs, pouvant conduire à des phénomènes de pullulations, néfastes pour les cultures. Par ailleurs, associée à ces bénéfices directs pour un nombre limité d'organismes, la mise en place des monocultures a également eu des effets négatifs pour les organismes des niveaux trophiques supérieurs dont les agents de bio-contrôle. Hutchinson, (1959) et (Root, 1973) proposent qu'un milieu pauvre en diversité végétale sera pauvre en phytophages (comme démontré précédemment), ce qui aura comme conséquence un appauvrissement spécifique des niveaux trophiques supérieurs, car la plupart des espèces ne trouvent plus de ressources suffisantes pour se maintenir (hypothèses « diversity-trophic structure » et « enemies » respectivement).

Le maintien d'une plus forte diversité à tous les niveaux trophiques permet une meilleure résilience de l'écosystème aux stress et aux événements extrêmes comme ceux engendrés par les changements climatiques (Oliver et *al.*, 2015; Thompson et *al.*, 2009), mais également une meilleure régulation des phytophages par différents mécanismes. Il a par exemple été démontré que la diversité végétale peut procurer des ressources nutritives pour les arthropodes dont les adultes consomment du pollen ou du nectar, favorisant leur survie et leur reproduction, et ainsi la pression exercée sur les phytophages par leurs stades de développement intermédiaires qui les consomment (Tschumi et *al.*, 2016a; van Rijn et *al.*, 2013). De plus, une

grande diversité végétale permet une forte diversité de phytophages et de consommateurs secondaires (agents de bio-contrôle), résultant en des phénomènes de redondance fonctionnelle (Tschamntke et *al.*, 2005b) à l'origine d'une pression plus forte sur les consommateurs primaires. Une dernière théorie nécessaire à la compréhension de ces systèmes d'interactions entre les communautés de plantes et les niveaux trophiques supérieurs est la « habitat templet theory » dérivée des études des systèmes aquatiques (Townsend et Hildrew, 1994). Celle-ci prédit que la composition en plantes qui caractérisent un habitat, de par leurs caractéristiques fonctionnelles, vont agir comme un filtre environnemental sur les organismes selon leurs propres stratégies et traits d'histoire de vie, déterminant alors la composition des organismes impliqués dans le système d'interactions entre les plantes et les niveaux trophiques supérieurs (Southwood, 1977). Le choix des espèces végétales implantées dans les agroécosystèmes est donc déterminant pour la composition des niveaux trophiques supérieurs. L'ensemble de ces mécanismes se définissent comme des effets « bottom-up », processus par lesquels les communautés végétales déterminent la structure et la stabilité des niveaux trophiques supérieurs. Le développement des connaissances sur ces processus d'interactions ont conduit à l'utilisation de la diversité végétale dans les agroécosystèmes afin de promouvoir la diversité et la dynamique des populations d'agents de bio-contrôle, et donc à la naissance de la lutte biologique par conservation. L'augmentation de la diversité spécifique végétale permet d'augmenter les pressions exercées par les agents de bio-contrôle sur les niveaux trophiques inférieurs dont font partie les organismes nuisibles (*i.e.*, favoriser les effets « top-down ») et donc de maintenir la stabilité et la résilience des cascades trophiques dans les écosystèmes agricoles (Figure 3).

Ces théories ont été démontrées expérimentalement (Haddad et *al.*, 2009; Knops et *al.*, 1999) et de nombreuses études conduites dans les agroécosystèmes ont ainsi pu mettre en évidence le lien entre la perte en diversité végétale (et donc en habitats) sur la perte en diversité animale, tel que la diversité en oiseaux (Barbaro et *al.*, 2017), mais surtout en arthropodes (Chaplin-Kramer et *al.*, 2011; Hendrickx et *al.*, 2007). Plusieurs mécanismes additionnels sont responsables de cette relation négative, en plus des effets bottom-up propres aux interactions trophiques décrites précédemment, notamment les liens fonctionnels et structurels. Par exemple, les espèces végétales et les habitats qui en résultent constituent des refuges contre les perturbations climatiques ou anthropiques. Ce sont également des habitats qui sont utilisés par de nombreux organismes pour se déplacer au sein de la mosaïque paysagère, réduisant les effets négatifs de la fragmentation du paysage (Kemp et Barrett, 1989; Wilby et Thomas, 2002). Du

fait de l'ensemble de ces processus, la destruction des habitats naturels et semi-naturels dans les paysages agricoles a engendré une perte de biodiversité à l'échelle régionale et une perte du service de contrôle biologique par la simplification des systèmes d'interactions trophiques. En conséquence, afin de réduire l'utilisation d'intrants chimiques pour lutter contre les arthropodes nuisibles, différentes méthodes ont été mises en place dans le cadre de la lutte biologique par conservation afin de promouvoir le service de contrôle biologique par l'utilisation de la diversité végétale, ainsi que par l'aménagement et la gestion des paysages agricoles.



2.2. Les méthodes de lutte biologique par conservation : l'application des concepts théoriques

Parmi les méthodes de lutte biologique, la lutte biologique par conservation est la plus complexe écologiquement, du fait du nombre important d'interactions interspécifiques qu'elle implique au sein d'un niveau trophique donné, ou entre ces derniers, et de leur variabilité en réponse aux conditions environnementales. Cependant les méthodes utilisées se basent essentiellement sur les principes théoriques explicités précédemment, visant à favoriser l'abondance et la diversité des populations d'ennemis naturels de ravageurs par la mise en place d'aménagements ou de méthodes de gestion optimisant les bénéfices procurés par la diversité

végétale aux agents de bio-contrôle, tout en limitant le développement des arthropodes nuisibles pour les cultures.

Une méthode non spécifique consiste en la préservation et/ou la restauration d'habitats semi naturels afin de promouvoir la biodiversité au sein des agroécosystèmes et donc de manière indirecte, de favoriser la stabilité associée des réseaux trophiques (*i.e* diversity-trophic structure theory). Ces pratiques s'inscrivent en Europe dans le cadre des « Agri-environmental schemes (AESs) » qui ont été intégrés dans la politique agricole commune (PAC) suite à des initiatives politiques visant à restaurer de la biodiversité en motivant à la conversion des cultures intensives en cultures agro-écologiques, notamment pour réduire l'empreinte négative de l'agriculture moderne sur la biodiversité (Baldock et Lowe, 1996; Bennett, 1986; Primdahl et *al.*, 2003). Les méthodes pratiques mises en place varient fortement entre, ou au sein des états européens, s'appliquant à l'échelle nationale, régionale ou même locale, avec près de 130 programmes agro-environnementaux approuvés dès les années 2000 (Buller, 2000). D'une manière générale, l'ensemble de ces mesures optent pour une gestion moins intensive des cultures (utilisant moins d'intrants chimiques, moins de perturbation des sols...), concomitante avec une augmentation de la proportion des habitats semi-naturels, par la mise en place de surfaces non cultivées (Ekroos et *al.*, 2014). Cependant, les évaluations effectuées ont pu mettre en évidence un effet global modéré pour la biodiversité, tout comme pour les services écosystémiques associés tel que le contrôle biologique. Kleijn et *al.*, (2006) ont souligné la nécessité de revoir ces schémas afin de les rendre plus explicites quant aux aspects fonctionnels recherchés (Ekroos et *al.*, 2014; Kleijn et *al.*, 2011). Par exemple, Tschumi et *al.*, (2016b) ont pu mettre en évidence que la mise en place de bandes fleuries adjacentes aux cultures de pommes de terre, avec des espèces de plantes spécifiquement sélectionnées pour favoriser les ennemis naturels de pucerons, permettaient une amélioration du contrôle biologique et un gain de rendement. De plus, bien que mises en place pour favoriser spécifiquement certaines guildes associées à un service écosystémique donné, ces méthodes permettent également d'avoir une empreinte positive sur la biodiversité et d'autres services écosystémiques non ciblés initialement (Pywell et *al.*, 2012; Wratten et *al.*, 2012). De ce fait, des méthodes agro-écologiques plus spécifiques ont été développées en fonction du service écosystémique ciblé.

Les méthodes pratiques spécifiques à la lutte biologique par conservation consistent en la création d'habitats ou la mise à disposition au sein des cultures, de plantes spécifiquement sélectionnées afin de promouvoir les agents de bio-contrôle présents dans l'environnement, que sont les prédateurs et parasitoïdes des arthropodes nuisibles, en aménageant les marges ou des

parties des cultures (Landis et *al.*, 2000). Les parasitoïdes sont des insectes dont les femelles pondent leurs œufs sur ou dans un hôte souvent représenté par l'organisme nuisible ciblé, qui sera consommé lors du développement larvaire du parasitoïde. Les adultes peuvent cependant se nourrir de ressources sucrées afin de favoriser leur survie et leur reproduction (Godfray, 1994). En conséquence, les mécanismes impliqués dans la promotion de ces ennemis naturels de ravageurs s'inscrivent dans les effets « bottom-up », explicités précédemment, apportés par les habitats naturels, avec la mise en place de mélanges de plantes procurant des ressources nutritives telles que du pollen et du nectar (Arnó et *al.*, 2018; Tschumi et *al.*, 2016a; Wäckers et van Rijn, 2012). Du fait de leurs différences de composition végétale avec les monocultures, ces habitats peuvent également être attractifs pour une autre gamme de phytophages alors utilisés par les ennemis naturels comme proies ou hôtes alternatifs lorsque les densités de ravageurs sont réduites dans les cultures (Onzo et *al.*, 2005; Östman, 2004) ou que des phénomènes de compétition ont lieu entre différentes catégories d'ennemis naturels (Bouagga et *al.*, 2018). Ces apports nutritifs permettent ainsi de favoriser l'installation, la survie, et la dynamique de population d'ennemis naturels de ravageurs. Ces plantes, souvent mises en place avec un décalage spatial et temporel par rapport à la mise en place des cultures, peuvent également constituer des habitats refuges contre les perturbations climatiques et/ou anthropiques, ou constituer des sites d'hibernation plus favorables (Holland et *al.*, 2009; Pywell et *al.*, 2005; Woodcock et *al.*, 2005), favorisant la recolonisation des cultures suite à des perturbations (Altieri et Letourneau, 1982; Hossain et *al.*, 2002; Liman et *al.*, 2016). L'ensemble de ces processus écologiques permettent ainsi de favoriser les effets « top-down » et de conduire à une meilleure régulation des organismes ravageurs. Bien qu'un grand nombre d'études aient été conduites au cours des deux dernières décennies, permettant le développement d'un corpus riche sur ces problématiques, ce dernier possède une forte valeur empirique et les résultats restent souvent propres à un système donné (type de culture, couple agent de bio-contrôle et ravageur...). Afin de constituer des systèmes d'interactions durables et efficaces, il est donc nécessaire de considérer que la mise en place et la stabilité des mécanismes décrits précédemment sont déterminés par la formation de relations fonctionnelles entre les traits d'histoire de vie des espèces végétales choisies et ceux des espèces qui composent les populations d'ennemis naturels ciblés, ceci dans un contexte dynamique (*i.e* changement climatique) et évolutif (Gardarin et *al.*, 2018).

2.3. Approche fonctionnelle : l'approvisionnement en ressources nutritives

Comme introduit précédemment, le premier mécanisme impliqué dans la lutte biologique par conservation est la promotion des agents de bio-contrôle par l'apport en ressources nutritives. Les méthodes varient légèrement en fonction des organismes ciblés mais se basent essentiellement sur la mise en place d'une végétation favorable aux agents ciblés. Par exemple, cela peut se faire par la mise en place de plantes, dont la dégradation procurera des nutriments spécifiques, favorables à des micro-organismes impliqués dans le contrôle biologique d'un ravageur (Hoitink et Boehm, 1999). Ces plantes peuvent également servir à attirer des populations d'organismes arthropodes, utilisés comme proie ou hôte alternatif par les agents de bio-contrôle. Considérant que la diversité végétale détermine la diversité des niveaux trophiques supérieurs par ses effets « bottom-up », la sélection des espèces végétales implantées afin de favoriser le service de contrôle biologique doit donc être adaptée. D'une part à la culture ciblée afin de ne pas promouvoir le recrutement et/ou le développement des organismes nuisibles pour celle-ci (Baggen et Gurr, 1998; Winkler et al., 2009b), d'autre part aux besoins spécifiques des agents de bio-contrôle à promouvoir (Tscharntke et al., 2005b).

De ce fait, la diversité végétale utilisée pour la diversification des habitats doit reposer sur les caractéristiques fonctionnelles des espèces végétales sélectionnées. Un premier trait fonctionnel à considérer est donc le spectre d'hôtes de chaque espèce végétale choisie. En effet, les espèces végétales sélectionnées doivent dans un premier temps limiter le risque de recrutement d'organismes nuisibles, mais également qui pourraient être préférés par les ennemis naturels ciblés, détournant alors les agents de bio-contrôle des ravageurs initialement ciblés. (Bigger et Chaney, 1998; Corbett et Plant, 1993). Une fois ce spectre d'hôtes déterminé, deux types de scénarios permettent de promouvoir les ennemis naturels via le spectre d'hôtes des espèces végétales choisies (Heimpel et Mills, 2017). Le premier est que ce spectre favorise le recrutement d'ennemis naturels en leur fournissant des hôtes ou proies alternatives, leur permettant par la suite de disperser au sein de la culture ciblée pour continuer à trouver leurs ressources, contribuant ainsi au service de contrôle biologique (Prischmann et al., 2014). Le second scénario consiste en la dispersion des hôtes ou proies des habitats aménagés vers les cultures, stimulant ainsi le même mouvement de la part de leurs ennemis naturels, les amenant ainsi à contribuer au service de contrôle biologique s'ils sont généralistes (Langer et Hance, 2004). Dans ces deux situations, l'augmentation du service de contrôle biologique résulte d'un processus écologique défini sous le terme de compétition apparente où la présence d'un

consommateur primaire a un effet négatif sur un second de par l'interaction commune avec un consommateur secondaire (Alhmedi *et al.*, 2011; Chailleux *et al.*, 2014).

Le second trait à considérer, notamment pour les plantes à fleur, sera la capacité de ces plantes à fournir du nectar de qualité. En effet, parmi les agents de bio-contrôle, beaucoup d'espèces, comme les syrphes, les chrysopes et les parasitoïdes (Jervis, 2005; Lundgren, 2009) se nourrissent au stade adulte de ressources sucrées telles que le nectar floral ou le miellat sécrété par les arthropodes consommateurs de sève (Fischbein *et al.*, 2016; Tena *et al.*, 2015a). En conséquence, dans des écosystèmes dominés par les monocultures, l'inclusion de plantes à fleurs nectarifères dans les espèces végétales choisies pour la diversification permet de favoriser leur recrutement, leur survie et leur capacité reproductrice. Il est là encore nécessaire de sélectionner ces espèces végétales afin qu'elles ne soient pas favorables aux organismes nuisibles ciblés (Winkler *et al.*, 2009b). Cependant l'efficacité de cette méthode est discutée car dépendante d'un certain nombre de facteurs, tels que les stratégies et les traits d'histoire de vie des espèces de plantes sélectionnées, des organismes bénéficiaires ou encore du niveau de diversité globale dans l'environnement où ces plantes sont implantées (Jonsson *et al.*, 2015; Tscharntke *et al.*, 2005a; Wäckers *et van Rijn*, 2012).

Par exemple, les insectes parasitoïdes ont souvent été ciblés par la mise en place de plantes à fleurs afin de favoriser leur capacité régulatrice des hôtes qu'ils utilisent pour leur reproduction (en plus d'autres catégories de prédateurs tels que les syrphes par exemples). Plusieurs études ont testé différentes espèces de fleurs sur quelques espèces de parasitoïdes (Annexe 1). Ces études mettent en évidence que toutes les espèces de fleurs, même nectarifères, ne sont pas pertinentes car leur nectar n'est pas toujours accessible. Les caractéristiques architecturales des espèces florales utilisées sont donc déterminantes, devant permettre à ces insectes l'accès au nectar produit (Wäckers, 2004). Quand ce dernier est accessible, la consommation de ressource sucrée permet de favoriser leur survie (Rahat *et al.*, 2005; Vattala *et al.*, 2006) et/ou leur reproduction (Lahiri *et al.*, 2017) et donc de favoriser la dynamique de leurs populations, résultant en une plus forte pression sur leurs hôtes avec des taux de parasitisme accrus (Tschumi *et al.*, 2016a; Vollhardt *et al.*, 2010a). Cependant l'efficacité de la mise en place d'habitats constitués de plantes à fleurs reste discutée du fait de certaines limites. D'une part, la capacité de dispersion des parasitoïdes est parfois limitée et donc l'échelle spatiale à laquelle les bénéfices peuvent s'appliquer peut être réduite à quelques dizaines de mètres de la bande fleurie par rapport à la surface totale du champ (Lee *et Heimpel*, 2005), ou à l'inverse favoriser la dispersion des parasitoïdes à l'extérieur des cultures. D'autre part, le

nectar de plantes nectarifères varie dans sa composition, et certains types de nectar sont plus profitables que d'autres aux parasitoïdes. En effet, les différents carbohydrates ne bénéficient pas de la même façon aux différents traits d'histoires des parasitoïdes (Wäckers, 2001; Wang et Keller, 2005), ni même leurs proportions (Tompkins et al., 2010; Vattala et al., 2006), du fait des contraintes osmotiques qu'ils induisent notamment (Nicolson, 1998). Bien que les études des interactions entre ces niveaux trophiques se soient largement développées ces dernières années, beaucoup d'entre elles se sont avérées empiriques avec pour objectif de déterminer les espèces de plantes à fleurs favorables aux parasitoïdes d'une manière générale. Une plus faible proportion d'entre elles ont cherché à affiner la compréhension des liens écologiques qui régissent les mécanismes de leurs interactions dans un cadre évolutif. Ceci s'avère être un point déterminant dans l'optimisation des méthodes actuellement mises en place afin de chercher à établir des liens constants dans le temps entre les espèces végétales utilisées pour la diversification et les communautés d'ennemis naturels ciblées (Gardarin et al., 2018).

2.4. Approche fonctionnelle : la constitution de zones refuges

La diversification des agroécosystèmes par la mise en place de la diversité végétale améliore également la diversité en habitats, et surtout en micro-habitats, dans un environnement perturbé par les pratiques agricoles. Dans un premier temps, ces habitats permettent le recrutement et le maintien d'agents de bio-contrôle proches des terres cultivées. Cette fonction était assurée dans un premier temps par les habitats naturels tels que les haies, les bosquets, ou les bandes enherbées (Geiger et al., 2009; Rusch et al., 2016; Woodcock et al., 2005). Ce processus écologique a été en partie interrompu par la destruction de ces derniers suite à l'expansion des cultures, et se voit maintenant de nouveau en augmentation par la mise en place des habitats semi-naturels liés à la diversification induite par les méthodes de lutte biologique par conservation (Collins et al., 2003; Frank et Reichhart, 2004; Holland et al., 2007).

Le principal bénéfice de ces habitats est de fournir aux organismes des conditions microclimatiques plus favorables que celles procurées par les monocultures telles que de meilleures conditions de température et d'humidité. Par ailleurs, les caractéristiques du sol telles que le contenu en minéraux ou le pH, en lien avec la composition végétale de ces habitats, peut se révéler plus favorables aux agents de bio-contrôle (Heimpel et Mills, 2017). Ce mécanisme est d'autant plus important dans les agroécosystèmes des régions tempérées pour lesquelles, de nombreux arthropodes participant au bio-contrôle hibernent à l'extérieur des cultures perturbées. De ce fait, les meilleures conditions abiotiques procurées par ces habitats permettent

de favoriser la survie des agents de bio-contrôle hibernants (Geiger et *al.*, 2009; Griffiths et *al.*, 2008), favorisant ainsi les processus de recolonisation des zones cultivées au printemps (Holland et *al.*, 2016, 1999; Oberg et *al.*, 2008). C'est par exemple ce qui est recherché dans les « banques à carabes » mises en place dans les agroécosystèmes avec des bandes enherbées non cultivées en périphérie des terres cultivées, mais également au sein de ces dernières (Collins et *al.*, 2002; Thomas et Marshall, 1999; Thomas et *al.*, 1992).

Il apparaît que ces processus peuvent donc devenir primordiaux dans le contexte actuel des changements climatiques subit par ces régions, où l'augmentation des températures moyennes durant la période hivernale modifie les phénologies des organismes et potentiellement leur activité durant l'hiver. Dans ce contexte, les conditions microclimatiques plus favorables aux organismes pendant l'hiver, pourraient favoriser la survie de ceux qui sont maintenant actifs du fait du changement de leur phénologie, mais qui restent néanmoins sensibles aux conditions abiotiques défavorables de cette période de l'année, ou soumis à l'augmentation d'évènements climatiques extrêmes. Cependant, les études des populations d'arthropodes exploitant ces habitats durant la période hivernale dans le contexte du changement climatique sont encore très rares.

3 – L'impact du nectar floral sur la fitness des parasitoïdes

Les parasitoïdes constituent une catégorie d'agents de bio-contrôle souvent ciblés par l'incorporation d'espèces de plantes nectarifères dans la mise en place d'habitats semi-naturels en lutte biologique par conservation. Pour ces catégories d'arthropodes, les premières études ont évalué les effets de la qualité des hôtes sur la performance des individus une fois adultes (Harvey, 2000; Vinson et Iwantsch, 1980). Des études plus récentes se sont consacrées à l'évaluation des conséquences de la qualité de la ressource acquise par les adultes, notamment dans ce contexte de lutte biologique par conservation. Dans sa méta-analyse Russell, (2015) a ainsi compilé l'ensemble des études ayant testé des espèces de fleurs sur la survie et l'attractivité d'insectes parasitoïdes (Voir aussi Annexe 1). Ainsi, toutes ces connaissances font de ces organismes des modèles permettant d'illustrer la complexité des principes et des mécanismes théoriques de biologie des organismes, d'écophysiologie et d'écologie comportementale nécessaires à la compréhension des relations durables entre les espèces végétales sélectionnées pour la lutte biologique, et les populations d'ennemis naturels dont le développement dans les agroécosystèmes est ciblé par ces méthodes.

3.1. Le concept de fitness

Afin de se maintenir ou de se développer dans un environnement, les organismes adoptent un ensemble de stratégies maximisant le nombre de descendants qu'ils seront capables de produire au cours de leur vie, ce qui est représentatif de leur fitness (*i.e.* contribution nette d'un individu à la génération suivante). Par extension, le développement et le maintien d'une population d'organismes sont donc dépendants de la fitness des individus qui la compose (Caswell, 2001). Dans ce contexte, la lutte biologique par conservation peut être considérée comme ayant pour objectif de mettre en place la diversité en plantes et en habitats dans les agroécosystèmes permettant de favoriser la fitness des agents de bio-contrôle pour que leurs populations se maintiennent dans les cultures et régulent les populations d'organismes nuisibles.

La fitness d'un individu est déterminée par les interactions entre ses traits d'histoire de vie et son environnement. Les traits d'histoire de vie représentent l'ensemble des adaptations anatomiques, physiologiques, ou encore comportementales liées à la survie et au succès reproducteur d'un individu, aboutissant *in fine* au nombre de descendants qu'il sera capable de produire au cours de sa vie. Afin de maximiser sa fitness, un organisme doit donc optimiser ses stratégies (*i.e.* combinaisons des traits d'histoire de vie) afin de survivre et de se reproduire au mieux face à son environnement. C'est également sur ces traits et leur héritabilité que s'opèrent le processus de sélection naturelle, mais qui ne feront pas l'objet des travaux présentés.

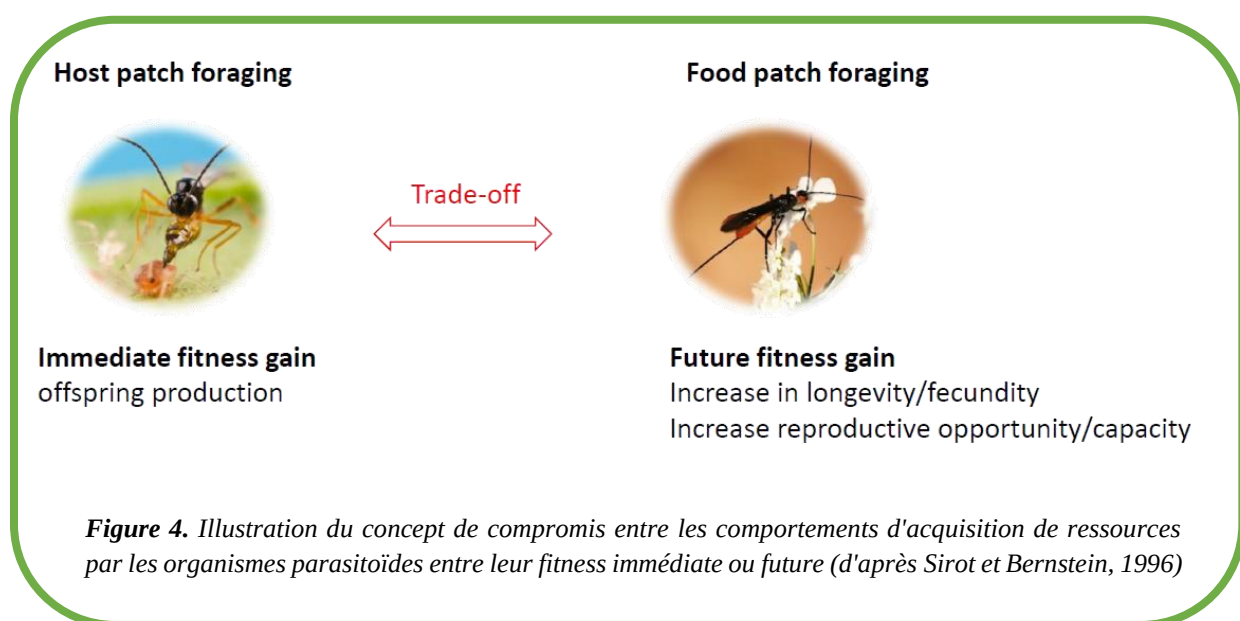
3.2. Les compromis évolutifs

Les organismes ne peuvent cependant pas optimiser simultanément tous leurs traits au cours de leur vie, du fait de contraintes limitant l'énergie allouée à chaque trait d'histoire de vie. Ils ne peuvent donc pas non plus adopter toutes les stratégies possibles de manière simultanée, face à leur environnement et à ses modifications. Ces contraintes sont internes (physiologiques, anatomiques...) ou externes (liées aux conditions abiotiques ou biotiques, *i.e.* écologiques). Elles sont alors à l'origine de compromis évolutifs (*i.e.* trade-offs) (Williams, 2008). Ces compromis s'expriment par une maximisation de certains traits (par exemple la longévité) dans un type d'environnement, aux dépens de la reproduction ou de la dispersion, alors que dans un autre environnement, la reproduction pourra être favorisée, aux dépens de la longévité et de la dispersion (Roff et Fairbairn, 2007). Ces contraintes sont également dépendantes de et/ou imposées par l'environnement dans lequel un organisme évolue, et donc

de sa capacité à moduler ces compromis afin de maximiser sa fitness face aux modifications environnementales (Zera et Harshman, 2001).

3.3. Le compromis entre pondre (fitness immédiate) ou se nourrir (fitness future)

L'accès à des ressources nutritives au cours de la vie adulte peut permettre à un organisme animal de moduler les compromis entre ses traits d'histoire de vie par l'allocation de cette énergie acquise entre différents traits, comme la survie ou la reproduction. Cependant pour certains organismes, l'acquisition de ressources peut résulter d'un choix entre deux stratégies comportementales : soit chercher à acquérir de la ressource liée à sa reproduction (site de reproduction, partenaire...), soit à sa survie (nourriture, limitation du risque de prédation...), ce qui revient à choisir entre la promotion de sa fitness immédiate via la reproduction ou la promotion de sa survie et des possibilités futures de se reproduire (fitness future) (Figure 4; Roff, 2002; Stearns, 1976). La plasticité dans l'acquisition de ressources pour ces deux fonctions est le plus souvent le résultat d'un changement de stratégie comportementale de la part des organismes (Wolf et *al.*, 2007). Le choix entre ces stratégies comportementales peut dépendre de l'état énergétique intrinsèque des organismes (Morano et *al.*, 2013) et des conditions biotiques et abiotiques dans leur environnement (Killen et *al.*, 2013; Stienen et *al.*, 2015; Török et *al.*, 2004). En conséquence, les organismes élaborent la stratégie optimale en combinant un ensemble de décisions, leur permettant de diminuer le coût du compromis entre fitness immédiate et fitness future ce qui maximise leur gain net de fitness (Pyke, 1984; Tatar et Carey, 1995).

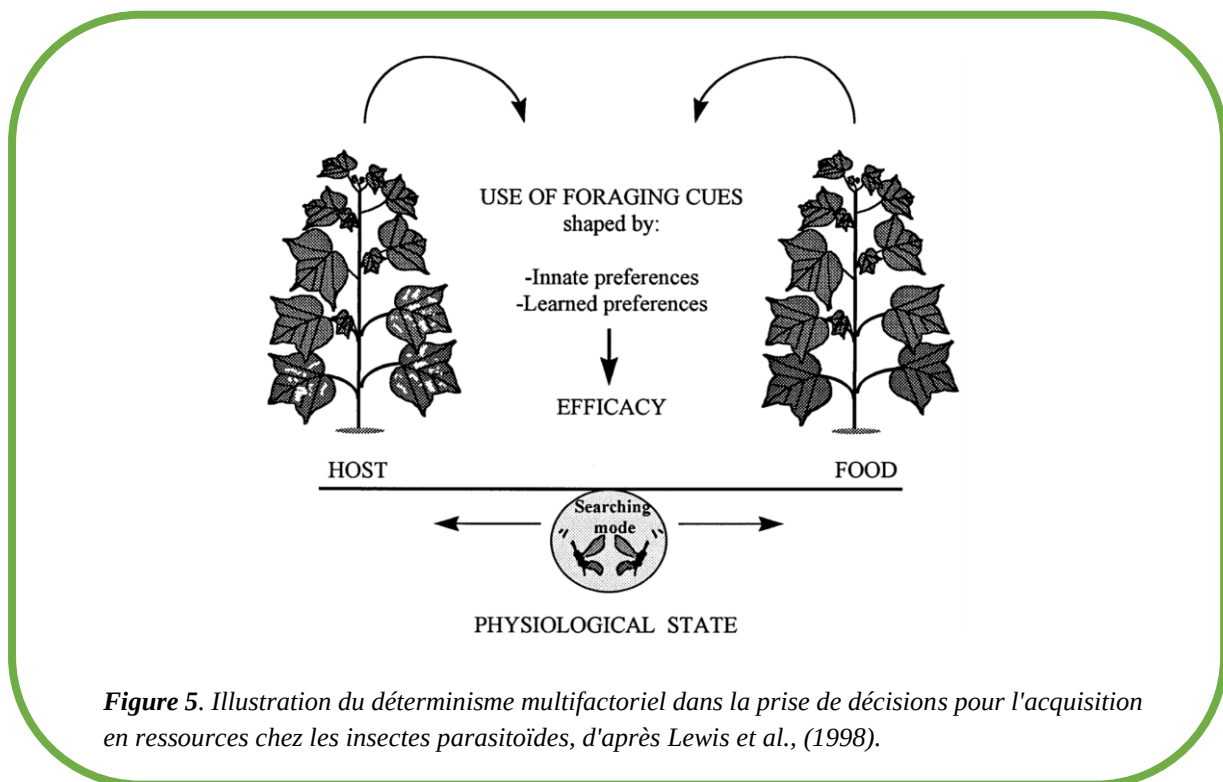


L'étude des mécanismes régissant les comportements d'acquisition de ressource chez les organismes afin de maximiser leur fitness a été développée au sein du contexte théorique de l'approvisionnement optimal (« Optimal Foraging Theory »). Cette théorie fut développée pour comprendre et prédire les comportements d'organismes prédateurs dans la recherche de proies tout en limitant les risques de mortalité et au moindre coût énergétique (Lacher et *al.*, 1982; Townsend et Hildrew, 1980). Après les oiseaux, les parasitoïdes sont devenus des modèles biologiques de choix pour étudier ces questions du fait de leur biologie, en particulier pour la question spécifique du choix comportemental entre pondre (fitness immédiate) et se nourrir (fitness future). En effet, chez certaines espèces de parasitoïdes, les sites de ponte et d'alimentation sont spatialement séparés : les parasitoïdes nécessitent des hôtes pour leur reproduction, qui se développent sur certaines plantes (Godfray, 1994), mais également de la ressource nutritive (nectar de fleurs, provenant d'espèces n'abritant pas d'hôtes) pour leur survie (Azzouz et *al.*, 2004; Lee et *al.*, 2006; Tena et *al.*, 2015b). Bien que certaines espèces puissent se nourrir de leurs hôtes ou du miellat des consommateurs de sève, le nectar floral représente en général la source nutritive sucrée la plus favorable à leur fitness (Lee et *al.*, 2004). De ce fait, en conditions naturelles, il y a une séparation dans l'espace des plantes abritant les hôtes nécessaires pour leur fitness immédiate et des plantes nectarifères pour favoriser leur survie et leur fitness future. Cette séparation implique donc pour ces organismes de se déplacer entre différents patchs séparés dans l'espace (Hassell et Southwood, 1978; Jervis et *al.*, 1993; Van Alphen et Vet, 1986), ce qui implique des risques de mortalité. Il est donc nécessaire pour ces organismes d'adopter la meilleure stratégie comportementale permettant de réduire le coût du compromis entre la recherche d'hôtes et de ressources nutritives.

Le comportement d'approvisionnement en ressources des insectes parasitoïdes est sous l'influence d'un ensemble de facteurs intrinsèques et extrinsèques. Dans un premier temps, leur état physiologique influence leurs prises de décisions. Le comportement de recherche en hôtes est ainsi influencé par différents traits, comme le nombre d'œufs matures disponibles (Minkenberg et *al.*, 1992), l'espérance de vie (Heimpel et Collier, 1996), le statut d'accouplement (Fauvergue et *al.*, 2008), ou encore l'état d'affaînement (Jacob et Evans, 2001). Le comportement d'approvisionnement en hôtes est également influencé par des facteurs environnementaux abiotiques comme le vent, la pluie, ou encore la température (Fink et Völkl, 1995; Lann et *al.*, 2011), mais aussi biotiques comme la densité en hôtes (Wang et Keller, 2005), ou encore la présence de compétiteurs (Le Lann et *al.*, 2011). A l'inverse le comportement d'approvisionnement en ressources nutritives telles que le nectar de fleurs et son

déterminisme ont été moins étudiés. La majorité des résultats connus portent sur les préférences des femelles parasitoïdes entre différentes espèces de fleurs (Russell, 2015), permettant d'inférer sur les traits fonctionnels de ces dernières pouvant être impliqués dans leur attractivité. Parmi les traits identifiés, l'architecture de la corolle des fleurs est un premier trait déterminant l'accessibilité au nectar (Wäckers, 2004). De plus l'attractivité de ces dernières est un second facteur important (Belz et *al.*, 2013; Bianchi et Wäckers, 2008). Les traits fonctionnels des fleurs qui les rendent attractives sont des signaux également impliqués dans l'attractivité des hôtes. Ces traits sont la couleur des corolles (Bianchi et Wäckers, 2008; Kopta et *al.*, 2012; Wäckers et van Rijn, 2012), les formes (Benelli et Canale, 2012; Pérez et *al.*, 2012), ainsi que les odeurs (Belz et *al.*, 2013; Foti et *al.*, 2017), liées aux préférences innées des femelles parasitoïdes (Pope et *al.*, 2008; Wäckers, 1994), ou à leurs capacités d'apprentissage associatif (Giunti et *al.*, 2015; Lucchetta et *al.*, 2008). Cependant, aucune étude ne semble disponible pour savoir si, et auquel cas en quoi, l'état physiologique des femelles modifiait leurs préférences pour une fleur donnée. Cependant, des études ont pu mettre en évidence que le comportement d'approvisionnement en ressources nutritives était influencé par les réserves énergétiques des individus, avec notamment des femelles affamées favorisant la recherche de nourriture à celle en hôtes à l'opposé des individus nourris (Jacob et Evans, 2001; Roitberg et *al.*, 1992; Siekmann et *al.*, 2004; Wäckers, 1994). Du fait de la dimension multifactorielle de ce déterminisme (Figure 5; Lewis et *al.*, 1998), des modèles mathématiques théoriques ont été développés afin de déterminer les facteurs impliqués dans la prise de décisions des femelles parasitoïdes, notamment dans ce contexte de compromis entre fitness immédiates et fitness future peu étudié empiriquement.

Le premier modèle dynamique stochastique (Clark et Mangel, 2000) développé pour aborder le déterminisme de la prise de décision au sein de ce trade-off fut celui de Sirot et Bernstein, (1996) afin de modéliser l'influence de l'état physiologique des femelles et de la quantité de ressources dans leur environnement sur la prise de décision entre allouer de l'énergie à l'acquisition de nourriture, ou à la recherche d'hôtes. Selon les prédictions de ce modèle, les femelles ne recherchent pas de nourriture lorsque celle-ci est rare, la recherchent en partie à des niveaux d'affaînement moyen quand elle est présente en abondance modérée et enfin la recherchent exclusivement à des niveaux d'affaînement extrêmes quand la ressource est abondante.



Sur cette base, un second modèle a ensuite été développé par Tenhumberg et al., (2006), essayant de prendre en compte davantage de contraintes physiologiques et environnementales sur la prédiction du déterminisme de la prise de décision. D'après ce second modèle, le niveau de réserves énergétiques influence bien la prise de décisions, notamment lorsque les réserves énergétiques des femelles parasitoïdes atteignent un niveau critique, mais à l'inverse selon ce modèle, il n'y a aucun effet de la quantité ou de la qualité de la ressource disponible dans l'environnement sur la prise de décisions entre l'approvisionnement en nourriture ou en hôtes. Davantage d'études empiriques sont alors nécessaires pour confronter ces prédictions, mais également pour identifier l'implication d'autres facteurs internes ou externes dans la prise de décisions des femelles parasitoïdes. En effet ces connaissances devraient permettre de contribuer à l'élaboration de stratégies d'implantations de la diversité floristique dans les paysages agricoles.

3.4. Allocation de la ressource nutritive entre traits

Pour tous les organismes, la limitation en ressources énergétiques est une contrainte physiologique à l'origine de nombreux compromis entre leurs traits d'histoire de vie (de Jong et van Noordwijk, 1992). Une distinction a longtemps été faite entre les organismes à reproduction sur capital (dits « capital breeder ») qui investissent uniquement l'énergie stockée pour la reproduction (Jervis et al., 2005), et les organismes dits « income breeders », qui

peuvent utiliser de la ressource acquise durant leur vie pour la survie mais également pour la fécondité (Jönsson et Jonsson, 1997). Cependant, il est maintenant considéré qu'il existe un continuum entre ces deux stratégies (Jaatinen et *al.*, 2016; Williams et *al.*, 2017). En effet, l'accès à la ressource au cours de la vie peut permettre aux organismes de moduler le recrutement de l'énergie stockée en fonction de celle qu'ils acquièrent dans leur environnement. Des études ont récemment démontré que la position des organismes sur ce continuum pouvait également être dynamique selon certains facteurs tels que la variation de l'abondance en ressources dans leur environnement (Jönsson et *al.*, 2009; Stephens et *al.*, 2014). En conséquence, la capacité d'un organisme à acquérir de la ressource dans son environnement et à l'allouer à sa survie et/ou à sa reproduction de manière optimale afin de préserver l'énergie stockée pendant son développement larvaire lui permet d'augmenter sa fitness.

Ce compromis a été étudié chez les organismes holométaboles (Figure 6; Jervis et *al.*, 2005). Ces derniers construisent leur capital énergétique durant leur développement larvaire en allouant les ressources acquises entre leur fonction somatique (*i.e.* traits d'histoire de vie liés à leur corps, organes...) et non-somatique (*i.e.* traits d'histoire de vie liés à la reproduction). A l'émergence, les femelles possèdent ainsi un certain nombre d'œufs plus ou moins matures qu'elles continuent à produire durant leur vie, ainsi qu'un capital énergétique fixe, le plus souvent sous forme de lipides (*i.e.* triglycérides). Cependant, durant leur vie, beaucoup d'espèces peuvent ralentir la consommation de leur capital énergétique en s'alimentant dans leur environnement, et en allouant les nutriments et l'énergie acquis aux différentes fonctions et notamment leur survie. De cette façon, selon qu'elles produisent leurs œuf grâce à la ressource qu'elles acquièrent, ou en prenant sur leur réserve énergétique, leur position le long du continuum peut varier entre « capital » ou « income breeders ». Pour ces femelles, plus la ressource qu'elles acquièrent leur permet de maintenir leur capital énergétique, plus elles sont capables de maximiser leur fitness.

Les parasitoïdes sont concernés par ce processus et les espèces distribuées le long de ce continuum selon la quantité d'œufs mature à l'émergence et donc de l'origine de la ressource utilisée pour continuer d'en produire durant leur vie. Cependant, la particularité de ces organismes est que chez la majorité des espèces, les adultes ne sont pas capables de lipogenèse, or les lipides sont indispensables à la production des œufs par les femelles (Visser et *al.*, 2010; Visser et Ellers, 2008).

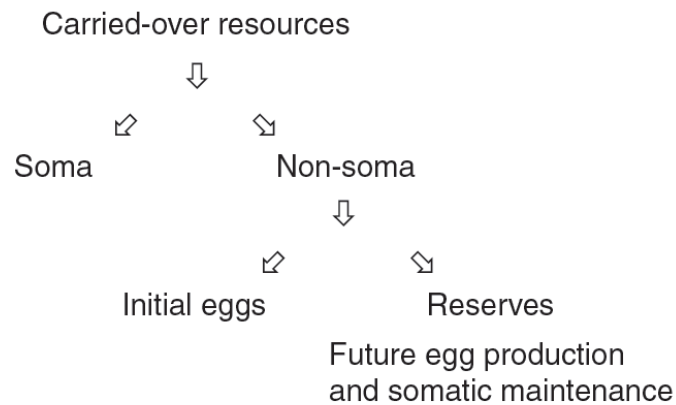


Figure 6. Diagramme illustratif de l'allocation du capital énergétique acquis pendant leur développement aux dépends de leurs hôtes par les femelles d'insectes holométaboles entre les fonctions physiologiques en compétition. D'après Jervis et al., (2005).

De plus, le transfert de ressource par les mâles lors de la fécondation comme il a pu être observé chez les lépidoptères (Muller et al., 2015) n'est pas un phénomène connu chez les parasitoïdes. De ce fait, en absence de ressources sucrées dans leur environnement, le compromis entre survie et reproduction se définit pour ces organismes par la compétition entre les deux fonctions pour leurs réserves lipidiques, investies soit dans la production d'œufs, soit métabolisées en sucres pour assurer le fonctionnement de leur organisme et leur permettre de se déplacer et de survivre, limitant de manière importante leur reproduction. Cependant, l'accès à de la ressource sucrée leur permet d'allouer les ressources acquises dans la survie ou la dispersion (Amat et al., 2012; Casas et al., 2015), et ainsi de préserver leurs ressources lipidiques pour la reproduction (Casas et al., 2005a, 2000). Dans ce contexte, il est donc nécessaire d'identifier les fleurs qui peuvent procurer les nutriments optimaux nécessaires aux individus, permettant de limiter les conséquences des contraintes physiologiques sur la fitness des parasitoïdes.

Bien que certaines espèces soient capables de se nourrir de leur hôte par des piqûres nutritionnelles (i.e. "Host-feeding"; Balzan et Wäckers, 2013; Giron et al., 2004), cette capacité est loin d'être majoritaire chez les parasitoïdes. L'accès à la ressource sucrée peut également se faire via le miellat, produit d'excrétion des consommateurs primaires se nourrissant de sève. Cependant, les études comparatives entre la qualité nutritive du miellat et du nectar floral laissent supposer que le miellat, variable entre les espèces qui le produisent (Tena et al., 2018), ne constitue pas une ressource optimale pour favoriser la fitness des insectes parasitoïdes en comparaison du nectar floral (Lee et al., 2004) du fait de leur composition (Vollhardt et al.,

2010b). De ce fait, la lutte biologique par conservation en plaçant des fleurs nectarifères à proximité des cultures que l'on souhaite protéger sera particulièrement favorable aux espèces de parasitoïdes qui ne font pas de piqûres nutritionnelles et dont les hôtes ne produisent pas de miellat de qualité.

3.5. Le rôle de la diversité fonctionnelle des plantes à fleurs sur la ressource : le nectar

C'est donc dans ce contexte que les écologistes ont commencé à s'intéresser à la sélection de plantes nectarifères optimales permettant de favoriser au mieux la fitness des parasitoïdes et en conséquence, de favoriser leur maintien et la dynamique de leurs populations dans les cultures. Le nectar est essentiellement composé de sucres (sucrose, glucose et fructose) et d'eau, ainsi que d'autres nutriments en très faible quantités (Heil, 2011; Hendriksma et *al.*, 2014). Cependant, le volume produit et la concentration, ainsi que la composition et la proportion des différents sucres varient fortement entre les espèces de fleurs et les conditions environnementales (Barth, 1985; Heil, 2011; Stahl et *al.*, 2012). Par exemple la proportion de sucrose (disaccharides) et de glucose ou fructose (monosaccharides), ont conduit à la classification des fleurs en plusieurs catégories selon la valeur du rapport entre la quantité de disaccharides et des monosaccharides. On distingue les nectars dits « hexose dominant », « hexose riche », « sucrose riche » et « sucrose dominant » (Baker et Baker, 1983). Ces catégories ont ainsi permis d'identifier que la qualité du nectar floral, en plus des traits fonctionnels liés à l'attractivité de la fleur et à l'accessibilité du nectar (morphologie de la fleur), était un trait fonctionnel important quant au déterminisme des communautés d'organismes associées à une espèce de fleur donnée (Baker, 1982; Petanidou, 2005). Enfin, plus récemment, des études ont pu mettre en évidence que les communautés bactériennes associées aux fleurs et au nectar affectaient la qualité nutritive ou l'attractivité olfactive de ce dernier par la modification de sa composition (Lenaerts et *al.*, 2017, 2016; Sobhy et *al.*, 2018).

Objectifs et problématique de la thèse

Cette thèse est centrée sur les interactions plantes-insectes dans un contexte de lutte biologique par conservation, par une approche pluridisciplinaire à l'interface de l'écologie comportementale, l'écophysiologie et de l'écologie des communautés. Dans l'ouest de la France comme en Bretagne, le paysage agricole est une mosaïque de cultures composée de blés, de couverts fleuris, de colza et de maïs en fonction des saisons et des rotations. Le modèle d'étude est constitué par les champs de céréales et des communautés d'insectes associées, en agriculture conventionnelle ou biologique, autour desquels des bandes fleuries ont été disposées dans le cadre des expérimentations, afin de favoriser le contrôle biologique des pucerons des céréales par les insectes parasitoïdes et de promouvoir la survie et l'activité d'insectes prédateurs du sol. L'originalité de cette thèse est de se situer dans le contexte hivernal soumis à des modifications des conditions abiotiques du fait des changements climatiques et pour laquelle les connaissances sur ces systèmes d'interactions sont faibles.

Dans les cultures de blé d'hiver dans les régions au climat tempéré comme dans l'ouest de la France, l'augmentation des températures moyennes hivernales (Figure 7) du fait des changements climatiques modifie la phénologie des organismes et pose de nouvelles questions sur les systèmes d'interactions plantes-arthropodes (Parmesan, 2006; Parmesan et Yohe, 2003). Par exemple, les pucerons sont maintenant capables d'avoir une reproduction asexuée durant cette période (Macfadyen et *al.*, 2018; Simon et Peccoud, 2018). Ceci peut alors conduire à une augmentation de leur caractère nuisible, du fait du risque accru de transmission de virus dont ils sont les vecteurs tel que celui de la jaunisse nanisante de l'orge (Dedryver et *al.*, 2010), ou encore engendrer des dynamiques de populations plus élevées qui favoriseraient l'apparition de phénomènes de pullulations au printemps suivant (Honek et *al.*, 2017; Plantegenest et *al.*, 2001).

De la même façon, les parasitoïdes de ces pucerons n'entrent plus en diapause pendant l'hiver (Tougeron et *al.*, 2017), et il est possible d'émettre l'hypothèse que les prédateurs du sol pourraient donc répondre de manière similaire à ces nouvelles conditions environnementales avec un arrêt de l'hibernation ou de la diapause, ainsi qu'une augmentation du nombre de générations par an (Berthe et *al.*, 2015). De plus, dans le contexte de la PAC, les agriculteurs mettent en place des couverts hivernaux après une culture de céréales à l'emplacement de futurs champs de maïs. Ces couverts hivernaux souvent composés de plantes à fleurs (radis, moutarde, phacélie pour les plus fréquentes), sont homogènes dans le paysage agricole et peuvent

maintenant fleurir en hiver du fait des nouvelles conditions abiotiques, tout en étant à proximité immédiate des champs de céréales. L'ensemble de ces conditions environnementales pourraient alors permettre un meilleur service de contrôle biologique des pucerons pendant l'hiver, d'une part par les parasitoïdes en favorisant leurs populations par l'apport de ressources nutritives (Tschumi et al., 2016b) et d'autre part par les populations actives de prédateurs du sol en favorisant leur survie par la création d'habitats aux meilleures conditions microclimatiques (Luff, 1966).

Après une présentation détaillée de ces modèles biologiques et de leur écologie (**Chapitre 1**), une première partie sera donc centrée sur le système d'interactions fleurs-parasitoïdes et des bénéfices de la diversité floristique cultivée sur la fitness des insectes parasitoïdes (**Partie I**). Dans une seconde partie, les bénéfices potentiels durant la saison hivernale de la diversité floristique cultivée sur les communautés de parasitoïdes et de prédateurs généralistes de la faune du sol ont été étudiés en conditions naturelles, notamment par rapport à ceux procurés par la végétation spontanée (**Partie II**).

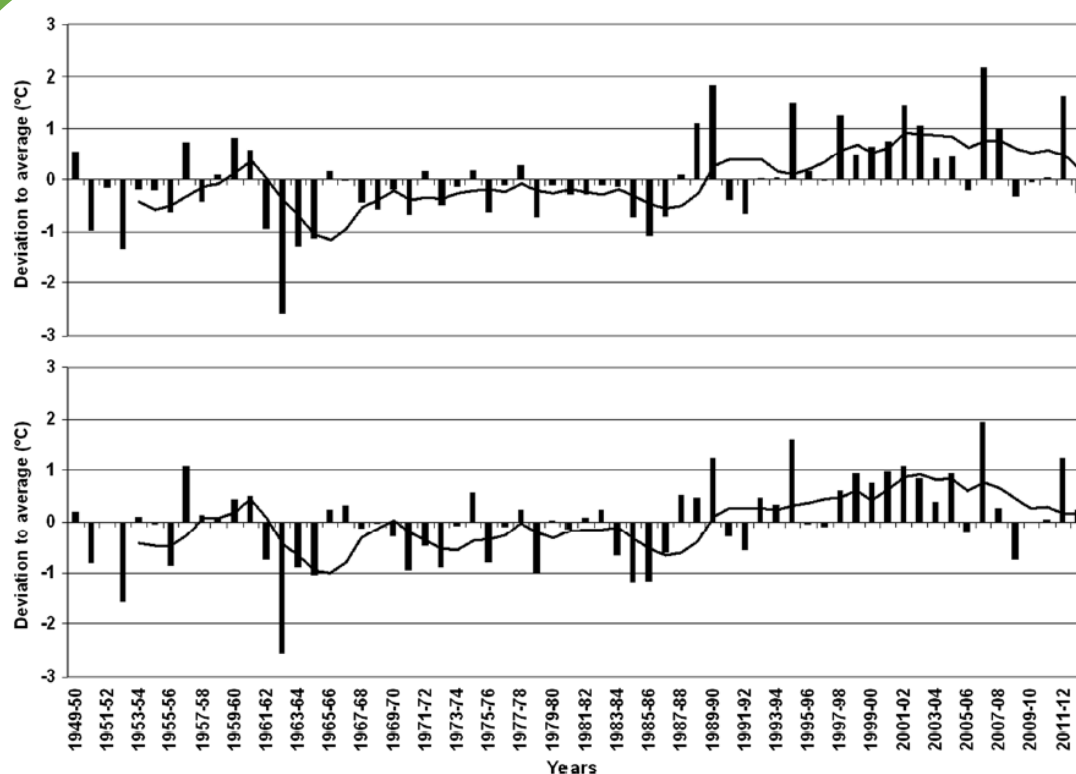


Figure 7. Moyennes hautes (en haut) et basses (en bas) de températures pour la période Octobre – Mars de 1949 à 2013, enregistrées à la station de Dinard Pleurtuit, Ouest de la France. Les déviations de température aux moyennes de long terme (haute : 10.9°C ; basse : 4.8°C) sont représentées par les barres, et celles à la moyenne des cinq années précédant une date donnée par la courbe. D'après Andrade et al., (2016).

Partie I : Acquisition et allocation de ressources par les insectes parasitoïdes sur les espèces de plantes à fleurs cultivées.

Une première partie de la thèse concerne des études en laboratoire sur l'intérêt du nectar de plantes à fleurs cultivées, en hiver, sur les parasitoïdes des pucerons des céréales, du genre *Aphidius* qui dominent les communautés de parasitoïdes dans la zone d'étude (Andrade et al., 2016, Tougeron, Damien et al., **Annexe 2**). Ces parasitoïdes ne se nourrissent pas sur leur hôte (Godfray, 1994; Starý, 1974) et le miellat émis par les pucerons des céréales n'est pas de très bonne qualité énergétique (Hogervorst et al., 2007; Tena et al., 2018; Vollhardt et al., 2010b). Ces parasitoïdes sont donc confrontés au choix entre favoriser leur fitness immédiate en pondant dans leurs hôtes ou favoriser leur fitness future en sortant du champ de céréales pour s'alimenter dans la bande fleurie ou dans les couverts hivernaux. L'étude de ces choix fera l'objet du **second chapitre** de cette thèse avec l'utilisation de l'espèce de parasitoïde *Aphidius rhopalosiphi*, souvent dominante dans la communauté hivernale de parasitoïdes.

Lorsque la décision est prise de favoriser la nutrition, la ressource obtenue doit ainsi permettre aux organismes ciblés d'augmenter leur fitness. La qualité de la ressource acquise pourrait modifier les compromis physiologiques entre les traits d'histoires de vie impliqués dans les différentes fonctions de l'organisme telles que la survie ou la reproduction. Les insectes parasitoïdes sont ainsi capables d'augmenter leur fitness par la consommation de ressources sucrées comme le nectar. Les effets bénéfiques de la consommation de nectar ont pu être mis en évidence sur de nombreux traits d'histoire de vie (Balzan et Wäckers, 2013; Russell, 2015), ainsi que les effets relatifs à la qualité et à la composition identifiés (Tompkins et al., 2010; Vattala et al., 2006). Cependant les effets de la qualité des nectars sur les compromis physiologiques entre la survie et les syndromes de traits liés à la reproduction restent moins connus. C'est pourquoi dans un troisième chapitre, l'intérêt a été porté sur la conséquence de la consommation de nectar de fleurs cultivées, aux proportions en carbohydrates variables, sur la survie et les traits d'histoire de vie liés à la reproduction chez le parasitoïde *Aphidius rhopalosiphi* (**Chapitre 3**).

Partie II : Interactions des ennemis naturels avec les habitats semi-naturels durant la saison hivernale

La seconde partie de la thèse a porté sur des expériences en conditions naturelles, dans des champs de céréales comportant une ressource en fleurs à proximité immédiate. Les

communautés de pucerons et de leurs ennemis naturels (agents de bio-contrôle) ont été suivies pendant trois années de terrain consécutives (trois hivers, de la mi-décembre à début mars).

Dans un premier temps l'intérêt s'est porté sur la nouvelle possibilité de floraison des couverts hivernaux afin d'évaluer les conséquences de cette floraison sur le service de contrôle biologique par les insectes parasitoïdes dans les monocultures adjacentes de céréales. En effet, comme introduit précédemment, la présence de plantes à fleurs pourrait être favorable à la fitness des insectes parasitoïdes qui connaissent une activité accrue durant cette saison (Andrade *et al.*, 2016 ; Tougeron, Damien *et al.*, **Annexe 2**). Dans le **chapitre 4**, nous avons étudié si la floraison de ces couverts modifiait la structure du système trophique pucerons-parasitoïdes et permettait une augmentation du taux de parasitisme des pucerons dans les surfaces de cultures proches, en comparaison aux surfaces proches des végétations herbeuses spontanées.

Dans ce contexte hivernal, les données observées sur le système pucerons-parasitoïdes laissent supposer un changement de phénologie pouvant permettre de considérer que la lutte biologique par conservation dans les régions aux climats tempérés ne doit plus seulement faire l'objet de travaux centrés sur la saison de végétation, mais bien sur la continuité entre les saisons (Gurr *et al.*, 2017). Cependant, très peu d'études se sont intéressées à la saison hivernale, et les données sur l'état et l'évolution potentielle d'autres catégories d'agents de bio-contrôle que les parasitoïdes sont rares. Par exemple, concernant les prédateurs généralistes de la faune du sol, ils sont majoritairement considérés comme passant l'hiver en hibernant ou en diapause au sein des habitats périphériques des monocultures (Collins *et al.*, 2003; Frank *et* Reichhart, 2004; Thomas *et al.*, 1992; Woodcock *et al.*, 2005) mais la structure des communautés actives reste peu documentée. Cependant, une augmentation de leur activité avec les températures est prédite (Berthe *et al.*, 2015). Ainsi, de la même manière que cela a été constaté pour les insectes parasitoïdes, ces derniers pourraient connaître un maintien de leur activité durant la période hivernale (et donc une absence de diapause) (Jaskula *et* Soszyńska-Maj, 2011), ou par des modifications à venir de leur cycle de vie telles qu'un nombre plus important de générations par an (Berthe *et al.*, 2015). Auquel cas, ils pourraient bénéficier de la végétation mise en place dans le cadre de la lutte biologique par conservation durant cette période. Il a par exemple été démontré que la hauteur et le recouvrement de la végétation favorisaient la survie des coléoptères (Luff, 1966). Il est donc important de pouvoir caractériser la structure de ces communautés, permettant également de procurer un premier « état des lieux », facilitant l'évaluation des changements futur en réponse aux changements climatiques. C'est pourquoi, dans le **chapitre 5**, l'intérêt a été porté sur la structure des communautés de prédateurs

généralistes de la faune du sol entre les monocultures et deux types d'habitats, les bandes herbeuses spontanées et les bandes fleuries éphémères (ou les couverts hivernaux) mises en place au début de la saison automnale.

Finalement, suite à l'ensemble de ces résultats, une étude synthétique a été réalisée (**chapitre 6**) afin d'établir si la mise en place de bandes fleuries adjacentes aux cultures de céréales favorisait l'ensemble des agents de bio-contrôle (parasitoïdes et prédateurs). Les bandes fleuries ont été composées des espèces de fleurs cultivées (elles comportent plusieurs espèces de fleurs dont les floraisons sont échelonnées sur la période hivernale et dont le nectar est accessible pour les parasitoïdes) et testées sur les compromis physiologiques et comportementaux d'*A. rhopalosiphi* (**chapitres 2 et 3**). De ce fait, les bénéfices du choix des espèces floristiques sur le succès du parasitisme des pucerons dans les cultures adjacentes ont pu être évalués. De plus, la composition du mélange fleuri a permis la création d'habitats aux caractéristiques fonctionnelles différentes de la végétation spontanée des marges herbeuses, permettant de tester si des contrastes pouvaient être observés sur les conditions microclimatiques et donc favoriser le mécanisme de refuge microclimatique pour les prédateurs (Luff, 1966). L'attraction d'hôtes alternatifs potentiels, et la possibilité pour les parasitoïdes d'accéder à un nectar consommable sous ces conditions environnementales ont également été étudiés.

Ce manuscrit s'achève par une discussion générale compilant les principaux résultats obtenus sur le déterminisme de l'acquisition de ressources et l'allocation de ces dernières par les insectes parasitoïdes dans leurs différents traits de vie. Ces résultats seront également intégrés à ceux des études conduites en conditions naturelles sur la situation des parasitoïdes et des prédateurs du sol dans les agroécosystèmes céréaliers durant la période hivernale et de leurs interactions avec cette diversité floristique cultivée (couverts-bandes fleuries semées) et la diversité végétale non cultivée (marge herbeuse spontanées). L'ensemble des résultats obtenus sera finalement discuté en regard de leur complémentarité et de leur continuité potentielle avec les méthodes de lutte biologique par conservation utilisées durant les saisons de végétation.

Chapitre 1 : Présentation de la région d'étude, des dispositifs expérimentaux et des modèles biologiques.

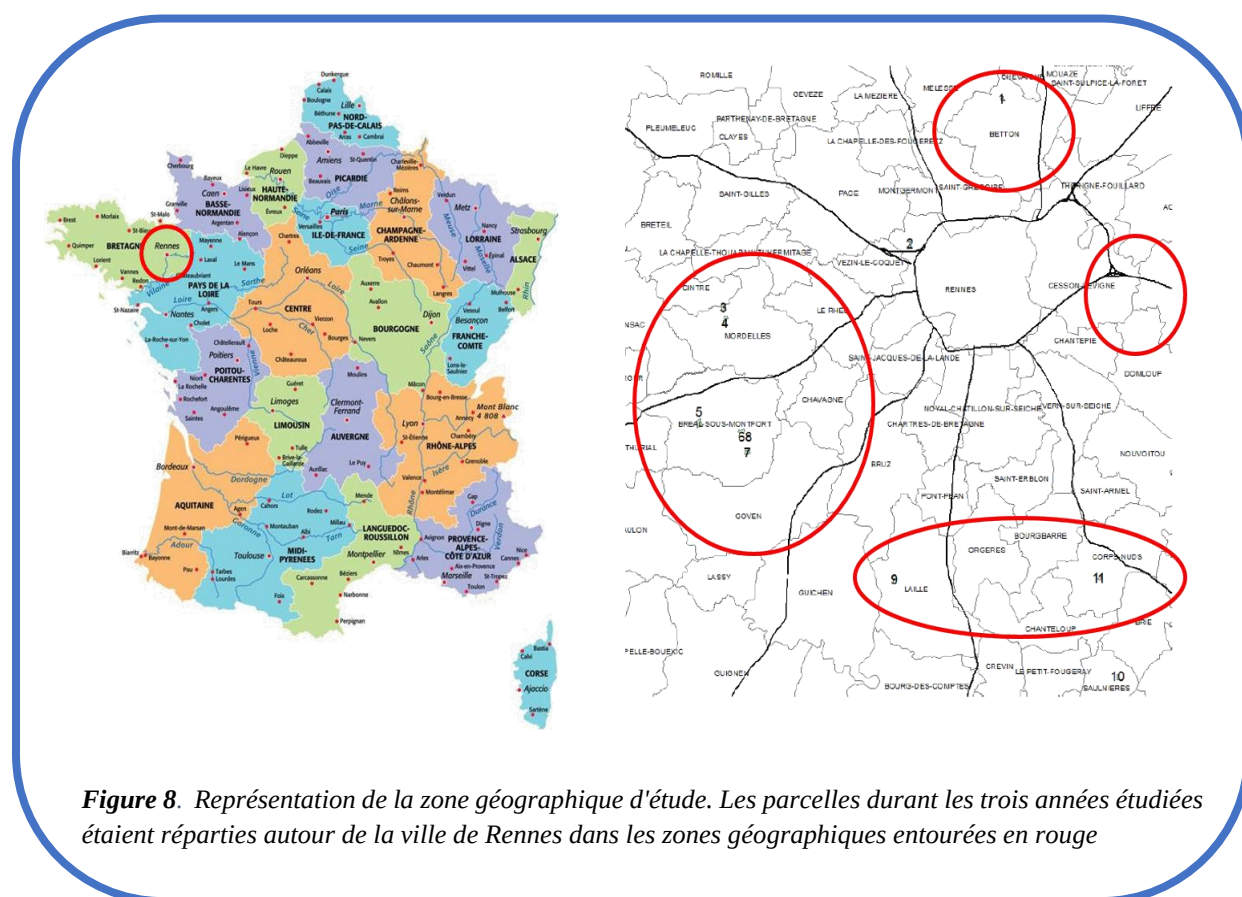
1. La zone d'étude : caractéristiques générales

Les études en conditions naturelles ont été menées dans le département d'Ille-et-Vilaine (35), dans des cultures de céréales (blé tendre d'hiver, *Triticum aestivum*), réparties autour de la ville de Rennes, France (Figure 8). Dans la région Bretagne, les cultures de céréales représentent 573 901 hectares, dont 5.9 % en agriculture biologique. Ce sont les cultures de blé qui représentent la plus forte proportion (51,9%) de grandes cultures de la région avec 297 660 hectares (Chambre d'Agriculture de Bretagne, 2018). Dans ces grandes cultures, un système de polyculture est majoritairement dominant avec une rotation dite « de trois espèces en deux ans » avec la succession d'une culture de blé, d'un couvert végétal et d'une culture de maïs. C'est pourquoi les expérimentations conduites ont été réalisées au sein de ces agrosystèmes qui sont les premiers à subir la perte de biodiversité et qui nécessitent la mise en place de pratiques agro-écologiques du fait des pressions économiques et sociales telles que le plan ECOPHYTO dans lequel s'inscrit le projet de cette thèse. Le climat est de type océanique tempéré (type Cfb de la classification de Köppen, Peel et *al.*, 2007), avec des hivers humides et doux, et des étés relativement secs aux températures modérément chaudes. Les précipitations annuelles moyennes sont de 700mm, et l'ensoleillement de 1850 heures par an en moyenne. Comme illustré dans l'introduction (Figure 7), Le bassin rennais fait face à une augmentation des températures moyennes durant la période hivernale avec également un nombre décroissant d'évènements de gel durant cette période.

2. Les parcelles d'étude

Pour les études expérimentales en conditions naturelles, la participation active d'agriculteurs a été requise. Toutes les expériences se sont faites en concertation avec ces derniers, mais également avec leur participation pour la mise en place des mélanges fleuris décrits ci-après. Du fait du schéma de rotation décrit précédemment, les études successives ont principalement conduit à travailler sur des parcelles différentes d'une année sur l'autre, mais parfois juxtaposées lorsqu'un même site était étudié sur les différentes années. Cependant, du fait de cette variabilité dans l'espace et dans le temps, ainsi que du fait des questions différentes abordées pour chaque étude expérimentale, chaque année a été considérée comme indépendante

et les résultats obtenus font l'objet d'un chapitre. Les parcelles étaient réparties aléatoirement autour de la ville de Rennes afin de maximiser les probabilités d'obtenir des champs infestés de pucerons. L'ensemble des expérimentations de terrain ont été conduites durant la période hivernale de décembre à mars sur des cultures de blé d'hiver (*Triticum aestivum*) semées durant l'automne (entre octobre et novembre). Les expérimentations ont été conduites à la fois dans des parcelles en agriculture conventionnelle et en agriculture biologique. Dans les systèmes conventionnels, les bandes fleuries ont été implantées à la place d'une surface du couvert hivernal de parcelles adjacentes à la parcelle de blé. Dans les systèmes biologiques, du fait de l'absence des systèmes de rotation, les bandes fleuries étaient mises en place au sein même de la parcelle de blé (sacrifice d'une surface de 500 à 1000 m² de blé selon les parcelles). La première année 2015-2016 (**chapitre 4**) l'expérience a été conduite uniquement dans les parcelles de blé en agriculture conventionnelle à proximité immédiate des couverts hivernaux de moutarde. Pour les hivers 2016-2017 et 2017-2018 (**chapitre 5 et 6**), les expériences ont été conduites en cultures conventionnelles et biologique comme décrit précédemment. Les parcelles sélectionnées étaient toutes situées dans un contexte de grandes cultures, avec une proportion homogène et aléatoire d'habitats semi naturels à l'échelle du paysage environnant, représentatif de l'occupation des terres dans la zone d'étude.



L'étude sur l'effet des couverts durant l'hiver 2015-2016 (**chapitre 4**) s'est déroulée sur six cultures de blé d'hiver adjacentes à des couverts hivernaux purs, composés de moutarde blanche (*Synapis alba*) et l'ensemble des cultures étaient en agriculture conventionnelle. L'étude des communautés des prédateurs du sol (**chapitre 5**) s'est déroulée durant l'hiver 2016-2017 sur 11 parcelles, dont sept étaient en agriculture conventionnelle et quatre en agriculture biologique. Enfin, pour la dernière année (hiver 2017-2018) (**chapitre 6**), quatorze parcelles ont été sélectionnées, la moitié en agriculture conventionnelle et l'autre en agriculture biologique. Pour toutes les années, les cultures en conventionnel suivaient le mode d'exploitation décrit précédemment (système de rotation à trois espèces), alors que celles en agriculture biologique possédaient chacune un mode de gestion et des antécédents qui leur étaient propres. La sélection de champs dans les deux types d'agriculture avait pour objectif d'inclure ce contraste dans les études conduites. En Bretagne, l'utilisation de produits phytosanitaires dans les champs de céréales en agriculture conventionnelle est réduite, et se limite le plus souvent à l'utilisation de semences enrobées d'insecticides, pouvant néanmoins conduire à des différences dans l'aboutissement des méthodes de lutte biologique par conservation. Il faut aussi noter que le blé est semé en moyenne une quinzaine de jours plus tôt en agriculture conventionnelle qu'en agriculture biologique.

3. Dispositif expérimental

L'étude des effets de la floraison des couverts hivernaux (**chapitre 4**) n'a pas nécessité la mise en place de dispositif particulier mis à part la méthode d'échantillonnage pour le système pucerons-parasitoïdes décrite ci-après et l'accord des agriculteurs pour réaliser des observations dans leurs champs. L'étude de la structure des communautés de prédateurs du sol entre les cultures et les habitats semi-naturels testés (Bandes fleuries semées ou bandes herbeuses spontanées, **chapitre 5**) et enfin l'étude des mécanismes impliqués dans la promotion des deux guildes de prédateurs du sol et de parasitoïdes par ces mêmes habitats (**chapitre 6**) ont donc nécessité la mise en place de bandes fleuries éphémères dans les cultures étudiées. Les bandes fleuries étaient mises en place par les agriculteurs partenaires de la fin août à la fin septembre selon leur disponibilité. Les bandes mises en place avaient une superficie moyenne de 500 à 1000 m² sous forme de bande de 3 à 6m de large et de 150 à 200m de long selon les parcelles et la volonté des agriculteurs partenaires. Afin d'évaluer les bénéfices de ces aménagements à l'échelle des parcelles ciblées, les comparaisons ont été faites par rapport aux effets des bandes de végétation spontanées en marge des cultures. Ces bandes herbeuses durant la saison hivernale sont principalement composées de végétaux de la famille des Poacées et durant les

hivers 2016-2017 et 2017-2018 aucune espèce de plante fleurie en hiver n'a été observée dans ces habitats. Un inventaire botanique de cette végétation spontanée a d'ailleurs été réalisé au cours de la dernière étude durant l'hiver 2017-2018. Durant les hivers 2016-2017 et 2017-2018, des capteurs météorologiques (sondes Tinytag (TGP 4500) sous un abri météo Stevenson (ACS 5050)) ont également été disposés au sein des parcelles. En 2016-2017, (**chapitre 5**), ces capteurs ont été placés dans la culture à l'interface avec chacun des deux habitats (bandes fleuries semées et bandes herbeuses spontanées) afin d'obtenir les conditions climatiques locales précises. Durant l'hiver 2017-2018 (**chapitre 6**), ces mêmes capteurs ont été utilisés afin de comparer les conditions microclimatiques entre les habitats semi naturels et la culture. Dans un nombre réduit de parcelles (11 sur 14), trois capteurs ont ainsi été répartis au sein de la bande fleurie, de la culture et de la bande herbeuse pour effectuer les comparaisons et tester les différences de microclimat.

Durant les deux derniers hivers, les graines utilisées pour la mise en place des bandes fleuries ont été fournies par la société SARL Pinault, partenaire du projet et fournisseur de semences de blé biologique à de nombreux agriculteurs autour de Rennes. Le choix des espèces de fleurs a été réalisé suite à une analyse de la bibliographie sur l'ensemble des espèces de fleurs testées expérimentalement pour leur bénéfice sur les traits d'histoire de vie des insectes parasitoïdes (**Annexe 1**), susceptibles d'être acceptées par les agriculteurs partenaires (non salissantes pour la culture de céréales), qui peuvent potentiellement fleurir entre octobre et mars en région Bretagne si elles sont plantées en août-septembre, et qui sont peu coûteuses. Enfin, les caractéristiques végétatives des espèces sélectionnées ont également été considérées afin que les bandes fleuries puissent résulter en des habitats aux caractéristique microclimatiques plus favorables que celles procurées par les bandes herbeuses de végétation spontanée. Durant l'hiver 2016-2017 (**chapitre 5**) le mélange était composé de quatre espèces de fleurs, la moutarde blanche (*Synapis alba*, var Signal), le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*, var Kora), le bleuet (*Centaurea cyanus*) et la féverole (*Vicia faba*), de deux variétés différentes (Fabelle féverole de printemps et Irena féverole d'hiver). Les densités du mélange semé étaient de 55 grains.m⁻² pour la moutarde, 34 grains.m⁻² pour le sarrasin, 5 grains.m⁻² pour le bleuet et de 7 grains.m⁻² pour chacune des variétés de féverole. Le dernier hiver (2017-2018, **chapitre 6**), le mélange était similaire au premier, avec néanmoins l'absence de bleuet du fait de l'absence de croissance et de floraison durant la période étudiée, constaté la première année, et l'ajout d'une seconde variété de sarrasin (*Fagopyrum esculentum*, var La Harpe) pour augmenter la période

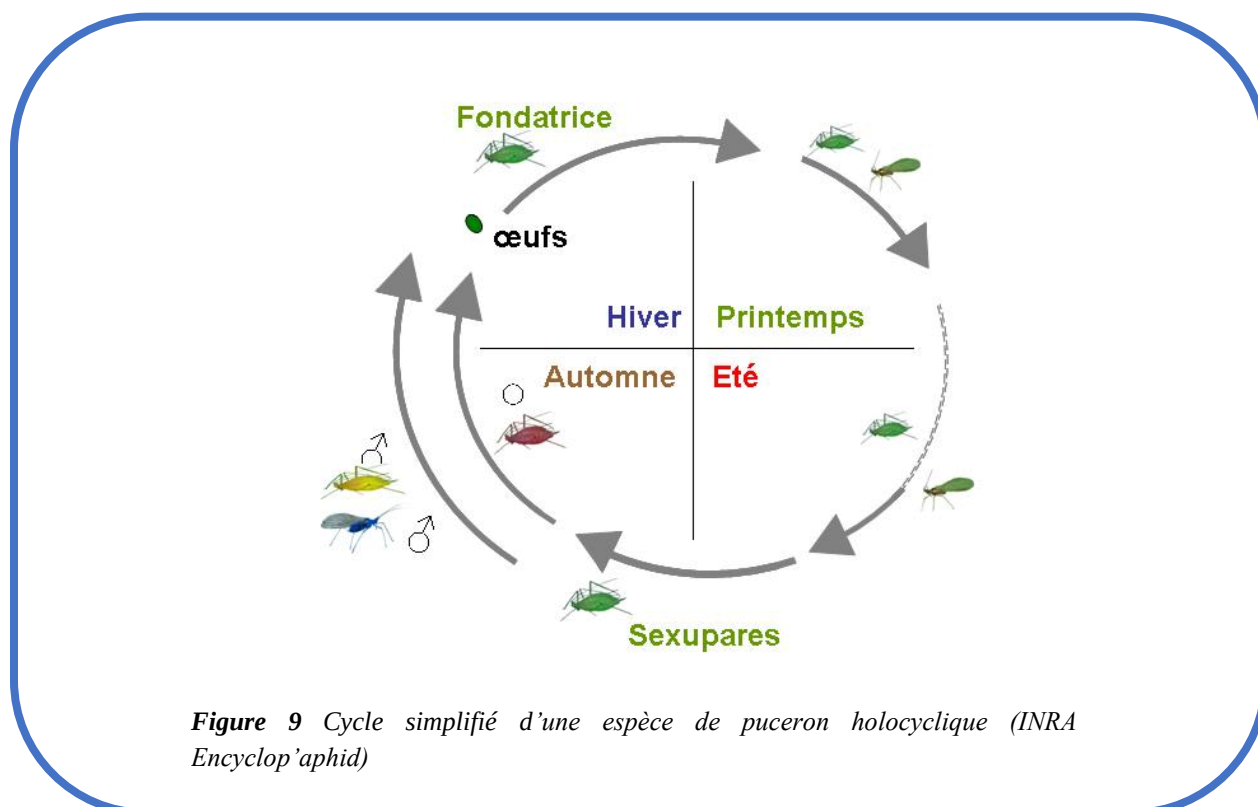
de floraison de cette espèce, avec des proportions identiques que celles dans le mélange décrit précédemment.

4. Les arthropodes suivis

4.1. Les ravageurs des céréales

4.1.1. Les pucerons

Les pucerons sont des insectes de type piqueur-suceur, se nourrissant par l'insertion de leur stylet dans la plante pour consommer la sève produite par cette dernière. En Europe de l'ouest, trois espèces sont principalement retrouvées dans les cultures de blé : *Sitobion avenae* Fabricius, *Metopolophium dirhodum* Walker et *Rhopalosiphum padi* Linné (Dedryver, 1987; Krespi, 1990). Leur cycle de vie est soit composé d'une alternance de phases sexuée et asexuée (holocyclie), soit strictement parthénogénétique (anholocyclie). Dans les régions au climat tempéré, les espèces étaient connues pour avoir une phase de vie sexuée ovipare, leurs œufs passant la saison hivernale au stade de diapause alternant avec une phase de reproduction parthénogénétique durant les saisons printemps et été (Figure 9). Cependant, la reproduction parthénogénétique et leur activité sont maintenant possibles tout au long des saisons (Andrade et al., 2016, 2015; van Baaren et al., 2010).



Il existe deux types de morphes chez les espèces de pucerons, les ailés et les aptères, qui se déterminent de manière épigénétique, selon l'influence de facteurs environnementaux (Braendle et *al.*, 2006). La colonisation des blés d'hiver par les individus ailés se fait de manière aléatoire par les « chutes » de pucerons transportés de régions voisines plus ou moins distantes, ou des habitats voisins dans l'environnement des cultures, par des phénomènes de convection ou de dispersion active (Elton, 1925; Holmes, 1988; Walters et Dixon, 1982). Une fois dans les parcelles, les individus produisent leurs larves sur les plantules de blé d'hiver, formant de nouvelles colonies (*i.e.* agrégation d'individus) dans les cultures et dont l'augmentation durant la période hivernale est susceptible de favoriser les évènements de pullulation au printemps suivant (Honek et *al.*, 2017; Plantegenest et *al.*, 2001).

4.1.2. Les limaces

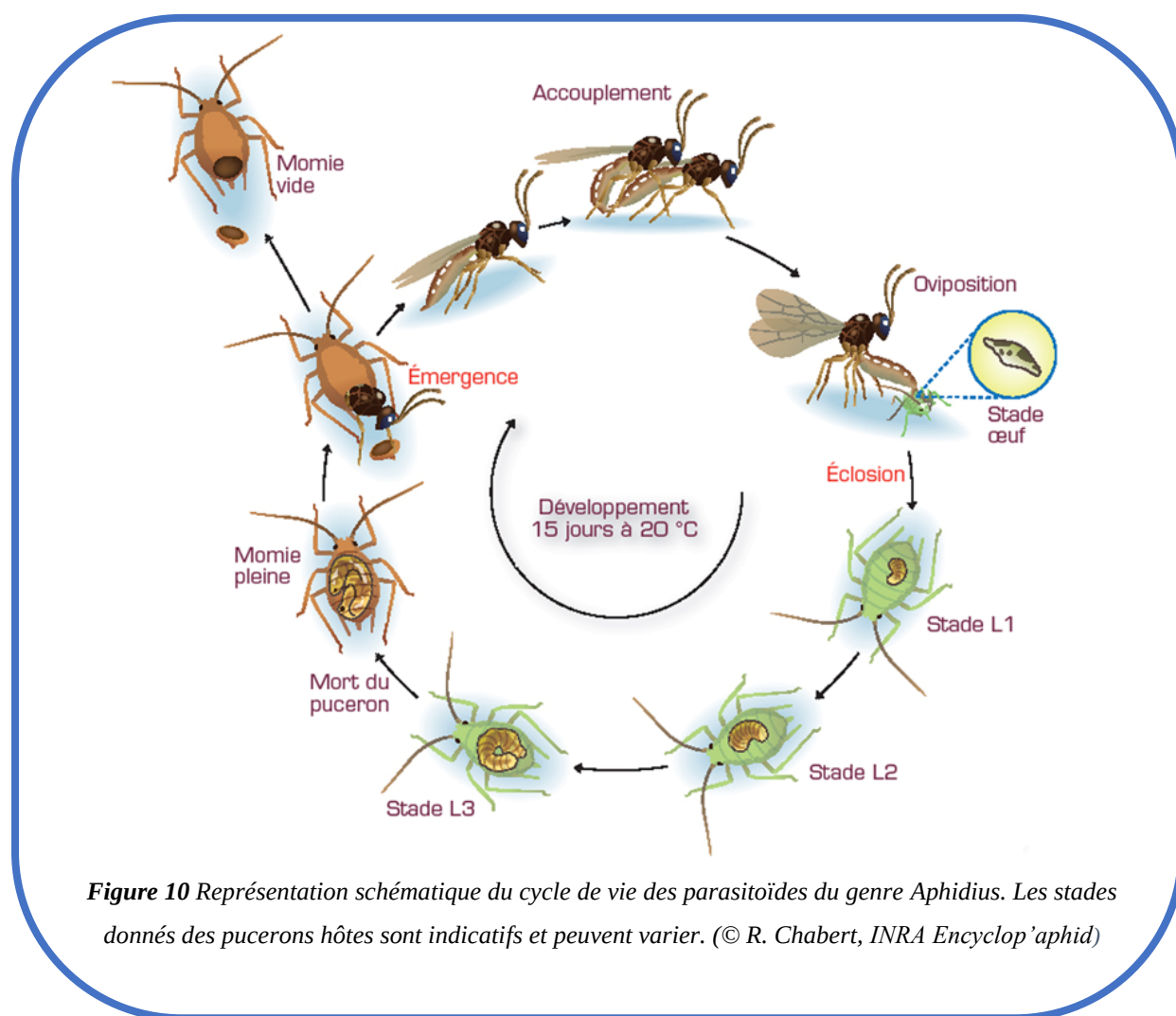
Dans l'étude réalisée durant l'hiver 2017-2018, une attention a également été portée sur une autre catégorie de ravageurs que sont les limaces (Gastéropodes). Ces organismes sont également considérés comme nuisibles dans les cultures et leur développement durant la saison hivernale devrait s'accroître suite au réchauffement climatique (Chabert et *al.*, 2018). Les limaces sont également sensibles et favorisées par la présence d'habitats semi naturels (Frank, 1998). Du fait de l'interdiction de certains pesticides dans les cultures (législation européenne 2002/478/CE, 2008/941/CE), leur développement pourrait également augmenter. De ce fait, durant l'hiver 2017-2018, un échantillonnage au sein des cultures et des habitats semi-naturels a été réalisé afin de pouvoir procurer des premiers éléments de réponse quant à leur situation et déterminer si la mise en place de bandes fleuries ne constituait pas un aménagement favorable à leur présence par rapport aux bandes herbeuses spontanées.

4.2. Les agents de bio-contrôle (*i.e.* ennemis naturels des ravageurs des céréales)

4.2.1. Les parasitoïdes

Les parasitoïdes étudiés sont des arthropodes hyménoptères. Ces insectes sont holométaboles avec une phase de développement larvaire sur (*i.e.* ectoparasitoïdes) ou dans un organisme hôte (endoparasitoïdes). Dans les cultures de blé de l'ouest de la France durant la période hivernale, les communautés de parasitoïdes des pucerons sont principalement dominées par des espèces du genre *Aphidius* (Andrade et *al.*, 2016; Krespi et *al.*, 1997; Tougeron, Damien et *al.*, **Annexe 2**). Les trente dernières années, les hivers étaient dominés par deux espèces :

Aphidius matricariae Haliday et *Aphidius rhopalosiphi* Stefani-Perez. Cependant les études récentes durant cette saison ont permis de mettre en évidence que deux autres espèces, *Aphidius ervi* Haliday et *Aphidius avenae* Haliday, étaient maintenant également actives durant cette saison hivernale (Andrade et al., 2016, Tougeron, Damien et al., **Annexe 2**). Ces espèces sont toutes des endoparasitoïdes de pucerons, koïnobiontes, solitaires, à la gamme d'espèces d'hôtes cependant variable et plus ou moins large (Krespi, 1990; Le Lann, 2009; Rabasse et al., 1983). A l'éclosion, la larve se nourrit du puceron tout en le maintenant en vie jusqu'à la fin de son développement. Les parasitoïdes tissent alors un cocon à la mort de leur hôte duquel il ne subsiste que la cuticule (appelée alors momie). Lorsque les adultes émergent, le cycle recommence (Figure 10).



Les parasitoïdes étant des organismes haplo-diploïdes, la fécondation permet aux femelles de produire des descendants mâles et femelles alors que les femelles vierges ne

produisent que des mâles. De ce fait comme le prédit la théorie de compétition locale pour la reproduction, le sexe ratio tend à être biaisé vers les femelles dans les populations naturelles (Fauvergue et *al.*, 1999; Werren, 1980). Les différentes espèces d'*Aphidius* sont proches phylogénétiquement, et la détermination se fait par des critères morphologiques tels que le nombre d'articles antennaires ou la striation latérale du premier tergite (*i.e* pétiole). Il existe également au sein de chaque espèce un dimorphisme sexuel avec chez les femelles, un nombre réduit d'articles antennaires, l'extrémité de l'abdomen pointue du fait de leur ovipositeur et une taille plus importante (Starý, 1974; Tougeron, 2017). Marginalement, deux autres espèces de parasitoïdes ont également pu être observées, *Ephedrus plagiator* Nees et *Praon volucre* Haliday, et leur biologie est similaire aux espèces du genre *Aphidius* précédemment décrite.

4.2.2. Les prédateurs du sol

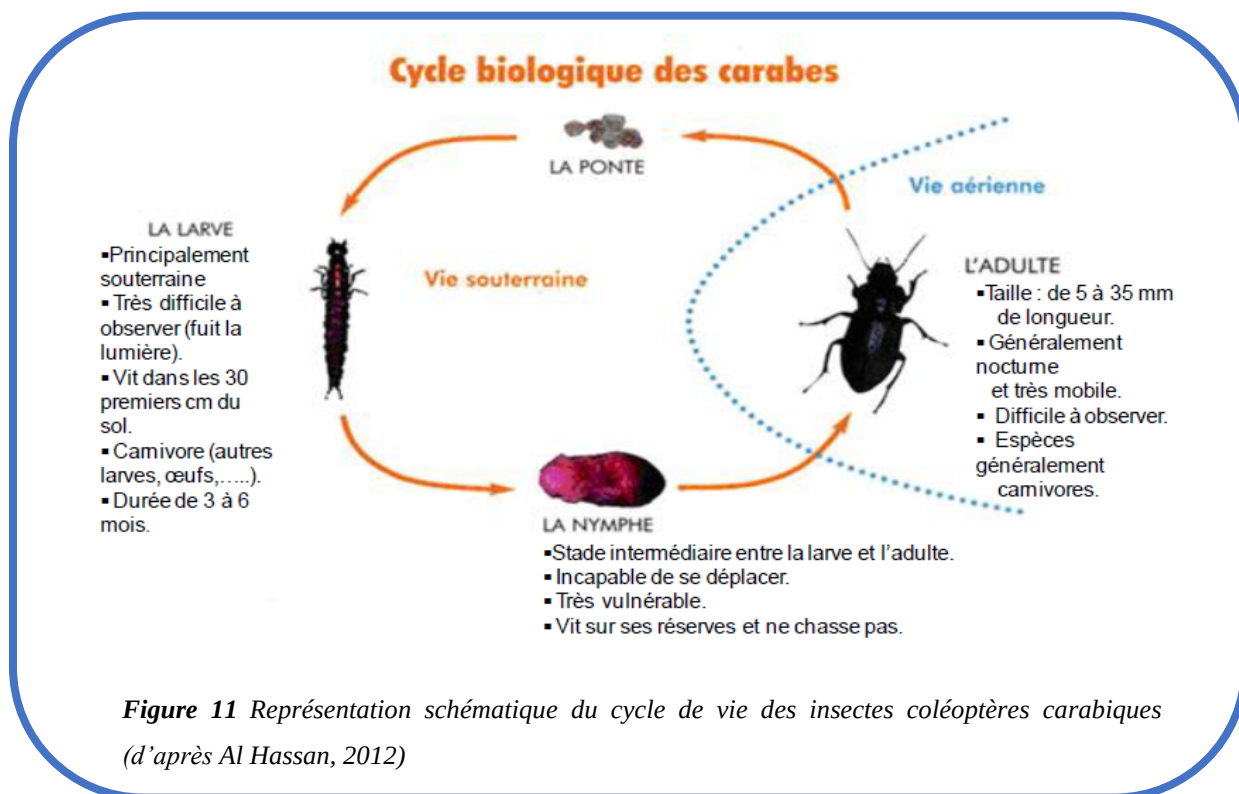
Trois catégories de prédateurs généraliste de la faune du sol ont pu être mises en évidence comme étant actives et ont suscité l'intérêt des travaux menés: deux catégories d'arthropodes coléoptères : les carabes et les staphylins, et les araignées (Arachnides). Du fait de la complexité d'identification des Staphylinidae, seul les coléoptères carabiques ont été identifiés à l'espèce, ainsi que les araignées pour la saison 2016-2017.

Les carabes représentent un groupe d'arthropodes très diversifié, aux modes de vie et d'alimentation très variés. Cependant, de la même manière que les paysages agricoles se sont homogénéisés, les communautés de carabes le sont également avec une dominance d'espèces assez semblables dans les champs cultivés en Europe (Thiele, 2012). Les adultes et les larves ont tendance à avoir une vie nocturne et à se dissimuler sous tous les types de support durant la journée. Une majorité d'espèces est considérée comme omnivore, avec une tendance légèrement plus marquée à la consommation d'autres arthropodes et de mollusques chez les larves. Cependant, leur abondance et leur généralisme en font des organismes reconnus comme participant activement au contrôle biologique d'arthropodes ravageurs ou de gastéropodes avec de nombreuses espèces exerçant notamment une pression sur les populations de pucerons (Bilde et Toft, 1997; Schmidt et *al.*, 2003).

Les carabes sont également des insectes holométaboles. Les œufs sont pondus par les femelles dans des endroits sélectionnés du sol et capables de les protéger des facteurs abiotiques (Lövei et Sunderland, 1996). Suite à l'éclosion, les larves sont mobiles et subissent trois stades de développement avant de se transformer en pupes dans le sol (Figure 11). L'ensemble du cycle se fait en un an avec cependant des périodes de diapause pouvant s'allonger dans le temps,

notamment sous l'influence de la ressource disponible dans leur environnement (Thiele, 2012). Du fait de l'intérêt porté à la saison hivernale dans les travaux conduits, il est intéressant de distinguer deux catégories existantes de carabes selon leur cycle de vie. En effet, il peut être distingué les « reproducteurs de printemps » qui hibernent ou se mettent en diapause au stade adulte pendant l'hiver pour se reproduire durant la période printemps-été et les « reproducteurs d'automne » qui hibernent au stade larvaire et qui deviennent adultes la saison suivante (Hagen, 1999). Les individus hibernant au stade adulte devraient notamment être les premiers à avoir leur phénologie affectée par les changements climatiques. L'hibernation et la diapause se font majoritairement par enfouissement dans le sol, et ce notamment, dans les habitats semi-naturels voisins des terres cultivées (Collins *et al.*, 2003; Frank et Reichhart, 2004; Thomas *et al.*, 1992). La composition et la structure des communautés présentes durant les périodes printemps-été dans les grandes cultures sont également assez bien documentées dans la région d'étude (Al Hassan, 2012; Bertrand *et al.*, 2016b), mais à l'inverse, aucune donnée n'est disponible sur les espèces présentes et leur structuration entre les cultures et les habitats semi-naturels durant la saison hivernale.

Les staphylins constituent un groupe de coléoptères tout aussi diversifié que celui des carabes. Ils se distinguent avant tout de ces derniers du fait de leur différenciation morphologique, mais partagent de nombreuses caractéristiques biologiques et écologiques pour les communautés présentes dans les agroécosystèmes (cycle de vie, régimes alimentaires, habitats). Ils sont d'ailleurs généralement associés à la faune carabique dans les études et ont une contribution similaire sur service de contrôle biologique et des réponses similaires aux méthodes de lutte biologique par conservation (Balog *et al.*, 2009; Eyre *et al.*, 2016; Frank *et Reichhart*, 2004; Martins da Silva *et al.*, 2017). C'est pour cela que dans les travaux conduits, bien que la structure de leur communauté soit moins précise du fait de l'absence d'identification au niveau de l'espèce, leur activité et leurs mouvements entre la culture et les habitats naturels durant la saison hivernale ont été analysées afin de procurer des premiers éléments quant à leur écologie durant cette saison.



Les araignées constituent une catégorie d'organismes également très diversifiée dans leur biologie et leur mode de reproduction. Cependant, leur statut de prédateur généraliste en font des agents de bio-contrôle non négligeables dans la régulation des niveaux trophiques inférieurs et des organismes nuisibles, et notamment des pucerons (Birkhofer *et al.*, 2008; Boreau de Roince *et al.*, 2013). Dans les grandes cultures, elles se retrouvent comme les catégories précédentes dans les habitats semi-naturels proches des cultures (Schmidt *et Tschardt*, 2005; Schmidt-Entling *et Döbeli*, 2009), et leur diversité est affectée de la même manière que celle des autres taxons présentés précédemment par les modifications actuelles des paysages agricoles et des méthodes de cultures (Öberg, 2007; Schmidt *et al.*, 2007; Weibull *et al.*, 2003). Dans le cadre des études menées dans cette thèse, du fait de la méthode d'échantillonnage utilisée, l'activité et la réponse à la diversification en habitats des araignées concerne principalement les espèces dites « traçantes » (*i.e* se déplaçant et chassant au sol). Cependant, il est à remarquer que certaines espèces peuvent également être rencontrées ponctuellement de part un mode de dispersion par « ballooning » (*i.e* en planant grâce à un fil de soie ; Weyman, 1993). De plus, l'activité hivernale dans certains systèmes a pu être démontrée, leur attribuant un rôle important dans les régulations « précoces » des populations de ravageurs en début de saison de végétation (Pekár *et al.*, 2015). Cependant la structure de leur communauté et leur activité au sein des cultures et des habitats semi-naturels dans les grandes cultures céréalières

de l'ouest de la France restent elles aussi peu documentées durant la saison hivernale (pour la saison favorable, voir Djoudi et *al.*, 2018).

5. Elevages et cultures pour les expérimentations en laboratoire

Pour les expérimentations en laboratoire sur l'étude des compromis physiologiques et comportementaux, les expérimentations ont été conduites en utilisant le puceron *M. dirhodum* comme espèce de puceron hôte et *A. rhopalosiphi* comme espèce de parasitoïde qui s'est avérée être l'espèce dominante de la communauté de parasitoïdes dans les cultures de blé durant la saison hivernale (Andrade et *al.*, 2016; **chapitre 3**, Tougeron, Damien et *al.*, **Annexe 2**). Les colonies de *M. dirhodum* provenaient d'échantillonnages effectués durant l'hiver 2014 dans des cultures de blé d'hiver situées autour de Rennes, France. Les colonies ont été maintenues sur des plants de blé tendre (*Triticum aestivum*) semés sur un support nutritif (terreau biologique). Les colonies ont été maintenues dans des cages de plexiglas (50×50×50 cm) en conditions contrôlées dans des chambres climatiques (20 ± 1 °C; 70 ± 20% H et 16L:8D) durant les trois années du projet.

Les individus d'*Aphidius rhopalosiphi* utilisés dans les expérimentations étaient issus de colonies élevées au laboratoire et formées à partir d'individus prélevés sur le terrain durant l'hiver 2015 dans des cultures de blé d'hiver autour de Rennes (Pacé, France) et complétées chaque année par des individus issus des échantillonnages de terrain. Les colonies de parasitoïdes étaient élevées sur les colonies de pucerons de *M. dirhodum* décrites précédemment, également dans les mêmes conditions : cages (50×50×50 cm) et en chambres climatiques (20 ± 1 °C; 70 ± 20% H et 16L:8D).

Les espèces de fleurs utilisées dans les différentes expériences sont la moutarde (*Synapis alba*), le bleuet (*Centaurea cyanus*) et le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*), et sont donc les mêmes que celles utilisées dans la mise en place des bandes fleuries pour les expérimentations de terrain (graines biologiques fournies par la SARL Pinault). Les graines étaient semées dans des plateaux de 20 x 15 x 5 cm dans du terreau biologique et placées en conditions contrôlées (20 ± 1 °C; 80 ± 10% H et 16L:8D). Après deux semaines, les plantules étaient repotées individuellement dans des pots de 7 x 7 x 8 cm et remises dans les mêmes conditions contrôlées que décrites précédemment. Deux semaines plus tard, les jeunes plants étaient alors repotés dans des pots plus grands (h = 17 cm, Ø = 7 cm) et transférés sous serre où ils étaient laissés jusqu'à la floraison et leur utilisation dans les différentes expérimentations tel que décrit dans les **chapitres 2 et 3**.

6. Méthode d'échantillonnage

6.1. Le système pucerons-parasitoïdes

Pour les trois années, la méthode d'échantillonnage est restée la même. Cependant durant l'hiver 2016-2017 (**chapitre 5**), les populations, tant de pucerons que de parasitoïdes, ont été si faibles que les données n'ont pas pu être analysées. Une méthode d'échantillonnage standard et exhaustive a été mise en place. Cette dernière consistait en un échantillonnage exhaustif sur deux surfaces de 15m² au sein des cultures de céréales, déterminées de manière aléatoire pour chaque date d'échantillonnage, mais toujours adjacente à chacun des deux habitats semi-naturels étudiés (bande fleurie éphémère et bande herbeuse spontanée). Le choix du début de chaque surface de 15m² se faisait suite à la découverte d'un premier puceron. Une fois le premier individu échantillonné et la surface de 15 m² déterminée, toutes les plantules de blé présentes dans la surface étaient minutieusement observées, et les pucerons parasités (*i.e.* momies, cf cycle modèles biologiques) ou non parasités étaient prélevés (Figure 12).

Les pucerons prélevés sur une surface donnée (*i.e.* proche de la bande fleurie ou proche de la bande herbeuse), par site et par date une fois ramenés au laboratoire étaient séparés en deux lots. Les pucerons parasités à l'état de momie étaient isolés dans des capsules de gélatine (L= 3 cm; Ø = 1 cm) et surveillés jusqu'à l'émergence du parasitoïde adulte. Les couples puceron-parasitoïde étaient alors identifiés à l'espèce. Les pucerons échantillonnés vivants étaient identifiés et mis ensembles (pour une même surface par date et par champ) dans des tubes (L = 22 cm; Ø = 4.5 cm) sur des plantules de blé et élevés en conditions contrôlées pendant deux semaines (20 ± 1 °C; 50 ± 10% H et 16L:8D) afin de déterminer la proportion restante d'individus parasités mais non transformés. Les pucerons parasités (momies) étaient alors isolés de la même manière que décrit précédemment jusqu'à l'émergence des parasitoïdes et de leur identification. Les momies desquelles aucun parasitoïde n'émergeait au bout de deux semaines ont été conservées durant plusieurs mois et régulièrement surveillées pour le cas où elles auraient contenu un parasitoïde en diapause. Les pucerons toujours vivants au bout de deux semaines ont été considérés comme étant non parasités. Les échantillonnages ont été réalisés pour chaque mois de décembre, janvier et février les hivers 2015-2016 (**Chapitre 4**) et 2016-2017, et toutes les 3 semaines de fin décembre à mi-mars l'hiver 2017-2018 (**Chapitre 6**). Cette méthode a permis de pouvoir calculer un taux de parasitisme « représentatif » du parasitisme dans les surfaces échantillonnées proches des différents habitats semi-naturels, de même que l'obtention des densités et des taux de parasitisme standards et comparables.

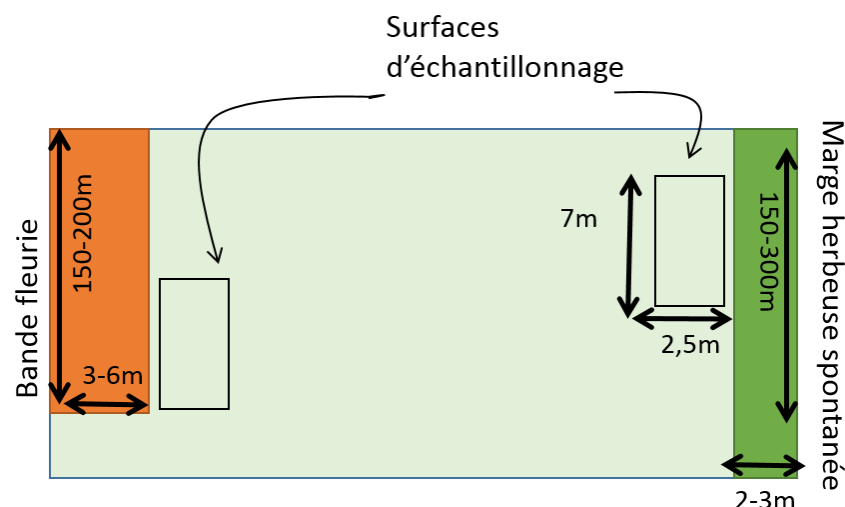


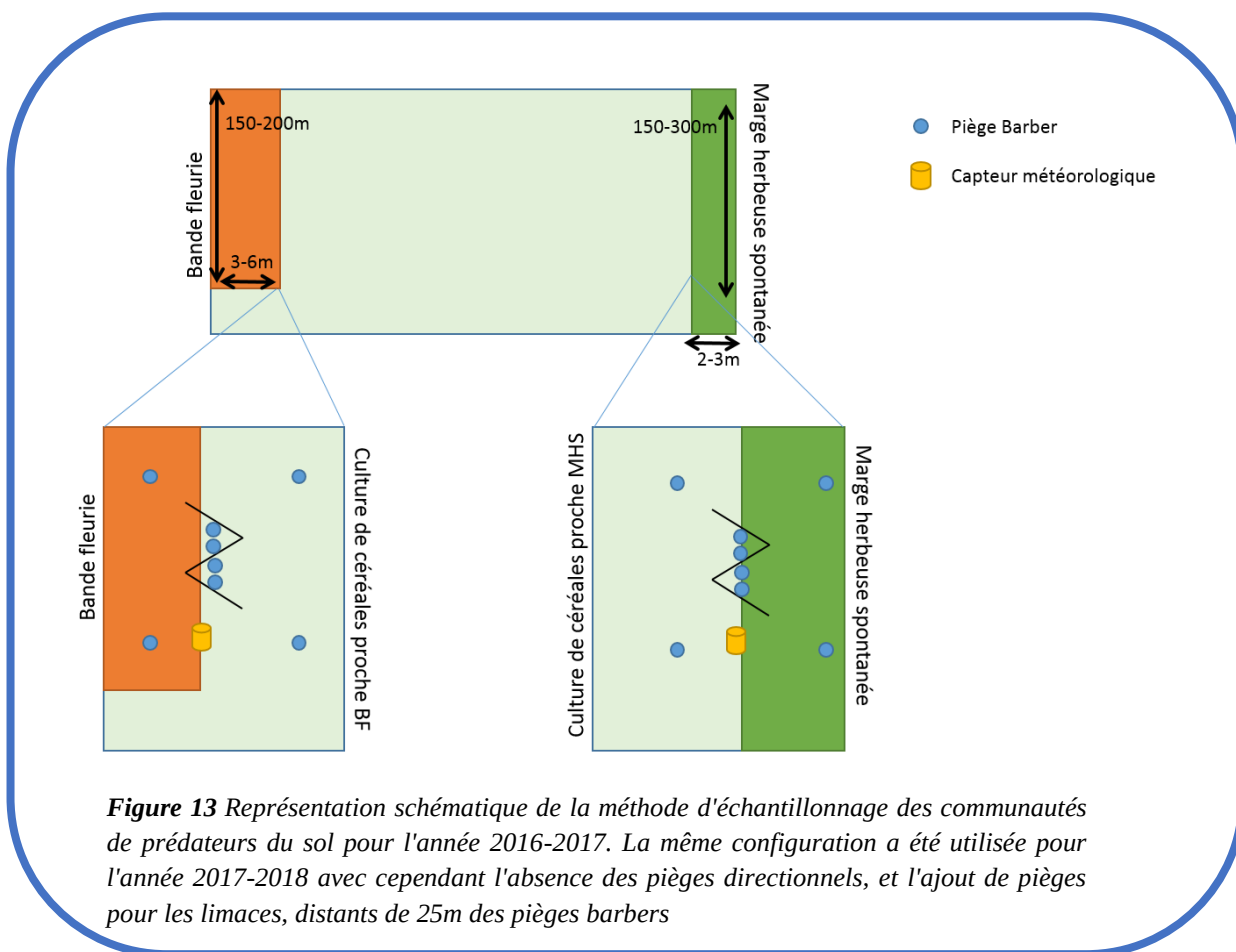
Figure 12 . Représentation schématique de la méthode d'échantillonnage pour le système pucerons-parasitoïdes. La distance minimale entre les surfaces d'échantillonnage proches de chacun des habitats semi-naturels était de 30 mètres lorsque les bandes fleuries et les bandes herbeuses étaient perpendiculaires du fait de la configuration des parcelles

6.2. Les prédateurs du sol

Afin d'évaluer la composition spécifique et la structure des communautés de prédateurs du sol dans la culture et dans les habitats semi-naturels, la méthode d'échantillonnage utilisée a été l'utilisation de pièges Barber. Ces pièges consistent en des pot-pièges enfouis dans le sol et dont les bords affleurent au 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. Les pièges barber étaient remplis d'une solution salée savonneuse (1kg de sel dissous dans 30L d'eau et quelques gouttes de savon). Ce mélange est non attractif, le sel permet de conserver les individus et de limiter les possibilités de gel du fait de la période, et le savon permet de rompre la tension superficielle de surface pour noyer rapidement les individus capturés. Les relevés ont été réalisés toutes les deux semaines durant l'hiver 2016-2017 (**chapitre 5**), et toutes les trois semaines durant celui de 2017-2018 (**Chapitre 6**). Après chaque relevé, les pièges étaient remplis de nouveau par une solution propre. Du fait de la période de l'année et de la dépendance de ces organismes aux températures, ainsi que pour minimiser la perte de données du fait de perturbations potentielles, des paires de pièges ont été utilisées pour chacun des habitats semi-naturels et dans la partie de la culture proche de chacun de ces

derniers. Les pièges au sein d'un habitat ou d'un côté de la culture étaient au minimum distants de 10m des bordures, ainsi que les uns des autres. Des pièges directionnels ont été mis en place durant l'hiver 2016-2017 (**chapitre 5**) pour identifier et quantifier le mouvement des différentes communautés de prédateurs généralistes de ma faune du sol entre les cultures, les bandes spontanées herbeuses et les bandes fleuries semées. Pour cela des plaques de plexi-glace de 4 m de long en forme de « Z » ont été disposées entre la culture et les deux types d'habitats. Dans chaque angle étaient placés une paire de pièges Barber (Figure 13).

Durant l'hiver 2017-2018, afin de caractériser l'état des populations de limaces, un ravageur des céréales dont les agriculteurs se plaignent (*cf* modèles biologiques), la méthode d'échantillonnage a consisté là encore en l'utilisation de pièges Barber remplis de bière pour son rôle attractif pour ces organismes. L'utilisation d'un mélange attractif est nécessaire afin de pouvoir estimer les densités de ce type d'organismes qui ne peuvent pas « tomber » dans les pièges leur de leurs déplacement comme pour les prédateurs généraliste de la faune du sol (Hagnell et *al.*, 2006). Les pièges étaient alors disposés à une distance minimale de 25m des pièges utilisés pour les communautés de prédateurs du sol.



Partie I : Acquisition et allocation de ressources par les insectes parasitoïdes sur les espèces de plantes à fleurs cultivées.



© Guillaume Bouger ; Femelle *Aphidius rhopalosiphi* sur une inflorescence de sarrasin (*Fagopyrum esculentum*)

Chapitre 2: Feeding or ovipositing: are the foraging decisions of parasitoids affected by physiological state and flower type?

En cours de préparation pour publication

Chapitre 3: How does floral nectar quality affect resource allocation among traits in parasitoid wasps?

En cours de préparation pour publication

Chapitre 2 : Nutrition ou Reproduction: les décisions des insectes parasitoïdes pour l'approvisionnement en ressources sont-elles affectées par leurs statut physiologique et l'espèce de fleur ?

Le succès reproducteur d'un organisme est limité par le temps et les besoins en nutriments, qui sont alloués entre les fonctions de reproduction (gain de fitness immédiat) et de survie (gain de fitness futur). Dans le cadre théorique de l'approvisionnement optimal en ressources, les insectes parasitoïdes sont des modèles biologiques idéaux pour étudier les effets combinés de paramètres intrinsèques (physiologiques) et extrinsèques (environnementaux) sur le déterminisme de l'approvisionnement en ressources. D'après les modèles mathématiques, les femelles parasitoïdes nourries devraient rechercher des hôtes pour leur reproduction, alors que les femelles affamées devraient rechercher de la nourriture pour leur survie. Cependant ces modèles ne tiennent pas compte de plusieurs facteurs pouvant interférer tels que le statut d'accouplement de ces femelles, ou encore l'attractivité et la qualité de la ressource disponible dans l'environnement. Dans cette étude, le choix de la survie ou de la reproduction a été étudié pour des femelles parasitoïdes de l'espèce *Aphidius rhopalosiphi* possédant différents degrés d'affamement ou différents statuts d'accouplement, et ce en présence de deux espèces de fleur différentes contrastées dans leur attractivité et dans la qualité énergétique de leur nectar. Les hypothèses testées ont été : **(1) Les femelles nourries favorisent leur reproduction, les affamées leur survie. (2) Les femelles à faible espérance de vie favorisent davantage leur survie que les femelles à plus forte espérance de vie. (3) Les femelles non accouplées favorisent leur survie, les femelles accouplées leur reproduction. (4) La prise de décision entre le choix de la survie ou de la reproduction est influencée par l'attractivité ou la qualité énergétique du nectar des fleurs présentes en interaction avec l'état physiologique des femelles.** Les femelles nourries ont toutes choisi de favoriser leur reproduction, tout comme une grande proportion des femelles affamées. Les résultats obtenus montrent cependant que le statut d'accouplement est déterminant dans la prise de décisions réalisée par les femelles et pourrait s'avérer plus important que les effets du statut énergétique. En effet, les femelles accouplées favorisent leur reproduction alors que les vierges leur survie. Nos résultats n'ont pas mis en évidence d'interaction entre l'état physiologique des femelles et la qualité des fleurs sur les prises de décisions réalisées par les femelles parasitoïdes. Cette étude met ainsi en évidence le besoin de compléter les prédictions des modèles mathématiques par des études empiriques afin d'évaluer les interactions potentielles entre différents statuts physiologiques et notamment d'inclure le statut d'accouplement dans les prédictions réalisées par ces modèles.

Mot clés : *Aphidius rhopalosiphi*, Choix comportementaux, Espérance de vie, Fleurs, Parasitoïdes, Qualité et attractivité de la ressource nutritive, Statut d'accouplement, Statut d'affamement, Théorie de l'approvisionnement Optimal

Feeding or ovipositing: are the foraging decisions of parasitoids affected by physiological state and flower type?

En préparation

Maxime Damien^{1, 2, *}, Léna Barascou¹, Aurélien Ridet¹, Joan Van Baaren¹ and Cécile Le Lann¹

⁽¹⁾ ECOBIO (UMR-6553) Université de Rennes 1,

Campus de Beaulieu Avenue du General Leclerc 35 042 Rennes cedex, France

⁽²⁾ Institut Sophia Agrobiotech [Sophia Antipolis] (ISA) - Institut national de la recherche agronomique (INRA) : UMR1355, Université Nice Sophia Antipolis (UNS), CNRS : UMR7254 - INRA Centre de recherche Provence-Alpes-Côte d'Azur, 400 route des Chappes, BP 167, 06903 Sophia Antipolis Cedex, France

Correspondance: (*) maximedamien15@gmail.com

Maxime DAMIEN

UMR Ecobio, Université de Rennes 1

263 Avenue du Général Leclerc,

35042, RENNES Cedex - France

Keywords: *Aphidius rhopalosiphi*, Behavioural choices, Flower, Food quality and attractiveness, Life expectancy, Mating, Optimal foraging theory, Parasitoid, Starvation

Abstract

The reproductive success of organisms is limited by time and nutrients, resulting in a trade-off between current reproduction (*i.e* immediate fitness gains) and survival (*i.e* future fitness gains). In the framework of the Optimal Foraging Theory, parasitoid insects constitute ideal models to elucidate combined intrinsic (physiological) and extrinsic (environmental) determinism of foraging behaviour. According to stochastic dynamic models, fed parasitoid females should search for hosts, to reproduce, whereas females close to starvation should search for plants producing nectar to benefit from additional lifetime and increase future fitness gains. However, these models do not account for important factors such as the mating status, and the quality and attractiveness of food resources. We tested the choice between reproducing and feeding of *Aphidius rhopalosiphi* parasitoid females with various degrees of starvation and mating status using two flower species with contrasted attractiveness and nectar suitability. Fed individuals always chose to reproduce whereas some unfed ones chose to feed. However, starved individuals, whatever their expected lifetime was, still favored host patches over food resources. Our results showed that mating status is the main driver of female parasitoids' foraging decisions and that it probably overcomes their energetic state and life expectancy. Finally, the physiological state of female parasitoids did not modify their flower species preferences, nor did it interact with the flower species on their decision between food and host foraging. Our study highlights the need for more empirical studies to evaluate the interactions between intrinsic factors and to include the mating status in future models, as it largely influences optimal foraging decisions.

Introduction

Life reproductive success (*i.e.* fitness, the net contribution to the next generation) of organisms is limited by time and nutrients (de Jong and van Noordwijk, 1992; Tatar and Carey, 1995) resulting in a trade-off between current reproduction (*i.e.* immediate fitness gains) and survival (*i.e.* future fitness gains) (Bernstein and Jervis, 2008; Roff, 2002; Stearns, 1976). Due to limited intrinsic energetic reserves (Morano et al., 2013) and to external biotic and abiotic constraints (Killen et al., 2013; Stienen et al., 2015; Török et al., 2004), organisms modulate their resource allocation between life history traits, such as fecundity and longevity. This plasticity in energy allocation occurs mainly by changes in foraging behaviours adopted by individuals (Wolf et al., 2007), either looking for resources that could increase their current reproductive success (*e.g.* breeding sites, sexual partners, offspring care, etc.) or those that could increase their expected lifespan (*e.g.* shelters decreasing predation risks, food supplies, etc.). For instance, when the availability of prey decreases, Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) increase their foraging trips for food to maintain their energetic needs (future fitness) and decrease food delivery to their offspring (immediate fitness) (Hennicke and Culik, 2005). In this context, fitness optimization for an organism depends on the elaboration of optimal foraging decisions (Pyke, 1984; Tatar and Carey, 1995).

The Optimal Foraging Theory (OFT) was developed to predict the optimal decision-making of predators foraging for preys, in order to maximize their fitness at low mortality risks and energetic costs (Lacher et al., 1982; Townsend and Hildrew, 1980). Foraging behaviours of parasitoids have been also extensively studied within the OFT framework (Wajnberg, 2006). Parasitoid females need hosts (*i.e.* other arthropods) for their reproduction (Godfray, 1994), but also sugar resources for their survival as adults (Azzouz et al., 2004; Lee et al., 2006; Tena et al., 2015). Most of parasitoid species are unable to feed on their hosts and sugars are mainly found in floral nectar and in the honeydew of phloem consumers (Fischbein et al., 2016). When insect hosts produce honeydew, parasitoid females may find hosts and food at the same location. However, the energetic benefits of honeydew are lower than those obtained by feeding on flower nectar (Lee et al., 2004). Consequently, oviposition and feeding sites are often separated in space, involving costly movements of parasitoid females between these different discrete patches to maximize their fitness (Van Alphen and Vet, 1986; Hassell and Southwood, 1978; Jervis et al., 1993).

To better predict parasitoids' decision-making between foraging for hosts and for food, stochastic dynamic models were developed (Clark and Mangel, 2000). The SB model (Sirot

and Bernstein, 1996) predicts a combined effect of the energetic status of the parasitoid female and the food resource availability on her decision-making. According to this model, parasitoids should search for food only when they are close to die from starvation and only when food is available and abundant (Sirot and Bernstein, 1996). By contrast, in the TSK model (Tenhumberg et al., 2006), parasitoids with low energetic reserves are expected to look for food, independently of the probability of finding food, and the expected quantity in which it might be found. In both SB and TSK models, fed individuals should always search for hosts. These model predictions were supported by a few empirical studies prior to their development (Jacob and Evans, 2001; Roitberg et al., 1992; Wäckers, 1994). Nevertheless, these models do not include a range of other potential factors, which may be expected to act on the foraging decisions of parasitoids.

Host foraging behaviour of female parasitoids is known to be influenced by their internal state, such as their number of mature eggs (Minkenbergh et al., 1992), their expected lifespan (Heimpel and Collier, 1996), their starvation status (Jacob and Evans, 2001; Roitberg et al., 1992) and their mating status (Fauvergue et al., 1999; Kugimiya et al., 2010; Michaud and Mackauer, 1995). For instance, mated females of *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera Braconidae) have higher reproductive motivation and stay longer on host patches than unmated ones (Michaud and Mackauer 1995). However, the effect of mating on the trade-off between food and host foraging has never been tested empirically nor was it included in models. Moreover, host foraging is also modulated by abiotic conditions such as simulated wind or rain, as well as by temperatures (Fink and Völkl, 1995; Le Lann et al., 2011) and by biotic conditions such as host density (Wang and Keller, 2005), presence of competitors (Le Lann et al., 2011b) or predators (Martinou et al., 2009). Nevertheless, the quality of sugar food rewards (*i.e.* nectar suitability) or the flower attractiveness on the foraging decisions of parasitoids, as well as potential interactions with their internal state, have not been studied yet.

The current study aimed to test the influence of intrinsic factors (mating status, feeding status and lifetime expectancy) and of extrinsic factors (nectar suitability and/or flower attractiveness) on foraging decisions of parasitoid females of *Aphidius rhopalosiphii* (Hymenoptera: Braconidae). According to empirical studies and model predictions, the following hypotheses were tested: (1) Fed females should always favor immediate fitness by choosing host patches whereas starved ones should favor future fitness by choosing food patches. (2) Starved females with low energetic reserves and thus a low life expectancy, should choose more often the food patch than starved females with higher life expectancies. (3)

Unmated females may choose to feed whereas mated ones may choose to oviposit. (4) Finally, decision-making between foraging for hosts or for sugars may be influenced by the quality of the flower nectar or the attractiveness of the flower and could interact with the internal state of females. In particular, starved females with low life expectancy may choose more often to feed on flower nectar increasing their longevity the most or on flowers that are highly attractive.

Materials and methods

Plants and insects materials

Both parasitoids and aphids were collected between 2014 and 2015 in cereal crops in the Zone Atelier Armorique (<https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique>) near Rennes (France). The parasitoids *Aphidius rhopalosiphi* were reared in the laboratory for several generations on a mixed-aged culture of *Metopolophium dirhodum* aphids. This parasitoid species is unable to feed on the hemolymph of its host and honeydew is expected to constitute a poorly energetic resource (Lee et al., 2004). Without feeding, *A. rhopalosiphi* individuals have a low life expectancy that do not exceed two or three days (Tylianakis et al., 2004; Damien et al., in preparation). Aphids were reared on organic winter wheat plants (*Triticum aestivum*, cultivar Ludwig) provided by the SA Pinault company (Pleugueneuc, France). Both aphids and parasitoids were maintained in Plexiglas cages (50 × 50 × 50 cm) under controlled conditions (20°C, 70 ± 10% RH, photoperiod de 16L:8D). Parasitoid cultures were annually completed with individuals from the field to improve genetic diversity. To obtain standardized parasitoid individuals for experiments, mummies (dead aphids containing nymphosing parasitoids) were collected from the culture and placed individually in gelatin capsules (L = 2 cm, Ø = 0.7 cm) until adult emergence. Emergences were checked twice a day, and females of less than twelve hours were then assigned to different feeding and mating treatments before being used in the experiments.

Fed versus starved treatment

To obtain females with different feeding status, each female was enclosed during 24h under controlled conditions (20°C, 70 ± 10% RH, photoperiod de 16L:8D) in plastic tubes (Ø = 1.4cm; L = 16cm) with two males, with or without droplets of honey. All females had ad libitum water access. Females that had access to honey were part of the ‘fed’ group (N = 25) whereas the others were part of the ‘starved’ group (N = 20). All females were starved in the following treatments as fed ones always chose host patches (see the results section).

Low versus high life expectancy starvation treatment

To obtain starved parasitoid females with high life expectancies, females of a first group (N=25) were individually enclosed in plastic tubes after emergences ($\varnothing = 1.4\text{cm}$; L = 16cm) with two males, with ad libitum water access but no food. After breeding occurred, females were tested in the next 4 hours after they emerged. A second group of females having lower life expectancies was obtained by placing them in similar conditions for 24h under controlled conditions (20°C, 70 $\pm$ 10% RH, photoperiod de 16L:8D) (N= 18).

Mated versus unmated females treatment

Females were placed with one to two virgin males that were less than 48h-old in Eppendorf tubes and observed for 30 minutes, without food access but with water ad libitum. If mating was observed, females were assigned to the ‘mated females’ group (N= 25), whereas females that did not mate during this time, were assigned to the ‘unmated females group (N = 28). These females were starved and newly emerged (<12h-old) and therefore had a high life expectancy, as defined in the previous treatment.

Effect of the quality of flower species and internal state of females on their decision-making

To assess the effects of flower species and different internal states of females (see above treatments) on their foraging decision-making between hosts and food, two different flowers were tested as food patches: buckwheat (*Fagopyrum esculentum*, Polygonaceae) and white mustard (*Sinapis alba*, Brassicaceae). The food patch was then constituted of one freshly cut inflorescence of buckwheat or mustard. The host patch was constituted of a wheat plantlet (~ 6cm height, same variety and same growing conditions as explained above), infested 30 minutes before trials with 10 second-third instar aphids. This aphid density is commonly encountered in the field (Dedryver, 1987) and these instars are preferred by parasitoids (Outreman et al., 2005). During trials, flower inflorescences stems and wheat plantlets roots were maintained in water to avoid plant wilting.

Flower preferences of females with different physiological conditions

Buckwheat has a highly suitable nectar that increases fitness of several parasitoids species, including *A. rhopalosiphi* (Damien et al. *in prep*), but is considered to be poorly attractive (Russell, 2015). By contrast, mustard is highly attractive for many species (Russell,

2015) but has a nectar of poor quality (Damien et al. *in prep*). To establish if flower species were chosen more often by *A. rhopalosiphi* females according to their nectar value or because of their attractiveness, we investigated *A. rhopalosiphi* preferences for the two flowers (buckwheat and mustard) in a choice test. Females with different mating and life expectancy statuses (*i.e.* mated with high life expectancy, mated with low life expectancy, unmated with high life expectancy and unmated with low life expectancy) were tested to check if their physiological state could influence their flower preferences.

Experimental design and behavioural observations

For each of the treatments described above, the foraging behaviour of individual females was observed in a Plexiglas cage ($28 \times 15 \times 16$ cm) under homogeneous white light. The female was released at the center of the cage on an introduction patch constituted of a 6 cm height plastic rod. At five centimeters on each side of the introduction patch were placed one host patch and one food patch (or two food patches with different flowers in the last experiment). The behavioural patterns of each female were recorded by focal sampling, using the “SequenceR” plugin in the R software (M. Herve, 2013). Recording started when the female was delicately deposited from an Eppendorf tube on the introduction patch. Recording stopped when the female stayed immobile on a patch or outside a patch after its exploitation for more than ten minutes. Recorded behavioural patterns included: entering and leaving a patch (host or food patch), walking, flying, staying immobile, stinging a host or feeding on the flower nectar. Time for choosing a patch, the type of patch chosen (host or food and mustard or buckwheat flowers in respective experiments) as well as the patch time residency were measured. Time for decision-making was defined as the duration between entering on the introduction patch and entering on the chosen patch. Patch residence time was defined as the total time between entering and leaving the patch.

Statistical analyses

To compare females with similar physiological conditions, the effects of the feeding and mating statuses, as well as the life expectancy of starved females on their decision-making between ovipositing and feeding, were compared with three independent GLMs. Preferences of females between mustard and buckwheat flowers were also analyzed using another GLM. In each model, as the proportion of females choosing each patch (host or food in the three first cases, mustard or buckwheat flower in the last one) followed a binomial distribution, logit

functions were used. Fixed effects included physiological states (fed-unfed or unfed with high-low life expectancy or mated-unmated) and flower species (mustard and buckwheat). Decision-making duration and patch time residency were compared using Cox hazard models distribution (Wajnberg et al., 2000). Fixed effects were the same as previously described but the chosen patch was also added as a qualitative co-variate in these models. Finally, the number of food intakes and the number of attacked aphids, according to females' choices between host and food patches, were compared by performing GLMs with a Poisson distribution. Type 3 ANOVAs were performed on each model with interactions between fixed effects and then by sequentially removing non-significant interactions, starting with the least significant highest order interaction (Zuur et al., 2009). Non-significant interactions between fixed factors were therefore not included in final models. ANOVA' assumptions were assessed prior to each test, by checking variance homogeneity and normal distribution of the residuals.

Results

Effects of the flower species and feeding status of parasitoids on their foraging behaviour

Decision-making of females differed between feeding statuses (chosen patch: $\chi^2=22.79$, $df=1$, $p<0.01$; time before decision making: $\chi^2=2.98$, $df=1$, $p=0.15$; patch time: $\chi^2=0.45$, $df=1$, $p=0.45$): fed females always chose to reproduce whereas starved ones were more prone to choose to feed (Fig. 1) However, neither time for decision-making nor time residency differed. The flower species did not influence foraging decisions (patch chosen: $\chi^2=0.23$, $df=1$, $p=0.63$; time before decision-making: $\chi^2=0.93$, $df=1$, $p=0.42$; patch time residency: $\chi^2=0.07$, $df=1$, $p=0.77$).

Effects of the flower species and of the life expectancy of starved mated parasitoid females on their foraging behaviour

A larger proportion of females chose the host patch over the food one (Fig. 2) but there was no difference between females having different life expectancies ($\chi^2=0.011$, $df=1$, $p=0.92$). There was also no effect of the flower species ($\chi^2=0.017$, $df=1$, $p=0.9$) on their decision-making between foraging for food or for hosts. When mustard flower constituted the food patch, females tended to choose more rapidly (2.13 ± 0.82 min) than females choosing the host patch (5.94 ± 1.27 min) (interaction: $\chi^2=3.63$, $df=1$, $p=0.057$, contrasts: $|z|=1.21$; $p<0.05$). However, this was not the case when the food patch was constituted by buckwheat flowers (4.29 ± 0.78

min for host patch, 3.36 ± 1.64 min for buckwheat patch, $|z| = 0.045$, $p = 0.99$). Females with higher life expectancy stayed longer on mustard food patch (15.38 ± 2.95 min) than females that chose host patches (7.78 ± 1.79 min). As a majority of females chose the host patch ($N=17$), it was not possible to compare the number of food intake events for those that chose flowers ($N=8$). A larger number of aphids were attacked by females with low life expectancy (14.5 ± 3.65 ; number of attacks $\pm$ SE) than by ones with a higher time life expectancy (5.88 ± 1.34) ($\chi^2=54.28$, $df= 1$, $p < 0.001$).

Effects of the flower species and the mating status of starved parasitoids on their foraging behaviour

Mated females chose more frequently the host patch than the food patch whereas unmated females chose preferentially the food patch over the host one ($\chi^2=22.79$, $df= 1$, $p < 0.001$); Fig. 3). However, there was no effect of the flower species ($\chi^2=0.23$, $df= 1$, $p = 0.63$). Whatever their mating status and the flower species, females who chose the host patch took significantly more time to adopt a decision than females who chose the food patch ($\chi^2=10.8$, $df= 1$, $p < 0.05$; 5.95 ± 1.04 vs 3.49 ± 0.73 min respectively). As only 8 out of the 25 tested mated females chose the food patch, only the time residency of unmated females on food patches was compared between flower species. Time residency on the food patch did not vary according to the flower species ($\chi^2=1.16$, $df= 1$, $p = 0.28$) and there was no difference in the number of feeding events between the two flower species ($\chi^2=2.32$, $df= 1$, $p = 0.13$).

Mating and lifespan expectancy effects on the flower preference of parasitoids

Mustard flowers were largely preferred over buckwheat ones by starved females (Figure 4) whatever their mating status ($\chi^2=0.058$, $df=1$, $p = 0.81$) and life expectancy ($\chi^2=0.59$, $df=1$, $p=0.44$). There was no difference in the time needed to take a decision and patch time residency according to the mating status ($\chi^2=0.038$, $df=1$, $p = 0.84$ and $\chi^2=0.6$, $df=1$, $p=0.44$, respectively), the life expectancy ($\chi^2=2.35$, $df=1$, $p = 0.13$ and $\chi^2=1.1$, $df=1$, $p=0.29$, respectively) or the chosen flower species ($\chi^2=0.14$, $df=1$, $p = 0.71$ and $\chi^2=0.13$, $df=1$, $p=0.71$, respectively). However, there was a significant interaction between the life expectancy levels and the flower species chosen by parasitoids on their number of food intakes ($\chi^2=4.81$, $df=1$, $p<0.05$). This results from the low numbers of females with a high life expectancy that chose buckwheat ($N=4$), with only one food intake for two of them (0.5 ± 0.29 ; mean $\pm$ SE), but high numbers of females that chose mustard flowers ($N = 25$) with a higher number of food acquisition events per female ($1.67 \pm$

0.60). Additionally, parasitoids with low life expectancy had significantly higher numbers of food intakes on both buckwheat (4.86 ± 1.74) and mustards (3.96 ± 0.67) flowers.

Discussion

Few empirical studies have been conducted to assess combined effects of several intrinsic and extrinsic factors on the decisions between foraging for food or for reproduction (Jacob and Evans, 2001; Wäckers, 1994). Notably, compared to mammals (Srinivasan et al., 2018; Votier et al., 2017; Ruivo et al., 2017), changes in food foraging strategies of animals according to their reproductive status have been poorly studied for insects except for bees (Kapheim and Johnson, 2017). For instance, Alpine chamois males (*Rupicapra rupicapra*) change their seasonal food foraging strategies according to their territorial or non-territorial positions (Corlatti et al., 2013). Our study highlights that usually non-considered for parasitoids, intrinsic factors such as the mating status, are of major importance and could modulate the trade-off between immediate and future fitness gains.

Effects of the feeding status and the life expectancy levels of female parasitoids on their foraging decisions

Our results are partially consistent with the predictions of the SB (when food is abundant and highly available) and the TSK models (Sirot and Bernstein, 1996; Tenhumberg et al., 2006) as *A. rhopalosiphi* fed females always chose to reproduce. Nevertheless, the fact that only a low proportion of starved females, whatever their life expectancy was, chose to feed in our study, suggests that the females were not close to die from starvation (Sirot and Bernstein, 1996) and that they did not reach the threshold of 5% of energetic reserves, as indicated in the TSK model (Tenhumberg et al., 2006). In addition, *A. rhopalosiphi* is a synovigenic species and egg maturation of females continues during their first three days of life (Tylianakis et al., 2004). Sugar subsidies are known to decrease the allocation of capital reserves into body maintenance (Casas et al., 2000; Ellers, 1995). Consequently, female parasitoids with no access to sugar food resources, may have already engaged their capital reserves into several competitive functions as survival and reproduction. Perception of reduced expected lifetime is known to increase egg maturation rate (Olson et al., 2000) and may have led them to favor their immediate fitness by foraging for hosts over their future fitness.

Both SB and TSK (Sirot and Bernstein, 1996; Tenhumberg et al., 2006) models predict that non-starving female parasitoids are more prone to favour their reproduction in opposition to

starving ones that should favour food foraging. Such results have also been supported empirically (Jacob and Evans, 2001; Wäckers, 1994). Another empirical study also showed that *Leptopilina heterotoma* female parasitoids, with low life expectancy, forage more for hosts and superparasitize more than females with higher ones (Roitberg et al., 1992). In our study all fed females chose the host patch contrary to unfed ones, but females from this last group still favored the host patch in larger proportions whatever their life expectancy was. This contrast in proportions between our study and previous ones or to mathematical models may come from fundamental differences among studied biological systems. Indeed, in other studies, parasitoids could find both flower nectar and hosts on the same plant species (Jacob and Evans, 2001; Wäckers, 1994). Therefore, decision-making of such parasitoids may derive from a strong coevolution with the host plant, to find both host and food. At the opposite, *A. rhopalosiphi* is a specialist of wheat aphids and consequently do not encounter flower nectar and hosts on the same plants. Consequently, *A. rhopalosiphi* females independently of their energetic states may have favored their immediate fitness instead of their future one because of their inability to handle the flower species characteristics they were facing.

Mating status may also explain why females chose more often to reproduce in the feeding and starvation treatments (see next paragraph for results on unmated females). Indeed, in the two first experiments, fed and starved female parasitoids with high and low life expectancy levels had encountered males. Consequently, mating has most likely driven their foraging decisions by modifying their life expectancy and energetic level perception. The higher motivation of these females to reproduce may thus be the result of interacting intrinsic factors. Hierarchy in physiological constraints acting on foraging decisions is not documented. Further investigations are thus needed to confirm how these physiological factors interact and modify foraging decisions.

Mating status effects on the foraging behaviour of starved parasitoids

According to our predictions, mated *A. rhopalosiphi* females chose preferentially the reproduction patch whereas unmated ones chose preferentially the food patch, whatever the flower quality. In the few studies focusing on the effect of the mating status on host foraging, mated females also showed higher reproductive motivation than unmated females (Michaud and Mackauer, 1995; Kugimiya et al., 2010). This can be explained by the haplo-diploid sex determination of Hymenopteran species. Unmated females lay non-fertilized eggs developing in males whereas mated female produce both genders in their offspring. Thus, there is an

evolutionary advantage for those insects to favor their immediate fitness when they are mated and their future fitness, by feeding until finding a mate to be able to produce both genders.

Results also showed that patch decisions were taken quickly for females that chose the host patch compared to the ones that favored food patches. Among studies that have been focusing on mating status and host foraging behaviour, increasing reproductive motivation has also been demonstrated (Kugimiya et al., 2010). For instance, under field conditions, Fauvergue et al., (2008) found that mated females *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera : Braconidae) increased their host patch exploitation (*i.e* number of host attacks) according to the increase of host density contrary to unmated ones, whereas patch residency times were similar for both mated and unmated individuals.

Flower species effects on female parasitoids foraging behaviour

Environmental factors play a major role on the foraging decisions between breeding and feeding in many animal species such as mammals (Bronikowski and Altmann, 1996; Corlatti et al., 2013; Murray et al., 2006) and birds (Harding et al., 2011; Hennicke and Culik, 2005) but remain poorly studied for insects (Rasa, 1998). Surprisingly, it has been understudied in parasitoids and our study is the first one to test the impact of flower species on their foraging decisions between feeding and ovipositing. Although *A. rhopalosiphi* females preferred mustard flowers to buckwheat ones, the flower species did not influence their foraging decisions. As mustard and buckwheat flowers have opposite nectar suitability and attractiveness, these flower characteristics may have concomitantly influenced the choice of *A. rhopalosiphi* females, resulting in similar foraging choices for both flower species. Usually, flower attractiveness is assumed to be the most determinant factor on female parasitoid foraging decision. Foti et al., (2017) suggested that female parasitoids might use volatile organic compounds of floral plants to localize food sources and assess their suitability. However, their capacity to evaluate nectar quality may depend on a direct contact as it is the case for the evaluation of the host quality (Godfray, 1994; van Baaren et al., 2009). Thus, preferences of *A. rhopalosiphi* for mustard flowers is most likely resulting from innate preference for yellow colors (Lucchetta et al., 2008; Wäckers, 1994), and/or for specific floral odors (Belz et al., 2013). For instance, the closely related parasitoid *Aphidius ervi*, is also both stimulated by innate visual cues (Battaglia et al., 1995) and by innate odor recognition (Budenberg, 1990) during host foraging.

As flower species did not affect decisions of *A. rhopalosiphi* females in none of the trials, it may be confidently assumed that it did not interact with their physiological internal state. Our results led to the assumption that tested females were not able to assess nectar quality from a distance, and that they had to make decisions based on their innate preferences and their physiological state. Interestingly choosing buckwheat flowers, with the more suitable nectar, would have been more beneficial for females that had favored future fitness gains by choosing nutritional patches. As relationships between parasitoids and many potential nutritive flower species do not result from long-term adaptive coevolution such as with their host, variation in flower quality may mislead the foraging decisions of parasitoids. When encountering flowers with opposite attractiveness and profitability, inexperienced female parasitoids may face ecological traps by being attracted toward plants with low energetic nectar rewards. Associative learning for odors (Takasu and Lewis, 1996) and visual cues (Lucchetta et al., 2008) relative to food were demonstrated for parasitoids species. Therefore, feeding experiences of adult females (Giunti et al., 2015; Lucchetta et al., 2008) may help them to optimize their foraging decisions. Further experiments are thus needed to verify if females experiencing sugar food sources of different qualities, could choose more optimal food patches, according to the OFT.

Conclusion

The tradeoff between immediate and future fitness gains is a key determinant in foraging decisions taken by organisms as well as in the stability of populations. The complexity of such decisional processes has led to the use of dynamic modeling to disentangle how intrinsic and extrinsic factors of individuals may modify their optimal foraging strategies. Our study showed that there is a need to confront theoretical predictions to empirical studies, and to improve them by studying more intrinsic and extrinsic factors and their potential interactions. In particular, reproductive status, such as mating, has been understudied and needs to be considered in future studies. Moreover, the potential hierarchy between intrinsic factors and their interactions with environmental parameters should be investigated to improve understanding of foraging strategies adopted by those organisms. Finally, results of this study highlight that interactions between parasitoid insects and flowers constitute a challenge for the understanding of new interactive systems that did not result from long-term coevolution. This aspect is crucial as more and more environmental methods using plant diversity are developed to promote diversity and trophic system stability of pest natural enemies, such as parasitoids.

Acknowledgments

The authors would like to thank Sandra Rigaud, Bertrand Di Cesare and Valérie Briand for support in administrative tasks, Valérie Briand again for her help in processing the bibliographic database and Aziliz for proofreading the manuscript. The FLEUR project (ONEMA) and the French National Institute for Agricultural Research (INRA, SPE department) funded this research and Maxime Damien's grant.

References

- Azzouz, H., Giordanengo, P., Wäckers, F.L., Kaiser, L., 2004. Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* 31, 445–452. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.07.013>
- Battaglia, D., Pennacchio, F., Romano, A., Tranfaglia, A., 1995. The role of physical cues in the regulation of host recognition and acceptance behavior of *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.* 8, 739–750. <https://doi.org/10.1007/BF02009503>
- Belz, E., Kölliker, M., Balmer, O., 2013. Olfactory attractiveness of flowering plants to the parasitoid *Microplitis mediator*: potential implications for biological control. *BioControl* 58, 163–173. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9472-0>
- Bernstein, C., Jervis, M., 2008. Food-searching in parasitoids: the dilemma of choosing between ‘immediate’ or future fitness gains. *Behav. Ecol. Insect Parasit. Theor. Approaches Field Appl.* 129–171.
- Bronikowski, A.M., Altmann, J., 1996. Foraging in a variable environment: weather patterns and the behavioral ecology of baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39, 11–25. <https://doi.org/10.1007/s002650050262>
- Budenberg, W.J., 1990. Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* 55, 139–148. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1990.tb01357.x>
- Casas, J., Nisbet, R.M., Swarbrick, S., Murdoch, W.W., 2000. Eggload dynamics and oviposition rate in a wild population of a parasitic wasp. *J. Anim. Ecol.* 69, 185–193. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00376.x>
- Clark, C.W., Mangel, M., 2000. Dynamic state variable models in ecology: methods and applications, Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press, New York.
- Corlatti, L., Bassano, B., Valencak, T.G., Lovari, S., 2013. Foraging strategies associated with alternative reproductive tactics in a large mammal: Foraging strategies of male chamois. *J. Zool.* 291, 111–118. <https://doi.org/10.1111/jzo.12049>
- de Jong, G., van Noordwijk, A.J., 1992. Acquisition and Allocation of Resources: Genetic (CO) Variances, Selection, and Life Histories. *Am. Nat.* 139, 749–770. <https://doi.org/10.1086/285356>
- Dedryver, C.A., 1987. Biologie, écologie et dynamique de populations des pucerons des céréales en climat océanique. Paris 11.
- Ellers, J., 1995. Fat and Eggs: an Alternative Method To Measure the Trade-Off Between Survival and Reproduction in Insect Parasitoids. *Neth. J. Zool.* 46, 227–235. <https://doi.org/10.1163/156854295X00186>
- Fauvergue, X., Fleury, F., Lemaitre, C., Allemand, R., 1999. Parasitoid Mating Structures When Hosts Are Patchily Distributed: Field and Laboratory Experiments with *Leptopilina boulardi* and *L. heterotoma*. *Oikos* 86, 344. <https://doi.org/10.2307/3546451>

- Fauvergue, X., Lo Genco, A., Lo Pinto, M., 2008. Virgins in the wild: mating status affects the behavior of a parasitoid foraging in the field. *Oecologia* 156, 913–920. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1037-7>
- Fink, U., Völkl, W., 1995. The effect of abiotic factors on foraging and oviposition success of the aphid parasitoid, *Aphidius rosae*. *Oecologia* 103, 371–378. <https://doi.org/10.1007/BF00328627>
- Fischbein, D., Jofré, N., Corley, J.C., 2016. A comparative analysis of host feeding and life-history traits in parasitoid wasps. *Entomol. Exp. Appl.* 159, 172–180. <https://doi.org/10.1111/eea.12422>
- Foti, M.C., Rostás, M., Peri, E., Park, K.C., Slimani, T., Wratten, S.D., Colazza, S., 2017. Chemical ecology meets conservation biological control: identifying plant volatiles as predictors of floral resource suitability for an egg parasitoid of stink bugs. *J. Pest Sci.* 90, 299–310. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0758-3>
- Giunti, G., Canale, A., Messing, R.H., Donati, E., Stefanini, C., Michaud, J.P., Benelli, G., 2015. Parasitoid learning: Current knowledge and implications for biological control. *Biol. Control* 90, 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.007>
- Godfray, H.C.J., 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology, Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Harding, A.M.A., Welcker, J., Steen, H., Hamer, K.C., Kitaysky, A.S., Fort, J., Talbot, S.L., Cornick, L.A., Karnovsky, N.J., Gabrielsen, G.W., Grémillet, D., 2011. Adverse foraging conditions may impact body mass and survival of a high Arctic seabird. *Oecologia* 167, 49–59. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1971-7>
- Hassell, M.P., Southwood, T.R.E., 1978. Foraging Strategies of Insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9, 75–98. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.09.110178.000451>
- Heimpel, G.E., Collier, T.R., 1996. The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biol. Rev.* 71, 373–400. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1996.tb01279.x>
- Hennicke, J., Culik, B., 2005. Foraging performance and reproductive success of Humboldt penguins in relation to prey availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 296, 173–181. <https://doi.org/10.3354/meps296173>
- Jacob, H.S., Evans, E.W., 2001. Influence of Food Deprivation on Foraging Decisions of the Parasitoid <i>Bathyplectes curculionis</i> (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94, 605–611. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0605:IOFDOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0605:IOFDOF]2.0.CO;2)
- Jervis, M.A., Kidd, N.A.C., Fitton, M.G., Huddleston, T., Dawah, H.A., 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *J. Nat. Hist.* 27, 67–105. <https://doi.org/10.1080/00222939300770051>
- Kapheim, K.M., Johnson, M.M., 2017. Support for the reproductive ground plan hypothesis in a solitary bee: links between sucrose response and reproductive status. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20162406. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2406>
- Killen, S.S., Marras, S., Metcalfe, N.B., McKenzie, D.J., Domenici, P., 2013. Environmental stressors alter relationships between physiology and behaviour. *Trends Ecol. Evol.* 28, 651–658. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.005>

- Kugimiya, S., Uefune, M., Shimoda, T., Takabayashi, J., 2010. Orientation of the parasitic wasp, *Cotesia vestalis* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae), to visual and olfactory cues of field mustard flowers, *Brassica rapa* L. (Brassicaceae), to exploit food sources. *Appl. Entomol. Zool.* 45, 369–375. <https://doi.org/10.1303/aez.2010.369>
- Lacher, Thomas E., Willig, M.R., Mares, M.A., 1982. Food Preference as a Function of Resource Abundance with Multiple Prey Types: An Experimental Analysis of Optimal Foraging Theory. *Am. Nat.* 120, 297–316. <https://doi.org/10.1086/283992>
- Le Lann, C., Outreman, Y., van Alphen, J.J.M., van Baaren, J., 2011. First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behav. Ecol.* 22, 101–107. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq180>
- Le Lann, Cécile, Wardziak, T., van Baaren, J., van Alphen, J.J.M., 2011. Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp: Temperature affects physiology and behaviour of a parasitoid. *Funct. Ecol.* 25, 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01813.x>
- Lee, J.C., Andow, D.A., Heimpel, G.E., 2006. Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. *Ecol. Entomol.* 31, 470–480. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00800.x>
- 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. *Entomol. Exp. Appl.* 111, 189–199. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00165.x>
- Lucchetta, P., Bernstein, C., Théry, M., Lazzari, C., Desouhant, E., 2008. Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp. *Anim. Cogn.* 11, 525–533. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0144-5>
- Martinou, A.F., Milonas, P.G., Wright, D.J., 2009. Patch residence decisions made by *Aphidius colemani* in the presence of a facultative predator. *Biol. Control* 49, 234–238. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.03.004>
- Michaud, J.-P., Mackauer, M., 1995. Oviposition Behavior of *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Aphidiidae): Factors Influencing Reproductive Allocation to Hosts and Host Patches. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88, 220–226. <https://doi.org/10.1093/aesa/88.2.220>
- Minkenberg, O.P.J.M., Tatar, M., Rosenheim, J.A., 1992. Egg Load as a Major Source of Variability in Insect Foraging and Oviposition Behavior. *Oikos* 65, 134. <https://doi.org/10.2307/3544896>
- Morano, S., Stewart, K.M., Sedinger, J.S., Nicolai, C.A., Vavra, M., 2013. Life-history strategies of North American elk: trade-offs associated with reproduction and survival. *J. Mammal.* 94, 162–172. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-074.1>
- Murray, C.M., Eberly, L.E., Pusey, A.E., 2006. Foraging strategies as a function of season and rank among wild female chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behav. Ecol.* 17, 1020–1028. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl042>
- Olson, D.A.W.N.M., Fadamiro, H., Lundgren, J.O. natha. G., Heimpel, G.E., 2000. Effects of sugar feeding on carbohydrate and lipid metabolism in a parasitoid wasp. *Physiol. Entomol.* 25, 17–26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2000.00155.x>

- Outreman, Y., Le Ralec, A., Wajnberg, E., Pierre, J.-S., 2005. Effects of within- and among-patch experiences on the patch-leaving decision rules in an insect parasitoid. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58, 208–217. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0895-1>
- Pyke, G.H., 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 523–575. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002515>
- Rasa, O.A.E., 1998. Biparental investment and reproductive success in a subsocial desert beetle: the role of maternal effort. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43, 105–113. <https://doi.org/10.1007/s002650050472>
- Roff, D.A.D.A., 2002. Life history evolution.
- Roitberg, B.D., Mangel, M., Lalonde, R.G., Roitberg, C.A., van Alphen, J.J.M., Vet, L., 1992. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behav. Ecol.* 3, 156–165. <https://doi.org/10.1093/beheco/3.2.156>
- Ruivo, L.V.P., Stone, A.I., Fienup, M., 2017. Reproductive status affects the feeding ecology and social association patterns of female squirrel monkeys (*Saimiri collinsi*) in an Amazonian rainforest. *Am. J. Primatol.* 79, e22657. <https://doi.org/10.1002/ajp.22657>
- Russell, M., 2015. A meta-analysis of physiological and behavioral responses of parasitoid wasps to flowers of individual plant species. *Biol. Control* 82, 96–103. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.11.014>
- Sirot, E., Bernstein, C., 1996. Time sharing between host searching and food searching in parasitoids: state-dependent optimal strategies. *Behav. Ecol.* 7, 189–194. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.189>
- Srinivasan, M., Swannack, T.M., Grant, W.E., Rajan, J., Würsig, B., 2018. To feed or not to feed? Bioenergetic impacts of fear-driven behaviors in lactating dolphins. *Ecol. Evol.* 8, 1384–1398. <https://doi.org/10.1002/ece3.3732>
- Stearns, S.C., 1976. Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *Q. Rev. Biol.* 51, 3–47.
- Stienen, E.W.M., Brenninkmeijer, A., Courtens, W., 2015. Intra-specific plasticity in parental investment in a long-lived single-prey loader. *J. Ornithol.* 156, 699–710. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1170-0>
- Takasu, K., Lewis, W.J., 1996. The role of learning in adult food location by the larval parasitoid, *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.* 9, 265–281. <https://doi.org/10.1007/BF02213870>
- Tatar, M., Carey, J.R., 1995. Nutrition Mediates Reproductive Trade-Offs with Age-Specific Mortality in the Beetle *Callosobruchus Maculatus*. *Ecology* 76, 2066–2073. <https://doi.org/10.2307/1941681>
- Tena, A., Pekas, A., Cano, D., Wäckers, F.L., Urbaneja, A., 2015. Sugar provisioning maximizes the biocontrol service of parasitoids. *J. Appl. Ecol.* 52, 795–804. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12426>
- Tenhumberg, B., Siekmann, G., Keller, M.A., 2006. Optimal time allocation in parasitic wasps searching for hosts and food. *Oikos* 113, 121–131. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14274.x>
- Török, J., Hegyi, G., Tóth, L., Könczey, R., 2004. Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141, 432–443. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1667-3>

- Townsend, C.R., Hildrew, A.G., 1980. Foraging in a patchy environment by a predatory net-spinning caddis larva: A test of optimal foraging theory. *Oecologia* 47, 219–221. <https://doi.org/10.1007/BF00346824>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Wratten, S.D., 2004. IMPROVED FITNESS OF APHID PARASITOIDS RECEIVING RESOURCE SUBSIDIES. *Ecology* 85, 658–666. <https://doi.org/10.1890/03-0222>
- Van Alphen, J.J.M., Vet, L.E.M., 1986. An evolutionary approach to host finding and selection.
- van Baaren, J., Le Lann, C., Pichenot, J., Pierre, J.S., Krespi, L., Outreman, Y., 2009. How could host discrimination abilities influence the structure of a parasitoid community? *Bull. Entomol. Res.* 99, 299. <https://doi.org/10.1017/S0007485308006342>
- Votier, S.C., Fayet, A.L., Bearhop, S., Bodey, T.W., Clark, B.L., Grecian, J., Guilford, T., Hamer, K.C., Jeglinski, J.W.E., Morgan, G., Wakefield, E., Patrick, S.C., 2017. Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20171068. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1068>
- Wäckers, F.L., 1994. The effect of food deprivation on the innate visual and olfactory preferences in the parasitoid *Cotesia rubecula*. *J. Insect Physiol.* 40, 641–649. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(94\)90091-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(94)90091-4)
- Wajnberg, É., 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60, 589–611. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0198-9>
- Wajnberg, E., Fauvergue, X., Pons, O., 2000. Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: an experimental analysis and a simulation model. *Behav. Ecol.* 11, 577–586. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.6.577>
- Wang, X.G., Keller, M.A., 2005. Patch Time Allocation by the Parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae). II. Effects of Host Density and Distribution. *J. Insect Behav.* 18, 171–186. <https://doi.org/10.1007/s10905-005-0473-z>
- Wolf, M., van Doorn, G.S., Leimar, O., Weissing, F.J., 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447, 581–584. <https://doi.org/10.1038/nature05835>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY.

Figures

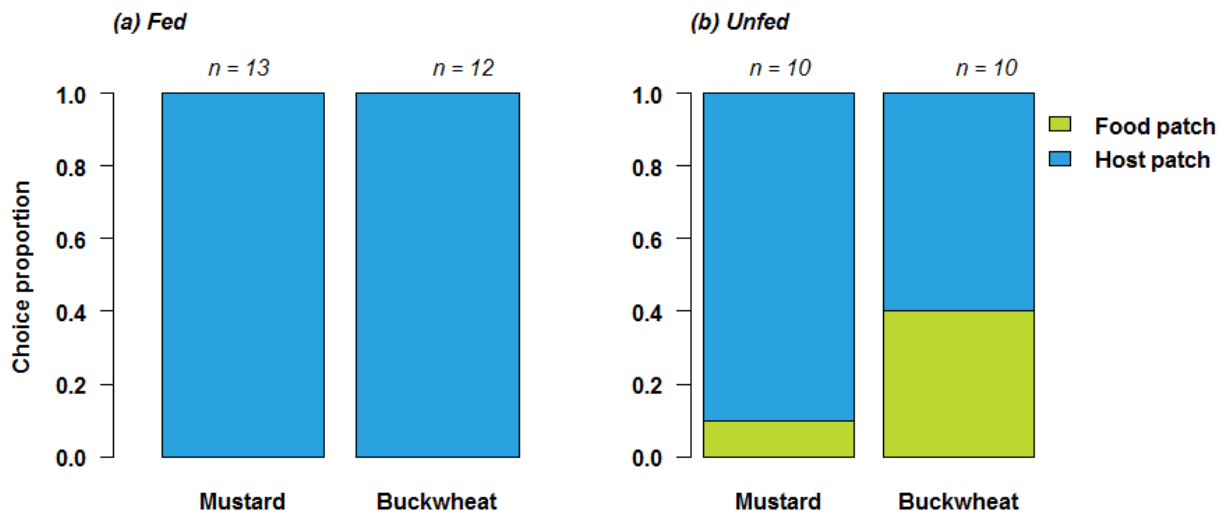


Figure1: Proportion of fed (a) and unfed females (b) and with male encounter (♀ (♂)) choosing between the host (blue bars) and the food (green bars) patch (i.e. mustard or buckwheat flowers). Numbers above bars indicate the number of females tested in each modality.

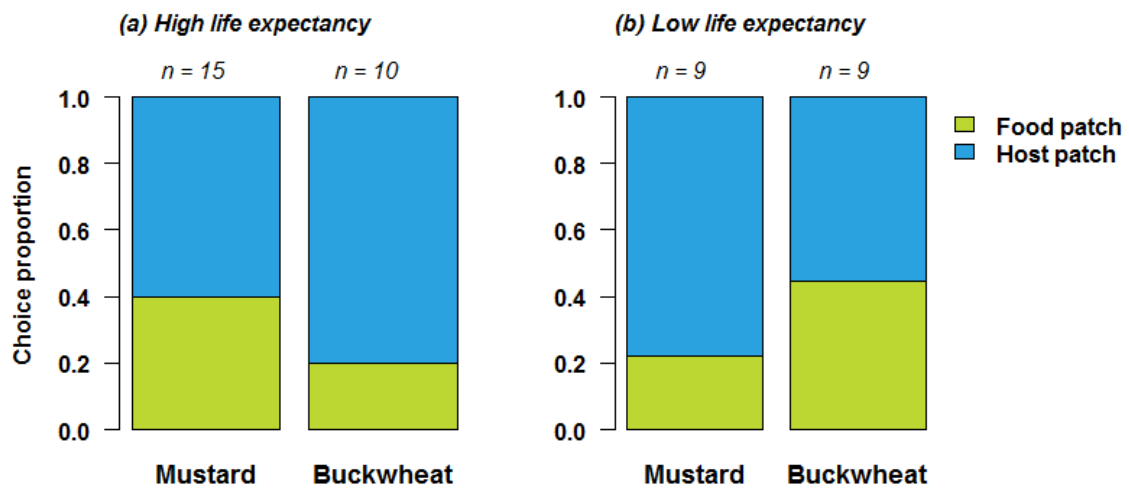


Figure2: Proportion of mated females with (a) high (<12h-old) and low (<36h-old) (b) life expectancies choosing between the host patch (blue bars) and the food patch (green bars), constituted by a mustard or a buckwheat flower. Numbers above bars indicate the number of tested females in each modality.

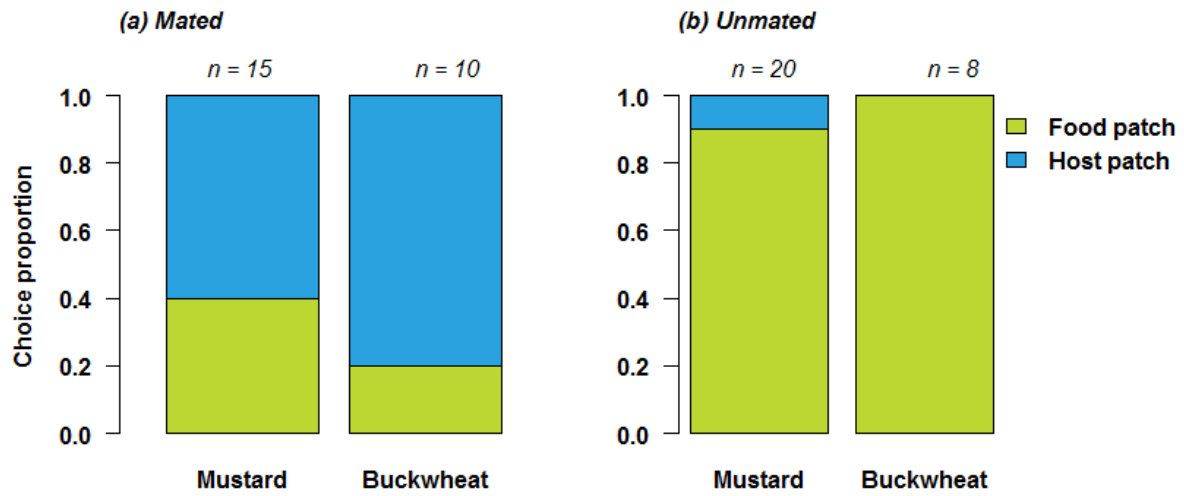


Figure3: Proportion of mated (a) and unmated (b) parasitoid females choosing between the host (blue bars) and the food patch (green bars) when this last one was composed by an inflorescence of mustard or of buckwheat. Numbers above bars indicate the number of tested females in each modality.

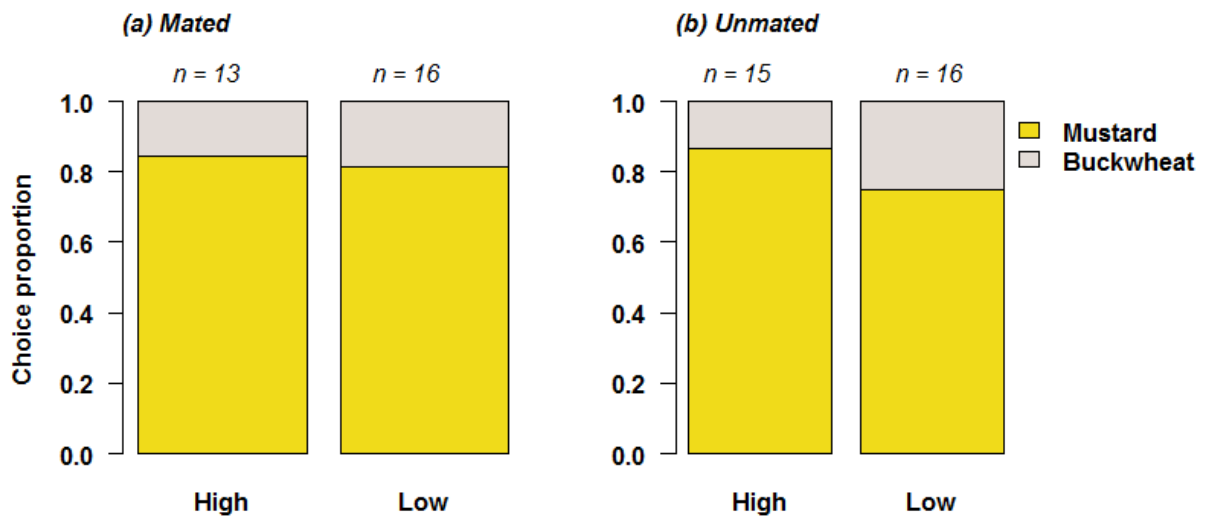


Figure4: Proportion of (a) mated and (b) unmated parasitoid females with high (<12h-old) and low (<36h-old) lifetime expectancies choosing between the mustard (*Sinapsis alba*) and the buckwheat (*Fagopyrum esculatum*) flowers. Numbers above bars indicate the number of females tested in each modality.

Chapitre 3 : Comment la qualité du nectar floral modifie-t-elle l'allocation de ressource entre les traits d'histoire de vie d'un insecte parasitoïde ?

Chez un organisme, l'énergie et les nutriments procurés par les ressources nutritives sont alloués à différents traits relatifs à différentes fonctions comme la reproduction, la survie ou la dispersion. Du fait de l'existence de compromis évolutifs entre ces fonctions, l'allocation optimale de cette énergie pour une fonction donnée varie en réponse aux contraintes biotiques ou abiotiques. Le nectar est une ressource centrale qui favorise la fitness de beaucoup d'insectes holométaboles. La profitabilité des nectars est spécifique à chaque système d'interactions et pourrait modifier la position d'un organisme sur le continuum « Capital-Income breeders ». Cette idée a été abordée en utilisant des femelles de parasitoïdes de l'espèce *Aphidius rhopalosiphi*, et des espèces de fleurs aux nectars de qualité variable, ainsi que des solutions de sucrose ou d'eau pure comme témoins. Les hypothèses testées sont : **(1) La consommation de ressource augmente à la fois la survie et la fécondité des femelles nourries en comparaison à des femelles affamées. (2) La longévité et la fécondité augmentent en fonction du taux de sucrose dans la ressource exploitée. (3) la qualité des nectars influence l'allocation d'énergie entre la fonction de maintenance et la reproduction. (4) indépendamment de la qualité de la ressource, les femelles font face à un compromis entre le nombre et la taille de leurs œufs. (5) les parasitoïdes peuvent devenir davantage « income breeder » s'ils peuvent ingérer une ressource nutritive et utiliser moins leur capital énergétique acquis pendant leur développement pour la reproduction.** Les résultats montrent que (1) la survie augmente si l'organisme ingère des ressources riches en sucrose. (2) la maturation des œufs est maximale à l'âge de 24h pour les femelles nourries au sucrose ou au nectar de sarrasin. (3) au moment du pic de production (âge de 72h), le nombre d'œufs est identique entre les traitements mais la taille des œufs est maximale pour les femelles nourries au sucrose et au nectar de bleuet. Ces résultats sont les premiers à mettre en évidence de la plasticité dans les syndromes de traits des œufs d'insectes parasitoïdes koïnobiontes en fonction du régime alimentaire. Ils montrent également l'importance de la qualité de la ressource sur l'allocation d'énergie entre les différents traits d'histoire de vie. Ils suggèrent que la position des parasitoïdes le long du gradient « C-I breeders » pourrait être considérée comme dynamique selon leur capacité à utiliser la ressource acquise pour diminuer l'utilisation de leur capital énergétique.

Mots clés : *Aphidius rhopalosiphi*, Capital-Income breeder continuum, Compromis évolutifs, Nectar, Parasitoïdes, Survie, Syndrome de traits

How does floral nectar quality affect resource allocation among traits in parasitoid wasps?

En préparation

Maxime Damien^{1, 2, *}, Nicolas Desneux², Stéphanie Llopis¹, Joan Van Baaren¹ and Cécile Le Lann¹

- (¹) ECOBIO (UMR-6553) Université de Rennes 1,
Campus de Beaulieu Avenue du General Leclerc 35 042 Rennes cedex, France
- (²) Institut Sophia Agrobiotech [Sophia Antipolis] (ISA) - Institut national de la recherche agronomique (INRA) : UMR1355, Université Nice Sophia Antipolis (UNS), CNRS : UMR7254 - INRA Centre de recherche Provence-Alpes-Côte d'Azur, 400 route des Chappes, BP 167, 06903 Sophia Antipolis Cedex, France

Correspondance: (*) maximedamien15@gmail.com

Maxime DAMIEN

UMR Ecobio, Université de Rennes 1

263 Avenue du Général Leclerc,

35042, RENNES Cedex - France

Keywords: *Aphidius rhopalosiphi*, Capital-Income breeder continuum, Egg syndrome traits, Nectar, Parasitoids, Survival, Trade-offs

Abstract

The energy that organisms find in food supplies is allocated to different traits, which are themselves linked to different functions such as survival, reproduction or dispersion. Due to the existence of trade-offs between traits, the best allocation of energy for each given function can vary according to biotic or abiotic constraints. Nectar is a central resource for many holometabolous insects, which is known to favor their overall fitness but nectar suitability is specific to each plant-insect interaction. In the conceptual framework of the “Capital-Income breeder continuum”, nectar quality is expected to modify one organism’s position on this continuum, according to its ability to decrease requirement of capital reserves into reproduction. This hypothesis was approached by using the parasitoid *Aphidius rhopalosiphi*, feeding on the nectar of three flower species (buckwheat, cornflower and mustard) and both water and sucrose control solutions. These flower species have contrasted carbohydrate proportions. Females of this parasitoid species can reproduce at emergence without eating, but carbohydrate resources increase their longevity and fecundity. Our assumption was that the quality of the resource would modify the energy allocation to different traits. Our results showed that buckwheat and sucrose fed females had a greater longevity. One day old females fed with sucrose and buckwheat nectar had the highest egg maturation rates. However, regardless of the feeding treatment, maximal egg load did not differ at peak production time (3 day-old females). Finally, sucrose and cornflower nectar fed females had the highest egg size of all females treated. These results suggesting plasticity in egg syndrome traits in koinobiont parasitoids according to food quality, which has been scarcely demonstrated. Results also suggest the importance of the resource’s quality on the energy allocation strategy between traits. We propose that parasitoids’ position along the “Capital-Income breeder continuum” may be extended to their ability to handle nutrient intakes in order to decrease the consumption of their capital reserves into reproductive function.

Introduction

The trade-off between reproduction and survival is fundamental to the understanding of life history strategies adopted by organisms (Stearns, 1992). This results from resource limitations (de Jong and van Noordwijk, 1992) such as reproduction, which requires substantial energy and nutrients, diverting away organisms from other functions (Reznick, 1985). Thus, strategies adopted by organisms to optimize their fitness depend on their position along the Capital-Income breeders continuum (Jaatinen et al., 2016; Williams et al., 2017). Pure capital breeders are using resource stored before breeding for reproduction. For other organisms on the continuum, incoming resources are used to decrease the use of capital reserves for survival and reproduction. For example for reptiles, egg production is known to be achieved while using lipids and proteins from their capital reserve, but also by using proteins from food supply that reduces the requirement for their capital reserves (Van Dyke et al., 2012; Warner et al., 2008). This induces dynamic positions on C-I continuum.

Holometabolous insects build their capital reserves during larval development by dividing acquired resources between somatic (life history traits relative to body conditions) and non-somatic (life history traits relative to reproduction) functions before adult instars (Jervis et al., 2005). Resources' quality during the larval development partially determines their future reproductive capacities as adults. They may also use food subsidies to allocate energy or nutrients between different life history traits and modulate their capital reserve requirement for reproduction (*e.g.* trade-off between capital and incoming resources)(Jervis et al., 2007, 2005). For instance, some lepidopteran species are pure capital breeder species that emerge with all their eggs matured (Jervis et al., 2005). For others, food supply is used to increase their reproductive success, but their success depend on the incoming resource quality. For instance, Mevi-Schütz and Erhardt, (2005) demonstrated that females of Map butterflies (*Araschnia levana*, Lepidoptera, Nymphalidae) were able to increase the number of eggs laid after developing in poor host quality, by compensating their limited capital reserves with a nectar rich in amino-acid contents.

Parasitoids are particular holometabolous insects as females lay their eggs on (*i.e.* ectoparasitoids) or into (*i.e.* endoparasitoids) hosts and their larvae develop from the host until its death (Godfray 1994). Female parasitoids are able to reproduce using their capital reserves only if no food resource is found in their environment during their adult life, or if the food (like nectar of flowers) is situated in a different habitat than their hosts. However, they generally obtain a better fitness if they are able to feed themselves during their adult life. Most parasitoid

species are unable to produce lipids during their adult life stage. Thus, their eggs are produced from their lipid capital reserves, which they acquired from their host during larval development (Visser et al., 2010; Visser and Ellers, 2008). Consequently, females' incoming nutrients are mostly constituted of carbohydrates which decrease the consumption of lipid capital reserves by limiting their use for body maintenance or locomotion (Ellers et al., 2000, 1998). This process allows more lipids to be available for reproduction (Harvey et al., 2009; Lee et al., 2004; Olson et al., 2000).

Among parasitoids, idiobiont species are often able to host-feeding and produce rich yolk hydrotic eggs that will develop by using their own resource reserves allocated by females (Giron and Casas, 2003; Harvey, 2005). For these organisms, starved individuals may relocate their energy among competitive functions by modifying syndrome traits (Benelli et al., 2017). For instance, females of *Mastrus ridibundus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) are able to extend their lifespan at the expense of their reproductive potential, notably by decreasing egg size (Bezemer et al., 2005). Such plasticity does not seem to occur for koinobiont parasitoids (*i.e.* which produce poor yolk eggs that will develop by incorporating host nutrients). For example, Harvey et al., (2017) showed that sugar food's quality modifies the reproductive capacity and the egg syndrome traits of the idiobiont species *Gelis agilis* (Hymenoptera, Ichneumonidae) but does not affect those of the two koinobiont species *Meteorus pulchricornis* and *Microplitis mediator* (both Hymenoptera, Braconidae). According to the authors, this results from a higher investment of idiobiont species in eggs compared to koinobiont species (Jervis and Kidd, 1986).

Although several parasitoid species can feed on honeydew produced by phloem consumers, floral nectar constitutes a central sugar resource for most of those insects. For instance, Vollhardt et al., (2010) demonstrated that *Aphidius ervi* (Hymenoptera Braconidae) females that experience feeding, favored flower nectar to honeydew diets. Nectar is mainly composed of sugar and water (Heil, 2011) but it also contains other nutrients, though in smaller quantities, such as amino acids (Hendriksma et al., 2014). Volume, concentration, carbohydrate composition and proportion vary greatly among plant species and according to environmental conditions (Barth, 1985; Corbet et al., 1979; Heil, 2011; Stahl et al., 2012). Thus, fitness benefits for consumers depend on several nectar characteristics such as carbohydrates identity (Wäckers, 2001; Wang et al., 2014) as well as their proportions (Baker and Baker, 1983; Tompkins et al., 2010). Thus, for species that restrict themselves to nectar resources, their optimal nectar intake will be that that maximizes both survival and reproduction traits, at the lowest cost for their capital reserves. However, nectar studies have been focused mainly on

longevity and realized fecundity and less is known of the effects of nectar quality on traits linked to egg production (size and maturity speed).

In this paper, we study the available resources' quality effect on traits of cereal aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* Stefani Perez (Hymenoptera, Braconidae). This species is able to reproduce at emergence, even without food resources, but it is synovigenic (*i.e* mature eggs at the adult instar; Jervis et al., 2001) and produce poor yolk "anhydropic" eggs (*i.e* koinobiont). The purpose of the current study was to investigate how life history traits of *A. rhopalosiphi* are responding to the consumption of nectar with contrasted carbohydrate contents (originating from three different flower species). It aimed at emphasizing the diet's quality effect on capital-incoming resource allocation in different life history traits. Our first hypothesis is that, unlike a water control diet, food consumption will increase both longevity and fecundity of female parasitoids, as the nectar of the three proposed flower species is accessible. Our second hypothesis is that females' longevity and fecundity will increase the most for females fed on flower species which nectar contains the most sucrose. Our third hypothesis is that nectar's quality will have an effect on the energy allocation between maintenance and reproduction. Our fourth hypothesis is that because the egg production depends on capital reserve, there will be a trade-off between the number of eggs and their size. Our fifth hypothesis is that parasitoid species will become more income-breeders as the resource quality (high sucrose contents) increases and consequently decreases their capital requirement.

Material and methods

Animal and vegetal materials

Aphidius rhopalosiphi is a solitary endoparasitoid of cereal aphids, unable to synthesize lipids at the adult instar. It is not able of host feeding and the honeydew of its hosts is of poor quality (Tena et al., 2018; Vollhardt et al., 2010). Additionally, its fitness is very low in absence of sugar resources (Le Lann, 2009; Tylianakis et al., 2004). Flowers' nectar is rare in conventional cereal fields but the presence of flowers around cereal fields has been shown to increase its parasitism rate (Damien et al. 2017). This species is synovigenic as only a few eggs are available at emergence, but the number of mature eggs increases quickly during the first day of female life and a maximum is reached at around three days of life, with or without sugar food access (Tylianakis et al., 2004). Eggs' traits vary according to females' age and food consumption (Le Lann et al., 2012). The effect of food intake's quality on the allocation of

energy between traits (longevity and fecundity from one part, and inside reproductive traits among number and size of eggs for the other part) has not been studied yet.

Both parasitoids and aphids were sampled in the field in 2015 and 2014 respectively, in the Zone Atelier Armorique (<https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique/>) around the city of Rennes, France. The aphid *Metopolophium dirhodum* was then reared in the laboratory on wheat plants (*Triticum aestivum*) and the parasitoid *Aphidius rhopolosiphi* was reared on *M. dirhodum*, under controlled conditions (20°C, 70 ± 10% RH, photoperiod de 16L:8D). Parasitoid populations were completed each year with individuals from the field to improve the cultures' genetic diversity. Female parasitoids used for experiments emerged from parasitized aphids, isolated in gelatin caps (L = 2 cm, Ø = 0,7 cm). Adult emergences were checked every twelve hours to make sure that females were less than 12h-old, unmated and had never oviposited into a host at the start of the experiments.

Five feeding treatments were compared during the experiments, and the three flower species used were Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*, Polygonacea), Cornflower (*Centaurea cyanus*, Asteracea) and White mustard (*Synapis alba*, Brassicacea). Respectively, these flowers are sucrose-dominant for the formers and hexose-dominant nectar for the last (Lenaerts et al., 2017; Tompkins et al., 2010; Vattala et al., 2006). Seeds were sown in trays (20 x 15 x 5 cm) and placed into controlled conditions (20°C, 70 ± 10% RH, 16L:8D photoperiod). After two weeks, seedling were transplanted into individual pots (7 x 7 x 8 cm) and let under the same conditions for two more weeks. After this period, seedling were transferred into larger pots (h = 17 cm, Ø = 7 cm) in a greenhouse until flowering. A 1M sucrose solution was used as positive control on a cotton mesh, constituted by pure sucrose powder (> 99.5 %) diluted in purified water. A 1M concentration is assumed to be representative of the sugar concentration found in flowering nectar (Baker and Baker, 1983; Luo et al., 2010; Williams and Roane, 2007). Negative control was constituted by using purified water only.

Experimental design

To compare the fitness traits of parasitoids feeding on different flower nectar and both control solutions (sucrose and water), each female aged of less than 12h was placed into a plastic tube (L = 16 cm, Ø = 4,5 cm), closed at both extremities with foam stoppers. For females feeding on nectar, the inflorescence of one of the three plant species was enclosed in the tube but remained attached to the whole plant. By providing undamaged flowering plants to parasitoids, this experimental set-up allowed to keep the flower during the whole experiment

and to maintain a natural nectar production. For sucrose and water control treatments, parasitoid females were placed into similar tubes with a cotton mesh with corresponding solutions. The experiment was conducted in a greenhouse (12L:8D photoperiod, $24.5 \pm 5.5^{\circ}\text{C}$; $56.4 \pm 15\%$ RH). Hind tibia length is known to be a good indicator of parasitoid body size (Godfray, 1994) and is usually correlated with fitness traits. Therefore, tibia lengths of all tested females were photographed under a binocular (3.15 $\times$, Olympus SZ-CTV) linked to a video camera (JVC KY-F50, JVC Pro, France) and then measured by using the numeric image analysis software ImageJ. To assess responses of survival and reproductive competitive functions, and the trade-off that occurs between them depending on the food quality, life history traits that have been measured were the longevity for survival function, and egg syndrome traits (number and size) at one and three days of life (*i.e.* peak production time) for reproduction.

Longevity without egg laying

The longevity of *A. rhopalosiphi* parasitoids was assessed for the five feeding treatments. Newly emerged females were randomly and equally distributed among modalities and then survival was checked every twelve hour at 7 am and 7 pm. Two or three purified water droplets were added in all treatments at each checking time to keep access to water constant. Mortality was determined as the last time step when female was observed alive. This was done to avoid a disparity between females' death times that occurred either close after the last check observed alive, or those that died close before the checking time. After death, female parasitoids were kept at -80°C until tibia length measurement as explained above. Twenty-one females were tested on buckwheat flowers and twenty females were tested for all other treatments.

Egg load at one and three days-old

To determine the feeding treatment's effects on egg maturation at one day of life, emergent females were allowed to feed on the different treatments (flowers and control solutions). A first group was divided among the different treatments for one day with ad libitum access to purified water. After this period, females were frozen into liquid nitrogen and kept at -80°C until ovarian dissection and tibia length measurement. Twenty females were tested for the different flower treatments, nineteen for positive sucrose controls, and eighteen for negative water controls.

To determine the egg load that occurred depending on the feeding treatments at three days of life, newly emerged females were divided among the five different modalities as

described previously. After the first day on flower or control solutions, females were allowed to oviposit during all the second day to stimulate oogenesis. One hundred second and third instars of *M. dirhodum* were settled on wheat seedling into a plastic tube (L = 16 cm, Ø = 4,5 cm). At the top of the tube, a fresh cut flower was placed through a foam stopper to let female parasitoids an access to food during this time laps. Cotton mesh was added, with water solution for flowers or negative control, or with 1M sucrose solution for positive control. After one day with the aphids, female parasitoids were transferred back on the initial flower that was used during the first day of life and let one day more until reaching three days of life. Ad libitum access to purified water was provided through all conditions. At the end of this period, females were collected individually into an eppendorff tube, were frozen into liquid nitrogen and kept at -80°C until dissections for remaining egg load counting and tibia length measurement. Twenty females for each feeding treatment were tested. For water negative control, eight females survived through the host availability period, and only four survived after the third day.

All mature eggs were counted under a microscope (400x, Olympus BH2) and photographed (Olympus Camedia C3040). Length and width of ten to thirty randomly chosen mature eggs were measured with the ImageJ software. The egg volume was calculated as following: $V = (2/3) \times P(L/2 \times (w/2)^2)$; L = length, w = width (Le Lann et al., 2011; Le Lann et al. 2012).

Statistical analyses

Survival curves of female parasitoids according to the different feeding treatments were assessed by using Kaplan-Meier distributions, and they were then compared by using a Cox's proportional hazard model from the "survival" package (Therneau and Grambsch, 2000). Five linear models were performed/used to determine the effect of feeding treatments on mean egg size and the number of mature eggs after the first and the third days of life, as well as to test the parasitism rate at day two. In all model sets, the fixed effects tested were the feeding treatment and the hind tibia length. The variation of females' body size, as well as the possible interaction between the fixed effects were therefore taken into account. Sequential sum of square (Type 1 ANOVA) was performed on each model with the tibia length as the first fixed effect to test feeding treatments on residual variance (*i.e* independently to the female size when life history traits appeared to be correlated). Interactions were removed when non-significant. Residuals' normality and variance homogeneity were checked prior to test each model. For each model sets there was no interaction between females' body size and life history traits measured, except

between the number of eggs that significantly increased with female body size at one day post emergence ($\chi^2 = 2448$, Df = 1, $P < 0.001$) and egg size that increased with tibia-length covariate at third day of life ($\chi^2 = 7.68$, Df = 1, $P < 0.001$).

To evaluate the trade-off between the number of mature eggs and their volume according to feeding treatments and independently of the female body size, we first assessed the female body size effect on these two life history traits. For each feeding treatment after one and three days of life, a linear regression was performed between egg number and hind tibia length, as well as for egg size. Type 1 ANOVA was performed and when egg number (or egg size) varied significantly with female body size, residuals from the regression were used to make the regression. When females' body size had no effect on the life history traits tested, regressions were performed directly between the egg number and the egg size. At one day of life, only the number of mature eggs increased with females' body size in water control ($\chi^2 = 6214.7$; Df = 1, $P = 0.022$) and buckwheat ($\chi^2 = 4823.6$, Df = 1, $P = 0.041$) treatments. At three days of life, only the mean eggs' volume increased according to female size in sucrose ($\chi^2 = 4.97$; Df = 1, $P = 0.021$) and cornflower ($\chi^2 = 4.72$; Df = 1, $P = 0.011$) treatments. Consequently, to disentangle effects between female body size and feeding treatments, regressions for water and buckwheat treatments after the first day were performed between egg volume and residuals from the regression between egg number and female tibia length. Similarly, at three days, for sucrose and cornflower treatments, regressions were performed between egg number and regression' residuals between egg volumes and tibia length. For others treatments and females' ages, regression were done between the egg number and the egg size.

Results

The longevity of females differed significantly among the feeding treatments (Figure 1; $\chi^2 = 55.1$, Df = 4, $P < 0.001$). Starving females that had only water (*i.e.* negative control) had the shortest lifespan (3.60 ± 0.46 ; Mean days $\pm$ SE), whereas longevity was maximal for the sucrose (*i.e.* positive control, 14.60 ± 1.61) and buckwheat (17.00 ± 1.62) feeding treatments. Other nectar flowers had intermediate benefits on the survival of parasitoids: mustard flower increased slightly their lifespan (5.30 ± 0.95), whereas cornflower allowed females to live twice longer than the negative control group (6.90 ± 1.16).

The number of mature eggs at 24h was significantly affected by the feeding treatments, ($\chi^2 = 13122$, Df = 4, $P = 0.049$). Females fed on the nectar of buckwheat produced a larger number of mature eggs than females fed on cornflower and mustard flowers. Females fed on

sucrose and water only, had intermediary egg numbers (Figure 2a). The feeding treatment did not affect the size of the mature eggs ($\chi^2 = 3.28$, Df = 4, $P = 0.67$) of one day old females (Figure 2b).

The feeding treatments impacted the number of aphids parasitized by females during their second day of life ($\chi^2 = 1956.6$, Df = 4, $P < 0.001$). The parasitism rate was significantly lower for females that had access to water only, but there were no differences between flowers and sucrose treatments (figure 3a). The number of females' remaining eggs at their third day of life, after one day of parasitism period, did not differ between treatments ($\chi^2 = 6575$, Df = 4, $P = 0.41$, Figure 3b). Mean egg sizes varied among feeding treatments ($\chi^2 = 7.99$, Df = 4, $P = 0.017$). Females that fed on cornflower nectar and sucrose solutions had bigger eggs than those fed on buckwheat or than the four surviving starved females. Females that fed on mustard nectar produced eggs with intermediate size (figure 3c). There was no significant relationships between the number of mature eggs and their size in any of the feeding treatments (Table 1).

Discussion

Our results confirmed our first hypothesis, as all types of nectar increase life history traits syndrome and therefore female fitness. Our second hypothesis is also partially confirmed as buckwheat and sucrose fed females lived longer and mature eggs more quickly than females fed with other treatments. Our third hypothesis is also confirmed, as the three different flower species tested are linked to different strategies for longevity and reproduction. Sucrose dominated incoming resources were shown to promote better female survival abilities compared to the other feeding treatments that had relative benefits. Despite the increase of early egg maturation in sucrose and buckwheat treatments, three days-old females fed on sucrose and cornflower had larger eggs compared to the females following the other treatments. In contrary to our fourth hypothesis, no trade-off between eggs number and size were observed and that, whatever the feeding conditions were. Finally, our fifth hypothesis seems to be valid as our study confirmed that fitness increased by nectar intakes appeared to be relative to nectar characteristics that modified survival and/or egg maturation strategies. Indeed, the increase of female fitness is most likely the result of female parasitoids' capacity to handle incoming resources nutrients and consequently, of the cost that non-suitable nectar imply on female capital reserves requirement.

Parasitoids' survival rates vary according to the carbohydrate identity and proportion inside the different nectar. We showed that the highest longevity was with buckwheat nectar,

for which the ratio between the disaccharide sucrose and the monosaccharide fructose and glucose is close to 1.5 (buckwheat nectar is therefore classified as “sucrose-dominant” ; Tompkins et al., 2010; Vattala et al., 2006). Our results confirmed those of Luo et al., (2010); Wäckers,(2001) and Wang et al.,(2014) who also observed a longer lifespan in parasitoids fed on individual carbohydrates and demonstrated that sucrose is the optimal carbohydrate to promote parasitoids’ longevity. We observed a low longevity with the mustard nectar, which is considered as “hexose-dominant” with a ratio between sucrose and the sum of fructose and glucose close to zero (Tompkins et al., 2010; Vattala et al., 2006). Our results confirmed that the ratio between the disaccharide sucrose and the monosaccharide fructose and glucose in nectar plays a key role on the lifespan of parasitoids. Females had intermediate longevity when they fed on cornflower nectar, in which carbohydrate type quantities were estimated by Lenaerts et al., (2016) with a mean ratio close to 1.3. Consequently, regarding to the difference with buckwheat on longevity, other nectar’s characteristics may affect parasitoids’ survival rates, such as the sugar concentrations (Azzouz et al., 2004), the secondary metabolites (Stevenson et al., 2017) or the associated bacterial (Lenaerts et al., 2017). The observed contrasts may also result from changes in the reproductive strategy, by allocating resources to other traits, as in traits linked to eggs because our results also showed that females’ reproductive strategy is modified according to the diet quality.

Indeed, egg maturation is known to be energetically costly in addition to high lipid requirement for their production (Ellers et al., 2000; Roitberg, 1989). Consequently, incoming carbohydrates can provide a part of the energy required for maintenance and favor investment of lipid capital reserves into eggs rather than consumption for metabolism (Olson et al., 2000). The type of carbohydrates is also important: Wang et al. (2014) demonstrated that glucose favored egg maturation over sucrose and fructose which delayed peak production time in the parasitoid *Neochrysocharis formosa* (Hymenoptera: Eulophidae). Delay in egg maturation was explained by the authors as the time needed for parasitoids to hydrolyze or to transform incoming carbohydrates into a usable form to improve their metabolism. One day-old buckwheat fed females had a higher number of mature eggs than ones fed on cornflower and mustard flower nectar. This increase may be explained again by the different nectar’s sugar proportions. Buckwheat nectar is rich in sucrose but also in glucose and fructose. Glucose and glycogen resulting from sucrose hydrolyse may have been invested into their metabolism that increased early egg maturation (Wang et al., 2014). The hexose-dominant nectar from mustard provided a low amount of suitable carbohydrates and could also have been detrimental for

female parasitoids. Female parasitoids may have used more complex metabolic cascades and energy to maintain their osmotic pressure when feeding from this nectar. For instance, they may need to convert hexoses to trehalose rather than glycogen (Nicolson, 1998; Rivero and Casas, 1999), resulting in a lower amount of energy available for early egg maturation. Similarly, the cost of sucrose hydrolyze may also explain the absence of difference in eggs' maturation rates between pure sucrose-fed and nectar-fed females. At the opposite, the absence of difference between nectar-fed and starved females (*i.e.* water negative control) may result from a higher investment of their capital reserves into reproduction and survival in response to the perception of their reduced lifespan expectancy (Fletcher et al., 1994; Hegazi et al., 2013; Heimpel and Rosenheim, 1995; Olson et al., 2000).

Incoming sugar resources promoted egg maturation during the first day of life, but did not modify the maximum egg load reached at three days, even after an egg-laying period. This may be the result of ovaries' saturation at three days of life as egg loads observed are consistent with the maximum values observed for this species in other studies (Le Lann et al., 2012; Tylianakis et al., 2004). The lower aphid parasitism rate observed during the second day of life for starved females is most likely resulting from a decrease in their ovipositing behavior (Benelli et al., 2017) with a lower mobility or foraging activity to save capital energy. Indeed, *A. rhopalosiphi*, as a koinobiont species, produces poor yolk eggs and females benefit better from limitation in energy expenditure from their capital reserves into mobility and body maintenance when starving. This behavior differs from idiobiont parasitoids which are able to relocate nutrients from reproductive functions (Benelli et al., 2017; Bezemer et al., 2005), for instance by realizing egg resorption during a period of starvation (Jervis et al., 2001).

Plasticity in eggs' size according to incoming resource quality have been poorly investigated in koinobiont parasitoids because of the eggs' characteristics. Indeed, females produce yolk-deficient "anhydropic eggs" that do not depend on a fix energetic capital but eggs expand by incorporating the host nutrients gradually. However, a change in egg size was already observed in the same species by Le Lann et al., (2012) and our results highlighted a change in mature egg size according to food acquisition. To the best of our knowledge, only Cicero et al. (2012) demonstrated in the koinobiont fruit fly *Doryctobracon crawfordi* an increase in egg size for honey fed females compared to water control. In our study, three days-old females fed on sucrose and cornflower had larger eggs than buckwheat fed ones, whereas mustard fed females had intermediate egg size. A change in eggs' size may result from a change in the reproductive strategy of female parasitoids, linked to incoming resource quality and/or its

consequences on parasitoids life expectancy. Increasing mature eggs' size may increase eggs' competitive abilities for host nutrients absorption, and for short living individuals, which will lay less eggs during their life, each egg represent an important part of their fitness (Rosenheim et al., 2000). At the opposite, long-living females may benefit by increasing the number of hosts they can parasitize thanks to the higher number of eggs they produce. Our results suggest that the variation in incoming resource quality may modulate reproductive strategies by modifying egg maturation. This can be achieved either directly by providing fuel for egg maturation, or indirectly by the cost of incoming resource quality and consequence on capital reserve requirement to supply those functions at the expend of their survival.

Conclusion

In the C-I continuum, for incoming-breeder species, food supply is expected to increase fitness as incoming resources provide energy and nutrients for survival and reproduction and limit the need to use the capital reserves for reproduction. To the best of our knowledge, our study is the first to demonstrate that nectar quality is modifying egg syndrome traits in a koinobiont parasitoids species. Such results also put emphasis on food quality as a potential parameter that indirectly modifies organism position on C-I continuum, by the cost of incoming resource quality on capital reserves requirement for reproductive functions. Buckwheat nectar benefits better to overall life history traits and may be assumed to decrease the costs of the trade-off between survival and reproductive functions for capital reserves. Buckwheat fed females may then be considered as more income breeders than mustard nectar fed females, which should compensate poor nectar quality by using their capital reserves. Results from our study suggest that for parasitoids, food quality may mediate benefits of incoming resources by providing either nutrients that can be allocated to survival and favor reproduction functions, or nutrients that are costly to handle and may involve capital reserve requirement to be transformed into suitable nutrients for those consumers. Consequently, organisms may be expected to have a dynamic position along the C-I continuum according to incoming resource quality and their allocation, which could be investigated through marked resource bioassays. Results from the current study are also highlighting that keeping resource diversity in the environment, as with flowers with different nectar quality may benefit to consumer populations such parasitoids by favoring plasticity in their life history strategies. For instance, change in eggs' size as observed in *A. rhopalosiphii* in the current study between feeding treatments would benefit them for intra-guild competition situations and would favor their maintain/survival in natural environments.

Acknowledgement

The authors would like to thanks the SARL Pinault for providing flower seeds, Sandra Rigaud and Valérie Briand for administrative support, and Aziliz for proofreading the manuscript. The “FLOWER” project (Plan Ecophyto PSPE2 of the French Agriculture Ministry funded by ONEMA) and the French National Institute of Agronomic Research (INRA, SPE department) funded this research and Maxime Damien’s grant.

References

- Azzouz, H., Giordanengo, P., Wäckers, F.L., Kaiser, L., 2004. Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* 31, 445–452. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.07.013>
- Baker, H.G., Baker, I., 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *Handb. Exp. Pollinat. Biol.* 117, 141.
- Barth, F.G., 1985. *Insects and flowers: the biology of a partnership*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Benelli, G., Giunti, G., Tena, A., Desneux, N., Caselli, A., Canale, A., 2017. The impact of adult diet on parasitoid reproductive performance. *J. Pest Sci.* 90, 807–823. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0835-2>
- Bezemer, T.M., Harvey, J.A., Mills, N.J., 2005. Influence of adult nutrition on the relationship between body size and reproductive parameters in a parasitoid wasp. *Ecol. Entomol.* 30, 571–580. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00726.x>
- Cicero, L., Sivinski, J., Aluja, M., 2012. Effect of host diet and adult parasitoid diet on egg load dynamics and egg size of braconid parasitoids attacking *Anastrepha ludens*. *Physiol. Entomol.* 37, 177–184. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00833.x>
- Corbet, S.A., Willmer, P.G., Beament, J.W.L., Unwin, D.M., Prys-Jones, O.E., 1979. Post-secretory determinants of sugar concentration in nectar. *Plant Cell Environ.* 2, 293–308. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1979.tb00084.x>
- de Jong, G., van Noordwijk, A.J., 1992. Acquisition and Allocation of Resources: Genetic (CO) Variances, Selection, and Life Histories. *Am. Nat.* 139, 749–770. <https://doi.org/10.1086/285356>
- Ellers, J., Sevenster, J.G., Driessen, G., 2000. Egg Load Evolution in Parasitoids. *Am. Nat.* 156, 650–665. <https://doi.org/10.1086/316990>
- Ellers, J., Van Alphen, J.J.M., Sevenster, J.G., 1998. A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *J. Anim. Ecol.* 67, 318–324. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00195.x>
- Fletcher, J.P., Hughes, J.P., Harvey, I.F., 1994. Life Expectancy and Egg Load Affect Oviposition Decisions of a Solitary Parasitoid. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 258, 163–167. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0157>
- Giron, D., Casas, J., 2003. Mothers reduce egg provisioning with age. *Ecol. Lett.* 6, 273–277.
- Godfray, H.C.J., 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*, Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Harvey, J.A., 2005. Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: the importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomol. Exp. Appl.* 117, 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00348.x>
- Harvey, J.A., Essens, T.A., Las, R.A., van Veen, C., Visser, B., Ellers, J., Heinen, R., Gols, R., 2017. Honey and honey-based sugars partially affect reproductive trade-offs in parasitoids exhibiting different life-history and reproductive strategies. *J. Insect Physiol.* 98, 134–140. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.12.003>
- Harvey, J.A., Wagenaar, R., Martijn Bezemer, T., 2009. Life-history traits in closely related secondary parasitoids sharing the same primary parasitoid host: evolutionary opportunities and constraints. *Entomol. Exp. Appl.* 132, 155–164. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00882.x>
- Hegazi, E., Khafagi, W., Schlyter, F., 2013. Egg maturation dynamics of the parasitoid *Microplitis rufiventris* : starvation speeds maturation in early life: Egg maturation

- dynamics of the parasitoid. *Physiol. Entomol.* 38, 233–240.
<https://doi.org/10.1111/phen.12027>
- Heil, M., 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci.* 16, 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.01.003>
- Heimpel, G.E., Rosenheim, J.A., 1995. Dynamic Host Feeding by the Parasitoid *Aphytis melinus*: the Balance between Current and Future Reproduction. *J. Anim. Ecol.* 64, 153. <https://doi.org/10.2307/5751>
- Hendriksma, H.P., Oxman, K.L., Shafir, S., 2014. Amino acid and carbohydrate tradeoffs by honey bee nectar foragers and their implications for plant–pollinator interactions. *J. Insect Physiol.* 69, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.05.025>
- Jaatinen, K., Öst, M., Hobson, K.A., 2016. State-dependent capital and income breeding: a novel approach to evaluating individual strategies with stable isotopes. *Front. Zool.* 13. <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0157-x>
- Jervis, M.A., Boggs, C.L., Ferns, P.N., 2007. Egg maturation strategy and survival trade-offs in holometabolous insects: a comparative approach: LIFE-HISTORY STRATEGIES IN INSECTS. *Biol. J. Linn. Soc.* 90, 293–302. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00721.x>
- Jervis, M.A., Boggs, C.L., Ferns, P.N., 2005. Egg maturation strategy and its associated trade-offs: a synthesis focusing on Lepidoptera. *Ecol. Entomol.* 30, 359–375.
<https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00712.x>
- Jervis, M.A., Heimpel, G.E., Ferns, P.N., Harvey, J.A., Kidd, N.A.C., 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of “ovigeny.” *J. Anim. Ecol.* 70, 442–458. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00507.x>
- Jervis, M.A., Kidd, N.A.C., 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biol. Rev.* 61, 395–434. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1986.tb00660.x>
- Le Lann, C., 2009. Partage de la ressource au sein d’une guilde : des histoires de vie, comportements et réactions à la température contrastés (PhD Thesis).
- Le Lann, C., Visser, B., van Baaren, J., van Alphen, J.J.M., Ellers, J., 2012. Comparing resource exploitation and allocation of two closely related aphid parasitoids sharing the same host. *Evol. Ecol.* 26, 79–94. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9498-2>
- Le Lann, C., Wardziak, T., van Baaren, J., van Alphen, J.J.M., 2011. Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp: Temperature affects physiology and behaviour of a parasitoid. *Funct. Ecol.* 25, 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01813.x>
- 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. *Entomol. Exp. Appl.* 111, 189–199. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00165.x>
- Lenaerts, M., Goelen, T., Paulussen, C., Herrera-Malaver, B., Steensels, J., Van den Ende, W., Verstegen, K.J., Wäckers, F., Jacquemyn, H., Lievens, B., 2017. Nectar bacteria affect life history of a generalist aphid parasitoid by altering nectar chemistry. *Funct. Ecol.* 31, 2061–2069. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12933>
- Lenaerts, M., Pozo, M.I., Wäckers, F., Van den Ende, W., Jacquemyn, H., Lievens, B., 2016. Impact of microbial communities on floral nectar chemistry: Potential implications for biological control of pest insects. *Basic Appl. Ecol.* 17, 189–198.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.10.001>
- Luo, S., Li, J., Liu, X., Lu, Z., Pan, W., Zhang, Q., Zhao, Z., 2010. Effects of six sugars on the longevity, fecundity and nutrient reserves of *Microplitis mediator*. *Biol. Control* 52, 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.002>
- Mevi-Schütz, J., Erhardt, A., 2005. Amino Acids in Nectar Enhance Butterfly Fecundity: A Long-Awaited Link. *Am. Nat.* 165, 411–419. <https://doi.org/10.1086/429150>

- Nicolson, S.W., 1998. The Importance of Osmosis in Nectar Secretion and its Consumption by Insects. *Am. Zool.* 38, 418–425.
- Olson, D.A.W.N.M., Fadamiro, H., Lundgren, J.O. natha. G., Heimpel, G.E., 2000. Effects of sugar feeding on carbohydrate and lipid metabolism in a parasitoid wasp. *Physiol. Entomol.* 25, 17–26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2000.00155.x>
- Reznick, D., 1985. Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence. *Oikos* 44, 257. <https://doi.org/10.2307/3544698>
- Rivero, A., Casas, J., 1999. Incorporating physiology into parasitoid behavioral ecology: the allocation of nutritional resources. *Res. Popul. Ecol.* 41, 39–45. <https://doi.org/10.1007/PL00011981>
- Roitberg, B.D., 1989. The cost of reproduction in rosehip flies, *Rhagoletis basiola*: Eggs are time. *Evol. Ecol.* 3, 183–188. <https://doi.org/10.1007/BF02270920>
- Rosenheim, J.A., Heimpel, G.E., Mangel, M., 2000. Egg maturation, egg resorption and the costliness of transient egg limitation in insects. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 1565–1573.
- Stahl, J.M., Nepi, M., Galetto, L., Guimarães, E., Machado, S.R., 2012. Functional aspects of floral nectar secretion of *Ananas ananassoides*, an ornithophilous bromeliad from the Brazilian savanna. *Ann. Bot.* 109, 1243–1252. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs053>
- Stearns, S.C., 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Stevenson, P.C., Nicolson, S.W., Wright, G.A., 2017. Plant secondary metabolites in nectar: impacts on pollinators and ecological functions. *Funct. Ecol.* 31, 65–75. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12761>
- Tena, A., Senft, M., Desneux, N., Dregni, J., Heimpel, G.E., 2018. The influence of aphid-produced honeydew on parasitoid fitness and nutritional state: A comparative study. *Basic Appl. Ecol.* 29, 55–68. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.04.003>
- Therneau, T.M., Grambsch, P.M., 2000. Modeling survival data: extending the Cox model, Statistics for biology and health. Springer, New York.
- Tompkins, J.-M.L., Wratten, S.D., Wäckers, F.L., 2010. Nectar to improve parasitoid fitness in biological control: Does the sucrose:hexose ratio matter? *Basic Appl. Ecol.* 11, 264–271. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.010>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Wratten, S.D., 2004. IMPROVED FITNESS OF APHID PARASITOIDS RECEIVING RESOURCE SUBSIDIES. *Ecology* 85, 658–666. <https://doi.org/10.1890/03-0222>
- Van Dyke, J.U., Beaupre, S.J., Kreider, D.L., 2012. Snakes allocate amino acids acquired during vitellogenesis to offspring: are capital and income breeding consequences of variable foraging success?: CAPITAL-BREEDING SNAKES ALLOCATE INCOME TO OFFSPRING. *Biol. J. Linn. Soc.* 106, 390–404. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01880.x>
- Vattala, H.D., Wratten, S.D., Phillips, C.B., Wäckers, F.L., 2006. The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biol. Control* 39, 179–185. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.06.003>
- Visser, B., Ellers, J., 2008. Lack of lipogenesis in parasitoids: A review of physiological mechanisms and evolutionary implications. *J. Insect Physiol.* 54, 1315–1322. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.07.014>
- Visser, B., Le Lann, C., den Blanken, F.J., Harvey, J.A., van Alphen, J.J.M., Ellers, J., 2010. Loss of lipid synthesis as an evolutionary consequence of a parasitic lifestyle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 8677–8682. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001744107>
- Vollhardt, I.M.G., Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., Thies, C., Tscharntke, T., 2010. Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid

- parasitism. *Biol. Control* 53, 204–213.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.12.011>
- Wäckers, F.L., 2001. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Insect Physiol.* 47, 1077–1084. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00088-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00088-9)
- Wang, W., Lu, S.-L., Liu, W.-X., Cheng, L.-S., Zhang, Y.-B., Wan, F.-H., 2014. Effects of Five Naturally Occurring Sugars on the Longevity, Oogenesis, and Nutrient Accumulation Pattern in Adult Females of the Synovigenic Parasitoid *Neochrysocharis formosa* (Hymenoptera: Eulophidae). *Neotrop. Entomol.* 43, 564–573. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0247-4>
- Warner, D.A., Bonnet, X., Hobson, K.A., Shine, R., 2008. Lizards combine stored energy and recently acquired nutrients flexibly to fuel reproduction. *J. Anim. Ecol.* 77, 1242–1249.
- Williams, C.T., Klaassen, M., Barnes, B.M., Buck, C.L., Arnold, W., Giroud, S., Vetter, S.G., Ruf, T., 2017. Seasonal reproductive tactics: annual timing and the capital-to-income breeder continuum. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372, 20160250.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0250>
- Williams, L., Roane, T.M., 2007. Nutritional ecology of a parasitic wasp: Food source affects gustatory response, metabolic utilization, and survivorship. *J. Insect Physiol.* 53, 1262–1275. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.06.017>

Figures and tables

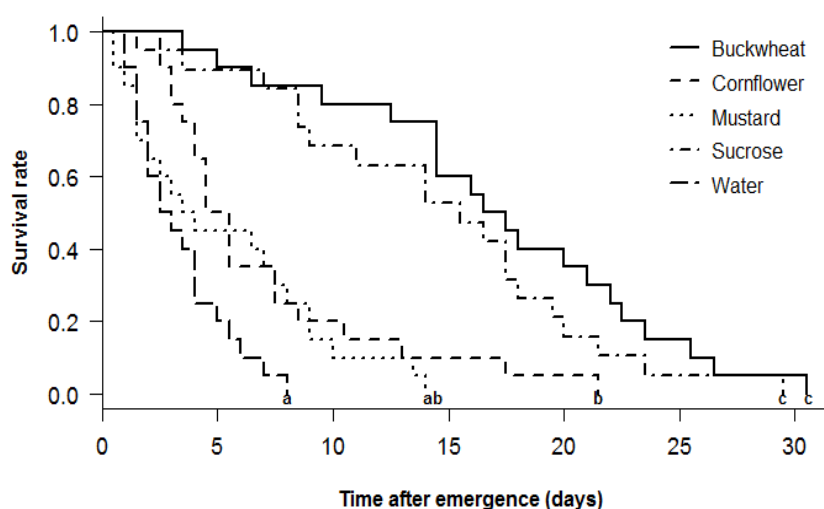


Figure1: Kaplan-Meier survival curves of *A. rhopalosiphi* females feeding on the nectar of three flower species (buckwheat, cornflower and mustard) and control solutions (sucrose and water). Different letters represent significant differences among food treatments (Tukey tests). N = 21 for buckwheat treatment and N= 20 for all others.

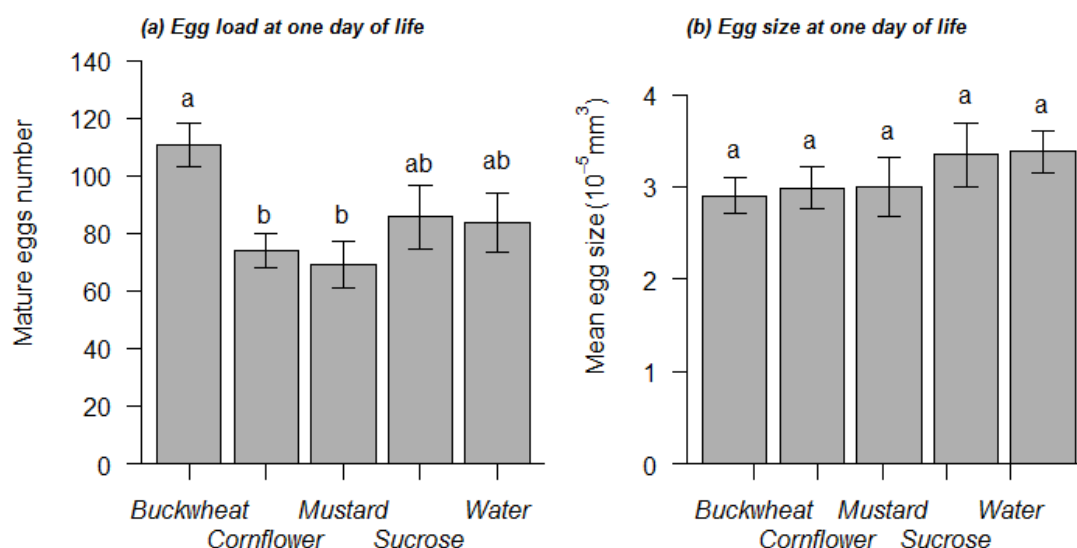


Figure2: Effect of the feeding treatments on (a) the number of mature eggs at 24h and (b) the egg size of *A. rhopalosiphi* females. Different letters above columns indicate significant differences among feeding treatments. N = 20 for flower treatments, N = 19 for positive sucrose control and N=18 for negative water control.

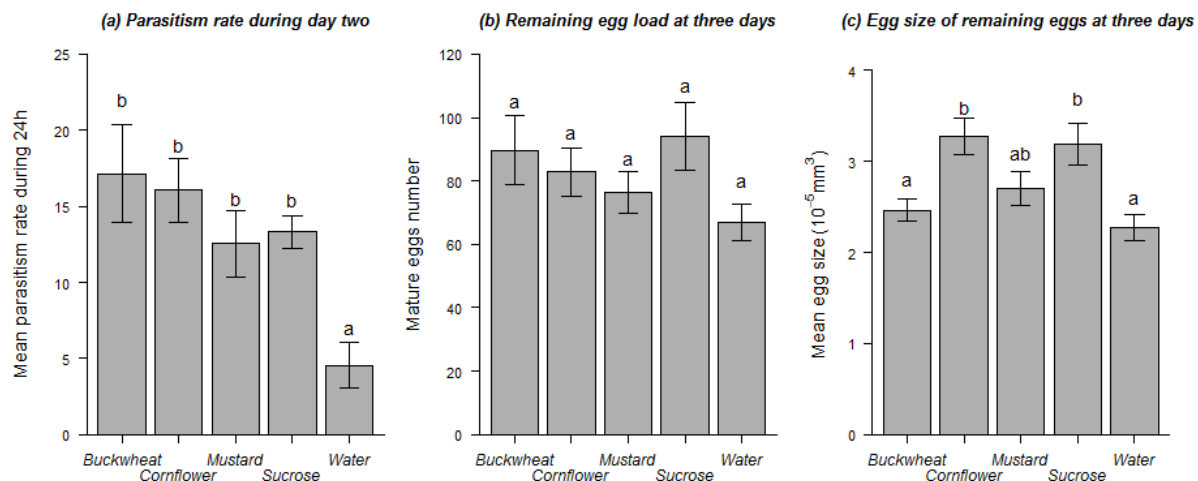


Figure3: Effect of the feeding treatments on (a) aphid parasitism rate at day two (b) remaining eggs at three days and (c) egg size of three days-old *A. rhopalosiphi* females. Different letters above columns indicate significant differences. N = 20 for each feeding treatments. For negative water control, eight females survived the day two and only four the third day.

Table1 Coefficients of linear regressions between egg size and mature eggs number among feeding treatments, at one and three days of female life. At one day for water and buckwheat groups, regressions were performed between egg size and residuals from the regressions between egg number and tibia length. Other regressions were performed normally between egg number and egg size. At three days of life, for sucrose and cornflower treatments, regressions were performed between egg number and regression residual between egg size and tibia length, whereas for others treatments, regressions were performed as usual between egg number and egg size.

Treatment	Age (days)	Estimate	Std. Error	t-value	P > t
Buckwheat	One	9.61	8.41	1.14	0.27
	Three	10.75	21.54	0.499	0.63
Cornflower	One	-6.64	5.99	-1.107	0.28
	Three	4.34	11.54	0.38	0.71
Mustard	One	1.55	6.73	0.23	0.82
	Three	0.47	8.95	0.053	0.96
Sucrose	One	11.74	7.59	1.55	0.14
	Three	-17.23	13.28	-1.3	0.21
Water	One	13.25	9334	1.42	0.18
	Three	38.53	15.42	2.5	0.13

Partie II : Interactions des ennemis naturels avec les habitats semi-naturels durant la saison hivernale



©Maxime Damien, Photo d'un couvert fleuri de moutarde (*Synapis alba*) adjacent à une culture de blé d'hiver (*Triticum aestivum*) en janvier 2016

Chapitre 4: Flowering cover crops in winter increase pest control but not trophic link diversity

Publié dans : *Agriculture, Ecosystems and Environnement*, 247 (2017), 418 – 425, DOI : 10.1016/j.agee.2017.07.015

Chapitre 5: Can flowering strips near cereal crops promote active predatory ground arthropods in winter?

En préparation pour publication

Chapitre 6: Disentangling the benefits provided by semi-natural habitats to pest natural enemies during winter

En préparation pour publication

Chapitre 4 : Les couverts fleuris hivernaux augmentent le bio-contrôle de ravageurs mais ne modifient pas la complexité des interactions trophiques

Durant l'hiver, à proximité des cultures de céréales de l'ouest de la France, des plantes sont utilisées comme couvert d'inter-cultures jusqu'à ce que ces plantes meurent du fait des événements de gel. Du fait des changements climatiques, l'augmentation des températures moyennes durant cette saison permet cependant à ces couverts de pouvoir atteindre le stade de floraison. Ce changement de phénologie représente une modification environnementale forte pour ces écosystèmes et des conséquences peuvent être attendues sur le fonctionnement de ces derniers, notamment en regard des processus écologiques impliqués dans le service de contrôle biologique de ravageurs. **L'hypothèse testée est que le taux de parasitisme dans les champs de céréales à proximité des couverts fleuris est plus élevé qu'à proximité des bandes herbeuses du fait de conditions environnementales plus favorables (ressources nutritives, conditions microclimatiques...).** Durant l'hiver 2015-2016, les conséquences des floraisons des couverts de moutarde (*Synapis alba*) sur le parasitisme des pucerons des cultures de blé adjacentes à ces couverts ont été étudiées. Pour ce faire, des échantillonnages exhaustifs ont été conduits dans les cultures de blé sur des surfaces proches des couverts, mais également à l'opposé sur des surfaces proches des bandes herbeuses de végétation spontanée. Cette méthode a ainsi permis de comparer les effets relatifs de ces différentes végétations sur le système d'interactions pucerons-parasitoïdes des cultures. Le taux de parasitisme moyen dans les cultures a atteint 60-70%, et s'est avéré 13% plus fort dans les surfaces adjacentes aux couverts fleuris par rapport à celles adjacentes à la végétation des marges. La composition des communautés de pucerons et de parasitoïdes, comme les liens trophiques régissant ces deux niveaux, n'ont présenté aucune modification, mettant en évidence une absence d'effet du type de végétation adjacente sur la structure du réseau trophique en réponse à la végétation voisine. Ces résultats laissent supposer que l'augmentation du taux de parasitisme observé résulte en un accès à de la ressource nutritive pour les parasitoïdes à proximité des couverts, leur ayant permis de meilleures capacités de reproduction. Cependant, la moutarde est connue pour avoir un nectar de faible qualité énergétique ce qui peut expliquer que le taux de parasitisme n'ait augmenté que de 13%. Les résultats de cette étude illustrent la possibilité d'améliorer les méthodes d'agriculture en réponse aux changements environnementaux actuels. L'augmentation de la diversité en espèces de plantes à fleurs dans les couverts pourrait alors constituer une nouvelle méthode de gestion favorable à la lutte biologique par conservation en procurant des ressources nutritives mais aussi potentiellement, des hôtes alternatifs et un refuge climatique aux agents de bio-contrôle de pucerons tels que les insectes parasitoïdes.

Mots clés: Contrôle biologique, Couverts fleuris, Hiver, Réseaux trophiques pucerons-parasitoïdes, *Synapis alba*

Flowering cover crops in winter increase pest control but not trophic link diversity

Agriculture, Ecosystems and Environnement, 247 (2017), 418 – 425, DOI : 10.1016/j.agee.2017.07.015

Maxime Damien^{1,2,*}, Cécile Le Lann¹, Nicolas Desneux², Lucy Alford³, Diab Al Hassan¹, Romain Georges¹, Joan Van Baaren¹

¹ Université Rennes 1, UMR 6553, ECOBIO, F-35042, Rennes, France

² INRA (French National Institute for Agricultural Research), Université Côte d'Azur, CNRS, UMR 1355-7254, Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia Antipolis, France

³ Institute of Molecular, Cell and Systems Biology, College of Medical, Veterinary and Life Sciences, University of Glasgow, Davidson Building, Glasgow G12 8QQ, U

Correspondance: (*) maxime.damien@univ-rennes1.fr

Maxime DAMIEN

UMR Ecobio, Université de Rennes 1

263 Avenue du Général Leclerc,

35042, RENNES Cedex - France

Key words: *Aphid-Parasitoids trophic system; Biological Control; Sown flowering cover crops; Synapis alba; Winter*

Abstract

In agrosystems, the increase in non-crop plant diversity by habitat management in or around arable fields contributes to improved Conservation Biological Control. During winter, plant flower are often used as monospecific ground cover and are expected to die before flowering as a result of recurrent frost events. Decreases in minimal temperature due to climate change offers new possibilities for plants used in such sown cover crops to mature and flowers. Changes in plant phenology thus constitute an important environmental change with expected consequences for ecosystem functioning, such as biological control. In Brittany, where winter agricultural landscape is dominated by a mosaic of cereal and sown cover crops, we assessed the consequences of mustard (*Synapis alba*) flowering cover crops (MFCC) on aphid parasitism and food web structure in plots adjoining cereal crops, in contrast to plots close to spontaneous non-crop plants (SNCP) of the same field. Overall, aphid parasitism rate at the field scale was strong (60-70%), being 13% higher adjacent to the MFCC than closer to SNCP. In addition, there was no change in food web structure between the two distinct zones, enabling us to hypothesize that MFCC mostly constituted an alimentary patch. The positive effect on parasitism rate was significant but weak, as floral nectar of mustard is known to be of poor quality for parasitoids. Results highlight the potential advantages of adapting practices in response to actual changes in agrosystems. Increase floral diversity in sown cover crops could constitute a complementary method in management programs, by providing more alternative food resources, alternative hosts, and climatic refuge to enhance the Conservation Biological Control of parasitoid populations.

Introduction

The adoption of wide scale agriculture and associated practices by farmers over recent decades has led to drastic changes in both landscape structure and biotic interactions (Redclift, 1989; Singh, 2000; Stoate et al., 2001; Tsiafouli et al., 2015), *e.g.* through the overall decrease in landscape complexity and biodiversity (Flynn et al., 2009; Matson, 1997; Tscharntke et al., 2005). The increase of cultivated areas over semi-natural habitats (*e.g.* edges, meadows or woods) has resulted in small fragmented non-cropped habitats showing reduced biodiversity, notably across plant communities (Krause et al., 2015; Van Meerbeek et al., 2014; Wesche et al., 2012). This led to low arthropod diversity with modification of trophic interactions between plants and arthropods and/or within arthropod communities (Altieri, 1999; Haddad et al., 2009; Scherber et al., 2010). Such changes have altered, what is referred to as the ‘pest complex system’ (Matson, 1997) and the biocontrol services provided by natural enemies, with an increase in specialist phytophagous agricultural pests, but a reduction in the abundance and diversity of predators and parasitoids (Cardinale et al., 2011; Meehan et al., 2011; Scherber et al., 2010).

To counterbalance this trend, habitat management programs in Conservation Biological Control (CBC) aim to enhance natural biodiversity by adaptive management promoting indigenous plant diversity and habitat complexity (Landis et al., 2000; Perović et al., 2017; Tscharntke et al., 2007). The increase of non-crop plants surrounding arable fields contributes to improved pest regulation by natural enemies at the field scale (Balzan and Moonen, 2014; Tscharntke et al., 2005; Tschumi et al., 2016a; Wratten et al., 2012). This practice induces an enhanced trophic system stability which reduces the intensity of pest outbreaks (Haddad et al., 2011). Grassy margin vegetation or flowering strips surrounding crops act to support natural enemy communities by constituting complementary patches with additional plants and habitat diversity. Natural enemies then migrate from these semi-natural habitats to the crops. First, these patches can improve natural enemy survival by providing alternative habitats against anthropic crop disturbances (Alignier et al., 2014; Ramsden et al., 2015; Thies et al., 2005). In addition, they can provide additional resources such as pollen, carbohydrates, or alternative prey for predators and hosts for parasitoids, thus improving trophic system complexity and population dynamics in adjoining crops (Wäckers and van Rijn, 2012). Regional spatial scales may also be considered, since increases in the proportion of these patches within the agricultural landscape can act to increase biological control efficiency, notably because they constitute

refuges and as a consequence, sources from which natural enemies may emigrate (Alignier et al., 2014).

Changes to plant phenology during winter as a result of climate change have been highlighted (Menzel et al., 2006; Parmesan, 2006) at the local and regional scale (Nordli et al., 2008), for example, with advances in bud burst (Badeck et al., 2004) or first flowering date (Fitter, 2002). In their study, Uelmen et al., (2016) demonstrated changes in the phenological synchrony between caterpillars and trees in response to warming temperatures during winter. Such changes are likely to produce cascading effects on higher trophic levels and alteration of ecosystem functioning may be expected. However, few studies have focused on plant-arthropod interactions during winter and none in the context of climate change. Therefore, there is a need to unravel the use of semi-natural and cultivated habitats by arthropods during formerly considered unfavorable seasons, such as winter in temperate areas (Gurr et al., 2017), for which warmer temperatures are already observed or predicted (Räisänen et al., 2004). In this context, modifications of plant-insect interactions in agroecosystems may become a new challenge for CBC over seasons.

In Brittany (Western Europe), the intensive agricultural landscape during the autumn/winter season is dominated by a mosaic of cereal crops and flowering cover crops. The later are used to prevent soil erosion and to fertilize the soil prior to the planting of corn cultures. Theoretically, these winter sown-cover crops are destroyed by freezing during the winter. However, during the past two decades, winter temperatures have increased and there has been a reduction in the number of days in which temperatures have dropped below 0°C (see Fig1 (Andrade et al., 2016). Benefits from sown-cover crops are not documented compared to the benefits of grassy margin vegetation or sown flowering strips (Holland et al., 2016). In addition, the phenology of flower species used in winter sown-cover is impacted by rising temperatures and some species are flowering during the winter, as early as December when there is no frost. Considering the benefits provided by floral resources to natural enemies (Tschumi et al., 2016a, 2016b), such environmental changes may favour their activity and population dynamics resulting in increased early pest regulation.

During winter, three aphid species are predominant on cereal crops in the cereal fields of North-Western France (Rabasse et al., 1983): *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus), *Sitobion avenae* (Fabricius) and *Metopolophium dirhodum* (Walker). The natural enemy guild of aphid pests in cereal crops is composed mainly of Aphidiine parasitoids belonging to the *Aphidius* genus (Krespi et al., 1997), with other aphid predators being in a state of diapause. Oceanic

temperate climate allows species involved in this trophic system to remain active during autumn/winter, even at lower activity levels (Andrade et al., 2016, 2015; Dedryver, 1981; Polgar, 1995). Parasitoid communities may benefit from changes in sown-cover plants phenology during this harsh period. Compartmentalization in aphid-parasitoid networks have been shown to be high between crop and non-crop habitats (Derocles et al., 2014; Vialatte et al., 2005), although parasitoids are more prone to foraging in neighbouring crops as opposed to in margin vegetation later in winter (Macfadyen et al., 2015). Sown flowering cover crops may provide carbohydrate, alternative hosts, better climatic refuges for cereal parasitoids, and increase parasitoid activity and/or survival. In addition, according to the diversity-trophic structure hypothesis (Hutchinson, 1959; Knops et al., 1999), each crop, with its own arthropod community, may increase trophic system complexity and improve pest regulation (Haddad et al., 2009). This is due to functional redundancy resulting from greater parasitoid diversity (Peralta et al., 2014; Vos et al., 2001) or as a result of changes to the intra-guild interactions with the presence of alternative hosts and modification of apparent competition (Raymond et al., 2016).

Aphid-Parasitoid trophic systems have been used largely as a model system to assess biodiversity change owing to their ecology (Gagic et al., 2011; Roschewitz et al., 2005; Tylianakis et al., 2007). In particular, they are used to evaluate the influence of neighbouring crop habitats (Alignier et al., 2014; Macfadyen et al., 2015; Plečáš et al., 2014). In the current study, we used such pest- enemy complex to assess potential benefits of change in sown covers plant phenology on the biological control service under wintering conditions. In order to evaluate the effects of the earlier flowering time of mustard (*Synapis alba*) flowering cover crops (MFCC hereafter) on aphid pest control by parasitoids, the aphid-parasitoid food web, relative aphid and parasitoid abundances and parasitoid sex ratio were compared between cereal crop plots close to MFCC and close to spontaneous non-crop plants from grassy margins (SNCP hereafter). The following hypotheses were explored to explain change in aphid parasitism: **(i)** The increase of trophic system complexity positively impacts aphid regulation close to MFCC due to functional redundancy or changes in intra-guild interactions. **(ii)** MFCC may result in higher parasitoid relative abundances (higher parasitism rates) and female biased sex ratios (more favorable population dynamics) by providing more favorable environmental conditions than SNCP: two mechanisms are possible, firstly a higher vegetation cover may lead to buffered micro-climatic conditions, or more plants may offer increased floral food, host honeydew and/or host access).

Materials and Methods

Study area and experimental design

The study was carried out in three different locations near Rennes, France, in the “Zone Atelier Armorique” (Long Term Ecological Research site, see Table 1 for GPS coordinates and crop sizes). Among fifteen cereals crop fields selected in a first approach, only six were retained (five wheat and one barley crops) as the others were not infested by aphids. Sampling was performed on three dates during February 2016 as no aphids were found before the end of January. Cereal crops were sown between September and October 2015 and had reached approximately 20 cm in height (ranging from 10 to 30 cm) at the sampling time. MFCC were sown in October or November in one side of the cereal crop and had reached approximately 1-1.20m in height and had been flowering since the beginning of December. SNCP were composed of spontaneous non-crop grassy plants (without shrub or tree) in one of the three remaining sides of the cereal crop.

To compare MFCC or SNCP effects on the pest complex system, we compared the community composition and biocontrol services provided by aphid parasitoids using a paired experimental design. For each cereal field and for each date, two plots of 15m² were delimited in the cereal crop when the first aphid was found, respectively near MFCC and near SNCP. New plots were delimited for each sampling and for each date. Samples near SNCP were conducted more than thirty meters away to the MFCC as it has been demonstrated that margins or flowering strips do not affect pest regulation at the field scale above a 20m distance (Lavandero et al., 2005). Since the length of the field is commonly greater than this distance, the comparison of both field margins represents the better compromise. Cereal fields lacking neighbouring MFCC were not taken as control crops because of possible variations in uncontrolled parameters (e.g. agricultural practices, soil characteristics, microclimatic conditions, etc).

Due to low aphid density during winter, all living and parasitized aphids (*i.e.* mummies) present on every tillage in delimited wheat plots were collected and brought back to the lab. All live sampled aphids were reared on wheat (*Triticum aestivum* var Ludwig) in plastic cages (L = 10 cm; Ø= 4.5 cm) for 15 days until potential parasitoid metamorphosis for parasitized aphids. During this period, cages containing live aphids were kept in incubators under controlled conditions of 20 ± 1 °C; 70 ± 20% relative humidity and a 16L:8D photoperiod. All mummies produced from live aphids or directly collected in the field were isolated in gelatine capsules (L

= 3cm; Ø = 1 cm) until parasitoid emergence and both parasitized aphids and adult parasitoids were identified to species level. Parasitoid gender was also recorded to calculate the total sex ratio as well as the sex ratio for each species in each sampling plot. This method was performed to obtain the maximum number of emerging parasitoids from the collected aphids to enable better assessment of the winter aphid-parasitoid food web connections and accurately measure parasitism rate (the final number of mummies obtained divided by the total number of collected aphids).

Statistical analysis

As sampling dates were close in time and there was no significant difference in aphid abundances (LM, $F = 0.63$, $Df = 2$, $P = 0.54$) nor in parasitism rate (LM, $F = 2.5$, $Df = 2$, $P = 0.1$) among dates, further analyses were carried out on pooled data for the three sampling dates. Therefore, to compare the benefits from MFCC or SNCP on aphid parasitism in adjacent cereal crop plots accounting for variations between sites, a LMM to compare aphid abundances and GLMM to compare aphid parasitism were performed with *Site* as a random factor (Bolker et al., 2009; Nakagawa and Schielzeth, 2010). As aphid parasitism is under the influence of aphid abundance, this parameter was tested prior to analysing parasitism rate. A Linear Mixed Model (LMM) was performed with aphid abundance in sampling plot as a response variable (after log transformation for count data (Ives, 2015)), the sampling plot as a fixed effect (Close to MFCC vs close to SNCP). To compare aphid parasitism between cereal plots close to MFCC or SNCP, proportion of parasitized and unparasitized aphids in a given plot were also compared by using it as a binomial response variable in a GLMM test with a binomial error and a logit link function, with: aphid abundance in the plot as co-variable to take into account a host abundance effect, sampling plot (close to MFCC vs close to SNCP) as fixed effects. Models were built using *glmer* and *lmer* from *lme4* package (Bates D et al., 2014) and tested using *Anova* functions from *car* package (Fox and Weisberg, 2011).

Food webs were built for each of the two cereal plots after pooling the data for each sampling date and site with the *plotweb* function from the *bipartite* package (Dormann et al., 2009, 2008). In order to assess changes in trophic system complexity potentially involved in changes to parasitism rate between plots near different vegetation, food webs were compared using specific quantitative and qualitative metrics from the *bipartite* package: such as **Generality**, which is the weighted mean number of aphid species used by each parasitoid species, **Vulnerability**, which is the weighted mean number of parasitoid species attacking each

aphid species. A greater value of generality index may show lower competition between parasitoid species as a lower value of vulnerability. Conversely, values of generality are expected to be higher because values of vulnerability are expected to be lower due to increased intra-guild competition. Other indices used included **Connectance**, which is the overall complexity of food webs and the **Interaction evenness** which is **Shannon's evenness** for the food web entries; an indicator of a mean link per species between trophic levels. Such indices quantify food web complexity according to the richness of different trophic level.

For each sampled site and cereal plot, data of the three sampled dates were pooled before calculating metrics due to the sample size sensitivity of such metrics and because there was no date effect on population parameters. Each metric was compared between plots close to the two distinct vegetation types using Wilcoxon rank sum test for non-parametric data. Null hypotheses tested were that the means of these metrics did not differ between plots.

To determine if the total sex ratio differed between plots, the proportion of males and females were tested and parasitoid gender was coded as follows: 1 for female and 0 for male. A GLMM was performed with sampling plot (close to MFCC or to SNCP), *Species* (to take into account potential parasitoid species effects) and their interactions as fixed effects and *Site* as a random effect (Bolker et al., 2009).

For each model set, a full model was first built including all interactions and simple effects. Model simplification was applied by sequentially removing non-significant interactions, starting with the least significant highest order interaction (Zuur et al., 2009). All analyses were carried out in R (R Development Core Team, 2008), using R studio software.

Results

Of the 419 parasitized aphids (among 606 sampled aphids), 308 aphid-parasitoid pairwise relationships were obtained after parasitoid emergence with which to build winter food webs and to compare aphid-parasitoid trophic systems between cereal crop plots near MFCC or SNCP. The food web structure and the proportion of aphids and parasitoids were similar in both cases (Fig 1). The dominant aphid species was *Metopolophium dirhodum* (57.23 ± 2.81 ($\pm$ SE) and 60.68 ± 2.84 % in plots close to MFCC and plots close to SNCP, respectively), followed by *Rhopalosiphum padi* (22.19 ± 2.36 and 22.37 ± 2.36 %) and *Sitobion avenae* (19.61 ± 2.25 and 13.22 ± 1.97 %). The parasitoid guild was also the same for the two types of plots with a strong dominance of *Aphidius rhopalosiphi* (75.9 ± 3.40 and 80 ± 3.27 % of the parasitoids close to MFCC and SNCP respectively). Three other species from the *Aphidius* genus were identified:

A. matricariae, *A. ervi* and *A. avenae* which were present in similar proportions between the two different plots with respectively: 8.86 ± 2.26 , 8.23 ± 2.19 and 6.96 ± 2.02 % in plots along MFCC, and 9.33 ± 2.38 , 4.00 ± 1.6 , and 6.67 ± 2.04 % in plots along SNCP. No hyper-parasitoids emerged from the mummies (Fig 1).

There was no difference in aphid abundance in cereal plots close to MFCC or SNCP ($\chi^2 = 0.067$; Df = 1; P = 0.84). By contrast, the parasitism rate was 13% higher ($\chi^2 = 4.05$; Df = 1; P = 0.044) along MFCC than SNCP, with respectively 72.32 ± 3.46 % and 59.45 ± 5.42 % mean parasitized aphids (Fig 2). For both types of zone, there was a significant effect of aphid abundance as co-variable ($\chi^2 = 3.85$; Df = 1; P = 0.049) with increasing aphid parasitism linked to increasing aphid abundance. Factors have an independent effect on the binomial response variable (non-significant interaction: $\chi^2 = 0.60$; Df = 1; P = 0.44), meaning that an increase in aphid parasitism was correlated with an increase in aphid abundance at the field scale (although with the aphid parasitism rate being higher close to MFCC).

There was no significant difference between cereal crop plots close to MFCC or SNCP for each of the four food web metrics tested (Table 2). The mean number of aphid species used by each parasitoid (*generality*) did not differ (V = 13; Df = 5; p-value = 0.69), nor was the mean number of parasitoid species attacking each aphid species (*vulnerability*, V = 10; Df = 5; p-value = 1). The overall complexity of the trophic system was similar between the two zones as *connectance* values did not differ significantly (V = 12; Df = 5; P = 0.84), nor was the energy flow between trophic levels with similar link ratio between species (*interaction evenness*, V = 9; Df = 5; p-value = 0.84).

There was no effect of the parasitoid species ($\chi^2 = 6.81$; Df = 3; P = 0.078) nor of the sample plot ($\chi^2 = 0.68$; Df = 1; P = 0.41) and their interaction ($\chi^2 = 1.25$; Df = 3; P = 0.74) on the sex ratio of the parasitoid guild. The sex ratio was 62.66 ± 3.85 % and 67.33 ± 3.83 % female close to MFCC and SNCP respectively.

Discussion

Despite the variability in total aphid abundance between sampled fields, mean parasitism rate was high and consistent at the field scale (around 69.14 ± 1.88 % of parasitized aphids). In addition, for a given field, mean aphid density was the same in plots close to MFCC or SNCP. However, mean parasitism rate was significantly higher close to MFCC than along SNCP, suggestive of a greater parasitoid pressure on aphid pests in this part of the cereal crop. Crop colonization by aphids is known to be increased by both the proportion of semi-natural habitat

at the landscape scale and margin vegetation in spring, as they act as arthropod sources (Al Hassan et al., 2013; Alignier et al., 2014; Plečáš et al., 2014). In this study, aphid abundance in cereal crops close to the mustard did not increase when compared to aphid populations close to the margin, but parasitism pressure did increase. Such results are consistent with the movement of parasitoids at the field scale reported by (Macfadyen et al., 2015) early in the year when parasitoids are more prone to crossing a crop/crop ecotone rather the crop/margin ecotone. Such observation could be explained by the strong compartmentalization of aphid populations between margins and crops (Derocles et al., 2014; Vialatte et al., 2005) and by the benefits from mustard covers in flower which have allowed the aphid parasitoid guild to be more active in cereal crops close to the mustard rather than close to the margin. We demonstrated that changes in the phenology of mustard cover crops during winter due to rising temperatures had positive cascading effects on the higher trophic level and thus associated biological control services in surrounding crops. The potential mechanisms underlying these benefits on aphid-parasitoid trophic system are discussed below.

Functional redundancy

According to the “diversity – trophic structure hypothesis” (Haddad et al., 2009; Hutchinson, 1959; Knops et al., 1999), both monospecific cereal crops and mustard cover are expected to have their own arthropod community with different degrees of specialization for each trophic level (herbivores and natural enemies). Such situation is expected to modify the structure of the trophic food webs in plots close to the cereal crop with a richer and more complex trophic system along mustard cover crops than compared to grassy margins. A more complex trophic system could explain the enhanced aphid parasitism rate measured (Cardinale et al., 2003) and could contribute to the increase in aphid parasitism observed by the change in food web structure (Gagic et al., 2011; Tylianakis et al., 2007). In the present study, pest complex system was quantitatively and qualitatively identical in cereal crop areas close to MFCC and SNCP. As indicated by the values of the different quantitative food web metrics, parasitoid populations did not differ between plots in species composition or in proportion, nor benefit from additional generalist parasitoid species. Moreover, consistency of *connectance* and *interaction evenness* index confirmed that parasitoid intra-guild interactions were unchanged. Contrary to one of our hypotheses, the increase in aphid parasitism close to the MFCC could not be explained by an increase in diversity of parasitoids and by a potential associated functional redundancy (Macfadyen et al., 2011; Peralta et al., 2014; Vos et al., 2001).

Decrease in apparent competition.

Another potential explanation of this increased parasitism rate near the MFCC is that some parasitoid species from the cereal crop community use mustard crops aphid species as alternative hosts (e.g. *A. ervi* or *A. matricariae* using *Myzus persicae* as a host; (Desneux et al., 2006; Desneux and Ramirez-Romero, 2009). The use of alternative hosts by generalist parasitoids may decrease apparent competition for cereal aphids and allow a better exploitation by species that are more specialized such as the dominant *A. rhopalosiphi*, resulting in an increase in their population dynamics and increased aphid parasitism as found in this study. Such change in species interaction is expected to modify the trophic system structure resulting in different metric values as *Generality* or *Vulnerability* index (Maunsell et al., 2015; Tylianakis et al., 2007). However, the observed similarity of such metric values between cereal crop plots close to MFCC and close to SNCP in our study indicated that there was no change in intra-guild parasitoid interactions and thus exclude the apparent competition hypothesis (Langer and Hance, 2004; Raymond et al., 2016).

Improve in micro-climatic conditions

Difference in height between SNCP and MFCC, *i.e.* 20 cm height for spontaneous grass vegetation vs. 100-150 cm for mustard crops, might have improve local micro-climatic conditions *e.g.* reducing wind exposure, and thus have buffered temperatures in close cereal crop plots compared to those along grass margin vegetation. Stressful temperatures, such as prolonged cold exposure, have been demonstrated to induce higher production of male progeny in *Aphidius* parasitoids (Colinet et al., 2006; Ismail et al., 2010). It was then expected that the sex-ratio could be more female biased along MFCC and that the increase in aphid parasitism could result from this higher female proportion. However, our results have shown that the sex-ratio did not differ between the sampled plots close to the MFCC or SNCP and the observed increase in aphid parasitism could therefore not result from the change in sex-ratio.

Increase in food resource availability

The last hypothesis about the increase in parasitism rate in plots close to MFCC is the potential use of the mustard crops as a food resource for cereal aphid parasitoids. Parasitoids from cereal crops might have benefited from aphid honeydew from aphids inhabiting mustard plants or directly from the nectar of mustard flowers (Tena et al., 2013; Vollhardt et al., 2010; Wäckers, 2001). During winter, few suitable plant species are available and few to none are

flowering in grassy margins outside the sown flowering cover in order to provide a carbohydrate source to parasitoids remaining active. This last hypothesis, compared to the three other hypotheses, appears to offer a better explanation according to the results obtained in this study. The increase of only 13% in mean aphid parasitism rate is not an underestimate according to the low standard error obtained for aphid parasitism ($\pm 3.46\%$ close to MFCC and $\pm 5.42\%$ close to SNCP), even when considered in conjunction with the low field sample size. The small effect size may be explained as mustard was shown to be a nectar source with a small impact on parasitoid longevity (Vattala et al., 2006) as a result of its “hexose dominant nectar” (Baker and Baker, 1983). In addition, because nectar production and quality strongly depend on climatic conditions (Nicolson et al., 2007), mustard plants may have produced nectar with lower energetic value during winter (and/or in low quantity). In both cases, food quality provided by new flowering possibilities of plants sown as winter covers might have contributed only over a short distance from the MFCC in the enhancement of aphid parasitism rate through increasing cereal crop parasitoid activity (Lavandero et al., 2005; Tschumi et al., 2016a).

Conclusion

This study is the first to quantify an aphid-parasitoid trophic system in cereal crops under winter conditions in the study region. In addition to confirming the important role of parasitoids in the biological control of aphids during autumn/winter under temperate climatic conditions, this study provides new knowledge about the response of natural enemy populations to sown flowering cover crops. According to our results, flowering mustard cover crops promote aphid parasitism by cereal parasitoids during unfavorable climatic periods when host and food resources are limited (Wäckers and van Rijn, 2012). Winter sown cover crops may represent an important resource in maintaining the parasitoid guild throughout winter months and, in turn, lead to a reduction in the intensity of spring aphid outbreaks. In addition, the association between winter cereal crops and neighbouring sown flowering cover takes place at a large landscape spatial scale. Parasitoid populations have also been demonstrated to have rapid synchronization at annual temporal and regional spatial scales (Andrade et al., 2015). Such association could substantially contribute to Conservation Biological Control, acting in a similar manner to increasing the proportion of semi natural habitat within an agroecosystem, and ultimately control early season aphid regulation beyond the field scale. Although overall increase in aphid parasitism was low, this study emphasizes the potential benefits for biological control induced by changes in plant phenology. According to predictions on the increase of winter temperatures in northern Europe (Räisänen et al., 2004), changes in organism phenology

and in interactions between organisms may be expected. An increase in mean temperature may increase the activity of vectors of diseases, like aphids (Canto et al., 2009; van Baaren et al., 2010) or of their natural enemies (Andrade et al., 2016, 2015). Also shifts in earlier plant phenology may become more and more frequent, which may provide new perspectives for CBC. Indeed, as plant species and their functional traits that compose semi-natural habitats determine the promotion of natural enemy populations in CBC (Balzan et al., 2016; Hatt et al., 2017), modifications in plant phenology may drive new interactions between arthropods inside semi natural habitats and inside the adjacent crops. Moreover, winter covers may have a broader impact than quantified in this study. This is because other natural enemies such as predators may also be more active and could use these habitats for food or refuges and therefore improve the biological control service.

Acknowledgments

The authors would like to thank Stéphanie Llopis and Adrien Bonvin for their help with fieldwork, Sandra Rigaud for support in administrative tasks and Valérie Briand for help in processing bibliographic databases. The FLEUR project and the French Institute of Agronomic Research funded this study and M. Damien's grant. N. Desneux was supported in part by the FP7-PEOPLE-2013-IRSES program (project APHIWEB, grant no. 611810)

References

- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2013. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agric. For. Entomol.* 15, 24–33. doi:10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A., Ouin, A., 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biol. Control* 77, 76–82. doi:10.1016/j.biocontrol.2014.06.006
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 19–31. doi:10.1016/S0167-8809(99)00028-6
- Andrade, T.O., Krespi, L., Bonnardot, V., van Baaren, J., Outreman, Y., 2016. Impact of change in winter strategy of one parasitoid species on the diversity and function of a guild of parasitoids. *Oecologia*. doi:10.1007/s00442-015-3502-4
- Andrade, T.O., Outreman, Y., Krespi, L., Plantegenest, M., Vialatte, A., Gauffre, B., van Baaren, J., 2015. Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems. *Ecosphere* 6, art113. doi:10.1890/ES15-00010.1
- Badeck, F.-W., Bondeau, A., Bottcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J., Sitch, S., 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytol.* 162, 295–309. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x
- Baker, H.G., Baker, I., 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *Handb. Exp. Pollinat. Biol.* 117, 141.
- Balzan, M.V., Bocci, G., Moonen, A.-C., 2016. Utilisation of plant functional diversity in wildflower strips for the delivery of multiple agroecosystem services. *Entomol. Exp. Appl.* 158, 304–319. doi:10.1111/eea.12403
- Balzan, M.V., Moonen, A.-C., 2014. Field margin vegetation enhances biological control and crop damage suppression from multiple pests in organic tomato fields. *Entomol. Exp. Appl.* 150, 45–65. doi:10.1111/eea.12142
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S, 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24, 127–135. doi:10.1016/j.tree.2008.10.008
- Canto, T., Aranda, M.A., Fereres, A., 2009. Climate change effects on physiology and population processes of hosts and vectors that influence the spread of hemipteran-borne plant viruses. *Glob. Change Biol.* 15, 1884–1894. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01820.x
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., Ives, A.R., 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecol. Lett.* 6, 857–865. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x

- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I., Gonzalez, A., 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am. J. Bot.* 98, 572–592. doi:10.3732/ajb.1000364
- Colinet, H., Renault, D., Hance, T., Vernon, P., 2006. The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold-exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani*. *Physiol. Entomol.* 31, 234–240. doi:10.1111/j.1365-3032.2006.00511.x
- Dedryver, C.A., 1981. Biologie des pucerons des céréales dans l'ouest de la France II. Répartition spatio-temporelle et action limitative de trois espèces d'Entomophthoraceae. *Entomophaga* 26, 381–393. doi:10.1007/BF02374713
- Derocles, S.A.P., Le Ralec, A., Besson, M.M., Maret, M., Walton, A., Evans, D.M., Plantegenest, M., 2014. Molecular analysis reveals high compartmentalization in aphid-primary parasitoid networks and low parasitoid sharing between crop and noncrop habitats. *Mol. Ecol.* 23, 3900–3911. doi:10.1111/mec.12701
- Desneux, N., Rabasse, J.-M., Ballanger, Y., Kaiser, L., 2006. Parasitism of canola aphids in France in autumn. *J. Pest Sci.* 79, 95–102. doi:10.1007/s10340-006-0121-1
- Desneux, N., Ramirez-Romero, R., 2009. Plant characteristics mediated by growing conditions can impact parasitoid's ability to attack host aphids in winter canola. *J. Pest Sci.* 82, 335–342. doi:10.1007/s10340-009-0258-9
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B., 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks.
- Dormann, C.F., Gruber, B., Fründ, J., 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *interaction* 1, 0.2413793.
- Fitter, A.H., 2002. Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science* 296, 1689–1691. doi:10.1126/science.1071617
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* 12, 22–33. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Fox, J., Weisberg, S., 2011. An {R} Companion to Applied Regression.
- Gagic, V., Tscharntke, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., Thies, C., 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 2946–2953. doi:10.1098/rspb.2010.2645
- Géneau, C.E., Wäckers, F.L., Luka, H., Balmer, O., 2013. Effects of extrafloral and floral nectar of *Centaurea cyanus* on the parasitoid wasp *Microplitis mediator*: Olfactory attractiveness and parasitization rates. *Biol. Control* 66, 16–20. doi:10.1016/j.biocontrol.2013.02.007
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A., You, M., 2017. Habitat Management to Suppress Pest Populations: Progress and Prospects. *Annu. Rev. Entomol.* 62, 91–109. doi:10.1146/annurev-ento-031616-035050
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H., Tilman, D., 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol. Lett.* 12, 1029–1039. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01356.x

- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Tilman, D., 2011. Plant diversity and the stability of foodwebs: Plant diversity and foodweb stability. *Ecol. Lett.* 14, 42–46. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01548.x
- Hatt, S., Uyttenbroeck, R., Lopes, T., Mouchon, P., Chen, J., Piqueray, J., Monty, A., Francis, F., 2017. Do flower mixtures with high functional diversity enhance aphid predators in wildflower strips? *Eur. J. Entomol.* 114, 66–76. doi:10.14411/eje.2017.010
- Holland, J.M., Bianchi, F.J., Entling, M.H., Moonen, A.-C., Smith, B.M., Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies: Structure, function and management of semi-natural habitats for biological control. *Pest Manag. Sci.* 72, 1638–1651. doi:10.1002/ps.4318
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.* 93, 145–159.
- Ismail, M., Vernon, P., Hance, T., van Baaren, J., 2010. Physiological costs of cold exposure on the parasitoid *Aphidius ervi*, without selection pressure and under constant or fluctuating temperatures. *BioControl* 55, 729–740. doi:10.1007/s10526-010-9303-0
- Ives, A.R., 2015. For testing the significance of regression coefficients, go ahead and log-transform count data. *Methods Ecol. Evol.* 6, 828–835. doi:10.1111/2041-210X.12386
- Knops, J.M.H., Tilman, D., Haddad, N.M., Naeem, S., Mitchell, C.E., Haarstad, J., Ritchie, M.E., Howe, K.M., Reich, P.B., Siemann, E., Groth, J., 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecol. Lett.* 2, 286–293. doi:10.1046/j.1461-0248.1999.00083.x
- Krause, B., Culmsee, H., Wesche, K., Leuschner, C., 2015. Historical and recent fragmentation of temperate floodplain grasslands: Do patch size and distance affect the richness of characteristic wet meadow plant species? *Folia Geobot.* 50, 253–266. doi:10.1007/s12224-015-9220-1
- Krespi, L., Dedryver, C.-A., Creach, V., Rabasse, J.-M., Le Ralec, A., Nenon, J.-P., 1997. Variability in the Development of Cereal Aphid Parasitoids and Hyperparasitoids in Oceanic Regions as a Response to Climate and Abundance of Hosts. *Environ. Entomol.* 26, 545–551. doi:10.1093/ee/26.3.545
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201. doi:10.1146/annurev.ento.45.1.175
- Langer, A., Hance, T., 2004. Enhancing parasitism of wheat aphids through apparent competition: a tool for biological control. *Agric. Ecosyst. Environ.* 102, 205–212. doi:10.1016/j.agee.2003.07.005
- Lavandero, B., Wratten, S., Shishehbor, P., Worner, S., 2005. Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. *Biol. Control* 34, 152–158. doi:10.1016/j.biocontrol.2005.04.013
- Macfadyen, S., Craze, P.G., Polaszek, A., van Achterberg, K., Memmott, J., 2011. Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 3387–3394. doi:10.1098/rspb.2010.2673
- Macfadyen, S., Hopkinson, J., Parry, H., Neave, M.J., Bianchi, F.J.J.A., Zalucki, M.P., Schellhorn, N.A., 2015. Early-season movement dynamics of phytophagous pest and

- natural enemies across a native vegetation-crop ecotone. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 110–118. doi:10.1016/j.agee.2014.11.012
- Matson, P.A., 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277, 504–509. doi:10.1126/science.277.5325.504
- Maunsell, S.C., Kitching, R.L., Burwell, C.J., Morris, R.J., 2015. Changes in host-parasitoid food web structure with elevation. *J. Anim. Ecol.* 84, 353–363. doi:10.1111/1365-2656.12285
- Meehan, T.D., Werling, B.P., Landis, D.A., Gratton, C., 2011. Agricultural landscape simplification and insecticide use in the Midwestern United States. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 11500–11505. doi:10.1073/pnas.1100751108
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., SlöG, Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatzak, K., MåGe, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Yvind, PeñUelas, J., Pirinen, P., RemišOvá, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S., Züst, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Change Biol.* 12, 1969–1976. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol. Rev.* no-no. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x
- Nicolson, S.W., Nepi, M., Pacini, E. (Eds.), 2007. *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht.
- Nordli, Ø., Wielgolaski, F.E., Bakken, A.K., Hjeltne, S.H., Måge, F., Sivle, A., Skre, O., 2008. Regional trends for bud burst and flowering of woody plants in Norway as related to climate change. *Int. J. Biometeorol.* 52, 625–639. doi:10.1007/s00484-008-0156-5
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Peralta, G., Frost, C.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Tylianakis, J.M., 2014. Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host–parasitoid food webs. *Ecology* 95, 1888–1896. doi:10.1890/13-1569.1
- Perović, D.J., Gámez-Virués, S., Landis, D.A., Wäckers, F., Gurr, G.M., Wratten, S.D., You, M.-S., Desneux, N., 2017. Managing biological control services through multi-trophic trait interactions: review and guidelines for implementation at local and landscape scales: Multi-trophic traits & multi-scale filters. *Biol. Rev.* doi:10.1111/brv.12346
- Plečáš, M., Gagić, V., Janković, M., Petrović-Obradović, O., Kavallieratos, N.G., Tomanović, Ž., Thies, C., Tschardtke, T., Četković, A., 2014. Landscape composition and configuration influence cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agric. Ecosyst. Environ.* 183, 1–10. doi:10.1016/j.agee.2013.10.016
- Polgar, L., 1995. Induction of dormancy in aphid parasitoids: implications for enhancing their field effectiveness. *Agric. Ecosyst. Environ.* 52, 19–23. doi:10.1016/0167-8809(94)09003-P

- R Development Core Team, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabasse, J.-M., Dedryver, C.-A., Gelle, A., Lafont, J.-P., Molinari, J., 1983. Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France. III. Action des hyménoptères parasites sur les populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Wlk. et *Rhopalosiphum padi* L. *Agronomie* 3, 779–790. doi:10.1051/agro:19830809
- Räisänen, J., Hansson, U., Ullerstig, A., Döschner, R., Graham, L.P., Jones, C., Meier, H.E.M., Samuelsson, P., Willén, U., 2004. European climate in the late twenty-first century: regional simulations with two driving global models and two forcing scenarios. *Clim. Dyn.* 22, 13–31. doi:10.1007/s00382-003-0365-x
- Ramsden, M.W., Menéndez, R., Leather, S.R., Wäckers, F., 2015. Optimizing field margins for biocontrol services: The relative role of aphid abundance, annual floral resources, and overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 199, 94–104. doi:10.1016/j.agee.2014.08.024
- Raymond, L., Plantegenest, M., Gagic, V., Navasse, Y., Lavandero, B., 2016. Aphid parasitoid generalism: development, assessment, and implications for biocontrol. *J. Pest Sci.* 89, 7–20. doi:10.1007/s10340-015-0687-6
- Redclift, M., 1989. The environmental consequences of Latin America's agricultural development: Some thoughts on the Brundtland Commission report. *World Dev.* 17, 365–377. doi:10.1016/0305-750X(89)90210-6
- Roschewitz, I., Hücker, M., Tschardtke, T., Thies, C., 2005. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 218–227. doi:10.1016/j.agee.2005.02.005
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Beßler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L.W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., Klein, A.-M., Koller, R., König, S., Kowalski, E., Kummer, V., Kuu, A., Lange, M., Lauterbach, D., Middelhoff, C., Migunova, V.D., Milcu, A., Müller, R., Partsch, S., Petermann, J.S., Renker, C., Rottstock, T., Sabais, A., Scheu, S., Schumacher, J., Temperton, V.M., Tschardtke, T., 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468, 553–556. doi:10.1038/nature09492
- Singh, R., 2000. Environmental consequences of agricultural development: a case study from the Green Revolution state of Haryana, India. *Agric. Ecosyst. Environ.* 82, 97–103. doi:10.1016/S0167-8809(00)00219-X
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. doi:10.1006/jema.2001.0473
- Tena, A., Pekas, A., Wäckers, F.L., Urbaneja, A., 2013. Energy reserves of parasitoids depend on honeydew from non-hosts: Honeydew feeding by a hymenopteran parasitoid. *Ecol. Entomol.* 38, 278–289. doi:10.1111/een.12018
- Thies, C., Roschewitz, I., Tschardtke, T., 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 203–210. doi:10.1098/rspb.2004.2902

- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S. van, Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control* 43, 294–309. doi:10.1016/j.biocontrol.2007.08.006
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x
- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H., Jacot, K., 2016a. Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 97–103. doi:10.1016/j.agee.2016.01.001
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsy, V., Entling, M.H., Najar-Rodriguez, A.J., Jacot, K., 2016b. Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *J. Appl. Ecol.* 53, 1169–1176. doi:10.1111/1365-2664.12653
- Tsiafouli, M.A., Thébault, E., Sgardelis, S.P., de Ruiter, P.C., van der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jørgensen, H.B., Christensen, S., Hertefeldt, T.D., Hotes, S., Gera Hol, W.H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2015. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob. Change Biol.* 21, 973–985. doi:10.1111/gcb.12752
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., Lewis, O.T., 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature* 445, 202–205. doi:10.1038/nature05429
- Uelmen, J.A., Lindroth, R.L., Tobin, P.C., Reich, P.B., Schwartzberg, E.G., Raffa, K.F., 2016. Effects of winter temperatures, spring degree-day accumulation, and insect population source on phenological synchrony between forest tent caterpillar and host trees. *For. Ecol. Manag.* 362, 241–250. doi:10.1016/j.foreco.2015.11.045
- van Baaren, J., Le Lann, C., JM van Alphen, J., 2010. Consequences of Climate Change for Aphid-Based Multi-trophic Systems, in: Kindlmann, P., Dixon, A.F.G., Michaud, J.P. (Eds.), *Aphid Biodiversity under Environmental Change*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 55–68. doi:10.1007/978-90-481-8601-3_4
- Van Meerbeek, K., Helsen, K., Hermy, M., 2014. Impact of land-use intensity on the conservation of functional and phylogenetic diversity in temperate semi-natural plant communities. *Biodivers. Conserv.* 23, 2259–2272. doi:10.1007/s10531-014-0720-8
- Vattala, H.D., Wratten, S.D., Phillips, C.B., Wäckers, F.L., 2006. The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biol. Control* 39, 179–185. doi:10.1016/j.biocontrol.2006.06.003
- 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. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 1075–1082. doi:10.1098/rspb.2004.3033
- Vollhardt, I.M.G., Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., Thies, C., Tscharntke, T., 2010. Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biol. Control* 53, 204–213. doi:10.1016/j.biocontrol.2009.12.011

- Vos, M., Berrocal, S.M., Karamaouna, F., Hemerik, L., Vet, L.E.M., 2001. Plant-mediated indirect effects and the persistence of parasitoid-herbivore communities. *Ecol. Lett.* 4, 38–45. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00191.x
- Wäckers, F.L., 2001. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Insect Physiol.* 47, 1077–1084. doi:10.1016/S0022-1910(01)00088-9
- Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., 2012. Pick and Mix: Selecting Flowering Plants to Meet the Requirements of Target Biological Control Insects, in: Gurr, G.M., Wratten, S.D., Snyder, W.E., Read, D.M.Y. (Eds.), *Biodiversity and Insect Pests*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 139–165.
- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H., Leuschner, C., 2012. Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biol. Conserv.* 150, 76–85. doi:10.1016/j.biocon.2012.02.015
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N., 2012. Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 159, 112–122. doi:10.1016/j.agee.2012.06.020
- Zhang, Y., Yang, N., Wang, J., Wan, F., 2014. Effect of six carbohydrate sources on the longevity of a whitefly parasitoid *Eretmocerus hayati* (Hymenoptera: Aphelinidae). *J. Asia-Pac. Entomol.* 17, 723–728. doi:10.1016/j.aspen.2014.07.009
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for Biology and Health*. Springer New York, New York, NY.

Tables and Figures

Table 1: Summary of sample sites including middle crop GPS coordinates, cereal species sown, surface of sampled cereal crops, adjoining mustard flowering cover crop (MFCC), and the sum total of aphids sampled over the three sampling dates.

Site	Latitude	Longitude	Crops	Cereal crops size (Ha)	MFCC size (Ha)	Total aphids sampled
Site 1	48°10'58.8"N	1°40'16.7"W	Barley	6.03	7.75	118
Site 2	48°12'19.2"N	1°40'07.7"W	Wheat	1.53	6.33	74
Site 3	47°58'35.1"N	1°34'49.3"W	Wheat	2.51	1.55	62
Site 4	48°02'24.1"N	1°51'01.3"W	Wheat	8.32	5.77	166
Site 5	48°02'17.1"N	1°51'24.4"W	Wheat	1.61	3.13	113
Site 6	48°02'22.9"N	1°49'01.7"W	Wheat	12.73	13.98	73

Table2: Food web metrics for each zone in each sampling site. Each column name corresponds to a sampling site (“Sx”) with x, the number of the field and the corresponding field zone (“MV” for cereal crop plots along spontaneous non-crop plants in margin vegetation and “MC” for the other plots along the mustard flowering crop cover).

	S1.MV	S1.MC	S2.MV	S2.MC	S3.MV	S3.MC	S4.MV	S4.MC	S5.MV	S5.MC	S6.MV	S6.MC
Generality	2.549	1.934	2.06	2.452	2.239	1.854	1.483	1.748	1.804	1.678	1.26	1.121
Vulnerability	1.754	1.971	1.261	1.419	2.331	1.814	1.258	1.711	2.419	1.543	1.26	1.818
Connectance	0.359	0.39	0.332	0.387	0.381	0.262	0.196	0.247	0.302	0.23	0.315	0.294
Interaction.eveness	0.688	0.759	0.532	0.695	0.795	0.587	0.266	0.459	0.611	0.453	0.334	0.433

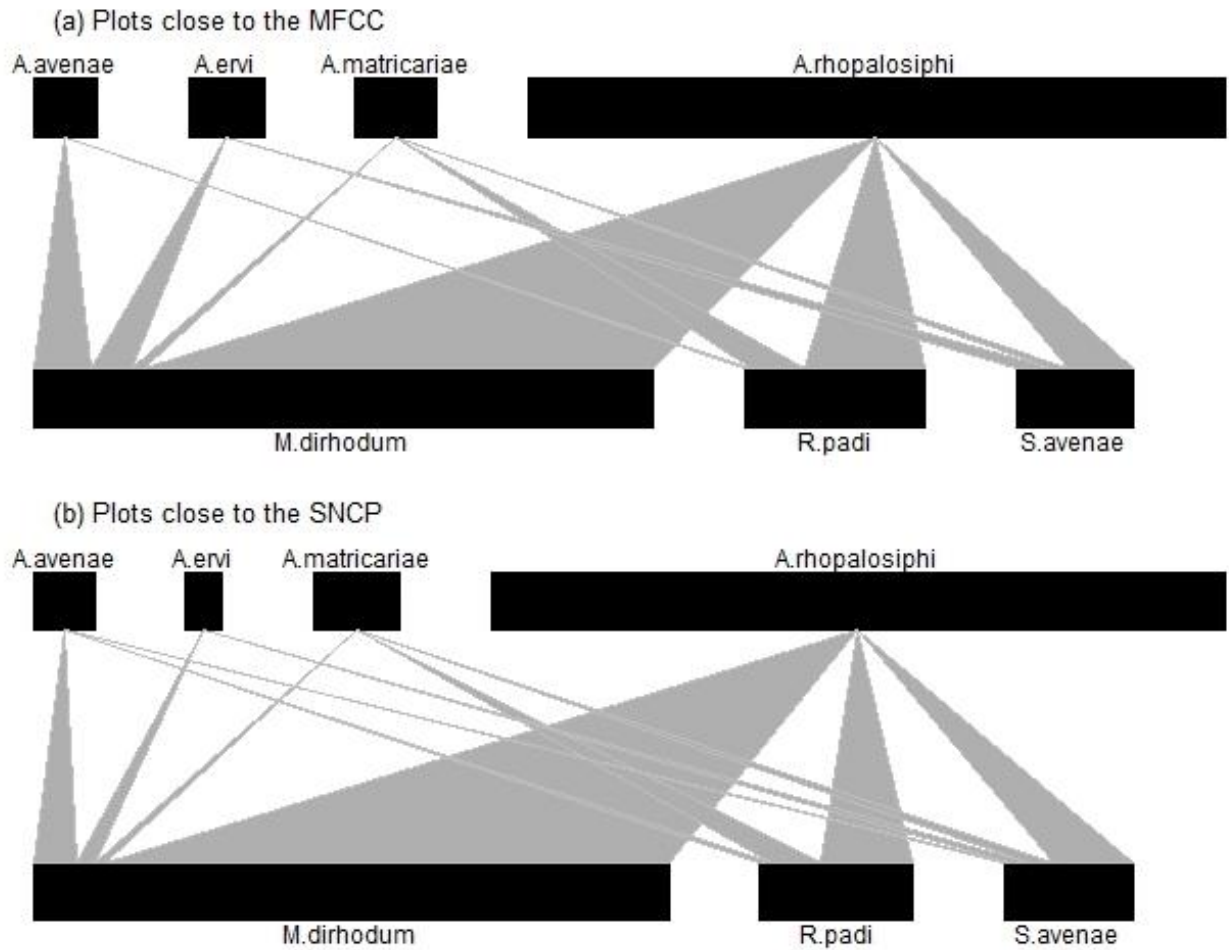


Figure 1: Food web representation of the aphid parasitoid trophic system for cereal crop plots, (a) close to the mustard flowering crop covers (MFCC) and (b) away at an opposite edge close to spontaneous non-crop plants in grassy margins (SNCP). For each zone, data from plots of each sampling site and date have been pooled. Species composition are similar between zones with *Metopolophium dirhodum* (M.dirhodum); *Rhopalosiphum padi* (R.padi) and *Sitobion avenae* (S.avenae) for the lower trophic level, and *Aphidius avenae* (A.avenae), *Aphidius ervi* (A.ervi), *Aphidius matricariae* (A.matricariae) and *Aphidius rhopalosiphi* (A.rhopalosiphi) for higher trophic level.

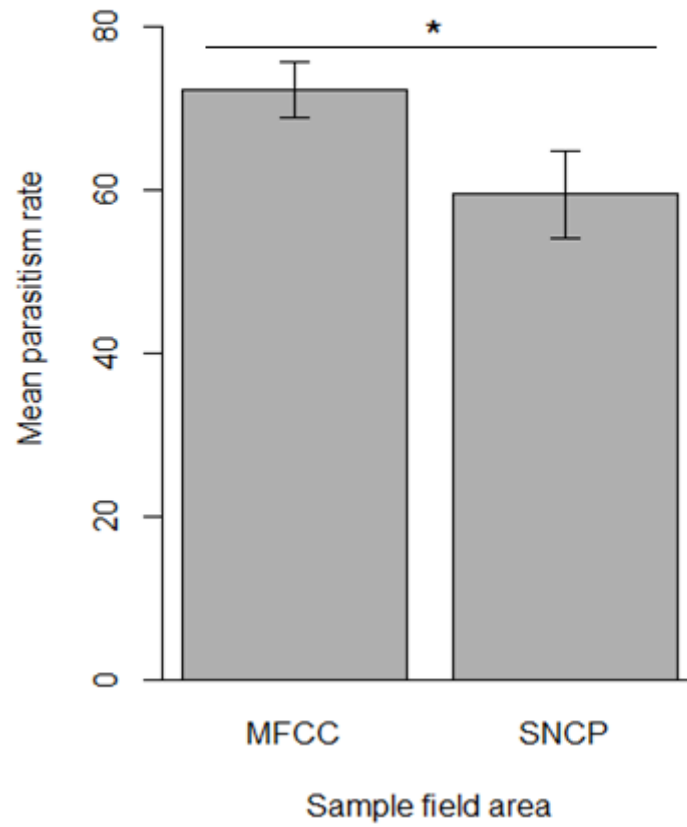


Figure 2: Mean aphid parasitism rate in cereal crops close to Mustard flowering covers (MFCC) and close to Spontaneous non-crop plants (SNCP). (GLMM ; *: $p < 0.05$)

Chapitre 5 : Les bandes fleuries adjacentes aux cultures de céréales peuvent-elles promouvoir les prédateurs actifs de la faune du sol en hiver ?

En réponse au déclin global de la biodiversité dans les paysages agricoles, une possibilité consiste à modifier les méthodes d'agriculture vers des méthodes durables de gestion. Jusqu'ici, les bénéfices relatifs des habitats semi-naturels dans des systèmes d'agriculture biologique et conventionnel n'ont pas souvent été évalués en conditions hivernales. Cependant, dans le contexte actuel des changements climatiques, des catégories d'arthropodes tels que les prédateurs généralistes de la faune du sol pourraient être plus actifs durant cette période de l'année et bénéficier des différents types d'habitats semi-naturels mis en place en périphérie des terres cultivées. Les hypothèses qui ont été testées sont : **(1) Les prédateurs de la faune du sol sont maintenant actifs pendant la saison hivernale dans les champs de céréales de l'ouest de la France. (2) L'abondance et/ou la diversité de ces derniers est plus importante dans les cultures biologiques mais les bénéfices des habitats semi-naturels restent constants entre les systèmes d'agriculture. (3) Ces organismes sont plus actifs dans les bandes fleuries du fait de meilleures conditions microclimatiques. (4) les diversités spécifiques sont plus importantes dans les marges herbeuses de végétation spontanée du fait de leur pérennité.** Durant l'hiver 2016-2017, nous avons étudié comment des bandes fleuries éphémères semées et les marges herbeuses de végétation spontanée influençaient la structure des communautés de prédateurs du sol dans des cultures de céréales biologiques et conventionnelles. L'activité-densité d'arthropodes du sol dans les bandes fleuries, les marges herbeuses, et dans les parties proches de cultures de blé d'hiver ont été comparées. Les mouvements de ces insectes entre ces différents habitats ont été suivis par l'intermédiaire de pièges à interception. Bien que l'hiver ait été le plus froid depuis ces 20 dernières années, des carabes, des staphylins et des araignées ont été observés en activité au sein des cultures et de ces habitats, mais également entre ces derniers. L'activité de ces communautés était maximale en général au sein des bandes fleuries par rapport aux cultures ou aux marges herbeuses. La diversité spécifique de carabes et d'araignées tendaient à être plus importante dans la végétation spontanée des marges. Il n'y a pas eu de différence marquée d'abondance ou de diversité spécifiques des prédateurs de la faune du sol entre les cultures conventionnelles et biologiques. Les flux entre les habitats et les cultures étaient également similaires dans les deux types d'agricultures. Au-delà de mettre en évidence pour la première fois l'activité hivernale des prédateurs généralistes de la faune du sol dans les grandes cultures, cette étude suggère que les bandes fleuries en marge des cultures de blé d'hiver pourraient être utilisées durant cette saison pour maintenir l'activité de ces populations dans le paysage agricole et peut-être promouvoir leur contribution au service de contrôle biologique des pucerons.

Mots clés: *Arthropodes, Changement environnementaux globaux, Habitats semi-naturels, Hiver, Paysages agricoles, Prédateurs de la faune du sol, Type d'agriculture*

Can flowering strips near cereal crops promote active predatory ground arthropods in winter?

En préparation pour publication

Maxime Damien^{1, 2, *}, Joan Van Baaren¹, Romain Georges¹, Aurélien Ridet¹, Olivier Jambon¹, Diab Al Hassan¹, Nicolas Desneux², Cécile Le Lann¹

- (³) ECOBIO (UMR-6553) Université de Rennes 1,
Campus de Beaulieu Avenue du General Leclerc 35 042 Rennes cedex, France
- (⁴) INRA (French National Institute for Agricultural Research), Université Côte d’Azur,
CNRS, UMR 1355-7254, Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia Antipolis, France

Correspondance: (*) maximedamien15@gmail.com

Maxime DAMIEN

UMR Ecobio, Université de Rennes 1

263 Avenue du Général Leclerc,

35042, RENNES Cedex - France

Keywords: *Agricultural landscape, Arthropods, Farming systems, global environmental change, ground-dwelling predators, semi-natural habitats, winter*

Abstract

In response to the general biodiversity decrease occurring in agricultural landscapes, one possibility is to re-organize farmlands by switching from intensive to sustainable agriculture schemes. So far, little attention has been devoted to the relative benefits of different semi-natural habitats (SNHs) for promoting biodiversity between conventional and organic farming systems. Moreover, most of the knowledge on SNHs is based on data collected during the growing season whereas little is known for the winter period. In the context of global warming, predatory ground arthropods, as many other organisms, may have become active during winter and may benefit from these SNHs. In this context, we studied during the whole 2016-2017 winter season how SNHs neighboring cereal crops (flowering strips vs. grassy margins), may influence the structure of arthropod communities in organic and conventional farming systems. We used pitfall traps to quantify the activity-density and diversity of ground arthropods in perennial grassy margins, annual flower strips and in adjacent cereal crops. In addition, flows of ground predators between crops and SNHs were measured using directional traps. Although winter temperatures were the coldest recorded for the last two decades, carabid beetles, spiders and rove beetles were found active both within and between habitats. Their activity-density was higher in annual flower strips than in grassy margins but their diversity was weaker. Differences in the abundances of ground predators between the two farming systems were not as pronounced as expected and depended on considered taxa and SNHs. Arthropod flows between crops and the two non-crop habitats were similar. The present study, beyond demonstrating activity of ground predators during winter, suggests that flowering strips neighboring fields could also be used during this season to sustain ground arthropod populations of agricultural landscapes.

Introduction

Intensive land use, chemical inputs and decreasing proportion of semi-natural habitats (SNHs) are responsible of the biodiversity loss observed in agroecosystems (Matson, 1997; Matson and Vitousek, 2006; Stoate et al., 2001), and of the resulting alteration of their functioning (Sala, 2000; Tylianakis et al., 2008; Walther et al., 2002). Changes in farming systems with the conversion to extensive or organic farming can restore abundances and/or diversity of arthropods as well as trophic system stability (Garratt et al., 2011; Pfiffner and Luka, 2003; Sapkota et al., 2012). However, benefits on arthropod biodiversity seemed to be strongly context-dependent and influenced by the spatial scale considered, from the landscape to the field level (Adams et al., 2017; Gabriel et al., 2010; Martin et al., 2016; Phillips and Gardiner, 2016).

SNHs adjacent to fields in both organic and conventional farming systems, are also assumed to promote arthropods, including natural enemies of crop pests (Begg et al., 2017; Gurr et al., 2017; Holland et al., 2016). For instance, grassy margins and flowering strips constitute favorable habitats for several communities of ground predatory arthropods. They are used for overwintering (Collins et al., 2002, 2003; Schmidt and Tscharrntke, 2005; Woodcock et al., 2005), reproduction (Kromp and Steinberger, 1992) or for feeding on alternative preys (Fiedler and Landis, 2007; Schmidt-Entling and Döbeli, 2009; Symondson et al., 2006). To our knowledge, the relative benefits of different SNHs to arthropods communities according to given farming systems have not been investigated.

Furthermore, the understanding of agroecosystem functioning is mostly based on studies conducted under favorable climatic conditions, during the spring and summer periods. In temperate climatic areas, organisms are currently impacted by the increase of mean temperatures over seasons, and particularly during the winter (Alexander et al., 2006; Frich et al., 2002). A major consequence is a change in organisms' phenology (*i.e* seasonal timing of biological activity, Parmesan, 2006; Parmesan and Yohe, 2003) which may drive new biotic interactions through the year (Tylianakis et al., 2008), particularly during the winter season. Plants have earlier bud burst (Badeck et al., 2004; Menzel et al., 2001) or flowering time (Bertin et al., 2017; Fitter, 2002), some arthropod taxa develop more generations per year (Altermatt, 2010; Forrest, 2016) or have a lower proportion of species entering in diapause (Tougeron et al., 2017).

In agroecosystems, rising temperatures during winter allow activity and/or reproduction of arthropods, such as phytophagous insects (Honek et al., 2017; Andrade et al. 2016), or some guilds of secondary consumers, such as parasitoids (Andrade et al., 2016 ; Tougeron et al., 2017). Few data are available on the activity of other guilds such as ground dwelling predators in winter. In their study, Jaskula and Soszyńska-Maj, (2011) inventoried some carabid beetles that could be active in winter, and recent studies suggest that changes in diapause or voltinism are to be expected (Jönsson et al., 2013; Schebeck et al., 2017). Ground predator activities under these changing climatic conditions is thus raising new interrogations about their community structure within crops and SNHs and about how these habitats may promote earlier pressure on lower trophic levels (Begg et al., 2017; Gurr et al., 2017).

As defined by the habitat templet theory (Southwood, 1977), the structure of arthropod communities is expected to change among different habitats, depending on vegetation characteristics (*i.e* stability in time, height, composition, density, architecture, etc.). Indeed, plants composing each habitat favor organisms with particular life histories, resulting in different composition (French et al., 2001; Thomas and Marshall, 1999), diversity (Eyre et al., 2016; Madeira et al., 2016; Pfiffner and Luka, 2000) and activity (Brose, 2003; Frank and Shrewsbury, 2004) of arthropod communities among SNHs. Especially during winter, spontaneous field margins dominated by short grass plants are expected to provide less favourable microclimatic conditions, and as a consequence, to host less active ground arthropods, than mixed flowering strips with more complex canopy structure (Frank and Reichhart, 2004; Luff, 1966). At the opposite, as arthropod diversity increases with habitat stability over time (*i.e* diversity-stability hypothesis; McCann, 2000), spontaneous perennial grassy margins are expected to host higher arthropod diversity than sown annual flowering strips.

In the current study, we have investigated during the whole 2016-2017 winter season how different SNHs may influence the structure of arthropod communities in organic and conventional cereal fields. We hypothesized that (1) ground-dwelling arthropods benefit from new wintering conditions and can be active during this season. (2) The overall abundance and/or diversity of ground-dwelling arthropods may be higher in organic than in conventional systems but the effects of SNHs should be consistent between farming systems with: (3) A higher activity of ground predators within the favorable microclimate constituted by flowering strips and between these habitats and cereal crops. (4) A higher diversity of ground predators within more stable grassy margins and between these habitats and crops.

Material and Methods

Study area and experimental design

The study was carried out in eleven winter wheat fields distributed in the “Zone Atelier Armorique” (Long Term Ecological Research site, <https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique>) in France. There were four organic and seven conventional wheat fields, all sown in November 2016, within similar landscapes. Flowering mixtures were sown between the end of August and the end of September in strips of six meters wide and 150 to 200 meters long, directly adjoining wheat fields, without any vegetation or space between the field and the flowering strip. They were composed by the following annual species: Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*, Moench), Mustard (*Sinapis alba*, Linnaeus), Cornflower (*Centaurea cyanus*, Linnaeus) and two variety of beans, with white and pink flowers (*Vicia faba*). Spontaneous grassy field margins were located at a distance of at least 50 meters of the established flowering strip and mainly composed of Poacea with few other perennial species. Flowering strips reached 1m-1m50 high at the beginning of December whereas perennial grassy margins were about 30-50cm high. No flowering plants were observed within grassy margins during the study period.

The abundance and diversity of ground dwelling predators were estimated by placing a pair of pitfall traps (filled with salt and soapy water; Ø = 12 cm, h=20 cm) in each habitat (flowering strips, grassy margins and the two adjacent field parts). Such method allows obtaining the abundance of active mobile species of ground predators, called “activity-density” hereafter. To evaluate activity-density and diversity flows of ground predators between habitats, Plexiglas plates of 4m long were placed at the boundary between the field and each of the two SNHs. These plates formed two angles: one opened towards the SNH adjoining the field and another opened towards the field. Two pitfall traps were placed in each angle. Each pairpairs of traps was placed ten meters away from each other and data within the pair was pooled, as recommended by Müller and Brandl (2009).

All traps were collected and replaced every two weeks from December 20th 2016 to February 28th 2017, corresponding to six sampling dates during the study period. The three main generalist predators found in pitfall traps were carabid beetles, spiders and rove beetles (Appendix I). The two first taxa were identified at the species level.

Statistical analyses

The overall activity-density of ground predators and of each taxon (carabid beetles, spiders and rove beetles) were log-transformed (Ives, 2015). They were compared among habitats (flowering strips (FS), grassy margins (GM), crop parts close to the flowering strips (CFS) and crop parts close to the grassy margins (CGM)), farming systems (organic vs conventional) and their interaction, using linear mixed models (LMMs). The activity-density in directional traps (flows) of all ground predators and of each taxon were also compared by performing LMMs among four directions (from flowering strips to crops and vice-versa and from grassy margins to crops and vice-versa), farming systems (organic and conventional) and their interaction.

To compare the specific diversity of carabid beetles and spiders among habitats and farming systems, the Simpson index was calculated per site and per habitat by pooling the six sampling dates. Data were pooled because of their sensitivity to sample sizes. Index was calculated using the “diversity” function from the “vegan” package (Oksanen et al., 2017). Diversity of each taxon within and between habitats (flows) were compared using two respective sets of LMMs with the following fixed factors: farming system, habitat and their interaction in the first set and farming system, flow direction and their interaction in the second one.

To analyze the community structure of carabid beetles the activity-density of each of the five dominant species was compared between farming systems, habitat or flow direction between habitats and their interactions using LMMs with log transformation,. Similar species were caught in the two trap types and dominant species represented 89.29% (1134 on 1270 individuals) and 87.9% (966 on 1099 individuals) of carabid beetles caught in classic and directional pitfall traps, respectively.

For each mixed model performed, the sampled field was included as a random factor to account for sample size variations between fields. Sampling date was also incorporated as a first covariate in each model to control for the temporal variability of the activity-density of ground predators, which is strongly correlated with mean temperatures of the fifteen days prior to each sampling ($R^2 = 0.99$, $p < 0.001$; Appendix II and III). All models were tested using type 1 ANOVAs after checking for assumptions and overdispersion. Each model (LMMs or GLMMs) was built using the “LmerTest package” (Kuznetsova et al., 2016) and modalities of

fixed factors were compared using the “MultComp” package and TukeyHSD tests (Hothorn et al., 2008).

As equitability between spider species was high with at least ten species dominating the assemblage for each habitat, multivariate Correspondences Analyses (CAs) were performed using the ade4 package (Dray and Dufour, 2007). As farming system did not structure spider assemblages, only the two CAs were performed on species abundances within (classic pitfall traps) and between habitats (directional traps) are presented in the results. Only species with sample sizes superior to five individuals were kept for the analyses (Greenacre, 2017).

Results

Effects of farming systems, habitats and flows between crops and SNHs on the activity-density of ground predators

The sampling date strongly influenced the activity-density of all taxa both within and between habitats (Table 1, Appendix II). Nevertheless, even if the sampling date was controlled for, the effects of the farming system and/or habitat still persisted for all taxa, indicating their important role in structuring communities of ground predators.

The overall activity-density of ground predators did not vary between farming systems but for both were higher in flowering strips and adjacent field parts than in grassy margins and adjacent field parts (farming system: $\chi^2 = 0.068$, Df = 1, $p = 0.69$; habitat: $\chi^2 = 13.12$, Df = 3, $p < 0.001$; interaction : $\chi^2 = 3.06$, Df = 3, $p = 0.053$). A different pattern was found for their movements with a significant interaction between farming systems and flows directions with not enough variance between modalities to be detected in post-hoc tests (farming system: $\chi^2 = 0.016$, Df = 1, $p = 0.84$; habitat: $\chi^2 = 0.91$, Df = 3, $p = 0.47$; interaction: $\chi^2 = 4.63$, Df = 3, $p < 0.05$). However, each taxon responded slightly differently to farming systems and habitats.

The activity-density of carabid beetles differed significantly among habitats but not between farming systems (Table1). Activity-density was higher in flowering strips and in adjacent field parts than in perennial grassy margins and adjoining field parts (Fig 1A). Movements of carabid beetles between both SNHs and wheat fields were similar (Fig 1D) in both farming systems and all directions (Table 1). There was no interaction between farming system and habitat or flow direction (Table 1).

In contrast, there was a significant interaction between farming systems and habitats on the activity-density of spiders and rove beetles (Table1). In the case of spiders, the activity-

density was higher in flowering strips than in grassy margins and in adjacent field parts in conventional fields (Table 1; Fig 1B) but there was no difference in the organic fields. Active rove beetles were more abundant in flowering strips of both farming systems and in conventional crop parts near flowering strips than in all other habitats of the two farming systems (Fig 1C). Additionally, there was a significant interaction between farming system and flow direction on the activity-density of spiders and rove beetles within directional traps (Table 1). However, post hoc multiple comparisons did not detect differences between modalities for spiders (Fig 1E). Rove beetle flows were similar between habitats in the organic system but flows between flowering strips and adjacent conventional crop parts were significantly more important than flows between these crops and spontaneous grassy margins (Fig 1F).

Effects of farming systems, habitats and flows between crops and SNHs on the specific diversity of carabid beetles and spiders

For carabid beetles, there was a significant effect of the interaction between the farming system and the habitat type on their diversity ($\chi^2 = 19.75$; Df = 3; $P < 0.001$). Diversity of carabid beetles was significantly lower in flowering strips in organic farming systems than in flowering strips and their nearest conventional crop parts (Figure 2A). In addition, diversity tended to be higher in grassy margins and was significantly higher in the nearest crop parts than within flowering strips in organic fields (Figure 2A). An opposite pattern was found in conventional farming systems (Figure 2A). The interaction between the farming system and the flow direction on carabid beetle diversity found in directional pitfall traps was not significant ($\chi^2 = 5.48$; Df = 3, $p = 0.14$). Carabid beetle flows were equally diversified between crops and the two SNHs ($\chi^2 = 4.74$; Df = 3, $p = 0.19$) whereas they were higher in conventional than in organic farming systems ($\chi^2 = 5.3$; Df = 1, $p < 0.05$) (Fig 2C).

The diversity of spiders was not influenced by the farming system both within ($\chi^2 = 1.21$; Df = 1, $p = 0.27$; Fig 2B) and between habitats ($\chi^2 = 0.002$; Df = 1, $p = 0.96$; Fig 2D). However, spider diversity was significantly higher in grassy margins than in both cereal crop parts but not different from flowering strips in which diversity was similar to all other habitats ($\chi^2 = 18.19$; Df = 3, $p < 0.05$) (Fig 2B). Also, the diversity of spiders coming from crops to flowering strips was significantly lower than from flowering strips to crops and from crops to grassy margins. Diversity of spiders coming from grassy margins to crops was not different from any of the other flow directions ($\chi^2 = 11.74$; Df = 3, $p = 0.0083$) (Fig 2D). There was no

significant interaction between farming system and habitat ($\chi^2 = 5.069$; Df = 3; $p = 0.17$) nor between flow direction and habitat ($\chi^2 = 5.19$; Df = 1, $p = 0.16$).

Effects of farming systems, habitats or flows between crops and SNHs on carabid beetle assemblages

For all five dominant carabid beetle species, there was no interaction between farming system and habitat (Table 2). Two species were more active in conventional than in organic fields (Table2; Figure 3A & 3B): *Metalina lampros* (3.78% of trapped individuals) and *Phyla obtusa* (7.24%). These species, in addition to *Trechus quadristriatus* (56.46%) and *Notiophilus quadripunctatus* (5.2%) contributed to overall community activity among habitats and crop parts, being more active within flowering strips and the close part of the field than on the other side of the field and within grassy margins (Table2; Figure 3). On the contrary, *Nebria salina* (16.61%) was more active in field than within both semi-natural habitats (Table2, Figure 3C).

The flows of *Trechus quadristriatus* (46.59% of trapped individuals), *Metallina lampros* (6.55%), *Notiophilus quadripunctatus* (2.46%) and *Nebria salina* (23.11%) were similar between farming systems and among habitats (Tableau 2). Flows of *Phyla obtusa* (9.19%) varied with flow directions and farming systems (Table 2). Movements of this species between fields and SNHs were similar in organic crops, but in conventional higher from crops to flowering strips than between grassy margins from crops ($|z| = 4.08$, $p < 0.01$) or the reverse ($|z| = 3.42$, $p < 0.05$). Also, the number of individuals trapped from flowering strips to crops was higher than from crops to grassy margins ($|z| = 4.87$, $p < 0.001$). Only the number of individuals from flowering strips to crops was similar to those from grassy margins to crops ($|z| = 2.63$, $p = 0.14$). Exchange in organic fields were lower than those between crops and flowering strips in conventional fields.

Effects of farming systems, habitats and flows between crops and SNHs on spider assemblages

Contrary to farming systems, habitats were characterized by particular spider species assemblages (Fig. 4). According to their distribution along the two axes, *Pachygnata degeeri*, *Stemonyphantes lineatus*, *Centromerus sylvaticus*, *Scotina celans* and in a lesser extent *Agroeca inopina* were associated to grassy margins. *Erigone dentipalpis*, *Erigone atra* and *Agygneta arundineti* were more associated to field adjacent parts. Finally, *Centromerita bicolor* and

Pachygnata clercki were more associated to both SNHs but *Diplostyla concolor* and *Robertus arundinety* were associated to flowering strips only.

The flows of spiders between habitats were also characterized by particular species distributions (Fig. 5). *Robertus arundinety*, *Pachygnata clercki* and *Diplostyla concolor* were associated to exchanges between crops and flowering strips. *Stemonyphantes lineatus* and *Pachygnata degeeri* were associated to flows between fields and grassy margins. *Robertus arundinety* was associated to flows coming from crops to flowering strips. *Cicurina cicur* was associated to flows coming from grassy margins to crops. Both *Erigone dentipalpis* and *Oedothorax apicatus* were associated to flows coming from crops to both SNHs.

Discussion

Predatory ground arthropods are now active during winter

Our results show that ground predators are active in winter, which confirms that the temperatures in Western France are now sufficient to maintain their activity all year round (43 species of carabid beetles and 60 species of spiders; Appendix I). Ground predators were formerly assumed to diapause in the soil during winter (Holland et al., 2007) and in the few studies about ground predators in winter, they were shown to overwinter within SNHs (Frank and Reichhart, 2004; Thomas and Marshall, 1999) but not actively moving between crops and SNHs. This result confirms that ground predators of agrosystems as some arthropod pests and parasitoids have become active in winter, probably due to climate change (Andrade et al., 2016; Tougeron et al., 2017). Nevertheless, mean temperatures prior to each sampling date, constrained intensively the activity density of ground predators, and most likely associate diversity. After frost events, few individuals were found active in agrosystems.

The overall activity of ground predators was not higher in organic farming systems

In our study, the overall activity-density of ground predators was not higher in organic than in conventional fields whereas arthropod abundances have often been shown to be positively affected by organic farming systems in the spring season (Bengtsson et al., 2005; Djoudi et al., 2018; Döring and Kromp, 2003). Nevertheless, even in the spring season, several studies did not show any differences in abundances of ground dwelling predators between conventional and organic systems. This similarity may result from low chemical inputs in conventional crops from the study regions as observed in low input systems in others studies

(Pfiffner and Luka, 2003). However, similar numbers of active organisms between farming systems during winter do not necessarily mean that there will be no differences during the growing season. Abundances of ground predators in winter (total number of trapped individuals for each taxon: carabids: 2369, spiders: 4833, rove beetles: 2127) are greatly inferior to those found in the spring. In addition, some studies have also highlighted that at a local scale, SNHs play a key role for ground predators (Caprio et al., 2015; Djoudi et al., 2018; Rusch et al., 2016). Consequently, during this unfavorable period of the year, SNHs seemed to overcome differences in the abundance of ground arthropods, usually found between farming systems under the growing season.

Higher overall activity around ephemeral flowering strips

In the spring, the activity-density of ground arthropods does not differ among fields and surrounding habitats (Frank et al., 2008; Frank and Shrewsbury, 2004), or can even be higher in perennial grassy margins (Anjum-Zubair et al., 2010). In our study, the higher overall activity observed within and/or close to flowering strips may be explained by their higher and more complex vegetation, constituting more favorable microclimatic conditions. Frank and Reichhart (2004) showed that among various habitat characteristics, vegetation cover mainly explained overwintering densities of Staphylinidae and Carabidae in the soil of flowering habitats compared to crops during winter. “Shelter effects” from perennial surrounding crop vegetation that provide better micro-climatic conditions have been suggested by several field studies (Dennis et al., 1994; Holland et al., 2009; Sotherton, 1985; Thomas et al., 1992) even though rarely tested, especially during winter. In our study, buffered winter temperatures within flowering strips may have constituted attractive overwintering refuges at the end of the autumn season (Holland et al., 2009; Pywell et al., 2005) and helped ground predators to remain active during winter within the range of their thermal tolerances (Luff, 1966; Slabber and Chown, 2005).

Contrary to expectations, higher activity in flowering strips did not allow higher exchanges with fields than grassy margins. Semi-natural habitats in agricultural landscapes are expected to constitute sources and sinks of arthropods for arable lands during the growing season according to the overwintering strategies as well as field disturbances, known as the cycle-colonization process (Altieri and Letourneau, 1982; Hossain et al., 2002; Liman et al., 2016). However, factors influencing movements of ground arthropods from SNHs to crops and vice versa are not well known within seasons and for all arthropod taxa. Spiders are more prone

to immigrate to crops in more complex landscapes (Schmidt et al., 2007) either by walking, or for some species by random ballooning (Bishop and Riechert, 1990). Plant density impacts movements of walking beetles with higher movements in less dense vegetation (Thomas et al., 2006) and therefore the higher number of carabid beetles trapped in flowering strips may also result from higher movements in this habitats than in and grassy margins. Surprisingly there was higher exchange levels between crops and flowering strips only in conventional fields for roove beetles. It may result from higher susceptibility to cold temperatures compared to carabid beetles (Petersen, 1999; Petersen et al., 1996) that induce better survival around flowering strips habitats for specific species assemblages of conventional crops (Krooss and Schaefer, 1998; Rusch et al., 2014; Shah et al., 2003). It may also resulted from to a better resistance to cold temperatures in conventional field occurring from a cross-stress tolerances phenomena because insecticide exposure leading to more resistant individuals in this farming system (Patil et al., 1996; Raghavendra et al., 2010).

Higher diversity of spiders and carabid beetles around perennial grassy margins

Arthropod diversity is expected to increase with time and stability in several perennial semi-natural habitats (Bonte et al., 2004; Collins et al., 2002, 2003; Frank and Reichhart, 2004; Ohwaki et al., 2014; Schmidt and Tschardtke, 2005). Such assumption has also been confirmed for the community of spiders, independently of the farming system. Interestingly, diversity of spiders in flowering strips was still higher in flowering strips than in adjacent field parts, most likely because flowering strips often constitute favorable complex habitats favoring many spider species (Langellotto and Denno, 2004).

Results were less obvious for carabid beetles with contrasted diversity within SNHs according to the farming system: flowering strips hosted higher diversity than grassy margins in the conventional system whereas the opposite was found in the organic system. Most of the studies highlighted overall benefits of organic farming systems compared to conventional ones, with only one study showing no difference (Martins da Silva et al., 2017) on carabid beetle diversity (Bengtsson et al., 2005; Döring and Kromp, 2003). SNHs surrounding fields also improved carabid beetle diversity (Martins da Silva et al., 2017; Anjum-Zubair et al., 2010; Thomas et al., 1992), but no study demonstrated an interaction between SNHS and farming systems. In our study, such result on carabid beetles is most likely resulting from different land mosaics between farming systems. Sown flowering strips were located between conventional cereals and winter cover crops whereas they were often placed at the edges of organic crops.

As carabid diversity is strongly influenced by landscape heterogeneity (Al Hassan et al., 2013; Bertrand et al., 2016), more species may have benefitted from flowering strips in conventional agriculture, whereas other habitats may have been used in organic ones. Furthermore, as soil conditions affect the overwintering behavior of carabids (Holland et al., 2007), change in tillage methods and SNHs implantation between farming systems may have affected differently beetles distribution between SNHs across farming systems.

Species assemblages of carabid beetles and spiders explain variations of abundances and/or diversity among habitats

Farming systems were of weak influence on carabid beetle and spider community structures in our study. No study investigated the impact of farming systems on active ground arthropods during the winter. Therefore, further investigations are needed, notably because some particular species could shape the overall responses of communities found among crops and habitats (Shah et al., 2003).

According to the habitat templet theory, each habitat due to its characteristics of vegetation (crops and SNHs), as well as the combination of different habitats within landscape, determine assemblages of arthropods species by acting as environmental filters on organisms' life history traits. This was already demonstrated during the growing season (Anjum-Zubair et al., 2010; Brunke et al., 2014; Eyre et al., 2016; Hore and Uniyal, 2008; Madeira et al., 2016; Samu et al., 2014) and we demonstrated it in the winter season for both carabid beetles and spiders.

Among the five more abundant carabid beetles, *Trechus quadristriatus* and *Metalina lampros* also dominate species assemblage in spring in the same study region (Bertrand et al., 2016). This pattern was also found for winter communities of parasitoids for which species composition is now similar to the spring one, due to the increase of mean winter temperatures over the last decades (Tougeron, Damien et al. in prep). The two most abundant species *Trechus quadristriatus* and *Nebria salina* are autumn breeders with contrasted favored habitats. *T. quadristriatus* was more active around flowering strips whereas *Nebria salina* species tended to be more active within crops close to both adjoining habitats. These contrasted habitat preferences reflect contrasted life history strategy as *T. quadristriatus* is a small beetle considered as a collembolan specialist whereas *N. salina* is a bigger beetle and a generalist predator. *T. quadristriatus* is known to favor habitats with high canopy structure over winter wheat crops (Honek and Jarosik, 2000). The dominance of *N. salina* in the field may result from

a plastic foraging behavior to select optimal niche and avoid competition in a limited prey environment (Kamenova et al., 2015). *T. quadristriatus* is a good disperser (Bertrand et al., 2016) and this could also explain why it is the most abundant species in pitfall traps both within and between habitats.

Some spider species are found in both cultivated fields and semi-natural habitats, but there are also specific assemblages to each habitat (Schmidt and Tscharnkte, 2005; Schmidt-Entling and Döbeli, 2009). In our study, cereal crops were only dominated by Linyphiidae species whereas SNHs hosted other families such as Liocranidae or Tetragnathidae species. Only few species were found specifically in flowering strips (*Robertus arundinety* and *Diplostyla concolor*), while grassy margins hosted a larger diversity (some species of the Linyphiidae, Liocranidae and Tetragnathidae families). Interestingly, in our study, some Linyphiidae species associated to crop habitats, such as *Erigone dentipalpis* and *Oedothorax apicatus*, crossed both ecotones similarly. By contrast, *Stemonyphantes lineatus* and *Pachygnata degeeri* emigrated more from grassy margins to fields and *Robertus arundinety* and *Diplostyla concolor* more from flowering strips to fields. Consequently, both SNH types are expected to complementary affect crop colonization and spider assemblages in early spring as demonstrated by Schmidt-Entling and Döbeli (2009).

Conclusion

The understanding of arthropod community structures in agriculture landscape has been largely improved over the two last decades, notably by the integration of determinant factors such as the spatial scale or landscape composition. Less much attention has been paid to the temporal scale, and especially to the winter period which is usually considered as a “dead activity period” (Geiger et al., 2009; Jarošík et al., 2011). This study aimed to highlight that under abiotic changing conditions due to global environmental changes, it may not be the case anymore. The winter activity of arthropod organisms may lead to new challenges. For instance, insect crop pests could become more abundant in winter as environmental conditions become more favorable with increased outbreak intensity later in the spring (Plantegenest et al., 2001). However, we demonstrated that both SNHs can be chosen as shelters by active arthropods and may contribute to their earlier colonization of winter wheat fields in the spring. Nevertheless, different SNHs provide contrasted benefits to species within and among taxa which are complementary for sustaining overall communities of natural enemies. In this context, further investigations on the interactions between pests and their arthropod enemies are needed to

verify if the increase of different SNHs surfaces in winter could result in a better control of pest species during the spring.

Acknowledgments

The authors would like to thanks the SARL Pinault for providing flower seed mixtures, Julien Pétilion for helping with spider identification, Sandra Rigaud and Valérie Briand for administrative support, and Emma Jeavons for proofreading the manuscript. The “FLOWER” project (Plan Ecophyto PSPE2 of the French Agriculture Ministry funded by ONEMA) and the French National Institute of Agronomic Research (INRA, SPE department) funded this research and Maxime Damien’s grant.

References

- Adams, P.R., Orr, D.B., Arellano, C., Cardoza, Y.J., 2017. Soil and Foliar Arthropod Abundance and Diversity in Five Cropping Systems in the Coastal Plains of North Carolina. *Environ. Entomol.* 46, 771–783. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx081>
- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2013. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agric. For. Entomol.* 15, 24–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x>
- Alexander, L.V., Zhang, X., Peterson, T.C., Caesar, J., Gleason, B., Klein Tank, A.M.G., Haylock, M., Collins, D., Trewin, B., Rahimzadeh, F., Tagipour, A., Rupa Kumar, K., Revadekar, J., Griffiths, G., Vincent, L., Stephenson, D.B., Burn, J., Aguilar, E., Brunet, M., Taylor, M., New, M., Zhai, P., Rusticucci, M., Vazquez-Aguirre, J.L., 2006. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation. *J. Geophys. Res.* 111. <https://doi.org/10.1029/2005JD006290>
- Altermatt, F., 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 1281–1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>
- Altieri, M.A., Letourneau, D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot.* 1, 405–430. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(82\)90023-0](https://doi.org/10.1016/0261-2194(82)90023-0)
- Andrade, T.O., Krespi, L., Bonnardot, V., van Baaren, J., Outreman, Y., 2016. Impact of change in winter strategy of one parasitoid species on the diversity and function of a guild of parasitoids. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3502-4>
- Andrade, T.O., Outreman, Y., Krespi, L., Plantegenest, M., Vialatte, A., Gauffre, B., van Baaren, J., 2015. Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems. *Ecosphere* 6, art113. <https://doi.org/10.1890/ES15-00010.1>
- Anjum-Zubair, M., Schmidt-Entling, M.H., Querner, P., Frank, T., 2010. Influence of within-field position and adjoining habitat on carabid beetle assemblages in winter wheat. *Agric. For. Entomol.* no-no. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00479.x>
- Badeck, F.-W., Bondeau, A., Bottcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J., Sitch, S., 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytol.* 162, 295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x>
- Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G.L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J.K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S.D., Birch, A.N.E., 2017. A functional overview of conservation biological control. *Crop Prot.* 97, 145–158. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008>
- Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.-C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis: Organic agriculture, biodiversity and abundance. *J. Appl. Ecol.* 42, 261–269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x>
- Bertin, R.I., Searcy, K.B., Hickler, M.G., Motzkin, G., 2017. Climate change and flowering phenology in Franklin County, Massachusetts. *J. Torrey Bot. Soc.* 144, 153–169. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-16-00019R2>

- Bertrand, C., Burel, F., Baudry, J., 2016. Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 31, 451–466. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0259-4>
- Bishop, L., Riechert, S.E., 1990. Spider Colonization of Agroecosystems: Mode and Source. *Environ. Entomol.* 19, 1738–1745. <https://doi.org/10.1093/ee/19.6.1738>
- Bonte, D., Criel, P., Vanhoutte, L., Van Thournout, I., Maelfait, J.-P., 2004. The importance of habitat productivity, stability and heterogeneity for spider species richness in coastal grey dunes along the North Sea and its implications for conservation. *Biodivers. Conserv.* 13, 2119–2134. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000040004.63826.fb>
- Brose, U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135, 407–413. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1222-7>
- Brunke, A.J., Bahlai, C.A., Klimaszewski, J., Hallett, R.H., 2014. Rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in Ontario, Canada soybean agroecosystems: assemblage diversity, composition, seasonality, and habitat use. *Can. Entomol.* 146, 652–670. <https://doi.org/10.4039/tce.2014.19>
- Caprio, E., Nervo, B., Isaia, M., Allegro, G., Rolando, A., 2015. Organic versus conventional systems in viticulture: Comparative effects on spiders and carabids in vineyards and adjacent forests. *Agric. Syst.* 136, 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2015.02.009>
- Collins, K., Boatman, N., Wilcox, A., Holland, J., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 337–350. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00340-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00340-1)
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., 2003. A 5-year comparison of overwintering polyphagous predator densities within a beetle bank and two conventional hedgebanks. *Ann. Appl. Biol.* 143, 63–71. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2003.tb00270.x>
- Dennis, P., Thomas, M.B., Sotherton, N.W., 1994. Structural Features of Field Boundaries Which Influence the Overwintering Densities of Beneficial Arthropod Predators. *J. Appl. Ecol.* 31, 361. <https://doi.org/10.2307/2404550>
- Djoudi, E.A., Marie, A., Mangenot, A., Puech, C., Aviron, S., Plantegenest, M., Pétilion, J., 2018. Farming system and landscape characteristics differentially affect two dominant taxa of predatory arthropods. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 98–110. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.031>
- Döring, T.F., Kromp, B., 2003. Which carabid species benefit from organic agriculture?—a review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 98, 153–161. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00077-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00077-X)
- Dray, S., Dufour, A.-B., 2007. The **ade4** Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J. Stat. Softw.* 22. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Eyre, M.D., McMillan, S.D., Critchley, C.N.R., 2016. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of change and pattern in the agroecosystem: Longer surveys improve understanding. *Ecol. Indic.* 68, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.11.009>

- Fiedler, A.K., Landis, D.A., 2007. Attractiveness of Michigan Native Plants to Arthropod Natural Enemies and Herbivores. *Environ. Entomol.* 36, 751–765. <https://doi.org/10.1093/ee/36.4.751>
- Fitter, A.H., 2002. Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science* 296, 1689–1691. <https://doi.org/10.1126/science.1071617>
- Forrest, J.R., 2016. Complex responses of insect phenology to climate change. *Curr. Opin. Insect Sci.* 17, 49–54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>
- Frank, S.D., Shrewsbury, P.M., 2004. Effect of Conservation Strips on the Abundance and Distribution of Natural Enemies and Predation of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae) on Golf Course Fairways. *Environ. Entomol.* 33, 1662–1672. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.6.1662>
- Frank, S.D., Shrewsbury, P.M., Esiekpe, O., 2008. Spatial and Temporal Variation in Natural Enemy Assemblages on Maryland Native Plant Species. *Environ. Entomol.* 37, 478–486. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2008\)37\[478:SATVIN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2008)37[478:SATVIN]2.0.CO;2)
- Frank, T., Reichhart, B., 2004. Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age. *Bull. Entomol. Res.* 94. <https://doi.org/10.1079/BER2004301>
- French, B.W., Elliott, N.C., Berberet, R.C., Burd, J.D., 2001. Effects of Riparian and Grassland Habitats on Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Assemblages in Adjacent Wheat Fields. *Environ. Entomol.* 30, 225–234. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-30.2.225>
- Frich, P., Alexander, L., Della-Marta, P., Gleason, B., Haylock, M., Klein Tank, A., Peterson, T., 2002. Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Clim. Res.* 19, 193–212. <https://doi.org/10.3354/cr019193>
- Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E., Benton, T.G., 2010. Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales: Scale matters in organic farming. *Ecol. Lett.* 13, 858–869. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01481.x>
- Garratt, M.P.D., Wright, D.J., Leather, S.R., 2011. The effects of farming system and fertilisers on pests and natural enemies: A synthesis of current research. *Agric. Ecosyst. Environ.* 141, 261–270. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.014>
- Geiger, F., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J.J.A., 2009. Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* 54, 529–535. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5>
- Greenacre, M.J., 2017. Correspondence analysis in practice, Third edition. ed, Chapman & Hall/CRC interdisciplinary statistics series. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A., You, M., 2017. Habitat Management to Suppress Pest Populations: Progress and Prospects. *Annu. Rev. Entomol.* 62, 91–109. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035050>
- Holland, J.M., Bianchi, F.J., Entling, M.H., Moonen, A.-C., Smith, B.M., Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies: Structure, function and management

- of semi-natural habitats for biological control. *Pest Manag. Sci.* 72, 1638–1651.
<https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holland, J.M., Birkett, T., Southway, S., 2009. Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl* 54, 19–33. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9152-2>
- Holland, J.M., Thomas, C.F.G., Birkett, T., Southway, S., 2007. Spatio-temporal distribution and emergence of beetles in arable fields in relation to soil moisture. *Bull. Entomol. Res.* 97, 89. <https://doi.org/10.1017/S0007485307004804>
- Honek, A., Jarosik, V., 2000. The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *Eur. J. Entomol.* 97, 517–525. <https://doi.org/10.14411/eje.2000.080>
- Honek, A., Martinkova, Z., Dixon, A.F.G., Saska, P., 2017. Annual predictions of the peak numbers of *Sitobion avenae* infesting winter wheat. *J. Appl. Entomol.* 141, 352–362. <https://doi.org/10.1111/jen.12344>
- Hore, U., Uniyal, V.P., 2008. Diversity and composition of spider assemblages in five vegetation types of the Terai Conservation Area, India. *J. Arachnol.* 36, 251–258. <https://doi.org/10.1636/CT07-53.1>
- Hossain, Z., Gurr, G.M., Wratten, S.D., Raman, A., 2002. Habitat manipulation in lucerne *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and “refuge” crop strips. *J. Appl. Ecol.* 39, 445–454. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00729.x>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biom. J.* 50, 346–363.
- Ives, A.R., 2015. For testing the significance of regression coefficients, go ahead and log-transform count data. *Methods Ecol. Evol.* 6, 828–835. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12386>
- Jarošík, V., Honěk, A., Magarey, R.D., Skuhrovec, J., 2011. Developmental database for phenology models: related insect and mite species have similar thermal requirements. *J. Econ. Entomol.* 104, 1870–1876.
- Jaskula, R., Soszyńska-Maj, A., 2011. What do we know about winter active ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Central and Northern Europe? *ZooKeys* 100, 517–532. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1543>
- Jönsson, A.M., Pulatov, B., Linderson, M.-L., Hall, K., 2013. Modelling as a tool for analysing the temperature-dependent future of the Colorado potato beetle in Europe. *Glob. Change Biol.* 19, 1043–1055. <https://doi.org/10.1111/gcb.12119>
- Kamenova, S., Tougeron, K., Cateine, M., Marie, A., Plantegenest, M., 2015. Behaviour-driven micro-scale niche differentiation in carabid beetles. *Entomol. Exp. Appl.* 155, 39–46. <https://doi.org/10.1111/eea.12280>
- Kromp, B., Steinberger, K.-H., 1992. Grassy field margins and arthropod diversity: a case study on ground beetles and spiders in eastern Austria (Coleoptera: Carabidae; Arachnida: Aranei, Opiliones), in: *Biotic Diversity in Agroecosystems*. Elsevier, pp. 71–93. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-89390-1.50009-3>
- Krooss, S., Schaefer, M., 1998. The effect of different farming systems on epigeic arthropods: a five-year study on the rove beetle fauna (Coleoptera: Staphylinidae) of winter wheat.

- Agric. Ecosyst. Environ. 69, 121–133. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(98\)00093-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(98)00093-0)
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., 2016. lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models.
- Langellotto, G.A., Denno, R.F., 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Liman, A.-S., Eklund, K., Björkman, C., 2016. Predator refuges for conservation biological control in an intermediately disturbed system: the rise and fall of a simple solution. *J. Appl. Ecol.* 53, 1823–1830. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12709>
- Luff, M.L., 1966. Cold hardiness of some beetles living in grass tussocks. *Entomol. Exp. Appl.* 9, 191–199. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1966.tb02348.x>
- Madeira, F., Tschardt, T., Elek, Z., Kormann, U.G., Pons, X., Rösch, V., Samu, F., Scherber, C., Batáry, P., 2016. Spillover of arthropods from cropland to protected calcareous grassland – the neighbouring habitat matters. *Agric. Ecosyst. Environ.* 235, 127–133. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.012>
- Martin, E.A., Seo, B., Park, C.-R., Reineking, B., Steffan-Dewenter, I., 2016. Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecol. Appl.* 26, 448–462. <https://doi.org/10.1890/15-0856>
- Martins da Silva, P., Oliveira, J., Ferreira, A., Fonseca, F., Pereira, J.A., Aguiar, C.A.S., Serrano, A.R.M., Sousa, J.P., Santos, S.A.P., 2017. Habitat structure and neighbor linear features influence more carabid functional diversity in olive groves than the farming system. *Ecol. Indic.* 79, 128–138. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.022>
- Matson, P.A., 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277, 504–509. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.504>
- Matson, P.A., Vitousek, P.M., 2006. Agricultural Intensification: Will Land Spared from Farming be Land Spared for Nature? *Conserv. Biol.* 20, 709–710. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00442.x>
- McCann, K.S., 2000. The diversity–stability debate. *Nature* 405, 228–233. <https://doi.org/10.1038/35012234>
- Menzel, A., Estrella, N., Fabian, P., 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996: CHANGES IN PHENOLOGICAL SEASONS IN GERMANY. *Glob. Change Biol.* 7, 657–666. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2001.00430.x>
- Ohwaki, A., Kaneko, Y., Ikeda, H., 2014. Seasonal variability in the response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to a forest edge in a heterogeneous agricultural landscape in Japan. *Eur. J. Entomol.* <https://doi.org/10.14411/eje.2015.022>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2017. vegan: Community Ecology Package.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>

- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Patil, N.S., Lole, K.S., Deobagkar, D.N., 1996. Adaptive larval thermotolerance and induced cross-tolerance to propoxur insecticide in mosquitoes *Anopheles stephensi* and *Aedes aegypti*. *Med. Vet. Entomol.* 10, 277–282. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.1996.tb00743.x>
- Petersen, M.K., 1999. The timing of dispersal of the predatory beetles *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum* from hibernating sites into arable fields. *Entomol. Exp. Appl.* 90, 221–224. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00442.x>
- Petersen, M.K., Ekbom, B., Ravn, H.P., 1996. Temperature dependent winter survival of *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum*. *J. Insect Physiol.* 42, 997–1005. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(96\)00072-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(96)00072-8)
- Pfiffner, L., Luka, H., 2003. Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders – a paired farm approach. *Basic Appl. Ecol.* 4, 117–127. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00121>
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 215–222. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00130-9)
- Phillips, B.W., Gardiner, M.M., 2016. Does local habitat management or large-scale landscape composition alter the biocontrol services provided to pumpkin agroecosystems? *Biol. Control* 92, 181–194. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.10.001>
- 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. *Ecol. Entomol.* 26, 404–410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x>
- Pywell, R., James, K., Herbert, I., Meek, W., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biol. Conserv.* 123, 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.010>
- Raghavendra, K., Barik, T.K., Adak, T., 2010. Development of larval thermotolerance and its impact on adult susceptibility to malathion insecticide and *Plasmodium vivax* infection in *Anopheles stephensi*. *Parasitol. Res.* 107, 1291–1297. <https://doi.org/10.1007/s00436-010-2001-0>
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G., Ekbom, B., 2014. Management intensity at field and landscape levels affects the structure of generalist predator communities. *Oecologia* 175, 971–983. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2949-z>
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tscharntke, T., Weisser, W.W., Winqvist, C., Woltz, M., Bommarco, R., 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 221, 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039>
- Sala, O.E., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>

- Samu, F., Lengyel, G., Szita, É., Bidló, A., Ódor, P., 2014. The effect of forest stand characteristics on spider diversity and species composition in deciduous-coniferous mixed forests. *J. Arachnol.* 42, 135–141. <https://doi.org/10.1636/CP13-75.1>
- Sapkota, T.B., Mazzoncini, M., Bàrberi, P., Antichi, D., Silvestri, N., 2012. Fifteen years of no till increase soil organic matter, microbial biomass and arthropod diversity in cover crop-based arable cropping systems. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 853–863. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0079-0>
- Schebeck, M., Hansen, E.M., Schopf, A., Ragland, G.J., Stauffer, C., Bentz, B.J., 2017. Diapause and overwintering of two spruce bark beetle species: Diapause of two bark beetles. *Physiol. Entomol.* 42, 200–210. <https://doi.org/10.1111/phen.12200>
- Schmidt, M.H., Thies, C., Nentwig, W., Tscharntke, T., 2007. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *J. Biogeogr.* 0, 070901070439002-??? <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01774.x>
- Schmidt, M.H., Tscharntke, T., 2005. The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. *Agric. Ecosyst. Environ.* 105, 235–242. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.03.009>
- Schmidt-Entling, M.H., Döbeli, J., 2009. Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 19–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.04.015>
- Shah, P.A., Brooks, D.R., Ashby, J.E., Perry, J.N., Woiwod, I.P., 2003. Diversity and abundance of the coleopteran fauna from organic and conventional management systems in southern England. *Agric. For. Entomol.* 5, 51–60. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00162.x>
- Slabber, S., Chown, S.L., 2005. Differential responses of thermal tolerance to acclimation in the sub-Antarctic rove beetle *Halmaeus atriceps*. *Physiol. Entomol.* 30, 195–204. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2005.00448.x>
- Sotherton, N.W., 1985. The distribution and abundance of predatory Coleoptera overwintering in field boundaries. *Ann. Appl. Biol.* 106, 17–21. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1985.tb03089.x>
- Southwood, T.R.E., 1977. Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *J. Anim. Ecol.* 46, 336. <https://doi.org/10.2307/3817>
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Symondson, W.O.C., Cesarini, S., Dodd, P.W., Harper, G.L., Bruford, M.W., Glen, D.M., Wiltshire, C.W., Harwood, J.D., 2006. Biodiversity vs. biocontrol: positive and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. *Bull. Entomol. Res.* 96, 637–645. <https://doi.org/10.1079/BER2006467>
- Thomas, C.F., Marshall, E.J., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72, 131–144. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(98\)00169-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(98)00169-8)
- Thomas, C.F.G., Brown, N.J., Kendall, D.A., 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agric. Ecosyst. Environ.* 113, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.08.033>

- Thomas, M.B., Wratten, S.D., Sotherton, N.W., 1992. Creation of 'Island' Habitats in Farmland to Manipulate Populations of Beneficial Arthropods: Predator Densities and Species Composition. *J. Appl. Ecol.* 29, 524–531. <https://doi.org/10.2307/2404521>
- Tougeron, K., Le Lann, C., Brodeur, J., van Baaren, J., 2017. Are aphid parasitoids from mild winter climates losing their winter diapause? *Oecologia* 183, 619–629. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3770-7>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11, 1351–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Woodcock, B.A., Westbury, D.B., Potts, S.G., Harris, S.J., Brown, V.K., 2005. Establishing field margins to promote beetle conservation in arable farms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 107, 255–266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.10.029>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, *Statistics for Biology and Health*. Springer New York, New York, NY.

Tables and Figures

Table1: Linear Mixed Models testing sampling date, farming systems and habitat or flow directions (direction) on the activity-density (log-transformed) of each taxon (carabid beetles, spiders and rove beetles). R^2_m and R^2_c are marginal and conditional R^2 respectively.

Response	Predictors	Carabid Beetles				Spiders				Rove beetles			
<i>Activity-density</i>		χ^2	<i>Df</i>	<i>P</i>	$R^2_m(R^2_c)$	χ^2	<i>Df</i>	<i>P</i>	$R^2_m(R^2_c)$	χ^2	<i>Df</i>	<i>P</i>	$R^2_m(R^2_c)$
Within habitats													
	<i>Date</i>	33.63	5	< 0.001	0.22(0.036)	38.42	5	< 0.001	0.27(0.46)	60.038	5	< 0.001	0.36(0.46)
	<i>Farming System</i>	0.29	1	0.50		0.18	1	0.52		0.19	1	0.55	
	<i>Habitat</i>	16.05	3	< 0.001		5.84	3	< 0.01		17.96	3	< 0.001	
	<i>Habitat × Farming System</i>	2.25	3	0.28		5.48	3	< 0.01		4.58	3	< 0.05	
Between habitats													
	<i>Date</i>	33.83	5	< 0.001	0.16(0.30)	45.83	5	< 0.001	0.31(0.49)	56.21	5	< 0.001	0.35(0.44)
	<i>Farming System</i>	0.17	1	0.62		0.029	1	0.77		0.12	1	0.61	
	<i>Directions</i>	0.39	3	0.9		0.36	3	0.77		7.86	3	< 0.001	
	<i>Direction × Farming system</i>	3.90	3	0.11		3.45	3	< 0.05		4.92	3	< 0.05	

Table2: Linear Mixed Models (log transformed) testing sampling date, farming systems and habitat or flow direction on the activity-density of five dominant carabid beetles (*Metalina lampros*, *Nebria salina*, *Notiophylus quadripunctatus*, *Phyla obtusa*, *Trechus quadristriatus*). R^2_m and R^2_c are marginal and conditional R^2 respectively.

Response	Predictors	<i>M. lampros</i>			<i>N. salina</i>			<i>N. quadripunctatus</i>			<i>P. obtusa</i>			<i>T. quadristriatus</i>		
Activity-density		χ^2	Df	P	χ^2	Df	P	χ^2	Df	P	χ^2	Df	P	χ^2	Df	P
Within habitats	Date	1.32	5	<0.01	8.72	5	<0.001	1.49	5	<0.01	0.84	5	0.37	22.34	5	<0.001
	Farming system	0.49	1	<0.05	0.5	1	0.2	0.016	1	0.7	1.11	1	<0.05	0.018	1	0.86
	Habitat	1.03	3	<0.01	4.11	3	<0.01	1.9	3	<0.001	1.58	3	<0.05	14.68	3	0.001
	Farming.system × Habitat	0.36	3	0.19	1.11	3	0.23	0.64	3	0.095	0.26	3	0.65	1.28	3	0.5
Between habitats	Date	3.002	5	<0.001	14.95	5	<0.001	1.086	5	<0.001	2.92	5	<0.01	14.43	5	<0.001
	Farming System	0.09	1	0.4	1.067	1	0.09	0.0037	1	0.78	2.66	1	<0.001	0.16	1	0.59
	Direction	0.41	3	0.31	1.92	3	0.092	0.036	3	0.86	3.54	3	<0.001	0.92	3	0.61
	Farming system × Direction	0.89	3	0.051	0.78	3	0.45	0.09	3	0.61	1.48	3	<0.05	1.094	3	0.54

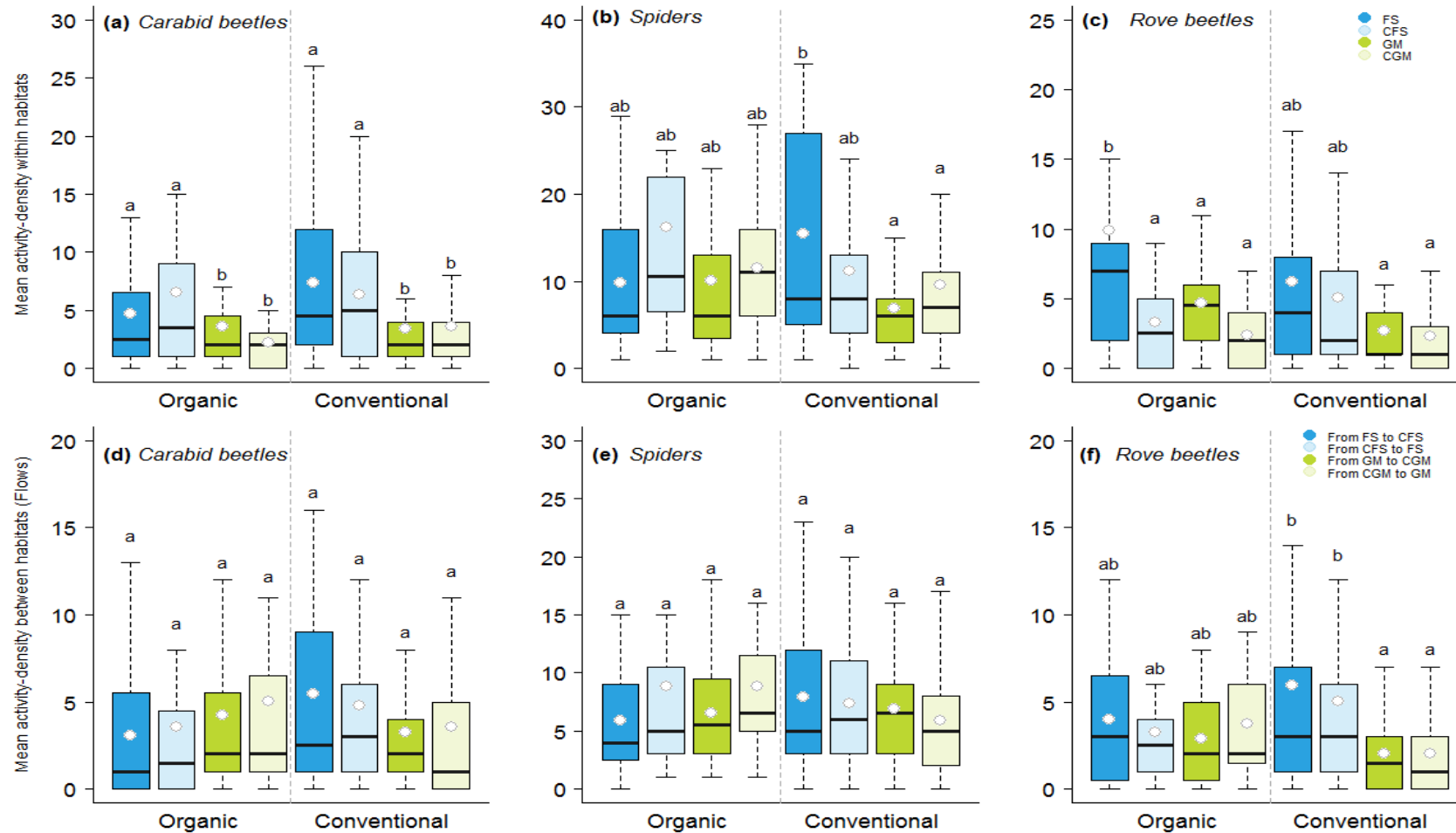


Figure1. Average of mean activity-density per sampling date of carabid beetles, spiders and rove beetles in each habitat (upper panel a, b, c graphs for each respective taxon): flowering strips (FS) and adjacent crop parts (CFS), grassy margins (GM) and adjacent crop part (CGM) and between crops and semi-natural habitats in directional traps (lower panel d, e, f graphs for each respective taxon): Flows from flowering strips to adjacent crop parts (From FS to CFS) and vice-versa (From CFS to FS) and from grassy margins to adjacent crop parts (From GM to CGM) and vice-versa (From CGM to GM). Boxes indicate the lower and upper quartiles. Thick horizontal lines and dots represent the median and the mean, respectively. Different letters above bars indicate significant differences.

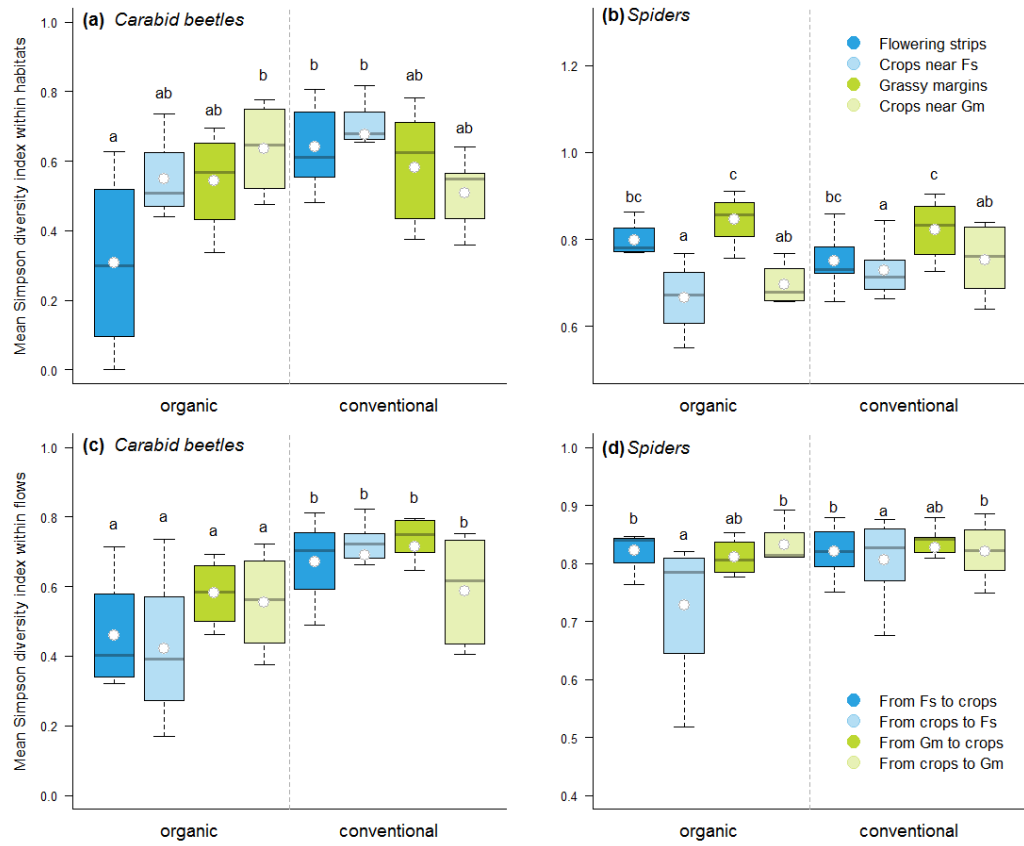


Figure2 Mean values of Simpson diversity indices for carabid beetles (a,c) and spiders (b,d), in different habitats or in flows between crops and adjoining habitats, respectively. Boxes indicate the lower and upper quartiles. Thick horizontal lines and dots represent the median and the mean, respectively. Different letters above bars indicate significant differences.

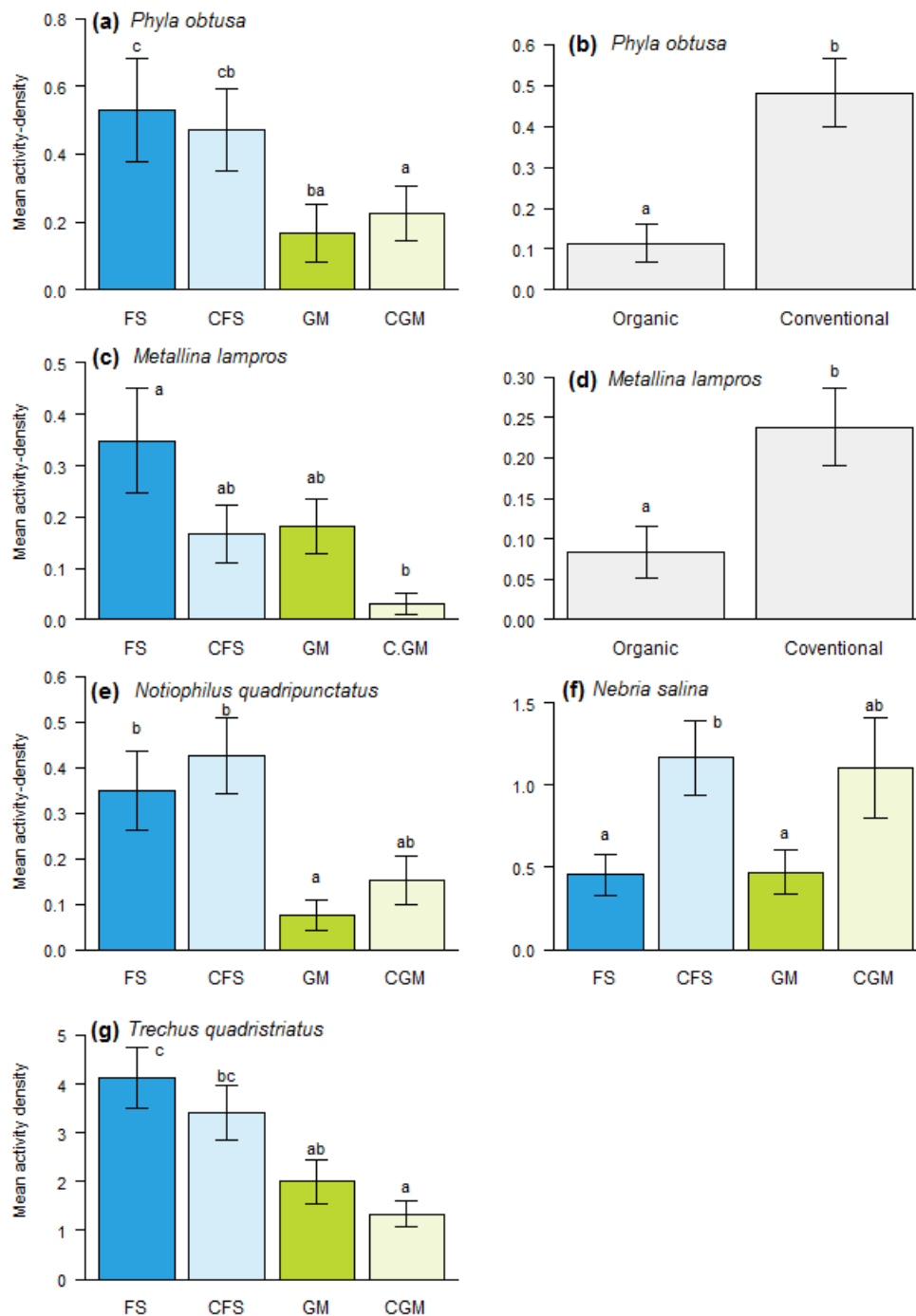


Figure3: Activity-density in semi-natural habitats (flowering strips (FS) and grassy margins (GM)) and adjacent crop parts (Crop near flowering strips (CFS) and crop near grassy margins (CGM)) for the five dominant carabid beetle species *Phyla obtusa* (a), *Metallina lampros* (c), *Nebria salina* (e), *Trechus quadristriatus* (f) and *Notiophilus quadripunctatus* (g), as well as between farming systems for *Phyla obtusa* (b) and *Metallina lampros* (d). Different letters above bars indicate significant differences.

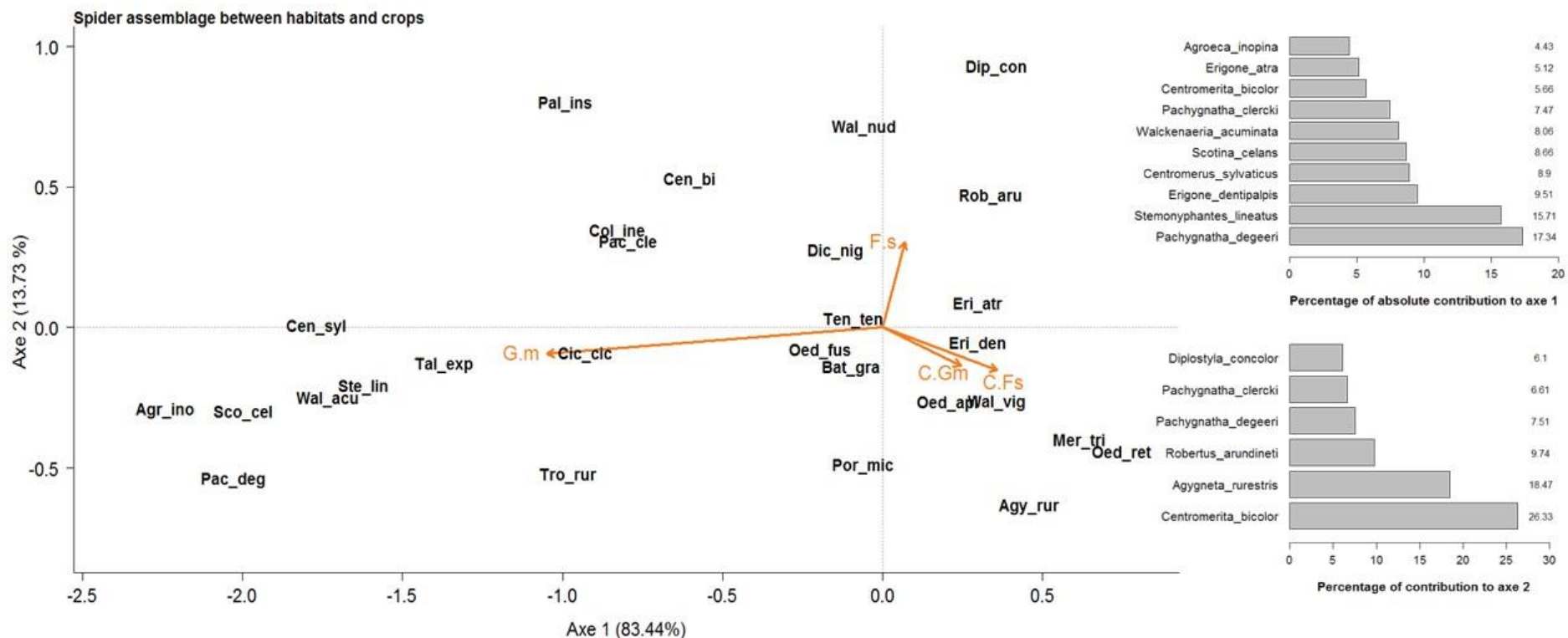


Figure 4: Biplot representation of the correspondence analysis between spider' species and the four different habitats (FS: flowering strips, GM: Grassy margins, CFS: Crop parts near flowering strips and CGM: Crop parts near grassy margins). There was 83.44% of inertia explained by the first axis (eigenvalue 0.245) and 13.73% by the second (eigenvalue 0.0403). Abbreviations are provided into supplementary materials with total abundances

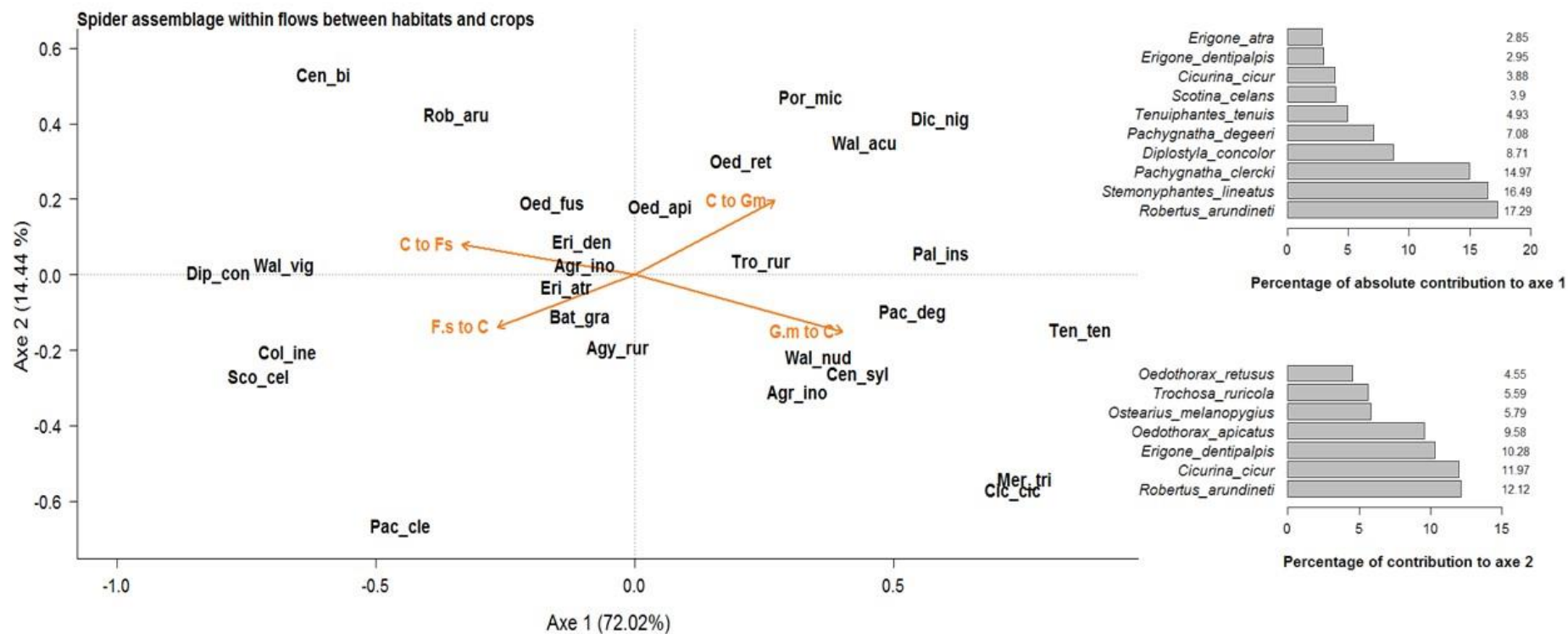


Figure5: Biplot representation of the correspondence analysis between spider' species and different flow directions (C to FS: From crop to flowering strips, FS to C: from flowering strips to crops, GM to C: from grassy margins to crops and C to GM: from crops to grassy margins). There was 72.02% of inertia explained by the first axis (eigenvalue 0.104) and 14.44% by the second one (eigenvalue 0.208). Abbreviations are provided into supplementary materials with total abundances

Supplementary material

- Appendix I: Table of the abundances of each carabid beetle and spider species trapped in crops and SNHs (within habitats), as well for species trapped in directional traps (between habitats).
- Appendix II: Relationship between mean temperatures surveyed each hour during fifteen days prior sampling and sampling dates.

Appendix III : Linear regressions between the activity-density of carabid beetles (a), spiders (b) and rove beetles (c) and total mean temperature (on surveys took each hours; °C) in the 15 days prior to each sampling date

Appendix I: Carabid beetles and spider species sampled

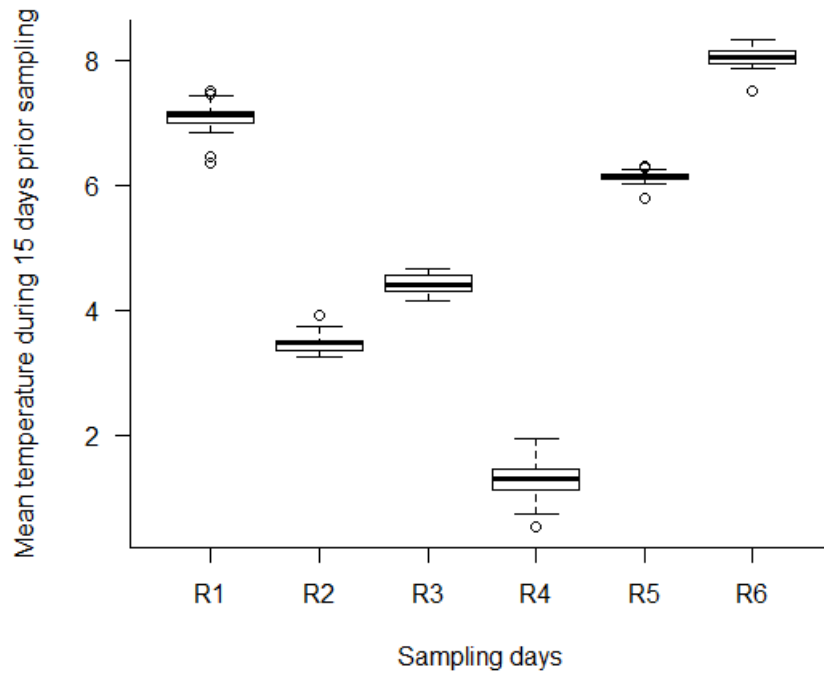
Carabid Beetles Species	Within habitats	Between habitats
Acupalpus_dubius	0	1
Acupalpus_meridianus	0	3
Agonum_muelleri	2	1
Amara_aenea	3	0
Amara_apricaria	0	2
Amara_communis	1	0
Amara_glabrata	0	1
Amara_lucida	0	1
Amara_similata	1	1
Anchomenus_dorsalis	13	9
Asaphidion_flavipes	27	11
Badister_sodalis	0	1
Bembidion_quadrinaculatum	9	18
Brachinus_crepitans	0	2
Brachinus_explodens	0	1
Brachinus_sclopeta	3	2
Carabus_nemoralis	6	2
Harpalus_affinis	2	3
Harpalus_cupreus	1	0
Harpalus_distinguendus	0	2
Harpalus_honestus	1	0
Metallina_lampros	48	72
Metallina_properans	0	2
Nebria_brevicollis	24	26
Nebria_salina	211	254
Notiophilus_biguttatus	11	7
Notiophilus_quadripunctatus	66	27
Notiophilus_rufipes	1	1
Ocydromus_femoratus	1	1
Ocydromus_tetracolum	1	0
Ophonus_ardosiacus	0	1
Philochthus_biguttatus	2	1
Philochthus_lunulatus	1	1
Philochthus_mannerheimii	0	1
Phyla_obtusa	92	101
Poecilus_cupreus	17	15
Pseudoophonus_rufipes	1	2
Pterostichus_melanarius	8	11

Pterostichus_venalis	0	2
Syntomus_obscuroguttatus	1	0
Trechus_quadristriatus	716	512
Zabrus_tenebrioides	0	1

Spider species	Abbreviation	Within habitats	Between habitats
Agroeca_brunnea	Agr-bru	2	1
Agroeca_inopina	Agr_ino	10	10
Agygneta_mollis	Agy_mol	2	4
Agygneta_rurestris	Agy_rur	77	34
Amaurobius_similis	Arn_sim	1	0
Atypus_affinis	Aty_sim	1	0
Aulonia_albimana	Aul_alb	1	0
Bathypantes_gracilis	Bat_gra	54	68
Centromerita_bicolor	Cen_bic	160	86
Centromerus_incilium	Cen_inc	2	1
Centromerus_serratus	Cen_ser	2	1
Centromerus_sylvaticus	Cen_syl	29	18
Cicurina_cicur	Cir_cic	13	14
Collinsia_inerrans	Col_ine	5	8
Dicymbium_nigrum_	Dic_nig	5	5
Diplostyla_concolor	Dip_con	12	26
Dysdera_erythrina	Dys_ery	1	0
Erigone_atra	Eri_atr	591	313
Erigone_dentipalpis	Eri_den	1098	545
Ero_cambridgei	Eri_cam	1	3
Hygrolycosa_rubrofasciata	Hyg_rub	0	1
Macrargus_rufus	Mac_ruf	3	4
Mastigusa_macrophthalma	Mas_mac	0	1
Meioneta_rurestris	Mei_rur	1	2
Mermessus_trilobatus	Mer_tri	6	5
Microlinyphia_impigra	Mic_imp	0	1
Microlinyphia_pusilla	Mic_pus	2	0
Mioxena_blanda	Mio_bla	2	1
Neriere_clathrata	Ner_cla	4	1
Oedothorax_apicatus	Oed_api	105	117
oedothorax_fuscus	Oed_fus	38	39
Oedothorax_retusus	Oed_ret	17	20
Ostearius_melanopygius	Ost_mel	5	8

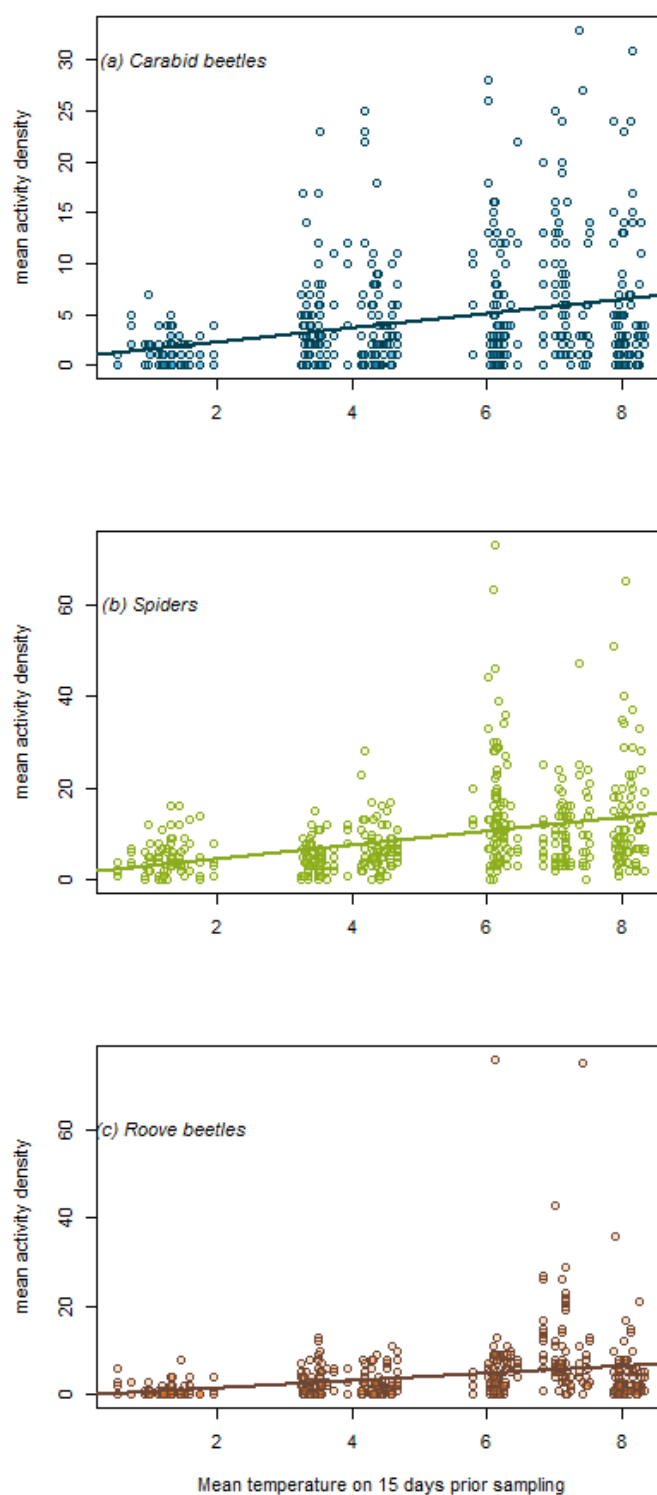
Ozyptila_atomaria	Ozy_ato	1	0
Pachygnatha_clercki	Pac_cle	121	100
Pachygnatha_degeeri	Pac_deg	43	39
Palliduphantes_ericaeus	Pal_eri	2	0
Palliduphantes_insignis	Pal_ins	7	8
Palliduphantes_pallidus	Pal_pal	1	2
pardosa_immatute	Par_imm	1	0
Pelecopsis_parallelata	Pel_par	0	4
Pholcomma_gibbum	Phol_gib	0	1
Porrhomma_microphthalmum	Por_mic	9	6
Prinerigone_vagans	Pri_vag	1	1
Robertus_arundineti	Rob_aru	75	63
Scotina_celans	Sco_cel	24	19
Stemonyphantes_lineatus	Ste_lin	61	43
Tallusia_experta	Tal_exp	5	4
Tapinocyba_praecox	Tap_pra	2	1
Tenuiphantes_tenuis	Ten_ten	198	161
Trochosa_ruricola	Tro_rur	16	18
Trochosa_terricola	Tro_ter	4	0
Walckenaeria_acuminata	Wal_acu	23	19
Walckenaeria_antica	Wal_ant	0	1
Walckenaeria_nudipalpis	Wal_nud	7	7
Walckenaeria_vigilax	Wal_vig	86	56
Zora_spiniimana	Zor_spi	3	3

Appendix II: Relationship between mean temperatures surveyed each hour in the fifteen days prior each sampling and sampling dates.



Mixed linear models were performed with sampling between mean temperatures during the fifteen days prior sampling as response variable and sampling dates as fixed effect. Site was added as random effects. Residuals met ANOVA assumptions. Mean temperatures significantly varied among sampling states ($\chi^2 = 2753.2$, Df = 5, $P < 0.001$). Both conditional and marginal r squared were equal to 0.99.

Appendix III: Linear regressions between the activity-density of carabid beetles (a), spiders (b) and rove beetles (c) and the mean temperatures (°C) in the 15 days prior to each sampling date. Carabid beetles: Abundance = $0.7 \times \text{MeanT} + 0.98$ ($R^2 = 0.08$); Spiders: Abundance = $1.5 \times \text{MeanT} + 1.62$ ($R^2 = 0.14$) and Roove beetles: Abundance = $0.81 \times \text{MeanT} - 0.068$ ($R^2 = 0.078$)



Chapitre 6 : Quels sont les bénéfices procurés par les habitats semi-naturels aux guildes régulatrices de ravageurs pendant la saison hivernale ?

Ce chapitre (publication en préparation) a été co-écrit dans sa version initiale par Benoit Chtioui, stagiaire de master EFCE deuxième année de l'Université de Rennes 1 et Maxime Damien, co-encadrant principal du stage.

Dans une mosaïque agricole, les habitats semi-naturels comme les haies, les bordures herbacées et les bandes fleuries peuvent présenter des conditions microclimatiques favorables aux arthropodes, particulièrement en hiver, du fait d'une hauteur et d'une densité de végétation supérieure aux cultures. Les changements climatiques actuels peuvent accroître les interactions des organismes avec ces différents habitats et favoriser le service de contrôle biologique. Dans ce contexte, les communautés de ravageurs (limaces et pucerons) et de leurs ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes) ont été suivies au sein des cultures de blé hivernales de l'ouest de la France et les bénéfices apportés par des bandes fleuries éphémères semées (BF) et la végétation herbacée spontanée des marges (VH) pour les ennemis naturels de pucerons sont évalués. Les hypothèses étaient que: **(1) les gammes de températures des bandes fleuries sont plus tamponnées que celles dans les marges herbeuses spontanées et que la culture. (2) les BF ainsi que la VH comprennent une densité de limaces plus forte que les cultures. (3) le taux de parasitisme des pucerons est plus faible dans les zones de cultures proches de la VH que dans les zones de cultures proches des BF et cela indépendamment du type d'agriculture, (4) les associations trophiques entre parasitoïdes et pucerons sont identiques proche BF et VH. (5) les bandes fleuries ainsi que les zones des parcelles de culture proches des BF ont une activité-densité de prédateurs plus forte que la VH et les zones des parcelles de culture proches. (6) le type d'agriculture (biologique ou conventionnel) a peu d'effets sur les taxons étudiés.** Les températures à l'intérieur des bandes fleuries étaient plus tamponnées que dans la végétation herbacée spontanée pérenne en bordure de champ. Malgré cet effet, les bandes fleuries présentaient des habitats moins favorables que la végétation herbacée pour les limaces et en agriculture conventionnelle, les populations de pucerons étaient plus abondantes du côté de la bande fleurie que de la végétation herbacée. Cependant les bandes fleuries ont accueilli plus de prédateurs actifs que la végétation herbacée mais n'ont pas eu d'effet favorable sur le taux de parasitisme des pucerons. Les bandes fleuries semblent être des habitats semi-naturels favorables aux ennemis naturels de pucerons en procurant les mêmes bénéfices que ceux communément observés durant la saison de végétation. Promouvoir la biodiversité végétale notamment par l'aménagement de bandes fleuries en bordure de champ pourrait permettre de profiter des changements de températures actuellement observés et de ses conséquences sur la phénologie des organismes pour favoriser les dynamiques de populations d'ennemis naturels et les réseaux trophiques.

Mots clés : *Bandes fleuries, Changement environnementaux globaux, Habitats semi-naturels, Hiver, Parasitoïdes, Paysages agricoles, Prédateurs de la faune du sol, Type d'agriculture,*

Disentangling the benefits provided by semi-natural habitats to pest natural enemies during winter

En préparation

Maxime Damien^{1, 2,*}, Benoit Chtioui¹, Emma Jeavons¹, Romain Georges¹, Olivier Jambon¹, Diab Al Hassan¹, Nicolas Desneux², Cécile Le Lann¹, Joan Van Baaren¹

- (¹) ECOBIO (UMR-6553) Université de Rennes 1,
Campus de Beaulieu Avenue du General Leclerc 35 042 Rennes cedex, France
- (²) INRA (French National Institute for Agricultural Research), Université Côte d'Azur,
CNRS, UMR 1355-7254, Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia Antipolis, France

Correspondance: (*) maximedamien15@gmail.com

Maxime DAMIEN

UMR Ecobio, Université de Rennes 1

263 Avenue du Général Leclerc,

35042, RENNES Cedex - France

Keywords: *Agricultural landscape, Farming systems, Flowering strips, Global environmental change, ground-dwelling predators, Parasitoids, semi-natural habitats, winter*

Introduction

La température conditionne le développement et la performance des organismes ectothermes (Logan *et al.*, 2006) qui sont négativement affectés par les valeurs extrêmes (Logan *et al.*, 2006; Suggitt *et al.*, 2011). A partir de certains seuils, les températures impliquent des dégâts cellulaires (Sinclair *et al.*, 2003) et peuvent devenir fatales pour ces organismes (Luff, 1966; Sømme, 1982). Afin d'éviter ces effets négatifs, ces organismes, tels que les arthropodes, les vers et les mollusques, peuvent soit migrer dans des environnements moins contraignants (Gibo et Pallett, 1979), soit entrer en diapause. Une dernière alternative consiste à rester actifs, tout en se protégeant activement grâce à la thermorégulation comportementale, c'est-à-dire en adoptant un comportement permettant de maintenir leur température corporelle au-dessus d'un seuil léthal (Heinrich, 1975; Wood *et al.*, 2015). Par exemple, les coléoptères peuvent se réfugier dans le sol où les conditions sont plus favorables qu'en surface, comme démontré par Hoshikawa *et al.*, (1988). Les ectothermes peuvent également profiter de refuges microclimatiques dont les conditions sont plus tamponnées de par la structure de la végétation (Chen et Fadamiro, 2006; Gardiner et Dover, 2008; Lenoir *et al.*, 2017). Par exemple, une végétation complexe, dense et haute procure des conditions plus favorables aux arthropodes de la faune du sol et aux limaces lorsque les conditions climatiques deviennent contraignantes (Frank, 1998; Frank et Reichhart, 2004; Pfiffner et Luka, 2000). A l'échelle des parcelles cultivées, une hétérogénéité de températures entre les champs et les habitats de bordures a ainsi été mise en évidence avec des différences qui varient selon le type de bordure et de la végétation qui les caractérise. Par exemple, dans les paysages agricoles, les haies, les bordures de champs herbacées spontanées pérennes ou encore les bandes fleuries peuvent constituer des microhabitats alternatifs, aux conditions plus favorables, pour les organismes ectothermes lorsque les conditions climatiques au sein de la culture sont trop froides pour l'activité voire la survie de ces derniers (Dennis et Fry, 1992; Luff, 1966; Sotherton, 1984; Varchola et Dunn, 2001).

En plus des caractéristiques de végétation qui déterminent les conditions microclimatiques, d'autres paramètres liés à ces habitats affectent les communautés d'arthropodes. Par exemple, la pérennité des habitats favorise la diversité des populations d'arthropodes, ainsi plus ils sont stables dans le temps, plus les abondances et/ou la diversité de coléoptères sont fortes (Collins *et al.*, 2003; Frank et Reichhart, 2004). Plusieurs études ont également montré l'effet positif des bandes fleuries adjacentes aux cultures sur les organismes qui contrôlent les populations de ravageurs tels que les pucerons (Roschewitz *et al.*, 2005; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009; Tschumi *et al.*, 2016a). Elles apportent des ressources

nutritives comme le pollen et le nectar ou des hôtes alternatifs aux parasitoïdes (Landis et *al.*, 2000; Tschumi et *al.*, 2016b) ainsi que des refuges microclimatiques favorables pour les prédateurs de ravageurs et leurs proies alternatives (Bickerton et Hamilton, 2012; Frank et Reichhart, 2004).

Cependant, la diversité et la composition en espèces des communautés d'arthropodes peuvent également être influencées à une plus large échelle spatiale, notamment par les caractéristiques du paysage (comme la présence de prairies) ou encore du type d'agriculture (Purtauf et *al.*, 2005). Pour les parasitoïdes, dans leur étude, Roschewitz et *al.*, (2005) ont montré que les taux de parasitisme étaient similaires en agriculture biologique et conventionnelle. À l'inverse en agriculture biologique, les populations de limaces ont une croissance moins contrainte qu'en culture conventionnelle (Chabert et *al.*, 2018). Toutefois si les habitats semi-naturels sont favorables aux parasitoïdes, aux prédateurs, et ainsi donc au contrôle des pucerons (Alignier et *al.*, 2014), ils peuvent également l'être pour certaines proies qui sont des ravageurs de cultures. Par exemple, en automne, les habitats semi-naturels offrent de meilleures conditions que la culture pour la reproduction des limaces (Frank, 1998). La mise en place d'habitats semi-naturels dans le cadre de la lutte biologique par conservation doit alors anticiper ces risques.

En effet, le réchauffement climatique associé à la diminution voire l'interdiction de l'utilisation de certains pesticides (par exemple interdictions par législation européenne 2002/478/CE, 2008/941/CE) pourrait augmenter l'activité des limaces adultes en hiver (Chabert et *al.*, 2018). Les insectes, sont des organismes qui répondent également à la modification des conditions abiotiques dues aux changements climatiques (Altermatt, 2010; Roy et Sparks, 2000; Walther et *al.*, 2002), avec une augmentation des populations et/ou la présence de nouvelles espèces de ravageurs dans les cultures en période hivernale (Zhou et *al.*, 1997). Par exemple, le puceron *Metopolophium dirhodum* est présent aujourd'hui dans les cultures de céréales en hiver alors que ce n'était pas le cas il y a plusieurs années (Tougeron et *al.*, 2017, *under review*). Les pucerons se reproduisent principalement de manière parthénogénétique dans les cultures de l'ouest de la France car les températures quotidiennes dépassent régulièrement leur seuil de développement qui est de 3-4°C (Dedryver et *al.*, 2001; Simon et *al.*, 2002), pouvant alors favoriser les phénomènes de pullulation au printemps suivant (Honek et *al.*, 2017; Plantegenest et *al.*, 2001).

Le changement climatique implique également des changements potentiels dans l'activité des agents de bio-contrôle. Par exemple, il y a une augmentation de l'activité des

parasitoïdes en hiver, avec notamment une diminution du taux de diapause hivernale et une complexité des réseaux trophiques plus forte (Andrade *et al.*, 2016; Tougeron *et al.*, 2017). Actuellement, il existe peu d'études de terrain en hiver et les quelques études réalisées ne s'intéressent pas aux prédateurs durant cette période, ceux-ci étant considérés comme étant en diapause (French *et al.*, 2001; Geiger *et al.*, 2009). Cependant certaines espèces de carabes sont connues comme étant actives durant cette période (Jaskula et Soszyńska-Maj, 2011), et l'étude de Damien *et al.* (*in prep*) pendant l'hiver 2016-2017 dans la même région d'étude a mis en évidence une activité des prédateurs généralistes de la faune du sol durant cette période.

Dans cette étude, il est question d'identifier si pendant l'hiver, des habitats semi-naturels tels que les bandes fleuries éphémères et les végétations spontanées herbacées et pérennes de bords de champs peuvent favoriser des ravageurs de cultures et/ou leurs ennemis naturels. Cette étude s'est focalisée sur deux ravageurs importants dans les cultures de céréales: les limaces et les pucerons. Les pucerons des céréales causent de manière occasionnelle de très fortes pertes de rendement de différentes céréales en Europe de l'Ouest (Carter *et al.*, 1980; Fabre *et al.*, 2005) et sont vecteur de virus (Fabre *et al.*, 2005). Les limaces causent de gros dégâts non prédictibles et difficilement contrôlables dans les cultures de céréales en s'attaquant directement aux graines, ce qui tue l'embryon (Glen *et al.*, 1989) ou aux jeunes pousses pendant l'automne et le début de l'hiver (Frank, 1998). Les principaux ennemis naturels de ces ravageurs sont des prédateurs arthropodes hyménoptères parasitoïdes (Chambers *et al.*, 1986; Schmidt *et al.*, 2003; Symondson *et al.*, 2002) et les prédateurs généralistes de la faune du sol (Schmidt *et al.*, 2003) pour les pucerons, ainsi que les carabes pour les limaces (Symondson *et al.*, 2006). Ainsi nous avons suivi l'activité-densité des prédateurs et des ravageurs (Damien *et al.*, *in prep*) ainsi que les liens trophiques entre parasitoïdes et pucerons (Damien *et al.*, 2017) entre ces types d'aménagements et les cultures de céréales adjacentes durant la période hivernale de l'ouest de la France.

Les différentes hypothèses qui ont été testées sont : (1) les gammes de températures des bandes fleuries (BF) sont plus tamponnées que celles de la végétation herbacée spontanée pérenne (VH) et de la culture grâce à une plus grande hauteur de végétation (Geiger *et al.*, 2009; Luff, 1966). (2) les BF ainsi que la VH comprennent une densité de limaces plus forte que les cultures adjacentes à ces bordures (Frank, 1998). (3) le taux de parasitisme des pucerons par des parasitoïdes est plus faible dans les zones de cultures proches de la VH que dans les zones de cultures proches des BF et cela indépendamment du type d'agriculture. (4) les associations trophiques entre parasitoïdes et pucerons sont identiques entre les BF et la VH. Pour les

prédateurs, les hypothèses sont (5) les bandes fleuries ainsi que les zones des parcelles de culture proches des BF ont une activité-densité de prédateurs plus forte que la VH et les zones des parcelles de culture proches de la VH. (6) le type d'agriculture (biologique ou conventionnel) a peu d'effets sur les taxons étudiés.

Matériel et Méthodes

Sites d'étude et sessions d'échantillonnage

L'étude a été réalisée aux alentours de Rennes (France) dans la Zone Atelier Armorique (ZAA, <https://osur.univ-rennes1.fr/za-armorique>) durant l'hiver 2017-2018 (du 18/12/2017 au 16/03/2018). Quatorze parcelles de céréales (Blé d'hiver *Triticum aestivum*) ont été échantillonnées à cinq reprises, toutes les trois semaines. Les sessions d'échantillonnages ont été réalisées sur trois jours pour les pucerons et parasitoïdes et sur deux jours pour les limaces et prédateurs. Les cinq sessions ont été réalisées les semaines du 18-20/12/2017, 8-10/01/2018, 29-31/01/2018, 19-21/02/2018 et 12-14/03/2018. La végétation herbacée spontanée pérenne de marge (VH) adjacente aux cultures était composée d'espèces herbacées (Poacées, bourse à pasteur, pissenlit, achillée, camomille, bleuet, carotte, matricaire, véronique, séneçon de Jacob, moutarde, gaillet gratteron, mercuriale, cardamine des prés). Les bandes fleuries (BF) comprenaient de la moutarde *Sinapsis alba* (var. Signal), du sarrasin *Fagopyrum esculentum* (var. La Harpe & var. Kora) et de la féverole *Vicia faba* (var. Irena, var. Fanfare & var. Trumpet). Chaque bande fleurie, d'une surface d'environ 1000m² (6 x 150-170m), a été semée de manière directement adjacente à la culture de céréales sans obstacle entre les deux milieux entre fin juillet et début septembre 2017.

Dispositifs et plans d'échantillonnage

Mesures du microclimat et caractérisation de la structure végétale de la végétation de marge

La température ainsi que l'humidité relative ont été mesurées dans dix sites. Trois mesures ont été réalisées par site: une au sein de la BF, une au sein de la VH ainsi qu'une au sein de la culture de manière continue toutes les heures à l'aide de sondes Tinytag (TGP 4500) sous un abri météo Stevenson (ACS 5050). Les paramètres ainsi mesurés ont permis de calculer les moyennes, les amplitudes ainsi que les maximums et minimums de température et d'humidité pour la culture et les habitats. Afin de caractériser les habitats semi-naturels lors de

chaque session, une zone de 15m² dans chaque habitat (BF et VH) les plus représentatives de l'habitat ont été jalonnées. La hauteur de la végétation au sein de chaque zone a été mesurée cinq fois afin d'avoir une moyenne représentative. Le recouvrement en espèces végétales a été relevé de la façon suivante: % de recouvrement en fleurs cultivées (uniquement dans la BF), en fleurs sauvages (toutes espèces confondues), en Poacées et en plantes non fleuries d'autres familles (toutes espèces confondues).

Echantillonnage des pucerons et parasitoïdes

Afin de comparer l'effet des BF et de la VH sur les taux de parasitisme des pucerons dans la culture de céréales, deux zones d'échantillonnage de 15 m² (l = 2,5m, L = 7m) ont été délimitées dans chaque culture: une à proximité directe de la BF et une à proximité de la VH. Chaque zone était déterminée aléatoirement après la rencontre d'un premier puceron et se trouvait à une distance minimale de 30m de l'autre zone. En effet, la distance maximale d'action des bandes fleuries est estimée à 30m (Lavandero et *al.*, 2005). La localisation spatiale des zones de prélèvement variait à chaque session d'échantillonnage. Tous les pucerons et momies ont été prélevés. Les pucerons vivants étaient ensuite placés dans des micro-cages en plexiglas (h = 22 cm, Ø = 4.5 cm) contenant des brins de blés de 1-5 cm (*Triticum aestivum*) sur un substrat de vermiculite durant 15 jours en conditions contrôlées (T° = 20±1°C, HR = 50±10%, photopériode: 16L:8D). Cinq jours par semaine, les pucerons métamorphosés en momies étaient isolés afin de suivre les émergences des parasitoïdes. Le taux de parasitisme a été calculé comme le nombre de momies sur le nombre total de pucerons (sains et parasités). Les parasitoïdes émergents des momies récoltées sur le terrain et dans les micro-cages étaient ensuite conservés dans l'alcool (96%) pour être ensuite sexés et identifiés à l'espèce à l'aide d'un microscope. Les pucerons parasités ont aussi été identifiés à l'espèce. Cela nous a permis de pouvoir observer les liens trophiques entre espèces de pucerons et espèces de parasitoïdes et de comparer ces liens entre les habitats.

Afin de déterminer la possibilité pour les espèces de fleurs des bandes fleuries d'accueillir des hôtes alternatifs potentiels, des échantillonnages ont également été réalisés au sein de cet habitat. Pour chaque session et chaque parcelle, les pucerons présents sur cinq plants de chaque espèce de fleur ont été semi-quantitativement comptabilisés puis récoltés. Chaque colonie présente sur chaque plant a été isolée dans un tube eppendorf rempli d'alcool à 90°, et les momies de pucerons découvertes sur les plants ont aussi été placées individuellement en eppendorf. Les échantillonnages ont ensuite été analysés par la méthode de biologie moléculaire

(barcoding) afin d'identifier les espèces de pucerons et les espèces de parasitoïdes ayant pondu dans ces derniers (Derocles et *al.*, 2012, 2014).

Echantillonnage des prédateurs

Afin de comparer l'effet des BF et de la VH sur la diversité et la densité d'insectes prédateurs généralistes, deux pièges Barber (h = 12 cm, Ø = 9 cm) ont été disposés dans quatre zones: une zone dans chaque habitat adjacent ainsi qu'une zone dans la culture adjacente à chaque habitat. Les deux pièges Barber d'une zone de prélèvement étaient à une distance de 50m afin qu'ils soient indépendants. Les pièges Barber étaient remplis d'eau salée savonneuse (1kg de sel dissous dans 30L d'eau et quelques gouttes de savon). Ce mélange est non attractif, le sel permet de conserver les individus et le savon permet de rompre la tension superficielle de surface pour noyer les individus capturés. Les pièges ont été posés les 27-29/11/2017 puis récoltés à chacune des sessions du 18/12/2017 au 14/03/2018. Après chaque récolte, de nouveaux pièges étaient mis en place pour la session suivante. Les individus ainsi récoltés ont été comptés et identifiés à l'espèce pour les carabes (Clé de détermination des carabidés, Paysages agricoles du nord-ouest de la France, Jean-luc Roger, Olivier Jambon & Guillaume Bouger). Les groupes coléoptères, araignées, opilions et larve de coléoptères ont été dénombrés.

Echantillonnage des limaces

Afin de déterminer l'effet des BF et de la VH sur la densité des limaces, des pièges Barber remplis de 20cl de bière à 4,2% d'alcool ont été disposés, à 25m des pièges Barber pour les prédateurs pour que les deux échantillonnages n'interfèrent pas. La récolte et la pose des pièges à limaces suivaient le même protocole que celui des pièges Barber pour prédateurs.

Nutrition des insectes parasitoïdes adultes sur les différentes espèces de fleurs

De plus, des femelles émergentes d'*Aphidius rhopalosiphii* provenant du laboratoire et âgées de moins de 12 heures ont été alimentées pendant 24h en conditions contrôlées ($T^{\circ} = 20 \pm 1^{\circ}\text{C}$, HR = $50 \pm 10\%$, photopériode: 16L:8D) sur des fleurs fraîchement coupées (*i.e* le matin vers 7h limitant ainsi le prélèvement potentiel de nectar par d'autres insectes). Ces fleurs, des mêmes espèces utilisées pour les bandes fleuries (sarrasin, féverole, moutarde), ont été cultivées en conditions extérieures dans les jardins du laboratoire. Ces tests ont été effectués en fonction de la floraison des différentes espèces de la mi-décembre à la mi-février selon les espèces, donc en conditions hivernales comme les suivis de terrain menés en parallèle. Le nombre de femelle testée était de quatre sur sarrasin, seize sur moutarde et sur solution de sucrose, dix-sept sur

féverole et quinze témoins non-nourries. Après les 24h d'alimentation, les femelles parasitoïdes ont été congelées à l'azote liquide et conservées à -80°C jusqu'à ce que des tests chauds à l'anthrone soient réalisés pour comparer les quantités de fructose, glucose et glycogène entre les différents traitements nutritifs (3 espèces de fleurs, solution de sucrose et eau pure), suivant la méthode décrite par Tena et *al.*, (2018).

Analyses statistiques

Les données ont été analysées à l'aide du logiciel de statistiques R (R Core Team, 2016). Plusieurs modèles linéaires généralisés mixtes ont été réalisés pour analyser les moyennes des différentes données récoltées en utilisant une distribution adaptée aux différentes variables de réponses obtenues. Le site d'étude a été considéré comme variable aléatoire; les facteurs fixes inclus dans chaque modèle sont détaillés dans le tableau 2. Pour chaque modèle, un modèle complet a été préalablement réalisé avec toutes les variables du jeu de données ainsi que toutes les interactions possibles. Une simplification du modèle a été appliquée en enlevant une par une chaque interaction non significative en commençant par les interactions du plus grand ordre et la p-value la plus haute selon la méthode de (Zuur et *al.*, 2009). Les modèles ainsi que les tests post-hoc ont été réalisés avec une correction de la méthode Satterthwaite à l'aide des packages « car » (Fox et Weisberg, 2011), « MASS » (Venables et Ripley, 2007), « lme4 » (Bates D et *al.*, 2014), « nlme » (Pinheiro et *al.*, 2007), « lsmeans » (Lenth, 2016) et « lmerTest » (Kuznetsova et *al.*, 2016). Pour l'hypothèse sur les réseaux trophiques des pucerons dans la culture à chaque habitat semi-naturel, le package « bipartite » (Dormann et *al.*, 2009) a été utilisé pour construire des réseaux trophiques. Les indices de connexion (complexité d'un réseau trophique), de généralité (nombre moyen de puceron parasité par chaque parasitoïde) ainsi que de vulnérabilité (nombre moyen de parasitoïde parasitant chaque puceron) ont été calculé pour chaque habitat. Ils ont été comparés avec un modèle linéaire mixte en prenant le site comme effet aléatoire et l'habitat en effet fixe.

Pour la comparaison des états nutritifs des femelles d'*A. rhopalosiphi*, les concentrations estimées en fructose, sucrose et glycogène ne sont pas distribués normalement (test de Shapiro) et les variances ne sont pas homogènes (test de Levene). En conséquence, des tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis pour tester des différences de concentrations pour les femelles d'*A. rhopalosiphi* ont été réalisés, ainsi que des comparaisons deux à deux en utilisant le test non paramétrique de Wilcoxon- Mann-Whitney quand le test de K-W était significatif.

Résultats

Caractérisation de la végétation et du microclimat

Les bandes fleuries étaient en moyenne 3 à 4 fois plus hautes que la végétation herbacée lors des quatre premières sessions ainsi que la session préliminaire (*i.e.* avant la récolte des pucerons et la pose des pièges barbers), avec une hauteur d'environ 65-80 cm. Pour la dernière session, la hauteur moyenne de la végétation de la bande fleurie d'environ 20 cm a été influencée par la fin du cycle des espèces qui la composaient ainsi que par le climat de début mars (plusieurs gelées nocturnes), induisant l'affaissement voire la mort des bandes fleuries. Par contre, le blé dans les cultures présentait une hauteur d'environ 5 cm seulement pour les sessions 1 et 2, environ 10 cm aux sessions 3 et 4 et de 15 à 20 cm pour la session 5.

Les températures maximales étaient les plus élevées à la session 5 (figure 3) et n'ont pas différé suivant l'habitat considéré. Les températures minimales ont été les moins basses durant la période précédant la troisième session. Les températures les plus froides sont survenues à la session 5. A l'inverse des températures maximales, la température minimale était différente dans les différents habitats avec des températures plus chaudes dans la bande fleurie que dans la culture, elles même plus chaudes que dans la végétation de marge (GLMM ddl = 3, $F = 18,92$, $p < 0,001$). L'amplitude de température était la plus forte lors de la session 5 et la plus faible lors de la session 3. Les sessions 1, 2 et 4 avaient des amplitudes similaires et intermédiaires. Les températures moyennes quotidiennes étaient les plus fortes pendant les sessions 2 et 3, les plus basses aux sessions 4 et 5 et intermédiaires à la session 1 (Figure 3).

Réponse des ravageurs et des ennemis naturels

En agriculture conventionnelle, les limaces présentaient une activité-densité (activité ci-après) de limaces plus forte dans la végétation herbacée puis dans la bande fleurie puis dans la culture (Figure 4). En agriculture biologique, les limaces présentaient une activité significativement plus forte dans la végétation herbacée que dans la culture (Figure 4).

Dans les cultures, la densité de pucerons était similaire proche des bandes fleuries et proche de la végétation herbacée en agriculture biologique, cependant, la densité de pucerons du côté de la bande fleurie était plus forte que celle côté végétation herbacée en agriculture conventionnelle (Figure 5). Le taux de parasitisme moyen dans la culture côté bande fleurie était de $19,19 \pm 3,26\%$ et dans la culture côté végétation herbacée de $18,07 \pm 2,57\%$ (les marges

d'erreurs étant les erreurs standards) et n'étaient pas significativement différents. Le taux de parasitisme dépendait de la densité de pucerons selon une relation positive (GLMM ddl = 1, $F = 4,96$, $p = 0,026$).

Les liens trophiques (connexion) entre pucerons et parasitoïdes n'a pas différé en fonction du type de marge (GLMM ddl = 1, $F = 2,19$, $p = 0,155$; Figure 6). De même, le degré de spécialisation était similaire car ni la vulnérabilité ni la généralité (force des liens) des réseaux trophiques n'ont été affectés par le type de marge (respectivement GLMM ddl = 1, $F = 1,64$, $p = 0,230$ et GLMM ddl = 1, $F = 0,26$, $p = 0,617$). Les populations de parasitoïdes et de pucerons ont présenté des compositions et des associations similaires entre culture côté bande fleurie et culture côté végétation de marge.

L'activité des arachnides ne différait pas entre les habitats et la culture pour chaque session (Figure 7.A). Pendant les sessions 2, 3 et 5 les arachnides ont présenté de plus fortes activités que pendant les sessions 1 et 4. Pour les sessions 1, 3, 4 les staphylinins ont été échantillonnés en plus grand nombre dans la bande fleurie que dans la culture ou la végétation herbacée (Figure 7.C). Pour les sessions 2 et 5, la bande fleurie contenait plus de staphylinins actifs que la culture mais pas la végétation herbacée. Pour les carabes toutes espèces confondues, l'activité au sein de la culture côté végétation herbacée était plus forte que celle dans les bandes fleuries pour les deux premières sessions (Figure 7.B). Parmi les espèces de carabes, *Nebria salina* représentait 40 % des échantillons, *Trechus quadristriatus* 36,5 %, *Phylla obtusa* 6,75 % et *Metallina lampros* 3,5 %. Pour *N. salina*, les résultats sont similaires à ceux de toutes les espèces de carabes confondues lors des deux premières sessions montrant des différences entre la culture et la bande fleurie (Figure 8). Lors de la session 2, l'activité de *N. salina* dans la végétation herbacée était significativement inférieure à la culture. Entre les sessions 1 et 3, l'activité de cette espèce dans la bande fleurie était plus faible qu'au sein de la culture. L'activité-densité de *T. quadristriatus* n'a pas été influencée par l'habitat mais seulement par la session avec plus d'activité en moyenne dans la session 3 que dans toutes les autres sessions. L'activité de *T. quadristriatus* avait une tendance à différer (GLMM ddl = 3, $F = 2,35$, $p = 0,073$) dans l'ordre bande fleurie, culture côté bande fleurie, culture côté végétation herbacée puis végétation herbacée.

Les analyses des pucerons échantillonnés dans les bandes fleuries, et l'analyse de données des tests anthrone étant toujours en cours, ces résultats ne sont pas encore complets et seulement présentés succinctement.

L'analyse des pucerons échantillonnés dans les bandes fleuries a mis en évidence la présence de trois espèces : *Megoura viciae*, *Myzus persicae* et *Aphis fabae* (Hémiptère, Aphididae). Parmi ces trois espèces, *M. persicae* est connue pour être parasité par *Aphidius rhopalosiphi* est pourrait donc être utilisé comme hôte alternatif par ces derniers. Des analyses complémentaires avec une amorce propre à cette espèce pour confirmer cette hypothèse.

La concentration en sucrose ne différait pas entre les femelles parasitoïdes des différents traitements nutritifs ($\chi^2 = 8.66$, df = 4, p = 0.070), mais il y avait des différences significatives de concentration en fructose ($\chi^2 = 26.13$, df = 4, p < 0.001) et en glycogène ($\chi^2 = 36.80$, df = 4, p < 0.001). Les femelles nourries avec la solution de sucrose avaient des concentrations estimées en fructose et en sucrose plus élevées que les femelles non-nourries (Tableau 1a et 1b), et que les femelles nourries sur fleur de moutarde et de féverole (Tableau 1a et 1b ; Figure 9). Les femelles nourries sur sucrose avaient également des concentrations de glycogène plus élevées que les femelles de tous les autres traitements nutritifs. Les femelles nourries sur fleur de moutarde et de féverole avaient également des concentrations de glycogène plus élevées que les femelles non nourries (Tableau 1c ; Figure 9).

Discussion

Végétation et microclimat

Les températures moyennes ainsi que les gammes de températures ont été très hétérogènes entre chaque session. C'est à la session 5 qu'il y a eu les extrêmes de températures les plus froids de toutes les sessions. Les moyennes des sessions 4 et 5 étaient les plus basses de toute la saison. Les températures maximales ne variaient pas entre la culture et les bordures adjacentes, cependant, les extrêmes minimaux de températures ont été moins froids dans la bande fleurie que dans la culture et la végétation herbacée, ce qui tend à démontrer qu'il y a eu un effet tampon lié à la structure de la végétation des bandes fleuries ayant conduit à un microclimat plus favorable aux ectothermes (Luff, 1966; Frank, 1998; Frank & Reichart, 2004). Ces résultats concordent avec ceux de Luff (1966) ayant montré qu'une augmentation de seulement 15 cm dans la hauteur de végétation était plus favorable à la survie de deux espèces de carabes et une de staphylin. Les températures minimales étaient plus chaudes dans la culture que dans la végétation herbacée de bordure. Ce résultat inattendu pourrait être dû aux radiations solaires plus importantes sur le sol nu de la culture et à un assèchement plus important dans celle-ci que dans la végétation herbacée spontanée du bord de champ. En effet, la marge

herbacée présentait une hauteur similaire à celle de la culture mais la végétation y était beaucoup plus dense avec un fort taux de recouvrement. Les changements abiotiques microclimatiques du fait des changements climatiques pourraient alors conduire à une modification de la distribution des différents organismes au sein de la matrice paysagère.

Conséquences sur les différents groupes taxonomiques étudiés

Limaces

Les limaces ont été plus nombreuses dans les bordures que dans la culture, et principalement dans la végétation herbacée en agriculture conventionnelle. Les bordures dans les cultures favorisent l'activité des limaces en offrant de meilleures conditions microclimatiques (extrêmes minimaux moins froids) pour l'activité des adultes et des jeunes stades (Chabert et *al.*, 2018; Frank, 1998). Frank, (1998) avait mis en évidence une activité-densité plus forte dans les deux types de marges (bandes fleuries et végétation herbacée) sans distinguer un type de végétation plus favorable à la survie des limaces. Dans cette étude, malgré des températures plus froides, la végétation herbacée a tout de même été l'habitat le plus favorable à l'activité des limaces de différents stades de développement. Cela peut s'expliquer par la tolérance des limaces à des températures relativement froides (Chabert et *al.*, 2018) et notamment aux stades œufs et larves, ou leur point de congélation atteint entre -10 et -12°C (Mottin et *al.*, 2015). Les populations de limaces se trouvant majoritairement à ces stades entre janvier et mars car les adultes se reproduisent fin automne et pondent dans la végétation (Chabert et *al.*, 2018). Une partie des adultes pourra survivre si les conditions microclimatiques sont favorables. L'activité plus forte des limaces dans la végétation herbacée ne s'expliquerait pas par un microclimat plus favorable, l'effet tampon des bandes fleuries est donc relativement peu important pour les limaces quand l'hiver est doux. Le blé étant peu développé, les limaces pourraient avoir favorisé la végétation présente dans les bordures à végétation spontanée plutôt que celles des bandes fleuries, en attendant le développement du blé (Frank, 1998). De plus, le microclimat de la culture est plus sec et donc moins favorable pour les limaces. Ainsi les bandes fleuries ne semblent pas constituer un habitat favorable à la dynamique de ce ravageur potentiel.

Pucerons

Les effectifs de pucerons ont été plus importants dans les zones de cultures conventionnelles proches des bandes fleuries, cependant avec une densité moyenne d'individus variant de 0,15 à 0,45/m², des valeurs relativement faibles par rapport à celles de l'hiver 2015-

2016 (Damien et *al.*, 2017). Les espèces de pucerons échantillonnées ne sont pas susceptibles de se développer sur les espèces de plante à fleur utilisées dans les bandes. Cette augmentation de densité proche des bandes fleuries résulte probablement, soit d'une colonisation par des colonies résiduelles des cultures voisines aux bandes, ou de phénomènes aléatoires dus à leur dispersion par des phénomènes de convections. Winkler et *al.*, (2010) ont montré qu'une approche multi-trophique est nécessaire lorsqu'on étudie l'efficacité des bandes fleuries dans la lutte biologique. Dans leur étude, les bandes fleuries ont augmenté l'occurrence de ravageurs sans modifier le contrôle par le parasitisme. Il est donc tout de même important de sélectionner les espèces florales qui pourront le renforcement des populations d'ennemis naturels des pucerons (prédateurs et parasitoïdes) sans renforcer les populations de ravageurs (Winkler et *al.*, 2010, 2009).

Parasitoïdes et parasitisme

Les taux de parasitisme dans les cultures proches des deux types de bordures ne différaient pas et cela que ce soit en agriculture conventionnelle ou biologique. La littérature rend compte majoritairement des effets bénéfiques des bandes fleuries pour les agents de contrôle de ravageurs (Tschumi et *al.*, 2016b, 2016a) durant la saison de végétation. Ces résultats diffèrent également de ceux obtenus par Damien et *al.*, (2017). Dans cette étude les auteurs avaient montré un renforcement du taux de parasitisme par la présence de couvert fleuri à côté de la culture. Cependant dans cette étude, les taux de parasitismes étaient approximativement de 60-70% pour des densités de pucerons allant de 0,7 à 1,8/m² en fonction des sites tandis que dans notre étude, ils sont aux alentours de 20% pour des densités de pucerons de 0,15 à 0,45/m² en fonction des sites. Une explication possible serait alors que les dynamiques de population durant cet hiver aient été trop faible pour que les parasitoïdes bénéficient des bandes fleuries, et qu'ils se soient contenté de parasitisme par « opportunisme ». Une explication complémentaire pourrait également résider dans une modification de la composition des communautés présentant ayant conduit à un moins bon fonctionnement du système trophique.

En effet, les liens trophiques ne différaient pas en fonction du type de bordure confirmant les résultats obtenus par Damien et *al.*, (2017). Cependant, pendant cet hiver 2015-2016, la communauté de pucerons dans les cultures étudiées était dominée par *Metopolophium dirhodum*, tandis que le puceron dominant dans l'étude de cette année était *Rhopalosiphum padi* et cela que ce soit en agriculture conventionnelle ou biologique. La composition et les proportions des différentes espèces de parasitoïdes étaient quant à elles similaires, avec

cependant une représentation relativement plus forte d'*Aphidius matricariae* dans l'étude 2017-2018. Des affinités différentes entre parasitoïdes et pucerons pourraient expliquer un faible taux de parasitisme présent cette année. Eoche-Bosy et *al.*, (2016) ont montré que *Sitobion avenae* était l'hôte ayant la meilleure qualité pour *A. matricariae* et *Aphidius rhopalosiphi*. Dans le cas de notre étude, en plus de l'effet faible densité, les espèces de parasitoïdes présentes pourraient être moins efficace pour parasiter *R. padi* alors que plus efficace pour parasiter *M. dirhodum*.

Les indices de généralité et de vulnérabilité (respectivement négativement et positivement corrélés avec la présence de compétition entre parasitoïdes), ainsi que les indices de connexion (complexité du réseau trophique) ne différaient pas entre les deux habitats. La complexité du réseau trophique implique une lutte biologique plus efficace ainsi que de meilleurs rendements grâce à une cascade trophique (Cardinale et *al.*, 2003). En effet, la présence de parasitoïdes généralistes permet de réduire la densité de pucerons d'autres plantes (comme le puceron du pois) et ainsi de renforcer le taux de parasitisme de pucerons du blé. L'absence de différence dans notre étude semble indiquer que les bandes fleuries n'ont pas permis de complexifier les réseaux trophiques pucerons-parasitoïdes par rapport à la végétation herbacée. Cette situation pourrait cependant changer dans le futur selon les changements de phénologie d'autres espèces de parasitoïdes (Tougeron et *al.*, 2017). Par exemple, *A. ervi* et *A. avenae* encore peu présent sont des parasitoïdes plus généralistes (Krespi, 1990; Kröber et Carl, 1991) et pourraient alors être favoriser par l'attractivité des bandes fleuries pour des espèces de pucerons différentes de celles présentent dans les cultures de céréales.

Prédateurs généralistes de la faune du sol

Il y avait plus de prédateurs toutes espèces cumulées dans le champ du côté bande fleurie (habitat et partie proche de culture) que du côté végétation herbacée. Pour chaque grand groupe de prédateurs généraliste, les staphylins étaient majoritairement actifs dans la bande fleurie tout au long de l'étude tandis que les carabes étaient principalement actifs dans la culture. Pour les arachnides, il n'y avait pas de différences entre les habitats semi-naturels et la culture. Cette forte activité des carabes dans la culture par rapport aux habitats adjacents résulte en partie de la dominance de *N. salina* au sein des communautés de carabes. Cette espèce avait déjà été observée majoritairement dans les cultures l'hiver précédent. *N. salina* est un prédateur généraliste, de relativement grosse taille par rapport aux autres espèces. C'est également une espèce à reproduction automnale. Sa biologie lui permettant de tolérer ces nouvelles conditions environnementales, les cultures constitueraient maintenant une niche écologique favorable à

cette espèce avec une moins forte compétition que dans les habitats semi-naturels (Damien *et al.*, *in prep*).

Aux sessions 4 et 5, l'activité-densité des prédateurs était la plus basse, résultant probablement des conditions climatiques au cours des périodes précédant ces sessions. En effet, les températures moyennes et minimales étaient les plus basses de l'étude. C'est aux sessions 3 et 4 que l'on retrouve le plus de prédateurs actifs mais aussi de plus fortes températures et des minimums plus chauds, conditions plus favorables à leur activité. Les conditions de températures observées relativement douces pourraient expliquer le fait que l'on retrouve beaucoup d'araignées et de carabes actifs dans la culture, contrairement aux staphylinides qui sont plus sensibles aux températures froides (Petersen *et al.*, 1996) et qui ont davantage favorisé les bandes fleuries aux conditions plus tamponnées. Les journées aux températures plus douces ont ainsi pu également favoriser le déplacement des carabes et des araignées au sein des cultures (Damien *et al.*, *in prep*)

Impact du type d'agriculture

Les limaces étaient plus abondantes en agriculture conventionnelle qu'en agriculture biologique dans la bordure de végétation herbacée. D'après Fischer *et al.*, (2011) l'effet du type d'agriculture sur l'activité-densité des limaces dépend du pourcentage de cultures dans le paysage. Dans un paysage avec peu de cultures, l'activité-densité des limaces serait plus forte en agriculture biologique qu'en agriculture conventionnelle et ce patron s'inverse dans un paysage avec beaucoup de cultures. Dans un paysage simple, les limaces auraient un domaine vital plus grand ainsi que des temps de recherche de nourriture plus long que dans un paysage complexe. De plus, des paysages simples présentent moins d'opportunités de prédation que des paysages complexes et cela impliquerait des mouvements de ces prédateurs des habitats pauvres en ressources vers des habitats plus riches, *i.e.* en agriculture biologique, diminuant les populations de limaces en agriculture biologique. Les paysages dans lesquels nos sites ont été échantillonnés présentaient une forte densité de cultures et peu de prairies et de forêts. Un tel contexte paysager associé à l'absence d'utilisation de molluscicide pourrait contribuer à expliquer la plus forte activité-densité de limaces en agriculture conventionnelle observée dans notre étude (Chabert *et al.*, 2018). De plus, les carabes ont été retrouvés plus actifs au sein de la culture que dans les deux types de bordures, les bordures représentent donc un refuge microclimatique pour les limaces mais aussi potentiellement contre les prédateurs (Symondson *et al.*, 2006).

La densité de pucerons était plus forte en agriculture biologique qu'en agriculture conventionnelle. Les résultats de cette étude sont contradictoires avec ceux reportés dans plusieurs publications (Östman et *al.*, 2001; Roschewitz et *al.*, 2005). En agriculture conventionnelle, les graines de blé semées sont traitées avec une rémanence théorique de plusieurs semaines, l'absence de pesticides dans les cultures biologiques pourrait expliquer les plus fortes densités observées dans les cultures biologiques de cette étude. Cependant, dans notre étude, le type d'agriculture n'a pas eu d'effet sur le taux de parasitisme par les parasitoïdes, ce qui a été également observé par Roschewitz et *al.*, (2005), mais les abondances de pucerons plus fortes en agriculture biologique ont également été accompagnées d'un plus grand nombre de pucerons parasités. Cette augmentation proportionnelle observée tend à confirmer le bénéfice de l'agriculture biologique pour le contrôle biologique.

Implications pour les services écosystémiques

Les populations de limaces sont de plus en plus actives et représentent un risque pour les cultures de céréales (Chabert et *al.*, 2018). D'après les auteurs cette augmentation est due à la conjonction de "séquences climatiques très propices" et aussi de la "mise en œuvre de pratiques agricoles favorisant leur développement" comme l'ouverture des paysages. Notre étude montre que la mise en place de bande fleurie n'augmente pas les populations de limaces. Au contraire en agriculture conventionnelle, cet habitat semi-naturel est moins favorable aux limaces que la végétation herbacée spontanée, alors que cette dernière semble profiter à leurs ennemis naturels tels que les carabes quand les conditions abiotiques deviennent moins favorables (Damien et *al.*, *in prep*). En effet, les températures ont atteint jusqu'à -8°C à certaines heures sur certains sites, et il est possible que le microclimat plus favorable et tamponné des bandes fleuries puisse favoriser les populations de carabes à exploiter cet habitat au moins de manière ponctuelles durant la saison (Sømme, 1982). Les capacités de dispersion des carabes peuvent expliquer leur répartition homogène entre la culture et les habitats observée durant l'hiver étudié (Thomas et *al.*, 2006), se déplaçant entre les différents habitats semi-naturels ainsi que la culture suivant leurs besoins. La dynamique temporelle des limaces a été similaire à celle des carabes à chaque session, la température pourrait alors être la contrainte la plus importante dans la variabilité de ce système proie-prédateur durant la saison hivernale.

L'efficacité potentielle des parasitoïdes par rapport aux prédateurs a été maximale aux sessions 4 et 5. D'autres études ont montré que les parasitoïdes sont plus efficaces que les prédateurs (Schmidt et *al.*, 2003). Dans notre étude, ceux-ci n'ont pas été autant affectés par le

microclimat que les carabes car le nombre de pucerons parasités dépendait du nombre de pucerons et non de l'habitat adjacent ni de la session. Les parasitoïdes peuvent migrer facilement dans la mosaïque du paysage et peuvent potentiellement atteindre d'autres microclimats plus favorables plus rapidement dans la mosaïque agricole (Lavandero et *al.*, 2005). De plus, leur efficacité est fortement conditionnée par la présence de ressource nutritive. Leur présence durant la période hivernale dans notre étude montre que les populations de parasitoïdes renforce l'hypothèse de la littérature sur l'augmentation de leur activité en hiver avec des réseaux trophiques plus complexes qu'il y a trente ans en période hivernale (Andrade et *al.*, 2016; Tougeron et *al.*, 2017) Les prédateurs de pucerons (en particulier les staphylins) étaient eux, plus actifs du côté bande fleurie que du côté végétation herbacée. Le microclimat plus tamponné dans les bandes fleuries semble donc pouvoir bénéficier aux différentes communautés de prédateurs généralistes de la faune du sol durant les hivers froids, ou lorsque les températures diminuent (Damien et *al.*, in prep)

Conclusion

Les températures dans les bandes fleuries sont plus tamponnées que dans la végétation herbacée spontanée dans les cultures céréalières. Cette caractéristique peut être attendu de favoriser les populations d'ennemis naturels plus que celles les ravageurs des cultures et ainsi de participer au service de lutte biologique. En effet, les limaces étaient moins favorisées par les bandes fleuries contrairement aux prédateurs généralistes plus sensibles à la baisse des températures (Staphylins), ou durant les hivers froids (Damien et *al.*, in prep). Le taux de parasitisme ne diffère pas selon les habitats adjacents, mais celui si augmentait avec la densité de pucerons. Les bandes fleuries pourraient donc tout de même favoriser les parasitoïdes via l'accès à des ressources nutritives et des hôtes alternatifs lorsque les populations de parasitoïdes sont plus importantes et les abondances de pucerons devenant un facteur limitant. Les bandes fleuries auraient donc un effet général bénéfique pour lutter contre les ravageurs, plus visible en agriculture conventionnelle. Il semble tout de même que l'effet du climat soit toujours un facteur déterminant sur ces systèmes d'interactions durant cette période. Cependant, les changements climatiques étant une cause majeure de disparition des espèces, la mise en place d'habitats favorables dans les agroécosystèmes permettrait de favoriser la résilience des communautés d'arthropodes et des réseaux trophiques. Pour cela, des aménagements d'enrichissement de la biodiversité végétale, tels que la mise en place de bandes fleuries peuvent offrir des éléments de réponse complémentaires aux habitats semi-naturels déjà présents.

Remerciements

Les auteurs veulent remercier la société SARL Pinault pour avoir fourni les graines des différentes espèces de fleurs. Sandra Rigaud, Valérie Briand, Patricia Daucé et Bertrand Di Cesare pour le support administratif. Le projet PSPE2 «FLEUR » par l'intermédiaire de l'ONEMA et l'Institut National de la Recherche en Agronomie (Département SPE) ont financé ce projet, ainsi que les bourses de Recherche de Maxime Damien et le stage Benoit Chtioui.

Références

- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A., Ouin, A., 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biol. Control* 77, 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.06.006>
- Altermatt, F., 2010. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 1281–1287. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1910>
- Andrade, T.O., Krespi, L., Bonnardot, V., van Baaren, J., Outreman, Y., 2016. Impact of change in winter strategy of one parasitoid species on the diversity and function of a guild of parasitoids. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3502-4>
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S, 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4.
- Bickerton, M.W., Hamilton, G.C., 2012. Effects of Intercropping With Flowering Plants on Predation of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) Eggs by Generalist Predators in Bell Peppers. *Environ. Entomol.* 41, 612–620. <https://doi.org/10.1603/EN11249>
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., Ives, A.R., 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecol. Lett.* 6, 857–865. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x>
- Carter, N., McLean, I.F.G., Watt, A.D., Dixon, A.F.G., 1980. Cereal aphids: a case study and review. *Cereal Aphids Case Study Rev.* 271–348.
- Chabert, A., Taupin, P., Peigne, J., Brun, F., Gervois, S., Robert, C., Crebassa, X., Puysservert, M., Lajoie, C., Boulin, P., 2018. Evaluation et prévision du risque lié aux populations de limaces nuisibles aux grandes cultures: constitution d'un réseau expérimental permettant de comprendre l'impact des pratiques agricoles et des facteurs environnementaux (RESOLIM).
- Chambers, R.J., Sunderland, K.D., Stacey, D.L., Wyatt, I.J., 1986. Control of cereal aphids in winter wheat by natural enemies: aphid-specific predators, parasitoids and pathogenic fungi. *Ann. Appl. Biol.* 108, 219–231. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1986.tb07644.x>
- Chen, L., Fadamiro, H.Y., 2006. Comparing the effects of five naturally occurring monosaccharide and oligosaccharide sugars on longevity and carbohydrate nutrient levels of a parasitic phorid fly, *Pseudacteon tricuspis*. *Physiol. Entomol.* 31, 46–56. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2005.00484.x>
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., 2003. A 5-year comparison of overwintering polyphagous predator densities within a beetle bank and two conventional hedgebanks. *Ann. Appl. Biol.* 143, 63–71. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2003.tb00270.x>
- Damien, M., Le Lann, C., Desneux, N., Alford, L., Al Hassan, D., Georges, R., Van Baaren, J., 2017. Flowering cover crops in winter increase pest control but not trophic link diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 247, 418–425. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.07.015>
- Dedryver, C.-A., Hüllé, M., Le Gallic, J.-F., Caillaud, M.C., Simon, J.-C., 2001. Coexistence in space and time of sexual and asexual populations of the cereal aphid *Sitobion avenae*. *Oecologia* 128, 379–388. <https://doi.org/10.1007/s004420100674>
- Dennis, P., Fry, G.L.A., 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agric. Ecosyst. Environ.* 40, 95–115. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90086-Q](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90086-Q)

- Derocles, S.A., Le Ralec, A., Plantegenest, M., Chaubet, B., Cruaud, C., Cruaud, A., RASPLUS, J.-Y., 2012. Identification of molecular markers for DNA barcoding in the Aphidiinae (Hym. Braconidae). *Mol. Ecol. Resour.* 12, 197–208.
- Derocles, S.A.P., Le Ralec, A., Besson, M.M., Maret, M., Walton, A., Evans, D.M., Plantegenest, M., 2014. Molecular analysis reveals high compartmentalization in aphid-primary parasitoid networks and low parasitoid sharing between crop and noncrop habitats. *Mol. Ecol.* 23, 3900–3911. <https://doi.org/10.1111/mec.12701>
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B., 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks.
- Eoche-Bosy, D., Outreman, Y., Oliveira Andrade, T., Krespi, L., van Baaren, J., 2016. Seasonal variations of host resources influence foraging strategy in parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.* 161, 11–19. <https://doi.org/10.1111/eea.12494>
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 106, 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.07.004>
- Fischer, C., Thies, C., Tschamtker, T., 2011. Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 13, 297–303. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.08.001>
- Fox, J., Weisberg, S., 2011. An {R} Companion to Applied Regression.
- Frank, T., 1998. SLUG DAMAGE AND NUMBERS OF SLUGS IN OILSEED RAPE BORDERING ON GRASS STRIPS. *J. Molluscan Stud.* 64, 461–466. <https://doi.org/10.1093/mollus/64.4.461>
- Frank, T., Reichhart, B., 2004. Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age. *Bull. Entomol. Res.* 94. <https://doi.org/10.1079/BER2004301>
- French, B.W., Elliott, N.C., Berberet, R.C., Burd, J.D., 2001. Effects of Riparian and Grassland Habitats on Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Assemblages in Adjacent Wheat Fields. *Environ. Entomol.* 30, 225–234. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-30.2.225>
- Gardiner, T., Dover, J., 2008. Is microclimate important for Orthoptera in open landscapes? *J. Insect Conserv.* 12, 705–709. <https://doi.org/10.1007/s10841-007-9104-7>
- Geiger, F., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J.J.A., 2009. Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* 54, 529–535. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5>
- Gibo, D.L., Pallett, M.J., 1979. Soaring flight of monarch butterflies, *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Danaidae), during the late summer migration in southern Ontario. *Can. J. Zool.* 57, 1393–1401. <https://doi.org/10.1139/z79-180>
- Glen, D.M., Milsom, N.F., Wiltshire, C.W., 1989. Effects of seed-bed conditions on slug numbers and damage to winter wheat in a clay soil. *Ann. Appl. Biol.* 115, 177–190. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1989.tb06825.x>
- Heinrich, B., 1975. Thermoregulation in bumblebees: II. Energetics of warm-up and free flight. *J. Comp. Physiol. B* 96, 155–166. <https://doi.org/10.1007/BF00706595>
- Honek, A., Martinkova, Z., Dixon, A.F.G., Saska, P., 2017. Annual predictions of the peak numbers of *Sitobion avenae* infesting winter wheat. *J. Appl. Entomol.* 141, 352–362. <https://doi.org/10.1111/jen.12344>
- Hoshikawa, K., Tsutsui, H., Honma, K., Sakagami, S.F., 1988. Cold Resistance in Four Species of Beetles Overwintering in the Soil, with Notes on the Overwintering Strategies of Some Soil Insects. *Appl. Entomol. Zool.* 23, 273–281. <https://doi.org/10.1303/aez.23.273>

- Jaskula, R., Soszyńska-Maj, A., 2011. What do we know about winter active ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Central and Northern Europe? *ZooKeys* 100, 517–532. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1543>
- Krespi, L., 1990. Etude de la biocénose parasitaire des pucerons des céréales dans le bassin de Rennes: cas particulier d'*Aphidius uzbekistanicus* Luz. Rennes 1.
- Kröber, T., Carl, K., 1991. Cereal aphids and their natural enemies in Europe—a literature review. *Biocontrol News Inf.* 12, 357–371.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., 2016. lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Lavandero, B., Wratten, S., Shishehbor, P., Worner, S., 2005. Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. *Biol. Control* 34, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.04.013>
- Lenoir, J., Hattab, T., Pierre, G., 2017. Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution. *Ecography* 40, 253–266. <https://doi.org/10.1111/ecog.02788>
- Lenth, R.V., 2016. Least-Squares Means: The R Package **lsmeans**. *J. Stat. Softw.* 69. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>
- Logan, J.D., Wolesensky, W., Joern, A., 2006. Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecol. Model.* 196, 471–482. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.034>
- Luff, M.L., 1966. Cold hardiness of some beetles living in grass tussocks. *Entomol. Exp. Appl.* 9, 191–199. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1966.tb02348.x>
- Mottin, E., Chabert, A., Charrier, M., 2015. Supercooling ability of the early life stages of a pest slug, *Deroceras reticulatum*.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2001. Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic Appl. Ecol.* 2, 365–371. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00072>
- Petersen, M.K., Ekbom, B., Ravn, H.P., 1996. Temperature dependent winter survival of *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum*. *J. Insect Physiol.* 42, 997–1005. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(96\)00072-8](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(96)00072-8)
- Pfiffner, L., Luka, H., 2000. Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 215–222. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00130-9)
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2007. Linear and nonlinear mixed effects models. R Package Version 3, 1–89.
- 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. *Ecol. Entomol.* 26, 404–410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x>
- Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V., 2005. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142, 458–464. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1740-y>
- Roschewitz, I., Hücker, M., Tschamntke, T., Thies, C., 2005. The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 218–227. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.02.005>
- Roy, D.B., Sparks, T.H., 2000. Phenology of British butterflies and climate change. *Glob. Change Biol.* 6, 407–416. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00322.x>

- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., Tscharntke, T., 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 1905–1909.
- Schmidt-Entling, M.H., Döbeli, J., 2009. Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 19–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.04.015>
- Simon, J.-C., Rispe, C., Sunnucks, P., 2002. Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends Ecol. Evol.* 17, 34–39. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02331-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02331-X)
- Sømme, L., 1982. Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* 73, 519–543. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(82\)90260-2](https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90260-2)
- Sotherton, N.W., 1984. The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Ann. Appl. Biol.* 105, 423–429. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1984.tb03068.x>
- Suggitt, A.J., Gillingham, P.K., Hill, J.K., Huntley, B., Kunin, W.E., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos* 120, 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18270.x>
- Symondson, W.O.C., Cesarini, S., Dodd, P.W., Harper, G.L., Bruford, M.W., Glen, D.M., Wiltshire, C.W., Harwood, J.D., 2006. Biodiversity vs. biocontrol: positive and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. *Bull. Entomol. Res.* 96, 637–645. <https://doi.org/10.1079/BER2006467>
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu. Rev. Entomol.* 47, 561–594.
- Tena, A., Senft, M., Desneux, N., Dregni, J., Heimpel, G.E., 2018. The influence of aphid-produced honeydew on parasitoid fitness and nutritional state: A comparative study. *Basic Appl. Ecol.* 29, 55–68. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.04.003>
- Thomas, C.F.G., Brown, N.J., Kendall, D.A., 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agric. Ecosyst. Environ.* 113, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.08.033>
- Tougeron, K., Le Lann, C., Brodeur, J., van Baaren, J., 2017. Are aphid parasitoids from mild winter climates losing their winter diapause? *Oecologia* 183, 619–629. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3770-7>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H., Jacot, K., 2016a. Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.001>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsky, V., Entling, M.H., Najar-Rodriguez, A.J., Jacot, K., 2016b. Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *J. Appl. Ecol.* 53, 1169–1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12653>
- Varchola, J.M., Dunn, J.P., 2001. Influence of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) activity in fields of corn. *Agric. Ecosyst. Environ.* 83, 153–163. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00249-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00249-8)
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2007. Modern applied statistics with S, 4. ed., corr. print. ed, Statistics and computing. Springer, New York, NY.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Winkler, K., Wäckers, F.L., Kaufman, L.V., Larraz, V., van Lenteren, J.C., 2009. Nectar exploitation by herbivores and their parasitoids is a function of flower species and relative humidity. *Biol. Control* 50, 299–306. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.04.009>

- Winkler, K., Wäckers, F.L., Termorshuizen, A.J., van Lenteren, J.C., 2010. Assessing risks and benefits of floral supplements in conservation biological control. *BioControl* 55, 719–727.
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 531–539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Zhou, X., Perry, J.N., Woiwod, I.P., Harrington, R., Bale, J.S., Clark, S.J., 1997. Temperature change and complex dynamics. *Oecologia* 112, 543–550. <https://doi.org/10.1007/s004420050343>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY.

Figures et tableaux

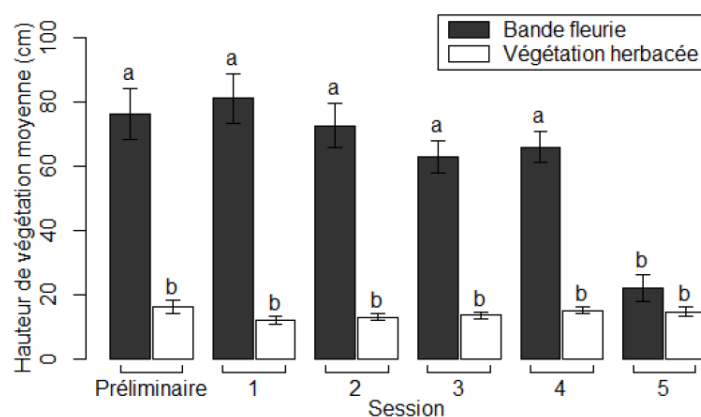


Figure 1: Hauteur moyenne de la végétation en centimètres pour les deux types de bordures (BF et VH) à chaque session d'échantillonnage ainsi qu'à la session préliminaire de pose des pièges. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. Des lettres successives (a, b) indiquent des différences significatives GLMM ddl = 5, $F = 14,96$, $p < 0,001$.

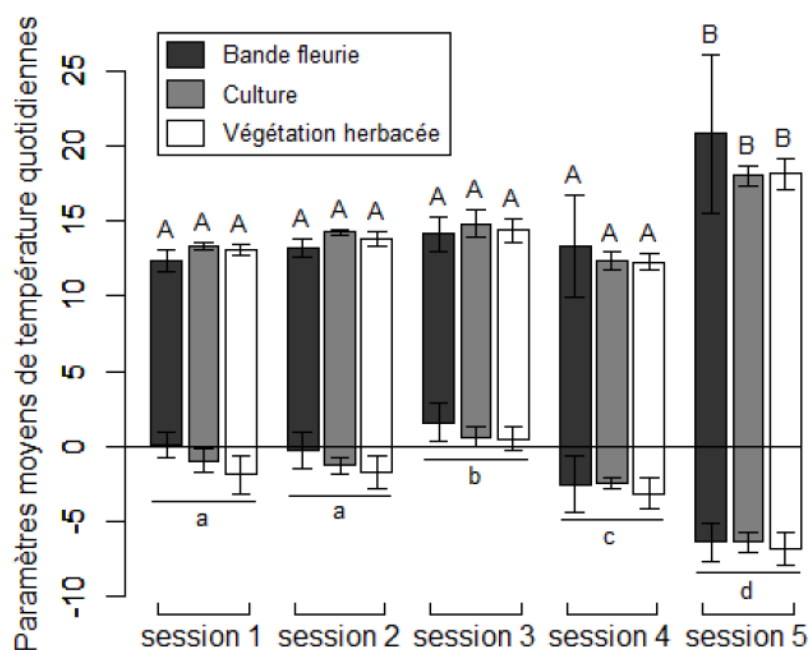


Figure 2: Paramètres moyens de températures quotidiennes par session et par habitat. La valeur la plus haute de la barre représente la température maximale moyenne et la valeur la plus basse de la barre représente la température minima moyenne. Chaque barre représente $n = 12$ sites. Les barres d'erreur représentent l'écart-type. Deux groupes de lettres successives (A, B et a, b, c, d) représentent les différences significatives respectivement (maximum) GLMM ddl = 8, $F = 2,49$, $p = 0,156$ pour l'interaction entre habitat et session; (minimum) GLMM ddl = 4, $F = 292,78$, $p < 0,001$ entre sessions.

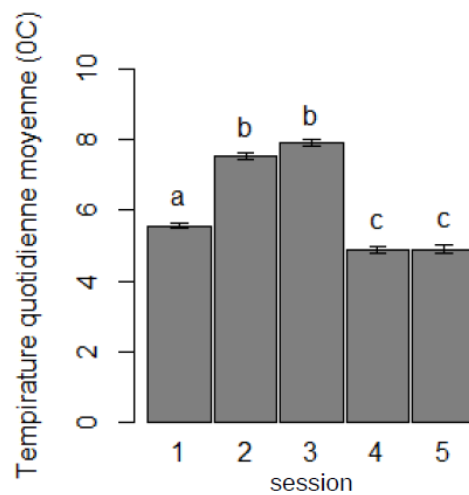


Figure 3: Température quotidienne moyenne en fonction de la saison. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. Des lettres successives (a, b, c) montrent des différences significatives, GLMM ddl = 4, $F = 144,65$, $p < 0,001$.

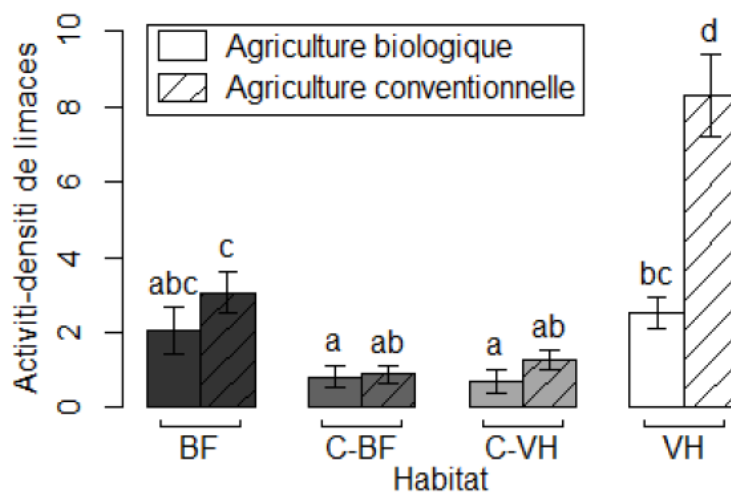


Figure 4: Activité-densité de limaces en fonction de l'habitat et du type d'agriculture. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. Un groupe de lettres successives (a, b, c, d) montre des différences significatives GLMM ddl = 3, $F = 6,08$, $p < 0,001$.

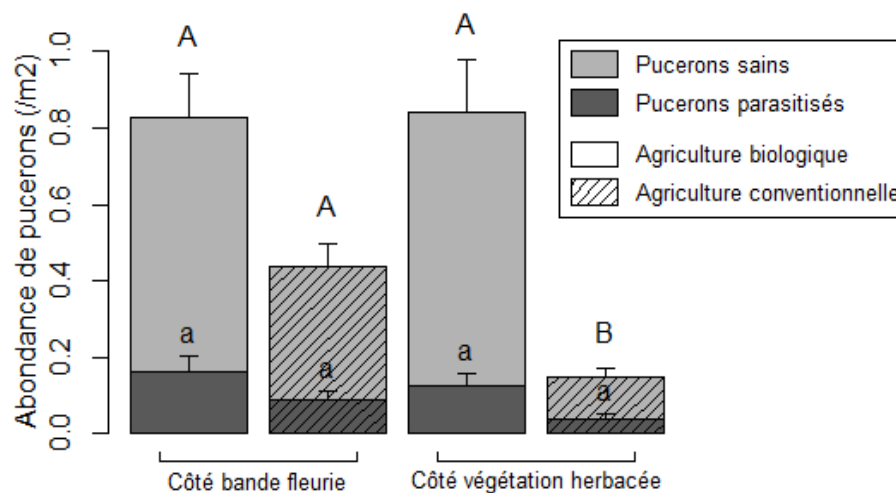


Figure 5: Abondance de puceron totale (sans marquage) et abondance de puceron parasités (hachuré) en fonction de l'habitat adjacent et du type d'agriculture. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. Deux groupes de lettres successives (A, B, C et a) montrent des différences significatives GLMM ddl = 1, $F = 15,63$, $p < 0,001$ pour l'abondance de pucerons et GLMM ddl = 1, $F = 2,47$, $p = 0,116$ pour le taux de parasitisme.

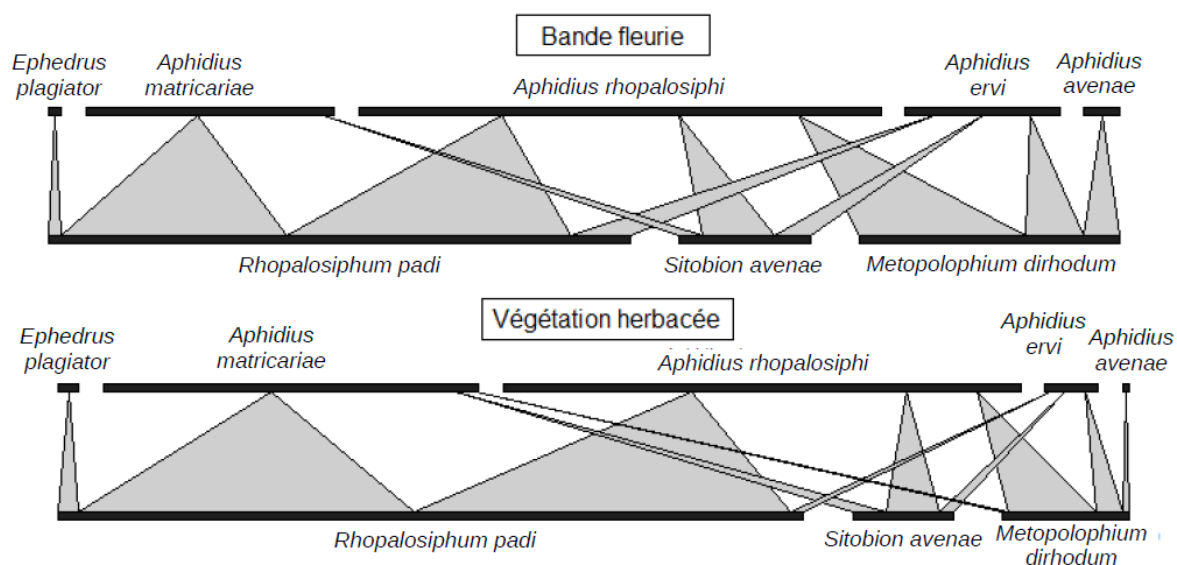


Figure 6: Réseau trophique des parasitoïdes du puceron pour la culture proche de la Bande fleurie ainsi que la culture proche de la végétation herbacée. Les données de chaque site ont été rassemblées pour chaque habitat. La composition spécifique de deux habitats est identique.

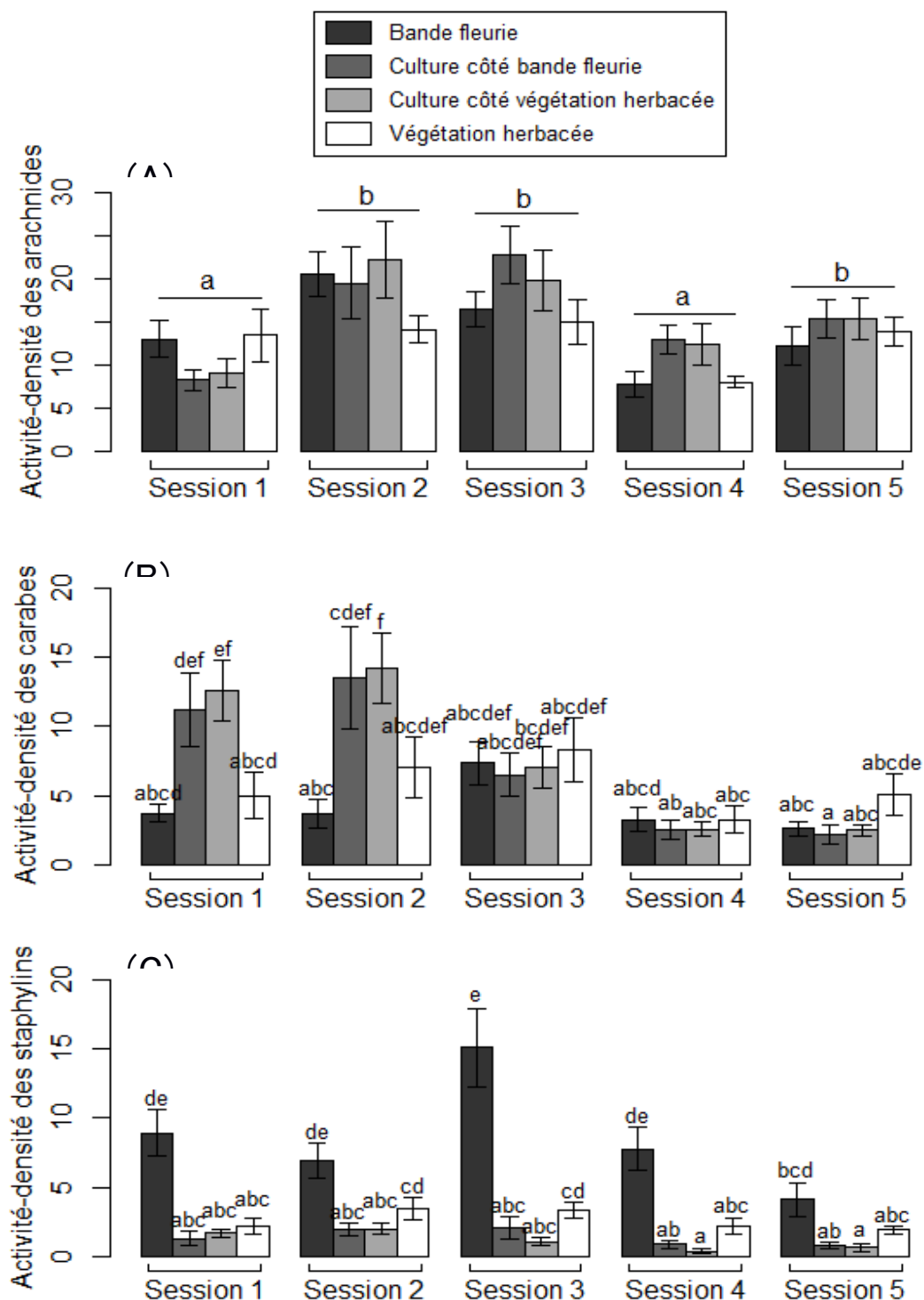


Figure 7: Activité-densité des arachnides (A), des carabes (B) ainsi que des staphylinins (C) en fonction de l'habitat et de la session. Les barres d'erreur représentent les écart-types. Des lettres successives (a, b, c, d, e, f) montrent des différences significatives GLMM ddl = 4, $F = 13,26$, $p < 0,001$ entre sessions pour les arachnides, GLMM ddl = 12, $F = 3,11$, $p < 0,001$ pour les carabes, GLMM ddl = 12, $F = 13,26$, $p < 0,001$ pour les staphylinins. L'interaction entre l'habitat et la session n'était pas significative pour les arachnides et a été éliminée du modèle statistique final.

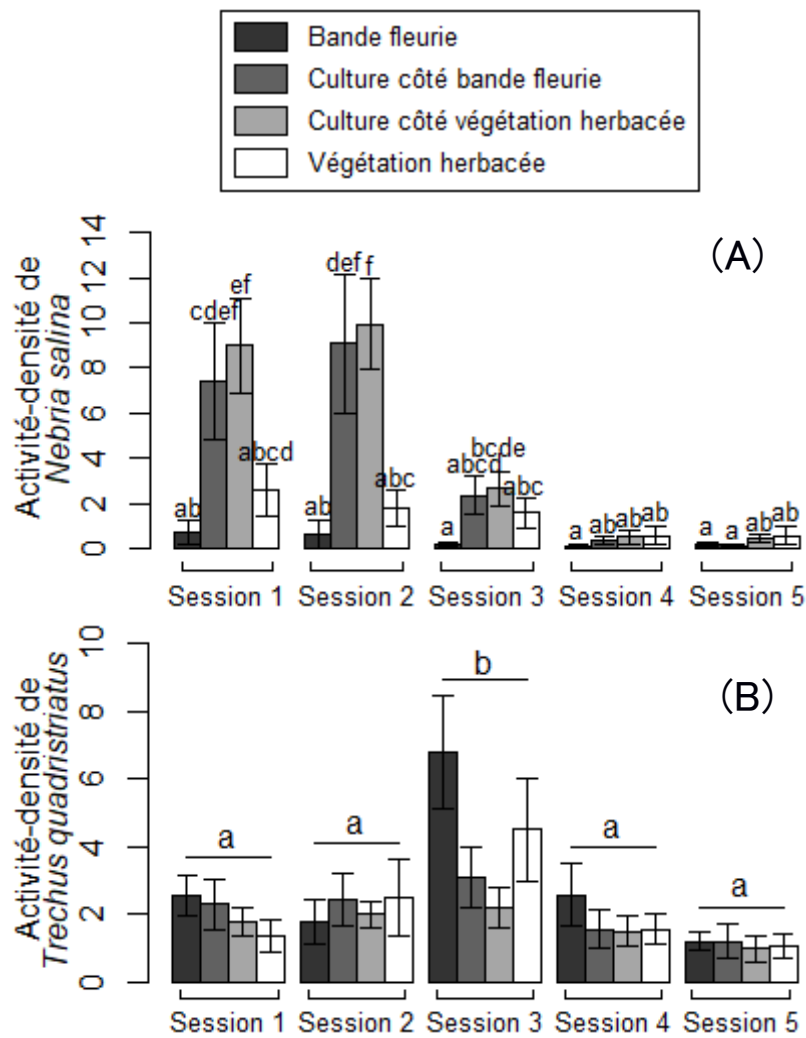


Figure 8: Activité-densité de *Nebria salina* (A) et de *Trechus quadristriatus* (B) en fonction de l'habitat et de la session. Les barres d'erreur représentent les écart-types. Des lettres successives (a, b, c, d, e, f) montrent des différences significatives. Pour (A), GLMM ddl = 12, $F = 4,78$, $p < 0,001$. Pour (B), entre les sessions uniquement GLMM ddl = 4, $F = 69,77$, $p < 0,001$.

Tableau 1a : Valeurs des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney pour les comparaisons deux à deux des concentrations en fructose estimées par test anthrone pour les femelles d'*Aphidius rhopalosiphi* ayant eu différents traitements nutritifs. Les valeurs en gras représentent les comparaisons significativement différentes.

Fructose	Water	Sucrose	Buckwheat	Mustard	Bean
Water					
Sucrose	W=223.5; p<0.001				
Buckwheat	W=44; p 0.18	W = 12; 0.064			
Mustard	W=73; P = 0.066	W = 229; P < 0.001	W = 36; P < 0.74		
Bean	W=159; P = 0.24	W= 28; P < 0.001	W = 27; P = 0.56	W = 114.5; P = 0.45	

Tableau 1b : Valeurs des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney pour les comparaisons deux à deux des concentrations en sucrose estimées par test anthrone pour les femelles d'*Aphidius rhopalosiphi* ayant eu différents traitements nutritifs. Les valeurs en gras représentent les comparaisons significativement différentes.

Sucrose	Water	Sucrose	Buckwheat	Mustard	Bean
Water					
Sucrose	W = 177; P < 0.05				
Buckwheat	W = 37; P = 0.52	W = 25; P = 0.55			
Mustard	W = 103.5; P = 0.53	W = 189; P = 0.023	W = 38; P = 0.60		
Bean	W = 146.5; P = 0.48	W = 67; P = < 0.05	W = 29.5; P = 0.72	W = 146; P = 0.73	

Tableau 1c : Valeurs des tests de Wilcoxon-Mann-Whitney pour les comparaisons deux à deux des concentrations en glycogène estimées par test anthrone pour les femelles d'*Aphidius rhopalosiphi* ayant eu différents traitements nutritifs. Les valeurs en gras représentent les comparaisons significativement différentes.

Glycogen	Water	Sucrose	Buckwheat	Mustard	Bean
Water					
Sucrose	W = 204; P < 0.001				
Buckwheat	W = 40; P = 0.36	W = 9; P < 0.05			
Mustard	W = 13.5; P < 0.001	W=215; P < 0.01	W = 16; P = 0.14		
Bean	W = 182; P < 0.05	W = 22; P < 0.001	W = 37; P = 0.83	W = 87.5; P = 0.084	

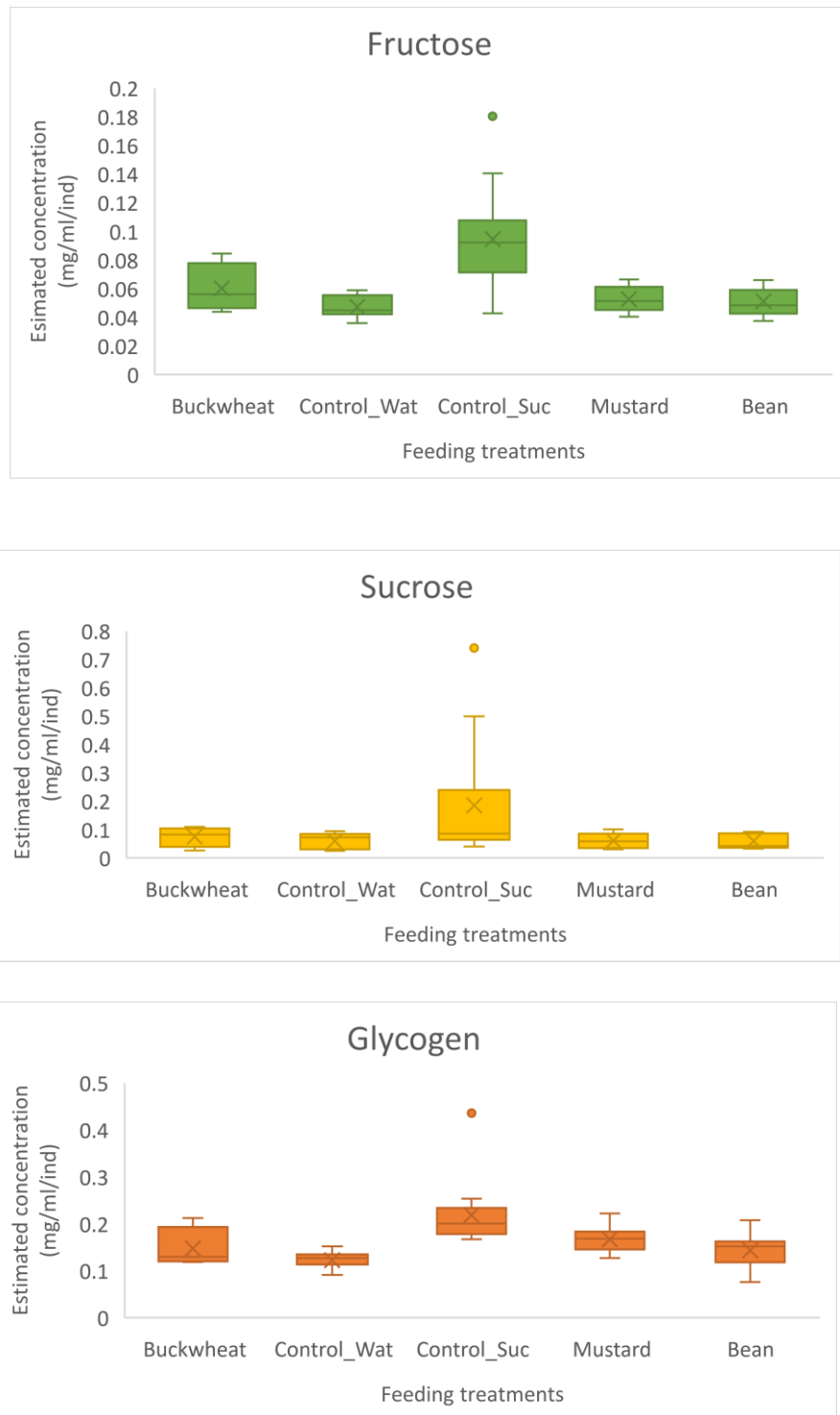


Figure 9 : Effets des différents traitements nutritifs sur les quantités moyennes de fructose (en haut), sucrose (au milieu) et glycogène (en bas) dans les femelles d'*Aphidius rhopalosiphi* âgées de moins de 12h et placées 24 h au sein des différents traitements (3 espèces de fleurs : sarrasin, féverole et moutarde, témoin positif (sucrose) et témoin négatif (eau)). Les croix représentent les valeurs moyennes, alors que les barres les valeurs médianes. Les parties hautes et basses des boîtes à moustaches représentent les quartiles supérieurs et inférieurs. Pour les trois sucres les valeurs sont maximales pour les femelles ayant consommé du sucrose. Les concentrations en glycogène des femelles nourries aux fleurs de moutarde et féverole sont également plus élevées que celles des femelles non-nourries

Discussion générale

Cette thèse s'inscrit dans le cadre de la lutte biologique par conservation et dans le contexte des changements climatiques. Elle a eu comme objectif d'étudier les conséquences des modifications des conditions environnementales durant la saison hivernale sur les différents niveaux trophiques du système plante-arthropodes, leurs interactions, et en conséquence, le service de contrôle biologique des pucerons dans les cultures de céréales. Les processus écologiques impliqués dans les mécanismes de lutte biologique par conservation par la diversification en plantes et en habitats sont bien identifiés (Heimpel et Mills, 2017). La sélection des espèces végétales mises en place de par leurs caractéristiques fonctionnelles est reconnue comme déterminante dans la promotion des guildes d'agents de bio-contrôle ciblés (Gardarin et *al.*, 2018). De plus, la nécessité d'intégrer ces mécanismes dans la dynamique temporelle représente une nouvelle étape pour augmenter l'efficacité des méthodes utilisées (Gurr et *al.*, 2017). Cependant, la majorité des études sont conduites durant la saison de végétation printemps-été, et la saison hivernale reste peu documentée, notamment dans le contexte des changements climatiques qui modifient les systèmes d'interactions plantes-arthropodes durant cette saison (Lemoine et *al.*, 2017; Parmesan, 2006; Uelmen et *al.*, 2016).

Dans les grandes cultures céréalières de l'ouest de la France, les systèmes de rotations conduisent à une mosaïque agricole dominée d'octobre et mars par des cultures de blé d'hiver et des couverts hivernaux composés de plantes à fleurs, utilisées pour l'enrichissement des sols en azote, limiter les phénomènes d'érosion ou par simple obligation légale. L'augmentation des températures moyennes durant cette période a favorisé la floraison de ces dernières, mais également l'activité et la reproduction des pucerons nuisibles pour les cultures (Simon et Peccoud, 2018), tout comme l'activité et la diversité en parasitoïdes qui constituent leurs principaux agents de bio-contrôle (Andrade et *al.*, 2016, Tougeron, Damien et *al.*, **Annexe 2**). La situation actuelle d'autres catégories d'ennemis naturels tels que les prédateurs généralistes de la faune du sol reste cependant inconnue. En conséquence, l'ouest de la France, sous l'influence du climat tempéré océanique, peut être ainsi considéré comme une zone d'étude modèle pour aborder ces problématiques de la lutte biologique par conservation durant la saison hivernale face aux changements climatiques. En effet, ces hivers doux vont probablement devenir plus fréquents vers le nord et l'est sous l'influence du réchauffement climatique et atteindre d'autres régions de grandes cultures céréalières comme la Beauce, la Picardie et la

Wallonie. Au cours de cette thèse, les travaux ont dans un premier temps porté sur l'étude des bénéfices de la diversité floristique d'espèces cultivées sur la fitness des insectes parasitoïdes déjà identifiés comme actifs durant cette saison. Dans un deuxième temps, les travaux ont cherché à identifier comment la présence de plantes cultivées en fleurs dans les couverts hivernaux ou sous forme de « bandes fleuries » en bordure de champs cultivés pouvait permettre de favoriser les parasitoïdes, mais aussi les prédateurs généralistes de la faune du sol au sein des cultures de céréales, ceci dans le contexte hivernal. La discussion des résultats des travaux conduits s'articulera dans un premier temps autour de l'étude des effets de la diversité floristique cultivée sur les traits de vie et les stratégies comportementales des insectes parasitoïdes dans une approche expérimentale au laboratoire. Dans une deuxième partie, la discussion sera portée sur l'utilisation et l'aménagement de cette diversité floristique en conditions naturelles afin d'identifier et de promouvoir les communautés d'ennemis naturels présentes dans les cultures par la mise en place d'habitats favorables à leurs populations sous ces nouvelles conditions hivernales.

Partie I : Acquisition et allocation du nectar de fleurs cultivées entre traits de vie chez les insectes parasitoïdes

Les plantes à fleurs nectarifères sont régulièrement utilisées en lutte biologique par conservation pour promouvoir les insectes consommateurs de nectar tels que les insectes parasitoïdes (Arnó et *al.*, 2018; Balzan, 2017; Tschumi et *al.*, 2016a). Ces plantes, en leur procurant de la ressource nutritive, permettent de favoriser les dynamiques de populations de ces insectes et la pression qu'ils exercent sur leurs hôtes, ravageurs des cultures. Le choix des espèces de plantes à fleurs repose sur un certain nombre d'études empiriques ayant mis en évidence des effets bénéfiques du nectar de fleurs de ces espèces sur la survie (Russell, 2015) ou la reproduction (da Silva Camilo et *al.*, 2016; Irvin et Hoddle, 2015; Jamont et *al.*, 2014) des parasitoïdes. Cependant, bien que certaines études aient pu mettre en évidence des augmentations du taux de parasitisme d'organismes nuisibles par ces méthodes d'aménagements (Balzan et Moonen, 2014; Tschumi et *al.*, 2016b), l'efficacité semblent relative entre les systèmes d'interactions concernés, les conditions environnementales et l'échelle spatiale considérée (Heimpel et Mills, 2017). Afin d'accroître l'efficacité de cette méthode, une possibilité est donc d'établir des systèmes d'interactions plus favorables dans le temps par la sélection d'espèces de plantes à fleurs bénéfiques pour la fitness des ennemis naturels, permettant de promouvoir la dynamique de populations des arthropodes ciblés dans un cadre fonctionnel (Gardarin et *al.*, 2018).

La fitness d'un organisme est contrainte par des compromis évolutifs du fait de la compétition entre plusieurs fonctions, comme la survie ou la reproduction et des traits d'histoires de vie qui leur sont associés (de Jong et van Noordwijk, 1992; Williams, 2008). En conséquence, les organismes présentent des stratégies d'histoire de vie pour maximiser leur fitness. Ces dernières sont dépendantes de l'état interne de l'organisme (Morano et *al.*, 2013), mais également de leur environnement (Killen et *al.*, 2013; Stienen et *al.*, 2015). Chez les parasitoïdes, il existe plusieurs compromis dans l'acquisition et l'allocation entre traits de vie de la ressource nutritive présente dans leur environnement. L'objectif de la première partie de cette thèse était donc d'étudier l'effet de la qualité du nectar des espèces de plantes à fleurs cultivées sur la plasticité de l'allocation de l'énergie acquise par la nutrition entre les traits chez les insectes parasitoïdes. Ces études ont été réalisées en utilisant l'espèce *Aphidius rhopalosiphii*

comme espèce modèle de parasitoïde, notamment du fait de son abondance dans les communautés hivernales de parasitoïdes dans la région d'étude (Andrade *et al.*, 2016).

1. L'acquisition des ressources

Pour les femelles parasitoïdes (et en particulier celle de l'espèce étudiée), la ressource nutritive qui favorise leur survie, le nectar de fleurs, et la ressource en hôtes pour leur reproduction, sont séparées dans l'espace, ce qui implique pour ces organismes de se mouvoir entre des patchs discrets dans leur environnement (Lewis *et al.*, 1998). Ces déplacements dans l'habitat sont coûteux en énergie, et favorisent les risques de mortalité liés à la prédation. Il y a donc un compromis fort entre le choix de rechercher des hôtes pour leur reproduction (favorisant leur gain de fitness immédiat) ou de rechercher des sources de nourriture afin d'augmenter leur survie et de maximiser les opportunités futures de reproduction (favorisant ainsi leur gain de fitness futur) (Bernstein et Jervis, 2008). C'est pourquoi, les femelles sont sélectionnées par la stratégie du choix de la ressource à acquérir. Cependant, si les facteurs impliqués dans le déterminisme de l'acquisition en hôtes pour leur reproduction sont bien documentés, le déterminisme de l'acquisition en ressource nutritive pour leur fitness future l'est moins, tout comme les facteurs agissant sur la stratégie optimale émergeant du compromis entre l'allocation d'énergie pour l'acquisition en hôtes ou en ressource nutritive (*i.e.* fitness immédiate vs fitness future)

1.1. L'acquisition de ressource pour la reproduction : les hôtes

Du fait de la dépendance des organismes parasitoïdes avec leurs hôtes, le comportement d'approvisionnement des femelles pour ces derniers a été étudié dans de nombreux systèmes d'interactions et reconnu comme étant déterminant pour leur fitness (Ives, 1995). Comme démontré par les études s'inscrivant dans le contexte de la théorie de l'approvisionnement optimale (« Optimal Foraging Theory », (Charnov, 1976; Pyke, 1984), la recherche en ressources nécessaires à un organisme est déterminée par l'interaction entre son état physiologique et son environnement. Les études sur le déterminisme de la recherche en hôtes chez les insectes parasitoïdes ont ainsi permis de mettre en évidence l'influence d'un certain nombre de facteurs physiologiques sur la prise de décision des femelles tels que leur état énergétique (Jacob et Evans, 2001), leur statut d'accouplement (Fauvergue *et al.*, 2008), leur espérance de vie (Heimpel *et* Collier, 1996) ou encore le nombre d'œufs matures qu'elles possèdent (Minkenberg *et al.*, 1992). De la même manière, les conditions environnementales dans lesquelles se trouvent les femelles parasitoïdes influencent également leur prise de

décisions. Leur comportement de recherche en hôtes peut être influencé par des paramètres abiotiques tels que le vent ou la pluie (Fink et Völkl, 1995), ou encore la température (Le Lann et *al.*, 2011a), mais aussi par des paramètres abiotiques tels que la présence de compétiteurs. Par exemple dans leur étude, Le Lann et *al.*, (2011b) ont pu mettre en évidence que les femelles d'*Aphidius ervi* qui arrivaient sur un patch d'hôtes après une autre femelle exploitaient moins ce dernier que si le patch n'avait pas été exploité précédemment. L'ensemble de ces études ont ainsi contribué à la meilleure compréhension du comportement des femelles parasitoïdes et des facteurs internes impliqués dans le déterminisme de la recherche en hôtes.

1.2. L'acquisition des ressources nutritives : influence des facteurs physiologiques

A l'inverse, le déterminisme de la recherche en nourriture a été moins abordé dans la littérature, et ce dernier a toujours été fait en comparant la recherche de nourriture, à la recherche en hôtes (Takasu et Lewis, 1993). Certaines études ont même identifié que si pour certaines espèces la consommation de ressources nutritives était possible, cette dernière était coûteuse et ne devrait pas modifier le comportement de recherche en hôtes chez ces organismes (Fischbein et *al.*, 2013; Sisterson et Averill, 2002).

Cependant, un certain nombre d'études empiriques ont également pu identifier que le statut énergétique des femelles parasitoïdes était le premier facteur physiologique impliqué dans la recherche en nourriture au détriment de la recherche en hôtes. Wäckers, (1994) a par exemple démontré que les femelles affamées de *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) favorisaient le choix de la ressource nutritive par rapport aux hôtes pour la reproduction, alors que les femelles ayant eu accès à une solution de sucrose favorisaient leur reproduction en choisissant les plants infestés de leur hôte. De la même manière, Desouhant et *al.*, (2005) ont pu mettre en évidence que les femelles de *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) utilisaient des signaux chimiques volatiles pour choisir entre les hôtes et la nourriture et que les femelles affamées faisaient le choix de patches où la nourriture et les hôtes étaient disponibles plutôt que seulement la nourriture. Le déterminisme du statut énergétique semble bien rependu au sein de différentes espèces modèles de parasitoïdes. Cependant, comme observé avec le statut d'accouplement, il est possible que les facteurs internes ou externes impliqués dans le déterminisme de la prise de décision ne soient pas encore tous identifiés, ni aussi généralisés que celui de l'état énergétique.

Dans le **second chapitre**, nous avons pu confirmer que l'état nutritionnel des femelles *A. rhopalosphi* modifiait leur prise de décisions, induisant une préférence pour la reproduction chez les femelles nourries, ce qui est un résultat classiquement attendu. Cependant, les femelles affamées ont également présenté en forte proportion une préférence pour la reproduction par rapport à la nutrition, ce qui ne correspond pas aux prédictions des modèles théoriques. Ce résultat semble s'expliquer par le statut d'accouplement des femelles testées. Pourtant, ce statut physiologique a très peu été intégré dans le cadre conceptuel du compromis entre fitness immédiate et future. Nos résultats indiquent que ce statut a été déterminant dans la gestion du compromis par les femelles *A. rhopalosphi*. Les femelles non accouplées, indépendamment de leur statut nutritionnel ont favorisé leur fitness future en choisissant de d'exploiter les fleurs alors que les femelles accouplées ont favorisé leur reproduction et, en plus grande proportion, exploité les patchs d'hôtes. Ces résultats sont cohérents avec l'effet du statut d'accouplement observé sur le comportement de recherche en hôtes de ces organismes (Fauvergue et *al.*, 2008). Par exemple, Kugimiya et *al.*, (2010) ont démontré une plus forte motivation à la reproduction chez des femelles accouplées de *Cotesia vestalis* (Hymenoptera: Braconidae) pour lesquelles l'allocation d'énergie est plus importante vers la recherche d'hôtes que celle des femelles vierges. Ceci pourrait s'expliquer par le déterminisme haplo-diploïde du genre de leur descendance. Les femelles fécondées produisant les deux genres, celles-ci ont ainsi un gain de fitness fort en favorisant leur reproduction immédiate par la recherche en hôtes, contrairement aux femelles non-accouplées qui ne vont produire que des mâles, et donc avoir une meilleure contribution à la génération suivante en survivant plus longtemps par le choix de la ressource nutritive, augmentant ainsi leur probabilité de rencontrer des mâles. Le statut d'accouplement pourrait alors constituer un second facteur physiologique impliqué dans la l'allocation d'énergie à la recherche en ressources nutritives.

1.3. L'acquisition des ressources nutritives: influence des facteurs environnementaux

En dehors des quelques facteurs physiologiques testés ou considérés sur le compromis entre fitness immédiate et future, très peu d'études empiriques ont cherché à identifier l'influence de paramètres abiotiques ou biotiques sur le compromis. Pourtant, de la même manière que les paramètres environnementaux peuvent influencer l'allocation d'énergie à la recherche en hôtes, ces derniers pourraient également modifier la prise de décisions au sein du compromis. C'est pourquoi, du fait de cette complexité multifactorielle dans le déterminisme de la prise de décisions, des modèles stochastiques dynamiques (Clark et Mangel, 2000) ont été développés

afin d'inférer sur les facteurs et leurs effets pouvant être impliqués (Sirot et Bernstein, 1996; Tenhumberg et *al.*, 2006). Ces modèles ont par exemple confirmé l'effet des expériences empiriques sur l'état énergétique des individus dans leur prise de décisions. Pour les paramètres extérieurs, le modèle TSK de Tenhumberg et *al.*, (2006) par exemple, prédit une absence d'influence des paramètres environnementaux comme ceux de la quantité et de la qualité de la ressource disponible dans l'environnement.

Cependant ces prédictions restent théoriques et nécessitent d'être confrontées à des études empiriques. Par exemple dans leur étude, Lucchetta et *al.*, (2007) ont pu mettre en évidence que contrairement aux prédictions théoriques du modèle de Tenhumberg et *al.*, (2006), les femelles de *Venturia canescens* pourtant utilisées pour paramétrer le modèle TSK, sont capables de moduler leur comportement de recherche en hôtes en fonction de leur réserves énergétiques comme prédit par le modèle, mais également en fonction de la disponibilité en ressources présente dans leur environnement immédiat. Concernant nos résultats, dans le **chapitre 2**, la prise de décision des femelles d'*A. rhopalosiphi* n'a pas été affectée par la qualité nutritive, ni l'attractivité, des plantes présentes dans leur environnement immédiat et leur prise de décision a semblé basée uniquement sur les contraintes physiologiques. Ceci est donc cohérent avec les prédictions du modèle de Tenhumberg et *al.*, (2006).

Cependant, nous avons pu démontrer qu'indépendamment de leur statut physiologique (affaînement, espérance de vie, ou accouplement), lorsque les femelles parasitoïdes d'*A. rhopalosiphi* ont fait le choix de s'alimenter, celui-ci s'est toujours porté vers la fleur de moutarde, de moindre qualité nutritive, mais dont les caractéristiques visuelles (couleur jaune) correspondent aux préférences innées des femelles testées. Il est cependant important de considérer que même si les préférences innées prédominent sur la prise de décision des femelles d'*A. rhopalosiphi* lors de leur premier choix, il est possible que ces préférences soient modifiées par l'expérience : en effet, les parasitoïdes sont capables d'apprentissage par association des signaux associés à la ressource nutritive (Giunti et *al.*, 2015). Par exemple Lucchetta et *al.*, (2008) ont ainsi pu mettre en évidence que les femelles de l'espèce *Venturia canescens* étaient capables d'associer des signaux de couleur à l'accès à de la ressource nutritive, sans que cela modifie pour autant leurs préférences innées. De ce fait, bien que l'allocation d'énergie à la recherche en hôtes ou en ressource nutritive ne soit pas directement dépendante de la qualité de la ressource nutritive disponible, cette situation pourrait être dynamique au cours de la vie des individus.

2. L'allocation de la ressource acquise entre les différents traits

Nous avons ensuite étudié l'allocation de cette ressource acquise entre les fonctions de survie et de reproduction, et notamment dans les traits d'histoires de vie associés. Pour tous les organismes considérés comme « income breeders » (*i.e.* capables d'investir l'énergie acquise durant la période de reproduction dans cette dernière), l'acquisition de ressources dans l'environnement à l'état adulte permet de suppléer à l'utilisation de leur capital énergétique par l'apport de nutriments extrinsèques. L'apport de ressources permet alors de favoriser les fonctions compétitives en énergie, soit directement en y investissant l'énergie acquise (Boggs, 1997; Warner *et al.*, 2008) ou indirectement en diminuant le compromis entre ces dernières pour le capital énergétique de l'organisme (Casas *et al.*, 2005b; Olson *et al.*, 2000). Par exemple Mevi-Schütz et Erhardt, (2005) ont démontré que l'accès à des nectars enrichis en acides-aminés permettait à la femelle adulte du papillon *Araschnia levana* (Lépidoptère, Nymphalidae) de pondre plus d'œufs que celles nourries sur des nectars pauvres, permettant également de compenser la perte de fitness lorsque ces individus se sont développés dans des hôtes de mauvaise qualité.

Les femelles de parasitoïdes construisent leur stock d'œufs disponibles à l'éclosion par la ressource acquise durant le développement larvaire (Jervis *et al.*, 2001). L'incapacité pour la plupart des espèces de parasitoïdes de produire des lipides durant leur vie adulte (Visser *et al.*, 2010; Visser et Ellers, 2008) les oblige à utiliser la ressource acquise durant leur vie larvaire pour la reproduction, et la ressource acquise pendant la vie adulte peut être utilisée essentiellement pour la maintenance et limiter l'utilisation des ressources capitalisées pendant la vie larvaire (Jervis *et al.*, 2001). Les bénéfices de la ressource acquise pendant la vie adulte doivent alors dépendre de la qualité de cette dernière et de sa capacité à fournir l'énergie requise par les traits d'histoire de vie afin de réduire la compétition entre les fonctions de survie et de reproduction pour le capital énergétique (*i.e.* favoriser un gain d'énergie net). De ce fait, le choix des espèces de fleurs pouvant optimiser la fitness d'insectes parasitoïdes doit permettre de favoriser l'allocation de l'énergie acquise par leur nectar dans la survie, mais également de promouvoir les syndromes de traits liés aux œufs au moindre de coût pour leur capital lipidique.

2.1. L'allocation à la survie

Les nectars de fleur sont connus pour leur bénéfices relatifs sur la survie des insectes parasitoïdes (Russell, 2015, **Annexe 1**). Parmi les caractéristiques identifiées, la composition, et particulièrement la proportion en glucides des nectars, constitue un facteur déterminant sur

la survie des parasitoïdes. Les études comparatives ont ainsi pu mettre en évidence un effet relatif de chaque type de glucides. Par exemple, les études de Wäckers, (2001) sur les femelles parasitoïdes *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae) ou de (Wang et al., 2014) sur *Neochrysocharis formosa* (Hymenoptera: Eulophidae) ont démontré que le sucrose prolongeait davantage leur survie que d'autres sucres comme le glucose ou le fructose. Cependant la proportion relative de ces glucides dans le nectar est également un facteur déterminant ayant conduit une classification des espèces de fleurs selon la proportion en monosaccharides et disaccharides dans leur nectar (Baker et Baker, 1983). Des bénéfices plus importants sur la survie des parasitoïdes ont été mis en évidence lorsque le nectar des fleurs testées possédait une proportion plus riche en disaccharides (sucrose) par rapport à la somme des deux autres monosaccharides dominants (glucose et fructose). Ainsi les deux espèces de parasitoïdes *Microctonus hyperodae* (Hymenoptera Braconidae) et *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera Ichneumonidae) présentent une survie maximale lorsqu'elles sont nourries avec du nectar de fleur de sarrasin (au nectar sucrose-dominant) par rapport au nectar de moutarde blanche dominé par des monosaccharides (i.e. hexose dominant) (Tompkins et al., 2010; Vattala et al., 2006).

Dans le **troisième chapitre**, nous avons pu confirmer l'effet de la proportion en types de glucides sur la survie des femelles d'*A. rhopalosiphi* de la même manière que décrit précédemment (meilleure survie observée sur les fleurs au nectar sucrose-dominant comme le sarrasin et le bleuet par rapport à la moutarde). Ceci s'explique probablement comme pour les autres espèces de parasitoïdes testées, par des effets négatifs des nectars riches en monosaccharides, comme celui de la moutarde, sur la pression osmotique interne des femelles et la contrainte physiologique que cela représente (Nicolson, 1998). Au-delà de l'augmentation de la pression interne qui représente un stress hydrique pour l'individu pouvant entraîner leur mort, la consommation de ces nectars représente également un faible gain net énergétique. En effet, un moyen pour permettre à ces organismes de maintenir leur pression osmotique est de métaboliser les hexoses en tréhalose, un tri-saccharide qui n'est pas une forme de sucre utilisable dans le métabolisme des parasitoïdes (Rivero et Casas, 1999). Pour les nectars de bonne qualité, comme observé sur les femelles témoins nourries au sucrose ou les femelles ayant eu accès au nectar de sarrasin (au nectar sucrose-dominant), un nectar riche en disaccharides augmente la survie des individus par un gain énergétique net probablement plus important lors de l'hydrolyse du sucrose en glycogène, un sucre favorable aux différentes fonctions métaboliques comme la survie (Olson et al., 2000; Rivero et Casas, 1999) ou le vol

(Amat et *al.*, 2012). De cette façon, comme pour beaucoup d'organismes, l'accès à des glucides permettant de favoriser le métabolisme permet une diminution moins rapide du capital lipidique (Ellers, 1995; Jacome et *al.*, 1995; Olson et *al.*, 2000) qui peut alors être alloué à la reproduction pour favoriser la production d'œufs matures et accroître le succès reproducteur des individus.

2.2. L'allocation à la reproduction

Chez les parasitoïdes, la qualité de la ressource acquise par les adultes est responsable de variations dans leurs capacités reproductrices, mais ceci essentiellement chez des espèces idiobiontes (*i.e.* produisant des œufs possédant leurs propres réserves de nutriments pour se développer). Par exemple Harvey et *al.*, (2017) ont ainsi démontré que le miel favorisait davantage la fécondité réalisée des femelles de *Gelis agilis* (Hymenoptera Ichneumonidae) par rapport aux solutions de glucose ou de mélanges de glucides, alors que la qualité des ressources nutritives ne modifiaient pas la fécondité des deux espèces *Meteorus pulchricornis* et *Microplitis mediator* (Hymenoptera: Braconidae) qui sont koïnobiontes (*i.e.* produisant des œufs qui se développent en incorporant les nutriments de l'hôte). D'après les auteurs, cette différence résulte du fait que les idiobiontes peuvent favoriser l'investissement en ressources dans leurs œufs via la ressource qu'ils acquièrent durant leur vie adulte, contrairement aux koïnobiontes pour qui les investissements se font via leur capital énergétique acquis durant le stade larvaire.

Chez les parasitoïdes koïnobiontes, la ressource acquise pourrait influencer l'allocation de l'énergie entre les traits de vie liés aux œufs (taille, nombre) mais cet aspect reste cependant peu étudié. Dans leur étude, Cicero et *al.*, (2012) ont démontré que le régime alimentaire des femelles adultes du parasitoïde *Doryctobracon crawfordi* (Hymenoptera: Braconidae), une espèce koïnobionte, influençait les syndrome de traits liés aux œufs. Les femelles ayant été nourries avec du miel présentent le même nombre d'œufs matures, mais des œufs plus gros que celles nourries sur les fruits de goyave, indépendamment de la qualité nutritive de leur hôte *Anastrepha ludens* (Diptère, Tephritidae). Cette capacité a été également suggérée au sein de l'espèce *A. rhopalosiphi* mais les facteurs impliqués restent à découvrir (Le Lann et *al.*, 2012).

Nos résultats montrent que les femelles d'*A. rhopalosiphi* atteignent leur pic de production d'œufs à trois jours de vie pour l'ensemble des nectars sur lesquels elles se sont nourries, mais également pour celles ayant eu accès aux solutions témoins de sucrose ou d'eau pure (*i.e.* témoin non nourries). La qualité de la ressource nutritive n'a donc pas modifié le nombre d'œufs maximal produit par les femelles parasitoïdes. Cependant, la qualité de la ressource a en

revanche modifié les traits relatifs à la maturation des œufs. L'accès au sucrose a été bénéfique tant sur le taux de maturation précoce, que sur la taille des œufs qui ont été plus gros en moyenne une fois le pic de production atteint. Les femelles affamées ont également commencé à produire leurs œufs plus tôt, probablement stimulées par la perception d'une espérance de vie limitée et le recrutement de leur capital énergétique (Olson et *al.*, 2000). La qualité du nectar a influencé le début de maturation des œufs avec le nectar de sarrasin qui a induit une maturation plus précoce des œufs que les nectars de moutarde et de bleuet, mais à l'inverse, la consommation de nectar de bleuet a permis aux femelles de produire des œufs plus gros que celles nourries de nectar de sarrasin. Le nectar de moutarde a permis aux femelles de produire des œufs de taille intermédiaire à ces deux catégories. Les facteurs à l'origine de ce changement de vitesse de maturation et de taille des œufs en fonction de la qualité de la ressource acquise par les femelles d'*A. rhopalosiphi* restent cependant inconnus. Une hypothèse est liée à l'influence de la composition des nectars sur la pression osmotique de l'individu, des coûts de leur métabolisation lorsque les sucres qui les composent ne sont pas sous une forme métabolisable, ou encore par leurs effets sur la perception des femelles de leur espérance de vie et des stratégies adoptées en conséquences par celles-ci. Les métabolites secondaires des nectars peuvent également être impliqués (Stevenson et *al.*, 2017), mais leur rôle et utilisation par les parasitoïdes reste très peu documenté.

Même si la cause en reste inconnue, la modification de la taille et de la dynamique de maturation des œufs en fonction de la qualité du régime alimentaire des femelles parasitoïdes adultes constitue une rare mise en évidence de la capacité de parasitoïdes koïnobiontes à modifier l'allocation de l'énergie acquise entre les traits liés à la production d'œufs durant leur stade adulte. Cette capacité représente un élément intéressant dans la biologie de ces organismes, pouvant leur permettre d'accroître leur capacité compétitive intra ou interspécifique face à d'autre endoparasitoïdes koïnobiontes. En effet, la formation et la production d'œufs plus gros pourraient favoriser l'incorporation de nutriments provenant de l'hôte dans lequel ils sont pondus par les femelles, au détriment d'autres œufs présents dans ce même hôte (provenant d'autres femelles) (Rosenheim et *al.*, 2000). Pour mettre en évidence les facteurs impliqués, il faudrait d'une part quantifier le capital énergétique restant chez les femelles parasitoïdes une fois le pic de production d'œufs atteint, mais également caractériser l'allocation des nutriments acquis dans la production des œufs, notamment par des méthodes de carbone marqué. Ceci permettrait de pouvoir mieux comprendre comment l'acquisition de ressources de qualités variables peut permettre de modifier les stratégies d'histoire de vie de

ces parasitoïdes koïnobiontes en modulant l'allocation de leur capital et de l'énergie acquise dans les différents traits liés aux œufs.

3. Synthèse

Dans cette première partie, il a pu être démontré que les connaissances sur la prise de décisions dans l'acquisition de ressources chez les insectes parasitoïdes sont encore incomplètes quant à son déterminisme, particulièrement en ce qui concerne la ressource nutritive et le compromis entre fitness immédiate et fitness future. L'effet du statut d'accouplement mis en évidence pour les femelles d'*A. rhopalosiphi* nécessite notamment d'être testé chez d'autres espèces pour confirmer son éventuelle intégration dans les modèles prédictifs relatifs à l'approvisionnement optimal en ressources. De plus, les tests effectués avec les espèces de fleurs aux caractéristiques fonctionnelles différentes laissent supposer que pour des individus naïfs, la prise de décisions se base sur leurs préférences innées, indépendamment des bénéfices énergétiques de la ressource disponible. Bien que conforme aux attendus du modèle théorique de Tenhumberg et *al.*, (2006), des études complémentaires sur les effets de la qualité de la ressource sont nécessaires, notamment en tenant compte des capacités d'apprentissage par association. En effet celles-ci pourraient permettre une compréhension plus fine du compromis entre fitness immédiate et future et constitueraient un apport intéressant aux champs théoriques et appliqués de la théorie de l'approvisionnement optimal en ressource. Les travaux sur la consommation de nectar par les femelles d'*A. rhopalosiphi* confirment que tous les nectars ne se valent pas pour favoriser la fitness et diminuer le coût des compromis physiologique des insectes parasitoïdes. Les nectars dominés en sucroses sont les plus adaptés à favoriser la fitness des parasitoïdes. Cependant la plasticité observée des syndromes de traits liés aux œufs en fonction des différents régimes alimentaires pour une espèce de parasitoïde koïnobionte demande à être davantage investiguée. En effet, ce processus pourrait notamment avoir des répercussions sur les compétitions intra-guildes en conditions naturelles et donc sur l'écologie de ces communautés.

Ces résultats dans leur ensemble appuient le fait que la sélection d'espèces de plantes à fleurs pour les méthodes de lutte biologique par conservation ciblant les insectes parasitoïdes nécessite avant tout une compréhension fine de leur relation fonctionnelle. Ils tendent également à justifier que le choix d'un « niveau de diversité minimal » dans la composition des mélanges afin de pouvoir construire un système d'interactions optimal et dynamique entre ces différents niveaux trophiques. Du fait des effets contrastés entre espèces de plantes, une

approche empirique plus complexe apparait nécessaire afin de pouvoir étudier les effets associatifs entre les espèces de plantes à fleurs sur la fitness des insectes parasitoïdes.

Partie II : La lutte biologique par conservation dans le contexte des changements climatiques : Interactions entre diversité végétale et ennemis naturels de pucerons durant la saison hivernale

Dans cette partie de la thèse, l'objectif a été d'étudier comment la présence de plantes à fleurs à proximité immédiate des grandes cultures de céréales durant la saison hivernale pouvait permettre de favoriser les communautés d'ennemis naturels de pucerons. En effet, l'ensemble des bénéfices de la diversification en plantes et en habitats associés dans le cadre de la lutte biologique par conservation reposent sur une restauration (et/ou conservation) de la diversité végétale afin de promouvoir la diversité et la stabilité des niveaux trophiques supérieurs et le service associé de contrôle biologique des organismes nuisibles. Les études menées à ce jour ont ainsi permis de mettre en évidence que le choix de plantes aux caractéristiques fonctionnelles appropriées aux guildes ciblées, permettait de favoriser le recrutement et le développement de consommateurs secondaires tels que les insectes parasitoïdes (**partie I** ; Kleijn et *al.*, 2011; Tschumi et *al.*, 2016b), permettant par la promotion de leur population, d'accroître la pression qu'ils exercent sur les consommateurs primaires nuisibles dans les monocultures. Cependant, les conséquences des changements climatiques sur ces processus restent peu connues.

1. Les écosystèmes terrestres face aux changements climatiques

Considérer les conséquences des changements climatiques sur les systèmes d'interactions plantes-arthropodes impliqués dans les services écosystémiques est un champ de recherches qui commence seulement à se développer dans les différents écosystèmes terrestres. Par exemple, Thiéry et *al.*, (2018) proposent une synthèse sur les systèmes d'interactions impliqués dans le contrôle biologique des ravageurs de la vigne dans laquelle ils indiquent que l'augmentation des températures attendues en réponse aux changements globaux améliorerait les conditions de développement d'un des principaux ravageurs des vignes *Eupoecilia ambiguella* (Lépidoptère, Tortricidae) dans certaines régions comme en France. En conséquence, la modification de phénologie des variétés cultivées pourrait conduire à des changements de pression des ravageurs sur celles-ci (voir aussi pour exemple Uelmen et *al.*, 2016). Cependant ces changements de température pourraient permettre également à ce ravageur d'avoir une meilleure résistance face à ses ennemis naturels tels que les parasitoïdes

induisant de nouveaux enjeux de gestion. De la même manière dans les écosystèmes forestiers, la modification des conditions climatiques a induit des adaptations locales de différentes populations d'arbres *Populus angustifolia*, modifiant leur phénologie et différents traits fonctionnels de ces essences, ce qui a entraîné une modification de la structure des communautés d'arthropodes associées (Evans et *al.*, 2016). Dans ce contexte, il est donc nécessaire de considérer la réponse de l'ensemble des systèmes d'interactions face aux changements environnementaux pour anticiper les modifications des fonctionnements écosystémiques et donc celles des services écosystémiques associés. Les méthodes de lutte biologique par conservation par exemple sont directement dépendantes des systèmes d'interactions dans la mesure où la promotion du service de contrôle biologique se base sur l'interaction (et donc les phénologies) des organismes de différents niveaux trophiques.

Les processus écologiques impliqués dans la lutte biologique par conservation reposent sur le développement des guildes de consommateurs secondaires en leur procurant de la ressource nutritive (nectar, hôtes, proies), mais également des habitats refuges face aux perturbations climatiques et anthropiques (Heimpel et Mills, 2017). L'ensemble des connaissances mises en évidence au cours des deux dernières décennies sur les méthodes impliquées provient d'études réalisées durant la saison de végétation printemps-été, la saison hivernale ayant été considérée jusqu'ici comme une période d'inactivité. Cependant, une hypothèse émise suite à ces études est la nécessité de promouvoir un contrôle plus précoce des populations d'organismes nuisibles, comme observé pour les araignées, prédateurs généralistes, dans les vergers (Boreau de Roince et *al.*, 2013; Ekbom et *al.*, 1992). Les études récentes des conditions abiotiques tendent à montrer ou à prédire des conditions abiotiques plus favorables durant la saison hivernale (Andrade et *al.*, 2016; Räisänen et *al.*, 2004), avec des répercussions sur les organismes (Ash et *al.*, 2017; Berthe et *al.*, 2015; Menzel et *al.*, 2006), mais également sur leurs interactions (Lemoine et *al.*, 2017; Parmesan, 2006; Uelmen et *al.*, 2016). Ainsi, il peut être attendu que ces changements environnementaux puissent permettre la mise en place de processus écologiques similaires à ceux déjà connus durant la saison de végétation (Gurr et *al.*, 2017).

Les grandes cultures de l'ouest de la France constituent ainsi une zone d'étude pouvant servir de référence face à ces nouvelles interrogations. En effet, comme présenté en introduction, les températures hivernales sont en augmentation depuis maintenant deux décennies. Associée à l'augmentation des températures, la phénologie des organismes est elle aussi modifiée, favorisant l'activité et le développement de consommateurs primaires ravageurs

tels que les pucerons (Simon et Peccoud, 2018). Cependant les consommateurs secondaires et ennemis naturels de ces organismes nuisibles subissent eux aussi des changements de phénologie avec par exemple une augmentation de la diversité en parasitoïdes actifs durant cette même période (Andrade et *al.*, 2016, Tougeron, Damien et *al.*, **Annexe 2**), ou des proportions moins importantes d'individus en diapause dans les populations (Tougeron et *al.*, 2017). Finalement dans ce contexte, les plantes subissent elles aussi des changements de phénologie avec par exemple les plantes utilisées durant cette saison pour les couverts qui sont capable d'atteindre la floraison (**chapitre 4, 5, 6**). L'ensemble de ces modifications laisse donc supposer que les systèmes d'interactions impliqués dans les méthodes de lutte biologique par conservation doivent être considérés dès la saison hivernale (**chapitre 4, 5, 6**), mais ces systèmes nécessitent d'être gérés par le choix d'une diversité végétale aux fonctions appropriées (**Partie I**).

2. Le système hivernal couverts fleuris – parasitoïdes dans la mosaïque agricole

La floraison des couverts hivernaux mis en place par les agriculteurs dans les systèmes de rotation des grandes cultures céréalières de l'ouest de la France constitue donc un modèle intéressant pour ces nouvelles problématiques. Dans le **chapitre 4**, nos résultats ont montré que la structure du réseau trophique pucerons-parasitoïdes dans les cultures de céréales comportait les mêmes espèces de pucerons et de parasitoïdes, et dans les mêmes proportions aux abords des marges herbeuses spontanées et aux abords des couverts fleuris de moutarde. Les liens trophiques de ce système d'interactions ne différaient pas non plus, cependant, une augmentation faible mais significative du taux de parasitisme a pu être mis en évidence dans les surfaces proches des couverts en comparaison de celles proches des bandes herbeuses. La constance des réseaux et de leurs interactions à l'échelle des parcelles laisse supposer que les parasitoïdes n'ont pas bénéficié d'hôtes alternatifs propres aux couverts, ni à un avantage microclimatique en regard des sexes-ratio observés et de leur dépendance connue à ce type de paramètre (Colinet et *al.*, 2006). Cependant l'hypothèse la plus probable est que les parasitoïdes ont eu accès à de la ressource nutritive par le nectar des plants de moutarde, augmentant alors leur capacité reproductive ou leur survie (**chapitre 3**), entraînant une hausse du taux de parasitisme dans les cultures de céréales au voisinage du couvert de moutarde. Comme il a pu être montré dans la première partie de la thèse, la moutarde constitue une ressource attractive mais de faible qualité énergétique quant à l'amélioration de la fitness des parasitoïdes tels qu'*Aphidius rhopalosiphi*, pouvant expliquer la faible hausse de ce taux de parasitisme

(Chapitre 3). Cependant, cela illustre aussi que la floraison des plantes nectarifères durant cette période peut constituer un avantage pour ces organismes en comparaison des marges herbeuses spontanées qui ne contiennent pas de plantes en fleurs durant cette période de l'année.

Cette situation observée dans les cultures semble conduire à la mise en place de systèmes d'interactions entre les différents niveaux trophiques, qui pourraient être favorables au service de contrôle biologique des pucerons. En effet, l'augmentation précoce de la pression de régulation des pucerons par leur ennemis naturels permettrait de limiter la dynamique de populations de ces ravageurs et pourrait ainsi limiter les taux de croissance au retour de conditions plus favorables à leur développement (Honek *et al.*, 2017; Plantegenest *et al.*, 2001). De plus, de la même manière que la proportion d'habitats semi-naturels est corrélée positivement dans le paysage agricole avec la diversité en arthropodes et la qualité du service de contrôle biologique associé (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Gagic *et al.*, 2011), la proportion de ces couverts dans le paysage pourrait être bénéfique aux populations de parasitoïdes à l'échelle du paysage agricole .

Les bénéfices de la mise en place de plantes à fleurs sur la régulation des populations d'arthropodes nuisibles sont souvent considérés comme étant limités à une faible distance de cette végétation (quelques dizaines de mètres au maximum) (Hickman et Wratten, 1996; Lavandero *et al.*, 2006). Une autre limite constatée par ces aménagements est qu'ils peuvent favoriser le départ des ennemis naturels des cultures ciblées en leur procurant de l'énergie pour leur dispersion (Heimpel et Mills, 2017; Lee et Heimpel, 2005). Cependant la floraison des couverts à l'échelle de la mosaïque agricole pourrait permettre de favoriser les populations de parasitoïdes à l'échelle de cette mosaïque même plus que de se limiter à des bénéfices localisés aux cultures de céréales adjacentes. De plus, il faut noter que dans le cas des pucerons des céréales, ils arrivent majoritairement dans les bordures des champs (Al Hassan *et al.*, 2013) et donc qu'un contrôle accru à ce niveau peut empêcher ou limiter une colonisation plus large. Une méthode d'évaluation de l'intérêt de ces couverts hivernaux fleuris pourrait alors constituer en la quantification de des taux de parasitisme à l'échelle du paysage et de modéliser les bénéfices potentiels en fonction des paramètres locaux. De plus, comme démontré dans les **chapitres 2 et 3**, une modification de la composition de ces couverts pourrait également contribuer à l'amélioration du service de contrôle biologique par les populations de parasitoïdes en leur procurant une ressource nutritive de meilleure qualité pour leur fitness. La sélection d'espèces bénéfiques à l'enrichissement des sols (critère actuellement recherché avec ces couverts), mais qui favoriseraient également la survie et la reproduction des parasitoïdes qui

ont une diversité croissante durant cette période pourrait alors permettre d'optimiser les bénéfices procurés par les couverts hivernaux sur le fonctionnement des agroécosystèmes en associant fertilisation des sols et lutte biologique par conservation.

3. L'activité hivernale des prédateurs de la faune du sol : une réalité

Dans ces grandes cultures céréalières, au-delà du bénéfice apporté à la guilda des parasitoïdes, les plantes nectarifères sous la forme de bandes fleuries, de par la structure de leurs appareils végétatifs, peuvent également constituer des habitats fonctionnels favorables à une échelle plus locale pour d'autres catégories d'organismes impliqués dans le service de contrôle biologique. Par exemple, la mise en place de bandes fleuries, de manière analogue à la présence de bandes herbeuses, est favorable aux guildes de prédateurs généralistes de la faune du sol cherchant à hiberner ou à entrer en diapause à l'extérieur des cultures (Frank et Reichhart, 2004; Geiger et *al.*, 2009; Schmidt-Entling et Döbeli, 2009). De cette façon, ces organismes participent au service de bio-contrôle au retour de conditions environnementales plus favorables en recolonisant les cultures pour s'approvisionner en ressources (Altieri et Letourneau, 1982; Frank et Reichhart, 2004).

Face aux nouvelles conditions abiotiques, une modification de la phénologie de ces organismes est déjà prédite, ou peut être attendue, avec par exemple une augmentation du nombre de leurs générations pour les coléoptères carabiques (Berthe et *al.*, 2015). Certaines espèces d'Europe centrale et d'Europe du nord ont d'ailleurs déjà été identifiées comme pouvant être actives durant l'hiver et référencées par Jaskula et Soszyńska-Maj, (2011). L'augmentation des températures pourrait alors favoriser leur activité durant la période hivernale. Frank et Bramböck, (2016) ont ainsi montré que le nombre de larves de l'espèce *Meligethes aeneus* (Coléoptère, Nitidulidae, un ravageur du colza) consommées par différentes espèces de carabes prédateurs, augmentait avec une hausse de 3 ou 5 °C des températures par rapport aux taux de consommation observés dans les groupes témoins. De ce fait, l'augmentation de l'activité des prédateurs généralistes de la faune du sol pendant l'hiver pourrait contribuer à accroître la pression que ces organismes exercent sur les pucerons, ce qui pourrait contribuer à limiter leur développement par une régulation plus précoce complémentaire aux pressions exercées par les insectes parasitoïdes (**Chapitre 4**). Par exemple, dans les vergers de pommiers, certaines espèces d'araignées sont connues pour être actives durant l'hiver (Korenko et *al.*, 2010). Ainsi, Boreau de Roincé et *al.*, (2013) ont démontré que dès le début mars, les araignées actives dans les arbres exerçaient une pression sur les pucerons

fondateurs de colonies, résultant en une relation négative entre l'abondance de ces prédateurs généralistes et celles des colonies de pucerons (et donc un meilleur contrôle biologique).

Les suivis réalisés dans les cultures de céréales durant les hivers 2016-2017 et 2017-2018 (**chapitres 5 et 6**) ont permis de mettre en évidence que les carabes, les staphylins et des araignées chassant à l'affut étaient actifs dans les cultures et les habitats qui les entourent, que ce soit les bandes herbeuses spontanées pérennes, ou des bandes fleuries semées pendant l'automne. Ces résultats permettent de faire l'hypothèse que ces ennemis naturels ne sont pas uniquement en état de diapause ou d'hibernation, mais capables de se maintenir actifs et donc de pouvoir chercher à s'approvisionner en ressources pendant la saison hivernale. L'étude des mouvements entre la culture et les habitats (**chapitre 5**) confirme également cette hypothèse en montrant que ces organismes sont capables de se déplacer dans les cultures de céréales pendant cette période. En plus de ces colonisations par les habitats adjacents, les études sur les hivers 2016-2017 et 2017-2018 ont également permis de mettre en évidence que des espèces de carabes « reproducteurs d'automne » tels que *Nebria salina* étaient actifs durant toute la saison hivernale, et pour cette dernière de façon plus importante au sein des cultures que des habitats naturels. Ces résultats viennent compléter les études sur la structure de ces communautés qui sont au plus tôt réalisées à partir du début de printemps (Bertrand et al., 2016a). Il est donc possible que ces organismes soient susceptibles de pouvoir contribuer à la régulation des populations de pucerons au même titre que ce qui peut être observé durant les saisons printemps-été (Bilde et Toft, 1997; Schmidt et al., 2003).

4. Favoriser les populations d'ennemis naturels durant la période hivernale : les bandes fleuries

Les parties précédentes ont permis de rendre compte que si pendant l'hiver les populations de pucerons étaient capables de se développer dans les blés d'hiver, les ennemis naturels de ces derniers sont également présents et actifs, que ce soit leurs parasitoïdes (**chapitres 4 et 6**) ou les prédateurs généralistes de la faune du sol (**chapitres 5 et 6**). Face à ces résultats, il était intéressant de tester si les mécanismes connus de la lutte biologique par conservation prennent place de la même manière que ce qui a pu être observé pendant les saisons printemps-été.

Le premier bénéfice attendu dans la mise en place d'aménagements fonctionnels favorables à la lutte biologique par conservation est que la diversité en plantes choisies puisse bénéficier aux ennemis naturels des ravageurs ciblés, sans attirer d'autres espèces de ravageurs potentiellement nuisibles pour la culture étudiée ou pour les cultures voisines. Les

échantillonnages de pucerons et les piégeages de limaces au sein des bandes fleuries (**chapitre 6**) ont montré que la mise en place de ces habitats n'induisait pas le recrutement d'organismes nuisibles pour les cultures ciblées de blé d'hiver, ni pour les cultures voisines. De plus, parmi les pucerons attirés par les bandes fleuries, le puceron *Myzus persicae* constitue un hôte alternatif de certaines espèces de parasitoïdes présentes comme *Aphidius matricariae* (Krespi, 1990; Kröber et Carl, 1991). De la même façon, l'hypothèse est que ces plantes nectarifères procurent de la ressource nutritive aux parasitoïdes favorisant ainsi leur fitness (**Chapitre 3**). Des études ont démontré que les parasitoïdes consommaient de la ressource sucrée en conditions naturelles lorsque des aménagements fleuris étaient mis en place (Lavandero et al., 2005; Winkler et al., 2009a). Cependant, cette possibilité en conditions hivernales restait à être mise en évidence. Les tests anthrones effectués sur des femelles parasitoïdes ayant eu accès à des fleurs qui se sont développées en conditions hivernales tendent à montrer que les individus peuvent bénéficier d'un apport nutritif augmentant leur réserve énergétique. Il semblerait donc que les conditions hivernales ne soient pas un facteur limitant à la production de nectar et à leur consommation par les parasitoïdes mais ce facteur reste à vérifier pour toutes les espèces de fleurs qui pourraient être candidates (**chapitre 6**).

Le second bénéfice de la mise en place de ces aménagements est de favoriser la survie des prédateurs de la faune du sol actifs durant cette saison. L'hypothèse que les caractéristiques de la végétation et notamment sa taille et son recouvrement procurent un microclimat plus favorable à la survie des individus hibernant a d'ailleurs largement été avancée dans la littérature (Collins et al., 2003; Frank et Reichhart, 2004; Holland et al., 2009). Cette hypothèse a été vérifiée par l'une des rares études empirique (Luff, 1966), qui a mis en évidence qu'une augmentation de 15 cm de la taille de la végétation augmentait la survie en conditions hivernales de deux espèces de coléoptères *Stenus clavicornis* (Coléoptères, Staphylinidae) et *Dromius melanocephalus* (Coléoptères, Carabidae). Durant l'hiver 2017-2018, nos mesures des conditions microclimatiques au sein des cultures et des habitats semi-naturels ont permis de mettre en évidence que les températures minimales étaient plus élevées dans les bandes fleuries que dans la culture et à la végétation herbeuse spontanée, confirmant pour la première fois l'hypothèse de microclimats plus favorable dans les végétations hautes en conditions naturelles (**chapitre 6**). Cette différence de microclimat explique ainsi les activités plus importantes de coléoptères et d'araignées observées pendant l'hiver 2016-2017 au sein des bandes fleuries par rapport à la culture et aux bandes herbeuses spontanées (**chapitre 5**). A l'inverse, durant l'hiver 2017-2018 où les températures étaient plus douces, les activités mesurées montrent que ces

organismes peuvent rester actifs au sein de la culture, et ce même plus qu'au sein des habitats semi-naturels. La mise en place de bandes fleuries aux espèces hautes et couvrantes peut donc procurer les bénéfices attendus par ce type d'aménagement de la même façon que ce qui est observé pendant les saisons printemps et été.

5. Synthèse

La complexification du système pucerons-parasitoïdes depuis les dix dernières années, l'activité mise en évidence de la faune prédatrice du sol et la floraison des couverts fleuris, sont autant d'éléments qui traduisent des changements de phénologie à chaque niveau de la chaîne trophique dans les grandes cultures céréalières de l'ouest de la France pendant la saison hivernale. L'ensemble des résultats présentés dans cette seconde partie tendent à démontrer que cela se traduit également par la mise en place de systèmes d'interactions pouvant être favorables aux méthodes de lutte biologique par conservation. En effet, que ce soit par la mise en place de mélanges d'espèces plus favorables aux parasitoïdes dans les couverts hivernaux, ou par des aménagement locaux et favorables à la faune du sol, les interactions entre les niveaux trophiques s'inscrivent dans la continuité des processus observés durant les saison printemps-été. Dans ce contexte, il est donc possible d'envisager des méthodes continues qui puissent permettre de restaurer la stabilité et la résilience des réseaux trophiques afin de limiter les populations d'organismes nuisibles.

Cependant, ces résultats mettent également en avant un certain nombre de challenges méthodologiques et théoriques. En effet, les densités hivernales très faibles permettent une caractérisation exhaustive de la communauté pucerons-parasitoïdes ainsi qu'une quantification précise de la pression exercée par les parasitoïdes sur les pucerons, alors qu'aucune méthode fiable ne permet la quantification de la pression exercée par les prédateurs généralistes de la faune du sol (Bertrand et al., 2016a). Ce problème méthodologique ne permet pas de quantifier les services rendus par les différentes guildes et d'évaluer l'efficacité relative de ces dernières quant à la régulation des populations de pucerons, ni des variations en réponse aux différents aménagements fonctionnels. Cette situation pose également un certain nombre de questions théoriques et fonctionnelles sur l'écologie des communautés. Les faibles densités actuelles posent également la question des interactions intra et inter-guildes pour la ressource (Mansion-Vaquié et al., 2017). En effet, si les populations de consommateurs primaires et secondaires semblent favorisées par l'augmentation des températures, la saison hivernale constitue toujours une période où les ressources restent limitées. Dans ce contexte, l'augmentation de la diversité

spécifique dans les différentes guildes résulte-elle en une meilleure redondance fonctionnelle ou à l'inverse favorise-t-elle la compétition entre les individus et les espèces ? Ce sont des questions et des enjeux qu'il est nécessaire de considérer afin de pouvoir mieux prédire et anticiper l'évolution des systèmes d'interactions dans un contexte de développement durable des paysages agricoles.

Conclusion, résultats majeurs et originaux et perspectives

Ce projet de thèse, financé par le plant ECOPHYTO avait pour objectif de contribuer au développement de méthodes et de pratiques de gestion favorisant une agriculture durable dans le contexte de la suppression prochaine des insecticides néonicotinoïdes, qui sont utilisés en enrobage des semences de blé d'hiver dans les cultures de céréales, avec l'objectif de protéger ces céréales pendant la période automnale et hivernale. En effet, les pucerons provenant des vols d'automne sont considérés comme responsables de la transmission du virus de la jaunisse nanisante (Fabre et *al.*, 2005). Du fait de l'augmentation des températures hivernales, la présence plus abondante de pucerons en hiver et l'absence de protection des semences par les insecticides laisse présager une forte augmentation des dégâts liés à la jaunisse nanisante les prochaines années. Une perspective face à ces nouveaux enjeux consiste alors à la mise en place de méthodes de culture et de gestion permettant d'intégrer les processus de lutte biologique par conservation de façon stable dans le temps. Pour ce faire il est cependant nécessaire de déterminer les combinaisons fonctionnelles optimales d'espèces végétales à mettre en place (Gardarin et *al.*, 2018), mais également de favoriser les pressions précoces exercées par les ennemis naturels de pucerons (Gurr et *al.*, 2017; Holland et *al.*, 2016). En effet, les conditions climatiques actuelles ou prédites des saisons hivernales en plus de promouvoir les populations de pucerons (Andrade et *al.*, 2016; Simon et Peccoud, 2018, Tougeron, Damien et *al.*, **Annexe 2**) semblent être favorables à l'ensemble des différents niveaux trophiques impliqués dans la lutte biologique par conservation (**chapitres 4, 5, 6**). Ce constat est une première pour les systèmes d'interactions présents dans les grandes cultures céréalières, et si ces résultats permettent d'envisager de nouvelles méthodes de gestion et d'aménagement, ils démontrent également la nécessité développer un certain nombre de recherches associées à ces enjeux.

Dans la première partie (**chapitres 2 et 3**), les études ont permis de développer des connaissances fondamentales sur le système d'interactions fleurs-parasitoïdes et ont souligné la nécessité de développer les études sur les effets associatifs de mélanges de fleurs pouvant être mis en place, au-delà des effets individuels de chaque espèce sélectionnée sur les organismes ciblés. Ces effets associatifs entre espèces de plantes sont pour le moment principalement étudiés pour leurs effets directs sur les consommateurs primaires tels que les ravageurs. Par exemple dans les systèmes agroforestiers, la composition en essences est plus bénéfique pour promouvoir la résistance par association aux ravageurs que l'augmentation de

la diversité en elle-même (Castagneyrol et al., 2014; Damien et al., 2016, **Annexe 3**). Ceci s'explique avant tout par les caractéristiques fonctionnelles propres à chaque espèce présente, qui une fois en mélange modulent les effets associatifs de ce dernier sur les niveaux trophiques supérieurs (Castagneyrol et al., 2017; Damien et al., 2016, **Annexe 3 et 4**).

La difficulté dans le cas des mélanges de plante à fleurs est que ces effets associatifs sur les niveaux supérieurs sont peu connus, et pas encore étudiés. Il est donc nécessaire d'identifier et de mieux appréhender ces derniers afin de pouvoir élaborer des combinaisons d'espèces végétales maximisant les bénéfices des effets associatifs pour les ennemis naturels ciblés dans les agroécosystèmes (tels que dans les couverts hivernaux par exemple). En effet, une meilleure connaissance des mécanismes fondamentaux impliqués dans les interactions mélanges fleurs-ennemis naturels permettrait d'aboutir à la sélection d'espèces de plantes pour promouvoir les agents de bio-contrôle. Par exemple, ces connaissances pourraient permettre de déterminer les espèces de plantes à fleurs à associer afin d'obtenir une combinaison optimale d'attractivité et de qualité nutritionnelle pour accroître la fitness des parasitoïdes et la dynamique de leurs populations. C'est pourquoi, une étude en cours d'analyse, réalisée durant cette thèse a ainsi consisté en l'évaluation des préférences et des performances d'un insecte parasitoïde (*Aphidius ervi*, Hyménoptère, Braconidae), le long d'un gradient de diversité florale à densité de plants constante, entre la moutarde, le bleuet et le sarrasin en contexte semi-naturel. Ces résultats seront alors un premier essai d'expérimentation pour identifier les effets associatifs potentiels (*i.e.* additifs, antagonistes, synergiques) entre espèces de fleurs sur le comportement d'acquisition et d'allocation de ressources par les insectes parasitoïdes. Cependant, ce genre d'étude réalisée en conditions semi-naturelles doivent être complétées par des essais en conditions naturelles afin d'identifier d'autres points majeurs nécessaires à la sélection de mélanges pour favoriser les systèmes d'interactions impliqués dans le service de contrôle biologique.

En effet, la seconde partie de la thèse a permis de montrer que la saison hivernale, actuellement la plus affectée par les changements climatiques dans les régions au climat tempéré, représente maintenant une période propice à la mise en place de méthodes de lutte biologique par conservation, permettant ainsi de pouvoir envisager les processus de contrôle biologique par la diversité végétale tout au long de l'année. Ce résultat est une première dans le contexte de la lutte biologique par conservation principalement concentrée jusqu'à maintenant sur les saisons de végétation. Nos résultats démontrent que la sélection des espèces végétales pour la lutte biologique par conservation doit également tenir compte des variations

saisonniers (par exemple dans la sécrétion de nectar) en adaptant les espèces et les mélanges identifiés comme bénéfiques pour les ennemis naturels selon leur phénologie, et ce afin de pouvoir maintenir constant les processus écologiques dans le temps. De la même manière, des études sur la dynamique de populations entre la saison hivernale et la saison de végétation sont nécessaires à tous les niveaux de la chaîne trophique. En effet, les travaux conduits ont permis de mettre en évidence que la faune du sol et les prédateurs généralistes qui la composent ne bénéficient pas uniquement des aménagements pour passer la saison hivernale sous forme quiescente ou en diapause, mais que ces derniers peuvent maintenant exploiter activement les aménagements fonctionnels mis en place. Ceci implique donc là encore une sélection et une disposition adaptée de la diversité végétale utilisée dans les méthodes de cultures ou de lutte biologique par conservation. Les résultats obtenus durant ce projet se sont également concentrés à l'échelle des parcelles. Pourtant, comme cela a pu être vu dans les **chapitres 5 et 6**, les différences entre cultures conventionnelles et biologiques semblent faibles et auquel cas propres à certains taxons dans un contexte donné. Il serait donc intéressant de pouvoir évaluer les bénéfices de la diversité végétale cultivée à l'échelle des paysages agricoles. En effet, la présence des couverts dans la mosaïque pourrait avoir des bénéfices non seulement à l'échelle des parcelles voisines, mais du fait de la capacité de dispersion des parasitoïdes par exemple, à l'échelle plus large du paysage.

L'ensemble de ces résultats permet de pouvoir considérer la région d'étude comme un laboratoire expérimental face à ces problématiques et devrait pouvoir permettre d'anticiper le développement de ces méthodes à une plus large échelle géographique. Par exemple, les études conduites récemment dans le cadre du projet Woodnet (Biodiversa) ont pu mettre en évidence des variations le long du gradient Ouest-Est, comme des décalages dans les pics des populations de pucerons (Rapport de Léna Barascou, M2), avec en Bretagne un pic en mai (faible), alors qu'en Picardie et Belgique, le pic de pucerons se produit en juin et est beaucoup plus abondant. Ceci pourrait alors conduire à moduler les périodes d'implantation des mélanges fleuris ou la sélection d'espèces différentes selon des fonctions procurées identiques mais avec des phénologies appropriées aux conditions environnementales propres aux régions situées le long de ce gradient. De la même manière, le service de contrôle biologique par les guildes de parasitoïdes est plus important à l'ouest de ce gradient (Rapport de Léna Barascou, M2). Les phénomènes de pullulations printanières observés depuis 30 ans dans l'ouest de la France ont ainsi diminué et ne sont plus observés depuis le début des années 2010. A l'inverse, des phénomènes de pullulations se poursuivent dans les cultures céréalières d'Europe centrale

comme en République Tchèque (Saska. P, pers comm). Il apparaît alors intéressant et nécessaire de comparer l'ensemble des systèmes d'interactions trophiques hivernaux le long de ce gradient afin de pouvoir identifier la diversité végétale et floristique, ainsi que son aménagement, qui favoriserait le service de contrôle biologique précoce des populations de ravageurs et permettrait de limiter ces épisodes de pullulations face aux modifications environnementales futures.

Références

- Al Hassan, D., 2012. Role of landscape on the distribution and abundance of aphids and their predators carabid. (Theses). Université Rennes 1.
- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2013. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agric. For. Entomol.* 15, 24–33. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00587.x>
- Alhmedi, A., Haubruge, E., D’Hoedt, S., Francis, F., 2011. Quantitative food webs of herbivore and related beneficial community in non-crop and crop habitats. *Biol. Control* 58, 103–112.
- Altieri, M.A., Letourneau, D.K., 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Prot.* 1, 405–430. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(82\)90023-0](https://doi.org/10.1016/0261-2194(82)90023-0)
- Amat, I., Besnard, S., Foray, V., Pelosse, P., Bernstein, C., Desouhant, E., 2012. Fuelling flight in a parasitic wasp: which energetic substrate to use? *Ecol. Entomol.* 37, 480–489. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2012.01388.x>
- Andrade, T.O., Krespi, L., Bonnardot, V., van Baaren, J., Outreman, Y., 2016. Impact of change in winter strategy of one parasitoid species on the diversity and function of a guild of parasitoids. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3502-4>
- Andrade, T.O., Outreman, Y., Krespi, L., Plantegenest, M., Vialatte, A., Gauffre, B., van Baaren, J., 2015. Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems. *Ecosphere* 6, art113. <https://doi.org/10.1890/ES15-00010.1>
- Arnó, J., Oveja, M.F., Gabarra, R., 2018. Selection of flowering plants to enhance the biological control of *Tuta absoluta* using parasitoids. *Biol. Control* 122, 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.03.016>
- Ash, J.D., Givnish, T.J., Waller, D.M., 2017. Tracking lags in historical plant species’ shifts in relation to regional climate change. *Glob. Change Biol.* 23, 1305–1315. <https://doi.org/10.1111/gcb.13429>
- Azzouz, H., Giordanengo, P., Wäckers, F.L., Kaiser, L., 2004. Effects of feeding frequency and sugar concentration on behavior and longevity of the adult aphid parasitoid: *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* 31, 445–452. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.07.013>
- Baessler, C., Klotz, S., 2006. Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agric. Ecosyst. Environ.* 115, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.12.007>
- 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). *Biol. Control* 11, 9–17.
- Baker, H.G., 1982. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *Handb. Exp. Pollinat. Biol.* 117–141.
- Baker, HERBERT G., Baker, I., 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. *Biol. Nectaries Columbia Univ. Press N. Y.* 126–152.
- Baker, H. G., Baker, I., 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *Handb. Exp. Pollinat. Biol.* 117, 141.
- Baldock, D., Lowe, P., 1996. The development of European agri-environment policy.

- Balog, A., Markó, V., Imre, A., 2009. Farming system and habitat structure effects on rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) assembly in Central European apple and pear orchards. *Biologia (Bratisl.)* 64. <https://doi.org/10.2478/s11756-009-0045-3>
- Balzan, M.V., 2017. Flowering banker plants for the delivery of multiple agroecosystem services. *Arthropod-Plant Interact.* 11, 743–754. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9544-2>
- Balzan, M.V., Moonen, A.-C., 2014. Field margin vegetation enhances biological control and crop damage suppression from multiple pests in organic tomato fields. *Entomol. Exp. Appl.* 150, 45–65. <https://doi.org/10.1111/eea.12142>
- Balzan, M.V., Wäckers, F.L., 2013. Flowers to selectively enhance the fitness of a host-feeding parasitoid: Adult feeding by *Tuta absoluta* and its parasitoid *Necremnus artynes*. *Biol. Control* 67, 21–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.06.006>
- Barbaro, L., Rusch, A., Muiruri, E.W., Gravellier, B., Thiery, D., Castagneyrol, B., 2017. Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *J. Appl. Ecol.* 54, 500–508.
- Barth, F.G., 1985. *Insects and flowers: the biology of a partnership*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Belz, E., Kölliker, M., Balmer, O., 2013. Olfactory attractiveness of flowering plants to the parasitoid *Microplitis mediator*: potential implications for biological control. *BioControl* 58, 163–173. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9472-0>
- Benelli, G., Canale, A., 2012. Learning of visual cues in the fruit fly parasitoid *Psytalia concolor* (Szépligeti) (Hymenoptera: Braconidae). *BioControl* 57, 767–777. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9456-0>
- Bennett, G., 1986. Management agreements in the Netherlands. *Agric. Environ. Manag. Agreem. Four Ctries. Eur. Communities* 151–184.
- Bernstein, C., Jervis, M., 2008. Food-searching in parasitoids: the dilemma of choosing between ‘immediate’ or future fitness gains. *Behav. Ecol. Insect Parasit. Theor. Approaches Field Appl.* 129–171.
- Berthe, S.C.F., Derocles, S.A.P., Lunt, D.H., Kimball, B.A., Evans, D.M., 2015. Simulated climate-warming increases Coleoptera activity-densities and reduces community diversity in a cereal crop. *Agric. Ecosyst. Environ.* 210, 11–14. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.05.001>
- Bertrand, C., Baudry, J., Burel, F., 2016a. Seasonal variation in the effect of landscape structure on ground-dwelling arthropods and biological control potential. *Basic Appl. Ecol.* 17, 678–687. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2016.07.007>
- Bertrand, C., Burel, F., Baudry, J., 2016b. Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 31, 451–466. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0259-4>
- Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., 2008. Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biol. Control* 46, 400–408. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.04.010>
- Bigger, D.S., Chaney, W.E., 1998. Effects of *Iberis umbellata* (Brassicaceae) on insect pests of cabbage and on potential biological control agents. *Environ. Entomol.* 27, 161–167.
- Bilde, T., Toft, S., 1997. Consumption by carabid beetles of three cereal aphid species relative to other prey types. *Entomophaga* 42, 21–32.
- Birkhofer, K., Gavish-Regev, E., Endlweber, K., Lubin, Y.D., Von Berg, K., Wise, D.H., Scheu, S., 2008. Cursorial spiders retard initial aphid population growth at low densities in winter wheat. *Bull. Entomol. Res.* 98, 249–255.
- Boggs, C.L., 1997. Reproductive Allocation from Reserves and Income in Butterfly Species with Differing Adult Diets. *Ecology* 78, 181. <https://doi.org/10.2307/2265988>

- Bommarco, R., Miranda, F., Bylund, H., Björkman, C., 2011. Insecticides Suppress Natural Enemies and Increase Pest Damage in Cabbage. *J. Econ. Entomol.* 104, 782–791. <https://doi.org/10.1603/EC10444>
- Bureau de Roince, C., Lavigne, C., Mandrin, J.-F., Rollard, C., Symondson, W.O.C., 2013. Early-season predation on aphids by winter-active spiders in apple orchards revealed by diagnostic PCR. *Bull. Entomol. Res.* 103, 148–154. <https://doi.org/10.1017/S0007485312000636>
- Bouagga, S., Urbaneja, A., Pérez-Hedo, M., 2018. Combined Use of Predatory Mirids With *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) to Enhance Pest Management in Sweet Pepper. *J. Econ. Entomol.* 111, 1112–1120. <https://doi.org/10.1093/jee/toy072>
- Braendle, C., Davis, G.K., Brisson, J.A., Stern, D.L., 2006. Wing dimorphism in aphids. *Heredity* 97, 192.
- Buller, H., 2000. Regulation 2078: patterns of implementation. *Agri-Environ. Policy Eur. Union* 219–253.
- Casas, J., Body, M., Gutzwiller, F., Giron, D., Lazzari, C.R., Pincebourde, S., Richard, R., Llandres, A.L., 2015. Increasing metabolic rate despite declining body weight in an adult parasitoid wasp. *J. Insect Physiol.* 79, 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.05.005>
- Casas, J., Nisbet, R.M., Swarbrick, S., Murdoch, W.W., 2000. Eggload dynamics and oviposition rate in a wild population of a parasitic wasp. *J. Anim. Ecol.* 69, 185–193. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00376.x>
- Casas, J., Pincebourde, S., Mandon, N., Vannier, F., Poujol, R., Giron, D., 2005a. Lifetime nutrient dynamics reveal simultaneous capital and income breeding in a parasitoid. *Ecology* 86, 545–554. <https://doi.org/10.1890/04-0812>
- Casas, J., Pincebourde, S., Mandon, N., Vannier, F., Poujol, R., Giron, D., 2005b. Lifetime nutrient dynamics reveal simultaneous capital and income breeding in a parasitoid. *Ecology* 86, 545–554. <https://doi.org/10.1890/04-0812>
- Castagneyrol, B., Bonal, D., Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Muiruri, E.W., Barbaro, L., 2017. Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1002/ece3.2950>
- Castagneyrol, B., Régolini, M., Jactel, H., 2014. Tree species composition rather than diversity triggers associational resistance to the pine processionary moth. *Basic Appl. Ecol.* 15, 516–523. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.06.008>
- Caswell, H., 2001. Construction, analysis, and interpretation. Sunderland Sinauer.
- Cebolla, R., Urbaneja, A., Baaren, J. van, Tena, A., 2018. Negative effect of global warming on biological control is mitigated by direct competition between sympatric parasitoids. *Biol. Control* 122, 60–66. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.04.006>
- Chabert, A., Taupin, P., Peigne, J., Brun, F., Gervois, S., Robert, C., Crebassa, X., Puysservert, M., Lajoie, C., Boulín, P., 2018. Evaluation et prévision du risque lié aux populations de limaces nuisibles aux grandes cultures: constitution d'un réseau expérimental permettant de comprendre l'impact des pratiques agricoles et des facteurs environnementaux (RESOLIM).
- Chailleux, A., Mohl, E.K., Teixeira Alves, M., Messelink, G.J., Desneux, N., 2014. Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. *Pest Manag. Sci.* 70, 1769–1779.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity: Pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* 14, 922–932. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x>

- Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9, 129–136. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Charudattan, R., 2005. Ecological, practical, and political inputs into selection of weed targets: what makes a good biological control target? *Biol. Control* 35, 183–196.
- Cicero, L., Sivinski, J., Aluja, M., 2012. Effect of host diet and adult parasitoid diet on egg load dynamics and egg size of braconid parasitoids attacking *Anastrepha ludens*. *Physiol. Entomol.* 37, 177–184. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2012.00833.x>
- Clark, C.W., Mangel, M., 2000. Dynamic state variable models in ecology: methods and applications, Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press, New York.
- Colinet, H., Renault, D., Hance, T., Vernon, P., 2006. The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold-exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani*. *Physiol. Entomol.* 31, 234–240. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2006.00511.x>
- Collins, K., Boatman, N., Wilcox, A., Holland, J., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 337–350. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00340-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00340-1)
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., 2003. A 5-year comparison of overwintering polyphagous predator densities within a beetle bank and two conventional hedgebanks. *Ann. Appl. Biol.* 143, 63–71. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2003.tb00270.x>
- Coquillard, P., Thibaut, T., Hill, D.R.C., Gueugnot, J., Mazel, C., Coquillard, Y., 2000. Simulation of the mollusc *Ascoglossa Elysia subornata* population dynamics: application to the potential biocontrol of *Caulerpa taxifolia* growth in the Mediterranean Sea. *Ecol. Model.* 135, 1–16.
- Corbett, A., Plant, R.E., 1993. Role of movement in the response of natural enemies to agroecosystem diversification: a theoretical evaluation. *Environ. Entomol.* 22, 519–531.
- Cox, P.M., Betts, R.A., Jones, C.D., Spall, S.A., Totterdell, I.J., 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408, 184.
- da Silva Camilo, S., Soares, M.A., Leite, G.L.D., dos Santos, J.B., de Assis Júnior, S.L., Zanuncio, J.C., 2016. Do floral resources in Eucalyptus plantations affect fitness parameters of the parasitoid *Palmistichus elaeisis* (Hymenoptera: Eulophidae)? *Phytoparasitica* 44, 651–659. <https://doi.org/10.1007/s12600-016-0549-7>
- Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Régolini, M., van Halder, I., Castagnèyrol, B., 2016. Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales. *For. Ecol. Manag.* 378, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.025>
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R., Bernard, F., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L.C., ten Brink, P., van Beukering, P., 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosyst. Serv.* 1, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>
- de Jong, G., van Noordwijk, A.J., 1992. Acquisition and Allocation of Resources: Genetic (CO) Variances, Selection, and Life Histories. *Am. Nat.* 139, 749–770. <https://doi.org/10.1086/285356>
- Dedryver, C.A., 1987. Biologie, écologie et dynamique de populations des pucerons des céréales en climat océanique. Paris 11.
- Dedryver, C.-A., Le Ralec, A., Fabre, F., 2010. The conflicting relationships between aphids and men: a review of aphid damage and control strategies. *C. R. Biol.* 333, 539–553.

- Desneux, N., Decourtye, A., Delpuech, J.-M., 2007. The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu Rev Entomol* 52, 81–106.
- Desouhant, E., Driessen, G., Amat, I., Bernstein, C., 2005. Host and food searching in a parasitic wasp *Venturia canescens*: a trade-off between current and future reproduction? *Anim. Behav.* 70, 145–152.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.015>
- Djouidi, E.A., Marie, A., Mangenot, A., Puech, C., Aviron, S., Plantegenest, M., Pétilon, J., 2018. Farming system and landscape characteristics differentially affect two dominant taxa of predatory arthropods. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 98–110.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.031>
- Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46, 387–400.
- Ekbom, B.S., Wikteliuss, S., Chiverton, P.A., 1992. Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in spring cereals?: A simulation study. *Entomol. Exp. Appl.* 65, 215–223. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb00674.x>
- Ekroos, J., Olsson, O., Rundlöf, M., Wätzold, F., Smith, H.G., 2014. Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? *Biol. Conserv.* 172, 65–71. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.013>
- Ellers, J., 1995. Fat and Eggs: an Alternative Method To Measure the Trade-Off Between Survival and Reproduction in Insect Parasitoids. *Neth. J. Zool.* 46, 227–235.
<https://doi.org/10.1163/156854295X00186>
- Elton, C.S., 1925. IX. The Dispersal of Insects to Spitsbergen. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 73, 289–299.
- Evans, L.M., Kaluthota, S., Pearce, D.W., Allan, G.J., Floate, K., Rood, S.B., Whitham, T.G., 2016. Bud phenology and growth are subject to divergent selection across a latitudinal gradient in *Populus angustifolia* and impact adaptation across the distributional range and associated arthropods. *Ecol. Evol.* 6, 4565–4581.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2222>
- Eyre, M.D., McMillan, S.D., Critchley, C.N.R., 2016. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of change and pattern in the agroecosystem: Longer surveys improve understanding. *Ecol. Indic.* 68, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.11.009>
- Fauvergue, X., Fleury, F., Lemaitre, C., Allemand, R., 1999. Parasitoid Mating Structures When Hosts Are Patchily Distributed: Field and Laboratory Experiments with *Leptopilina boulardi* and *L. heterotoma*. *Oikos* 86, 344.
<https://doi.org/10.2307/3546451>
- Fauvergue, X., Lo Genco, A., Lo Pinto, M., 2008. Virgins in the wild: mating status affects the behavior of a parasitoid foraging in the field. *Oecologia* 156, 913–920.
<https://doi.org/10.1007/s00442-008-1037-7>
- Fenner, F., Fantini, B., 1999. Biological control of vertebrate pests: the history of myxomatosis, an experiment in evolution. CABI publishing.
- Fiedler, A.K., Landis, D.A., Wratten, S.D., 2008. Maximizing ecosystem services from conservation biological control: The role of habitat management. *Biol. Control* 45, 254–271. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.12.009>
- Fink, U., Völkl, W., 1995. The effect of abiotic factors on foraging and oviposition success of the aphid parasitoid, *Aphidius rosae*. *Oecologia* 103, 371–378.
<https://doi.org/10.1007/BF00328627>
- Fischbein, D., Bernstein, C., Corley, J.C., 2013. Linking reproductive and feeding strategies in the parasitoid *Ibalia leucospoides*: does feeding always imply profit? *Evol. Ecol.* 27, 619–634. <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9608-9>

- Fischbein, D., Jofré, N., Corley, J.C., 2016. A comparative analysis of host feeding and life-history traits in parasitoid wasps. *Entomol. Exp. Appl.* 159, 172–180. <https://doi.org/10.1111/eea.12422>
- Fischer, S., Samietz, J., Wäckers, F.L., Dorn, S., 2004. Perception of Chromatic Cues During Host Location by the Pupal Parasitoid *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environ. Entomol.* 33, 81–87. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.1.81>
- Foti, M.C., Rostás, M., Peri, E., Park, K.C., Slimani, T., Wratten, S.D., Colazza, S., 2017. Chemical ecology meets conservation biological control: identifying plant volatiles as predictors of floral resource suitability for an egg parasitoid of stink bugs. *J. Pest Sci.* 90, 299–310. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0758-3>
- Frank, T., 1998. SLUG DAMAGE AND NUMBER OF SLUGS (GASTROPODA: PULMONATA) IN WINTER WHEAT IN FIELDS WITH SOWN WILDFLOWER STRIPS. *J. Molluscan Stud.* 64, 319–328. <https://doi.org/10.1093/mollus/64.3.319>
- Frank, T., Bramböck, M., 2016. Predatory beetles feed more pest beetles at rising temperature. *BMC Ecol.* 16. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0076-x>
- Frank, T., Reichhart, B., 2004. Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age. *Bull. Entomol. Res.* 94. <https://doi.org/10.1079/BER2004301>
- Fuller, R.J., Hinsley, S.A., Swetnam, R.D., 2004. The relevance of non-farmland habitats, uncropped areas and habitat diversity to the conservation of farmland birds. *Ibis* 146, 22–31.
- Gabriel, D., Roschewitz, I., Tschardt, T., Thies, C., 2006. Beta diversity at different spatial scale: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecol. Appl.* 16, 2011–2021. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2011:BDADSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)
- Gagic, V., Tschardt, T., Dormann, C.F., Gruber, B., Wilstermann, A., Thies, C., 2011. Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 2946–2953. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2645>
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., Valantin-Morison, M., 2018. Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *J. Pest Sci.* 91, 943–955. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-0958-0>
- Geiger, F., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J.J.A., 2009. Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl* 54, 529–535. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5>
- Giron, D., Pincebourde, S., Casas, J., 2004. Lifetime gains of host-feeding in a synovigenic parasitic wasp. *Physiol. Entomol.* 29, 436–442. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6962.2004.00414.x>
- Giunti, G., Canale, A., Messing, R.H., Donati, E., Stefanini, C., Michaud, J.P., Benelli, G., 2015. Parasitoid learning: Current knowledge and implications for biological control. *Biol. Control* 90, 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.007>
- Godfray, H.C.J., 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology, Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Griffiths, G.J., Holland, J.M., Bailey, A., Thomas, M.B., 2008. Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biol. Control* 45, 200–209.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A., You, M., 2017. Habitat Management to Suppress Pest Populations: Progress and Prospects. *Annu. Rev. Entomol.* 62, 91–109. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035050>

- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H., Tilman, D., 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol. Lett.* 12, 1029–1039. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01356.x>
- Hagen, K.S., 1999. Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests. *Handb. Biol. Control Princ. Appl. Biol. Control*.
- Hagnell, J., Schander, C., Nilsson, M., Ragnarsson, J., Valstar, H., Wollkopf, A.M., von Proschwitz, T., 2006. How to trap a slug: Commercial versus homemade slug traps. *Crop Prot.* 25, 212–215.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., de Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hare, J.D., Morgan, D.J., Nguyun, T., 1997. Increased parasitization of California red scale in the field after exposing its parasitoid, *Aphytis melinus*, to a synthetic kairomone. *Entomol. Exp. Appl.* 82, 73–81.
- Harvey, J.A., 2000. Dynamic effects of parasitism by an endoparasitoid wasp on the development of two host species: implications for host quality and parasitoid fitness. *Ecol. Entomol.* 25, 267–278.
- Harvey, J.A., Essens, T.A., Las, R.A., van Veen, C., Visser, B., Ellers, J., Heinen, R., Gols, R., 2017. Honey and honey-based sugars partially affect reproductive trade-offs in parasitoids exhibiting different life-history and reproductive strategies. *J. Insect Physiol.* 98, 134–140. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.12.003>
- Hassell, M.P., Southwood, T.R.E., 1978. Foraging Strategies of Insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9, 75–98. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.09.110178.000451>
- Heil, M., 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci.* 16, 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.01.003>
- Heimpel, G.E., Collier, T.R., 1996. The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biol. Rev.* 71, 373–400. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1996.tb01279.x>
- Heimpel, G.E., Mills, N.J., 2017. Biological control: ecology and applications. Cambridge University Press, New York.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V., Bugter, R., 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes: Agricultural factors and arthropod biodiversity. *J. Appl. Ecol.* 44, 340–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>
- Hendriksma, H.P., Oxman, K.L., Shafir, S., 2014. Amino acid and carbohydrate tradeoffs by honey bee nectar foragers and their implications for plant–pollinator interactions. *J. Insect Physiol.* 69, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.05.025>
- Hickman, J.M., Wratten, S.D., 1996. Use of *Phelia tanacetifolia* Strips To Enhance Biological Control of Aphids by Overfly Larvae in Cereal Fields. *J. Econ. Entomol.* 89, 832–840. <https://doi.org/10.1093/jee/89.4.832>
- Hogervorst, P.A.M., Wäckers, F.L., Romeis, J., 2007. Effects of honeydew sugar composition on the longevity of *Aphidius ervi*. *Entomol. Exp. Appl.* 122, 223–232. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00505.x>
- Hoitink, H., Boehm, M., 1999. Biocontrol within the context of soil microbial communities: a substrate-dependent phenomenon. *Annu. Rev. Phytopathol.* 37, 427–446.

- Hokkanen, H.M., Pimentel, D., 1989. New associations in biological control: theory and practice. *Can. Entomol.* 121, 829–840.
- Holland, J.M., Bianchi, F.J., Entling, M.H., Moonen, A.-C., Smith, B.M., Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies: Structure, function and management of semi-natural habitats for biological control. *Pest Manag. Sci.* 72, 1638–1651. <https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holland, J.M., Birkett, T., Southway, S., 2009. Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl* 54, 19–33. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9152-2>
- Holland, J.M., Perry, J.N., Winder, L., 1999. The within-field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. *Bull. Entomol. Res.* 89. <https://doi.org/10.1017/S0007485399000656>
- Holland, J.M., Thomas, C.F.G., Birkett, T., Southway, S., 2007. Spatio-temporal distribution and emergence of beetles in arable fields in relation to soil moisture. *Bull. Entomol. Res.* 97, 89. <https://doi.org/10.1017/S0007485307004804>
- Holmes, P.R., 1988. Mobility of apterous grain aphids *Sitobion avenae* within wheat fields. *Entomol. Exp. Appl.* 46, 275–279.
- Honek, A., Martinkova, Z., Dixon, A.F.G., Saska, P., 2017. Annual predictions of the peak numbers of *Sitobion avenae* infesting winter wheat. *J. Appl. Entomol.* 141, 352–362. <https://doi.org/10.1111/jen.12344>
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., III, Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. <https://doi.org/10.2307/4539083>
- Hossain, Z., Gurr, G.M., Wratten, S.D., Raman, A., 2002. Habitat manipulation in lucerne *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and “refuge” crop strips. *J. Appl. Ecol.* 39, 445–454. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00729.x>
- Houghton, J.T., Meiro Filho, L., Callander, B.A., Harris, N., Kattenburg, A., Maskell, K., 1996. Climate change 1995: the science of climate change. *Clim. Change* 584.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.* 15, 56–61. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4)
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.* 93, 145–159.
- Irvin, N.A., Hoddle, M.S., 2015. The Effect of Buckwheat Flowers and Cahaba Vetch Extrafloral Nectaries on Fitness of the Vine Mealybug Parasitoid *Anagyrus pseudococchi* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Fla. Entomol.* 98, 237–242. <https://doi.org/10.1653/024.098.0140>
- Ives, A.R., 1995. Spatial Heterogeneity and Host-Parasitoid Population Dynamics: Do We Need to Study Behavior? *Oikos* 74, 366–376. <https://doi.org/10.2307/3545981>
- Jaatinen, K., Öst, M., Hobson, K.A., 2016. State-dependent capital and income breeding: a novel approach to evaluating individual strategies with stable isotopes. *Front. Zool.* 13. <https://doi.org/10.1186/s12983-016-0157-x>
- Jacob, H.S., Evans, E.W., 2001. Influence of Food Deprivation on Foraging Decisions of the Parasitoid <i>Bathyplectes curculionis</i> (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94, 605–611. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0605:IOFDOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0605:IOFDOF]2.0.CO;2)

- Jacome, I., Aluja, M., Liedo, P., Nestel, D., 1995. The influence of adult diet and age on lipid reserves in the tropical fruit fly *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). *J. Insect Physiol.* 41, 1079–1086.
- Jamont, M., Dubois-Pot, C., Jaloux, B., 2014. Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic Appl. Ecol.* 15, 151–160. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.01.001>
- Jaskula, R., Soszyńska-Maj, A., 2011. What do we know about winter active ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Central and Northern Europe? *ZooKeys* 100, 517–532. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1543>
- Jervis, M.A. (Ed.), 2005. *Insects as natural enemies: a practical perspective*. Springer, Dordrecht.
- Jervis, M.A., Boggs, C.L., Ferns, P.N., 2005. Egg maturation strategy and its associated trade-offs: a synthesis focusing on Lepidoptera. *Ecol. Entomol.* 30, 359–375. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00712.x>
- Jervis, M.A., Heimpel, G.E., Ferns, P.N., Harvey, J.A., Kidd, N.A.C., 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of “ovigeny.” *J. Anim. Ecol.* 70, 442–458. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00507.x>
- Jervis, M.A., Kidd, N.A.C., Fitton, M.G., Huddleston, T., Dawah, H.A., 1993. Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *J. Nat. Hist.* 27, 67–105. <https://doi.org/10.1080/00222939300770051>
- Jiang, J.-X., Yang, J.-H., Ji, X.-Y., Zhang, H., Wan, N.-F., 2018. Experimental temperature elevation promotes the cooperative ability of two natural enemies in the control of insect herbivores. *Biol. Control* 117, 52–62. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.09.001>
- Jönsson, K.I., Herczeg, G., O’Hara, R.B., Söderman, F., ter Schure, A.F.H., Larsson, P., Merilä, J., 2009. Sexual patterns of prebreeding energy reserves in the common frog *Rana temporaria* along a latitudinal gradient. *Ecography* 32, 831–839. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05352.x>
- Jönsson, K.I., Jonsson, K.I., 1997. Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos* 78, 57. <https://doi.org/10.2307/3545800>
- Jonsson, M., Straub, C.S., Didham, R.K., Buckley, H.L., Case, B.S., Hale, R.J., Gratton, C., Wratten, S.D., 2015. Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1274–1282. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12489>
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R., Boucher, T., 2007. Domesticated Nature: Shaping Landscapes and Ecosystems for Human Welfare. *Science* 316, 1866–1869. <https://doi.org/10.1126/science.1140170>
- Kemp, J.C., Barrett, G.W., 1989. Spatial patterning: impact of uncultivated corridors on arthropod populations within soybean agroecosystems. *Ecology* 70, 114–128.
- Killen, S.S., Marras, S., Metcalfe, N.B., McKenzie, D.J., Domenici, P., 2013. Environmental stressors alter relationships between physiology and behaviour. *Trends Ecol. Evol.* 28, 651–658. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.005>
- Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Díaz, M., Esteban, J., Fernández, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Jöhl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E.J.P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Verhulst, J., West, T.M., Yela, J.L., 2006. Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries: Biodiversity effects of European agri-environment schemes. *Ecol. Lett.* 9, 243–254. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00869.x>

- Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G., Tscharnkte, T., 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends Ecol. Evol.* 26, 474–481. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.009>
- Knops, J.M.H., Tilman, D., Haddad, N.M., Naeem, S., Mitchell, C.E., Haarstad, J., Ritchie, M.E., Howe, K.M., Reich, P.B., Siemann, E., Groth, J., 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecol. Lett.* 2, 286–293. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00083.x>
- Kopta, T., Pokluda, R., Psota, V., 2012. Attractiveness of flowering plants for natural enemies. *Hort SciPrague* 39, 89–96.
- Korenko, S., Pekar, S., Honěk, A., 2010. Predation activity of two winter-active spiders (Araneae: Anyphaenidae, Philodromidae). *J. Therm. Biol.* 35, 112–116.
- Krespi, L., 1990. Etude de la biocénose parasitaire des pucerons des céréales dans le bassin de Rennes: cas particulier d'*Aphidius uzbekistanicus* Luz. Rennes 1.
- Krespi, L., Dedryver, C.-A., Creach, V., Rabasse, J.-M., Le Ralec, A., Nenon, J.-P., 1997. Variability in the Development of Cereal Aphid Parasitoids and Hyperparasitoids in Oceanic Regions as a Response to Climate and Abundance of Hosts. *Environ. Entomol.* 26, 545–551. <https://doi.org/10.1093/ee/26.3.545>
- Kröber, T., Carl, K., 1991. Cereal aphids and their natural enemies in Europe—a literature review. *Biocontrol News Inf.* 12, 357–371.
- Kugimiya, S., Shimoda, T., Wajnberg, E., Uefune, M., Takabayashi, J., 2010. Host-searching responses to herbivory-associated chemical information and patch use depend on mating status of female solitary parasitoid wasps. *Ecol. Entomol.* 35, 279–286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01194.x>
- Lacey, L.A., Frutos, R., Kaya, H.K., Vail, P., 2001. Insect pathogens as biological control agents: do they have a future? *Biol. Control* 21, 230–248.
- Lacher, Thomas E., Willig, M.R., Mares, M.A., 1982. Food Preference as a Function of Resource Abundance with Multiple Prey Types: An Experimental Analysis of Optimal Foraging Theory. *Am. Nat.* 120, 297–316. <https://doi.org/10.1086/283992>
- Lahiri, S., Orr, D., Cardoza, Y.J., Sorenson, C., 2017. Longevity and fecundity of the egg parasitoid *Telenomus podisi* provided with different carbohydrate diets. *Entomol. Exp. Appl.* 162, 178–187. <https://doi.org/10.1111/eea.12531>
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- Langer, A., Hance, T., 2004. Enhancing parasitism of wheat aphids through apparent competition: a tool for biological control. *Agric. Ecosyst. Environ.* 102, 205–212. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2003.07.005>
- Lavandero, B., Wratten, S., Shishehbor, P., Worner, S., 2005. Enhancing the effectiveness of the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Helen): Movement after use of nectar in the field. *Biol. Control* 34, 152–158. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.04.013>
- Lavandero, B., Wratten, S.D., Didham, R.K., Gurr, G., 2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: A double-edged sword? *Basic Appl. Ecol.* 7, 236–243. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.09.004>
- Le Lann, C., 2009. Partage de la ressource au sein d'une guild : des histoires de vie, comportements et réactions à la température contrastés (PhD Thesis).
- Le Lann, Cecile, Outreman, Y., van Alphen, J.J.M., van Baaren, J., 2011. First in, last out: asymmetric competition influences patch exploitation of a parasitoid. *Behav. Ecol.* 22, 101–107. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq180>

- Le Lann, C., Visser, B., van Baaren, J., van Alphen, J.J.M., Ellers, J., 2012. Comparing resource exploitation and allocation of two closely related aphid parasitoids sharing the same host. *Evol. Ecol.* 26, 79–94. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9498-2>
- Le Lann, Cécile, Wardziak, T., van Baaren, J., van Alphen, J.J.M., 2011a. Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp: Temperature affects physiology and behaviour of a parasitoid. *Funct. Ecol.* 25, 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01813.x>
- Le Lann, Cécile, Wardziak, T., van Baaren, J., van Alphen, J.J.M., 2011b. Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp: Temperature affects physiology and behaviour of a parasitoid. *Funct. Ecol.* 25, 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01813.x>
- Lee, J.C., Andow, D.A., Heimpel, G.E., 2006. Influence of floral resources on sugar feeding and nutrient dynamics of a parasitoid in the field. *Ecol. Entomol.* 31, 470–480. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00800.x>
- Lee, J.C., Heimpel, G.E., 2005. Impact of flowering buckwheat on Lepidopteran cabbage pests and their parasitoids at two spatial scales. *Biol. Control* 34, 290–301. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.06.002>
- 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. *Entomol. Exp. Appl.* 111, 189–199. <https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00165.x>
- Leemans, R., Eickhout, B., 2004. Another reason for concern: regional and global impacts on ecosystems for different levels of climate change. *Glob. Environ. Change* 14, 219–228. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2004.04.009>
- Lemoine, N.P., Doublet, D., Salminen, J.-P., Burkepile, D.E., Parker, J.D., 2017. Responses of plant phenology, growth, defense, and reproduction to interactive effects of warming and insect herbivory. *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.1855>
- Lenaerts, M., Goelen, T., Paulussen, C., Herrera-Malaver, B., Steensels, J., Van den Ende, W., Verstrepen, K.J., Wäckers, F., Jacquemyn, H., Lievens, B., 2017. Nectar bacteria affect life history of a generalist aphid parasitoid by altering nectar chemistry. *Funct. Ecol.* 31, 2061–2069. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12933>
- Lenaerts, M., Pozo, M.I., Wäckers, F., Van den Ende, W., Jacquemyn, H., Lievens, B., 2016. Impact of microbial communities on floral nectar chemistry: Potential implications for biological control of pest insects. *Basic Appl. Ecol.* 17, 189–198. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2015.10.001>
- Levins, R., 1975. Evolution in communities near equilibrium. *Ecol. Evol. Communities* 16–50.
- Lewis, W.J., Stapel, J.O., Cortesero, A.M., Takasu, K., 1998. Understanding How Parasitoids Balance Food and Host Needs: Importance to Biological Control. *Biol. Control* 11, 175–183. <https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0588>
- Liman, A.-S., Eklund, K., Björkman, C., 2016. Predator refuges for conservation biological control in an intermediately disturbed system: the rise and fall of a simple solution. *J. Appl. Ecol.* 53, 1823–1830. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12709>
- Lindborg, R., Gordon, L.J., Malinga, R., Bengtsson, J., Peterson, G., Bommarco, R., Deutsch, L., Gren, Å., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2017. How spatial scale shapes the generation and management of multiple ecosystem services. *Ecosphere* 8, e01741. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1741>
- Lockwood, J.A., 1993. Environmental issues involved in biological control of rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) with exotic agents. *Environ. Entomol.* 22, 503–518.

- LoPresti, A., Charland, A., Woodard, D., Randerson, J., Diffenbaugh, N.S., Davis, S.J., 2015. Rate and velocity of climate change caused by cumulative carbon emissions. *Environ. Res. Lett.* 10, 095001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/9/095001>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science* 294, 804–808.
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience* 56, 311. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[311:TEVOES\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2)
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.* 41, 231–256.
- Lucchetta, P., Bernstein, C., Théry, M., Lazzari, C., Desouhant, E., 2008. Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp. *Anim. Cogn.* 11, 525–533. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0144-5>
- Lucchetta, P., Desouhant, E., Wajnberg, E., Bernstein, C., 2007. Small but smart: the interaction between environmental cues and internal state modulates host-patch exploitation in a parasitic wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 1409–1418.
- Luff, M.L., 1966. Cold hardiness of some beetles living in grass tussocks. *Entomol. Exp. Appl.* 9, 191–199. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1966.tb02348.x>
- Lundgren, J.G., 2009. Relationships of natural enemies and non-prey foods. Springer Science & Business Media.
- Macfadyen, S., McDonald, G., Hill, M.P., 2018. From species distributions to climate change adaptation: Knowledge gaps in managing invertebrate pests in broad-acre grain crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 253, 208–219.
- Martins da Silva, P., Oliveira, J., Ferreira, A., Fonseca, F., Pereira, J.A., Aguiar, C.A.S., Serrano, A.R.M., Sousa, J.P., Santos, S.A.P., 2017. Habitat structure and neighbor linear features influence more carabid functional diversity in olive groves than the farming system. *Ecol. Indic.* 79, 128–138. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.022>
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheffinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S., Züst, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Change Biol.* 12, 1969–1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Mevi-Schütz, J., Erhardt, A., 2005. Amino Acids in Nectar Enhance Butterfly Fecundity: A Long-Awaited Link. *Am. Nat.* 165, 411–419. <https://doi.org/10.1086/429150>
- Minkenberg, O.P.J.M., Tatar, M., Rosenheim, J.A., 1992. Egg Load as a Major Source of Variability in Insect Foraging and Oviposition Behavior. *Oikos* 65, 134. <https://doi.org/10.2307/3544896>
- Morano, S., Stewart, K.M., Sedinger, J.S., Nicolai, C.A., Vavra, M., 2013. Life-history strategies of North American elk: trade-offs associated with reproduction and survival. *J. Mammal.* 94, 162–172. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-074.1>
- Muller, K., Thiéry, D., Moret, Y., Moreau, J., 2015. Male larval nutrition affects adult reproductive success in wild European grapevine moth (*Lobesia botrana*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69, 39–47. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1815-7>
- Nicolson, S.W., 1998. The Importance of Osmosis in Nectar Secretion and its Consumption by Insects. *Am. Zool.* 38, 418–425.

- Öberg, S., 2007. Diversity of spiders after spring sowing ? influence of farming system and habitat type. *J. Appl. Entomol.* 131, 524–531. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01173.x>
- Oberg, S., Mayr, S., Dauber, J., 2008. Landscape effects on recolonisation patterns of spiders in arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 123, 211–218. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.06.005>
- Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., 2015. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends Ecol. Evol.* 30, 673–684.
- Olkowski, W., Zhang, A., 1998. Habitat management for biological control, examples from China. *Enhancing Biol. Control Habitat Manag. Promote Nat. Enemies Agric. Pests Univ. Calif. Press Berkeley* 255–270.
- Olson, D.A.W.N.M., Fadamiro, H., Lundgren, J.O. natha. G., Heimpel, G.E., 2000. Effects of sugar feeding on carbohydrate and lipid metabolism in a parasitoid wasp. *Physiol. Entomol.* 25, 17–26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2000.00155.x>
- Onzo, A., Hanna, R., Negloh, K., Toko, M., Sabelis, M.W., 2005. Biological control of cassava green mite with exotic and indigenous phytoseiid predators—Effects of intraguild predation and supplementary food. *Biol. Control* 33, 143–152. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.02.006>
- Östman, Ö., 2004. The relative effects of natural enemy abundance and alternative prey abundance on aphid predation rates. *Biol. Control* 30, 281–287. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.01.015>
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Paz, A., Jareño, D., Arroyo, L., Viñuela, J., Arroyo, B., Mougeot, F., Luque-Larena, J.J., Fargallo, J.A., 2013. Avian predators as a biological control system of common vole (*Microtus arvalis*) populations in north-western Spain: experimental set-up and preliminary results. *Pest Manag. Sci.* 69, 444–450.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.* 4, 439–473.
- Pekár, S., Michalko, R., Loverre, P., Líznavá, E., Černecká, L., 2015. Biological control in winter: novel evidence for the importance of generalist predators. *J. Appl. Ecol.* 52, 270–279.
- Pérez, J., Rojas, J.C., Montoya, P., Liedo, P., González, F.J., Castillo, A., 2012. Size, shape and hue modulate attraction and landing responses of the braconid parasitoid *Fopius arisanus* to fruit odour-baited visual targets. *BioControl* 57, 405–414. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9416-0>
- Petanidou, T., 2005. Sugars in Mediterranean Floral Nectars: An Ecological and Evolutionary Approach. *J. Chem. Ecol.* 31, 1065–1088. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-4248-y>
- 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. *Ecol. Entomol.* 26, 404–410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00330.x>
- Pope, T.W., Kissen, R., Grant, M., Pickett, J.A., Rossiter, J.T., Powell, G., 2008. Comparative Innate Responses of the Aphid Parasitoid *Diaeretiella rapae* to Alkenyl Glucosinolate Derived Isothiocyanates, Nitriles, and Epithionitriles. *J. Chem. Ecol.* 34, 1302–1310. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9531-2>

- Power, A.G., 2010. Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2959–2971. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0143>
- Primdahl, J., Peco, B., Schramek, J., Andersen, E., Oñate, J.J., 2003. Environmental effects of agri-environmental schemes in Western Europe. *J. Environ. Manage.* 67, 129–138. [https://doi.org/10.1016/S0301-4797\(02\)00192-5](https://doi.org/10.1016/S0301-4797(02)00192-5)
- Prischmann, D., James, D., Storm, C., Wright, L., Snyder, W., 2014. Identity, abundance, and phenology of *Anagrus* spp. (Hymenoptera: Mymaridae) and leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) associated with grape, blackberry, and wild rose in Washington State. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 100, 41–52.
- Pyke, G.H., 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 523–575. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002515>
- Pywell, R., James, K., Herbert, I., Meek, W., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biol. Conserv.* 123, 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.010>
- Pywell, R.F., Heard, M.S., Bradbury, R.B., Hinsley, S., Nowakowski, M., Walker, K.J., Bullock, J.M., 2012. Wildlife-friendly farming benefits rare birds, bees and plants. *Biol. Lett.* 8, 772–775.
- Rabasse, J.-M., Dedryver, C.-A., Gelle, A., Lafont, J.-P., Molinari, J., 1983. Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France. III. Action des hyménoptères parasites sur les populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Wlk. et *Rhopalosiphum padi* L. *Agronomie* 3, 779–790. <https://doi.org/10.1051/agro:19830809>
- Rahat, S., Gurr, G.M., Wratten, S.D., Mo, J., Neeson, R., 2005. Effect of plant nectars on adult longevity of the stinkbug parasitoid, *Trissolcus basal*. *Int. J. Pest Manag.* 51, 321–324. <https://doi.org/10.1080/09670870500312778>
- Räisänen, J., Hansson, U., Ullerstig, A., Döschner, R., Graham, L.P., Jones, C., Meier, H.E.M., Samuelsson, P., Willén, U., 2004. European climate in the late twenty-first century: regional simulations with two driving global models and two forcing scenarios. *Clim. Dyn.* 22, 13–31. <https://doi.org/10.1007/s00382-003-0365-x>
- Rivero, A., Casas, J., 1999. Incorporating physiology into parasitoid behavioral ecology: the allocation of nutritional resources. *Res. Popul. Ecol.* 41, 39–45. <https://doi.org/10.1007/PL00011981>
- Roff, D.A., Fairbairn, D.J., 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *J. Evol. Biol.* 20, 433–447. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01255.x>
- Roff, D.A.D.A., 2002. Life history evolution.
- Roitberg, B.D., Mangel, M., Lalonde, R.G., Roitberg, C.A., van Alphen, J.J.M., Vet, L., 1992. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behav. Ecol.* 3, 156–165. <https://doi.org/10.1093/beheco/3.2.156>
- Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43, 95–124. <https://doi.org/10.2307/1942161>
- Rosenheim, J.A., Heimpel, G.E., Mangel, M., 2000. Egg maturation, egg resorption and the costliness of transient egg limitation in insects. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 1565–1573.
- Roy, H., Wajnberg, E., 2008. From biological control to invasion: the ladybird *Harmonia axyridis* as a model species. *BioControl* 53, 1–4.
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tschardtke, T., Weisser, W.W., Winqvist, C., Woltz, M., Bommarco, R., 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative

- synthesis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 221, 198–204.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039>
- Russell, M., 2015. A meta-analysis of physiological and behavioral responses of parasitoid wasps to flowers of individual plant species. *Biol. Control* 82, 96–103.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.11.014>
- Sala, O.E., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774.
<https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V., Woolmer, G., 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience* 52, 891.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0891:THFATL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0891:THFATL]2.0.CO;2)
- Sarukhan, J., Whyte, A., Hassan, R., Scholes, R., Ash, N., Carpenter, S., Pingali, P., Bennett, E., Zurek, M., Chopra, K., others, 2005. Millenium ecosystem assessment: Ecosystems and human well-being.
- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., Tschardtke, T., 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 1905–1909.
- Schmidt, M.H., Thies, C., Nentwig, W., Tschardtke, T., 2007. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *J. Biogeogr.* 0, 070901070439002-??? <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01774.x>
- Schmidt, M.H., Tschardtke, T., 2005. The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. *Agric. Ecosyst. Environ.* 105, 235–242.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.03.009>
- Schmidt-Entling, M.H., Döbeli, J., 2009. Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 19–22.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.04.015>
- Segura, D.F., Viscarret, M.M., Carabajal Paladino, L.Z., Ovruski, S.M., Cladera, J.L., 2007. Role of visual information and learning in habitat selection by a generalist parasitoid foraging for concealed hosts. *Anim. Behav.* 74, 131–142.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.12.005>
- Siekmann, G., Keller, M.A., Tenhumberg, B., 2004. The Sweet Tooth of Adult Parasitoid *Cotesia rubecula*: Ignoring Hosts for Nectar? *J. Insect Behav.* 17, 459–476.
<https://doi.org/10.1023/B:JOIR.0000042535.76279.c7>
- Simon, J.-C., Peccoud, J., 2018. Rapid evolution of aphid pests in agricultural environments. *Curr. Opin. Insect Sci.* 26, 17–24. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.12.009>
- Sirost, E., Bernstein, C., 1996. Time sharing between host searching and food searching in parasitoids: state-dependent optimal strategies. *Behav. Ecol.* 7, 189–194.
<https://doi.org/10.1093/beheco/7.2.189>
- Sisterson, M.S., Averill, A.L., 2002. Costs and Benefits of Food Foraging for a Braconid Parasitoid. *J. Insect Behav.* 15, 571–588. <https://doi.org/10.1023/A:1016389402543>
- Smith, M.D., 2011. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research: Defining extreme climate events. *J. Ecol.* 99, 656–663. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01798.x>
- Sobhy, I.S., Baets, D., Goelen, T., Herrera-Malaver, B., Bosmans, L., Van den Ende, W., Verstrepen, K.J., Wäckers, F., Jacquemyn, H., Lievens, B., 2018. Sweet Scents: Nectar Specialist Yeasts Enhance Nectar Attraction of a Generalist Aphid Parasitoid Without Affecting Survival. *Front. Plant Sci.* 9.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01009>
- Southwood, T.R.E., 1977. Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *J. Anim. Ecol.* 46, 336. <https://doi.org/10.2307/3817>

- Sparks, T.H., Menzel, A., 2002. Observed changes in seasons: an overview. *Int. J. Climatol.* 22, 1715–1725. <https://doi.org/10.1002/joc.821>
- Stahl, J.M., Nepi, M., Galetto, L., Guimarães, E., Machado, S.R., 2012. Functional aspects of floral nectar secretion of *Ananas ananassoides*, an ornithophilous bromeliad from the Brazilian savanna. *Ann. Bot.* 109, 1243–1252. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs053>
- Starý, P., 1974. Taxonomy, origin, distribution and host range of *Aphidius* species (Hym., Aphidiidae) in relation to biological control of the pea aphid in Europe and North America. *Z. Für Angew. Entomol.* 77, 141–171.
- Stearns, S.C., 1976. Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *Q. Rev. Biol.* 51, 3–47.
- Stephens, P.A., Houston, A.I., Harding, K.C., Boyd, I.L., McNamara, J.M., 2014. Capital and income breeding: the role of food supply. *Ecology* 95, 882–896. [Uhttps://doi.org/10.1890/13-1434.1](https://doi.org/10.1890/13-1434.1)
- Stevenson, P.C., Nicolson, S.W., Wright, G.A., 2017. Plant secondary metabolites in nectar: impacts on pollinators and ecological functions. *Funct. Ecol.* 31, 65–75. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12761>
- Stienen, E.W.M., Brenninkmeijer, A., Courtens, W., 2015. Intra-specific plasticity in parental investment in a long-lived single-prey loader. *J. Ornithol.* 156, 699–710. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1170-0>
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Strong, D.R., Lawton, J.H., Southwood, S.R., 1984. Insects on plants. Community patterns and mechanisms. Blackwell Scientific Publications.
- Sukhdev, P., Wittmer, H., Schröter-Schlaack, C., Nesshöver, C., Bishop, J., Brink, P. ten, Gundimeda, H., Kumar, P., Simmons, B., 2010. The economics of ecosystems and biodiversity: mainstreaming the economics of nature: a synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB. UNEP, Ginebra (Suiza).
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu. Rev. Entomol.* 47, 561–594.
- Takasu, K., Lewis, W.J., 1993. Host- and Food-Foraging of the Parasitoid *Microplitis croceipes*: Learning and Physiological State Effects. *Biol. Control* 3, 70–74. <https://doi.org/10.1006/bcon.1993.1011>
- Tatar, M., Carey, J.R., 1995. Nutrition Mediates Reproductive Trade-Offs with Age-Specific Mortality in the Beetle *Callosobruchus Maculatus*. *Ecology* 76, 2066–2073. <https://doi.org/10.2307/1941681>
- Tena, A., Pekas, A., Cano, D., Wäckers, F.L., Urbaneja, A., 2015a. Sugar provisioning maximizes the biocontrol service of parasitoids. *J. Appl. Ecol.* 52, 795–804. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12426>
- Tena, A., Pekas, A., Cano, D., Wäckers, F.L., Urbaneja, A., 2015b. Sugar provisioning maximizes the biocontrol service of parasitoids. *J. Appl. Ecol.* 52, 795–804. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12426>
- Tena, A., Senft, M., Desneux, N., Dregni, J., Heimpel, G.E., 2018. The influence of aphid-produced honeydew on parasitoid fitness and nutritional state: A comparative study. *Basic Appl. Ecol.* 29, 55–68. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.04.003>
- Tenhumberg, B., Siekmann, G., Keller, M.A., 2006. Optimal time allocation in parasitic wasps searching for hosts and food. *Oikos* 113, 121–131. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14274.x>
- Thiele, H.-U., 2012. Carabid beetles in their environments: a study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. Springer Science & Business Media.

- Thiéry, D., Louâpre, P., Muneret, L., Rusch, A., Sentenac, G., Vogelweith, F., Iltis, C., Moreau, J., 2018. Biological protection against grape berry moths. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 38. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0493-7>
- Thomas, C.F., Marshall, E.J., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72, 131–144. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(98\)00169-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(98)00169-8)
- Thomas, M.B., Wratten, S.D., Sotherton, N.W., 1992. Creation of 'Island' Habitats in Farmland to Manipulate Populations of Beneficial Arthropods: Predator Densities and Species Composition. *J. Appl. Ecol.* 29, 524–531. <https://doi.org/10.2307/2404521>
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., Mosseler, A., 2009. Forest resilience, biodiversity, and climate change, in: Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series No. 43. 1–67. pp. 1–67.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Tilman, D., 1999. Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 5995–6000. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.11.5995>
- Tompkins, J.-M.L., Wratten, S.D., Wäckers, F.L., 2010. Nectar to improve parasitoid fitness in biological control: Does the sucrose:hexose ratio matter? *Basic Appl. Ecol.* 11, 264–271. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.010>
- Török, J., Hegyi, G., Tóth, L., Könczey, R., 2004. Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141, 432–443. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1667-3>
- Tougeron, K., 2017. Variabilité de la diapause chez les parasitoïdes de pucerons dans le cadre des changements climatiques : implications en lutte biologique (PhD Thesis).
- Tougeron, K., Le Lann, C., Brodeur, J., van Baaren, J., 2017. Are aphid parasitoids from mild winter climates losing their winter diapause? *Oecologia* 183, 619–629. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3770-7>
- Townsend, C.R., Hildrew, A.G., 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshw. Biol.* 31, 265–275.
- Townsend, C.R., Hildrew, A.G., 1980. Foraging in a patchy environment by a predatory net-spinning caddis larva: A test of optimal foraging theory. *Oecologia* 47, 219–221. <https://doi.org/10.1007/BF00346824>
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005a. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tscharntke, T., Rand, T.A., Bianchi, F.J., 2005b. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop—noncrop interface, in: *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR, pp. 421–432.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>

- Tschumi, M., Albrecht, M., Bärtschi, C., Collatz, J., Entling, M.H., Jacot, K., 2016a. Perennial, species-rich wildflower strips enhance pest control and crop yield. *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.001>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Collatz, J., Dubsky, V., Entling, M.H., Najar-Rodriguez, A.J., Jacot, K., 2016b. Tailored flower strips promote natural enemy biodiversity and pest control in potato crops. *J. Appl. Ecol.* 53, 1169–1176. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12653>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 11, 1351–1363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>
- Uelmen, J.A., Lindroth, R.L., Tobin, P.C., Reich, P.B., Schwartzberg, E.G., Raffa, K.F., 2016. Effects of winter temperatures, spring degree-day accumulation, and insect population source on phenological synchrony between forest tent caterpillar and host trees. *For. Ecol. Manag.* 362, 241–250. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.045>
- Ulber, B., Williams, I.H., Klukowski, Z., Luik, A., Nilsson, C., 2010. Parasitoids of oilseed rape pests in Europe: key species for conservation biocontrol, in: *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer, pp. 45–76.
- Van Alphen, J.J.M., Vet, L.E.M., 1986. An evolutionary approach to host finding and selection.
- van Baaren, J., Le Lann, C., JM van Alphen, J., 2010. Consequences of Climate Change for Aphid-Based Multi-trophic Systems, in: Kindlmann, P., Dixon, A.F.G., Michaud, J.P. (Eds.), *Aphid Biodiversity under Environmental Change*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 55–68. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8601-3_4
- van Baaren, J., Nénon, J.-P., 1996. Host location and discrimination mediated through olfactory stimuli in two species of Encyrtidae. *Entomol. Exp. Appl.* 81, 61–69.
- Van Lexmond, M.B., Bonmatin, J.-M., Goulson, D., Noome, D.A., 2015. Worldwide integrated assessment on systemic pesticides. Springer.
- van Rijn, P.C.J., Kooijman, J., Wäckers, F.L., 2013. The contribution of floral resources and honeydew to the performance of predatory hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Biol. Control* 67, 32–38. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.06.014>
- van Swaay, C., Warren, M., Loïs, G., 2006. Biotope Use and Trends of European Butterflies. *J. Insect Conserv.* 10, 189–209. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-6293-4>
- Vattala, H.D., Wratten, S.D., Phillips, C.B., Wäckers, F.L., 2006. The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biol. Control* 39, 179–185. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.06.003>
- Vinson, S.B., Iwantsch, G., 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 25, 397–419.
- Visser, B., Ellers, J., 2008. Lack of lipogenesis in parasitoids: A review of physiological mechanisms and evolutionary implications. *J. Insect Physiol.* 54, 1315–1322. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.07.014>
- Visser, B., Le Lann, C., den Blanken, F.J., Harvey, J.A., van Alphen, J.J.M., Ellers, J., 2010. Loss of lipid synthesis as an evolutionary consequence of a parasitic lifestyle. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 8677–8682. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001744107>
- Vollhardt, I.M.G., Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., Thies, C., Tscharntke, T., 2010a. Spatial distribution of flower vs. honeydew resources in cereal fields may affect aphid parasitism. *Biol. Control* 53, 204–213. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.12.011>
- Vollhardt, I.M.G., Bianchi, F.J.J.A., Wäckers, F.L., Thies, C., Tscharntke, T., 2010b. Nectar vs. honeydew feeding by aphid parasitoids: does it pay to have a discriminating

- palate?: Does preference for nectar matter? *Entomol. Exp. Appl.* 137, 1–10.
<https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2010.01025.x>
- Wäckers, F., 2004. Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biol. Control* 29, 307–314.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.08.005>
- Wäckers, F.L., 2001a. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Insect Physiol.* 47, 1077–1084. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00088-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00088-9)
- Wäckers, F.L., 2001b. A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Insect Physiol.* 47, 1077–1084. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00088-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00088-9)
- Wäckers, F.L., 1994. The effect of food deprivation on the innate visual and olfactory preferences in the parasitoid *Cotesia rubecula*. *J. Insect Physiol.* 40, 641–649.
[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(94\)90091-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(94)90091-4)
- Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., 2012. Pick and Mix: Selecting Flowering Plants to Meet the Requirements of Target Biological Control Insects, in: Gurr, G.M., Wratten, S.D., Snyder, W.E., Read, D.M.Y. (Eds.), *Biodiversity and Insect Pests*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 139–165.
- 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. *Ann. Appl. Biol.* 101, 211–218.
- Wang, W., Lu, S.-L., Liu, W.-X., Cheng, L.-S., Zhang, Y.-B., Wan, F.-H., 2014. Effects of Five Naturally Occurring Sugars on the Longevity, Oogenesis, and Nutrient Accumulation Pattern in Adult Females of the Synovigenic Parasitoid *Neochrysocharis formosa* (Hymenoptera: Eulophidae). *Neotrop. Entomol.* 43, 564–573. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0247-4>
- Wang, X.G., Keller, M.A., 2005. Patch Time Allocation by the Parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae). II. Effects of Host Density and Distribution. *J. Insect Behav.* 18, 171–186. <https://doi.org/10.1007/s10905-005-0473-z>
- Warner, D.A., Bonnet, X., Hobson, K.A., Shine, R., 2008. Lizards combine stored energy and recently acquired nutrients flexibly to fuel reproduction. *J. Anim. Ecol.* 77, 1242–1249.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö., Granqvist, Å., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodivers. Conserv.* 12, 1335–1355.
- Werren, J.H., 1980. Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science* 208, 1157–1159.
- Weyman, G.S., 1993. A review of the possible causative factors and significance of ballooning in spiders. *Ethol. Ecol. Evol.* 5, 279–291.
- Wilby, A., Thomas, M.B., 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecol. Lett.* 5, 353–360.
- Williams, C.T., Klaassen, M., Barnes, B.M., Buck, C.L., Arnold, W., Giroud, S., Vetter, S.G., Ruf, T., 2017. Seasonal reproductive tactics: annual timing and the capital-to-income breeder continuum. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372, 20160250.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0250>
- Williams, G.C., 2008. *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton university press.
- Winkler, K., Wäckers, F., Pinto, D.M., 2009a. Nectar-providing plants enhance the energetic state of herbivores as well as their parasitoids under field conditions. *Ecol. Entomol.* 34, 221–227. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01059.x>

- Winkler, K., Wäckers, F.L., Kaufman, L.V., Larraz, V., van Lenteren, J.C., 2009b. Nectar exploitation by herbivores and their parasitoids is a function of flower species and relative humidity. *Biol. Control* 50, 299–306.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.04.009>
- Wolf, M., van Doorn, G.S., Leimar, O., Weissing, F.J., 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447, 581–584.
<https://doi.org/10.1038/nature05835>
- Woodcock, B.A., Westbury, D.B., Potts, S.G., Harris, S.J., Brown, V.K., 2005. Establishing field margins to promote beetle conservation in arable farms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 107, 255–266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.10.029>
- Wratten, S.D., Gillespie, M., Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N., 2012. Pollinator habitat enhancement: Benefits to other ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 159, 112–122. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.020>
- Yang, L., Zeng, Y., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., Lu, Y., 2018. Change in ladybeetle abundance and biological control of wheat aphids over time in agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 255, 102–110. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.013>
- Zera, A.J., Harshman, L.G., 2001. The Physiology of Life History Trade-Offs in Animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32, 95–126.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ.* 64, 253–260.

Sommaire des annexes

Annexe 1 : Tableau de synthèse des bénéfices d'espèces de plante à fleurs sur la longévité ou la fécondité d'insectes parasitoïdes réalisé durant la première année de thèse.

Annexe 2 : Tougeron, K., Damien, M., Le Lann, C., Brodeur, J., van Baaren, J., 2018. Rapid Responses of Winter Aphid-Parasitoid Communities to Climate Warming. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00173>

Publication réalisée avec Kevin Tougeron, dont une partie des données exploitées proviennent des expériences de terrain obtenues durant la thèse.

Annexe 3 : Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Régolini, M., van Halder, I., Castagneyrol, B., 2016. Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales. *For. Ecol. Manag.* 378, 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.025>

Publication rédigée à l'issue de mon stage de Master 2 à l'université de Bordeaux

Annexe 4: Castagneyrol, B., Bonal, D., Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Muiruri, E.W., Barbaro, L., 2017. Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1002/ece3.2950>

Publication à laquelle j'ai été associé dans le cadre de ma participation aux expérimentations durant la fin de mon stage de master 2 et d'un contrat à la suite de ce dernier.

Annexe 1 Tableau de synthèse des bénéfiques d'espèces de plantes à fleurs sur les insectes parasitoïdes

Fleur testée				Herbivore (hôtes)					Auxiliaire					Bénéfice					Référence
												Survie / Longévité (femelles ou moyenne M/F)		Fécondité					
Famille	Nom vernaculaire	Nom scientifique	Nectar	Espèces	Stade	Nutrition	Survie	Fécondité	Type	Espèce	Attractivité	Contrôle (water)	Nourris	Variable	Contrôle	Nourris			
Astéracées	Bleuet	<i>Centaurea cyanus</i>	Floral	<i>Mamestra brassicae</i>	Adulte	Oui	pas d'effets	pas d'effets	Parasitoïdes	<i>Microplitis mediator</i>	NA	4 jours	27 jours	N larve parasitées	14.4 ± 3.4	> 150	Géneau & al 2012		
			Extra-Floral	<i>Mamestra brassicae</i>	Adulte	Oui	pas d'effets	pas d'effets		<i>Diadegma fenestrale</i>	NA	3 jours	17 jours	NA	NA	NA			
										<i>Microplitis mediator</i>	NA	4 jours	24 jours	N larve parasitées	14.4 ± 3.4	150			
Astéracées	Bleuet	<i>Centaurea cyanus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	Prédateur	Syrphes	Oui	NA	NA	NA	NA	NA	irvin & Daviemark et al 2006		
Tropaéolacées	Capucine	<i>Tropaeolum majus</i>	NA	<i>Plutella xylostella</i>	Larvaire	Oui	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Diadegma insulare</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	Sarfraz et al 2009		
Tropaéolacées	Capucine	<i>Tropaeolum majus</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Trissolcus basalis</i>	NA	3 jours	12 jours	NA	NA	NA	Rahat et al 2005		
Hydrophyllacées	Phacelie	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	NA								NA	7 jours	9 jours						
Astéracées	Calendula	<i>Calendula arvensis</i>	NA								NA	2 jours	4 jours						
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	NA								NA	3 jours	25 jours						
Astéracées	Camomille	<i>Matricaria chamomilla</i>	NA	<i>Lipaphis erysimi</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Aphidius gifuensis</i>	Oui	NA	NA	NA	NA	NA	Cui et al 2012		
Astéracées	Calendula	<i>Calendula officinalis</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Diadegma insulare</i>	Non	9,6 ± 1,1 J	4,0 ± 1,7 J	N émergents par couple	37,2 ± 2,7	12,2 ± 2,9	Carillo et al 2006		
Fabacées	Vesce cultivée	<i>Vicia sativa</i>	F +Extra-Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Anagyrus pseudococci</i>	NA	11 jours	15 jours	Nombre de descendants	26	62	Irvin et al 2015		
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	F +Extra-Floral								NA	11 jours	14 jours		26	64			
Pédaliacées	Sésame	<i>Sesamum indicum</i>	Floral	<i>Sesamia inferens</i>	adulte	oui	pas d'effets		Parasitoïdes	<i>Apanteles ruficrus</i>	NA	54.74±3.24 H	68.10±4.23 H	NA	NA	NA	Zhu_et_al_2015		
				<i>Chilo suppressalis</i>	adulte	oui	pas d'effets	pas d'effets											
Pédaliacées	Sésame	<i>Sesamum indicum</i>	Floral	<i>Sesamia inferens</i>	adulte	oui	d'effets pas	pas d'effets			NA	37.57±1.30 H	42.93±1.16 H	N œufs par femelle	41.63±2.27	77.63±4.05			
				<i>Chilo suppressalis</i>	adulte	oui	d'effets pas	pas d'effets											
Pédaliacées	Sésame	<i>Sesamum indicum</i>	Floral	<i>Sesamia inferens</i>	adulte	oui	d'effets pas	pas d'effets			NA	49.88±4.19 H	69.19±3.52 H	NA	NA	NA			
				<i>Chilo suppressalis</i>	adulte	oui	d'effets pas	pas d'effets											
Brassicacées	Capselle	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Diaeretiella rapae</i>	NA	2,29 jours	4,14 jours	N moy œuf matures (lifespan)	233,2	319,1	Araj_et_al_2015		
Brassicacées	Fausse roquette	<i>Diplotaxis erucoides</i>	Floral								NA	2,29 jours	4,43 jours		233,2	313,9			
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral								NA	2,29 jours	9,14 jours		233,2	383,8			

Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral						NA			2,29 jours	5,43 jours	233,2 350,6			
Hydrophyllacées	Phacelie	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Aphidius ervi</i>	NA	2,9 jours	8,5 jours	N moy œuf matures (lifespan)	51,2	70,8	Araj_et_al_2008
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral							NA	2,9 jours	13,9 jours	51,2		79,3		
Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral							NA	2,9 jours	9,1jours	51,2		67,3		
Apiacées	Coriandre	<i>Coriandrum sativum</i>	Floral							NA	2,9 jours	10,1 jours	51,2		72,8		
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral	<i>Plutella xylostella</i>	adulte	oui	augment e	pas d'effets	Parasitoïdes	<i>Diadegma semiclausum</i>	NA	1.9±0.14 jours	28.0 ±3.18 jours	N moy œuf matures (72H)	22	42	Lavanderos_et_al_2006
Hydrophyllacées	Phacelie	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Floral							NA	1.9±0.14 jours	26 jours			22	40	
Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral							NA	1.9±0.14 jours	7,5 jours			22	NA	
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral	<i>Nezara viridula</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Aridelus rufotestaceus</i>	NA	4 ± 0 jours	9 ± 1 jours	N moy œuf matures (5 J)	109 ± 3	123 ± 5	Aduba_et_al_2013
Astéracées	Gaillarde	<i>Gaillardia pulchella</i>	Floral							NA	4 ± 0 jours	11 ± 1 jours					
Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral	<i>Tuta absoluta</i>	adulte	oui	augment e	augmente	Parasitoïdes	<i>Necremnus artnyes</i>	NA	5 jours	15 jours	NA	NA	NA	Balzan_et_al_2013
Apiacées	Ammi élevé	<i>Ammi majus</i>	Floral	<i>Tuta absoluta</i>	adulte	oui	Foeniculum vulgare	pas d'effets		NA	5 jours	12,5 jours					
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral	<i>Tuta absoluta</i>	adulte	oui	augment e	pas d'effets		NA	5 jours	39 jours					
Apiacées	Coriandre	<i>Coriandrum sativum</i>	Floral	<i>Tuta absoluta</i>	adulte	oui	augment e	augmente		NA	5 jours	21 jours					
Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Microplitis croceipes</i>	NA	3 jours	4 jours	NA	NA	NA	Nafziger_et_al_2011
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral							NA	3 jours	10 jours					
Lamiacées	Agastache fenouil	<i>Agastache foeniculum</i>	Floral							NA	3 jours	10 jours					
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral	<i>Listronotus bonariensis</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Microctonus hyperodae</i>	NA	8 jours	21 jours	NA	NA	NA	Vattala_et_al_2006
Apiacées	Coriandre	<i>Calendula arvensis</i>	Floral							NA	8 jours	14 jours					
Fabacées	Trèfle blanc	<i>Trifolium repens</i>	Floral							NA	8 jours	6 jours					
Fabacées	Trèfle des prés	<i>Trifolium pratense</i>	Floral							NA	8 jours	6 jours					
Brassicacées	Moutarde	<i>Sinapis alba</i>	Floral							NA	8 jours	9 jours					
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral	<i>Homalodisca vitripennis</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Gonatocerus ashmeadi</i>	NA	2.5 ± 0.3 jours	13.8 ± 1.7 jours	NA	NA	NA	Irvin_et_al_2007a
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral							NA	2.5 ± 0.3 jours	10.2 ± 1.8 jours					
Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral							NA	2.5 ± 0.3 jours	8.8 ± 1.4 jours					
Hydrophyllacées	Phacelie	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Floral							NA	2.5 ± 0.3 jours	2.2± 0.2 jours					
Fabacées	Fèverole	<i>Vicia faba</i>	Floral							NA	2.5 ± 0.3 jours	4.5 ± 0.4 jours					
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral						Parasitoïdes	<i>Gonatocerus triguttatus</i>	NA	1.3 ± 0.2 jours	13.4± 2.3 jours				
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral							NA	1.3 ± 0.2 jours	9.6 ± 0.9 jours					
Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral							NA	1.3 ± 0.2 jours	7.7 ± 1.9 jours					

Hydrophyllacées	Phacelie	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Floral F +Extra- Floral						Parasitoïdes	<i>Gonatocerus fasciatus</i>	NA	1.3 ± 0.2 jours	2.2 ± 0.3 jours				
Fabacées	Fève	<i>Vicia faba</i>									NA	1.3 ± 0.2 jours	4.8 ± 1.1 jours				
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral								NA	1.7 ± 0.1 jours	10.5 ± 2.7 jours				
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral								NA	1.7 ± 0.1 jours	5.5 ± 1.0 jours				
Brassicacées	Alysson maritime	<i>Lobularia maritima</i>	Floral								NA	1.7 ± 0.1 jours	5.7 ±1.2jours				
Hydrophyllacées	Phacelie	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Floral								NA	1.7 ± 0.1 jours	2.4±§ 0.4 jours				
Fabacées	Fève	<i>Vicia faba</i>	Floral						NA	1.7 ± 0.1 jours	8.1 ± 1.3 jours						
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral F +Extra- Floral	<i>Homalodisca vitripennis</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Gonatocerus ashmeadi</i>	NA	3 jours	12 jours	Nombre de descendants	50	125	Irvin_et_al_2014
Fabacées	Vesce commune	<i>Vicia sativa</i>										3 jours	9 jours	50	95		
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Cotesia glomerata</i>	oui	3,33 jours	3,68 jours	NA	NA	NA	Wanner_et_al_2006
Lamiacées	Origan	<i>Origanum vulgare</i>	Floral						non			3,75 jours	3,75 jours				
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Copidosoma koehleri</i>	NA	9.5 ± 0.7 jours	13.4 ± 1.6 jours	Taux d'oviposition (n oeufs pondus / jours)	12.6 ± 1.8	14.3 ± 1.8	Baggen_et_al_1999
Fabacées	commune	<i>Vicia faba</i>	Extra- Floral						NA			9.6 ± 0.7 jours	16.2 ± 0.9 jours		13.0 ± 2.2	20.4 ± 3.7	
Hydrophyllacées	Phacelie	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Floral						NA			10.5 ± 1.0 jours	11.1 ± 0.9 jours		11.0 ± 1.0	11.8 ± 1.8	
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral						NA			12.8 ± 0.4 jours	20.0 ± 1.1 jours		10.5 ± 1.5	15.8 ± 1.2	
Apiacées	Coriandre	<i>Coriandrum sativum</i>	Floral	<i>Phthorimaea operculella</i>	adulte	oui	pas d'effets	Augmente	Parasitoïdes	<i>Copidosoma koehleri</i>	NA	3.80±0.367 jours	9.84±0.574 jours	NA	NA	NA	Baggen_& Gurr_1998
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	NA			3.80±0.367 jours	13.18±0.315 jours				
Boraginacées	Bourrache	<i>Borago officinalis</i>	Floral	<i>Phthorimaea operculella</i>	adulte	oui	pas d'effets	pas d'effets	NA			3.80±0.367 jours	11.96±0.633 jours				
Fabacées	Vesce commune	<i>Vicia faba</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	NA			3.80±0.367 jours	6.04±0.361 jours				
Scrophulariacées	Plante corail	<i>Russelia equisetiformis</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Coccidoxenoides perminutus</i>	NA	1.1±0.32 jours	~ 3,9 jours	N descendants adultes / femelle	~20	~150±12	Davies_et_al_2004
Proteacées	Fushia	<i>Grevillea bipinatifida</i>	Floral									1.1±0.32 jours	2.8± 0.19 jours	~20	78.8±20.44		
Amaryllidacées	Agapanthe blanc	<i>Agapanthus praecox white</i>	Floral									1.1±0.32 jours	~4,4 jours	~20	~ 100±25		
Amaryllidacées	Agapanthe violet	<i>Agapanthus praecox purple</i>	Floral									1.1±0.32 jours	5.6±0.46 jours	~20	~130±25		
Zingiberacées	Longose	<i>Alpinia zerumbet</i>	Floral									1.1±0.32 jours	7.3± 0.58 jours	~20	257.8±21.89	Foster_& Ruesink_1984	
Solanacées	Datura	<i>Datura candida</i>	Floral												~20		~174±22
Apiacées	Panais	<i>Pastinaca sativa</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Meteorus rubens</i>	NA	3.5 jours	6,8 jours	N descendants / femelle	77,1	117,6	
Brassicacées	Moutarde Stellaire	<i>Sinapis alba</i>	Floral									3.5 jours	6,4 jours	77,1	138		
Caryophyllacées	intermédiaire	<i>Stellaria media</i>	Floral									3.5 jours	7,6 jours	77,1	216,9		
Brassicacées	Capselle	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Floral									3.5 jours	8,5 jours	77,1	140		
Polygonacées	Renouée persicaire	<i>Persicaria maculosa</i>	Floral									3.5 jours	8,7 jours	77,1	211		

Malvacées	Mauve commune	<i>Malva neglecta</i>	Floral	<i>Phyllonorycter blancardell</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Pholetesor ornigi</i>	NA	3,2±0.4 jours	3,1±0.8 jours	N œufs par femelle	6.8±3.3	10.9± 2.4	Hagley_& Barber _1992
Fabacées	Trèfle près	<i>Trifolium pratense</i>	Floral									3,2±0.4 jours	d		6.8±3.3	7.8±3.6	
Malvacées	Mauve commune	<i>Malva neglecta</i>	Floral									2,6±0.3 jours	2,6±0.6 jours		2.6±0.6	5.9±3.5	
Fabacées	Trèfle près	<i>Trifolium pratense</i>	Floral									2,6±0.3 jours	2,8±0.8 jours		2.6±0.6	3.2±1.8	
Lamiacées	Sauge bois	<i>Teucrium scorodonia</i>	Floral	<i>Ips typographus</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Coeloides bostrychorum</i>	NA	6 jours	22 jours	NA	NA	NA	Hougardy_& Greg oire_2000
Scrophulariacées	Grande digitale	<i>Digitalis purpurea</i>	Floral									5 jours	16 jours				
Astéracées	Séneçon commun	<i>Senecio vulgaris</i>	Floral									9 jours	7 jours				
Ericacées	Callune	<i>Calluna vulgaris</i>	Floral									5 jours	3 jours				
Scrophulariacées	Scrofulaire noueuse	<i>Scrophularia nodosa</i>	Floral									9 jours	15 jours				
Onagracées	Epilobe épi	<i>Epilobium angustifolium</i>	Floral									9 jours	22 jours				
Ericacées	Myrtille	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Floral									8 jours	22 jours				
Brassicacées	Barbarée commune	<i>Barbarea vulgaris</i>	Floral	<i>Plutella xylostella</i>	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Diadegma insulare</i>	NA	~ 2,5 jours	~ 21 jours	N pupe par femelles	0	~ 110	Idris_& Grafius_1 995
Brassicacées	Capselle Vélar	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Floral									~ 2,5 jours	~ 6,5 jours		0	~ 40	
Brassicacées	fauusse giroflée	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	Floral									~ 2,5 jours	~ 2 jours		0	~ 5	
Brassicacées	Passerage champêtre	<i>Lepidium campestre</i>	Floral									~ 2,5 jours	~ 4 jours		0	~3	
Brassicacées	Monnoyère	<i>Thlaspi arvense</i>	Floral									~ 2,5 jours	~ 5 jours		0	~ 10	
Brassicacées	Barbarée commune	<i>Barbarea vulgaris</i>	Floral									~ 3 jours	~ 14 jours		0	~ 100	
Brassicacées	Vélar fausse giroflée	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	Floral									~ 3 jours	~ 2,5 jours		0	~ 5	
Brassicacées	Capselle	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Floral									~ 3 jours	~ 8,5 jours		0	~ 30	
Brassicacées	Monnoyère	<i>Thlaspi arvense</i>	Floral									~ 3 jours	~ 4 jours		0	~ 10	
Brassicacées	Passerage champêtre	<i>Lepidium campestre</i>	Floral									~ 3 jours	~ 3 jours		0	~5	
Brassicacées	Colza	<i>Brassica napus</i>	Floral									~ 3 jours	~ 10 jours		0	~ 50	
Polygonacées	Oseille crépue	<i>Rumex crispus</i>	Floral									~ 3 jours	~ 4 jours		0	~ 8	
Astéracées	Grande marguerite	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	Floral									~ 3 jours	~ 2 jours		0	~5	
Brassicacées	Alysson blanc	<i>Berteroa incana</i>	Floral									~ 3 jours	~ 10 jours		0	~ 70	
	Moutarde sauvage	<i>Brassica kaber</i>	Floral									~ 3 jours	~ 19 jours		0	~ 130	
Apiacées	Carotte sauvage	<i>Daucus carota</i>	Floral									~ 3 jours	~ 16 jours		0	~ 100	
Astéracées	Laiteron des champs	<i>Sonchus arvensis</i>	Floral									~ 3 jours	~ 2,5 jours		0	~ 7	
Amaranthacées	Chénopode blanc	<i>Chenopodium album</i>	Floral									~ 3 jours	~ 2,5 jours		0	0	
Brassicacées	Alysson blanc	<i>Berteroa incana</i>	Floral									~ 2,5 jours	~ 11 jours		0	~ 70	

Brassicacées	Moutarde sauvage	Brassica kaber	Floral								~ 2,5 jours	~ 22,5 jours	0	~ 155			
Apiacées	Carotte sauvage	Daucus carota	Floral								~ 2,5 jours	~ 16 jours	0	~ 110			
Brassicacées	Alysson maritime	Lobularia maritima	Floral	Epiphyas postvittana	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	Dolichogenidea tasmanica	NA	~ 13 jours	~ 25 jours	NA	NA	NA	Irvin_et_al_2006
Hydrophyllacées	Phacelie	Phacelia tanacetifolia	Floral									~ 7 jours	~ 7 jours	N médian d'oeuf à 5 jours	~130	~ 150	
Polygonacées	Sarrasin	Fagopyrum esculentum	Floral									~ 13 jours	~ 36 jours	N médian d'oeuf à 5 jours	~ 130	~ 300	
Astéracées	Pissenlit	Taraxacum officinale	Floral	Hypera postica	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	Bathyplectes curculionis	NA	3.8±0.1 jours	4.4±0,2 jours	NA	NA	NA	Jacobs_&_Evans_2000
Hydrophyllacées	Phacelie	Phacelia tanacetifolia	Floral									3.8±0.1 jours	3.7±0.1 jours				
Fabacées	Luzerne cultivée	Medicago sativa	Floral									3.8±0.1 jours	3.8±0.1 jours				
Brassicacées	Alysson maritime	Lobularia maritima	Floral	Plutella xylostella	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	Cotesia marginiventris	NA	4.0±0.2 jours	18.6±1.6 jours	NA	NA	NA	johanowicz_et_Mitchell_2000
Brassicacées	Alysson maritime	Lobularia maritima	Floral							Diadegma insulare	NA	2.2±0.3 jours	27.3 ? 2.7				
Astéracées	Vergerette du canada	Erigeron canadensis	Floral	Lygus lineolaris	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	Peristenus pseudopallipes	oui	1.3 jours	5 jours	NA	NA	NA	Shahjahan_1974
Astéracées	Vergerette annuelle	Erigeron strigosus	Floral								oui	1.3 jours	5.2 jours				
Brassicacées	Carotte sauvage	Daucus carota	Floral								NA	1.3 jours	3,5 jours				
Amaranthacées	Amarabthe reflexie	Amaranthus retroflexus	Floral	Foeniculum vulgare							NA	1.3 jours	1,4 jours				
Polygonacées	Sarrasin	Fagopyrum esculentum	Floral	Acleris comariana	adulte	oui	augment e	NA	Parasitoïdes	Copidosoma aretas	NA	2,66±0,07 jours	3,84±12 jours	NA	NA	NA	Sigsgaard et al_2013
Boraginacées	Bourrache	Borago officinalis	Floral		adulte	oui	augment e	NA				2,66±0,07 jours	3,63±0,15 jours				
Rosacées	Fraisier	Duchesne ananassa	Floral		adulte	oui	augment e	NA				2,66±0,07 jours	3±0,18 jours				
Hydrophyllacées	Phacelie	Phacelia tanacetifolia	Floral		adulte	oui	augment e	NA				2,66±0,07 jours	1,91±0,09 jours				
Apiacées	Aneth	Anethum graveolens	Floral		adulte	oui	augment e	NA				2,66±0,07 jours	3±0,1 jours				
Apiacées	Ammi élevée	Ammi majus	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	Aphidius ervi	NA	2.2 jours	3.6\$0.3	NA	NA	NA	Wade_et_Wratten_2007
Polygonacées	Sarrasin	Fagopyrum esculentum	Floral									2.2 jours	1.2±0.8 jours				
Apiacées	Coriandre	Coriandrum sativum	Floral									2.2 jours	8.9 jours				
Apiacées	Aneth	Anethum graveolens	Floral									2.2 jours	10.7 jours				
Tropaéolacées	Grande capucine	Tropaeolum majus	Floral									2.2 jours	7 jours				
Linacées	Lin cultivé	Linum usitatissimum	Floral									2.2 jours	6.5 jours				
Hydrophyllacées	Phacelie	Phacelia tanaceti-folia	Floral									2.2 jours	4.5\$0.5				
Brassicacées	Radis	Raphanus sativus	Floral									2.2 jours	8.8 jours				
Brassicacées	Alysson maritime	Lobularia maritima	Floral									2.2 jours	8.5 jours				
Brassicacées	Carotte sauvage	Daucus carota	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	Aphidius colemani		~ 1.2 jours	~ 2.6 jours	NA	NA	NA	Walton_et_Isaacs_2011

Fabacées	Trèfle près	des <i>Trifolium pratense</i>	Floral									~ 1.2 jours	~ 1.9 jours			
Campanulacées	Grande lobélie	<i>Lobelia siphilitica</i>	Floral									~ 1.2 jours	~ 2 jours			
Lamiacées	Agastache nepetoïdes	<i>Agastache nepetoïdes</i>	Floral									~ 1.2 jours	~ 1.2 jours			
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Plutella xylostella</i>	NA	~ 4,5 jours	~ 11 jours	NA	NA	NA
Apiacées	Cerfeuil sauvage	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 15 jours			
Apiacées	Cumin près	des <i>Carum carvi</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 11,5 jours			
Brassicacées	Carotte sauvage	<i>Daucus carota</i>	Floral									~ 4,5 jours	~10 jours			
Apiacées	Fenouil commun	<i>Foeniculum vulgare</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 10 jours			
Apiacées	Grande berce	<i>sphondyllium</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 10.5 jours			
Astéracées	Bleuet	<i>Centaurea cyanus</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 9 jours			
Astéracées	Centaurée jacée	<i>Centaurea jacea</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 10.5 jours			
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral									~ 4,5 jours	~14.5 jours			
Fabacées	Luzerne cultivée	<i>Medicago sativa</i>	Floral									~ 4,5 jours	~15.5 jours			
Fabacées	Serradelle	<i>Ornithopus sativus</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 5 jours			
Lamiacées	Origan	<i>Origanum vulgare</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 11 jours			
Fabacées	Trèfle près	des <i>Trifolium pratense</i>	Floral									~ 4,5 jours	~ 5 jours			
Apiacées	Petite angélique	<i>Aegopodium podagraria</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Cotesia glomerata</i>	NA	~ 2 jours	~12 jours	NA	NA	NA
Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral									~ 2 jours	~12.5 jours			
Apiacées	Cerfeuil sauvage	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Floral									~ 2 jours	~15.5 jours			
Apiacées	Cumin près	des <i>Carum carvi</i>	Floral									~ 2 jours	~ 8 jours			
Brassicacées	Carotte sauvage	<i>Daucus carota</i>	Floral									~ 2 jours	~ 11.5 jours			
Apiacées	Fenouil commun	<i>Foeniculum vulgare</i>	Floral									~ 2 jours	~ 10 jours			
Apiacées	Grande berce	<i>sphondyllium</i>	Floral									~ 2 jours	~ 9 jours			
Astéracées	Bleuet	<i>Centaurea cyanus</i>	Floral									~ 2 jours	~ 4.5 jours			
Astéracées	Centaurée jacée	<i>Centaurea jacea</i>	Floral									~ 2 jours	~ 4.5 jours			
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral									~ 2 jours	~ 16 jours			
Fabacées	Luzerne cultivée	<i>Medicago sativa</i>	Floral									and the beat goes on	~ 2.5 jours			
Fabacées	Serradelle	<i>Ornithopus sativus</i>	Floral									~ 2 jours	~ 2.5 jours			
Lamiacées	Origan	<i>Origanum vulgare</i>	Floral									~ 2 jours	~ 4 jours			
Fabacées	Trèfle près	des <i>Trifolium pratense</i>	Floral									~ 2 jours	~ 4 jours			

Winkler_et_al_2009

Apiacées	Aneth	<i>Anethum graveolens</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Parasitoïdes	<i>Diadegma semiclausum</i>	NA	~ 2 jours	~ 8 jours	NA	NA	NA	
Apiacées	Cerfeuil sauvage	<i>Anthriscus sylvestris</i>	Floral									~ 2 jours	~ 18.5 jours				
Apiacées	Cumin des près	<i>Carum carvi</i>	Floral									~ 2 jours	~ 11.5 jours				
Apiacées	Fenouil commun	<i>Foeniculum vulgare</i>	Floral									~ 2 jours	~ 13.5 jours				
Apiacées	Grande berce	<i>Heracleum sphondylium</i>	Floral									~ 2 jours	~ 9.5 jours				
Astéracées	Bleuet	<i>Centaurea cyanus</i>	Floral									~ 2 jours	~ 2 jours				
Astéracées	Centaurée jacée	<i>Centaurea jacea</i>	Floral									~ 2 jours	~ 2 jours				
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral									~ 2 jours	~ 21.5 jours				
Fabacées	Luzerne cultivée	<i>Medicago sativa</i>	Floral									~ 2 jours	~ 2.5 jours				
Fabacées	Serradelle	<i>Origanum vulgare</i>	Floral									~ 2 jours	~ 2.5 jours				
Lamiacées	Origan	<i>Ornithopus sativus</i>	Floral									~ 2 jours	~ 2 jours				
Fabacées	Trèfle des près	<i>Trifolium pratense</i>	Floral									~ 2 jours	~ 2 jours				
Boraginacées	Langue de chien	<i>Cynoglossum officinale</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Ectoparasitoïdes	<i>Exeristes comstockii</i>	NA	4,0±1,53 jours	28,5± 0,50 jours	NA	NA	NA	Syme_1975
Asclépiadacées	Herbe à la ouate	<i>Asclepias syriaca</i>	Floral									4,0±1,53 jours	14,1± 10,60 jours				
Clusiacees	Millepertuis perforé	<i>Hypericum perforatum</i>	Floral									4,0±1,53 jours	10,3±14,39 jours				
Apiacées	Carotte sauvage	<i>Daucus carota</i>	Floral									4,0±1,53 jours	9,9±11,80 jours				
Fabacées	Mélilot officinal	<i>Melilotus officinalis</i>	Floral									4,0±1,53 jours	5,9±1,97 jours				
Boraginacées	Vipérine commune	<i>Echium vulgare</i>	Floral									4,0±1,53 jours	5,5±1,95 jours				
Caryophyllacées	Silène cucubale	<i>Silene cucubalus</i>	Floral									4,0±1,53 jours	5,2±0,40 jours				
Scrophulariacées	Molène																
	Bouillon-blanc	<i>Verbascum thapsus</i>	Floral									4,0±1,53 jours	5,1±4,39 jours				
Fabacées	Luzerne cultivée	<i>Medicago sativa</i>	Floral									4,0±1,53 jours	4,4± 2,72 jours				
Rosacées	Pommier	<i>Pyrus malus</i>	Floral	NA	NA	NA	NA	NA	Ectoparasitoïdes	<i>Hyssopus thymus</i>	NA	7,0 ±1,24 jours	28 jours	NA	NA	NA	
Brassicacées	Alyssum alyssoides	<i>Alyssum alyssoides</i>	Floral									7,0 ±1,24 jours	NA				
Fabacées	Luzerne lupuline	<i>Medicago lupulina</i>	Floral									7,0 ±1,24 jours	7,3±2,40 jours				
Fabacées	Mélilot officinal	<i>Melilotus officinalis</i>	Floral									7,0 ±1,24 jours	7,4±2,64 jours				
Polygonacées	Sarrasin	<i>Fagopyrum esculentum</i>	Floral									7,0 ±1,24 jours	NA				
Boraginacées	Cynoglossum officinal	<i>Cynoglossum officinale</i>	Floral									7,0 ±1,24 jours	25,0±3,93 jours				
Polygonacées	Petite oseille	<i>Rumex acetosella</i>	Floral									7,0 ±1,24 jours	7,0 ±1,00 jours				
Solanacées	Douce-amère	<i>Solanum dulcamara</i>	Floral									7,0 ±1,24 jours	6,0±1,00 jours				

Caryophyllacées	Stellaire intermédiaire	<i>Stellaria media Leonurus cardiaca</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	NA		
Lamiacées	Agripaume		Floral	7,0 ±1,24 jours	10,3±2,56 jours		
Caryophyllacées	Silène cucubale	<i>Silene cucubalus</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	21,0±5,05 jours		
Fabacées	Vesce anguleuse	<i>Vicia angustifolia</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	NA		
Fabacées	Trèfle blanc	<i>Trifolium repens</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	6,7±2,54 jours		
Asclépiadacées	Herbe à la ouate	<i>Asclepias syriaca</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	20,7±3,33 jours		
Apiacées	Carotte sauvage	<i>Daucus carota</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	3,8±1,08 jours		
Solanacées	Coqueret hétérophylle	<i>Physalis heterophylla</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	5,3±2,40 jours		
Caryophyllacées	Saponaire officinale	<i>Saponaria officinalis</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	19,3±4,59 jours		
Fabacées	Mélicot blanc	<i>Melilotus alba</i>		7,0 ±1,24 jours	19,0 jours		
Fabacées	Luzerne cultivée	<i>Medicago sativa</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	7,4±1,66 jours		
Astéracées	Petite bardane	<i>Arctium minus</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	NA		
Convolvulacées	Liseron des champs	<i>Convolvulus arvensis</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	17,8±4,04 jours		
Astéracées	Salsifis	<i>Tragopogon sp</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	NA		
Astéracées	Cirse commun	<i>Cirsium vulgare</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	6,0 jours		
Lamiacées	Cataire	<i>Nepeta cataria</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	10,0 jours		
Astéracées	Pissenlit	<i>Taraxacum officinale</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	12,5±0,50 jours		
Onagracées	Epilobe en épis	<i>Epilobium angustifolium</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	10,6±1,09 jours		
Astéracées	Centauree tachetée	<i>Centaurea maculosa</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	NA		
Astéracées	Marguerite commune	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	11,0±3,00 jours		
Astéracées	Chicorée sauvage	<i>Cichorium intybus</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	16,0 jours		
Clusiacees	Millepertuis perforé	<i>Hipericum perforatum</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	6,4 ±1,03 jours		
Rosacées	Fraisier des bois	<i>Fragria vesca</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	8,5 ± 4,50 jours		
Rosacées	Potentille intermédiaire	<i>Potentilla intermedia</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	15,0 jours		
Fabacées	Trèfles des près	<i>Trifolium pratense</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	13,5 ± 2,23 jours		
Boraginacées	Vipérine commune	<i>Echium vulgare</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	13,1±2,10 jours		
Astéracées	Achillé millefeuille	<i>Achillea millefolium</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	8,3 ±3,18 jours		
Brassicacées	Chou Field	<i>Brassica kaber Antennaria neglecta</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	12,0 jours		
Astéracées	pussytoes		Floral	7,0 ±1,24 jours	12,0 jours		
Onagracées	Onagre bisannuelle	<i>Oenothera biennis</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	3,0 jours		
Fabacées	Luzerne falcata	<i>Medicago falcata</i>	Floral	7,0 ±1,24 jours	10,0 jours		

[illegible]

Références

- Aduba, O.L., Olson, D.M., Ruberson, J.R., Hartel, P.G., Potter, T.L., 2013. Flowering plant effects on adults of the stink bug parasitoid *Aridelus rufotestaceus* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 67, 344–349. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.09.001>
- Araj, S.-E., Wratten, S., Lister, A., Buckley, H., 2009. Adding floral nectar resources to improve biological control: Potential pitfalls of the fourth trophic level. *Basic and Applied Ecology* 10, 554–562. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2008.12.001>
- Araj, S.-E., Wratten, S.D., 2015. Comparing existing weeds and commonly used insectary plants as floral resources for a parasitoid. *Biological Control* 81, 15–20. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.11.003>
- 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.
- Baggen, L.R., Gurr, G.M., Meats, A., 1999. Flowers in tri-trophic systems: mechanisms allowing selective exploitation by insect natural enemies for conservation biological control. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91, 155–161. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00478.x>
- Balzan, M.V., Wäckers, F.L., 2013. Flowers to selectively enhance the fitness of a host-feeding parasitoid: Adult feeding by *Tuta absoluta* and its parasitoid *Necremnus artynes*. *Biological Control* 67, 21–31. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.06.006>
- Cui, L.-L., Francis, F., Heuskin, S., Lognay, G., Liu, Y.-J., Dong, J., Chen, J.-L., Song, X.-M., Liu, Y., 2012. The functional significance of E- β -Farnesene: Does it influence the populations of aphid natural enemies in the fields? *Biological Control* 60, 108–112. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.11.006>
- Davies, A.P., Ceballo, F.A., Walter, G.H., 2004. Is the potential of *Coccidoxenoides perminutus*, a mealybug parasitoid, limited by climatic or nutritional factors? *Biological Control* 31, 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.05.005>
- Foster, M.A., Ruesink, W.G., 1984. Influence of flowering weeds associated with reduced tillage in corn on a black cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) parasitoid, *Meteorus rubens* (Nees von Esenbeck). *Environmental Entomology* 13, 664–668.
- Géneau, C.E., Wäckers, F.L., Luka, H., Daniel, C., Balmer, O., 2012. Selective flowers to enhance biological control of cabbage pests by parasitoids. *Basic and Applied Ecology* 13, 85–93. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.10.005>
- Hagley, E.A.C., Barber, D.R., 1992. Effect of food sources on the longevity and fecundity of *Pholetesor ornigis* (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 124, 341–346. <https://doi.org/10.4039/Ent124341-2>
- Hougaard, E., Gregoire, J.-C., 2000. Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96, 253–263. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00704.x>
- Idris, A.B., Grafius, E., 1995. Wildflowers as Nectar Sources for *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a Parasitoid of Diamondback Moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology* 24, 1726–1735. <https://doi.org/10.1093/ee/24.6.1726>
- Irvin, N.A., Hoddle, M.S., 2015. The Effect of Buckwheat Flowers and Cahaba Vetch Extrafloral Nectaries on Fitness of the Vine Mealybug Parasitoid *Anagyrus pseudococchi* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Florida Entomologist* 98, 237–242. <https://doi.org/10.1653/024.098.0140>
- Irvin, N.A., Hoddle, M.S., 2007. Evaluation of floral resources for enhancement of fitness of *Gonatocerus ashmeadi*, an egg parasitoid of the glassy-winged sharpshooter, *Homalodisca vitripennis*. *Biological Control* 40, 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.09.004>
- Irvin, N.A., Pinckard, T.R., Perring, T.M., Hoddle, M.S., 2014. Evaluating the potential of buckwheat and cahaba vetch as nectar producing cover crops for enhancing biological control of *Homalodisca vitripennis* in California vineyards. *Biological Control* 76, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.04.006>
- Irvin, N.A., Scarratt, S.L., Wratten, S.D., Frampton, C.M., Chapman, R.B., Tylianakis, J.M., 2006. The effects of floral understoreys on parasitism of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) on apples in New Zealand. *Agricultural and Forest Entomology* 8, 25–34. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2006.00285.x>

- Jacob, H.S., Evans, E.W., 2000. Influence of Carbohydrate Foods and Mating on Longevity of the Parasitoid *Bathyplectes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environmental Entomology* 29, 1088–1095. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.5.1088>
- Johanowicz, D.L., Mitchell, E.R., 2000. Effects of sweet alyssum flowers on the longevity of the parasitoid wasps *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae) and *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Florida Entomologist* 41–47.
- Lavandero, B., Wratten, S.D., Didham, R.K., Gurr, G., 2006. Increasing floral diversity for selective enhancement of biological control agents: A double-edged sword? *Basic and Applied Ecology* 7, 236–243. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.09.004>
- Nafziger, T.D., Fadamiro, H.Y., 2011. Suitability of some farmscaping plants as nectar sources for the parasitoid wasp, *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae): Effects on longevity and body nutrients. *Biological Control* 56, 225–229. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.11.005>
- Rahat, S., Gurr, G.M., Wratten, S.D., Mo, J., Neeson, R., 2005. Effect of plant nectars on adult longevity of the stinkbug parasitoid, *Trissolcus basalus*. *International Journal of Pest Management* 51, 321–324. <https://doi.org/10.1080/09670870500312778>
- Sarfraz, M., Dosdall, L.M., Keddie, B.A., 2009. Fitness of the parasitoid *Diadegma insulare* is affected by its host's food plants. *Basic and Applied Ecology* 10, 563–572. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.01.006>
- Shahjahan, M., 1974. Erigeron Flowers as a Food and Attractive Odor Source for *Peristenus pseudopallipes*, a Braconid Parasitoid of the Tarnished Plant Bug. *Environmental Entomology* 3, 69–72. <https://doi.org/10.1093/ee/3.1.69>
- Sigsgaard, L., Betzer, C., Naulin, C., Eilenberg, J., Enkegaard, A., Kristensen, K., 2013. The Effect of Floral Resources on Parasitoid and Host Longevity: Prospects for Conservation Biological Control in Strawberries. *Journal of Insect Science* 13, 1–17. <https://doi.org/10.1673/031.013.10401>
- Syme, P.D., 1975. The Effects of Flowers on the Longevity and Fecundity of Two Native Parasites of the European Pine Shoot Moth in Ontario. *Environmental Entomology* 4, 337–346. <https://doi.org/10.1093/ee/4.2.337>
- Vattala, H.D., Wratten, S.D., Phillips, C.B., Wäckers, F.L., 2006. The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biological Control* 39, 179–185. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.06.003>
- Wade, M.R., Wratten, S.D., 2007. Excised or intact inflorescences? Methodological effects on parasitoid wasp longevity. *Biological Control* 40, 347–354. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.08.015>
- Walton, N.J., Isaacs, R., 2011. Influence of native flowering plant strips on natural enemies and herbivores in adjacent blueberry fields. *Environmental entomology* 40, 697–705.
- Wanner, H., Gu, H., Dorn, S., 2006. Nutritional value of floral nectar sources for flight in the parasitoid wasp, *Cotesia glomerata*. *Physiological Entomology* 31, 127–133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2006.00494.x>
- Winkler, K., Wäckers, F., Pinto, D.M., 2009. Nectar-providing plants enhance the energetic state of herbivores as well as their parasitoids under field conditions. *Ecological Entomology* 34, 221–227. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01059.x>
- Zhu, P., Wang, G., Zheng, X., Tian, J., Lu, Z., Heong, K.L., Xu, H., Chen, G., Yang, Y., Gurr, G.M., 2015. Selective enhancement of parasitoids of rice Lepidoptera pests by sesame (*Sesamum indicum*) flowers. *BioControl* 60, 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9628-1>

Annexe 2: Rapid responses of winter aphid-parasitoid communities to climate warming: *Frontiers in Ecology and Evolution*, Vol 6

Tougeron K.^{1,2}, Damien M.^{1,3}, Le Lann C.¹, Brodeur J.² & van Baaren J.¹

1. Univ Rennes, CNRS, ECOBIO (écosystèmes, biodiversité, évolution) - UMR 6553, 263 avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes, France

2. Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, Québec, Canada H1X 2B2

3. UMR 1355-7254 INRA-CNRS, Institut Sophia Agrobiotech, Université Nice Sophia Antipolis, 06903 Sophia Antipolis, France

Corresponding author:

Mail: tougeron.kevin@gmail.com

Current address: The-Pupating-Lab, University of Wisconsin La Crosse, 1725 State Street, La Crosse, WI, United States of America, 54601

Abstract

Consequences of environmental fluctuations, including those associated with climate changes, can have a knock-on effect from individual to community scale. In particular, changes in species seasonal phenology can modify the structure and composition of communities, with potential consequences on their functioning and the provision of ecosystem services. In mild climate areas, aphids can be present in cereal fields throughout the winter, which allows aphid parasitoids to remain active. Using a nine-year dataset of aphid-parasitoid winter trophic webs in cereal fields of Western France, we report that the community structure and composition that prevailed before 2011 have recently shifted toward a more diversified community, with the presence of two new braconid parasitoid species (*Aphidius ervi* and *Aphidius avenae*), a few hyperparasitoid species and one aphid species (*Metopolophium dirhodum*). Increases in minimal winter temperatures and the frequency of frost events across the years partially explain observed community changes. Strong bottom-up effects from the relative abundances of aphid species also determine the relative abundance of parasitoid species each winter. Strong compartmentalization in parasitoid preference for host is reported. We suggest the recent modifications in parasitoid community composition to be linked to shifts in diapause expression (reduction or arrest of the use of winter diapause) and to host availability throughout the year. We highlight the implications for natural biological control in cereal fields. Perspectives are proposed to predict the composition of future host-parasitoid communities in the climate change context.

Introduction

Climate change impacts the geographic distribution, diversity and abundance of organisms (Walther et al., 2002; Parmesan, 2006). In particular, climate warming can strongly influence their seasonal phenology, migration pattern, number of generations per year and overwintering strategy (Roy and Sparks, 2000; Altermatt, 2010; Bale and Hayward, 2010). In temperate areas temperatures are increasing faster in winter than in summer, leading to overall milder, shorter and later winter periods (IPCC, 2014). Plastic and adaptive responses of organisms to new thermal environments could modify species interactions such as competition, predation and parasitism and impact the structure and stability of communities (Hughes, 2000).

In the context of the global diversity crisis, studies increasingly focus on how trophic networks respond to global changes (Chaianunporn and Hovestadt, 2015; Parmesan, 2006). Indeed, species interactions within and between communities support the majority of ecosystem services and must be considered as study systems *per se* (Montoya et al., 2003). In some cases, food web structure and composition are quite fragile and are likely to rapidly change in the context of climate warming; understanding how and why these food webs vary in space and time is a central objective in community ecology (Facey et al., 2014). New species appear while others disappear from the food web and changes in species interactions between trophic levels occur (Chaianunporn and Hovestadt, 2015; Tylianakis et al., 2008).

Parasites are omnipresent in almost every food web (Dobson et al., 2008) and their interactions with hosts greatly contribute to ecosystem functioning (Lafferty et al., 2008). Their ecology is tightly associated with their hosts' and likely to be influenced by recent climate change, threatening the provisioning of ecosystem services such as natural biological pest control by insect parasitoids (Hance et al., 2007; Jeffs and Lewis, 2013). The impacts of climate change or inter-annual variations in climatic conditions on host-parasitoid communities remain little explored compared to other types of food webs (e.g. plant-herbivore networks; Singer and Parmesan, 2010) and there have been few attempts at predicting their future structure and composition under different scenarios of climate change (Jeffs and Lewis, 2013).

In regions characterized by mild winter temperatures, the absence of lethal frosts allows aphids and their parasitoids to remain active and reproduce throughout winter. In cereal crops of Western France, aphid-parasitoid communities in winter were historically composed of the two parasitoid species *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani-Perez and *Aphidius matricariae* Haliday and the two aphid species *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Sitobion avenae* (Fabricius). From late spring to fall, additional species were present, including the parasitoids *Aphidius ervi* Haliday and *Aphidius avenae* Haliday (Krespi, 1990; Krespi et al., 1997; Rabasse et al., 1983) and the aphid *Metopolophium dirhodum* (Walker). These seasonal variations in aphid and parasitoid species occurrence seem to be consistent across Western Europe in cereal crops (Honek et al., 2018; Lumbierres et al., 2007) and reflect thermal niche separation (Andrade et al., 2016; Le Lann et al., 2011). *Aphidius avenae* parasitoid shows less cold resistance and more heat resistance than *A. rhopalosiphi* (Le Lann et al., 2011), while the aphid *R. padi* prefers cooler conditions and is more cold resistant than *S. avenae* (Alford et al., 2016; Jarošík et al., 2003; van Baaren et al., 2010).

Andrade et al. (2016) reported that in host-parasitoid communities of Western France parasitoid species usually not encountered during winter are now being active throughout the season and exploiting anholocyclic aphids (i.e., aphids having parthenogenetic reproduction all-year-long). In the present study, we have adopted a community-wide approach and analyze the effects of long-term

(inter-annual) variations in climatic conditions on aphid and parasitoid species occurrence and relative abundance. Using a nine-year dataset, we explored community assembly rules by first describing temporal changes in winter aphid-parasitoid associations, and then linking these changes to modifications in winter climatic conditions and to other abiotic and biotic factors such as shifts in species interactions. We expect warmer winters to be associated with occurrence and higher abundance of *A. avenae* and *A. ervi* for parasitoids and *S. avenae* and *M. dirhodum* for aphids. We expect colder winters to be associated with the presence of *A. rhopalosiphi* and *A. matricariae* for parasitoids and *R. padi* for aphids.

Material and Methods

Data collection

Data consist in aphid-parasitoid pairs of species gathered from different studies conducted in the Long Term Ecological Research (LTER) ZA Armorique, France (48.29 °N – 1.35 °W), each winter from 2009/10 to 2017/18, at variable dates from late-November to mid-March of each year (excepted in 2009/10 when sampling was conducted only in January and February). Data from winter 2009/10 to winter 2012/13 were obtained from Andrade et al., (2016) and Eoche-Bosy et al., (2016), data of 2013/14 from Tougeron et al., (2016), data of 2014/15 from Tougeron et al., (2017), data of 2015/16 from Damien et al., (2017) and data of 2016/17 and 2017/18 from unpublished field results. In winter 2010/2011, no parasitoids nor aphids were found in the fields due to frost conditions during 15 consecutive days in November (Andrade et al., 2016) so this winter was excluded from the dataset to minimize unbalanced analyses on community data.

Mean, mean minimum and mean maximum daily temperature data per sampling year in the LTER were obtained from Météo France (2018). Additionally, we calculated the number of frost events (i.e., occurrence of at least three consecutive days with negative mean temperatures (which could be lethal for most species) and mean duration of frost events (days). Highly correlated variables >70% were not used for our analyses. We thus only used the mean minimal temperature (correlated with mean temperature and mean maximum temperatures) and the mean duration of frost events (correlated with the number of frost events).

Sampling and quantitative food-webs

In each of the studies from which data were collected, sampling was performed following the protocol of Andrade et al. (2016), with differences in the location of sampled fields due to crop rotations. In brief, sampling was conducted every ten days in six to fifteen cereal fields each year; mainly winter wheat, but also barley and triticale. All aphids and aphid mummies (i.e., exoskeleton of dead aphid containing a developing parasitoid) were randomly collected during a one-hour period over an approximate area of 1000m². Aphid density was very low in winter; around one aphid/m². Accordingly, parasitism rate during all winters was high (60-90%), underlying rarity of hosts and high competition levels among parasitoids. As the aphid-parasitoid network is stable over the winter sampling period (Andrade et al., 2016; Damien et al., 2017), data were pooled for the entire winter season. Live aphids were brought back to the laboratory and reared on winter wheat until mummification or death. All mummies were maintained in gelatin capsules at ambient temperature (17-20°C) until parasitoid emergence. Emerging adult primary parasitoids and aphid hosts were then identified to the species based on morphological characters (Hullé et al., 2006). Hyperparasitoids (secondary parasitoids) were identified to the genera level. Parasitoids and hyperparasitoids that

emerged more than 25 days after sampling, representing each year less than 25% of the total number of sampled mummies, were excluded from the food-web analysis to avoid accounting for diapausing individuals when characterizing winter-active communities. Important differences in sample sizes are due to differences in both sampling effort among years and climatic conditions.

To examine trophic interactions between host and parasitoid species, quantitative food webs using the relative abundance (%) of each species were constructed for each winter following the methodology of Memmott et al., (1994). Hyperparasitoids were assigned to the same trophic level than primary parasitoids because it was impossible to assess in which parasitoid host species they developed.

Analyses

Food webs were compared among years using different quantitative and qualitative metrics calculated using the *bipartite* (Dormann et al., 2009) and the *codyn* R packages (Hallett et al., 2016): Connectance - the overall complexity of the food web (realized proportion of potential links); Web Asymmetry - the balance between numbers of parasitoid and aphid species (negative values indicate more species in higher than in lower trophic-level); H2 - the level of specialization within a network, from 0 (no specialization) to 1 (perfect specialization); Generality - the weighted mean number of aphid species exploited by each parasitoid species; Vulnerability - the weighted mean number of parasitoid species attacking a given aphid species.

Then, we performed a non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis to group years by climatic similarities based on a distance matrix; accordingly, years were grouped by four based on their distance to the more extreme years on the NMDS. Following these analyses, years were characterized as either mild or cold winters, and these categories were used to group years on the following Principal Component Analysis (PCA). A first PCA was performed to separate each year of sampling based on selected climatic variables; mean minimal temperatures and mean duration of frost events. Another PCA analysis was performed to separate each year of sampling based on aphid and parasitoid species relative abundances. Finally, a canonical correspondence analysis (CCA) was performed to assess relationships between the aphid and parasitoid species and the climatic variables matrixes. ANOVA-like permutation tests for CCA (*vegan*) were used to assess the significance of constraints. Only primary parasitoids from the *Aphidius* genus were considered for analyses on climatic variations.

As we wanted to account for species co-occurrences in our analyses, species-by-species models were not appropriate. Instead, we used a community approach by analyzing separately the effects of the selected climatic variables across years on parasitoid species (matrix containing the relative abundance of the four parasitoid species) and aphid species (matrix containing the relative abundance of the three aphid species). To do so, Bray-Curtis dissimilarity indexes in species relative abundances of each sampling year were calculated (separately for parasitoids and aphids) and fitted to linear models as explanatory variables using the Adonis-Permanova function from the R package *vegan* (Oksanen et al., 2015) calculating permutation test with pseudo-F ratios. For aphids, the minimal temperature and the mean duration of frost events were used as explanatory variables. For parasitoids, we also included the relative abundance of each of the three aphid species as explanatory factors in the linear models. All analyses were performed using R software (R Core Team, 2017).

Results

Changes in species richness and relative abundances were observed from winter 2009/10 to winter 2017/18 in the aphid-parasitoid food webs, with important inter-annual variations (Fig. 1A). The year 2009/10 was similar to the past three decades, as described in introduction, with *A. rhopalosiphi* and *A. matricariae* being the only two parasitoid species active in winter and exploiting *S. avenae* and *R. padi*. In addition to these two aphid species, the aphid *M. dirhodum* was present every winter starting 2011/12 at 12%, and it represented up to 68% of the aphid species relative abundance in winter 2015/16 (Fig. 1A). There was high variability in aphid proportions between years, for each species.

Aphidius avenae was observed for the first time in the winter 2011/12 with a relative abundance of 52%. *Aphidius ervi* was observed in the network in 2013/14 with a relative abundance of 5%. Both species have since remained present in the network, although at variable relative abundances. *Aphidius rhopalosiphi* was present every winter while *A. matricariae* occurrence and relative abundance were highly variable over the years. *Ephedrus plagiator* (Nees) and *Diaeretiella rapae* (M'intosh), two generalist species (Hullé et al., 2006), were anecdotally reported in winter 2011/12 and 2012/13. Hyperparasitoids from the genera *Alloxysta*, *Asaphes* and *Phaenoghyphs* were also detected in two out of eight winters.

Mean temperature varied across years and ranged from 4.2°C in 2009/10, to 7.9°C in 2015/16, and was associated with variations in aphid and parasitoid relative abundances (Fig. 1B).

Food-web metrics are summarized in Table 1. The food-web connectance was ≥ 0.6 every year; all links the first year and almost all potential links the following years between each parasitoid and aphid species were observed. In most years, the food web was asymmetric, with more parasitoid species than aphid species. The degree of specialization within the food-web (H2 index) tended to decrease over the years. Accordingly, the generality and vulnerability indexes tend to increase over time; each parasitoid species attacked more aphids and each aphid species was exploited by more parasitoid species over the years, in general (Table 1).

NMDS analysis showed that years 2009/10, 2012/13, 2013/14 and 2017/18 can be grouped together as “cold winters” whereas years 2011/12, 2014/15, 2015/16 and 2016/17 can be described as “mild winters”. This clustering was supported by 94.7% inertia on the PC1 of the PCA analysis (Fig. 2A). Graphically, coldest winters (i.e. decreasing minimal temperatures and increasing duration of frost events) were overall associated with the co-occurrence and higher relative abundances of both *A. rhopalosiphi* and *A. matricariae* parasitoids and *R. padi* aphids, while warmest winters were associated with co-occurrence and higher abundance of both *A. avenae* and *A. ervi* parasitoids and *S. avenae* aphids. *Metopolophium dirhodum* was highly abundant in the warmest winter (2015/16) (Figs. 1, 2B). However, the aphid-parasitoid community PCA was only supported by 43% inertia on the PC1, indicating that species partition on this figure is only partially explained by the sampling year (Fig. 2B).

We found a marginally non-significant influence of the selected climatic data (mean minimal temperature and duration of frost events) on global aphid and parasitoid relative abundances across years (CCA ANOVA-like permutation test, $F=1.67$, $df=2$, $p=0.06$). In details, aphid abundances were significantly affected by changes in mean minimal temperatures (Permanova, $F=2.03$, $df=1$, $R^2=0.22$, $p=0.03$) and in mean duration of frost events across the years ($F=2.57$, $df=1$, $R^2=0.27$, $p=0.04$), in the way described in the precedent paragraph. Parasitoid abundances were marginally significantly affected by changes in mean minimal temperatures ($F=2.67$, $df=1$, $R^2=0.20$, $p=0.05$) and significantly

affected by changes in mean duration of frosts across the years ($F=14.72$, $df=1$, $R^2=0.15$, $p=0.01$), as described above. Changes in parasitoid abundances across the years were not affected by the abundances of the aphid *S. avenae* ($F=1.7$, $df=1$, $R^2=0.16$, $p=0.16$) but was significantly affected by the abundances of *M. dirhodum* ($F=35.5$, $df=1$, $R^2=0.37$, $p=0.01$) and *R. padi* ($F=17.2$, $df=1$, $R^2=0.18$, $p=0.009$).

Preferential associations between aphid hosts and primary parasitoids species occurred as shown by the arrows on Fig. 2B (pooled data across years). The aphid *S. avenae* was mostly associated with the parasitoids *A. avenae* and *A. ervi* while the aphid *R. padi* was mostly associated with the parasitoids *A. rhopalosiphii* and *A. matricariae*. *Metopolophium dirhodum* was not preferentially associated with any parasitoid in the food web (Fig. 2B).

Discussion

Our results illustrate how climatic changes during winter have rapidly, over nine years, translated into modifications in species composition within an aphid-parasitoid community. Two parasitoid species *A. avenae* and to a minor extent *A. ervi*, and one aphid species *M. dirhodum* are now active in Western France throughout winter together with other species of the community. The winter trophic network composition in cereal fields is getting similar to what is usually described in spring in this area. The winter food web has become more diversified in aphid and parasitoid species and, while the connectance (realized links) remains stable over time, the degree of specialization tends to decrease, suggesting that parasitoids exploit aphids in function of their relative abundance, as reported in spring (Andrade et al., 2016). This may be due to increasing aphid densities in winter on cereal crops, leading to lower competition pressure among parasitoids.

Changes in occurrence do not arise from recent modifications in distribution range of the species, since *A. avenae*, *A. ervi* and *M. dirhodum* have been commonly observed for several decades in spring at the same location (Andrade et al., 2016; Krespi, 1990). Our results suggest a recent shift in overwintering strategy in *A. avenae* and *A. ervi* parasitoid populations with some individuals remaining active throughout the winter rather than entering diapause. This hypothesis is supported by results from a laboratory experiment showing that diapause incidence in both parasitoid species was low (<15%), even when parasitoids were reared under fall-like temperature conditions that usually induce high levels of diapause (Tougeron et al., 2017). Variations in species composition in the food web over the years may arise from differences in thermal niches; the most cold-resistant species usually remained active during winter (e.g., *A. rhopalosiphii*, *A. matricariae* and *R. padi*) whereas less cold-resistant species (e.g., *A. avenae*, *A. ervi*, *M. dirhodum* and hyperparasitoids) were probably in diapause mostly active from spring to fall (Alford et al., 2016; Andrade et al., 2016; Krespi, 1990; Le Lann et al., 2011; Tougeron et al., 2017). Overwintering temperature may now be warm enough to allow niche overlapping of all these species during winter.

It has been shown that fine-scale intra-seasonal temperature variations (i.e. temperature experienced by the insect during its development) played an important role in shaping local aphid-parasitoid communities in Western France (Andrade et al., 2015, 2016). For example higher developmental temperatures were associated with increasing abundance in *A. avenae*, *S. avenae* and decreasing abundance in *R. padi* (Andrade et al., 2016). Winter 2016/17 was on average warmer than other winters but important cold spells occurred in December and January, which may have conducted to higher abundances of *R. padi* and *A. rhopalosiphii*, the more cold tolerant species in the food-web (Alford et al., 2016; Le Lann et al., 2011), and quasi-disappearance of *M. dirhodum* from the system,

through environmental filtering. Such thermal extremes and microclimatic variations may reduce or eliminate any advantages of global warming for some species (Ma et al., 2015; Sgrò et al., 2016) and may impede evaluation and prediction of climate change effects on community dynamics (Bailey and van de Pol, 2016; Blonder et al., 2017).

We have shown that both mean minimal temperatures and mean duration of frost events over the winter are predictors of winter aphid abundances and of their variation in occurrence among years. Honek et al. (2018) also demonstrated that temperature in winter was an important predictor of maximum abundances of cereal aphids during the weeks following sampling. However, change in mean minimal temperature and duration of frost events only slightly contributed to the trend observed in parasitoid relative abundance changes over the years. Stochastic effects or other environmental variables than temperature such as host-parasitoid interactions may better explain inter-annual variations in species abundances and occurrences during winter. For instance, we showed high level of host-parasitoid compartmentalization within the food web; the variation in relative abundance of some species was highly correlated with abundance of other species, suggesting bottom-up effects on parasitoid abundance. The importance of host species in shaping parasitoid response to climate warming must therefore be accounted (Barton and Ives, 2014). Parasitoids and their hosts may also be influenced by microclimatic refuges in the landscape (Alford et al., 2017; Tougeron et al., 2016), by surrounding plant covers (Damien et al., 2017; Gagic et al., 2012) or by plant quality (Honek et al., 2018).

Modifications of the parasitoid guild could also be due to shifts in competition for hosts following the addition of new species. Indeed, female parasitoids show seasonal variations in foraging behavior (Roitberg et al., 1992) and can adapt their foraging strategies to competition or host-patch quality (Barrette et al., 2010; Le Lann et al., 2008; Moiroux et al., 2015; Outreman et al., 2005). In winter, it has been demonstrated that female parasitoids adopt generalist strategies due to shortage of optimal hosts, leading to high competition, whereas spring parasitoids usually display specialist strategies by selecting optimal host species (Eoche-Bosy et al., 2016). The recent addition of *A. avenae* and *A. ervi* in the overwintering food web, which are good competitors at exploiting *S. avenae*, may have reduced the abundance of *A. matricariae* and *A. rhopalosiphii* (Andrade et al., 2016; Eoche-Bosy et al., 2016; Le Lann et al., 2012).

Climate warming challenges the coexistence and interactions between ecologically related species, as well as community stability and ecosystem functioning (Tylianakis et al., 2008; van der Putten et al., 2004). In cereal fields, overwintering reproduction in aphid parasitoids plays an important role in suppressing early cereal aphid populations in spring (Honek et al., 2018; Langer et al., 1997; Plantegenest et al., 2001). Increasing number of parasitoid species during winter due to climate warming could enhance aphid natural biological control through increasing already high parasitism rate in winter, even if consequences of niche overlapping between parasitoid species via addition of new species in the food-web are difficult to predict. The presence of non-diapausing hyperparasitoids, reported for the first time in winter in Western France in 2012/13 (Tougeron et al., 2017), may reduce the efficiency of biological control in the fields, although hyperparasitoids can sometimes stabilize primary parasitoid populations (Tougeron and Tena, 2018). In Spain, characterized by relatively warm winters, hyperparasitism remains high throughout the year which disrupts biological control by primary parasitoids in orchards (Gómez-Marco et al., 2015). With an expected temperature increase from 0.5 to 2 °C in the next decades (Karl and Trenberth, 2003), occurrences of new species in food-webs such as hyperparasitoids can be more common, either through shifts in geographic distribution (e.g. biological invasions) or shifts in phenology (e.g. reduction of diapause expression) (Tougeron and Tena, 2018).

Based on the data currently available on this host-parasitoid system, we observed the homogenization of the winter and spring aphid-parasitoid communities, mostly due to change in phenology after increasing temperatures during winter and decreasing duration of frost events. High variations between years may underline a transition period between two episodes of stable communities, although the food-web could also remain unstable due to variations in climate at fine temporal scale. Predictive analyses on the community structures should now integrate local changes in overwintering strategies of one or more species to identify the potential effect of climate change on the ecosystem service provided by parasitoids.

Acknowledgments

We thank all collaborators at Ecobio lab who helped with field work, S. Chollet and J.-S. Pierre for their assistance in analyzing the community data. KT was funded by the French Region Bretagne and the Canada Research Chair in biological control awarded to JB. MD was funded by the FLEUR project and INRA. This study was supported by the LTER France Zone Atelier Armorique. KT and MD collected and analyzed the data. KT wrote a first version of the manuscript. All coauthors made substantial contributions to the manuscript.

References

- Alford, L., Androdias, A., Franco, T., Pierre, J.-S., Burel, F., and van Baaren, J. (2016). Potential Host Manipulation by the Aphid Parasitoid *Aphidius avenae* to Enhance Cold Tolerance. *PloS one* 11, e0168693.
- Alford, L., Tougeron, K., Pierre, J.-S., Burel, F., and Van Baaren, J. (2017). The effect of landscape complexity and microclimate on the thermal tolerance of a pest insect. *Insect Science*.
- Altermatt, F. (2010). Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 1281–1287. doi:10.1098/rspb.2009.1910.
- Andrade, T. O., Krespi, L., Bonnardot, V., van Baaren, J., and Outreman, Y. (2016). Impact of change in winter strategy of one parasitoid species on the diversity and function of a guild of parasitoids. *Oecologia* 180, 877–888. doi:10.1007/s00442-015-3502-4.
- Andrade, T. O., Outreman, Y., Krespi, L., Plantegenest, M., Vialatte, A., Gauffre, B., et al. (2015). Spatiotemporal variations in aphid-parasitoid relative abundance patterns and food webs in agricultural ecosystems. *Ecosphere* 6, 1–14. doi:http://dx.doi.org/10.1890/ES15-00010.1.
- Bailey, L. D., and van de Pol, M. (2016). Tackling extremes: challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *Journal of Animal Ecology* 85, 85–96. doi:10.1111/1365-2656.12451.
- Bale, J. S., and Hayward, S. A. L. (2010). Insect overwintering in a changing climate. *Journal of Experimental Biology* 213, 980–994. doi:10.1242/jeb.037911.
- Barrette, M., Boivin, G., Brodeur, J., and Giraldeau, L.-A. (2010). Travel time affects optimal diets in depleting patches. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64, 593–598. doi:10.1007/s00265-009-0876-5.

- Barton, B. T., and Ives, A. R. (2014). Direct and indirect effects of warming on aphids, their predators, and ant mutualists. *Ecology* 95, 1479–1484.
- Blonder, B., Moulton, D. E., Blois, J., Enquist, B. J., Graae, B. J., Macias-Fauria, M., et al. (2017). Predictability in community dynamics. *Ecology Letters* 20, 293–306. doi:10.1111/ele.12736.
- Chaianunporn, T., and Hovestadt, T. (2015). Evolutionary responses to climate change in parasitic systems. *Global Change Biology* 21, 2905–2916. doi:10.1111/gcb.12944.
- Damien, M., Le Lann, C., Desneux, N., Alford, L., Al Hassan, D., Georges, R., et al. (2017). Flowering crops in winter increases pest control but not trophic link diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 247.
- Dobson, A., Lafferty, K. D., Kuris, A. M., Hechinger, R. F., and Jetz, W. (2008). Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11482–11489.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., and Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2, 7–24.
- Eoche-Bosy, D., Outreman, Y., Oliveira Andrade, T., Krespi, L., and Baaren, J. (2016). Seasonal variations of host resources influence foraging strategy in parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/eea.12494/full> [Accessed October 11, 2016].
- Facey, S. L., Ellsworth, D. S., Staley, J. T., Wright, D. J., and Johnson, S. N. (2014). Upsetting the order: how climate and atmospheric change affects herbivore–enemy interactions. *Current Opinion in Insect Science* 5, 66–74. doi:10.1016/j.cois.2014.09.015.
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž., and Tschardtke, T. (2012). Agricultural intensification and cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid food webs: network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia* 170, 1099–1109. doi:10.1007/s00442-012-2366-0.
- Gómez-Marco, F., Urbaneja, A., Jaques, J. A., Rugman-Jones, P. F., Stouthamer, R., and Tena, A. (2015). Untangling the aphid-parasitoid food web in citrus: Can hyperparasitoids disrupt biological control? *Biological Control* 81, 111–121. doi:10.1016/j.biocontrol.2014.11.015.
- Hallett, L. M., Jones, S. K., MacDonald, A. A. A., Jones, M. B., Flynn, D. F. B., Ripplinger, J., et al. (2016). codyn: An R package of community dynamics metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, n/a–n/a. doi:10.1111/2041-210X.12569.
- Hance, T., van Baaren, J., Vernon, P., and Boivin, G. (2007). Impact of Extreme Temperatures on Parasitoids in a Climate Change Perspective. *Annual Review of Entomology* 52, 107–126. doi:10.1146/annurev.ento.52.110405.091333.
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., and Dixon, A. F. G. (2018). Aphids (Homoptera: Aphididae) on Winter Wheat: Predicting Maximum Abundance of *Metopolophium dirhodum*. *Journal of Economic Entomology*. doi:10.1093/jee/toy157.
- Hughes, G. E. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15, 56–61.
- Hullé, M., Turpeau, E., and Chaubet, B. (2006). Encyclop'aphid, a key for aphids and their parasitoids. *INRA (French Institute for Agronomical Research)*.

- IPCC (2014). *Climate change 2013 the physical science basis: final draft underlying scientific-technical assessment: Working Group I contribution to the IPCC fifth assessment report*. Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.). 1535p. Cambridge University Press, Cambridge. United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jarošík, V., Honěk, A., and Tichopad, A. (2003). Comparison of field population growths of three cereal aphid species on winter wheat. *Plant Protect Sci* 39, 61–64.
- Jeffs, C. T., and Lewis, O. T. (2013). Effects of climate warming on host-parasitoid interactions: Effects of climate warming. *Ecological Entomology* 38, 209–218. doi:10.1111/een.12026.
- Karl, T. R., and Trenberth, K. E. (2003). Modern Global Climate Change. *Science* 302, 1719–1723. doi:10.1126/science.1090228.
- Krespi, L. (1990). Etude de la biocénose parasitaire des pucerons des céréales dans le bassin de Rennes : cas particulier d'*Aphidius uzbekistanicus* Luz. PhD dissertation.
- Krespi, L., Dedryver, C.-A., Creach, V., Rabasse, J.-M., Le Ralec, A., and Nenon, J.-P. (1997). Variability in the development of cereal aphid parasitoids and hyperparasitoids in oceanic regions as a response to climate and abundance of hosts. *Population Ecology* 26, 545–551.
- Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C. J., De Leo, G., Dobson, A. P., et al. (2008). Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology letters* 11, 533–546.
- Langer, A., Stilmant, D., Verbois, D., and Hance, T. (1997). Seasonal activity and distribution of cereal aphid parasitoids in Belgium. *Entomophaga* 42, 185–191.
- Le Lann, C., Outreman, Y., Van Alphen, J. J. M., Krespi, L., Pierre, J.-S., and Van Baaren, J. (2008). Do past experience and competitive ability influence foraging strategies of parasitoids under interspecific competition? *Ecological Entomology* 33, 691–700. doi:10.1111/j.1365-2311.2008.01017.x.
- Le Lann, C., Roux, O., Serain, N., Van Alphen, J. J. M., Vernon, P., and Van Baaren, J. (2011). Thermal tolerance of sympatric hymenopteran parasitoid species: does it match seasonal activity? *Physiological Entomology* 36, 21–28. doi:10.1111/j.1365-3032.2010.00758.x.
- Le Lann, C., Visser, B., van Baaren, J., van Alphen, J. J. M., and Ellers, J. (2012). Comparing resource exploitation and allocation of two closely related aphid parasitoids sharing the same host. *Evolutionary Ecology* 26, 79–94. doi:10.1007/s10682-011-9498-2.
- Lumbierres, B., Starý, P., and Pons, X. (2007). Seasonal parasitism of cereal aphids in a Mediterranean arable crop system. *Journal of Pest Science* 80, 125–130. doi:10.1007/s10340-006-0159-0.
- Ma, G., Hoffmann, A. A., and Ma, C.-S. (2015). Daily temperature extremes play an important role in predicting thermal effects. *Journal of Experimental Biology* 218, 2289–2296. doi:10.1242/jeb.122127.
- Mommott, J., Godfray, H., and Gauld, I. D. (1994). The structure of a tropical host-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 521–540.
- Moiroux, J., Boivin, G., and Brodeur, J. (2015). Temperature influences host instar selection in an aphid parasitoid: support for the relative fitness rule. *Biological Journal of the Linnean Society*. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/bij.12545/full> [Accessed September 22, 2015].

- Montoya, J. M., Rodríguez, M. A., and Hawkins, B. A. (2003). Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology letters* 6, 587–593.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., et al. (2015). *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-0.* <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Outreman, Y., Le Ralec, A., Wajnberg, E., and Pierre, J.-S. (2005). Effects of within- and Among-Patch Experiences on the Patch-Leaving Decision Rules in an Insect Parasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 208–217.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637–669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.
- Plantegenest, M., Pierre, J. S., Dedryver, C. A., and 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.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.*
- Rabasse, J.-M., Dedryver, C.-A., Gelle, A., Lafont, J.-P., and Molinari, J. (1983). Biologie des pucerons des céréales dans l'Ouest de la France. III. Action des hyménoptères parasites sur les populations de *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Wlk. et *Rhopalosiphum padi* L. *Agronomie* 3, 779–790.
- Roitberg, B. D., Mangel, M., Lalonde, R. G., Roitberg, C. A., van Alphen, J. J. M., and Vet, L. (1992). Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behavioral Ecology* 3, 156–165. doi:10.1093/beheco/3.2.156.
- Roy, D. B., and Sparks, T. H. (2000). Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology* 6, 407–416.
- Sgrò, C. M., Terblanche, J. S., and Hoffmann, A. A. (2016). What Can Plasticity Contribute to Insect Responses to Climate Change? *Annual Review of Entomology* 61. doi:10.1146/annurev-ento-010715-023859.
- Singer, M. C., and Parmesan, C. (2010). Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3161–3176. doi:10.1098/rstb.2010.0144.
- Tougeron, K., Le Lann, C., Brodeur, J., and van Baaren, J. (2017). Are aphid parasitoids from mild winter climates losing their winter diapause? *Oecologia* 183, 619–629. doi:10.1007/s00442-016-3770-7.
- Tougeron, K., and Tena, A. (2018). Hyperparasitoids as new targets in biological control in a global change context? *Biological Control* (in press).
- Tougeron, K., van Baaren, J., Burel, F., and Alford, L. (2016). Comparing thermal tolerance across contrasting landscapes: first steps towards understanding how landscape management could modify ectotherm thermal tolerance. *Insect Conservation and Diversity* 9, 171–180. doi:10.1111/icad.12153.

- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., and Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 1351–1363. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x.
- van Baaren, J., Le Lann, C., and JM van Alphen, J. (2010). “Consequences of Climate Change for Aphid-Based Multi-trophic Systems,” in *Aphid Biodiversity under Environmental Change*, eds. P. Kindlmann, A. F. G. Dixon, and J. P. Michaud (Dordrecht: Springer Netherlands), 55–68. Available at: http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-8601-3_4 [Accessed January 29, 2015].
- van der Putten, W. H., de Ruiter, P. C., Martijn Bezemer, T., Harvey, J. A., Wassen, M., and Wolters, V. (2004). Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology* 5, 487–494. doi:10.1016/j.baae.2004.09.003.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395.

Figure captions

Figure 1: A. Quantitative food webs of parasitoid and aphid community composition in winters 2009/10 to 2017/18 (there was no insects in 2010/11). Upper and lower bars represent the relative abundance (%) of parasitoid, including hyperparasitoids, and aphid species, respectively. The thickness of the arrow between bars is proportional to the interaction strength between a pair of species. Total number of individuals (N) used to construct each food web is shown for each year. **B.** Rankplots showing the relative abundances (%) of aphids (left panel) and *Aphidius* parasitoids (right panel) each winter from 2009/10 to 2017/18. Mean winter temperature (°C) is shown in black.

Figure 2: A. PCA partitioning two climatic variables (mean minimal temperatures "Tmin" and mean duration of frost events) by sampling years. **B.** PCA partitioning aphid and parasitoid species relative abundances by sampling years. Confidence ellipses are constructed around groups of cold (blue) and mild (red) winters.

Table 1: Number of species in each trophic level and food-web metrics for each sampled winter.

Year	2009/10	2011/12	2012/13	2013/14	2014/15	2015/16	2016/17	2017/18
Number of primary parasitoid species	2	3	5	4	4	4	3	4
Number of aphid species	2	3	3	3	3	3	3	3
Connectance	1.00	0.89	0.60	0.83	0.92	0.92	0.89	0.83
Web Asymmetry	0.00	0.00	-0.25	-0.14	-0.14	-0.14	0.00	-0.14
H2	0.53	0.71	0.41	0.36	0.24	0.22	0.34	0.24
Generality	1.63	1.43	2.18	2.41	2.67	2.26	2.25	2.50
Vulnerability	1.77	2.00	1.96	2.47	2.41	2.73	2.26	2.64

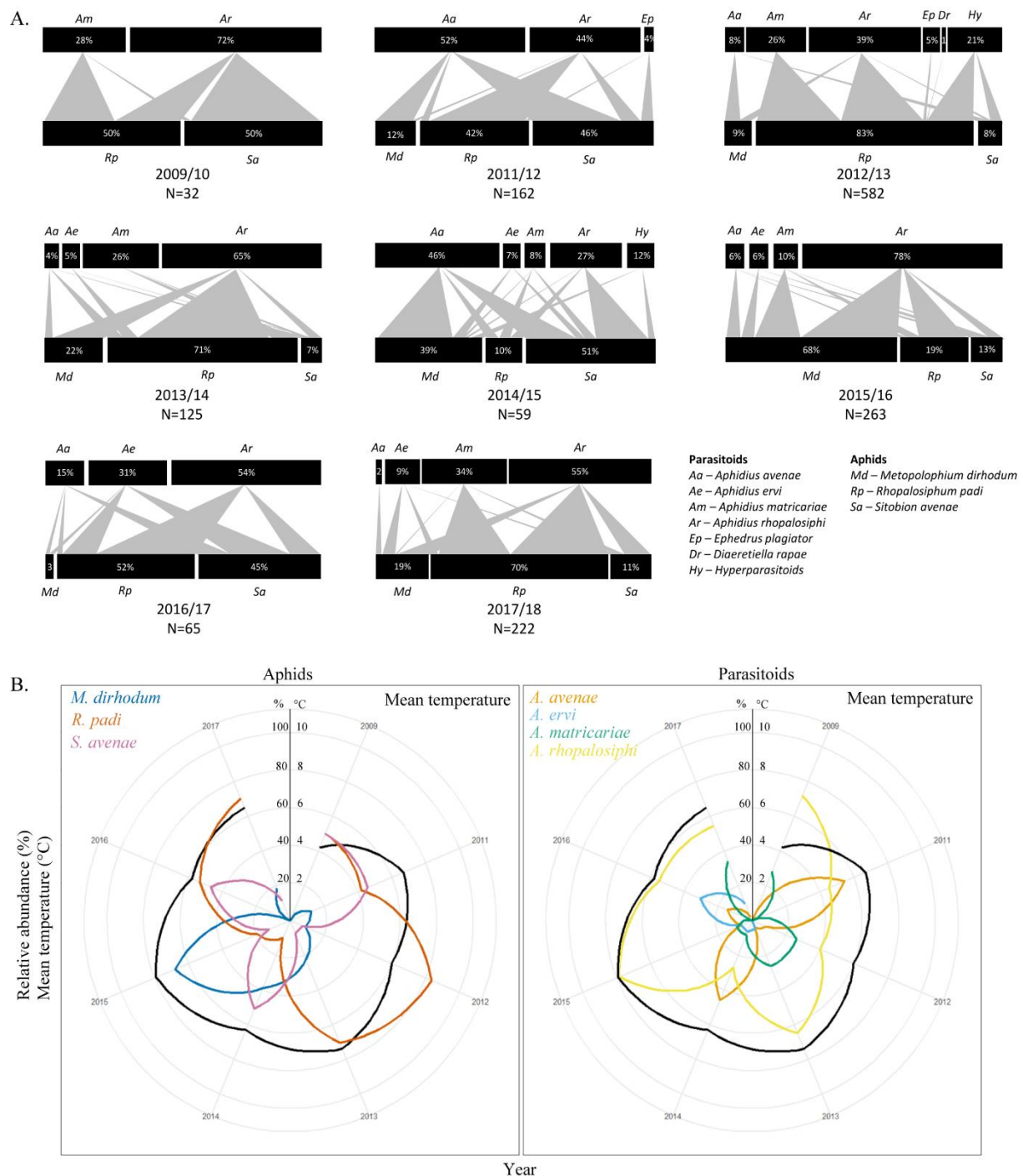


Figure 1: A. Quantitative food webs of parasitoid and aphid community composition in winters 2009/10 to 502 2017/18 (there was no insects in 2010/11). Upper and lower bars represent the relative abundance (%) of 503 parasitoid, including hyperparasitoids, and aphid species, respectively. The thickness of the arrow between bars 504 is proportional to the interaction strength between a pair of species. Total number of individuals (N) used to 505 construct each food web is shown for each year. **B.** Rankplots showing the relative abundances (%) of aphids (left 506 panel) and *Aphidius* parasitoids (right panel) each winter from 2009/10 to 2017/18. Mean winter temperature (°C) 507 is shown in black.

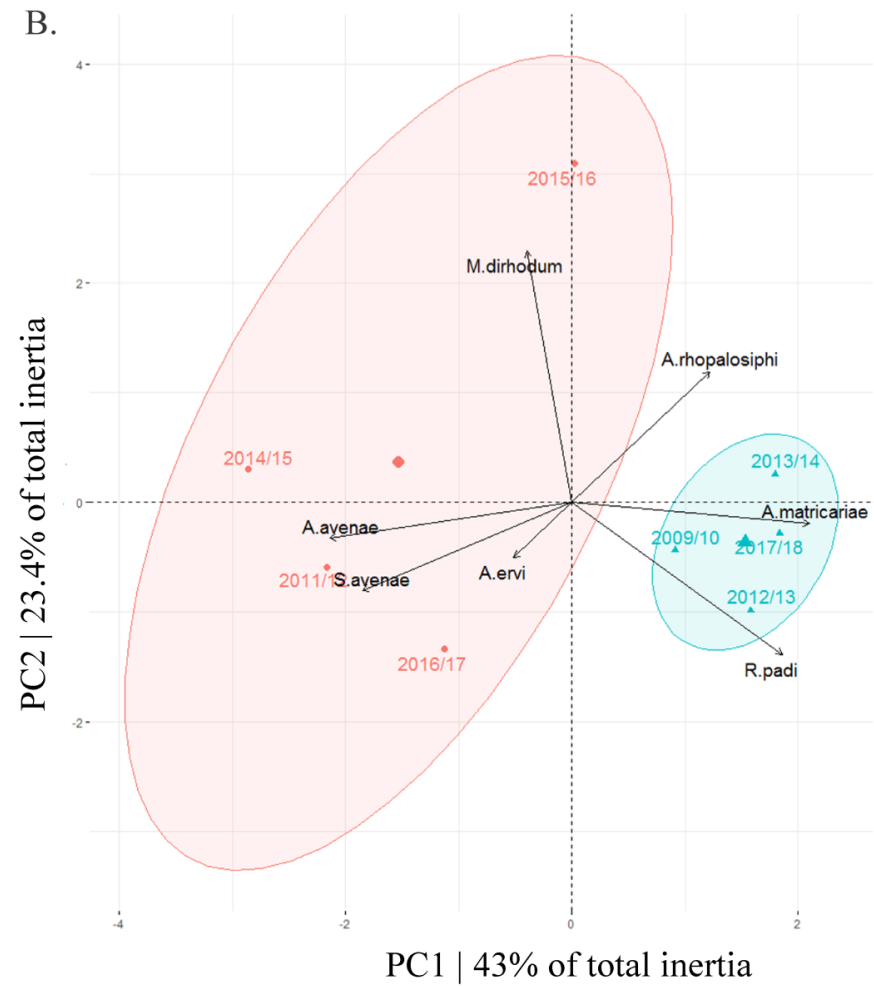
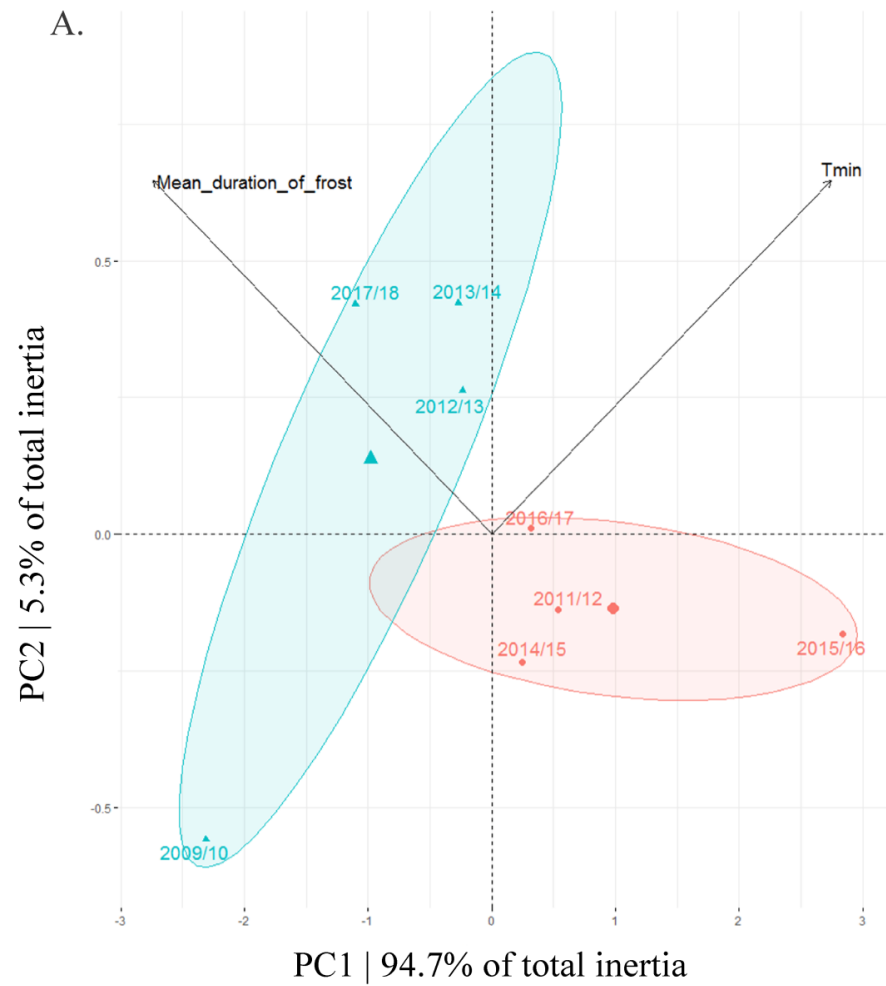


Figure 2: **A.** PCA partitioning two climatic variables (mean minimal temperatures “Tmin” and mean duration of 510 frost events) by sampling years. **B.** PCA partitioning aphid and parasitoid species relative abundances by 511 sampling years. Confidence ellipses are constructed around groups of cold (blue) and mild (red) winters.

Annexe 3 : Damien et al., Forest Ecology and Management, 2016

Forest Ecology and Management 378 (2016) 103–110



Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco



Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales



Maxime Damien^{a,b}, Hervé Jactel^b, Céline Meredieu^b, Margot Régolini^c, Inge van Halder^b, Bastien Castagneyrol^{b,†}

^a Univ. Rennes1, UMR CNRS 6553, ECOBIO, F-35042 Rennes, France

^b BIOGECO, INRA, Univ. Bordeaux, 33610 Cestas, France

^c Atlantic European Regional Office of the European Forest Institute EFI/ATLANTIC, F-33610 Cestas, France

article info

Article history:

Received 1 April 2016

Received in revised form 18 July 2016

Accepted 19 July 2016

Keywords:

Biodiversity

Associational resistance

Insect herbivory

Pinus pinaster

Resource dilution

Thaumetopoea pityocampa

abstract

Mixed forests are thought to be less prone to pest insect damage than monocultures. This may result from reduced host availability (i.e., density effect) or from non-host trees reducing the physical or chemical apparency of host trees (i.e., associational resistance, AR). However, associational and density effects are often confounded in mixed forests. We aimed to disentangle their relative contribution to attacks of pine trees by a specialist pest, the pine processionary moth (PPM, *Thaumetopoea pityocampa*). We assessed pine infestation by PPM by counting the number of winter nests during three consecutive years along an experimental gradient of pine density in presence or absence of a fast growing species, namely birch. The total number of PPM nests per plot increased with pine density (maximum in high density monocultures), while the proportion of attacked pine trees decreased along the same gradient. Birch provided associational resistance via reduced pine apparency due to their greatest height. This mechanism occurred at two spatial scales, whenever birch was planted within pine plots or in adjacent plots. Associational resistance was stronger in dense stands, probably due to reduced distance between pines and neighboring birches. But AR faded with time, pines becoming taller than birches, making density effects preeminent over apparency effects. Our findings suggest that mixing tree species to trigger resistance to pest insects requires taking into account the relative growth rate of associated species together with the relative proportion of associated species, both within and between stands.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Pest insects and pathogens can compromise tree growth or survival, thus reducing the provisioning of associated ecosystem services (Boyd et al., 2013). In addition to higher productivity found in tree species-rich forests (Gamfeldt et al., 2013; Vilà et al., 2013), tree diversity has been shown to reduce pest damage (Jactel and Brockerhoff, 2007), suggesting associational resistance (AR) in mixed forests. AR occurs when a given plant suffers less damage from herbivores when growing with heterospecific neighbors than amongst conspecific plants (Tahvanainen and Root, 1972). In mixed forests, AR seems the most frequent tree diversity

effect, as confirmed by meta-analyses (Castagneyrol et al., 2014a). However, this is still debated and recent studies found neutral effects of tree diversity (Plath et al., 2012) or even associational susceptibility (AS, Brown and Ewel, 1987; White and Whitham, 2000), i.e., increased damage in tree mixtures as compared to monocultures (Haase et al., 2015; Schuldt et al., 2010).

For a given total tree density, mixing non-host trees with host trees leads to a reduction of the density of the latter. Pure associational effects are thus often confounded with host density effects in experiments manipulating tree diversity (Castagneyrol et al., 2013; Muiruri et al., 2015; Schuldt et al., 2012; but see Kim and Underwood, 2015; Underwood et al., 2014). A sound understanding of herbivory in mixed forests requires teasing these two mechanisms apart.

The host density effects involved in AR can operate through a reduction of herbivore density in mixed forests. The “resource concentration hypothesis” (Root, 1973) and its further developments (Hambäck and Englund, 2005) predict that the density of

[†] Corresponding author at: Bastien CASTAGNEYROL, UMR BIOGECO, 69 Route d'Arcachon, 33612 Cestas Cedex, France.

E-mail addresses: maxime.damien@univ-rennes1.fr (M. Damien), herve.jactel@pierroton.inra.fr (H. Jactel), celine.meredieu@pierroton.inra.fr (C. Meredieu), margot.regolini@pierroton.inra.fr (M. Régolini), Inge.VanHalder@pierroton.inra.fr (I. van Halder), bastien.castagneyrol@pierroton.inra.fr (B. Castagneyrol).

specialized herbivores should increase with host plant density (i.e., absolute abundance) and frequency (i.e., relative abundance) in a given vegetation patch, because specialists are more likely to immigrate to and less likely to emigrate from patches where host plants are more abundant (Hambäck et al., 2000; Underwood et al., 2014), which is the case in pure stands. However, within stands, pest abundance on individual trees may depend on absolute host density (Andersson et al., 2013; Hambäck and Englund, 2005), with more abundant hosts resulting in lower likelihood of individual trees being attacked (i.e., dilution of attacks). Resource dilution may then have contrasting effects on the proportion of attacked trees vs. on the load of herbivores on each individual attacked tree.

For a given host density, the direction and intensity of pure associational effects depend on the specific composition of mixed stands (Castagneyrol et al., 2014a, 2014b). For instance, AR may be driven by the presence of non-host plants reducing host plant apparency (i.e., affecting the probability of being found by herbivores (Feeny, 1976)). Association between host and non-host trees may disrupt or dilute the visual (Dulaurent et al., 2012; Finch et al., 2003; Finch and Collier, 2000) and chemical cues (Bruce and Pickett, 2011; Hambäck et al., 2000; Jactel et al., 2011) that herbivores use to locate and select their host trees. In addition, natural enemies (predators or parasitoids) are assumed to be more diverse and more abundant in mixed stands due to a greater diversity of alternative feeding resources, thus providing a better top-down regulation of herbivores in mixtures than in monocultures (Quayle et al., 2003; Riihimäki et al., 2005).

Density and pure associational effects are likely to be scale dependent. For instance, AR was shown more likely to occur in small patches of plant mixtures (Bommarco and Banks, 2003). This spatial effect could be due to the distance at which herbivores perceive their environment (Stutz et al., 2015; Vehviläinen and Koricheva, 2006). At long distance, resource density may be more important for herbivores relying on chemical cues to locate their host, while herbivores using visual or contact cues may be more sensitive to patch size. At short distance however, all cues might be used and herbivores should respond to diversity irrespective of host patch size (Andersson et al., 2013). However these spatial changes have been rarely studied in forests, due to the lack of proper herbivory surveys in spatially explicit experiments.

The pine processionary moth (PPM, *Thaumetopoea pityocampa*, Denis and Schiff.) is the main pine defoliator in southern Europe and northern Africa (Battisti et al., 2005). It is an oligophagous insect, feeding mainly on pine species (*Pinus*). According to the AR hypothesis, monocultures of pines are expected to be more vulnerable to PPM than mixed stands of pines and deciduous trees (Jactel et al., 2015). More specifically, Castagneyrol et al. (2014b) showed that although tree species richness per se had no effect on PPM infestation, the composition of mixed pine plots was a key driver of resistance to PPM, AR being significant only in pine–birch mixtures. A likely mechanism was the reduction of pine apparency by this fast growing broadleaved species. Yet, the study did not disentangle the relative effects of pine density and composition of mixed stands.

The objective of the present study was to address this issue and investigate the effects of pine apparency at two spatial scales. We specifically tested the following hypotheses: (1) Pure associational resistance to PPM in mixed pine stands is mainly driven by reduced pine apparency; (2) Pine apparency toward PPM is reduced by the presence of taller neighboring trees but also by taller neighboring stands; (3) Pure associational resistance effects are counterbalanced by effects of pine density, with PPM attacks affecting a larger proportion of pines in mixed stands where pines are less abundant.

2. Materials and methods

2.1. The ORPHEE experiment

The ORPHEE experiment belongs to the worldwide Tree Diversity Network (TreeDivNet). It is located 40 km south of Bordeaux (France) and was established in 2008 on a 12 ha clear cut of maritime pine stands. In total, 25,600 trees belonging to five species were planted (European birch: *Betula pendula*, Roth; Pedunculate oak: *Quercus robur*, Linne; Pyrenean oak: *Q. pyrenaica*, Willdenow; Holm oak: *Q. ilex*, Linne; and Maritime pine: *Pinus pinaster*, Aiton). These common five species are native and can naturally co-occur in forests in southwestern France.

Eight blocks were established with 32 plots in every block corresponding to the 31 possible combinations of 1–5 species, with an additional replicate of the combination of the five species. In particular 17 species combinations contain pines, either alone, or in

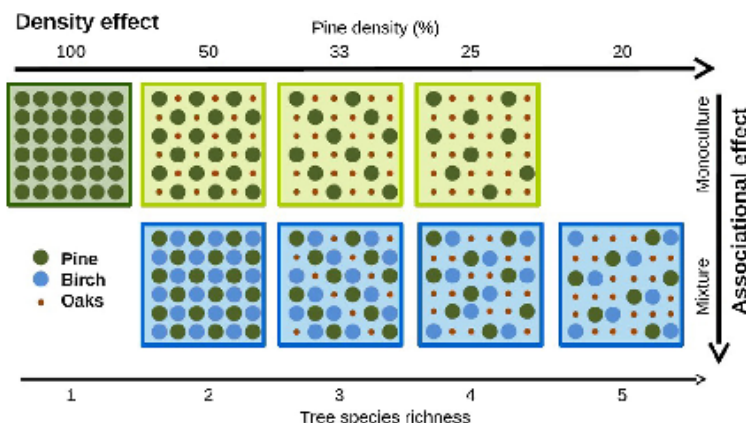


Fig. 1. Conceptual diagram representing how tree diversity can be decomposed into density and associational effects in the ORPHEE experiment. The diameter of dots reflects mean tree species height. The pure associational effect was tested comparing monocultures and pine–birch mixtures (blue squares) while controlling pine density. The effect of pine density was tested for pine–birch mixtures and for monocultures, using high-density pine monoculture (dark green square) and different low density monocultures corresponding to mixtures of pine with increasing number of oak species (light green squares). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

association with one, two, three or all of the four broadleaved species. Plots are separated by a distance of 3 m and are randomly distributed within blocks. Each plot contains 10 rows of 10 trees planted 2 m apart resulting in 100 trees per plot, with a plot area of 400 m² (Tree density = 2500 trees/ha). Tree species mixtures were established according to a substitutive design, keeping overall tree density equal across plots. Within plots, individual trees from different species were planted in a regular, alternate pattern, such that a tree from a given species had at least one neighbor from each of the other species within a 3 m radius (see Fig. 1 in Castagnérol et al. (2013)).

At the time of surveys, oaks were on average less than 1 m tall, i.e. much smaller than pines and birches and could be confounded with understorey vegetation (Fig. 2). Oak species were thus considered virtually absent to allow physical or chemical visibility of the pines to decrease. As a consequence, mixtures of pines and oaks, with no birch, were considered as “low density” pine monocultures, resulting in a gradient of pine density, from 100% in real

monocultures to 25% in mixed plots with three oak species. This procedure enabled testing independently the effects of pine density and the pure associational effects provided by the presence of birch (Fig. 1).

2.2. PPM infestation data and pine apparency

During winter, PPM larvae feed at night on pine needles and spend daytime in silky nests that are visible from the ground (Battisti et al., 2005). The number of winter nests is a common proxy for PPM infestation level (Castagnérol et al., 2014b; Hodar et al., 2002; Régolini et al., 2014). Unoccupied silky nests are washed out during spring and summer. The following winter, remains of some nests from the previous year are of dark color, being easily distinguished from new occupied, white nests. During three consecutive winters (2013–2015) from January to March, we counted the number of winter nests per tree on all pine trees ($n = 5120$ trees, from 136 plots), which corresponds to oviposition events that occurred in previous summers (i.e., 2012, 2013 and 2014 respectively). This assessment was carried out from the ground by a team of two people carefully looking at the crown of individual pines from two opposite sides.

Tree height of the 36 innermost trees (six central trees of the six central rows) of each plot was measured yearly in winter. Most of height growth occurring in June, the tree height measured in winter was assumed to be strongly correlated to tree height at the time female moths oviposited during the previous summer in July. We expected PPM attacks to depend less on the absolute height of pines than on the height of pines relative to that of their neighbors (Castagnérol et al., 2013, 2014b; Dulaurent et al., 2012), that is “pine apparency”. Pine apparency is thus expected to influence the probability of a pine being found by gravid PPM females during the oviposition period. Two indices of tree apparency were estimated, adapted from Castagnérol et al. (2014b). Within-plot pine apparency (DH_{within}), due to tree neighbors, was calculated as follows (Eq. (1)):

$$DH_{within} \approx 100 \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S \frac{H_p - H_i}{H_p} \quad (1)$$

where S is the number of species associated with pines (varying from 1 to 4) in a mixed plot, H_p the mean height of pines, and H_i the mean height of each associated species i in a given plot. The index, expressed as a percentage, indicates how much pines were on average higher ($DH_{within} > 0$) or smaller ($DH_{within} < 0$) than associated broadleaved species.

Given the short distance between plots (3 m), the probability for an individual tree to be attacked might have depended not only on the presence of taller neighboring trees within the same plot, but also on the presence of neighboring plots with taller trees. This was accounted for by calculating a second index, the between plot apparency, $DH_{between}$ (Eq. (2)):

$$DH_{between} \approx 100 \frac{1}{8} \sum_{j=1}^8 \frac{H_p - H_j}{H_p} \quad (2)$$

where H_p is the mean height of pines in the focal plot and H_j is the mean height of trees in plots surrounding the focal plot. Plots along block borders had three to five neighboring plots, while they had eight immediate neighbors when located at the center of blocks. Since blocks were bordered by herbaceous vegetation, we considered that plots along block borders had neighboring vegetation patches where trees were absent (i.e., mean tree height equal to zero). Therefore, all plots were considered having eight neighbor plots in the calculation of $DH_{between}$.

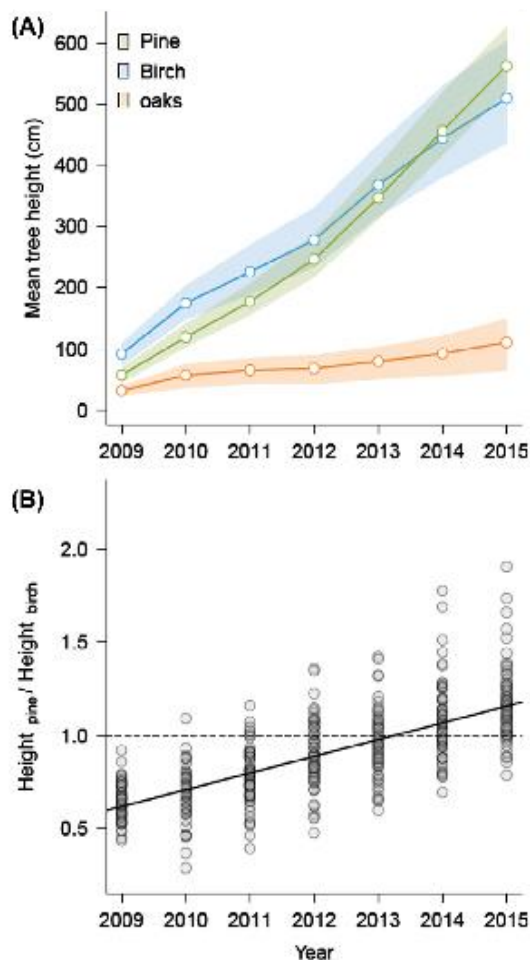


Fig. 2. Growth dynamics of trees in the ORPHEE experiment. (A) Height of pines, birches and oaks (three oak species pooled). Dots represent the mean tree height of each species at the beginning of each growing season since 2009. Shaded areas represent the interval between first and third quartiles. (B) Ratio between average pine and birch heights since 2009 in mixed plots. Individual dots represent mixed plots where pines and birches were associated. Horizontal dashed line represents equal height for both species, points below this line indicate that pines were on average smaller than birches, i.e. less apparent; points above indicate the opposite. Parameter estimates of the linear regression: height ratio = 0.09 Year + 179.56; $R^2 = 0.56$.

2.3. Statistical analyses

The effects of pine density and mixture with birch were tested on two response variables: PPM density (i.e., total number of nests per plot) and rate of PPM attack (i.e., proportion of pines with at least one nest in a given plot). Within plots, there was on average one PPM nest per attacked tree (mean $\pm$ se: 1.13 ± 0.027 ; 1.20 ± 0.017 and 1.24 ± 0.015 in 2013, 2014 and 2015 respectively). Although correlated (correlation coefficients: 0.85, 0.79 and 0.69 in 2013, 2014 and 2015, respectively), PPM density and rate of PPM attack provide different information on plot infestation processes (Régolini et al., 2014). PPM density informs about plot colonization by PPM, while rate of attack enables addressing PPM distribution over pines. As count data, PPM density was $\log(x+1)$ transformed (Ives, 2015) and modeled using linear mixed effect models (LMM). Rate of PPM attack was modeled with generalized linear mixed effect models (GLMM) with a binomial error (response variable being the combination of number of attacked vs. number of non-attacked pines).

For both LMM and GLMM, models were performed with Block as a first random factor (random intercept) to account for heterogeneity among blocks and pseudo-replication of different pine densities within blocks (20–100 pines per plot, cf. Fig. 1). Plot was declared as an individual-level random effect to account for repeated measurements at the plot level during the three years of survey. Plot was nested within block (Nakagawa and Schielzeth, 2013).

We used two sets of models. The first tested the effects of pine density and presence/absence of birch on PPM density and rates of PPM attack, both pine density and presence/absence of birch being fixed effects. The second was used to analyze effects of both within and between plot pine apparency on rate of PPM attack with DH_{within} as fixed effect. In addition, all models included Year (as a factor) and between plot apparency ($DH_{between}$) as fixed effects.

For each model set, we first built a full model including all interactions and simple effects. We then applied model simplification by sequentially removing non-significant interactions, starting with the least significant highest order interaction (Zuur et al., 2009). The significance of interactions between all factors was tested using log-likelihood tests. Continuous predictors were scaled and centered before modeling (Schielzeth, 2010). For each final model, R^2 values were calculated based on Nakagawa and Schielzeth (2013), to estimate the variance explained by fixed effects (marginal R^2 , R_m^2), and by fixed and random effects (conditional R^2 , R_c^2).

All analyses were carried out in R (3.1.1, R Development Core Team 2008), using R studio software. We used the following functions and libraries: glmer function from lme4 package (Bates et al., 2014) r.squaredGLMM from MuMin package (Barton, 2015) and Anova from car package (Fox and Weisberg, 2011).

3. Results

Out of the 136 experimental plots with maritime pine, 76 were attacked in 2013 (56%), 130 in 2014 (96%) and 135 in 2015 (99%). The number of pines attacked by PPM increased from 202 pines the first year to 802 in 2014 and 1053 in 2015 (which represents rates of PPM attack of 4%, 16% and 21% respectively).

For each set of models, fixed factors explained a larger part of the variance compared to random factors (Tables 1 and 2), and variability between blocks and different treatments did not

Table 1

Summary of models testing the effects of between-plot apparency ($DH_{between}$), year, pine density (Pinedensity) and presence of birch (Birch) on PPM density and rate of PPM attack. Summary statistics correspond to the final model resulting from model simplification. R_m^2 and R_c^2 are marginal and conditional R^2 , respectively.

Response	Predictors	Chisq	Df.	P value	R_m^2 (R_c^2)
PPM density	$DH_{between}$	32.27	1	0.0001	0.61 (0.78)
	Year	707.48	2	0.0001	
	Birch	45.21	1	0.0001	
	Pinedensity	9.65	1	0.0002	
Rate of PPM attack	$DH_{between}$	50.83	1	<0.0001	0.24 (0.29)
	Year	523.91	2	<0.0001	
	Birch	40.48	1	<0.0001	
	Pinedensity	26.99	1	<0.0001	
	Year Birch	8.75	2	0.013	
	Birch Pinedensity	4.79	1	0.029	

Table 2

Summary of models testing the effects of between plot apparency ($DH_{between}$), year and within plot apparency (DH_{within}) on PPM density and rate of PPM attacks. Summary statistics correspond to the final model resulting from model simplification. R_m^2 and R_c^2 are marginal and conditional R^2 , respectively.

Response	Predictors	V^2	Df	P-value	R_m^2 (R_c^2)
PPM density	$DH_{between}$	22.16	1	<0.0001	0.48 (0.78)
	Year	648.71	2	<0.0001	
	DH_{within}	0.067	1	0.795	
Rate of PPM attacks	$DH_{between}$	45.90	1	<0.0001	0.22 (0.28)
	Year	508.44	2	<0.0001	
	DH_{within}	46.35	1	<0.0001	

contribute much to the variability in rate of PPM attack (i.e., comparable R_m^2 and R_c^2).

3.1. Effects of pine density and presence of birch on PPM attacks

Pine density had opposite, significant effects on PPM density and rate of attack (Fig. 3). PPM density increased (Fig. 3A–C) whereas the rate of attack decreased (Fig. 3D–F) with pine density (Table 1).

PPM density was significantly lower in pine-birch mixtures (Fig. 3A–C, Table 1), regardless of pine density or year (no Birch Year or Birch Pinedensity interactions), which corresponds to a pure associational resistance effect. The rate of attack was also reduced in pine-birch mixtures as compared to monocultures of comparable density (i.e., pure associational resistance). However there was a significant interaction between pine density and presence of birch in the mixture (Table 1, Fig. 3): the strength of associational resistance increased with pine density. The strength of associational resistance decreased between 2013 and 2015 (Year Birch interaction, Table 1), but remained significant (model parameter estimates $\pm$ SE in 2013: 1.13 ± 0.19 , 2014: 0.87 ± 0.13 , 2015: 0.65 ± 0.13).

3.2. Effects of within- and between-plot apparency

Birches and pines were always taller than oaks (Fig. 2). Before 2013, birches were on average taller than pines, but this changed in 2014 (Fig. 2). This resulted in a change of within-plot apparency from 2013 to 2015, but only in mixed plots associating pine with birch (Fig. S1D–F). Due to the random distribution of plots within blocks, between-plot apparency did not vary with the composition of pine plots (Fig. S1G–I), nor with time.

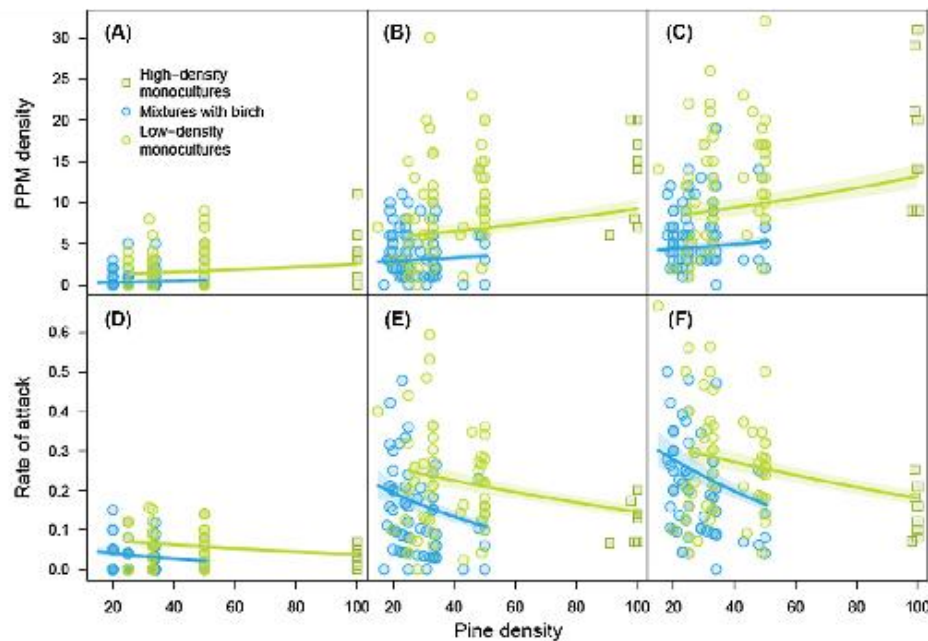


Fig. 3. Effects of host (pine) density gradient on PPM density (Top line) and rate of PPM attack (Down line) in 2013 (A; D), 2014 (B; E) and 2015 (C; F). Each dots represents the mean value for a given plot and lines represent model predictions with shaded areas accounting for the interval between the first and third quartiles. High density monocultures correspond to pure pine plots and low density monocultures to mixtures of pine and oaks (virtually absent from PPM point of view, Fig. 1).

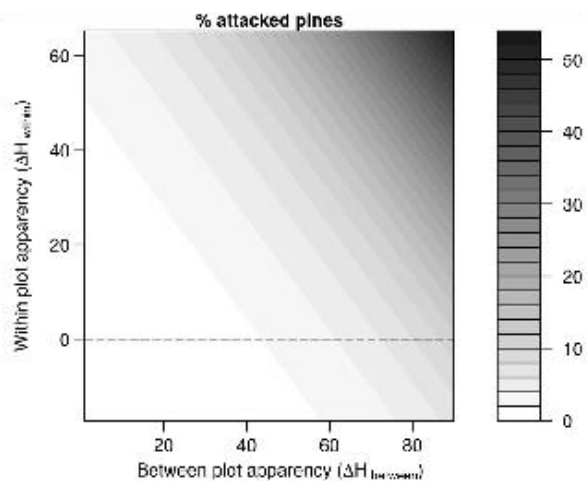


Fig. 4. Independent effects of within- and between-plot apparency on the rate of pine processionary moth attacks in pine plots. Grey shades correspond to model parameter estimates. The horizontal dashed line represents null apparency within plots. Above and below this line, pines are on average taller and smaller than their neighbors, respectively.

PPM density increased with the between-plot apparency (parameter estimate $\pm$ SE: 0.22 ± 0.08 ; Table 2), but not with within-plot apparency (Table 2). The rate of PPM attack increased with both within- and between-plot pine apparency (Table 2). The strength of pine apparency effects was comparable at the two spatial scales (slope estimate $\pm$ SE, DH_{within} : 0.33 ± 0.05 , $DH_{between}$: 0.35 ± 0.05). There was no significant DH_{within} $DH_{between}$ interaction ($V^2 = 0.02$, $P = 0.890$) indicating that the effect of tree apparency within and between plots were independent (Fig. 4).

The effects of between- and within-plot apparency were consistent across years (no Year DH_{within} [$V^2 = 0.72$, $P = 0.700$] nor Year $DH_{between}$ [$V^2 = 0.73$, $P = 0.690$] interactions) despite species-specific variability in growth dynamics (Fig. 2).

4. Discussion

Our study revealed that the overall response of PPM attacks to forest diversity resulted from combined effects of pine density and of pure associational resistance due to the presence of birch.

4.1. Resource concentration vs. attack dilution

PPM infestations were strongly dependent on pine density. Importantly, we showed contrasting effects of pine density on PPM density and rate of PPM attack. Both response variables provide different, but complementary information. Given adult mobility and the fact that moths usually emerge from areas outside of pine stands (Battisti et al., 2005; Dulaurent et al., 2012), PPM density reflects the colonization success of a pine stand, whereas the rate of PPM attacks accounts for the distribution of attacks within the stand.

PPM density per plot was consistently higher in monocultures (high density = 100% of pine) than in any other plot. Given the current very short height of oaks as compared to birch and pine (Fig. 2), oaks can be assumed as virtually absent from the PPM point of view (i.e., confounded with the understorey vegetation). Assuming that pine-oak mixtures excluding birch were "low-density monocultures", we could show that PPM density increased with pine density. This is consistent with the resource concentration hypothesis which predicts an increased immigration to and decreased emigration from plots with more concentrated resources (Root, 1973).

By contrast, the rate of PPM attacks decreased with pine density (i.e. lower proportion of attacked pines in "high-density" (100%)

monocultures than in “low-density monocultures”). This finding is fully consistent with previous studies on PPM (Régolini et al., 2014) and provides support for the resource dilution hypothesis (Otway et al., 2005): given that the searching behavior of gravid moths relies on both visual (Démolin, 1969) and chemical cues (Paiva et al., 2011), reduced pine density may have resulted in the aggregation of attacks on the fewer and more apparent pines in mixed stands (Bañuelos and Kollmann, 2011; Plath et al., 2012; Régolini et al., 2014).

4.2. Pure associational resistance driven by pine apparency

Both PPM density and rate of PPM attacks were consistently reduced in pine–birch mixtures. Because we controlled for the confounding effect of pine density (Underwood et al., 2014), this results clearly demonstrates that birch provided true associational resistance to the PPM. Plant apparency, which describes how easy a plant is found by specialized herbivores (Feeny, 1970; Strauss et al., 2015), has been proposed to be an important driver of associational resistance (Castagneyrol et al., 2013, 2014b). Herbivores do not only use host cues to locate them, they may also be repelled by non-host cues (Schoonhoven et al., 2005). PPM is known to be attracted by both visual and chemical cues emitted by pines (Jactel et al., 2015) and to be repelled by volatile organic compounds emitted by non-host trees, especially birches (Jactel et al., 2011). It is therefore likely that the presence of birch interfered with both the physical and chemical cues used by gravid female moths to locate pines. Interestingly, we showed that the protective effect of birch on the rate of PPM attacks decreased with decreasing pine density (Fig. 3D–F). This could be explained by the fact that individual pines were more distant from neighboring birches in low density plots.

Because the identity of associated trees directly influences the way herbivores perceive their environment, they can affect emigration and immigration rates from and to mixed forest stands; hence resource concentration, pure associational resistance and apparency hypotheses are not fully independent (Hambäck et al., 2014). However, because the proportion of birch in mixed plots was always the same as the proportion of pine, our experimental design did not enable disentangling their respective effects. This would require manipulating separately the relative frequency and density of pine and associated species (Kim and Underwood, 2015).

4.3. Spatial effects and between-plot apparency

Given the distance between plots in the ORPHEE experiment, we hypothesized that reduced pine apparency may not only occur between individual trees and their immediate neighbors but also with neighboring plots. Indeed, we found that pine apparency effects occurred independently at the two, nested spatial scales and that they had additive effects on rate of PPM attack. This may be due to the dispersal and egg-laying behavior of PPM females. Before reaching individual host trees, insects usually disperse and while patrolling may get in contact with host specific cues. Such visual or olfactory signals are often detected outside of vegetation patches (Hambäck et al., 2010), suggesting that insect herbivores select first host habitat and second suitable host trees within suitable habitats (Englund and Hambäck, 2007). PPM infestations are known to be higher at pine stand edges (Régolini et al., 2014), suggesting that ovipositing females actively select or are more often intercepted by pine stand edges, when coming from outside pine stands (they mainly pupate in the soil of herbaceous, open habitats adjacent to pine stands, reviewed in Jactel et al., 2015). Pine plots in ORPHEE which were adjacent to the border of a block or to oak plots may have been more easily reached or

selected by flying females. At the opposite, the overall apparency of pine plots may have been reduced by the presence of tall trees in the surrounding of plots, these trees contributing to repel (if birches) or intercept (if pines) flying females.

4.4. Fading of associational resistance effect with time?

The magnitude of associational resistance provided by birch decreased with time (significant Year × Birch interactions, Table 1). Few studies have reported temporal change in associational effects (Vehviläinen et al., 2007). Our finding suggests that the effect of reduced pine density could eventually overcome positive effects of associational resistance provided by birch on PPM attacks. Accordingly, we predict that this pattern should strengthen with time as pines will become taller than birches (Fig. 2). Pines apparency is therefore expected to increase, making them more likely to be attacked in mixed plots than in monocultures, regardless of the presence or absence of birch. This explanation involves the choice of oviposition site by gravid female moths. However, whether the presence/absence of a nest resulted from an oviposition choice by females or egg/larvae mortality is questionable, and we cannot fully exclude that changes in patterns of nest abundance were driven by tree diversity effects on egg/larvae predation or needle palatability for young larvae (Hodar et al., 2002; Stastny et al., 2006).

We cannot formally exclude that the observed pattern of decreasing associational resistance also resulted from changes in PPM population density, which increased over the time of the survey. However, it was not possible to disentangle the effects of change in relative tree height vs. change in PPM population density that increased over time. Yet, host choice may be PPM population density dependent as herbivores may choose suboptimal hosts to reduce the effect of intraspecific competition. Although theoretically well established (Bolnick et al., 2011; Branco et al., 2014; Svanback and Bolnick, 2007), such a hypothesis would mean that female moth can detect the presence of egg masses in a given tree crown, which has not been demonstrated yet. Hence, only monitoring PPM attacks on the ORPHEE experiment for two complete PPM cycles (7 years in Southwestern France, Li et al., 2015) will make it possible to uncouple changes in tree height differences which drive apparency and PPM population density, thus allowing teasing apart these two alternative but not exclusive hypotheses and unraveling underlying mechanisms.

5. Conclusion

This study has improved our understanding of associational resistance and confirms the importance of pine apparency in mixed pine forests as a key driver of PPM infestation. This mechanism was proved to operate independently at two nested spatial scales, i.e. individual tree neighborhood and stand neighborhood, and to have similar strengths. Independence and similar strength may have important implications for PPM management in pine forests and suggests two main options regarding the use of associated non-host species.

The first management option could be to plant hedgerows around pure stands to be protected, provided that they include species meeting the same criteria as above (Dulaurent et al., 2012). A second option relies on intimate mixtures to provide a barrier around trees to be protected. Our results indicate that finding the right tree species composition is more important than increasing the number of tree species in the mixture. The choice of associated species should therefore depend on relevant traits such as palatability or growth rate. Associated species should (i) be non-host species for the target pest insect (Castagneyrol et al.,

2014a), (ii) grow faster than pines (Dulaurent et al., 2012) and (iii) live long enough to be maintained along one rotation of the species of interest. Yet, managing this type of intimate mixtures may be technically challenging. In addition, it is critical to notice that mixing trees may be detrimental if it results in reduced density of the target species and concentration of attacks on the fewer remaining trees. A compromise has thus to be found between the number of trees of focal and associated species.

Acknowledgements

We thank Bernard Issenhuith and his colleagues from the Experimental Unit UE Forêt-Pierrot for tree height measurements, and Bastien Gravelier, Guillaume David and Mélanie Thierry for their help with field work. Thanks to Brice Giffard, Peter Hambäck and four anonymous reviewers for their very helpful comments on earlier version of the manuscript. The research in ORPHEE and Maxime Damien's grant were funded by the GIP-ECOFOR program from the French Ministry of Ecology, under the project BIOPICC ECOFOR-2014-15.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.025>.

References

- Andersson, P., Löfstedt, C., Hambäck, P.A., 2013. Insect density-plant density relationships: a modified view of insect responses to resource concentrations. *Oecologia* 173, 1333–1344. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-013-2737-1>.
- Bañuelos, M.-J., Kollmann, J., 2011. Effects of host-plant population size and plant sex on a specialist leaf-miner. *Acta Oecologica* 37, 58–64. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2010.11.007>.
- Barton, K., 2015. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A., Larsson, S., 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecol. Appl.* 15, 2084–2096. <http://dx.doi.org/10.1890/04-1903>.
- Bolinick, D.L., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 26, 183–192. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>.
- Bommarco, R., Banks, J.E., 2003. Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos* 102, 440–448. <http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0579.2003.12578.x>.
- Boyd, J.L., Freer-Smith, P.H., Gilligan, C.A., Godfray, H.C.J., 2013. The consequence of tree pests and diseases for ecosystem services. *Science* 342. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1235773>, 1235773–1235773.
- Branco, M., Dhahri, S., Santos, M., Ben Jamaa, M.L., 2014. Biological control reduces herbivore's host range. *Biol. Control* 69, 59–64. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.11.001>.
- Brown, B.J., Evel, J.J., 1987. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology* 68, 108–116. <http://dx.doi.org/10.2307/1938810>.
- Bruce, T.J.A., Pickett, J.A., 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects – finding the right mix. *Phytochemistry* 72, 1605–1611. <http://dx.doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.04.011>.
- Castagneyrol, B., Giffard, B., Pérès, C., Jactel, H., 2013. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *J. Ecol.* 101, 418–429. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12055>.
- Castagneyrol, B., Jactel, H., Vacher, C., Brockerhoff, E.G., Koricheva, J., 2014a. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *J. Appl. Ecol.* 51, 134–141. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12175>.
- Castagneyrol, B., Régolini, M., Jactel, H., 2014b. Tree species composition rather than diversity triggers associational resistance to the pine processionary moth. *Basic Appl. Ecol.* 15, 516–523. <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2014.06.008>.
- Démolin, G., 1969. Bioecología de la procesionaria del pino *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. *Incidenia de los factores climáticos. Boletín Serv. Plagas For.* 12, 9–24.
- Dulaurent, A.-M., Porté, A.J., van Halder, L., Vétillard, F., Menassieu, P., Jactel, H., 2012. Hide and seek in forests: colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. *Agric. For. Entomol.* 14, 19–27. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x>.
- Englund, G., Hambäck, P.A., 2007. Scale dependence of immigration rates: models, metrics and data. *J. Anim. Ecol.* 76, 30–35. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01174.x>.
- Feeny, P., 1976. Plant Apparency and Chemical Defense. In: Wallace, J.W., Mansell, R.L. (Eds.), *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*. Springer, US, Boston, MA, pp. 1–40.
- Feeny, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51, 565. <http://dx.doi.org/10.2307/1934037>.
- Finch, S., Billiard, H., Collier, R.H., 2003. Companion planting – do aromatic plants disrupt host-plant finding by the cabbage root fly and the onion fly more effectively than non-aromatic plants? *Entomol. Exp. Appl.* 109, 183–195. <http://dx.doi.org/10.1046/j.0013-8703.2003.00102.x>.
- Finch, S., Collier, R.H., 2000. Host-plant selection by insects – a theory based on “appropriate/inappropriate landings” by pest insects of cruciferous plants. *Entomol. Exp. Appl.* 96, 91–102. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00684.x>.
- Fox, J., Weisberg, S., 2011. An R Companion to Applied Regression.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nat. Commun.* 4, 1340. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms2328>.
- Haase, J., Castagneyrol, B., Cornelissen, J.H.C., Ghazoul, J., Kattge, J., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., Morath, S., Jactel, H., 2015. Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos*. <http://dx.doi.org/10.1111/oik.02090>, n/a–n/a.
- Hambäck, P.A., Ågren, J., Ericson, L., 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology* 81, 1784–1794. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1784:ARIDTP\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1784:ARIDTP]2.0.CO;2).
- Hambäck, P.A., Björkman, M., Hopkins, R.J., 2010. Patch size effects are more important than genetic diversity for plant-herbivore interactions in Brassica crops. *Ecol. Entomol.* 35, 299–306. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01186.x>.
- Hambäck, P.A., Englund, G., 2005. Patch area, population density and the scaling of migration rates: the resource concentration hypothesis revisited: density-area relations in sources and sinks. *Ecol. Lett.* 8, 1057–1065. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00811.x>.
- Hambäck, P.A., Inouye, B.D., Andersson, P., Underwood, N., 2014. Effects of plant neighborhoods on plant-herbivore interactions: resource dilution and associational effects. *Ecology* 95, 1370–1383. <http://dx.doi.org/10.1890/13-0793.1>.
- Hodar, J.A., Zamora, R., Castro, J., 2002. Host utilisation by moth and larval survival of pine processionary caterpillar *Thaumetopoea pityocampa* in relation to food quality in three Pinus species. *Ecol. Entomol.* 27, 292–301. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00415.x>.
- Ives, A.R., 2015. For testing the significance of regression coefficients, go ahead and log-transform count data. *Methods Ecol. Evol.* 6, 828–835. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12386>.
- Jactel, H., Barbero, L., Battisti, A., Bosc, A., Branco, M., Brockerhoff, E., Castagneyrol, B., Dulaurent, A.-M., Hódar, J.A., Jacquet, J.-S., Mateus, E., Paiva, M.-R., Roques, A., Samalens, J.-C., Santos, H., Schlyter, F., 2015. Insect – Tree Interactions in *Thaumetopoea pityocampa*. In: Roques, A. (Ed.), *Processionary Moths and Climate Change: An Update*. Springer, Netherlands, Dordrecht, pp. 265–310.
- Jactel, H., Birgersson, G., Andersson, S., Schlyter, F., 2011. Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia* 166, 703–711. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-011-1918-z>.
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol. Lett.* 10, 835–848. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x>.
- Kim, T.N., Underwood, N., 2015. Plant neighborhood effects on herbivory: damage is both density and frequency dependent. *Ecology* 96, 1431–1437. <http://dx.doi.org/10.1890/14-1097.1>.
- Li, S., Daudin, J.J., Piou, D., Robinet, C., Jactel, H., 2015. Periodicity and synchrony of pine processionary moth outbreaks in France. *For. Ecol. Manage.* 354, 309–317. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.023>.
- Muiruri, E.W., Milligan, H.T., Morath, S., Koricheva, J., 2015. Moose browsing alters tree diversity effects on birch growth and insect herbivory. *Funct. Ecol.* 29, 724–735. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12407>.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 133–142. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00261.x>.
- Otway, S.J., Hector, A., Lawton, J.H., 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *J. Anim. Ecol.* 74, 234–240. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00913.x>.
- Paiva, M.R., Mateus, E., Santos, M.H., Branco, M.R., 2011. Pine volatiles mediate host selection for oviposition by *Thaumetopoea pityocampa* (Lep., Notodontidae): pine host selection by *Thaumetopoea pityocampa*. *J. Appl. Entomol.* 135, 195–203. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01550.x>.
- Plath, M., Dorn, S., Riedel, J., Barrios, H., Mody, K., 2012. Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia* 169, 477–487. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-011-2215-6>.
- Quayle, D., Regniere, J., Cappuccino, N., Dupont, A., 2003. Forest composition, host-population density, and parasitism of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* eggs by *Trichogramma minutum*. *Entomol. Exp. Appl.* 107, 215–227. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00056.x>.

- Régolini, M., Castagnérol, B., Dulaurent-Mercadal, A.-M., Piou, D., Samalens, J.-C., Jactel, H., 2014. Effect of host tree density and apparency on the probability of attack by the pine processionary moth. *For. Ecol. Manage.* 334, 185–192. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.038>.
- Riihimäki, J., Kaitaniemi, P., Koricheva, J., Vehviläinen, H., 2005. Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142, 90–97. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1696-y>.
- Root, R.B., 1973. Organization of a plant–arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica Oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43, 95–124. <http://dx.doi.org/10.2307/1942161>.
- Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients: interpretation of regression coefficients. *Methods Ecol. Evol.* 1, 103–113. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>.
- Schoonhoven, L.M., van Loon, J.J.A., Dicke, M., 2005. *Insect-Plant Biology*, second ed. Oxford University Press, Oxford; New York.
- Schuldt, A., Baruffol, M., Böhnke, M., Bruehlheide, H., Härdtle, W., Lang, A.C., Nadrowski, K., Von Oheimb, G., Voigt, W., Zhou, H., Assmann, T., 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China: tree diversity promotes insect herbivory. *J. Ecol.* 98, 917–926. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01659.x>.
- Schuldt, A., Bruehlheide, H., Härdtle, W., Assmann, T., 2012. Predator assemblage structure and temporal variability of species richness and abundance in forests of high tree diversity. *Biotropica* 44, 793–800. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00876.x>.
- Stastny, M., Battisti, A., Petrucco-Toffolo, E., Schlyter, F., Larsson, S., 2006. Host-plant use in the range expansion of the pine processionary moth, *Thaumetopoea pityocampa*. *Ecol. Entomol.* 31, 481–490. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00807.x>.
- Strauss, S.Y., Cacho, N.I., Schwartz, M.W., Schwartz, A.C., Burns, K.C., 2015. Apparency revisited. *Entomol. Exp. Appl.* 157, 74–85. <http://dx.doi.org/10.1111/eea.12347>.
- Stutz, R.S., Banks, P.B., Dexter, N., McArthur, C., 2015. Herbivore search behaviour drives associational plant refuge. *Acta Oecologica* 67, 1–7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2015.05.004>.
- Svanback, R., Bolnick, D.J., 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 839–844. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2006.0198>.
- Tahvanainen, J.O., Root, R.B., 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10, 321–346. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00345736>.
- Underwood, N., Inouye, B.D., Hambäck, P.A., 2014. A conceptual framework for associational effects: when do neighbors matter and how would we know? *Q. Rev. Biol.* 89, 1–19. <http://dx.doi.org/10.1086/674991>.
- Vehviläinen, H., Koricheva, J., 2006. Moose and vole browsing patterns in experimentally assembled pure and mixed forest stands. *Ecography* 29, 497–506. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04457.x>.
- Vehviläinen, H., Koricheva, J., Ruohomäki, K., 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152, 287–298. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-007-0673-7>.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M., Trasobares, A., 2013. Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PLoS ONE* 8, e53530. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0053530>.
- White, J.A., Whitham, T.G., 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81, 1795–1803. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1795:ASOCTA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1795:ASOCTA]2.0.CO;2).
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology With R*. Statistics for Biology and Health. Springer New York, New York, NY.

Received: 10 November 2016 | Revised: 21 February 2017 | Accepted: 7 March 2017

DOI: 10.1002/ece3.2950

ORIGINAL RESEARCH

WILEY Ecology and Evolution

Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory

Bastien Castagneyrol¹  | Damien Bonal² | Maxime Damien³ | Hervé Jactel¹ | Céline Meredieu¹ | Evalyne W. Muiruri^{4,5} | Luc Barbaro^{1,6}

¹BIOGECO, INRA, Univ. Bordeaux, 33610 Cestas, France

²EEF, INRA, Université de Lorraine, 54280 Champenoux, France

³ECOBIO, UMR CNRS 6553, Université de Rennes, 35042 Rennes, France

⁴School of Biological Sciences, Royal Holloway University of London, Egham, Surrey TW20 0EX, UK

⁵Department of Biosciences, Durham University, Stockton Road, Durham, DH1 3LE, UK

⁶Dynafor, INPT, El Purpan, INRA, Université de Toulouse, 31320 Auzeville, France

Correspondence

Bastien Castagneyrol, INRA – UMR 1202 BIOGECO, Cestas, France.
Email: bastien.castagneyrol@inra.fr

Funding information

French Ministry of Ecology; French National Research Agency (ANR), Grant/Award Number: ANR-11-LABX-0002-01

Abstract

The diversity of plant neighbors commonly results in direct, bottom-up effects on herbivore ability to locate their host, and in indirect effects on herbivores involving changes in plant traits and a top-down control by their enemies. Yet, the relative contribution of bottom-up and top-down forces remains poorly understood. We also lack knowledge on the effect of abiotic constraints such as summer drought on the strength and direction of these effects. We measured leaf damage on pedunculate oak (*Quercus robur*), alone or associated with birch, pine or both in a long-term tree diversity experiment (ORPHEE), where half of the plots were irrigated while the other half remained without irrigation and received only rainfall. We tested three mechanisms likely to explain the effects of oak neighbors on herbivory: (1) Direct bottom-up effects of heterospecific neighbors on oak accessibility to herbivores, (2) indirect bottom-up effects of neighbors on the expression of leaf traits, and (3) top-down control of herbivores by predators. Insect herbivory increased during the growth season but was independent of neighbor identity and irrigation. Specific leaf area, leaf toughness, and thickness varied with neighbor identity while leaf dry matter content or C:N ratio did not. When summarized in a principal component analysis (PCA), neighbor identity explained 87% of variability in leaf traits. PCA axes partially predicted herbivory. Despite greater rates of attack on dummy caterpillars in irrigated plots, avian predation, and insect herbivory remained unrelated. Our study suggests that neighbor identity can indirectly influence insect herbivory in mixed forests by modifying leaf traits. However, we found only partial evidence for these trait-mediated effects and suggest that more attention should be paid to some unmeasured plant traits such as secondary metabolites, including volatile organic compounds, to better anticipate the effects of climate change on plant-insect interactions in the future.

KEYWORDS

associational effects, biodiversity, drought, dummy caterpillars, leaf traits, predation, *Quercus robur*

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2017 The Authors. Ecology and Evolution published by John Wiley & Sons Ltd.

Ecology and Evolution. 2017;1–12.

www.ecolevol.org | 1

1 | INTRODUCTION

Plant diversity is a key driver of insect herbivory in grassland, agricultural, and forest ecosystems (Allan et al., 2013; Broad, Schellhorn, Lisson, & Mendham, 2008; Castagneyrol et al., 2014), because heterospecific neighbors may either decrease (associational resistance) or increase (associational susceptibility) the likelihood of focal plants being attacked by insect herbivores (Barbosa et al., 2009; Root, 1973; Tahvanainen & Root, 1972; White & Whitham, 2000). Several reviews and meta-analyses suggest that associational resistance is the most common pattern (Andow, 1991; Barbosa et al., 2009), particularly in forest ecosystems (Castagneyrol et al., 2014; Jactel & Brockerhoff, 2007). However, despite the large body of evidence on associational effects (Moreira et al., 2016; Underwood, Inouye, & Hambäck, 2014), gaps in our understanding of underlying mechanisms hinder the development of a predictive framework of herbivore responses to tree diversity. In addition, due to the rising threats to forests that result from climate change, like more severe or frequent outbreaks of pest insects (Logan, Régnière, & Powell, 2003), it is critical to better evaluate the relative contribution of factors responsible for associational resistance or susceptibility under contrasting abiotic constraints.

Associational effects depend on the identity of heterospecific neighbors, both directly through bottom-up effects on focal host accessibility (e.g., Castagneyrol, Giffard, Péré, & Jactel, 2013) and indirectly through changes in focal host quality (e.g., Kos, Bukovinsky, Mulder, & Bezemer, 2015; Kostenko, Mulder, Courbois, & Bezemer, 2016; Mraja, Unsicker, Reichelt, Gershenson, & Roscher, 2011) and top-down control of herbivore populations by predators (e.g., Muiruri et al., 2015). However, the relative importance of top-down and bottom-up effects remains unclear, in particular because few studies to date addressed them simultaneously (Abdala-Roberts et al., 2016; Moreira, Mooney, Zas, & Sampedro, 2012).

Three alternative mechanisms have been proposed to explain associational resistance. First, associational resistance has been proposed to result primarily from a reduced ability of herbivores to locate and reach their host plants among heterospecific neighbors. This may be due to patches with greater plant diversity being less attractive than monospecific patches (i.e., the resource concentration hypothesis, Root, 1973; Andersson, Löfstedt, & Hambäck, 2013) or from heterospecific neighbors reducing the physical (Castagneyrol et al., 2013; Damien et al., 2016; Floater & Zalucki, 2000) or chemical (Jactel, Birgersson, Andersson, & Schlyter, 2011; Zhang & Schlyter, 2004) apparency of host plants. Alternatively, the attractant-decoy hypothesis predicts that herbivores can be diverted from a given plant and aggregate on more apparent, more attractive, or more palatable neighbors (Atsatt & O'Dowd, 1976; Hahn & Orrock, 2016).

Second, heterospecific neighbors may affect insect herbivory on a focal plant through changes in host food quality, although this is less well documented (but see, e.g., Walter et al., 2011; Kos et al., 2015). Because the amount of insect herbivory depends on plant traits such as leaf toughness, water content, C:N ratio, and secondary metabolites (Loranger et al., 2013; Moreira, Abdala-Roberts, Parra-Tabla, & Mooney, 2014; Pearse, 2011), any biotic or abiotic factor affecting the expression

of these plant traits may also affect herbivores. For instance, competition or facilitation among the focal plant and its neighbors may change the nutritional value of the host plant tissues (Kos et al., 2015; Schädler, Brandl, & Haase, 2007; Walter et al., 2011) or its production of secondary metabolites to defend against herbivores (Moreira et al., 2014).

Third, the enemies' hypothesis posits that predators and parasitoids of herbivores are more abundant and diverse in species-rich plant communities (Elton, 1958; Root, 1973; Schuldt et al., 2011; Straub et al., 2014). Associational resistance may therefore also result from an enhanced top-down control of herbivores by predation or parasitism in species-rich plant communities (Riihimäki, Kaitaniemi, Koricheva, & Vehviläinen, 2004). Besides its effect on abundance and richness of enemies, plant diversity may indirectly influence the strength of herbivory suppression by predators. For instance, greater predation is expected when herbivores are more exposed to their enemies as they spend more time foraging for less accessible resource (Straub et al., 2014). Plant diversity may also modify the magnitude of top-down effects by altering the proportion of generalist versus specialist herbivores because herbivore communities dominated by generalist herbivores are more sensitive to predation (Singer et al., 2014).

The strength and direction of plant-herbivores-enemies (predators or parasitoids) interactions is expected to change along environmental gradients (Bauerfeind & Fischer, 2013; Péré, Jactel, & Kenis, 2013; Rodríguez-Castañeda, 2013; Walter et al., 2011). Rooted in the plant stress hypothesis (White, 1974) that predicts increasing plant susceptibility to herbivores with higher water stress, several studies suggest that drought favors leaf-feeding herbivores and reduces damage caused by sap-feeders (Huberty & Denno, 2004; Jactel et al., 2012). In particular, drought might affect the palatability of plant tissues, notably through change in carbohydrate content and C:N ratio (Jactel et al., 2012; Walter et al., 2011). In addition to changes in leaf traits interfering with plant quality, drought may also indirectly affect herbivory by modifying predator attraction (Aslam, Johnson, & Karley, 2013; Staley et al., 2006; Weldegergis, Zhu, Poelman, & Dicke, 2015). Yet, although underlying mechanisms remain unclear, it is increasingly acknowledged that neighbors can also modify plant's response to drought (Forrester, Theiveyanathan, Collopy, & Marcar, 2010; Grossiord et al., 2014). Insect herbivory may therefore be affected by both plant diversity and water stress, as well as their potential interacting effects (Walter et al., 2011).

Experimental evidence that plant neighborhood mediates the effect of water stress on herbivores and their enemies—or the opposite—is still lacking given the difficulties to control for both the composition of tree neighborhood and climatic variables. In this study, we searched for mechanisms responsible for associational effects under contrasting abiotic conditions. We measured insect herbivory as the percentage of defoliation by chewing herbivores on pedunculate oak (*Quercus robur*) in a tree diversity experiment with a factorial design crossing the identity of their neighbors (homospecific vs. heterospecific) with an irrigation treatment (rainfall only vs. rainfall *plus* irrigation). We specifically addressed mechanisms underlying neighbors and drought effects on insect herbivory. We predicted that: (1) herbivory is greater in tree monocultures where individual oaks are more apparent than in tree mixtures where they are protected by taller nonoak neighbors, (2)

tree neighbors indirectly mediate the expression of traits involved in herbivore-oak interaction; (3) heterospecific neighbors increase top-down predation by natural enemies, and (4) water stress changes the strength of top-down and bottom-up processes. Overall, this study addresses how drought indirectly mediates tree neighbor effects on insect herbivory via changes in leaf traits and top-down control by herbivores' enemies. We provide partial support to the hypothesis of indirect, bottom-up, effect of tree species diversity on herbivory through changes in leaf traits, regardless of drought.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Ethics statement

This study did not involve manipulations of humans or animals. No specific permissions were required for our field work. The study did not involve endangered or protected species.

2.2 | The ORPHEE experiment

This study was carried out in the ORPHEE experiment in SW France (44°44'0" N, 00°46'0" W). The design has been fully described in Castagneyrol et al. (2013), and we will thus only provide here a brief overview. In 2008, eight blocks were established covering 12 ha, with 32 plots in every block corresponding to the 31 possible combinations of one to five tree species (*Betula pendula*, *Quercus robur*, *Q. pyrenaica*, *Q. ilex*, and *Pinus pinaster*) with an additional replicate of the five-species plot. Each plot contained 10 rows of 10 trees planted 2 m apart (100 trees). Tree species mixtures were established according to a substitutive design, keeping tree density and the identity of tree neighbors equal across plots. Within plots, individual trees from different species were planted in a regular alternate pattern, such that a tree from a given species had at least one neighbor from each of the other species within a 2-m radius (Fig. S1 and www.facebook.com/orpheeexperiment).

In this study, we focused on a subsample of plots to reconstruct a tree diversity gradient spanning from the monoculture of pedunculate oak, the two-two-species mixtures associating oak with pine or birch, and the three-species mixtures of oak, birch, and pine, for a total of four compositions. These plots were chosen in order (1) to span a gradient of oak apparency by increasing the number of neighbors taller than oaks (i.e., high apparency in monocultures, intermediate apparency in oak-birch and oak-pine mixtures and low apparency in oak-birch-pine mixtures, Castagneyrol et al., 2013) and (2) to contrast functional diversity by associating oak with a broadleaved or a conifer species. Within the selected 32 plots (4 plots $\times$ 8 blocks), we sampled at random six individual trees of the 36 innermost trees of each plot, for a total of 192 sampled oaks.

In 2015, half of the blocks were irrigated (Fig. S2). Irrigation consisted in sprinkling ca 42 m³ per night and per block from early May to late September, corresponding to ca 3 mm/day per plot. This volume was calculated based on regional climatic data (evapotranspiration) and was assumed to avoid any soil water deficit in the irrigated blocks during the entire growing season.

2.3 | Insect herbivory

Insect herbivory was assessed twice to test for a season effect, in early June and early August 2015 by visual inspection of 30 leaves per sampled oak (Johnson, Bertrand, & Turcotte, 2016). Three branches were selected at the top, middle, and bottom of each tree. Five leaves were then randomly chosen at the tip, and five at the basis of each branch. The percentage of leaf area removed (LAR) by insect defoliators (chewers and skeletonizers) was estimated on each sampled leaf by a unique observer all along the experiment (BC) using seven classes (0%–1%, 1%–5%, 6%–15%, 16%–25%, 26%–50%, 51%–75% and >75% LAR) and then averaged per sampled tree using the midpoint of each damage class.

2.4 | Leaf traits

We measured five leaf traits known to significantly influence insect herbivory: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf toughness and thickness, and leaf C:N ratio (e.g., Loranger et al., 2013; Pearse, 2011).

Leaf traits may vary in response to the identity of oak neighbors, herbivory, or both. To avoid confounding the effect of tree species neighbors and insect herbivory on leaf traits, half of the sampled trees were sprayed every two weeks with a broad action spectrum insecticide (5% λ -cyhalothrin, KARATE®, Syngenta, diluted at 15 g/hl). Sprayed and unsprayed oaks were at least 4 m apart to reduce accidental drift of insecticide onto control oaks.

In June 2015, we randomly collected six sunlit, mature, and fully expanded leaves from the top part of the canopy on each target oak ($n = 6$ per plot, for a total of 192 trees), stored them in zipped plastic bags and immediately put them into a cool box. In order to standardize trait measurements, leaves were rehydrated for 48 hr (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) and then scanned and weighted individually. Leaf toughness was assessed as the resistance to piercing, with six measurements per leaf. Measurements were conducted with a dial tension gauge model with peak hold (Mitutoyo Messgeräte Leonberg GmbH, Leonberg, Germany). Leaves were then dried until constant weight (at least 48 hr at 60°C) and weighted again to obtain LDMC (mg/g) and SLA (cm²/g). Leaf thickness was derived from SLA and LDMC (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). In early August 2015, we again collected six leaves per tree as explained above. Leaves were dried and then bulked for each tree and finely grinded. Leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$, per mil), foliar carbon (C% %), and nitrogen (N% %) contents were measured on these bulked samples. Isotope and elementary analyses were performed at the INRA Nancy Technical Facility of Functional Ecology (OC 081) with an EA/GA-IRMS (Carlo Erba, Elementar, Finnigan, Isoprime, Bremen, Germany). C% and N% were used to calculate C:N ratios. Together with the punctual measurement of leaf water potential (see below), $\delta^{13}\text{C}$ was used to confirm that irrigation actually alleviated water stress.

2.5 | Tree water status

To assess the effectiveness of irrigation at alleviating water stress, we compared tree water status of oak trees by measuring predawn leaf

water potential (ψ_w) in early August 2015 on 1–3 oaks per plot. ψ_w is used as a proxy of the spatially integrated water potential of the soil explored by roots. We used a Scholander-type pressure chamber (model 1000; PMS Instruments, Corvallis, OR) to measure ψ_w on one leaf per oak tree. Leaves were sampled between 4:30 and 6:30 a.m. local time (before sunrise) with clippers.

2.6 | Insectivory

Total and avian insect predation rates were assessed using a standardized method (e.g., Barbaro et al., 2014; Mäntylä et al., 2008; Muiruri, Rainio, & Koricheva, 2016). We modeled 2-cm-long dummy caterpillars made with green modeling clay to mimic larvae of locally abundant moth species, notably Geometridae and Noctuidae. Dummy caterpillars were secured on oak branches with a thin metallic wire. Three to six oaks were randomly selected at the center of each sampled plot. We installed three caterpillars per oak, at the tip of three different branches at ca 1.5 m from the ground. Insectivory was assessed twice, after 3 and 6 weeks of exposure (June 9–10 and July 2) by counting the number of lures showing obvious beak (birds), teeth (micro-mammals), and mandibles (arthropods) marks per individual tree.

2.7 | Analyses

Irrigation being applied at the block level (i.e., *whole plot*), the ORPHEE experiment is a split-plot experiment which requires adapting the calculation of degrees of freedom and mean sum of squares of residuals. This was achieved using linear mixed effect models (LMM), with *Block* and *Block* $\times$ *Irrigation* as random factors (1|*Block*:*Irrigation* in R syntax). Herbivory and leaf trait data were analyzed at the tree level. Nonindependence of individual oaks within plots was accounted for by defining plot as a random factor, nested within blocks (Schielzeth & Nakagawa, 2013). For each test, we first built a full model including all fixed effects and their interactions (see details for each response variable below). The full model was then simplified by sequentially dropping nonsignificant terms, starting with highest-order interactions. Model parameters were finally estimated on the most parsimonious model obtained using restricted maximum likelihood (REML).

2.8 | Leaf traits

Leaf traits were measured on all trees, insect damage might trigger induced defenses modifying leaf traits. To test the direct, independent effect of oak neighbor identity (here after "*Neighbors*") on leaf traits, we limited the analysis of tree diversity on leaf traits to insecticide sprayed trees. The insecticide treatment reduced herbivory by ca 33% in spring (Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 40$, $p < .0001$) and 45% in summer (Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 50$, $p < .0001$). Traits were analyzed individually, using the same LMM modeling approach, with *Irrigation*, *Neighbors*, and their interaction as fixed effects.

Then, we tested whether oak leaf traits could account for variability in herbivory. We conducted a principal component analysis (PCA) on traits measured on unsprayed trees and extracted coordinates on the

two-first PCA axes (PC1 and PC2, respectively) that together explained 88% of variability in leaf traits. We used LMM (see above) to test whether PC1 and PC2 were explained by *Irrigation*, *Neighbors*, or their interaction.

2.9 | Insect herbivory

Only unsprayed trees were included in this set of analyses. We first tested the effect of oak neighbors and irrigation on insect herbivory using the same approach as for traits. Fixed effects were *Season*, *Neighbors*, and *Irrigation*, and all interactions. Because herbivory was assessed twice on the same individual oaks, we added tree identity as a random factor, nested within *Block* and *Plot* factors, to account for repeated measurements.

We then tested whether the effect of neighbors could be accounted for through changes in leaf traits measured on the same trees or predation pressure at the plot scale (i.e., proportion of attacked caterpillars pooled across the two surveys). *Traits* and *Predation* were included into the model as fixed effects, together with *Irrigation* and *Neighbor* factors and *Neighbors* $\times$ *Irrigation* interactions. Because trait values may have changed during the course of the season, and because predation was only assessed in early summer, we tested the effects of SLA, LDMC, leaf toughness, thickness, and predation on early season herbivory, and the effect of C:N on late season herbivory, separately. Given that both leaf traits and predation rates might have been influenced by irrigation and neighbor identity, this approach allows testing whether some residual variance can still be explained by plot-level factors (i.e., *Irrigation* and *Neighbors*) when accounting for traits and predation, and conversely. We expected that, should herbivory be better explained by leaf traits or predation than by irrigation or neighbor identity, significant effects of any of these factors (or their interaction) would become nonsignificant once traits and predation are accounted for. Conversely, should irrigation or neighbor identity effects remain significant after including leaf traits and predation, this would suggest that irrigation and neighbor identity influence herbivory through other unmeasured plant traits or unknown natural enemies (e.g., parasitoids).

Finally, we summarized the univariate effects of all individual traits using coordinates on the two PCA axes and followed the same approach to model insect herbivory as a function of *PC1*, *PC2*, *Irrigation*, *Neighbors*, *PC1* $\times$ *PC2*, and *Irrigation* $\times$ *Neighbors* interactions. We then applied the same simplification procedure as explained above.

2.10 | Insectivory

We analyzed predation rates using generalized LMM (GLMM), with binomial error and logit link. The response variable was the number of attacked versus nonattacked dummy caterpillars per tree. We modeled separately the response of total predation (i.e., all predators combined, including birds, small rodents, and arthropods) and avian predation only to neighbor identity and irrigation.

For every model, conditions of application were visually checked and the response variable was log-transformed whenever necessary. All analyses were conducted in R (R Core Team, 2016) using the *lmerTest* and *ade4* libraries.

3 | RESULTS

3.1 | Effects of irrigation and neighbors on water stress in oaks

Predawn leaf water potential of oaks (ψ_w) was significantly lower ($F = 35.13$, $p < .0001$) in blocks receiving only rainfall (-0.37 MPa) than in irrigated blocks (-0.19 MPa), confirming the effectiveness of the irrigation treatment (Fig. S1). There was a significant effect of plot composition on ψ_w in oaks ($F = 4.14$, $p = .017$), with lower ψ_w in nonirrigated plots containing pines (Fig. S1). Consistently, $\delta^{13}\text{C}$ was greater in the mixture with pine as compared to the two other mixtures and monocultures, thus confirming the greater water stress of oaks in two- and three-species mixtures including pine (Figure 2).

3.2 | Effects of irrigation and oak neighbor identity on insect herbivory

On average ($\pm$ SE), insect herbivory on unsprayed trees was twice as high in summer compared to spring (16.7 ± 1.0 in summer and $8.7 \pm 0.6\%$ leaf area damaged in spring, respectively, $F_{(1,92.4)} = 78.72$, $p < .001$, Figure 1a).

Insect herbivory did not vary with the identity of oak neighbors ($F_{(3, 85.1)} = 0.60$, $p = .617$, Figure 1b), regardless of the season (Neighbors $\times$ Season: $F_{(3, 89.8)} = 1.58$, $p = .201$).

The effect of irrigation was not significant ($F_{(1, 6.0)} = 0.01$, $p = .913$), neither separately nor in interaction with the season ($F_{(1, 88.8)} = 0.50$, $p = .479$) nor with oak neighbor identity ($F_{(3, 81.9)} = 0.72$, $p = .543$). The simplified model only retained the season as predictor and explained 21% of variability in herbivory ($R^2_{\text{m}} = 0.21$, $R^2_{\text{c}} = 0.49$).

3.3 | Effects of irrigation and neighbor identity on oak leaf traits

In sprayed oak trees, SLA, leaf toughness, and leaf thickness significantly varied with oak neighbor identity (Figure 2), but none was influenced by irrigation or Irrigation $\times$ Neighbor interaction (Table 1). SLA was higher in plots where oak was associated with pine (two- and three-species mixtures). Toughness was lower in plots where pine was

present (two- and three-species mixtures). Thickness was higher in monocultures than in mixed plots. There was no significant effect of oak neighbor identity on LDMC or C:N.

The first and second axes of the principal component analysis explained 64.3% (PC1) and 23.5% (PC2) of variability in leaf traits, respectively. PC1 was driven by SLA, thickness, and toughness, positive values being associated with large, thin, and soft leaves (Figure 3a). PC2 was driven by water content, positive values being associated with high LDMC, that is, low water content (Figure 3a). There was a significant effect of oak neighbors on PC1, which was independent of irrigation (Table 1). Oak leaf traits were not significantly different between monocultures and oak-birch mixtures, but with two- and three-species mixtures containing pine (Figure 3b). There was no effect of neighbors or irrigation on PC2.

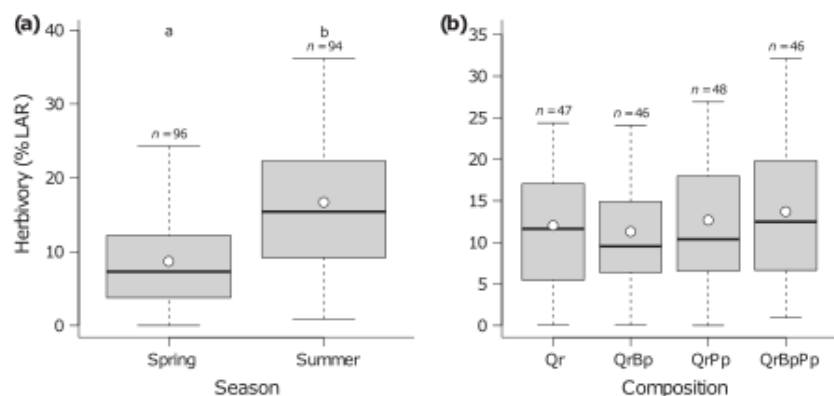
3.4 | Effects of irrigation and oak neighbors on predation

Overall, the predation rate of dummy caterpillars averaged across predator identity, plots, and dates was $12.7 \pm 1.7\%$. Among the 110 lures displaying obvious predator marks (of 1,359 observations), 70.9% were attributed to birds (Figure 4). Attacks by small rodents (16.4%) and arthropods (12.7%) were too scarce and unevenly distributed to be analyzed separately. Insectivory was thus analyzed first for all predators and then for birds only. Overall, total insectivory was higher in irrigated than in rainfall only plots ($\chi^2 = 4.62$, $p = .032$, Figure 4). Differences in predation rates among plots with different tree species composition were not significant ($\chi^2 = 1.89$, $p = .596$, Figure 4). There was no difference between the two surveys ($\chi^2 = 0.12$, $p = .728$), and results were identical when only bird insectivory was considered. There was no correlation between the proportion of predated dummy caterpillars and the percentage of leaf area removed by herbivores, neither at the tree (Pearson's $r = -0.04$, $p = .814$) nor at the plot scale (Pearson's $r = 0.13$, $p = .100$).

3.5 | Effects of oak leaf traits on insect herbivory

When considered individually, none of the leaf traits measured in early season (i.e., SLA, thickness, toughness, LDMC) on unsprayed oak trees

FIGURE 1 Effects of season (a) and tree species composition (b) on herbivory (% Leaf Area Removed—%LAR). Rainfall only and irrigated plots are combined. Boxes indicate the lower and upper quartiles. Thick horizontal lines and dots represent the median and the mean, respectively. Different letters above boxes indicate significant differences. n indicates sample size. Qr, *Quercus robur*; QrBp, *Q. robur* + *Betula pendula*; QrPp, *Q. robur* + *Pinus pinaster*; QrBpPp, *Q. robur* + *B. pendula* + *P. pinaster*



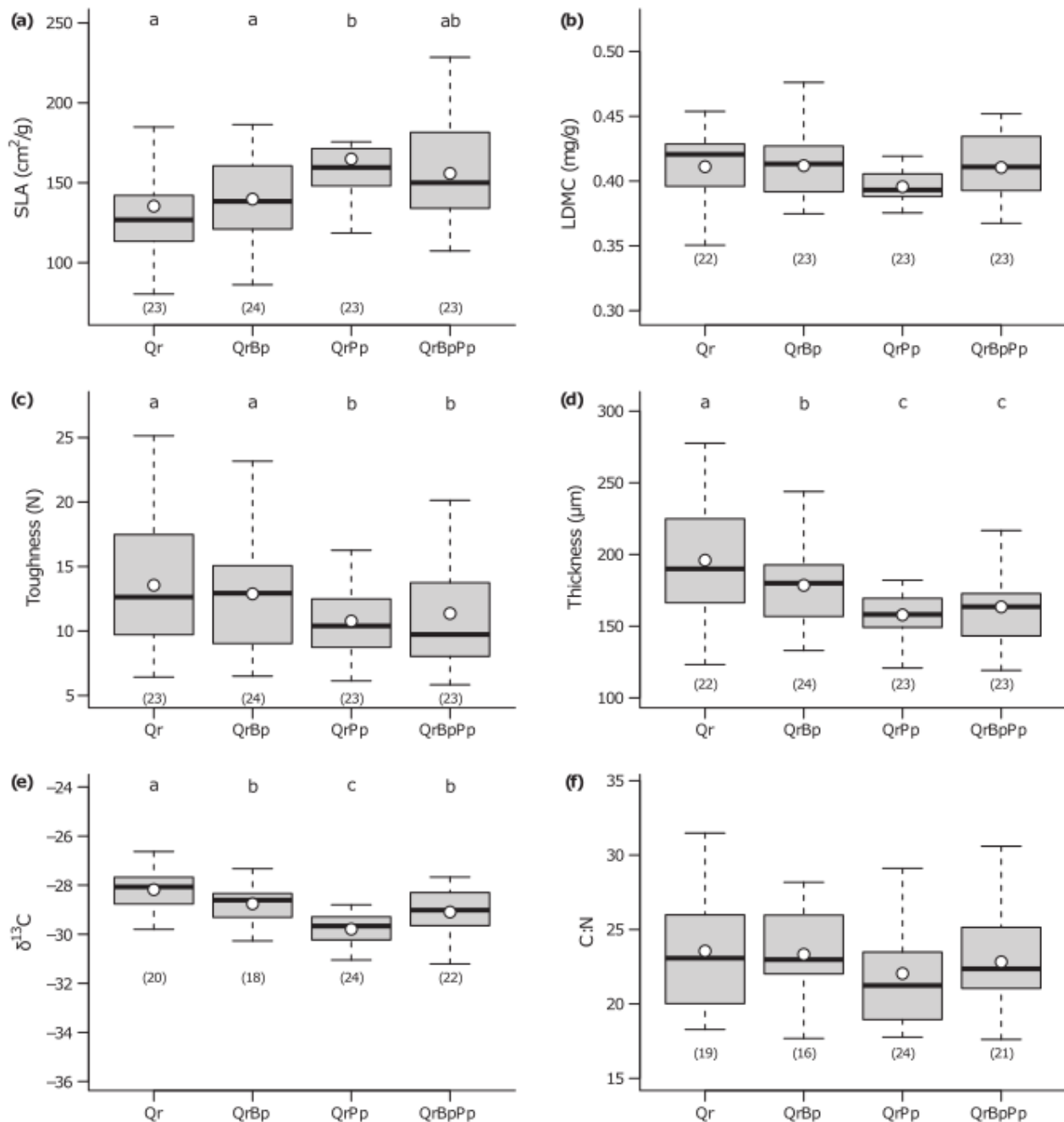


FIGURE 2 Effects of tree species composition on oak leaf traits. (a) Specific leaf area, (b) leaf dry matter content, (c) leaf toughness, (d) leaf thickness, (e) leaf $\delta^{13}\text{C}$ ($\times -1$), (f) Leaf C:N. Data were summarized across all blocks, regardless of irrigation. Traits were compared in trees sprayed with insecticide such that differences in leaf traits are independent of any herbivory effect. Boxes indicate the lower and upper quartiles. Thick horizontal lines and dots represent the median and the mean, respectively. Same letters above bars indicate nonsignificant differences. Number within brackets below boxes indicates sample size. Qr, *Quercus robur*; QrBp, *Q. robur* + *Betula pendula*; QrPp, *Q. robur* + *Pinus pinaster*; QrBpPp, *Q. robur* + *B. pendula* + *P. pinaster*

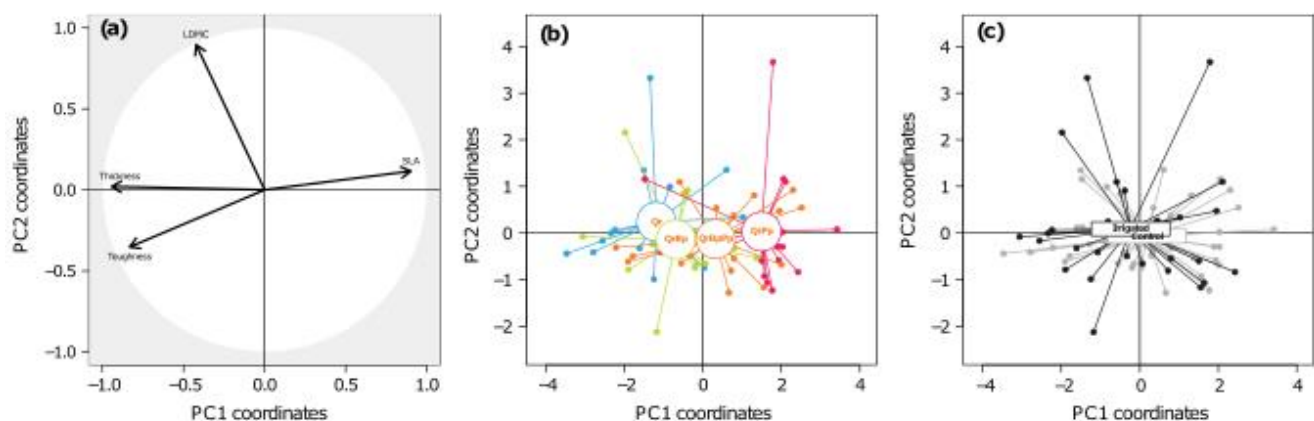
had a significant effect on insect herbivory (Table S1). Insectivory had no effect on herbivory neither (Table S1). While individually, the measured traits failed to explain variability in insect herbivory, there was a significant effect of $\text{PC1} \times \text{PC2}$ interaction on early season herbivory ($F_{(1,57.6)} = 5.30, p = .025$). Although main effects of PC1 and PC2 were

not significant, model parameter estimates were positive for PC1 (0.08 ± 0.09) and negative for PC2 (-0.11 ± 0.16). Furthermore, the significant interaction between PC1 and PC2 had a positive parameter estimate (model parameter estimate $\pm \text{SE}$: 0.20 ± 0.09) which indicates that herbivory tended to increase more along PC1 axis (i.e., with larger,

TABLE 1 Summary of LMM testing the effects of oak neighbor identity and block irrigation on oak leaf traits

Trait	Predictors	F value (df)	p value	R ² m (R ² c)
SLA	Neighbors	4.20 (3, 20.73)	.018	0.12 (0.29)
	Irrigation	0.01 (1, 7.36)	.91	
	Neighbors × irrigation	1.37 (3, 18.04)	.283	
LDMC	Neighbors	1.77 (3, 20.26)	.185	– (0.30)
	Irrigation	0.01 (1, 6.49)	.916	
	Neighbors × irrigation	2.81 (3, 17.21)	.07	
Toughness	Neighbors	5.08 (3, 81.66)	.003	0.05 (0.70)
	Irrigation	0.19 (1, 8.00)	.672	
	Neighbors × irrigation	0.45 (3, 78.50)	.715	
Thickness	Neighbors	13.21 (3, 81.91)	<.0001	0.22 (0.56)
	Irrigation	0.02 (1, 7.44)	.901	
	Neighbors × irrigation	0.46 (3, 78.63)	.711	
δ13C	Neighbors	14.97 (3, 18.71)	<.0001	0.35 (0.62)
	Irrigation	4.65 (1, 5.93)	.075	
	Neighbors × Irrigation	0.64 (3, 15.46)	.6	
C:N	Neighbors	0.49 (3, 19.16)	.695	–(0.34)
	Irrigation	0.02 (1, 6.18)	.884	
	Neighbors × irrigation	0.65 (3, 17.04)	.591	
PC1	Neighbors	13.17 (3, 19.32)	.0001	0.34 (0.65)
	Irrigation	0.11 (1, 5.86)	.748	
	Neighbors × irrigation	1.49 (3, 15.30)	.256	
PC2	Neighbors	0.90 (3, 57.80)	.0447	–(0.38)
	Irrigation	0.07 (1, 6.00)	.794	
	Neighbors × irrigation	0.07 (3, 54.70)	.978	

Marginal (R^2_m) and conditional (R^2_c) R^2 were calculated for the simplified model. They correspond to the variance explained by fixed and fixed plus random factors, respectively. Bold values indicate significant effects ($P < 0.05$).

**FIGURE 3** Principal Components Analysis of leaf traits. (a) Correlation circle showing correlations among leaf traits (SLA: specific leaf area; LDMC: leaf dry matter content) and between leaf traits and PCA axes. (b–c) Projections of individual trees on PCA axes according to (b) tree species composition and (c) irrigation treatment. Qr, *Quercus robur*; QrBp, *Q. robur* + *Betula pendula*; QrPp, *Q. robur* + *Pinus pinaster*; QrBpPp, *Q. robur* + *B. pendula* + *P. pinaster*

thinner, and smoother leaves) when PC2 values were high (i.e., leaves with a low water content) and conversely (Figure 5a). These results indicate that altogether, leaf trait variation can significantly contribute to explain insect herbivory, although the final model explained only a

small fraction (8%) of variability in early season herbivory ($R^2_m = 0.08$, $R^2_c = 0.25$).

In late season, insect herbivory significantly decreased with the C:N ratio of oak leaves ($F_{(1,66.5)} = 4.53$, $p = .037$, Figure 5b), irrespective

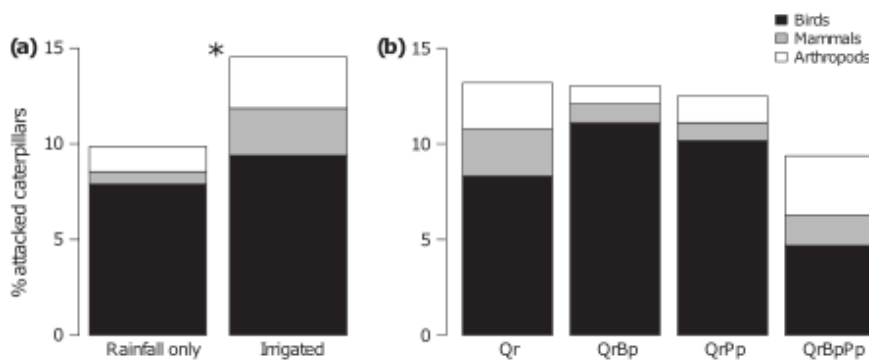


FIGURE 4 Effects of block irrigation (a) and tree species composition (b) on predation (i.e., attacks of dummy caterpillars). * indicates significant difference between treatments. Qr, *Quercus robur*; QrBp, *Q. robur* + *Betula pendula*; QrPp, *Q. robur* + *Pinus pinaster*; QrBpPp, *Q. robur* + *B. pendula* + *P. pinaster*

of irrigation (Irrigation: $F_{(1,29.4)} = 1.38$, $p = .249$; Irrigation $\times$ C:N: $F_{(1,62.6)} = 0.70$, $p = .405$). C:N ratio, however, only explained 6% of variability in late season herbivory ($R^2_m = 0.06$, $R^2_c = 0.19$).

4 | DISCUSSION

Contrary to our expectations (i.e., associational effects in presence of heterospecific neighbors), insect herbivory on oak was not influenced by oak neighbor identity. Insect herbivory was, however, partially influenced by leaf traits, which responded to the identity of oak neighbors. Despite higher predation in irrigated plots, water stress had no direct or indirect effect on insect herbivory.

4.1 | Oak neighbor identity had weak indirect trait-mediated effects on insect herbivory

Contrary to previous studies reporting an effect of tree composition or diversity on insect herbivores associated with oaks (Alalouni, Brandl, Auge, & Schädler, 2014; Castagneyrol et al., 2013; Setiawan et al., 2014), we observed no difference in insect herbivory among different neighbor identities. Two main mechanisms have been proposed to explain why herbivory should vary with the composition of forests: (1) The probability of a tree being colonized by herbivores (i.e., its apparency, frequency, and concentration) may depend on the diversity and identity of its neighbors (Barbosa et al., 2009; Castagneyrol et al., 2013; Hambäck, Inouye, Andersson, & Underwood, 2014; Setiawan et al., 2016) and (2) the abundance and activity of herbivore enemies may change with forest composition and structure (Muiruri et al., 2016; Riihimäki et al., 2004; Schuldt et al., 2011). Our results support neither of these. Oak apparency, frequency, and concentration (i.e., oak accessibility) were consistently low in all mixtures as compared to monocultures, and yet, they did not receive lower herbivory in the presence of taller birches or pines (Castagneyrol et al., 2013). It is unlikely that the effects of greater apparency on herbivore recruitment were compensated by higher predation rates in oak monocultures, as predation remained unaffected by oak neighbor identity.

Here, we additionally investigate a third, complementary hypothesis, where (3) oak neighbor identity could modify leaf traits involved in tree-herbivore interactions (Halpern, Bednar, Chisholm, &

Underwood, 2014; Kos et al., 2015). Our results partially support this hypothesis.

4.1.1 | Oak leaf traits varied with oak neighbor identity

The main differences in oak leaf traits were detected between oak monocultures and mixtures (Figure 2), in particular between monocultures and oak-pine mixtures. In the ORPHEE experiment, in 2015, oaks (mean height $\pm$ SE: 110.0 ± 0.8 cm) were much smaller than birches (510.0 ± 2.0 cm) and pines (563.0 ± 1.5 cm) (Damien et al., 2016). The total amount of light received by oaks was thus likely reduced in mixed plots where oaks were dominated by pines and birches. Although we did not quantify light interception by dominant species, this is consistent with the observed differences in SLA, toughness, $\delta^{13}\text{C}$, and thickness among treatments (Figure 2). Higher SLA, more negative $\delta^{13}\text{C}$ values, and lower leaf thickness and toughness, as observed in mixtures, are indeed typical response patterns to more shaded conditions (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Furthermore, differences in leaf traits between oak monocultures and oak-pine mixtures were clearly shown on the first PCA axes (Figure 3) while leaf traits in oak-birch mixtures were more similar to leaf traits in monocultures. Given the canopy shape and foliar content of birch and pine trees, one can hypothesize that even though the two species have similar mean heights, solar radiation is more intercepted by pine trees (which are more opaque). Light could thus be one factor controlling leaf traits of oaks growing below the canopy of taller neighbors, but it was probably not the only one. Furthermore, our results do not support the hypothesis that variability in leaf traits among plots with different specific compositions was driven by differential response to water stress (Walter et al., 2011; Forey et al., 2016) as irrigation had no effect on leaf traits, neither in univariate nor in multivariate analyses. It must be acknowledged that we applied irrigation only few weeks before traits were measured, and it cannot be excluded that stronger effects will emerge in the future. Here, we can only speculate on the mechanisms responsible for such differences among mixtures, but it is likely that litter composition or understory vegetation differentially also affected oak traits in monocultures and oak-birch or oak-pine mixtures (Nickmans, Verheyen, Guiz, Jonard, & Ponette, 2015).

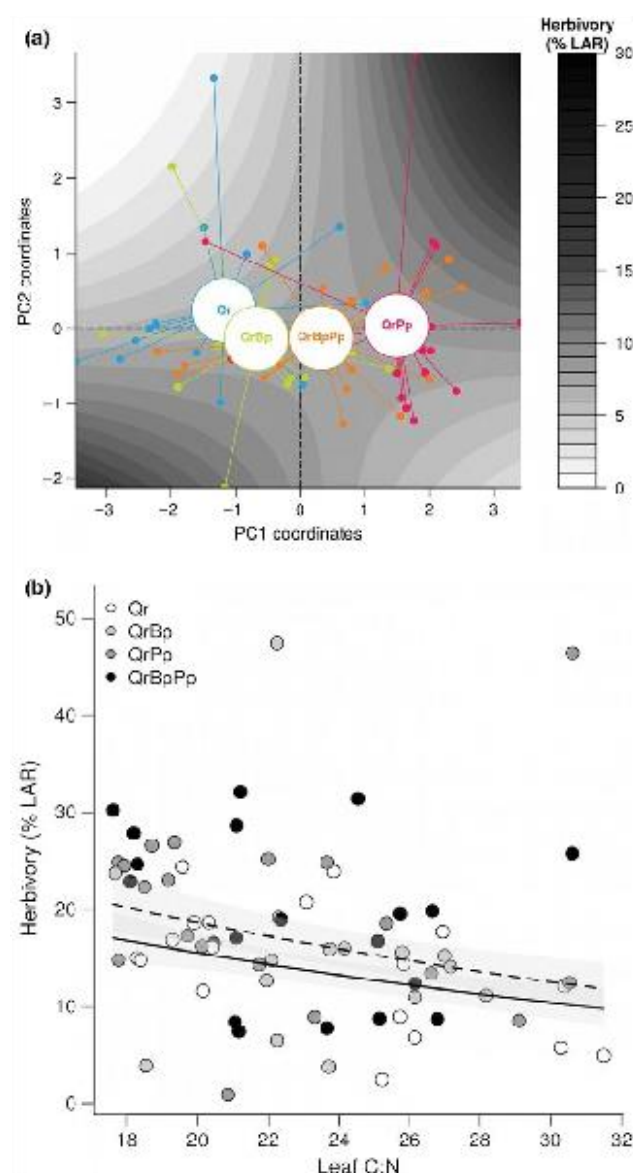


FIGURE 5 Effect of leaf traits on herbivory. (a) Interactive effects of PC1 and PC2 on herbivory. Gray scale colors represent herbivory (%leaf area removed—%LAR) predicted by GLMM retaining only PC1, PC2, and their interaction as predictors. Individual trees are plotted as in Figure 3b. Herbivory increased strongly with PC1 for high values of PC2, but decreased slightly with PC1 for low values of PC2. Herbivory increased along PC2 axis when PC1 values were high, while it decreased slightly for low values of PC1. (b) Effects of C:N ratio on late season herbivory. Dashed and solid regression lines are for irrigated and rainfall only blocks, respectively. Shaded area represent model SE. Qr, *Quercus robur*; QrBp, *Q. robur* + *Betula pendula*; QrPp, *Q. robur* + *Pinus pinaster*; QrBpPp, *Q. robur* + *B. pendula* + *P. pinaster*

4.1.2 | Leaf traits predicted only a limited fraction of insect herbivory

As oak neighbor identity affected variability in oak leaf traits, we expected that particular traits might be the functional link between oak

neighbor identity and herbivory. This would have been in accordance with recent work showing trait-mediated effects of heterospecific plant neighbors on insect herbivores and herbivory (Halpern et al., 2014; Ohgushi & Hambäck, 2015; Kos et al., 2015; Kostenko et al., 2017). Our results weakly support this prediction. Indeed, only leaf C:N ratio had an effect on herbivory (Figure 5), yet this trait did not vary with oak neighbor identity (Figure 2). Individually, none of the other traits measured in early season had a significant effect on herbivory. However, traits may have had a combined effect on herbivory as suggested by the multivariate analysis. This effect was, however, complex and explained only 8% of total variability in herbivory.

Although our results partially support the idea that tree species composition had indirect trait-mediated effects on overall insect herbivory, they should be considered with caution. Previous studies reported mixed evidence for such a relationship between plant diversity, leaf traits, and herbivory (Moreira et al., 2014; Abdala-Roberts, 2016; Kostenko et al., 2017). Here, because we measured total chewing damage, we cannot dismiss the fact that the overall pattern obscures species-specific variability in herbivore response to leaf traits (Heiermann & Schütz, 2008; Plath et al., 2011), which would deserve more investigation.

4.2 | Predation barely changed with oak neighbor identity

The enemies' hypothesis posits that more species-rich forest plots should shelter a greater diversity or abundance of predators than monocultures, enhancing potential biological control of herbivores. In particular, mixing conifer and deciduous tree species at both forest stand and landscape scales is expected to increase insectivorous predator abundance (Charbonnier et al., 2016; Oxbrough, García-Tejero, Spence, & O'Halloran, 2016), with cascading effects on pest control (Felton et al., 2016; Giffard, Barbaro, Jactel, & Corcket, 2013). Although the enemies' hypothesis has received some empirical support in grasslands and agro-ecosystems (Andow, 1991; Langellotto & Denno, 2004; Letourneau et al., 2011; Scherber et al., 2010), its validity for forest is still debated (Letourneau, Jedlicka, Bothwell, & Moreno, 2009; Muiruri et al., 2016; Riihimäki et al., 2004; Schuldt et al., 2011). In addition, it must be noticed that the use of dummy caterpillars underestimates the importance of top-down processes as it does not capture the effect of other natural enemies such as spiders or parasitoids which are known to, respectively, respond to structural and chemical complexity of their habitat (Kostenko et al., 2015; Langellotto & Denno, 2004).

4.3 | Irrigation had no direct effect on herbivory but indirectly changed predation

Although predawn leaf water potentials (ψ_w) and carbon isotope values ($\delta^{13}C$) confirmed that irrigation alleviated water stress, neither leaf traits nor insect herbivory was influenced by irrigation. However, water stress varied among oaks with different neighbors as indicated by the more negative ψ_w and less negative $\delta^{13}C$ in oak-pines mixtures, both indicating

stronger water stress. This could be due to pines being much taller than oaks and exploiting a greater amount of water. Such an effect of interspecific competition for water may have been less pronounced with birches that lose leaves during summer, while pines kept their needles.

The lack of effect of irrigation on leaf traits and herbivory was unexpected, as the influence of drought on leaf functional traits has been known for decades (Chaves, Maroco, & Pereira, 2003). However, ψ_w in the rainfall only plots did not reach very negative values during the 2015 growing season. They remained above -0.5 MPa and the difference in ψ_w suggests that during the 2015 growing season, unirrigated trees were subject to low water stress. Yet, the response of herbivores may vary nonlinearly with stress intensity (Gutbrodt, Dorn, & Mody, 2011; Jactel et al., 2012). Therefore, we cannot exclude that the lack of effect of irrigation on leaf traits and herbivory was due to low drought intensity.

Moreover, irrigation started only a few weeks before trait measurements. This period was enough to influence soil water availability in the rainfall only versus irrigation plots (as seen in ψ_w values, Fig. S1), but it may not have been long enough, and the soil water deficit may not have been severe enough, to significantly influence leaf morphological and physiological properties. This later assumption is also supported by the fact that many temperate *Quercus* species have preformed growth of shoots in buds (Fontaine et al., 2000): The organogenesis period for the first growth unit ranges approximately from August to October of the previous year (Fontaine et al., 2000), whereas the elongation periods range from March to September of the current year. The influence of changing environmental conditions in spring on *Quercus* leaf traits may have thus been lower than for species in which leaf organogenesis is directly occurring in spring. This explanation is also consistent with the fact that changes in herbivory-related leaf traits involving cell division and differentiation (such as those we measured: SLA, LDMC, toughness) take longer than changes in leaf chemistry involving the production of secondary metabolites (Herms & Mattson, 1992; Moreira et al., 2014) and may contribute to explaining why we did not detect any significant effect of irrigation on leaf structural traits.

Predation was the only response variable that was influenced by drought, with greater predation in irrigated plots, especially by rodents and arthropods. This may result from understorey vegetation being denser and more stratified in irrigated plots (personal observations), potentially resulting in larger niche opportunities, higher prey availability, or lower top-down predation risk by apex predators (Figure 4a). Similar effects of structural complexity have been observed by Poch and Simonetti (2013) who detected higher predation rates in forest plantations with a more developed understorey. Further investigation will be needed to tease apart the potential direct effects of irrigation on herbivory and indirect effects mediated by predation.

5 | CONCLUSION

We did not find strong support to some of the most commonly proposed hypotheses to explain herbivory patterns, notably the apparency hypothesis. We found no clear support for the enemies'

hypothesis. We found only partial support for the emerging idea that associational effects could be mediated by change in leaf traits relevant to insect herbivory. Although we could only speculate on the mechanisms linking tree species composition, variability in leaf traits, and herbivory, our results suggest that indirect trait-mediated effects (including secondary metabolites) will be a key aspect to consider in the future studies addressing associational effects of plant diversity on higher trophic levels.

ACKNOWLEDGMENTS

The research in ORPHEE was funded by the GIP-ECOFOR program from the French Ministry of Ecology, under the project BIOPICC ECOFOR-2014-15. The work was supported also by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissements d'Avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, Laboratory of Excellence ARBRE). We thank Rosalie Lefeu, Inge van Halder, Fabrice Vétillard, Bruno Garnier, Bastien Gravelier, and Mélanie Thiery for their help with field work. We thank Nicolas Angeli and Christian Hossann for the isotope and elementary analyses (INRA Nancy Technical Facility of Functional Ecology—OC 081). Thanks to the experiment unit UE Forêt-Pierroton (INRA), and especially to Bernard Issenhuth for yearly management of the ORPHEE experiment.

CONFLICT OF INTEREST

None declared.

REFERENCES

- Abdala-Roberts, L., Hernandez-Cumplido, J., Chel-Guerrero, L., Betancur-Ancona, D., Benrey, B., & Moreira, X. (2016). Effects of plant intraspecific diversity across three trophic levels: Underlying mechanisms and plant traits. *American Journal of Botany*, 103, 1810–1818.
- Alalouni, U., Brandl, R., Auge, H., & Schädler, M. (2014). Does insect herbivory on oak depend on the diversity of tree stands? *Basic and Applied Ecology*, 15, 685–692. doi:10.1016/j.baae.2014.08.013
- Allan, E., Weisser, W. W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Weigelt, A., Roscher, C., ... Schmid, B. (2013). A comparison of the strength of biodiversity effects across multiple functions. *Oecologia*, 173, 223–237.
- Andersson, P., Löfstedt, C., & Hambäck, P. A. (2013). Insect density-plant density relationships: A modified view of insect responses to resource concentrations. *Oecologia*, 173, 1333–1344. doi:10.1007/s00442-013-2737-1
- Andow, D. A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36, 561–586.
- Aslam, T. J., Johnson, S. N., & Karley, A. J. (2013). Plant-mediated effects of drought on aphid population structure and parasitoid attack. *Journal of Applied Entomology*, 137, 136–145.
- Atsatt, P. R., & O'Dowd, D. J. (1976). Plant defense guilds. *Science*, 193, 24–29. doi:10.1126/science.193.4247.24
- Barbaro, L., Giffard, B., Charbonnier, Y., van Halder, I., & Brockerhoff, E. G. (2014). Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*, 20, 149–159.
- Barbosa, P., Hines, J., Kaplan, I., Martinson, H., Szczepaniec, A., & Szendrei, Z. (2009). Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 1–20.

- Bauerfeind, S. S., & Fischer, K. (2013). Targeting the right trait: The relative suitability of a host plant depends on the herbivore trait considered and ambient temperature. *Basic and Applied Ecology*, 14, 555–564. doi:10.1016/j.baae.2013.08.010
- Broad, S. T., Schellhorn, N. A., Lisson, S. N., & Mendham, N. J. (2008). Host location and oviposition of lepidopteran herbivores in diversified broccoli cropping systems. *Agricultural and Forest Entomology*, 10, 157–165. doi:10.1111/j.1461-9563.2008.00374.x
- Castagneyrol, B., Giffard, B., Péré, C., & Jactel, H. (2013). Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology*, 101, 418–429. doi:10.1111/1365-2745.12055
- Castagneyrol, B., Jactel, H., Vacher, C., Brockerhoff, E. G., & Koricheva, J. (2014). Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology*, 51, 134–141.
- Charbonnier, Y. M., Barbaro, L., Barnagaud, J.-Y., Ampoorter, E., Nezan, J., Verheyen, K., & Jactel, H. (2016). Bat and bird diversity along independent gradients of latitude and tree composition in European forests. *Oecologia*, 182(2), 529–537. doi:10.1007/s00442-016-3671-9
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30, 239. doi:10.1071/FP02076
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing.
- Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Régnier, M., van Halder, I., & Castagneyrol, B. (2016). Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales. *Forest Ecology and Management*, 378, 103–110.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen.
- Felton, A., Nilsson, U., Sonesson, J., Felton, A. M., Roberge, J.-M., Ranius, T., ... Wallertz, K. (2016). Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio*, 45, 124–139.
- Floater, G. J., & Zalucki, M. P. (2000). Habitat structure and egg distributions in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: Lessons for conservation and pest management. *Journal of Applied Ecology*, 37, 87–99. doi:10.1046/j.1365-2664.2000.00468.x
- Fontaine, F., Chaar, H., Colin, F., Clément, C., Burrus, M., & Druelle, J.-L. (2000). Preformation and neoformation of growth units on 3-year-old seedlings of *Quercus petraea*. *Canadian Journal of Botany*, 77, 1623–1631.
- Forey, E., Langlois, E., Lapa, G., Korboulewsky, N., Robson, T. M., & Aubert, M. (2016). Tree species richness induces strong intraspecific variability of beech (*Fagus sylvatica*) leaf traits and alleviates edaphic stress. *European Journal of Forest Research*, 1–11.
- Forrester, D. I., Theiveyanathan, S., Collopy, J. J., & Marcar, N. E. (2010). Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. *Forest Ecology and Management*, 259, 1761–1770. doi:10.1016/j.foreco.2009.07.036
- Giffard, B., Barbaro, L., Jactel, H., & Corcket, E. (2013). Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. *Ecological Entomology*, 448–455. doi:10.1111/een.12035
- Grossiord, C., Granier, A., Gessler, A., Jucker, T., & Bonal, D. (2014). Does Drought Influence the Relationship between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Boreal Forests? *Ecosystems*, 17, 394–404. doi:10.1007/s10021-013-9729-1
- Gutbrodt, B., Dorn, S., & Mody, K. (2011). Drought stress affects constitutive but not induced herbivore resistance in apple plants. *Arthropod-Plant Interactions*, 6, 171–179.
- Hahn, P. G., & Orrock, J. L. (2016). Neighbor palatability generates associational effects by altering herbivore foraging behavior. *Ecology*, 97, 2103–2111. doi:10.1002/ecy.1430
- Halpern, S. L., Bednar, D., Chisholm, A., & Underwood, N. (2014). Plant-mediated effects of host plant density on a specialist herbivore of *Solanum carolinense*: Plant-mediated effects on Letourneau oviposition. *Ecological Entomology*, 39, 217–225. doi:10.1111/een.12088
- Hambäck, P. A., Inouye, B. D., Andersson, P., & Underwood, N. (2014). Effects of plant neighborhoods on plant-herbivore interactions: Resource dilution and associational effects. *Ecology*, 95, 1370–1383. doi:10.1890/13-0793.1
- Heiermann, J., & Schütz, S. (2008). The effect of the tree species ratio of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L.) Karst.) on polyphagous and monophagous pest species - *Lymantria monacha* L. and *Calliteara pudibunda* L. (Lepidoptera: Lymantriidae) as an example. *Forest Ecology and Management*, 255, 1161–1166.
- Hermes, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67, 283–335.
- Huberty, A. F., & Denno, R. F. (2004). Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: A new synthesis. *Ecology*, 85, 1383–1398. doi:10.1890/03-0352
- Jactel, H., Birgersson, G., Andersson, S., & Schlyter, F. (2011). Non-host volatiles mediate associational resistance to the pine processionary moth. *Oecologia*, 166, 703–711.
- Jactel, H., & Brockerhoff, E. G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10, 835–848. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x
- Jactel, H., Petit, J., Desprez-Loustau, M.-L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., & Koricheva, J. (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 18, 267–276.
- Johnson, M. T. J., Bertrand, J. A., & Turcotte, M. M. (2016). Precision and accuracy in quantifying herbivory. *Ecological Entomology*, 41, 112–121. doi:10.1111/een.12280
- Kos, M., Bukovinsky, T., Mulder, P. P. J., & Bezemer, T. M. (2015). Disentangling above- and belowground neighbor effects on the growth, chemistry, and arthropod community on a focal plant. *Ecology*, 96, 164–175. doi:10.1890/14-0563.1
- Kostenko, O., Lammers, M., Grootemaat, S., Kroon, T., Harvey, J. A., Van Geem, M., & Bezemer, T. M. (2015). Effects of plant diversity and structural complexity on parasitoid behaviour in a field experiment. *Ecological Entomology*, 40, 748–758.
- Kostenko, O., Mulder, P. P. J., Courbois, M., & Bezemer, T. M. (2017). Effects of Plant Diversity on the Concentration of Secondary Plant Metabolites and the Density of Arthropods on Focal Plants in the Field. *Journal of Ecology*, in press. doi:10.1111/1365-2745.12700
- Langellotto, G. A., & Denno, R. F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139, 1–10. doi:10.1007/s00442-004-1497-3
- Letourneau, D. K., Ambrecht, I., Rivera, B. S., Lerma, J. M., Carmona, E. J., Daza, M. C., ... Trujillo, A. R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, 21, 9–21.
- Letourneau, D. K., Jedlicka, J. A., Bothwell, S. G., & Moreno, C. R. (2009). Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 40, 573–592. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320
- Logan, J. A., Régnière, J., & Powell, J. A. (2003). Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 130–137. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0130:ATIOGW]2.0.CO;2
- Loranger, J., Meyer, S. T., Shipley, B., Kattge, J., Loranger, H., Roscher, C., ... Weisser, W. W. (2013). Predicting invertebrate herbivory from plant traits: Polycultures show strong nonadditive effects. *Ecology*, 94, 1499–1509.
- Mäntylä, E., Alessio, G. A., Blande, J. D., Heijari, J., Holopainen, J. K., Laaksonen, T., ... Klemola, T. (2008). From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory (ed S Rands). *PLoS One*, 3, e2832.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Parra-Tabla, V., & Mooney, K. A. (2014). Positive effects of plant genotypic and species diversity on anti-herbivore defenses in a tropical tree species. *PLoS ONE*, 9, e105438. doi:10.1371/journal.pone.0105438

- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., & Mooney, K. A. (2016). Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 1–7.
- Moreira, X., Mooney, K. A., Zas, R., & Sampedro, L. (2012). Bottom-up effects of host-plant species diversity and top-down effects of ants interactively increase plant performance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 4464–4472.
- Mraja, A., Unsicker, S. B., Reichelt, M., Gershenzon, J., & Roscher, C. (2011). Plant community diversity influences allocation to direct chemical defence in *Plantago lanceolata*. *PLoS ONE*, 6, e28055.
- Muiruri, E. W., Rainio, K., & Koricheva, J. (2016). Do birds see the forest for the trees? Scale-dependent effects of tree diversity on avian predation of artificial larvae. *Oecologia*, 180, 619–630.
- Nickmans, H., Verheyen, K., Guiz, J., Jonard, M., & Ponette, Q. (2015). Effects of neighbourhood identity and diversity on the foliar nutrition of sessile oak and beech. *Forest Ecology and Management*, 335, 108–117.
- Ohgushi, T., & Hambäck, P. A. (2015). Toward a spatial perspective of plant-based indirect interaction webs: Scaling up trait-mediated indirect interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17, 500–509. doi:10.1016/j.ppees.2015.09.006
- Oxbrough, A., García-Tejero, S., Spence, J., & O'Halloran, J. (2016). Can mixed stands of native and non-native tree species enhance diversity of epigeic arthropods in plantation forests? *Forest Ecology and Management*, 367, 21–29. doi:10.1016/j.foreco.2016.02.023
- Pearse, I. S. (2011). The role of leaf defensive traits in oaks on the preference and performance of a polyphagous herbivore, *Orygia vetusta*. *Ecological Entomology*, 36, 635–642. doi:10.1111/j.1365-2311.2011.01308.x
- Péré, C., Jactel, H., & Kenis, M. (2013). Response of insect parasitism to elevation depends on host and parasitoid life-history strategies. *Biology Letters*, 9, 20130028. doi:10.1098/rsbl.2013.0028
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Plath, M., Dom, S., Riedel, J., Barrios, H., & Mody, K. (2011). Associational resistance and associational susceptibility: specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia*, 169, 477–487.
- Poch, T. J., & Simonetti, J. A. (2013). Ecosystem services in human-dominated landscapes: Insectivory in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 87, 871–879. doi:10.1007/s10457-013-9603-3
- Riihimäki, J., Kaitaniemi, P., Koricheva, J., & Vehviläinen, H. (2004). Testing the enemies hypothesis in forest stands: The important role of tree species composition. *Oecologia*, 142, 90–97. doi:10.1007/s00442-004-1696-y
- Rodríguez-Castañeda, G. (2013). The world and its shades of green: A meta-analysis on trophic cascades across temperature and precipitation gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 118–130. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00795.x
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs*, 43, 95. doi:10.2307/1942161
- Schädler, M., Brandl, R., & Haase, J. (2007). Antagonistic interactions between plant competition and insect herbivory. *Ecology*, 88, 1490–1498. doi:10.1890/06-0647
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., ... Tschamtké, T. (2010). Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 468, 553–556.
- Schielzeth, H., & Nakagawa, S. (2013). Nested by design: Model fitting and interpretation in a mixed model era. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 14–24. doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00251.x
- Schuldt, A., Both, S., Bruehlheide, H., Hardtle, W., Schmid, B., Zhou, H. Z., & Assmann, T. (2011). Predator Diversity and Abundance Provide Little Support for the Enemies Hypothesis in Forests of High Tree Diversity. *PLoS ONE*, 6(7), e22905.
- Setiawan, N. N., Vanhellemont, M., Baeten, L., Dillen, M., & Verheyen, K. (2014). The effects of local neighbourhood diversity on pest and disease damage of trees in a young experimental forest. *Forest Ecology and Management*, 334, 1–9.
- Setiawan, N. N., Vanhellemont, M., Baeten, L., Gobin, R., De Smedt, P., Proesmans, W., ... Verheyen, K. (2016). Does neighbourhood tree diversity affect the crown arthropod community in saplings? *Biodiversity and Conservation*, 25, 169–185.
- Singer, M. S., Lichter-Marck, I. H., Farkas, T. E., Aaron, E., Whitney, K. D., & Mooney, K. A. (2014). Herbivore diet breadth mediates the cascading effects of carnivores in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 9521–9526.
- Staley, J. T., Mortimer, S. R., Masters, G. J., Morecroft, M. D., Brown, V. K., & Taylor, M. E. (2006). Drought stress differentially affects leaf-mining species. *Ecological Entomology*, 31, 460–469.
- Straub, C. S., Simasek, N. P., Dohm, R., Gapinski, M. R., Aikens, E. O., & Nagy, C. (2014). Plant diversity increases herbivore movement and vulnerability to predation. *Basic and Applied Ecology*, 15, 50–58.
- Tahvanainen, J. O., & Root, R. B. (1972). The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 10, 321–346. doi:10.1007/BF00345736
- Underwood, N., Inouye, B. D., & Hambäck, P. A. (2014). A conceptual framework for associational effects: When do neighbors matter and how would we know? *Quarterly Review of Biology*, 89, 1–19.
- Walter, J., Hein, R., Auge, H., Beierkuhnlein, C., Löffler, S., Reifenhuth, K., ... Jentsch, A. (2011). How do extreme drought and plant community composition affect host plant metabolites and herbivore performance? *Arthropod-Plant Interactions*, 6, 15–25.
- Weldegergis, B. T., Zhu, F., Poelman, E. H., & Dicke, M. (2015). Drought stress affects plant metabolites and herbivore preference but not host location by its parasitoids. *Oecologia*, 177, 701–713.
- White, T. C. (1974). A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Solidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia*, 16, 279–301.
- White, J. A., & Whitham, T. G. (2000). Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology*, 81, 1795–1803.
- Zhang, Q.-H., & Schlyter, F. (2004). Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 6, 1–20.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

How to cite this article: Castagneyrol B, Bonal D, Damien M, et al. Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecol Evol*. 2017;00:1–12. <https://doi.org/10.1002/ece3.2950>

Titre : Favoriser les ennemis naturels de pucerons par la diversité végétale dans un contexte hivernal

Mots clés : *Agroécosystèmes, Ecologie des communautés, Hiver, Insectes, Lutte biologique par conservation*

Résumé: L'agriculture intensive et les changements climatiques ont profondément modifié la biodiversité et les systèmes d'interactions trophiques dans les paysages agricoles, entraînant la perte de services écosystémiques tel que le contrôle biologique de ravageurs. La lutte biologique par conservation vise à restaurer la complexité des réseaux trophiques au sein des terres cultivées par l'utilisation de la diversité végétale et la mise en place d'aménagements fonctionnels. Ces travaux de thèse ont cherché à identifier, par des expériences en laboratoire et trois hivers de suivi des populations, comment la diversité végétale et son aménagement pendant la saison hivernale pouvait favoriser les ennemis naturels des pucerons dans les grandes cultures céréalières de l'ouest de la France. Les études en laboratoire ont montré que la diversité floristique cultivée dans les couverts hivernaux devait faire l'objet d'une sélection fonctionnelle. En particulier il est nécessaire de combiner plusieurs espèces, alliant attractivité et rentabilité pour les insectes parasitoïdes de pucerons présents dans la mosaïque agricole durant l'hiver

A l'échelle des parcelles cultivées, il a pu être démontré que l'augmentation des températures hivernales favorisait l'activité et la diversité des insectes parasitoïdes, mais aussi des prédateurs généralistes des communautés d'insectes de la faune du sol. La mise en place d'habitats fonctionnels par la sélection d'une diversité végétale adaptée à ces nouvelles conditions et aux besoins spécifiques de ces agents de bio-contrôle permet alors de promouvoir leur activité. En favorisant ces différentes guildes d'arthropodes pendant cette période de l'année, il pourrait être possible d'augmenter la pression précoce qu'ils exercent sur les populations de pucerons et de limiter le développement de ces dernières au printemps. L'ensemble des résultats obtenus suggère que la saison hivernale représente une période favorable au développement de méthodes durables pour la lutte biologique par conservation dans les régions au climat tempéré.

Title: Promoting aphid pest natural enemies by the use of plant diversity during winter season

Keywords: *Agroecosystems, Community ecology, Conservation Biological Control, Insects, Winter*

Abstract: Intensive agriculture and global warming induced deep modifications in the agricultural landscapes' biodiversity and trophic system structures, resulting in the loss of several ecosystem services such as pest biological control. Conservation biological control aims to restore trophic systems' stability within arable lands by using plant diversity and creating functional habitats for natural enemies. This thesis aimed at identifying how vegetal diversity and its management during the winter season could favor aphids' natural enemies in cereal intensive agricultural landscapes from the west part of France. Laboratory research and a follow-up of populations over three consecutive winters led to significant results, further developed in this thesis. The experimental laboratory research showed that the selection of the flower diversity used in sown winter cover crops should take into account their functional traits. It is indeed necessary to use a variety of species,

thus combining attractiveness and profitability for the aphid's parasites present in the agricultural mosaic during wintertime. At the field scale, studies demonstrated that warmer winter conditions are also favoring the activity of generalist ground dwelling predators, as well as that of parasitoids. The implementation of functional habitats, through the selection of an adequate plant diversity better adapted to the changing climates and to the aphids' natural enemies' needs, allowed to support the ground predators' activities. Consequently, their increased activity should contribute to the early regulation of aphid populations, allowing to decrease the intensity of their population dynamics during the growing seasons. The results obtained in this thesis suggest that winter constitutes a favorable period/season for the development of new methods within the conservation biological control framework/biological control framework for conservation in temperate climatic areas.