THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Agrosystèmes, Écosystèmes et Environnement

Présentée et soutenue par :

Mme AXELLE TORTOSA

le mardi 14 novembre 2023

Titre :

Etude de diverses complémentarités écologiques spatio-temporelles et fonctionnelles pour le contrôle biologique des bioagresseurs

---

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

Dynamiques et écologie des paysages agriforestiers (DYNAFOR)

Directeur(s) de Thèse :

MME AUDE VIALATTE

Rapporteurs :

MME MURIEL VALANTIN-MORISON, UNIVERSITE PARIS-SACLAY

Membre(s) du jury :

MME JOAN VAN BAAREN, UNIVERSITE RENNES 1, Présidente
M. BRICE GIFFARD, BORDEAUX SCIENCES AGRO, Membre
MME AUDE VIALATTE, TOULOUSE INP, Membre
MME COLETTE BERTRAND, UNIVERSITE PARIS-SACLAY, Membre
M. RONAN MARREC, UNIVERSITE AMIENS, Membre

SOUTIENS FINANCIERS

Cette thèse a été financée par INRAE, au travers du Métaprogramme SuMCrop Gestion durable de la santé des plantes et la Région Occitanie.

Les données utilisées sont issues du projet MUESLI (2015-2019, Idex Toulouse), Bacchus (2019) et des données que j'ai collectées à l'issu du projet Lepibats (2021).









VALORISATIONS DE LA THÈSE

Publications

Tortosa, Axelle, Brice Giffard, Luc Barbaro, Jérémy S. P. Froidevaux, Sylvie Ladet, Jeanne Delhommel et Aude Vialatte (2023a). "Diverse agricultural landscapes increase bat activity and diversity : Implications for biological pest control". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 345, p. 108318. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2022.108318. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880922004674.

Tortosa, Axelle, Brice Giffard, Clélia Sirami, Laurent Larrieu, Sylvie Ladet et Aude Vialatte (2023b). "Increasing landscape heterogeneity as a win–win solution to manage trade-offs in biological control of crop and woodland pests". en. In : *Scientific Reports* 13.1. Number : 1 Publisher : Nature Publishing Group, p. 1-13. issn : 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-023-40473-2. url : https://www.nature.com/articles/s41598-023-40473-2.

Présentations orales

Dumat, Camille, Didier Busca, Sophie Sobanska, Salma Loudiyi, Christine C. Aubry, Cyril Feidt, Jacinthe Bessière, Alexis Annes, Magali Rault, Olivier Bories, Louiza Boukharaeva, J.-Y. Léna, Eva Schreck, Axelle Tortosa et al. (2021). *Actes du colloque international et interdisciplinaire de recherche*. url : https://hal.science/hal-03478540.

Tortosa, Axelle, Brice Giffard, Luc L. Barbaro, Jérémy Froidevaux, Sylvie Ladet, Jeanne Delhommel et A. Vialatte (2022). "Crop diversity in the landscape favors bats and biological control of some pests". In : *SFE² GFÖ EEF Joint meeting, International Conference on Ecological Sciences - Ecology and Evolution : New perspectives and societal challenges*. Metz, France. url : https://hal.inrae.fr/hal-03940439.

Tortosa, Axelle, Brice Giffard, Luc Barbaro, Jérémy Froidevaux, Sylvie Ladet, Jeanne Delhommel et Aude Vialatte (2021). "La complémentation entre forêts et cultures à l'échelle du paysage permet-elle un contrôle biologique accru des lépidoptères ravageurs par les chiroptères ?" In : *Rencontres d'Écologie des Paysages*. Rennes, France. url : https://hal.inrae.fr/hal-04031028.

Aventure toi en dehors de ta zone de confort.
Les récompenses en valent la peine.
— Raiponce

Pour ce qui est de l'avenir,
il ne s'agit pas de le prévoir mais de le rendre possible.
— Antoine de Saint-Exupéry

REMERCIEMENTS

« *Ce n'est pas le fait de porter le même maillot qui fait une équipe, c'est de transpirer ensemble.* » — *Aimé Jacquet*

Cette thèse a été pour moi une expérience riche tant sur le plan professionnel que personnel. Ces trois années, comme une faille spatio-temporelle, à la fois courtes et longues, ont été l'occasion de rencontrer tout un tas de personnes inspirantes, brillantes, attentives et rigolotes. Cette thèse est issue d'un travail collectif et d'un ensemble d'interactions positives, je tiens à remercier ici toutes celles et tous ceux qui y ont contribué de près ou de loin.

Pour commencer je souhaite remercier chaleureusement les membres du jury qui ont accepté d'évaluer mes travaux : Ronan Marrec, Colette Bertrand et plus particulièrement Joan Van Baaren et Muriel Valantin-Morison pour avoir accepté la charge de rapporteure de cette thèse. Merci pour l'intérêt que vous portez à notre travail.

Merci aux membres de mon comité de suivi de thèse : Éric Petit, Yohan Charbonnier, Bastien Castagneyrol, Adrien Rusch, Luc Barbaro et Jérémy Froidevaux. Je vous remercie pour votre bienveillance, votre accessibilité et nos échanges constructifs.

Je tiens à remercier mes deux encadrant·es de thèse, deux forces tranquilles, très complémentaires, Aude et Brice.
Aude, du stage de M2 à aujourd'hui, je te remercie pour la grande qualité de ton accompagnement. Merci pour ta confiance, ton honnêteté à toute épreuve et parce que tu as souvent su trouver les mots justes. J'ai beaucoup appris avec toi, tu es une chercheuse inspirante.
Brice, un grand merci pour ces trois années durant lesquelles tu as répondu tellement positivement à toutes mes questions/remises en questions. Merci pour ton importante contribution au terrain Lepibats en terres viticoles et ton sauvetage (RIP le parebrise de la kangoo). Je peux aussi te rassurer, l'éloignement géographique (250 km précisément) n'a jamais été une vraie contrainte, tant tu as su te rendre disponible !
J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler avec vous, et j'espère avoir l'occasion de continuer à travailler avec vous encore un moment. J'ai aussi beaucoup appris, et dans la bonne humeur. Pour votre soutien de tout instant, votre bienveillance, votre sérénité (qui compensait le manque de la mienne) et juste vous en tant qu'humain·e, un grand Merci.

Merci à toutes celles et tous ceux qui m'ont permis de réaliser ma campagne de terrain. Tout d'abord, je remercie Jeanne qui a réalisé l'ensemble du terrain LepiBats avec moi et m'a beaucoup appris sur nos amies les chauves-souris. J'ai une pensée pour les rares automobilistes qui nous ont vu courir le long des lisières dans nos tenues "anti-tiques" pour échapper à un taon. Merci aux Jérômes, Jérôme M. et Jérôme W., pour nous avoir aidé sur plusieurs jours. Merci aussi aux Bordelais dont Benjamin J. et Olivier B. qui nous ont aidé à positionner les batloggers et pour le décompte des nids de processionnaire du pin. Merci à François C. pour le prêt des batloggers, si précieux. Merci à tous les agriculteur·rices et viticuleur·rices qui ont accepté que l'on équipe leurs parcelles, tout cela n'est pas possible sans vous.

Je veux également remercier toute l'unité Dynafor, au sein de laquelle j'ai vécu ces trois années. Parce que les Dynaforien·nnes ont largement contribué à mener cette thèse à son terme :

Un grand merci à Florent et Wilfried, toujours réactifs, prêt à tout (même à faire sauter des bouts de plastique pour changer une batterie). Un immense merci à Sylvie, *best* SIGiste *ever* ! Merci pour ta réactivité, la qualité de ton travail toujours irréprochable. Et surtout merci à toi, en tant que personne ! Je remercie aussi le groupe Gestion : Nathalie, Valérie, Émilie J. et Thierry, pour le travail de l'ombre que vous faites. Plus particulièrement merci à notre marathonien Thierry, pour avoir affronté avec moi, à de nombreuses reprises, les méandres administratifs. Je tiens à remercier tous les chercheur·ses de Dynafor avec qui j'ai eu beaucoup d'échanges intéressants et qui ont souvent su répondre à mes innombrables questionnements : Clélia, Fabien, Émilie A., Cécile, Marc D., Floriane, Luc, David, Annie... Je remercie très chaleureusement Clélia pour tous nos échanges plus ou moins informels et ta volonté de toujours apporter des éléments de réponse à mes questionnements, eux aussi, plus ou moins existentiels ! Merci particulièrement à Fabien, à la porte de qui j'ai régulièrement toqué ces derniers mois ! J'y ai toujours trouvé une oreille attentive et tout plein de réponses statistico-écolo-mathématiciennes. Merci aussi pour ta solidarité rédactionnelle et ta contribution aux pomodoros estivaux, quand tout le monde commençait à déserter vers des vacances bien méritées.
Un énorme merci collectif, à toutes les pauses repas, pauses cafés et toutes les discussions passionnantes que j'ai eu à ces moments là ! Merci à Catherine, Laurent R., Thierry, Florent, Richard, Laurent B., Michel ... et tous les plus ou moins non-permanents, de plus ou moins long terme !

En effet, cette thèse n'aurait pas été la même sans une ribambelle de jeunes gens brillants et bienveillants. Merci aux néo ou futurs permanents de Dynafor et ailleurs (pas très loin) : Agnès pour nos longues discussions, bon, je n'aurais pas pratiqué mon espagnol je le regrette déjà ; Mélodie pour tes conseils et ta disponibilité de tout temps. Merci aussi à Marc L. et Yousra pour nos discussions et votre bienveillance.
J'en viens à remercier des personnes très importantes et actives dans ce monde de la recherche : merci aux non-permanents, aux stagiaires déjà (Mallory, Mathilde, Léa, Anaïs, Paul...) qui apportent un vent de fraîcheur au printemps-été et qui contribuent à la bonne ambiance Dynaforienne. Merci à Claire, Gaëlle, Guillaume et Pierre pour l'initiation puis la pérennisation des jeux de société au labo. Je n'ai pas été très assidue mais j'ai au moins appris quelques jeux et, enfin, la belote. Nirina, responsable rando/bivouac/decathlon, merci pour ton soutien (je vais bien finir par passer le cap du bivouac). Benjamin, merci pour ta prévenance, ta positive attitude. Je pense que l'on peut te délivrer la mention "référent Ariège-Pyrénées-Pêche-Cerf-Ours", surtout Ours. Finalement, c'est pas plus mal que je sois plutôt une randonneuse de plaine ! Caroline, quelle belle rencontre ! Merci pour ta force, ta gentillesse, et pour ta curiosité spontanée pour les autres.

Parce que je n'étais pas la seule thésarde évidemment et heureusement. Merci à Alexandre, mon collègue de CUMR. Merci à Léo et ses quelques passages fort sympathiques à Toulouse. Solène, merci pour tes encouragements, ton écoute et les pomodorros de cet été, bien intenses ! J'ai vraiment apprécié ces moments et nos discussions, bon courage à toi pour la

dernière ligne droite et la suite ! Merci à Manoël, voix de la sagesse et grand collectionneur de casquettes. Merci pour ton relativisme (c'est positif) qui fait du bien. Merci Lisa pour ta bonne humeur, ton écoute et soutien. Je partage, quoique pas aussi ardemment, ta passion des boutures.

Gabriel, mon co-bureau pendant trois ans, un immense merci pour la personne que tu es. Normalien de renom, qui m'a presque convaincue d'aller aux cafés syndicaux du mardi. On a de nombreuses fois retourné nos fauteuils et papoté, de tout et de rien. Merci pour ta bienveillance, ta générosité et tes encouragements. C'est simple d'échanger avec toi. Merci. Un immense merci à Justine, qui depuis mon stage jusqu'à aujourd'hui, m'a fait découvrir pleins de choses, a été un exemple et un réel soutien ! Merci pour tous nos échanges scientifiques mais pas que. Même du Chili (et 5 heures de décalage), tu continues à être sacrément présente. La bise aux petites abeilles et aux lamas.

Merci à vous toutes et tous, pour tous les petits-dejs, les apéros (pâtés et non pâtés), ces moments de convivialités culinaires et de dégustation. Qui aurait cru, que mon expérience Dynaforienne, avec ces rencontres et ces moments, m'épanouisse autant.

Pour finir et parce que faire une thèse c'est aussi avoir un équilibre sain entre vie professionnelle et personnelle, je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont permis de le maintenir. Un grand merci à mes copines danseuses et pilateuses du mardi soir, qui m'ont bien fait couper de tout. Merci à tous les membres et bénévoles du Club Canin où je passe tous mes samedis matins. J'y ai rencontré des personnes incroyables, vraiment. Je remercie très affectueusement mes ami·es niçois·es, parisien·nes (devenu.es sudistes même plus que moi), toulousain·es avec ou sans compagnons à quatre pattes, à ceux et celles de longue date et très (très) longue date... Autant de personnes qui ont traversé avec moi pleins d'étapes, depuis tant d'années : vous avez été toutes et tous présent.es à des moments différents, vous m'avez poussé à croire en moi et en ce que je fais (même si pour certain.es ce que je fais est légèrement flou), pour ça Merci !

Merci aussi à ma belle-famille pour son soutien, pour tous ces moments (dont beaucoup d'observations de courses à pied ou de matchs de hand) et les excellents repas partagés ! Merci de m'encourager.

Je remercie toute ma famille, qui m'accompagne et me soutient toujours dans ce que je fais, je vous aime. Plus particulièrement, mes prochains remerciements vont, avec beaucoup d'émotions, à ma maman. Merci Maman (mon modèle sur cette Terre), merci de m'avoir laissé sauver tous les escargots possible... merci pour toujours me remonter à bloc et être ma petite voix dans la tête qui me dit de voir le bon. Merci à mes deux (petites) soeurs chéries, que j'admire tellement et dont je suis tellement fière. C'est vous qui me motivez.

Enfin, mes (avant-) derniers remerciements, vont à la *team* de tous les jours. Un immense merci à toi Aurélien, qui est toujours là, dans les bons comme dans les moins bons moments. Merci de me soutenir, de croire en moi pour deux et de m'aider à détricoter les noeuds que je me fais parfois dans mon petit cerveau... Merci à Kira (aka Kiki), qui me fait prendre conscience, à sa façon, des choses importantes de la vie.

Merci le café. Merci à moi-même, quand même.

À mon papa et à mon grand-père.

TABLE DES MATIÈRES

i Introduction générale

1 Contexte : agroécosystèmes et biodiversité 3
- 1.1 Les paysages agricoles sont une source de biodiversité 3
- 1.2 L'intensification agricole et l'érosion de la biodiversité 5
- 1.3 Biodiversité, fonctions et services écosystémiques 7
- 1.4 L'essor de l'agroécologie 9

2 Cadre théorique : l'écologie du paysage et les relations entre biodiversité et contrôle biologique des bioagresseurs 11
- 2.1 L'hétérogénéité spatio-temporelle de la mosaïque paysagère : son influence sur les ennemis naturels et ses conséquences sur le contrôle biologique 11
  - 2.1.1 Le paysage, un niveau d'organisation essentiel pour appréhender le contrôle biologique : apports de l'écologie du paysage et des notions d'hétérogénéités 11
  - 2.1.2 Les processus écologiques liés à la structure du paysage 14
  - 2.1.3 Les effets de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la mosaïque paysagère sur le contrôle biologique par conservation 18
  - 2.1.4 Les effets de l'hétérogénéité paysagère sont modulés par le contexte local et le mode de gestion 21
- 2.2 Relations entre les communautés d'ennemis naturels et le contrôle biologique 24
  - 2.2.1 Ennemis naturels spécialistes et généralistes des bioagresseurs 24
  - 2.2.2 La structure des communautés influence le contrôle biologique 25

3 Objectifs de la thèse et questions de recherche 27
- 3.1 Questions et hypothèses de recherche 27
- 3.2 Organisation du manuscrit 28

ii Matériel et méthodes

4 Matériel et méthodes 33
- 4.1 Les différents sites d'études mobilisés 33
- 4.2 Protocoles d'échantillonnage 35
  - 4.2.1 Échantillonnage des différents taxons d'ennemis naturels et indicateurs de biodiversité 35
  - 4.2.2 Évaluation du potentiel de contrôle biologique 36
- 4.3 Métriques paysagères et mesures de l'intensité de gestion 37

iii Effets de la complémentarité spatio-temporelle des écosystèmes au niveau du paysage sur les prédateurs et le potentiel de contrôle biologique des bioagresseurs

1 Increasing landscape heterogeneity as a win-win solution to manage trade-offs in biological control of crop and woodland pests 43

1.1 Introduction 43
1.2 Material and methods 45
1.2.1 Study site 45
1.2.2 Sampling site and landscape selection 46
1.2.3 Land cover variables 47
1.2.4 Local management and plant diversity covariates 48
1.2.5 Bird and carabid surveys 49
1.2.6 Experiments on predation rates 50
1.2.7 Statistical analysis 51
1.3 Results 52
1.3.1 Biological pest control potential in woodlands 52
1.3.2 Biological pest control potential in cereal fields 52
1.4 Discussion 54
1.4.1 Land cover variables have opposite effects in woodlands and cereal fields 55
1.4.2 Increasing landscape heterogeneity increases the average predation rate at the landscape level 57
1.4.3 Local context modulates land cover effects on biological control 58
1.5 Conclusion 59
2 Diverse agricultural landscapes increase bat activity and diversity: Implications for biological pest control 65
2.1 Introduction 65
2.2 Material and methods 68
2.2.1 Study area and site selection 68
2.2.2 Field sampling of targeted Lepidoptera and potential alternative prey 68
2.2.3 Bat monitoring 70
2.2.4 Evaluation of specific damages 72
2.2.5 Landscape metrics 72
2.2.6 Statistical analysis 73
2.3 Results 74
2.3.1 Bat, pest and plant damage 74
2.3.2 Effects of landscape diversity on bat communities 78
2.3.3 Effects of landscape diversity on bat communities in vineyards 79
2.3.4 Effects of crop diversity and pest abundance on bat communities in maize fields, consequences on plant damage 79
2.3.5 Effects of crop diversity and pest abundance on bat communities in pine plantations, consequences on tree damage 80
2.4 Discussion 80
2.4.1 More diverse landscapes foster bat species richness and activity 82
2.4.2 Crops benefit from each other within the landscape in terms of biological control of pests 83
2.4.3 Conservation implications 84
2.5 Conclusion 85

iv La complémentarité des processus ascendants et descendants pour le contrôle biologique : effets du contexte paysager et des pratiques agricoles

3 Disentangling the predation processes at play and their complementarity for the biological control of *Lobesia botrana* 91

3.1 Introduction 92

3.2 Material and methods 94

3.2.1 Study area and landscape metrics 94

3.2.2 Local management 95

3.2.3 Biological pest control 96

3.2.4 Grape berry moth damage/density 96

3.2.5 Statistical analyses 96

3.3 Results 99

3.3.1 Biological pest control 99

3.3.2 Evaluation of the two SEM models 99

3.3.3 Direct and indirect effects of landscape and farming practices 99

3.3.4 Correlations between predation types 100

3.4 Discussion 102

3.4.1 Predators provide effective biological pest control on *L. botrana* in vineyards 102

3.4.2 The combination of predation types did not lead to higher biological pest control 103

3.4.3 Vineyards configuration and farming practices affect predation types and biological pest control 104

3.5 Conclusion 105

v Discussion générale et perspectives

1 Bilan des connaissances produites 109

1.1 Les différents types d'occupation du sol ont des effets contrastés sur le contrôle biologique des bioagresseurs au niveau de l'écosystème mais sont complémentaires au niveau du paysage 112

1.2 Les paysages hétérogènes spatialement et temporellement : une relation gagnant-gagnant mais influencée par le contexte local 115

1.3 La complémentarité des mécanismes dans le contrôle biologique 119

1.4 Apports méthodologiques de l'analyse de données 121

2 Quelle prise en compte du paysage et sa gestion pour la protection intégrée 125

2.1 Description des paysages agriforestiers : prendre en compte la qualité des habitats 125

2.2 La stabilité du CBC au cours du temps et l'adoption de solutions fondées sur la nature 127

2.3 Caractériser des paysages (multi)fonctionnels et préconiser une gestion paysagère 129

2.4 Comment mettre en œuvre et accompagner la gestion des paysages agricoles ? 130

3 Conclusion 135

vi Bibliographie

Bibliographie 139

vii Annexes

A Annexes au chapitre 1 183

a.1 Description of the factors used to characterize management intensity in woodland patches 183

a.2 Estimation of predation rate in woodlands 185

a.3 Estimation of predation rate in cereal fields 185

a.4 Description of variables 187

a.5 Comparison between bird communities in woodlands and bird communities in cereal fields 188

a.6 Correlations between land cover metrics at landscape-level and among predation rates 190

a.7 Detailed results of the best models 193

B Annexes au chapitre 2 201

b.1 Supplementary material 201

b.2 Comparison between maximum error rate tolerance of bat identification 209

C Annexes au chapitre 3 213

Abstract 217

Résumé 219

TABLE DES FIGURES

Figure 1.1 Différence entre les notions d'habitat et d'écosystème 5
Figure 1.2 Évolution des paysages agricoles entre 1950 et 2022 6
Figure 1.3 Ensemble des services fournis par les écosystèmes 8
Figure 2.1 Illustration des différents concepts d'hétérogénéité caractérisant un paysage agricole 13
Figure 2.2 Disponibilité théorique d'un type de ressource par km^2 18
Figure 2.3 Effets des pratiques agricoles et du paysage sur la chaîne tri-trophique ennemis naturels-bioagresseurs-cultures 21
Figure 2.4 Représentation des différentes combinaisons d'un paysage agricole au travers de l'intensité de gestion des parcelles agricoles 23
Figure 2.5 Bilan sur les complémentarités écologiques en lien avec le paysage 26
Figure 3.1 Schéma de synthèse des hypothèses testées 30
Figure 4.1 Localisation des 3 zones d'études. 34
Figure 4.2 Paysages sélectionnés dans les différentes zones d'étude 35
Figure 1.1 Location of the 30 woodland patches and the 30 cereal fields in the study area 47
Figure 1.2 Predicted responses of bird community metrics and predation rates in woodland patches and cereal fields 54
Figure 1.3 Predicted responses of bird diversity and average predation rate in relation to landscape heterogeneity. 55
Figure 1.4 Cycles biologiques des principaux Lépidoptères ravageurs et disponibilité pour les prédateurs généralistes 62
Figure 1.5 Continuité temporelle théorique de la ressource en ravageurs 64
Figure 2.1 Map of the study area showing the two landscape types 69
Figure 2.3 Bat species richness and total bat activity 79
Figure 1 Complémentarité potentielle entre prédateurs pour le contrôle biologique des bioagresseurs 89
Figure 3.1 SEM model 98
Figure 3.2 Significant effects of the SEM model 100
Figure 3.3 Correlations between the different predation types 101
Figure 1.1 Schéma des résultats de la thèse sur les effets de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la mosaïque paysagère et des mécanismes ascendants et descendants sur le contrôle biologique des bioagresseurs 110
Figure 1.2 Complémentation spatiale des habitats sur la biodiversité 115
Figure 1.3 Illustration de la continuité temporelle des ressources au sein des paysages agricoles 117

Figure 2.1 Prise en compte d'un paysage au travers d'un gradient d'intensité de gestion 127
Figure 2.2 Schéma théorique d'un paysage à optimiser pour le contrôle biologique des bioagresseurs 131
Figure 2.3 Illustration des concepts de *land-sharing* et *land-sparing* 132
Figure A.1 Sampling design of ecological measurements in woodlands 185
Figure A.2 Sampling design of ecological measurements in cereal fields 186
Figure A.3 Representation of the different scales used and associated measurements in our study 188
Figure A.4 Principal Component Analysis of sampled species 189
Figure A.5 Spearman's correlations between landscape metrics at landscape level 190
Figure A.6 Spearman's correlations between predation rates 191
Figure A.7 Comparison of predation rates between ecosystems 191
Figure A.8 Spearman's correlations between predation rates in woodlands, cereal fiels and in matched landscapes 192
Figure B.1 Experimental set-up placed in vineyards, maize fields and pine plantations in April, May and July respectively 201
Figure B.2 Spearman's correlations between bat response variables. 203
Figure B.3 Relationship between the logarithm of bat activity and the distance to the nearest hedgerow in vineyards in April 204
Figure B.4 Significant effects of landscape metrics on bat response variables at the community level and at guild level in vineyards in April 205
Figure B.5 Significant effects of landscape metrics on response variables measured at the community level and by guilds in maize fields, in May 206
Figure B.6 Significant effects of landscape metrics on response variables measured at the community level and by guilds in pine plantations, in July 207
Figure B.7 Relationships between bat species richness and the relative pest abundance 208
Figure C.1 PCA on landscape metrics 213
Figure C.2 PCA on farming practices 213
Figure C.3 Predation rates and damage measurements 214
Figure C.4 Pearson's correlations of landscape metrics 215
Figure C.5 Pearson's correlations of farming practices. 215

LISTE DES TABLEAUX

Table 4.1 Ensemble des principales métriques prises en compte dans les analyses de données 38
Table 1.1 Main results of the effects of land cover variables 53
Table 2.1 List of species sampled in the study and aggregation of species used in the statistical analyses 71
Table 2.2 Description of the landscape metrics, co-variables and random factors 74
Table 2.3 Guild and species bat activity 75
Table 2.4 Estimates and standards errors (± SE) of the effect of landscape type variable on species richness and bat activity 78
Table A.1 The ten factors of the IBP calculated in woodland patches 183
Table A.1 The ten factors of the IBP calculated in woodland patches 184
Table A.2 Distribution of the landscape metrics, local context variables and ecological measurements 187
Table A.3 Standardized estimates and standards errors (± SE) of the landscape and local metrics on biodiversity and predation rate at ecosystem level in woodland patches. 193
Table A.4 Standardized estimates and standards errors (± SE) of the landscape and local metrics on biodiversity and predation rates at ecosystem level in cereal fields 194
Table A.5 Standardized estimates and standards errors (± SE) of the landscape metrics and management intensity at landscape level 195
Table A.6 Subset of models for woodlands analyses 196
Table A.7 Subset of models for cereal fields analyses 197
Table A.8 Subsets of models for matched landscape analyses 199
Table B.1 List of the main landscape metrics calculated and surveyed. 202
Table B.2 Consistency of relations between bat response variables and landscape type (MERT 0.5 or 0.1) 209
Table B.3 Consistency of relations between bat response variables and landscape variables (MERT 0.5 or 0.1) 210
Table B.4 Spearman's correlations between bat community or activity variables and relative pest abundance 211
Table B.5 Spearman's correlations between bat community or activity variables and index of damage 211

ACRONYMES

AB Agriculture Biologique

AC Agriculture Conventionnelle

CBC Contrôle biologique par Conservation

ESco Expertise Scientifique Collective

FAIR Findable Accessible Interoperable and Reproductible

HSN Habitats Semi-Naturels

IBP Index of Biodiversity Potential

LTSER Site d'étude à long terme

MAE Mesures Agro-Environnementales

PAC Politique Agricole Commune

PCA Principal Component Analysis

PPR Programme Prioritaire de Recherche

SAVE Santé et Agroécologie du Vignoble

SEM Structural Equation Modelling

SHDI Shannon Diversity Index

SIE Surface d'Intérêt Écologique

SNH Semi-Natural habitats

TFI Treatment Frequency Index

VCG Vallées et Coteaux de Gascogne

ZA PYGAR Zone Atelier Pyrénées-Garonne

Première partie

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1

CONTEXTE : AGROÉCOSYSTÈMES ET BIODIVERSITÉ

1.1 Les paysages agricoles sont une source de biodiversité

Le concept de biodiversité, reconnu pour la première fois en 1992 au sommet de la Terre à Rio de Janeiro à l'occasion de la Convention sur la diversité biologique, est défini comme « la variabilité des êtres vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie : cela comprend la diversité au sein des espèces, ainsi que celle des écosystèmes ». La biodiversité désigne donc toutes les composantes (i.e. de la diversité des gènes, des espèces, des écosystèmes), les échelles de temps, d'espace et également les interactions des espèces entre elles et avec leurs milieux. La biodiversité répond directement à des besoins primaires des humains en apportant de l'oxygène, de l'eau, de la nourriture mais aussi en fournissant des matières premières et de l'énergie (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). C'est ainsi que dans un objectif de production de nourriture à destination des populations humaines, les espaces ont été aménagés pour la conduite de cultures et de pâturages. Les paysages agricoles sont alors constitués pour partie d'Habitats Semi-Naturels (HSN), faiblement anthropisés et exploités et des zones agricoles ou forestières qui sont plus largement artificialisées et exploitées.

Les HSN tels que les forêts ou les prairies permanentes abritent une grande partie de la biodiversité (Alcalá Herrera et Ruano, 2022 ; Estrada-Carmona et al., 2022 ; Martin et al., 2019 ; Schirmel et al., 2018 ; Sirami et al., 2019). Ces HSN ont beaucoup été étudiés et ont été démontrés comme favorables à un grand nombre d'espèces dont une certaine proportion est identifiée en danger (Uchida et al., 2016 ; Wuczyński et al., 2014 ; Zwaan et al., 2022).

Les zones agricoles, bien qu'initialement considérées comme « pauvres » en biodiversité (Fahrig et al., 2011 ; Kleijn et al., 2009), s'avèrent être des surfaces qui abritent une grande partie de la biodiversité (Jeanneret et al., 2021b ; Noordhuis, Thomas et Goulson, 2001 ; Raymond et al., 2014). En Allemagne, 75 % des espèces en danger sont localisées dans des zones agricoles (Tscharntke et al., 2005). Dans les milieux agricoles, on peut distinguer deux types de biodiversité : la biodiversité cultivée, qui correspond à la biodiversité domestique planifiée par l'agriculteur, et la biodiversité associée, qui inclut tous les organismes présents de manière ponctuelle ou continue dans les champs cultivés et les HSN attenants. Certaines espèces peuvent d'ailleurs jouer un rôle important dans le fonctionnement des agroécosystèmes [1].

1 **Agroécosystèmes** : Écosystèmes modifiés par les humains dans le but d'utiliser une partie des biens produits. On parle plutôt ici d'écosystèmes cultivés, correspondant généralement à l'unité spatiale de l'exploitation agricole et sont composés par des éléments biotiques et abiotiques qui interagissent entre eux. Les fonctions écosystémiques qui y sont réalisées sont valorisées par les humains sous forme de biens agricoles et services (Neyton, Abbady et Sarthou, 2018).

Les paysages[2] agricoles contribuent significativement au maintien de la biodiversité, notamment en fournissant des ressources alimentaires abondantes comme par exemple les cultures entomophiles pour les pollinisateurs ou des fruits susceptibles de bénéficier à beaucoup d'espèces (Holzschuh et al., 2013 ; Wang et al., 2022 ; Zhang et al., 2007). D'autres types de ressources sont également fournies par les différentes composantes de ces paysages comme les sites de nidification, d'hivernation ou encore de reproduction, permettant à une diversité d'espèces d'accomplir leur cycle biologique complet (Raymond et al., 2014 ; Vialatte et al., 2017).

L'agriculture et la sylviculture sont étroitement liées avec la biodiversité et peuvent à la fois contribuer à la maintenir mais également la menacer au travers de pratiques intensives de gestion. Les activités et décisions des agriculteurs mais aussi des autres parties prenantes façonnent les paysages agricoles au travers des pratiques agricoles et de l'aménagement du territoire. Par exemple, certains HSN attenants aux parcelles agricoles sont gérés par les agriculteurs, comme les lisières de bois ou les haies qui sont taillées à l'épareuse, modifiant leur structure (en termes de composition et de configuration) (Sourdril et al., 2012). Autre exemple, les forêts paysannes exploitées par des sociétés forestières de façon intensive et régulière ne présentent pas les mêmes structures de végétation que les forêts paysannes non gérées (ibid.).

Encadré 1 : Habitat semi-naturel

Dans la suite de l'introduction, la notion d'**habitat** est utilisée pour décrire les caractéristiques du milieu dans lequel une population d'individus d'une espèce donnée peut vivre et se développer. La notion d'**écosystème** se réfère à un ensemble formé par une communauté d'organismes vivants (biocénose) en interaction avec leur environnement (biotope) (figure 1.1).
Ainsi, les HSN sont distingués en 2 catégories :

- Les HSN herbacés intègrent notamment les prairies permanentes, qui sont définies par la Politique Agricole Commune (PAC) et déclarées par les agriculteurs comme des surfaces en herbe de manière ininterrompue pendant au moins cinq ans. Les prairies permanentes sont riches en espèces végétales selon la pression de pâturage et/ou de fauche (Klimek et al., 2007).
- Les HSN arborés désignent, entre autres, les bois, les forêts et les ripisylves. Ce sont des habitats qui comprennent à la fois des strates herbacées, arbustives et ligneuses.

Dans les chapitres suivants, on utilise le terme d'HSN boisé pour décrire par exemple des bois, des forêts mixtes ou des ripisylves. Néanmoins, ce terme n'est plus adapté dès lors que l'on englobe plusieurs habitats, on parlera alors plutôt d'écosystème forestier. La notion d'écosystème forestier se réfère à l'ensemble des interactions entre la biocénose et le biotope dans ces espaces arborés.

2 **Paysage** ou **mosaïque paysagère** représente une portion de territoire, plus ou moins hétérogène, composée d'un ensemble d'écosystèmes qui interagissent. Le paysage est un niveau d'organisation des systèmes écologiques supérieur à l'écosystème (Burel, Baudry et Le Flem, 1999 ; Forman et Godron, 1981).

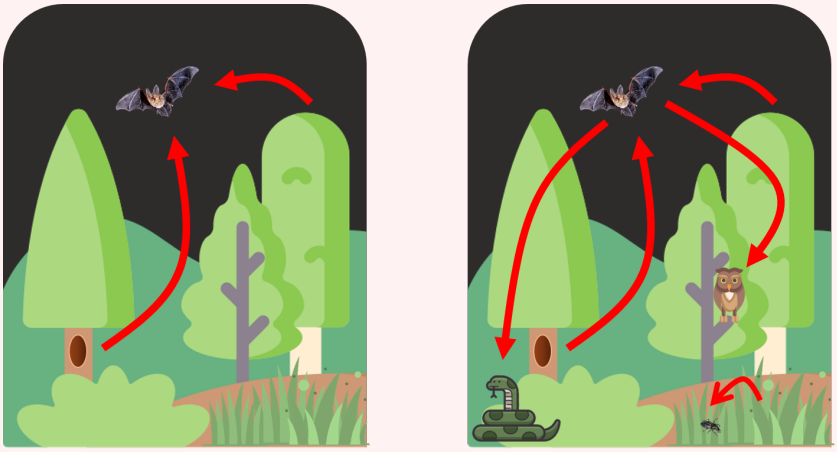


Figure 1.1 : Différence entre les notions d'habitat et d'écosystème utilisés dans la suite de l'introduction.

Habitat semi-naturel et élément semi-naturel

Nous utiliserons le terme « **élément** » semi-naturel, pour parler des linéaires et autres éléments caractérisant la configuration paysagère. Il s'agit notamment des haies, des lisières, des bordures de différentes natures, mais également des arbres isolés.

1.2 L'intensification agricole et l'érosion de la biodiversité

Il est désormais admis que le déclin massif de la biodiversité constaté depuis plusieurs décennies s'inscrit, à l'échelle mondiale, dans la 6ème vague d'extinction de masse (Cardillo et al., 2008). Ce déclin touche l'ensemble des groupes d'espèces, avec des amplitudes variables selon les régions (Bommarco et al., 2011 ; IPBES, 2019 ; Seibold et al., 2019). Les raisons majeures de cette érosion de la biodiversité sont la perte, le changement ou la dégradation des habitats (Pereira, Navarro et Martins, 2012). L'intensification de l'activité agricole à partir des années 1950, en lien avec la fin de la guerre, les pénuries alimentaires successives, les avancées chimiques et agronomiques poussent le modèle agricole vers une agriculture intensive dont les rendements doublent à l'échelle mondiale (Tilman, 1999). Cette intensification de la production agricole a différentes conséquences :

- À l'échelle de la parcelle agricole, on constate une réduction de la diversité cultivée avec une part plus importante des céréales d'hiver dans les assolements (Le Roux et al., 2009 ; Robinson et Sutherland, 2002 ; Tilman, 1999) et une simplification drastique des rotations (Bohan et al., 2021). L'utilisation des fertilisants et des produits phytosanitaires augmente fortement ainsi que le recours à des labours profonds. De nombreuses études montrent par exemple :
  - L'utilisation de fertilisants azotés et la diminution de la diversité végétale qui elle-même nuit à une diversité d'espèces d'oiseaux (Billeter et al., 2008) ;

  - Les effets létaux et sub-létaux des insecticides sur une large gamme d'organismes, pouvant ainsi compromettre le fonctionnement des écosystèmes (e.g. Desneux, Decourtye et Delpuech, 2007 ; Geiger et al., 2010 ; Giunti et al., 2022) ;
  - Les labours profonds qui détruisent des communautés de la micro- et méso-faune du sol (Le Roux et al., 2009)

- À l'échelle du paysage, le remembrement des parcelles agricoles s'accompagne d'un changement de configuration (moins de bordures et d'interfaces), ainsi que d'une perte des HSN attenants aux parcelles tels que les haies et les prairies, pour faciliter l'usage d'engins agricoles (Burel et Baudry, 1990). Ainsi, l'intensification des pratiques agricoles conduit à l'échelle du paysage à une simplification (figure 1.2). La réduction de la diversité cultivée à l'échelle de la parcelle mène à une homogénéisation de la mosaïque agricole paysagère (Hautier et al., 2018).

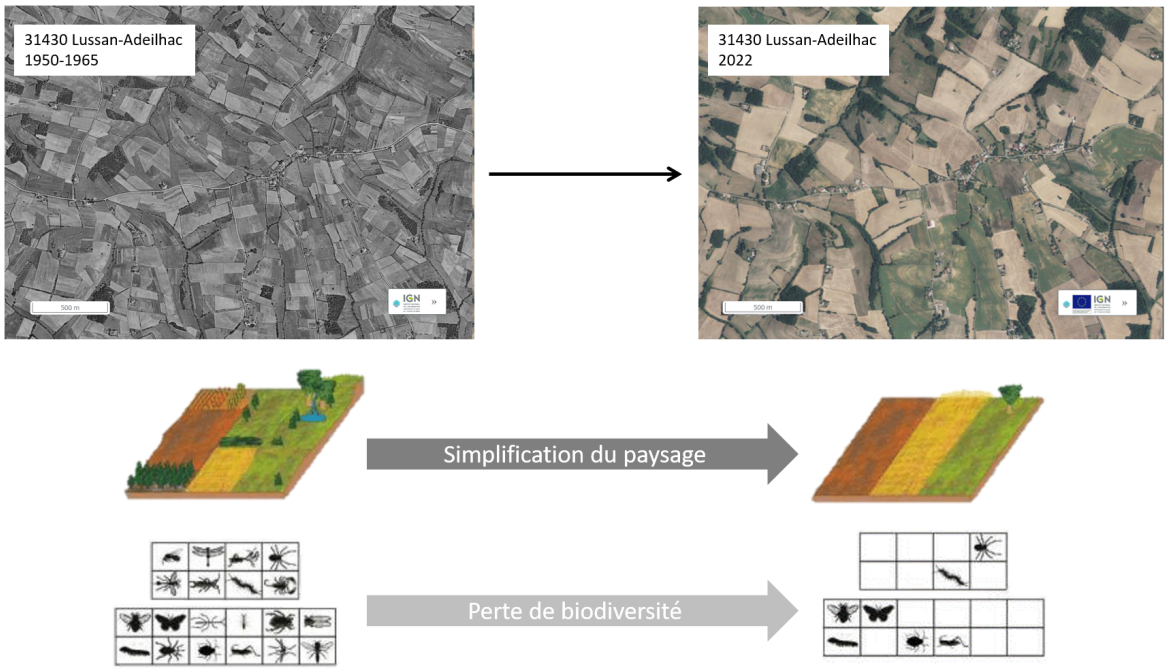


Figure 1.2 : Comparaison entre deux photographies aériennes autour de la commune de Lussan-Adeilhac entre 1950-1965 et 2022. On constate une augmentation de la taille des parcelles et une simplification du paysage. L'hypothèse sous-jacente associée à cette simplification du paysage est une perte de la biodiversité. Adapté d'après Nesme et al. (2016).

Cette intensification agricole est un cercle vicieux puisqu'elle engendre une dégradation de la biodiversité résultant en une diminution de la quantité et de la qualité des services rendus. Pour compenser et pour maintenir des niveaux élevés de productivité agricole, il paraît inéluctable d'avoir recours à des intrants. Cela mène à un blocage où le fonctionnement dégradé de l'écosystème induit une dépendance aux intrants de synthèse.

1.3 Biodiversité, fonctions et services écosystémiques

De nombreuses fonctions écologiques assurées par la biodiversité au sein des écosystèmes sont considérées comme bénéfiques pour l'Humanité et notamment l'agriculture : elles sont appelées « services écosystémiques » (figure 1.3). On distingue plusieurs catégories de services écosystémiques : les services d'approvisionnement (production agricole, bois de chauffage, carburants...), les services de support (recyclage des nutriments, formation des sols...), les services culturels (bénéfices inspirés de la nature) et les services de régulation (stockage du carbone, pollinisation, régulation des bioagresseurs...). Ainsi, la modification des écosystèmes peut engendrer des conséquences notables en termes de bien-être humain et de pertes économiques, c'est pourquoi des valeurs économiques ont été estimées pour différents services écosystémiques fournis.

En milieu agricole, de nombreuses espèces d'arthropodes et de vertébrés sont à l'origine de fonctions écologiques conduisant à des services écosystémiques de support ou de régulation (Díaz et al., 2005 ; Martín-López et al., 2009 ; Stewart, New et Lewis, 2007). Les services de support perpétuent de nombreux processus qui sous-tendent les autres services écosystémiques ; par exemple la réalisation du cycle des nutriments ou la formation des sols, fournissent des ressources et des habitats à une diversité d'espèces. Ces espèces, abritées au sein des écosystèmes, assurent à leur tour des services, notamment des services de régulation. Par exemple, près de 85 % des cultures en Europe sont dépendantes de la pollinisation entomophile (Williams, 1994). Un autre enjeu fort dans un contexte de réduction de l'utilisation d'intrants chimiques est la régulation des bioagresseurs.

Le contrôle biologique des bioagresseurs se définit comme l'utilisation d'organismes vivants (y compris les microorganismes) pour prévenir ou réduire les dégâts causés aux cultures par des organismes nuisibles tels que les ravageurs, adventices ou agents pathogènes (Stenberg et al., 2021). Parmi les différentes formes de contrôle biologique, le Contrôle biologique par Conservation (CBC) consiste à protéger et/ou favoriser les communautés d'ennemis naturels déjà présentes dans les paysages (parcelles cultivées ou HSN) afin de réduire l'impact des bioagresseurs. Il offre des potentialités intéressantes de synergies entre conservation de la biodiversité et contrôle biologique sans introduire ou relâcher en très grand nombre des individus ou des espèces. Le CBC peut ainsi permettre de stabiliser la présence de populations d'ennemis naturels au sein des paysages agricoles, et pérenniser le service de régulation des bioagresseurs.

Dans les agroécosystèmes, les arthropodes ravageurs des plantes cultivées et les ravageurs des peuplements forestiers causent des dégâts et entraînent une hausse des coûts de production, voire des pertes économiques (Zhang et al., 2007). En effet, la perte de biodiversité et donc la limitation du contrôle biologique associé, conduit les agriculteurs.rices à utiliser davantage d'intrants pour lutter contre ces nuisibles, ce qui entretient la perte de biodiversité dans les écosystèmes (Bommarco et al., 2011). Les adventices, correspondant à des plantes qui poussent spontanément dans les champs, sont également importantes à conserver d'un point de vue patrimonial car elles fournissent des ressources alimentaires pour de nombreux organismes vivants comme les graines consommées par l'alouette des champs ou les arthropodes auxiliaires qui consomment le pollen des plantes messicoles.

Cependant, la prolifération de certaines de ces plantes peut occasionner des chutes de rendement conséquentes (Oerke, 2006). Les principales raisons associées sont la compétition entre adventices et plantes cultivées, des processus allélopathiques ou même du parasitisme. Le contrôle biologique des adventices et des ravageurs peut être assuré par une large gamme d'organismes vivants dont les arthropodes, les oiseaux et les Chiroptères. En fonction des régimes alimentaires plus ou moins spécialisés des prédateurs présents dans les paysages agricoles, les prédateurs consomment des graines d'adventices et/ou des ravageurs à différents stades de développement. Bien que certaines espèces d'ennemis naturels peuvent occasionner des dégâts aux cultures, que l'on nomme « *disservices* », comme par exemple certaines espèces d'oiseaux qui consomment les graines semées ou les plantules au printemps et contraignent les agriculteurs.rices à semer de nouveau, de récentes études attribuent des bénéfices plus importants à leur rôle pour le contrôle biologique (e.g. Díaz-Siefer et al., 2022 ; Garcia et al., 2020). Notamment la valeur estimée du contrôle biologique produit par les communautés d'arthropodes aux États-Unis est de 4.5 milliards de dollars par an et près de 4 milliards de dollars est attribué à l'activité des Chiroptères (Boyles et al., 2011 ; Losey et Vaughan, 2006). De ce fait, dans un contexte de changement climatique et de réduction drastique de l'utilisation de produits phytosanitaires à l'horizon des prochaines décennies, l'intensification écologique pour la production agricole et forestière est nécessaire afin de maintenir et/ou promouvoir le contrôle biologique des bioagresseurs et la biodiversité dans les paysages agricoles.

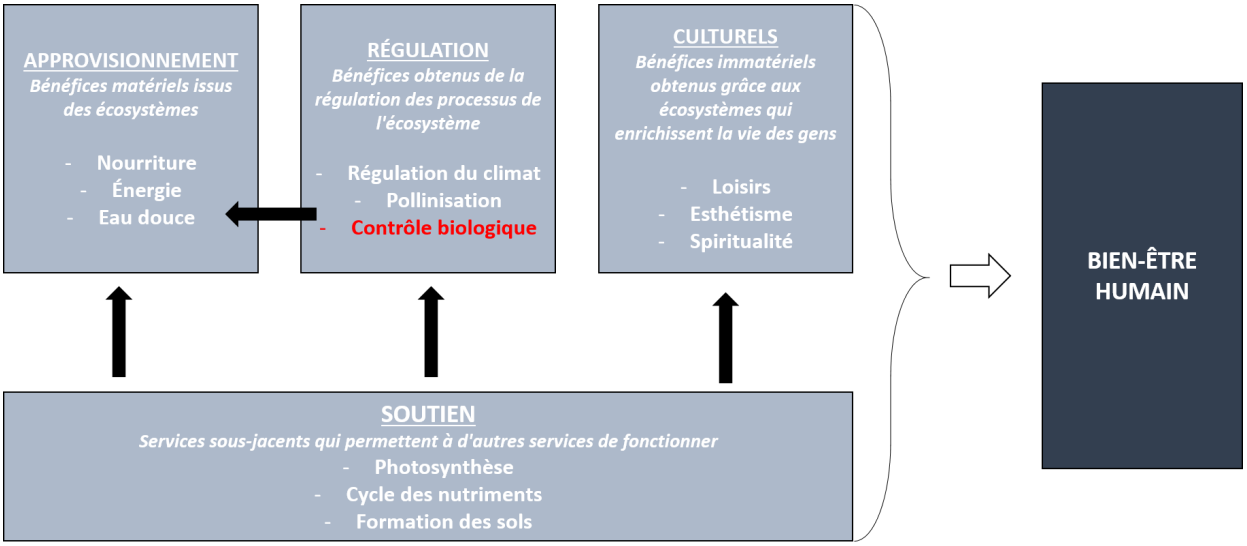


Figure 1.3 : Ensemble des services écosystémiques qui sont fournis par le fonctionnement des écosystèmes et qui participent au bien-être humain. Les zones agricoles maximisent en général les services d'approvisionnement mais nécessitent les services de soutien et de régulation. Adapté de Zhang et al. (2007).

Encadré 2 : Le contrôle biologique des bioagresseurs

Le **contrôle biologique des bioagresseurs** comme défini précédemment, peut concerner à la fois des actions de prédation mais aussi de parasitisme sur des pathogènes, des adventices et des ravageurs. Dans le cadre de cette thèse nous traiterons uniquement du contrôle biologique exercé par les prédateurs au travers de taux de prédation et sur les adventices et ravageurs. Le contrôle biologique des adventices sera abordé dans le chapitre 1 et le contrôle biologique des ravageurs dans les chapitres 1, 2 et 3.

- Les adventices sont concurrentielles des plantes cultivées et sont principalement régulées par des consommateurs de graines soit des granivores stricts et/ou des omnivores.
- Les ravageurs phytophages consomment les plantes cultivées, ou les feuilles ou écorce des arbres. De nombreuses espèces de ravageurs appartiennent à l'ordre des Hémiptères et sont des insectes piqueurs-suceurs qui prélèvent de la sève élaborée des plantes et peuvent transmettre des virus. Les Lépidoptères sont aussi un groupe comptant plusieurs espèces de ravageurs dont les stades de développement les plus dommageables sont les stades larvaires, et dont, pour un certain nombre d'espèces, la chenille est rapidement peu accessible lorsqu'elle pénètre dans le végétal. Les chenilles sont aussi une des principales causes de la défoliation des arbres. Le cycle biologique annuel des ravageurs comprend un nombre variable de générations, dépendant des conditions climatiques, qui peuvent se chevaucher et alterner un mode de reproduction sexué et parthénogénétique, comme c'est le cas des pucerons. D'autres espèces de ravageurs (Coléoptères, Lépidoptères, Diptères) ont des générations discontinues et le mode d'alimentation peut évoluer d'une génération à l'autre sur la même plante hôte ou une autre. Enfin, la survie aux conditions hivernales est un point clé pour les populations de ravageurs, dont les stratégies sont variées ; la diapause des adultes peut se dérouler à l'intérieur des parcelles, dans le sol, sous l'écorce des plantes pérennes ou dans les déchets de cultures comme c'est le cas de la pyrale du maïs *Ostrinia nubilialis* H. (Lepidoptera : Crambidae) qui hiverne à la base des cannes de maïs.

Dans cette thèse nous nous intéressons au contrôle biologique des adventices et des ravageurs par leurs prédateurs vertébrés (Chiroptères et Oiseaux) et Arthropodes.

1.4 L'essor de l'agroécologie

L'intensification agricole est une des principales pressions ayant entraîné un déclin de la biodiversité cultivée et associée : seulement 9 espèces végétales représentent 66 % de la production végétale totale mondiale (Bélanger et Pilling, 2019) tandis que l'abondance des espèces de milieux agricoles a chuté de près de 60 % en 40 ans (Rigal et al., 2023). Ainsi, de façon indirecte, les fonctions assurées par la biodiversité subissent des variations rendant

instable la fourniture de services écosystémiques associés (Duflot, Fahrig et Mönkkönen, 2022 ; Karp et al., 2018 ; Ricci et al., 2019).

Les enjeux sont forts autour de la question du contrôle biologique, les dégâts occasionnés par les bioagresseurs représentent entre 10 et 50 % des pertes de rendement selon le type de culture (Oerke, 2006) et ont un coût non-négligeable pour les agriculteurs.rices. Alors que les produits phytosanitaires sont encore utilisés car assurant une forte probabilité de diminution des populations de bioagresseurs cibles, ils montrent néanmoins leurs limites. En effet, l'utilisation répétée de molécules chimiques semblables a mené à l'apparition de résistance des ravageurs (Bass et al., 2014) et même si à court terme elle permet la diminution des densités de ravageurs, celles-ci peuvent resurgir à des niveaux plus élevés encore par la suite (Janssen et Rijn, 2021). De plus, depuis plusieurs années, la combinaison de la résistance à de multiples herbicides (glyphosate et autres) et l'absence de nouveaux sites d'action des herbicides a rendu très difficile la gestion des adventices dans les cultures (Heap et Duke, 2018). Ces risques sont d'autant plus préoccupants qu'ils sont susceptibles d'augmenter fortement avec le changement climatique, par exemple avec l'augmentation de la fréquence et/ou de l'intensité des pullulations de ravageurs (Klapwijk et al., 2012 ; Simler-Williamson, Rizzo et Cobb, 2019). Pourtant, l'agriculture industrielle est l'un des facteurs responsable du changement climatique (Intergovernmental Panel On Climate Change, 2023), qui pose aujourd'hui le défi de gérer la vulnérabilité des agroécosystèmes face aux changements climatiques (e.g. augmentation de la température). De plus, l'intensité des pratiques agricoles, au travers de l'utilisation des pesticides ou des émissions d'ammoniac (NH_3) par exemple, a aussi des conséquences directes sur la santé humaine (Duru et al., 2017), accentuant ainsi la nécessité de transiter vers des pratiques agricoles plus respectueuses de l'environnement et des organismes (Deguine et al., 2023).

Depuis plusieurs années, dans une perspective de développer des systèmes agricoles et alimentaires alternatifs, l'agroécologie connaît un certain essor. L'agroécologie est définie comme « une alternative à l'agriculture intensive [...]. Elle promeut des systèmes de production agricole valorisant la diversité biologique et les processus naturels (cycles de l'azote, du carbone, de l'eau, équilibres biologiques entre organismes ravageurs et auxiliaires des cultures...). » (Hazard et al., 2016). L'agroécologie mobilise une diversité de disciplines telles que l'agronomie, l'écologie, la sociologie lui permettant d'initier des cercles vertueux pour la santé de plusieurs domaines du vivant (y compris les humains) interdépendants ou appelé « une seule santé » (Duru, 2017). Ainsi, l'agroécologie s'appuie fortement sur la relation biodiversité-fonctionnement de l'écosystème et vise à favoriser à la fois des écosystèmes résistants et résilients et qui assurent des services écosystémiques bénéfiques à la production agricole mais plus largement à la société humaine. Il y a donc deux axes sur lesquels il semble pertinent de s'appuyer : l'évolution des pratiques agricoles, davantage fondées sur les processus écologiques, et la gestion au niveau du paysage. L'un des principaux enjeux pour les systèmes de production agroécologiques est d'identifier les pratiques agricoles et les aspects de l'hétérogénéité du paysage qui favoriseront la diversité et/ou l'abondance des ennemis naturels (Jeanneret et al., 2021a ; Petit et al., 2020 ; Wezel et al., 2014), la persistance du contrôle biologique et les rendements des cultures (Martin et al., 2019 ; Woods et al., 2016).

2

CADRE THÉORIQUE : L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE ET LES RELATIONS ENTRE BIODIVERSITÉ ET CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES BIOAGRESSEURS

2.1 L'hétérogénéité spatio-temporelle de la mosaïque paysagère : son influence sur les ennemis naturels et ses conséquences sur le contrôle biologique

Les paysages agricoles hébergent une biodiversité dont une partie peut être néfaste aux cultures (les bioagresseurs) ou au contraire assurer des fonctions écologiques favorables à la protection des cultures, comme les ennemis naturels[3].

La multiplicité des relations entre écosystèmes, pratiques agricoles, biodiversité et fonctions écologiques est liée par des interactions complexes qui posent des difficultés de compréhension du fonctionnement des écosystèmes (Gaba et al., 2018).

2.1.1 *Le paysage, un niveau d'organisation essentiel pour appréhender le contrôle biologique : apports de l'écologie du paysage et des notions d'hétérogénéités*

La parcelle agricole a longtemps été le niveau d'organisation sur lequel les études en agronomie et écologie se sont focalisées. Cependant, les approches à l'échelle du paysage ont montré que ce niveau d'organisation était nécessaire pour expliquer des processus écologiques et le maintien de la biodiversité (Müller, Groot et Willemen, 2010 ; Pelosi, Goulard et Balent, 2010 ; Schellhorn et al., 2015). Ainsi, l'émergence de l'écologie du paysage en tant que discipline, issue de plusieurs champs disciplinaires comme la géographie et l'écologie, a permis d'instaurer un cadre d'étude pour appréhender les relations entre la structure des paysages et les processus écologiques (Burel, Baudry et Le Flem, 1999). L'écologie du paysage se définit comme « un niveau d'organisation des systèmes écologiques supérieur à l'écosystème ; il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée pour partie par les activités humaines » (ibid.).

La notion de paysage a initialement été décrite de façon binaire selon le modèle habitat-matrice ou encore tâche – corridor – matrice (Forman et Godron, 1981), que l'on retrouve par exemple dans la théorie des métapopulations (Levins, 1969). Les parcelles cultivées étaient considérées comme une matrice homogène très perturbée et défavorable

3 **Ennemi naturel** : il s'agit d'organismes qui de par leur mode de vie, développement et/ou alimentation contribuent à réguler les populations de bioagresseurs. On distingue trois types d'ennemis naturels (Joseph, Delattre et Sarthou, 2018) :

- Les prédateurs qui consomment d'autres animaux (proies) ;
- Les parasitoïdes dont les larves se développent aux dépens d'un individu (hôte) ;
- Les microorganismes parasites comme les nématodes, virus, champignons qui entraînent la mort des bioagresseurs ciblés

ou neutre pour la biodiversité ; à l'inverse, les tâches représentaient des HSN regroupant l'essentiel des ressources et donc étaient considérées comme bénéfiques. Les éléments reliant les habitats et la matrice tels que les haies étaient associés à des corridors. Le modèle a ensuite évolué dès lors que l'hétérogénéité même au sein des cultures (et donc de la matrice) a été caractérisée et la diversité des éléments composant le paysage prise en compte ; on parle alors de mosaïque paysagère (Andrieu, Vialatte et Sirami, 2015 ; Duelli, 1997). Le concept de mosaïque paysagère est d'autant plus adapté que de nombreuses espèces utilisent des ressources fournies par différents types d'occupation du sol (Raymond et al., 2014 ; Tortosa et al., 2022). Cette nouvelle représentation du paysage est basée sur l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque paysagère décrite selon deux composantes : la composition et la configuration (Fahrig et al., 2011). L'hétérogénéité de composition prend en compte la diversité des types d'occupation du sol ; l'hétérogénéité de configuration se rapporte à l'agencement spatial de ces différents types d'occupation du sol (figure 2.1). Ainsi, après le paradigme habitat-matrice, le concept de mosaïque paysagère permet d'appréhender l'hétérogénéité structurelle du paysage. Cependant, l'hétérogénéité structurelle considère seulement des caractéristiques physiques des différents types d'occupation. Or, pour aller plus loin, les différentes tâches peuvent aussi être considérées selon les ressources qu'elles fournissent à une espèce ou groupe d'espèces donné (ibid.) ; on parle alors d'hétérogénéité fonctionnelle (figure 2.1).

Les métriques paysagères utilisées pour caractériser l'hétérogénéité des paysages agricoles sont souvent des mesures de l'hétérogénéité spatiale. Une métrique très fréquemment utilisée est la proportion d'HSN (Bianchi, Booij et Tscharntke, 2006 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Karp et al., 2018) qui est employée également pour dissocier un paysage complexe d'un paysage simple. Un paysage est dit complexe dès lors que la proportion d'HSN est au moins de 20 % (Estrada-Carmona et al., 2022 ; Rusch et al., 2013), à l'inverse d'un paysage simple dominé par une mosaïque agricole (Paredes et al., 2021 ; Rusch et al., 2016). L'hétérogénéité de composition est fréquemment caractérisée par le calcul de l'indice de diversité paysagère de Shannon ou *Shannon Diversity Index (SHDI)* et peut être plus spécifiquement appliquée à la mosaïque agricole pour caractériser l'hétérogénéité spatiale des cultures. Cependant, ces mesures sont relativement dépendantes du niveau de précision utilisé dans la description des différents types d'occupation du sol. L'hétérogénéité de la mosaïque paysagère comprend à la fois la diversité des cultures et la quantification des différents HSN. L'hétérogénéité de configuration du paysage est classiquement décrite par le calcul de tailles moyennes des HSN et des parcelles agricoles, la longueur totale des bordures, des linéaires de haies et/ou de lisières. Enfin, l'hétérogénéité temporelle est très peu utilisée dans les études, mais peut être décrite par les variations d'occupations du sol au cours du temps (Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015). Pour aller plus loin, certains outils de modélisation intègre cette dynamique et des hypothèses peuvent être faites d'un point de vue plus fonctionnel sur la continuité de ressources fournie au cours du temps dans un paysage donné en intégrant ces changements d'occupation du sol (Muneret et al., 2023 ; Rivers-Moore et al., 2020).

La caractérisation des hétérogénéités spatiales et temporelles des paysages agricoles peut être appréhendée à plusieurs étendues, résolutions spatiales et échelles temporelles (i.e. à la saison, sur plusieurs décennies). Cela est à adapter en fonction des taxons, des fonctions étudiées et des hypothèses associées.

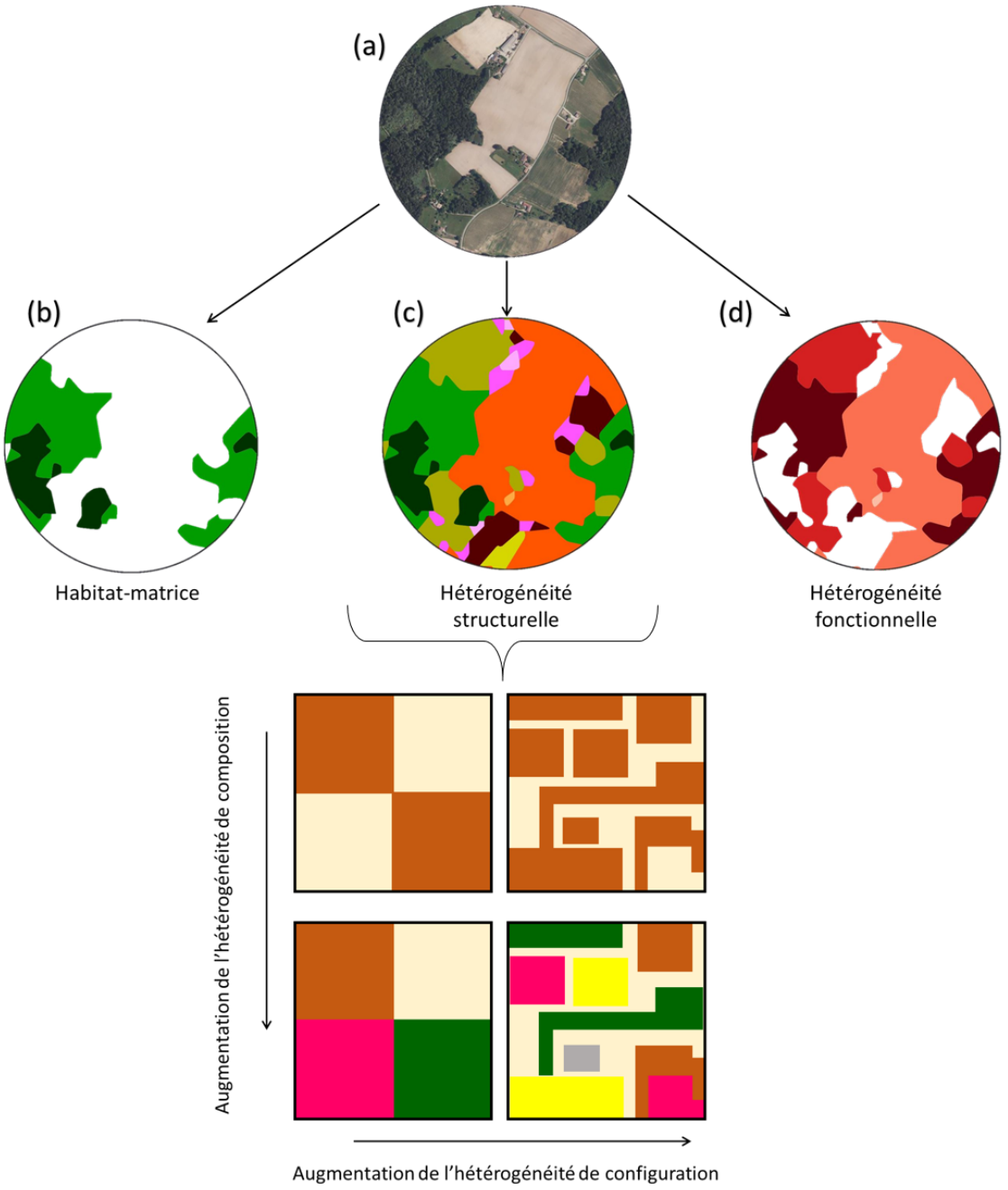


Figure 2.1 : Un paysage agricole du Sud-Ouest de la France appartenant à la zone d'étude d'une partie de cette thèse : (a) une photographie aérienne, (b) le paradigme habitat-matrice appliqué à ce paysage, (c) le concept d'hétérogénéité structurelle où la diversité des habitats est représentée par des couleurs différentes. L'hétérogénéité structurelle est décomposée en hétérogénéité de composition (type d'habitat) et en hétérogénéité de configuration (agencement des types d'habitats) : plus le nombre d'habitats et l'agencement est complexe plus le paysage est hétérogène. Enfin, (d) caractérise le paysage au travers de l'hétérogénéité fonctionnelle, où la quantité d'un type de ressource pour un taxon donné est disponible à l'instant t dans un habitat donné. Adapté de Fahrig et al. (2011).

2.1.2 *Les processus écologiques liés à la structure du paysage*

2.1.2.1 *Les mécanismes de réponse à l'hétérogénéité spatiale des paysages*

Les paysages agricoles sont plus ou moins spatialement hétérogènes et fournissent plus ou moins un ensemble diversifié de ressources nécessaires à l'accomplissement des cycles biologiques des organismes. Ces ressources sont d'ordre trophique : abondance d'un type de proie, diversité des proies ou encore accessibilité. Elles peuvent être aussi d'ordre structurel : le site de nidification, d'hivernation, la ou les zones de refuges. Au sein des paysages agricoles, plusieurs écosystèmes peuvent fournir des ressources variées et peuvent ainsi héberger de façon fréquente des populations de bioagresseurs et d'ennemis naturels : ces tâches pouvant être perçues comme des « réservoirs ». De par son hétérogénéité structurelle, la mosaïque paysagère peut fournir des ressources de façon continue dans le temps et complémentaires spatialement. L'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, au travers des ressources offertes, influence la structure des communautés en affectant plusieurs processus écologiques à l'origine des mouvements de populations au sein des paysages agricoles (Dunning, Danielson et Pulliam, 1992). Les processus écologiques en jeu sont les suivants :

- La **complémentation** des ressources. Il s'agit ici pour une espèce d'utiliser nécessairement plusieurs types d'habitats du paysage pour accomplir son cycle biologique. Les ressources sont non substituables et fournies par différents éléments du paysage de façon complémentaire et qui implique un déplacement de l'espèce entre ces éléments. Par exemple, les mouches du genre *Hilara* utilisent des éléments du paysage de nature différente : les larves se développent dans les prairies ou sols non labourés, les adultes mâles chassent au-dessus des eaux et enfin l'accouplement a lieu près des haies ou lisières de forêt. Il faut donc près de trois éléments paysagers complémentaires, situés à des distances inférieures aux capacités de dispersion (Burel et al., 1998).

- La **supplémentation** des ressources. Il s'agit ici pour une espèce d'utiliser plusieurs éléments du paysage afin d'obtenir une même ressource mais en quantité suffisante pour assurer la survie et/ou l'accomplissement de la partie concernée du cycle biologique. Par exemple, les syrphes qui recherchent essentiellement des ressources florales (pollen) et utilisent ainsi différents éléments semi-naturels et les cultures, dans lesquelles les adventices sont des ressources disponibles (Vialatte et al., 2017).

- Les **relations sources-puits.** Une espèce occupe deux types d'habitats, dont l'un où le taux de reproduction est supérieur au taux de mortalité (source) et l'autre où le taux de reproduction est inférieur au taux de mortalité (puits). Ainsi la survie des populations au sein des puits est dépendante de l'immigration d'individus des sources.

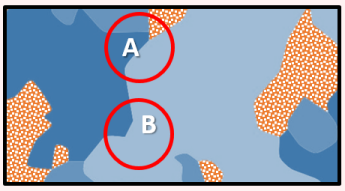
- Le **spillover**. Ce processus consiste en un déplacement des espèces d'un habitat vers un autre habitat. Par exemple, le débordement entre des zones semi-naturelles, peu perturbées, et les zones agricoles, plus fortement perturbées par les activités humaines, offrant des ressources instables a largement été étudié sur les communautés d'ennemis naturels comme les carabes (Blitzer et al., 2012 ; Rand, Tylianakis et Tscharntke, 2006 ; Schneider et al., 2016). La perméabilité des bordures entre les deux habitats affecte la capacité des espèces à se déplacer.

- La **concentration/dilution** des populations. Selon la répartition spatiale des ressources au sein de la mosaïque paysagère, il peut en résulter une concentration ou une dilution des populations dans un habitat donné. Par exemple, les paysages dominés par un même type de culture offrent une quantité illimitée de ressources végétales pour les phytophages spécialistes qui se répartissent à faible densité sur l'ensemble de l'espace disponible et il en résulte une réduction locale de la taille de la population (Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2010 ; Parsa, Ccanto et Rosenheim, 2011 ; Root, 1973 ; Tscharntke et al., 2012). À l'inverse, lorsqu'une ressource est rare dans un paysage, il peut en résulter une concentration des populations (Tscharntke et al., 2012).

Ainsi la répartition spatiale des ressources au sein des paysages agricoles induit des mouvements des organismes entre les différents habitats. Cependant, les paysages sont aussi dynamiques et cela implique des variations dans la disponibilité des ressources à l'instant t. Or pour accomplir leur cycle biologique, les organismes doivent trouver l'ensemble des ressources dont ils ont besoin, au moment où c'est nécessaire. Cela implique que les déplacements des organismes ainsi que la stabilisation des populations, au sein de la mosaïque paysagère, sont fortement influencés par la continuité des ressources fournies.

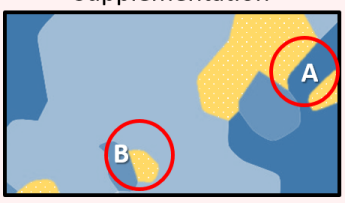
Encadré 3 : Les processus écologiques

Complémentation



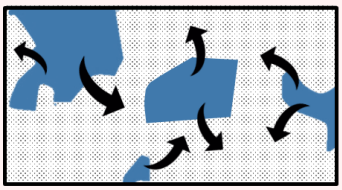
Une espèce requiert au moins deux ressources distinctes et non-substituables dans deux habitats différents pour accomplir son cycle biologique (tâches bleues foncées vs oranges). L'espèce doit se déplacer entre ces deux tâches d'habitats. La zone A favorise des déplacements entre les deux habitats à l'inverse de la zone B.

Supplémentation



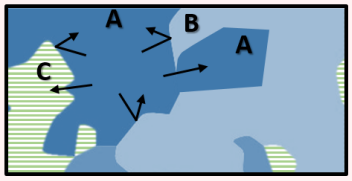
Les habitats contiennent des ressources substituables permettant à l'espèce d'accomplir son cycle biologique. Cependant ces ressources sont en quantités limitées. L'espèce doit donc se déplacer entre des tâches d'habitats. La zone A est davantage favorable à un maintien de l'espèce que la zone B.

Sources-puits

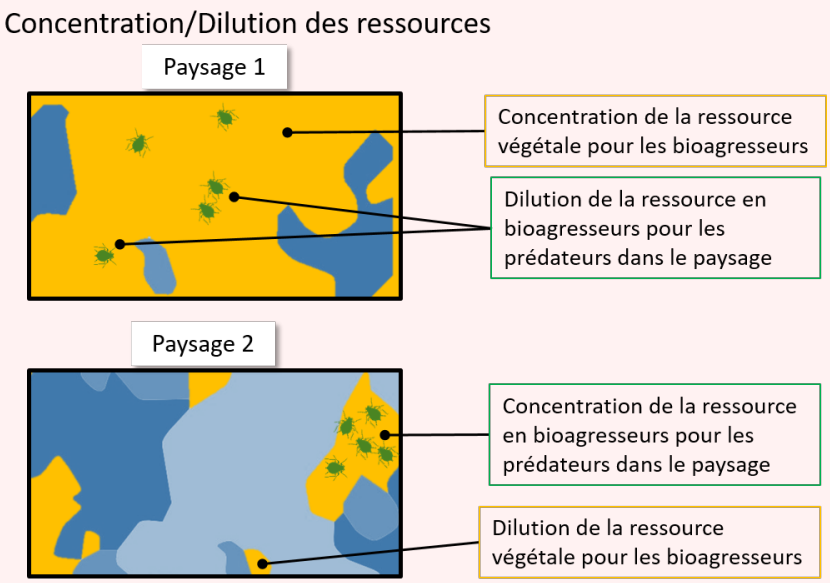


L'espèce occupe deux habitats qui sont les tâches bleues et les tâches en pointillés. Dans les tâches bleues (« sources ») le taux de reproduction de l'espèce est plus élevé que le taux de mortalité, tandis que le taux de mortalité est plus important que le taux de reproduction dans les tâches en pointillés (« puits »). Les populations immigrent des tâches « sources » vers les tâches « puits ».

Spillover



Les individus qui se dispersent (flèches) se déplacent d'une tâche à l'autre si les bordures sont perméables (e.g. A vers A) ou semi-perméables (e.g. A vers C).



Dans cet encadré, les principaux processus écologiques liés aux mouvements des organismes au sein de la mosaïque paysagère sont illustrés. Adapté d'après Dunning, Danielson et Pulliam (1992).

Dans cette thèse nous mobiliserons plus particulièrement les hypothèses de complémentation et de concentration/dilution des ressources. La complémentation des ressources suggère des effets bénéfiques de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère sur les ennemis naturels et in fine sur le contrôle biologique. La concentration/dilution des ressources peut être considérée à deux niveaux : la concentration des ressources végétales pour les bioagresseurs, et la concentration des ressources en bioagresseurs pour les prédateurs. Dans le premier cas, la quantité d'habitats favorables est importante et peut induire localement une faible densité des bioagresseurs. À l'inverse, si la quantité d'habitats favorables est réduite, les bioagresseurs se concentrent sur les rares habitats présents. Dans le deuxième cas, la ressource considérée n'est plus l'habitat mais le bioagresseur qui en fonction de sa répartition dans le paysage peut attirer plus ou moins de prédateurs.

2.1.2.2 *L'hétérogénéité temporelle de la mosaïque paysagère et la notion de continuité temporelle des ressources*

L'hétérogénéité temporelle représente la variabilité de l'hétérogénéité spatiale au cours du temps. Elle peut s'étendre sur des temps plus ou moins longs : du jour au lendemain avec la fauche ou des traitements phytosanitaires qui rendent indisponible l'habitat, à l'échelle de la saison ou encore à une évolution définitive sur plusieurs décennies. D'une année sur l'autre, les paysages changent avec les successions culturales mais également au cours de la saison lorsque l'on considère la phénologie des cultures et de la végétation semi-naturelle ou encore les pratiques agricoles (récolte, labours, destruction de couverts végétaux). Les paysages agricoles sont donc très dynamiques (Petit, 2009) alors que les habitats ou éléments semi-naturels tels que les bois ou les haies sont plutôt stables dans le temps (Burel et Baudry, 1990 ; Rand, Tylianakis et Tscharntke, 2006). La plupart des cultures sont soumises à une

fréquence élevée de perturbations causées soit par la gestion du sol et/ou des bioagresseurs, les changements dans la phénologie des cultures, la récolte ou la rotation des cultures qui les rendent périodiquement inutilisables pour plusieurs espèces (Bianchi, Booij et Tscharntke, 2006 ; Menalled et al., 1999). L'impact des caractéristiques du paysage sur l'abondance des ravageurs et leur contrôle par les ennemis naturels est alors susceptible de varier au cours d'une année et d'une année à l'autre (Menalled et al., 2003). Enfin, ces fluctuations dans la fourniture de ressources pour les bioagresseurs et pour les ennemis naturels, induisent des mouvements de populations. Les processus écologiques induisant ces déplacements de populations sont les mêmes que ceux décrits en réponse à l'hétérogénéité spatiale. Par exemple, il a été montré que des mécanismes sources-puits sont à l'œuvre d'une année sur l'autre en fonction des pratiques agricoles plus ou moins intensives de l'année précédente qui peut déterminer une parcelle comme étant source ou puits (e.g. Marrec et al., 2017). Le déplacement de populations d'arthropodes peut être également favorisé vers les HSN lorsque les pratiques dans les parcelles agricoles adjacentes induisent une dégradation de l'habitat (Carrière et al., 2009 ; Vasseur et al., 2013 ; Zhang, Zhang et Lu, 2022). Plusieurs études ont aussi montré que des effets de concentration et de dilution des populations de ravageurs et d'ennemis naturels étaient liés à des fluctuations de la proportion d'un type de culture dans le paysage, modifiant ainsi la disponibilité des ressources alimentaires (Schneider et al., 2015 ; Thies, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2008 ; Zhao et al., 2013).

Les paysages sont dynamiques et soumis à des perturbations anthropiques et/ou naturelles. La considération d'une hétérogénéité de cultures a conduit à se questionner sur la prise en compte de l'hétérogénéité temporelle. En effet, les cultures sont des espaces davantage soumis à des perturbations anthropiques, comme la récolte ou le travail du sol et sont donc dynamiques à l'échelle de la saison, notamment sur la fourniture de ressources, par exemple en termes d'accessibilité, de qualité et diversité. Selon l'hétérogénéité d'un paysage et les éléments qui le composent, les ressources dont un organisme a besoin au cours de son cycle de vie peuvent être présentes de façon continue dans le paysage ou absentes plus ou moins longtemps (Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015). Une ressource peut être présente à plusieurs périodes mais dans différents habitats du paysage. Par exemple, les populations de pucerons qui se développent sur plusieurs plantes-hôtes, sont aussi des ressources alimentaires pour des communautés d'arthropodes prédateurs (ibid.). Cela implique que ces ressources soient disponibles de façon hétérogène dans l'espace et le temps, mettant en évidence l'importance dans cet exemple de ressources trophiques alternatives (Iuliano et Gratton, 2020). Lorsque les ravageurs comme les pucerons sont rares, les prédateurs peuvent consommer d'autres proies ; et d'autres ressources sont complémentaires comme des ressources florales telles que le nectar et le pollen. La continuité temporelle des ressources notamment pour les ennemis naturels dans un paysage est donc un enjeu fort pour la pérennité des populations d'ennemis naturels : pour qu'un paysage abrite des populations viables de ces ennemis naturels, il faut qu'un maximum de ressources nécessaires à l'accomplissement de leurs cycles biologiques soient présentes tout au long de l'année et pas seulement pendant la saison des cultures (figure 2.2) (Iuliano et Gratton, 2020 ; Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015).

L'intégration de l'hétérogénéité temporelle dans les études traitant du contrôle biologique et des ennemis naturels dans le cadre de l'écologie du paysage reste rare et complexe. Cette difficulté est en partie liée à l'existence d'un « délai de réponse » des espèces face aux changements des paysages. En effet, lors de modifications rapides et/ou intenses du paysage, il peut exister un décalage temporel des effets observés sur la biodiversité (Essl et al., 2015 ; Jackson et Sax, 2010 ; Tilman et al., 1994).

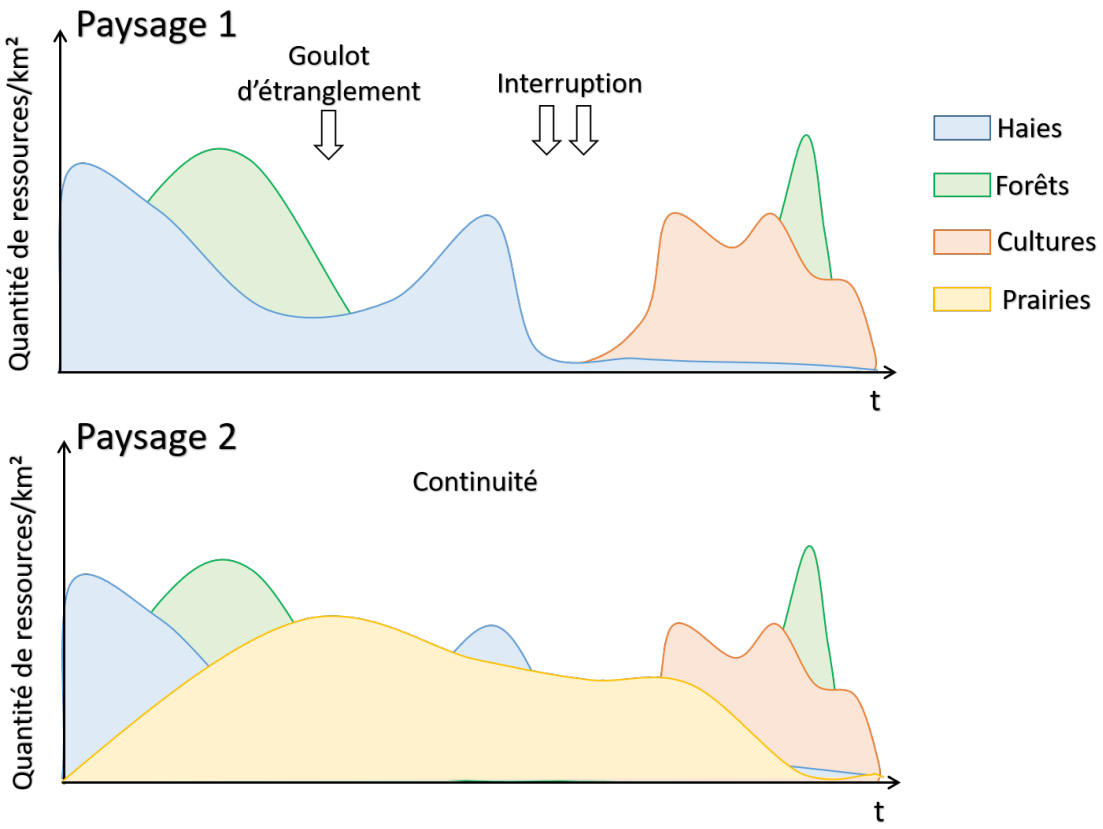


Figure 2.2 : Disponibilité théorique d'un type de ressource par km^2, en fonction de la période de l'année où elles sont disponibles. Les ressources sont fournies plus ou moins ponctuellement par différents types d'habitats (e.g. haies, forêts, cultures, prairies). Le paysage 1 montre des périodes de goulot d'étranglement et/ou d'interruptions de la ressource, en relation avec les besoins d'un organisme cible. À l'inverse le paysage 2, montre la continuité de la ressource assurée par la succession de l'offre par les différents types habitats. Adapté de Schellhorn, Gagic et Bommarco (2015).

2.1.3 *Les effets de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la mosaïque paysagère sur le contrôle biologique par conservation*

Deux hypothèses principales sont avancées quant aux effets de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère sur le contrôle biologique des bioagresseurs :

- Les mécanismes *top down* sont associés à l'hypothèse des ennemis naturels (« natural enemies hypothesis »). Cette hypothèse implique que l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, de par sa diversité de types d'occupation des sols, fournit une diversité de ressources trophiques et structurelles soutenant des populations d'ennemis naturels

dans le paysage ainsi que leur activité.
Plus particulièrement, il a été montré que les HSN sont des éléments du paysage favorables à l'abondance et à la diversité des ennemis naturels et qui se traduit, en moyenne, par une augmentation du contrôle biologique des bioagresseurs dans les cultures (Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Estrada-Carmona et al., 2022 ; Rusch et al., 2016). Par exemple, Bianchi, Booij et Tscharntke (2006), a montré qu'une augmentation de la proportion d'HSN était accompagnée d'une augmentation de l'abondance des arthropodes, en l'occurrence des ennemis naturels. En effet, de nombreux taxons comme les arthropodes, les oiseaux et les plantes (Roschewitz et al., 2005 ; Winqvist et al., 2011) sont favorisés par la présence d'HSN qui, d'une part, augmente la connectivité au sein du paysage et d'autre part, les habitats boisés possèdent généralement un microclimat plus modéré que le centre des parcelles agricoles, offrant ainsi une protection aux ennemis naturels (Bertrand et al., 2019 ; Landis, Wratten et Gurr, 2000 ; Rand, Tylianakis et Tscharntke, 2006). Dans une méta-analyse, Dainese et al. (2019), met en évidence que l'abondance et la richesse spécifique des ennemis naturels contribuent conjointement à augmenter le contrôle biologique et que près de 50 % des effets négatifs de la simplification du paysage sur le contrôle biologique est dû à la perte d'espèces participant au contrôle biologique.

- Les mécanismes *bottom-up* sont associés à l'hypothèse de concentration des ressources (« resource concentration hypothesis »). Dans le cas de cette seconde hypothèse, l'hétérogénéité paysagère et plus particulièrement la complexité du paysage avec des proportions d'HSN mais aussi une diversité de cultures, limite la densité de populations de bioagresseurs.
  En effet, il existe une spécialisation plus ou moins exclusive des bioagresseurs par rapport aux plantes cultivées. De ce fait, une augmentation de la diversité végétale induit un effet de dilution de la plante-hôte du bioagresseur qui met davantage de temps à localiser la plante. Cela trouble également la perception d'indices visuels, olfactifs ou chimiques des ravageurs vers leur plante-hôte, ce qui a pour effet une diminution du nombre d'œufs pondus et des taux d'émigration plus élevés (Finch et Collier, 2000 ; Rusch et al., 2010a). L'augmentation de la diversité végétale peut être appréhendée au niveau de la parcelle, par exemple avec l'enherbement dans les parcelles de vignes qui limite les densités de populations d'Eudémis (Rusch, Delbac et Thiéry, 2017) ; au niveau du peuplement forestier (Castagneyrol et al., 2019 ; Giffard et al., 2013 ; Guyot et al., 2016) et aussi au niveau du paysage au travers de l'hétérogénéité paysagère. La complexité du paysage influe en limitant la disponibilité, l'accessibilité ou la quantité de ressources disponibles pour les populations de ravageurs ce qui entraîne de faibles densités de bioagresseurs.

De nombreuses études se sont intéressées à l'hétérogénéité de composition au travers de la proportion d'HSN. Plus particulièrement, les éléments semi-naturels arborés, comme les lisières, les haies complexes (i.e. présence d'une strate herbacée, d'arbustes et d'arbres) ou les écosystèmes forestiers, offrent notamment des ressources florales en nectar et pollen, qui sont plus rares dans d'autres éléments du paysage (Dainese et al., 2017a ; Montgomery, Caruso et Reid, 2020). Ce sont également des corridors utilisés par de nombreuses espèces, à la fois des

ravageurs comme certains Lépidoptères nocturnes et un taxon de leurs prédateurs, les chauves-souris (Coulthard, McCollin et Littlemore, 2016 ; Froidevaux et al., 2019 ; Krings et al., 2022 ; Lacoeuilhe et al., 2018). La structure verticale fournie par des éléments arborés au travers de plantations forestières, bois ou même arbres isolés, permet l'utilisation complémentaire de la dimension verticale par différents groupes fonctionnels de Chiroptères dont les espèces, en fonction de leur portée d'écholocation, n'exploitent pas les mêmes zones de la végétation (Ancillotto et al., 2023 ; Russo et al., 2010). De plus, certaines espèces dépendantes de ces espaces arborés peuvent ainsi prospecter pour des proies potentielles dans des habitats adjacents et notamment des cultures (Jeanneret et al., 2021a ; Russo, Bosso et Ancillotto, 2018).

L'hétérogénéité même de la mosaïque agricole a des effets directs sur les populations d'ennemis naturels (figure 2.3) en offrant des ressources et limite les populations de bio-agresseurs. Une étude de Redlich et al. (2018) a montré qu'une augmentation d'une à trois cultures différentes dans un rayon de 500 m, augmentait de 8 à 33 % la régulation des pucerons des céréales. De plus, la configuration du paysage influence les dynamiques de populations des ennemis naturels et de bioagresseurs. Le réseau de bordures des parcelles peut favoriser la dispersion des graines d'adventices au sein d'un paysage agricole (Petit et al., 2013). À l'inverse, les abondances de syrphes aphidiphages sont plus importantes dans des cultures adjacentes à des haies connectées à des forêts que dans des cultures adjacentes à des forêts ou haies isolées (Haenke et al., 2014). Enfin, la taille des habitats a un effet sur les communautés d'ennemis naturels et le niveau de contrôle biologique : une diminution de la taille des parcelles augmente la densité de bordures, favorise la diversité des ennemis naturels et augmente le niveau de contrôle biologique (Landis, 2017 ; Martin et al., 2019).

Bien que de nombreuses études aient mis en avant les effets positifs de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère sur les ennemis naturels et le contrôle biologique par conservation (Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Dainese et al., 2019 ; Rusch et al., 2016), l'hétérogénéité du paysage n'est pas toujours à l'origine d'une diminution des populations de bioagresseurs ou d'un meilleur niveau de contrôle biologique (e.g. Rosenheim et al. (2022), Schmidt, Thies et Tscharntke (2004) et Tscharntke et al. (2016). Plusieurs hypothèses sont évoquées (Tscharntke et al., 2016) :

- L'augmentation de proies alternatives dans des paysages complexes peut mener à une diminution du contrôle biologique (Koss et Snyder, 2005 ; Renkema et al., 2012).
- Une plus grande diversité d'ennemis naturels peut s'avérer défavorable au contrôle biologique, du fait d'interactions négatives de compétition voire de prédation intra-guilde au sein de la communauté d'ennemis naturels (Martin et al., 2013).
- Les études sont souvent réalisées avec des approches multi-taxa, or les caractéristiques paysagères et les échelles spatiales pertinentes varient selon les espèces, les groupes taxonomiques ou encore au sein des groupes fonctionnels considérés (Arrizabalaga-Escudero et al., 2019 ; Petit et al., 2020 ; Sánchez et al., 2022).
- De nombreuses études récentes ont montré les interactions fortes qu'il peut exister entre le paysage et le contexte local (figure 2.3), en particulier les pratiques agricoles menées dans la parcelle (Karp et al., 2018 ; Ricci et al., 2019 ; Vasseur et al., 2013).

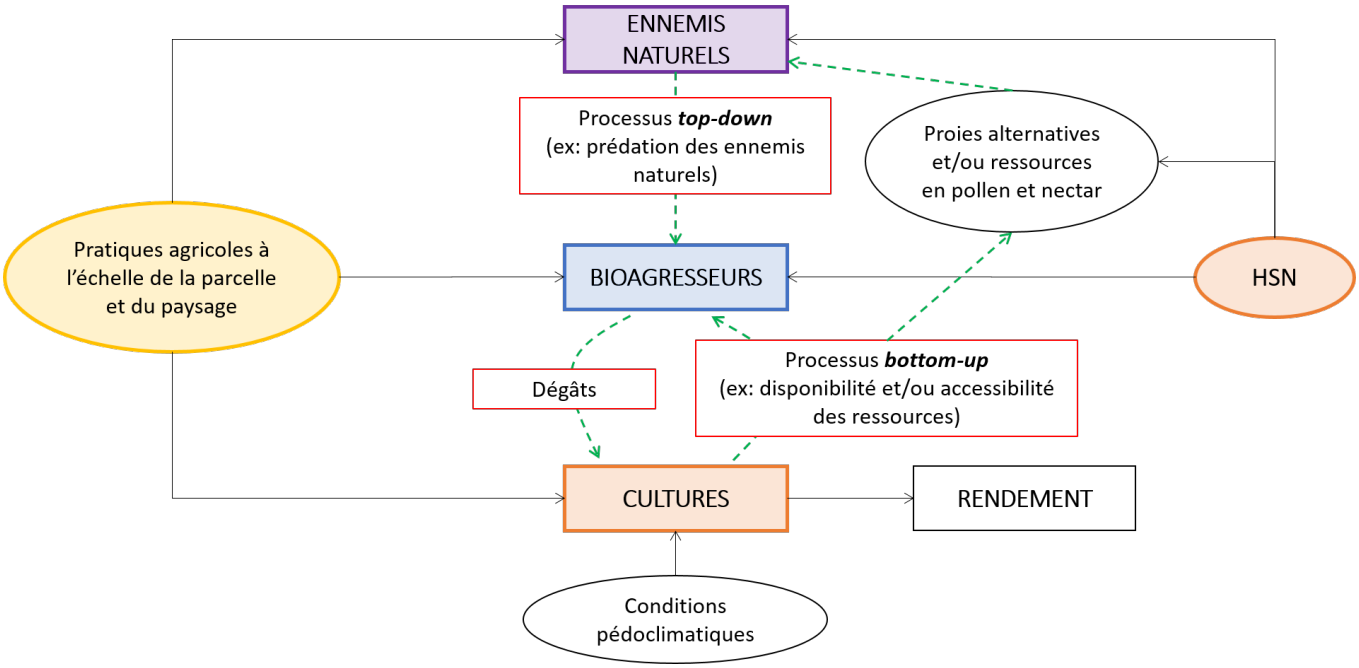


Figure 2.3 : Effet des pratiques agricoles, des HSN sur les relations entre ennemis naturels, bioagresseurs et cultures. Les flèches vertes en pointillés représentent les interactions trophiques entre ennemis naturels, bioagresseurs et cultures. Les flèches grises représentent les effets négatifs, positifs ou neutres du contexte paysager, des conditions pédoclimatiques et des pratiques agricoles sur ces différents niveaux trophiques et les conséquences sur le rendement. Adapté de Gurr, Wratten et Altieri (2004) et Rusch et al. (2010a).

2.1.4 *Les effets de l'hétérogénéité paysagère sont modulés par le contexte local et le mode de gestion*

2.1.4.1 *Les facteurs environnementaux affectent le contrôle biologique*

Les conditions climatiques telles que la température et l'humidité influencent la phénologie des populations d'ennemis naturels, des bioagresseurs mais également la fourniture des ressources. Par exemple une étude a montré que l'augmentation des températures induisait une augmentation de la production de graines par les plantes attaquées, par rapport aux plantes non-attaquées, et par rapport aux plantes attaquées à des températures plus basses (Lemoine et al., 2017). En revanche, les herbivores avaient des conséquences négligeables sur la production de fleurs et fruits, suggérant que les interactions plantes-insectes sont susceptibles de se modifier avec la température. L'abondance des ennemis naturels dans un écosystème donné est aussi affectée par les conditions climatiques (Lövei et Sunderland, 1996). L'augmentation des températures favorise l'activité de consommation des prédateurs et est donc susceptible d'augmenter le contrôle biologique (Kromp, 1999), bien que les relations entre température et activité varient d'une espèce à l'autre (Ayre, 2001).

Les conditions microclimatiques sont dépendantes principalement du couvert végétal et de sa structure. La structure de la végétation varie selon la nature des tâches dans le paysage mais aussi selon leur phénologie, sur des temporalités différentes. Par exemple, la hauteur et la densité de la végétation augmente au cours de la saison dans les cultures et

peut favoriser la prédation pour les arthropodes bénéficiant de ce couvert (Alcalá Herrera et Ruano, 2022 ; Rowen et al., 2022). Les adventices présentes dans les parcelles agricoles influencent également l'activité des ennemis naturels en fournissant des ressources (Dassou et Tixier, 2016). La diversité des essences forestières dans les bois favorise le contrôle biologique en favorisant la diversité d'ennemis naturels comme les oiseaux et les chauves-souris et en limitant les ravageurs herbivores (Barbaro et al., 2019 ; Castagneyrol et al., 2019 ; Charbonnier et al., 2016 ; Guyot et al., 2016).

À ce jour, très peu d'études intègrent les conditions pédoclimatiques et leur interactions potentielles à l'échelle paysagère. Or, les caractéristiques pédologiques du sol et les conditions de températures et d'humidité des premiers horizons du sol sont des facteurs essentiels pouvant expliquer des patrons de distribution des espèces végétales à la fois dans les HSN et les cultures. Particulièrement, les sols relativement perturbés des parcelles agricoles et qui a priori ne semblent pas favorables au maintien de populations d'ennemis naturels, offrent des sites d'hivernation pour des ennemis naturels participant au contrôle biologique de printemps dans les céréales à paille (Tortosa et al., 2022).

2.1.4.2 *L'intensité de gestion dans les parcelles agricoles, mais aussi dans les autres habitats*

De récentes études ont montré que les effets des pratiques agricoles à la parcelle interagissaient avec les effets paysagers rendant l'efficacité du contrôle biologique contexte-dépendante (Karp et al., 2018 ; Ricci et al., 2019 ; Tortosa et al., 2022). Les pratiques agricoles sont souvent décrites en trois catégories : travail et gestion du sol, utilisation des produits phytosanitaires, fertilisation. En fonction des agroécosystèmes, des indicateurs plus ou moins précis peuvent être utilisés, comme la proportion de zones enherbées, l'irrigation, les substances actives épandues. L'intensité des pratiques peut être mesurée suivant la dose, la fréquence d'application, la présence ou absence d'une pratique (Herzog et al., 2006 ; Puech et al., 2015 ; Vasseur et al., 2013). Puis, pour intégrer ces métriques à l'échelle du paysage on peut avoir plusieurs stratégies, comme par exemple moyenner les intensités (Hendrickx et al., 2007) ou utiliser l'étendue spatiale d'une pratique comme la proportion de surfaces cultivées en Agriculture Biologique (AB) (Muneret et al., 2019). Muneret et al. (2018), a montré que les communautés d'ennemis naturels, les taux d'infestation des ravageurs et le contrôle biologique étaient majoritairement déterminés par les pratiques viticoles à l'échelle locale et paysagère et dans une seconde étude, que l'agriculture biologique à ces deux échelles favorisait le contrôle biologique dans les vignes (Muneret et al., 2019).

À l'inverse, la mosaïque paysagère et la dominance d'un mode de production à l'échelle du paysage peut influencer les pratiques agricoles locales (Etienne et al., 2022a). La considération des pratiques agricoles à l'échelle du paysage reste cependant complexe. Par exemple, considérer une proportion d'agriculture biologique dans un paysage donné, n'implique pas nécessairement une agriculture moins intensive à l'échelle du paysage et encore moins localement (figure 2.4). Cette dichotomie entre agriculture biologique *versus* Agriculture Conventionnelle (AC) reporte des résultats contrastés avec parfois des effets neutres ou négatifs de la couverture en parcelles biologiques (Puech et al., 2015). En effet, il existe un gradient d'intensité de pratiques à la fois dans les systèmes agricoles conduits en agriculture biologique et conventionnelle (Etienne et al., 2023). Le nombre d'opérations de labour, les

contaminations historiques (contamination par le cuivre par exemple) ou le nombre d'années écoulées depuis la conversion sont d'autres variables qu'il serait intéressant de caractériser.

Comme mentionné précédemment, l'intensité des pratiques agricoles a montré des effets néfastes sur la biodiversité dont les ennemis naturels, affaiblissant leur capacité de régulation biologique (Rusch et al., 2014). Cependant, les réponses du contrôle biologique sont parfois différentes de celles attendues, et on observe dans des parcelles gérées intensivement certaines communautés d'ennemis naturels généralistes adaptés à ces conditions qui participent au contrôle biologique dans les parcelles cultivées (Tortosa et al., 2022). Enfin, très peu d'études relatent les effets de la gestion des systèmes forestiers sur le contrôle biologique des bioagresseurs (e.g. Castagneyrol et al., 2019 ; Gil-Tena, Saura et Brotons, 2007 ; Valdés-Correcher et al., 2019) ; davantage sont réalisées sur des systèmes de production tropicaux (Yahya et al., 2022).

Encadré 4 : Les pratiques agricoles au niveau du paysage

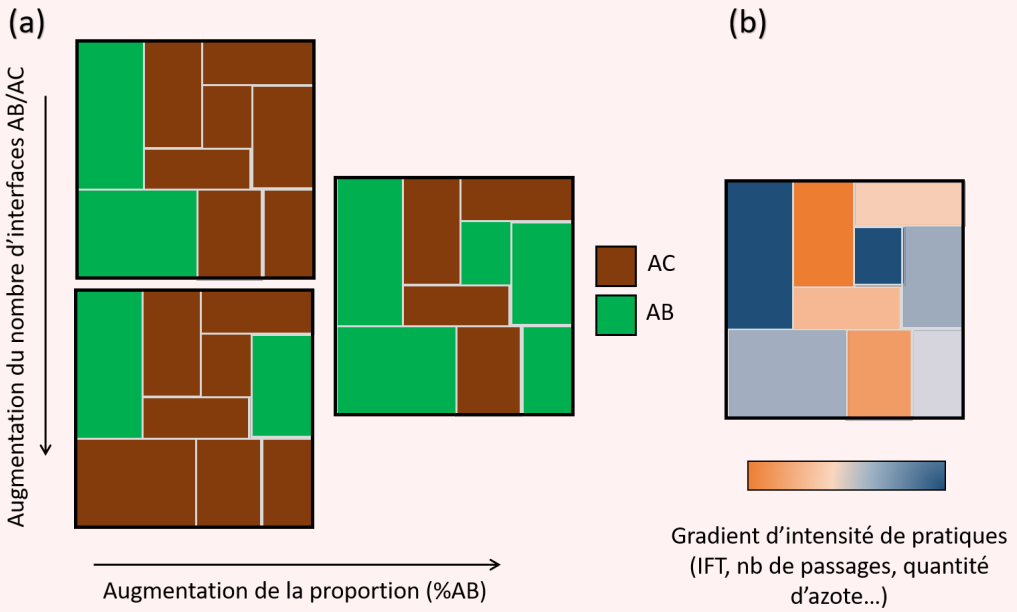


Figure 2.4 : Représentation de différentes combinaisons d'un paysage agricole au travers de l'intensité de gestion des parcelles agricoles qui le composent. La sous-figure (a) met en évidence que l'agencement des parcelles agricoles avec des modes de gestions différents conditionne les interfaces entre AB et AC et que l'on peut caractériser aussi une proportion d'un mode de gestion. La sous-figure (b) met en évidence que pour un paysage donné, la proportion et/ou l'agencement des modes de gestion seulement n'est pas informatif sur l'intensité globale de gestion et peut être davantage traduit par un gradient d'intensité de pratiques.

L'hétérogénéité de la mosaïque paysagère et ses effets sur les organismes et sur le contrôle biologique peuvent aussi être évaluées au travers de la répartition des modes de gestion au sein du paysage. L'intensité de gestion globale au niveau du paysage peut également être considéré à plusieurs grains : le mode de gestion (AB/AC) ou au travers de gradient d'une pratique donnée.

2.2 Relations entre la structure des communautés d'ennemis naturels et le contrôle biologique par conservation

2.2.1 *Ennemis naturels spécialistes et généralistes des bioagresseurs*

Selon leur régime alimentaire et l'ensemble des ressources utilisées, on distingue communément trois catégories d'ennemis naturels. Les parasitoïdes entretiennent des relations étroites avec leurs hôtes et peuvent être spécialisés selon le stade de développement qu'ils parasitent ; les parasitoïdes oophages pondent leurs œufs dans les insectes-hôtes alors que d'autres ne parasitent que les larves ou nymphes. Les prédateurs spécialistes, tels que les coccinelles, syrphes ou chrysopes, consomment quasiment exclusivement des proies appartenant à un groupe taxonomique particulier. Enfin, les prédateurs généralistes comme les oiseaux, Chiroptères, araignées ou carabes, sont des organismes consommant une large gamme de proies ; certains étant exclusivement insectivores et d'autres omnivores en consommant aussi des graines. Le choix des proies dépend du degré de spécialisation et la présence de proies alternatives et/ou de proies plus abondantes et/ou de meilleure qualité énergétique joue sur le déplacement des prédateurs et leur efficience de prédation sur un ravageur donné (Bruun et Smith, 2003 ; Koss et Snyder, 2005).

La réponse fonctionnelle des prédateurs se traduit par la relation qui existe entre le taux de consommation des proies et leur effectif. Plusieurs réponses fonctionnelles (Holling, 1959) se distinguent en fonction des prédateurs :

- La réponse fonctionnelle de **type I**. Le nombre de proies capturées augmente avec la densité de proies. Le taux de mortalité lié à la prédation est constant. C'est un modèle assez simplifié qui est représentatif de certains prédateurs passifs comme les araignées dont la capture par la toile dépend directement de la densité d'insectes proies.

- La réponse fonctionnelle de **type II**. Le nombre de proies consommées augmente très rapidement avec l'effectif de la proie mais atteint un plateau. Dans ce modèle, le temps de recherche alimentaire, de manipulation, digestion et le fait que le prédateur arrive à satiété sont pris en compte, ce qui affecte directement le taux de consommation des proies. Il s'agit par exemple de réponses typiques observées chez des prédateurs spécialistes comme les coccinelles.

- La réponse fonctionnelle de **type III**. Le nombre de proies consommées est faible lorsque l'effectif est faible ; les prédateurs augmentent leur activité dès lors que la densité de proies augmente. Le maximum de prédation est atteint lorsque l'effectif des proies est intermédiaire. Cette réponse correspond à des prédateurs généralistes ou opportunistes susceptibles de diversifier les proies qu'ils consomment.

Les populations de prédateurs peuvent aussi répondre à la densité de proies en augmentant leur effectif, c'est-à-dire avoir une réponse numérique. La croissance des populations et l'immigration sont deux stratégies permettant l'augmentation des populations de prédateurs. Par exemple, il a été montré que des communautés de Chiroptères étaient plus abondantes

et actives lorsque la densité de Lépidoptères ravageurs Thaumetopea pityocampa était plus importante dans des plantations forestières de pins (Charbonnier et al., 2020).

Dans les paysages agricoles et plus spécifiquement dans les parcelles agricoles qui sont relativement perturbées, les espèces opportunistes avec un régime alimentaire polyphage sont favorisées localement et participent efficacement au contrôle biologique, bien que les espèces spécialistes soient plus compétitives (Aguilera et al., 2021 ; Tortosa et al., 2022). Dans ce contexte, différentes communautés d'ennemis naturels prennent leur part, entre celles installées dans les parcelles agricoles et celles immigrant des habitats adjacents, la structure au sein même de ces communautés et leurs interactions influencent la prédation.

2.2.2 *La structure des communautés influence le contrôle biologique*

Plusieurs études ont montré la relation positive entre le nombre d'espèces d'ennemis naturels et le niveau de régulation des ravageurs (Jonsson, Kaartinen et Straub, 2017 ; Letourneau et al., 2009). Ceci peut être expliqué par plusieurs hypothèses :

- L'**effet de complémentarité** se traduit par un niveau de régulation exercé par plusieurs espèces d'ennemis naturels : la performance totale est meilleure lorsque la prédation des différentes espèces est combinée en comparaison à la performance de chacune des espèces seules. Cet effet de complémentarité peut résulter d'un partitionnement de niche [4], lorsqu'une communauté de prédateurs s'attaque à une même espèce de proies mais à des stades de développement différents et/ou dans des zones spatiales différentes et/ou à des périodes différentes (Dai et al., 2023 ; Northfield et al., 2010). Par exemple, des espèces de Chiroptères appartenant à des guildes fonctionnelles différentes, sur la base de leur utilisation des structures paysagères et leur stratégie de chasse, consomment un même ravageur qu'est la processionnaire du pin (Garin et al., 2019).

- La **facilitation** est un mécanisme par lequel certaines espèces permettent à d'autres de s'établir et/ou de croître. La facilitation peut notamment accroître l'accès à des ressources limitées pour plusieurs espèces. Par exemple, la mortalité des pucerons est plus importante dès lors qu'une espèce de coccinelle, consommant au niveau du feuillage, et une espèce de carabe, consommant au niveau du sol, sont présentes car la coccinelle en prospectant fait chuter au sol des pucerons.

- L'**effet d'échantillonnage** résulte du fait que la présence d'une espèce qui contribue fortement au contrôle biologique au sein de la communauté, soit plus probable lorsque le nombre d'espèces augmente (Loreau et al., 2001 ; Loreau et Hector, 2001).

4 **Niche** : la niche se traduit comme un espace multidimensionnel qui comprend l'ensemble des conditions environnementales qui permettent à une espèce de satisfaire ses besoins et qui comprend aussi son rôle dans l'écosystème (Chase et Leibold, 2009). On peut dissocier deux composantes :

- La niche écologique qui comprend l'ensemble des ressources ou facteurs qui influencent la survie, la croissance et la reproduction de l'espèce ;
- La niche fonctionnelle qui comprend l'ensemble des propriétés fonctionnelles de l'espèce qui sont d'intérêt pour le fonctionnement de l'écosystème comme le taux de prédation par exemple.

- La **redondance fonctionnelle** se traduit par la présence de plusieurs espèces différentes au sein de la communauté qui ont la même fonction écologique et donc augmente la capacité de réorganisation et le maintien des fonctions écologiques après une perturbation (Chase et Leibold, 2009).

Bien qu'à court terme, l'abondance d'une seule espèce détermine une part importante du contrôle biologique local, la diversité de la communauté tend à émerger comme un déterminant important des niveaux de prédation à des échelles temporelles et spatiales plus larges. Dans certains cas, on peut observer des relations négatives entre la diversité de la communauté d'ennemis naturels et le contrôle biologique ; cela étant dû à un ensemble d'interactions au sein de la communauté (Garfinkel, Minor et Whelan, 2022 ; Martin et al., 2013 ; Perier et al., 2022).

Ainsi, la composition et les interactions au sein des communautés d'ennemis naturels ont des conséquences sur l'efficience du contrôle biologique des bioagresseurs. Les mécanismes sous-jacents de complémentarité (figure 2.5), d'échantillonnage et de redondance peuvent à la fois s'appliquer à l'échelle de la communauté intégrant arthropodes et vertébrés mais également à l'échelle du groupe taxonomique entre les espèces.

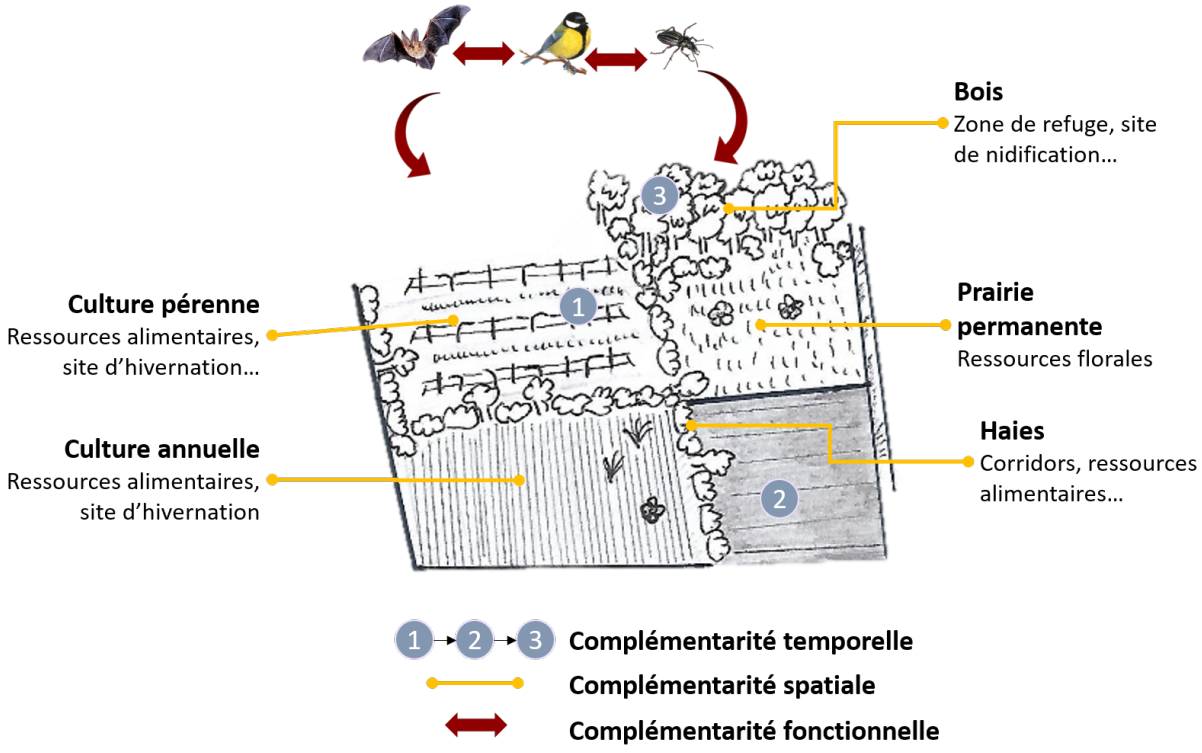


Figure 2.5 : Bilan sur les complémentarités écologiques en lien avec le paysage, les ennemis naturels et les potentialités en termes de contrôle biologique.
Les différents écosystèmes du paysage fournissent des ressources complémentaires spatialement. Au cours du temps, différents écosystèmes peuvent fournir successivement un même type de ressources par exemple des ressources alimentaires dans la culture pérenne puis dans une culture annuelle et enfin dans les bois. Les communautés d'ennemis naturels présentes dans ce paysage et qui participent au contrôle biologique peuvent être complémentaires en consommant des espèces différentes, à des périodes différentes ou une même proie à des stades de développement différents.

3

OBJECTIFS DE LA THÈSE ET QUESTIONS DE RECHERCHE

3.1 Questions et hypothèses de recherche

Il est maintenant largement admis que l'hétérogénéité paysagère favorise une diversité des communautés d'ennemis naturels et un contrôle biologique plus important via plusieurs mécanismes (Dainese et al., 2019 ; Rusch, Bommarco et Ekbom, 2017 ; Rusch et al., 2016). Cette hétérogénéité a souvent été caractérisée au travers de la proportion d'éléments semi-naturels et bien que longtemps peu considérée comme hétérogène, la mosaïque des cultures est elle aussi un élément nécessaire à considérer, offrant une diversité de ressources (Baillod et al., 2017 ; Sirami et al., 2019). Au sein de la mosaïque paysagère, la complémentarité entre la mosaïque des cultures et les éléments semi-naturels arborés est un point d'intérêt mais les bénéfices réciproques en termes de contrôle biologique restent relativement peu explorés. De même, la continuité temporelle des ressources au sein de la mosaïque paysagère est un aspect très peu étudié (Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015).

L'objectif de cette thèse est donc d'améliorer les connaissances sur le rôle de l'hétérogénéité paysagère sur les complémentarités spatiales et la continuité temporelle des ressources pour le contrôle biologique des bioagresseurs. Il y a notamment un enjeu d'une meilleure compréhension des effets de l'hétérogénéité des paysages agricoles en termes de régulation des bioagresseurs : (i) sur les effets *bottom-up* et *top-down* de la régulation, (ii) sur les niveaux de contrôle biologique réalisé au sein de plusieurs écosystèmes d'un même paysage, et (iii) sur les relations positives ou négatives (compromis) entre le contrôle biologique et la conservation de la biodiversité. Nous prenons également en compte les interactions potentielles du contexte local (intensité de gestion, pratiques) avec les relations proies-prédateurs-paysage. La thèse considère ainsi les trois questions suivantes (figure 3.1) :

1. Quels sont les effets réciproques des écosystèmes agricoles et forestiers sur le contrôle biologique des bioagresseurs ? Existe-t-il des synergies et/ou des compromis au niveau du paysage pour gérer un niveau de contrôle biologique moyen à ce niveau ?

2. La diversité des paysages agricoles (en termes de diversité de cultures) favorise-t-elle l'activité et la diversité des prédateurs, résultant en un meilleur niveau de contrôle biologique ?

3. Quelle complémentarité des mécanismes associés à la relation prédateur, paysage, pratiques agricoles et contrôle biologique ? Existe-t-il une complémentarité fonctionnelle de prédation ?

Dans cette thèse, nous adopterons une approche taxonomique et fonctionnelle au niveau local et paysager. Au travers des différents chapitres nous testerons des hypothèses basées sur la complémentarité spatiale, temporelle et fonctionnelle. Dans les différents chapitres de la thèse, les hypothèses suivantes seront testées :

- Les écosystèmes agricoles et forestiers au niveau du paysage fournissent spatialement des ressources non-substituables et ont des effets réciproques sur le contrôle biologique dans chacun des écosystèmes. chapitre 1
- Les paysages plus hétérogènes (différentes cultures) fournissent une continuité temporelle de ressources pour les organismes que n'assurent pas les paysages simplifiés. chapitre 2
- Les pratiques agricoles interagissent avec le contexte paysager et potentiellement en synergie. On s'attend par exemple à un contrôle biologique plus efficace dans les paysages dominés par des surfaces conduites en AB et une forte proportion d'HSN. chapitre 1 et chapitre 3
- L'interaction proie-prédateur (c'est à dire le contrôle biologique) est conditionnée par le processus de prédation des ennemis naturels ou par un phénomène de dilution/-concentration de la ressource en proies. Le contrôle biologique peut être favorisé par une pression de prédation à un stade donné du bioagresseur ou par la pression globale de prédation. La diversité du paysage favorise la prédation en fournissant différentes ressources dont les prédateurs ont besoin (processus descendants) et limite directement la densité de ravageurs en diminuant la quantité ou l'accès aux ressources végétales (processus ascendants). chapitre 3

3.2 Organisation du manuscrit

Certains résultats sont publiés dans des revues internationales à comité de lecture et un autre fait l'objet d'un article en préparation. Les différents chapitres du manuscrit mobilisent des jeux de données distincts disponibles au sein des laboratoires d'accueil ou acquis au cours d'une campagne de terrain spécifique.

Le chapitre 1 porte sur les effets de couverture de bois, de prairies permanentes et la diversité des cultures sur le contrôle biologique mesuré dans deux écosystèmes distincts : les bois et les cultures de céréales à paille. L'objectif était d'évaluer les potentiels synergies ou compromis favorisant le contrôle biologique dans ces deux écosystèmes en lien avec le contexte local. En fonction du type d'écosystème les bioagresseurs principaux représentent différents enjeux ; le contrôle biologique dans les cultures a été évalué sur des œufs de Lépidoptères, des pucerons et des graines d'adventices et le contrôle biologique dans les bois, a été mesurée par la prédation sur des leurres de chenilles. L'hétérogénéité de composition au niveau du paysage a été évaluée. Un niveau de contrôle biologique moyen a été mesuré, comme première approche pour évaluer si le paysage peut favoriser le contrôle de bioagresseurs dans différents écosystèmes qui le composent.

Le chapitre 2 porte sur les effets d'une mosaïque paysagère hétérogène selon qu'elle présente trois types de cultures distinctes (vignes, maïs, plantations forestières de pins) *versus* une mosaïque paysagère simplifiée, dominée par un type de culture, sur le contrôle biologique de Lépidoptères ravageurs par les Chiroptères. L'aspect temporel est intégré de par le fait que les Lépidoptères ravageurs considérés, inféodés chacun à une culture spécifique, ont

des cycles biologiques qui se succèdent au cours de la saison tout en ayant des prédateurs communs (les chauves-souris) sur les imagos. Les pics de vols des Lépidoptères se succèdent entre les écosystèmes d'un même paysage.

Le chapitre 3 est centré sur les effets paysagers et du contexte local dans des vignobles pour le contrôle biologique d'un Lépidoptère ravageur *Lobesia botrana* Den. et Schiff. (Lepidoptera : Tortricidae). Nous avons testé si l'interaction prédateur-proie (c'est à dire le contrôle biologique) était principalement conditionnée par le processus de prédation des ennemis naturels (favorisé par la diversité des différentes ressources disponibles dans le paysage et dont ils ont besoin au cours de leurs cycles biologiques) ou d'un phénomène de dilution/concentration de la ressource en proies, ici le Lépidoptère ravageur. Autrement dit, est-ce la prédation exercée par une communauté de prédateurs disponibles dans le paysage qui sous-tend localement le contrôle du bioagresseur, ou est-ce la concentration locale d'une population de bioagresseurs qui attire les prédateurs et résulte en un niveau de prédation local plus élevé ? Dans cette étude, nous avons cherché à évaluer les potentielles complémentarités de prédation à plusieurs stades de développement du ravageur et la résultante en termes de dégâts et de densité larvaire au printemps et en été. Nous avons exploré les effets directs et indirects du paysage et des pratiques locales sur les dégâts de ce ravageur.

La discussion générale s'attache à synthétiser les connaissances produites au cours de cette thèse, les apports et les limites rencontrées. Les perspectives de recherche y sont aussi présentées.

Après cette introduction générale et la présentation des questions de recherche et de leur organisation, j'ai choisi dans la partie suivante de présenter de manière succincte mais groupée les différents dispositifs et méthodes utilisées au cours de cette thèse, que je les ai conduites ou non (jeu de données collectées avant 2020).

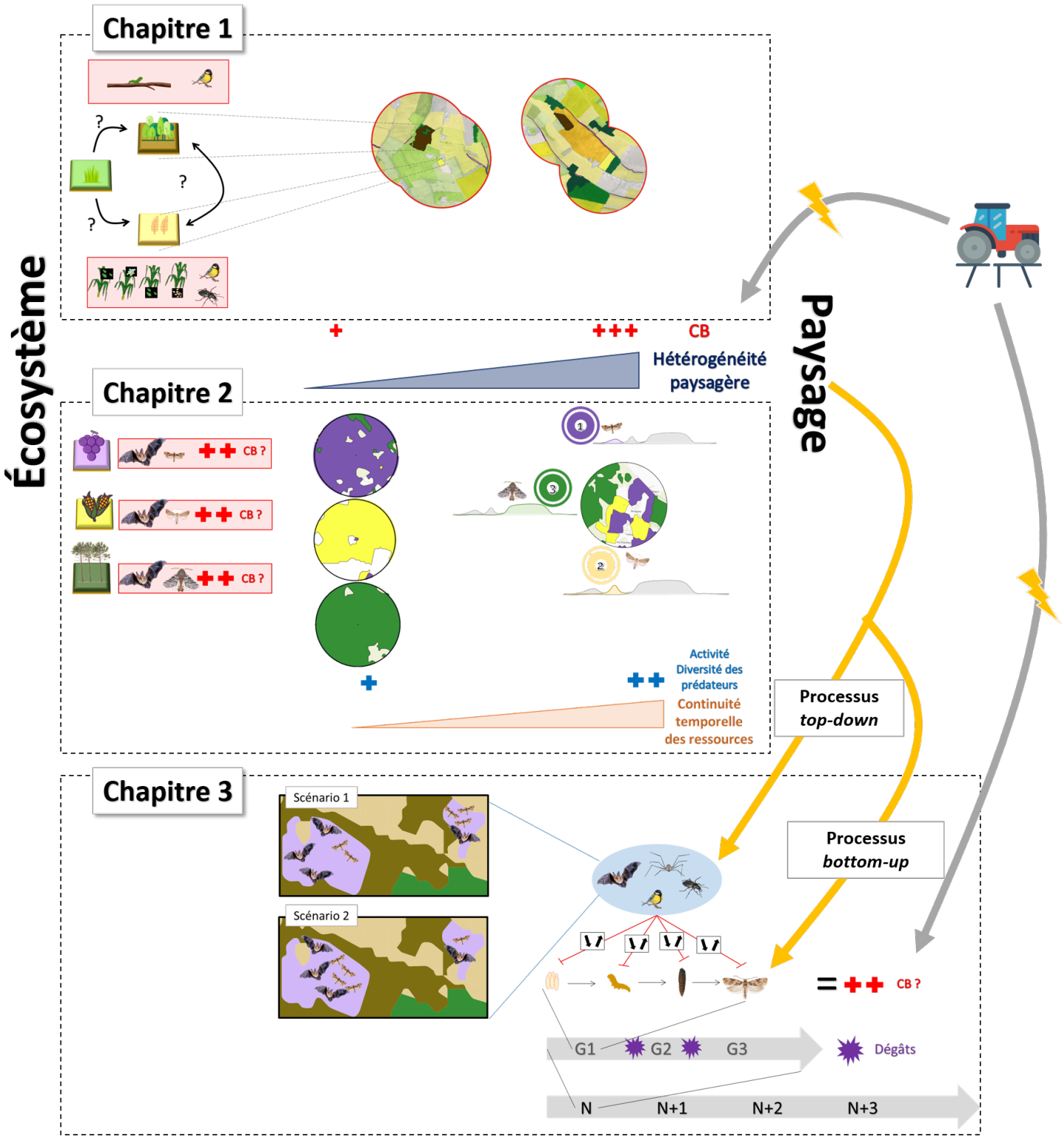


Figure 3.1 : Schéma synthèse des hypothèses testées dans le cadre de la thèse.
CB signifie contrôle biologique.

Deuxième partie

MATÉRIEL ET MÉTHODES

4

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le cadre de cette thèse nous nous intéressons aux potentialités de complémentarités spatiale et temporelle offertes à la fois par la diversité des cultures et les HSN, notamment les HSN boisés. Pour répondre aux différentes questions définies dans cette thèse, des jeux de données disponibles ont été mobilisés, et une campagne d'acquisition de données a été menée. Nous présentons ici les différents sites d'études, leurs spécificités pour traiter les questions associées, de même que les protocoles d'échantillonnage, d'évaluation du contrôle biologique et les métriques paysagères et locales utilisées.

4.1 Les différents sites d'études mobilisés

Les données traitées dans cette thèse sont issues de plusieurs jeux de données collectés entre 2016 et 2021 sur différentes zones d'études du Sud-Ouest de la France (figure 4.1) :

- Le site atelier des Vallées et Coteaux de Gascogne (VCG) fait l'objet de suivis écologiques et agricoles depuis 40 ans. Il fait partie depuis 2017 de la Zone Atelier Pyrénées-Garonne (ZA PYGAR) et de la Site d'étude à long terme (LTSER) (Ouin et al. 2021). Cette zone au sud-est de Toulouse est caractérisée par une alternance de vallées et coteaux et dominée par de la polyculture-élevage qui contribue à préserver des paysages agricoles hétérogènes composés de cultures annuelles, prairies et éléments boisés (Choisis et al., 2010 ; Sourdril et al., 2012). Les données collectées sur le site atelier VCG par l'unité Dynafor en 2016, avaient pour objectif d'évaluer les effets de différents types d'occupation du sol sur la biodiversité dans les bois et les cultures de céréales. Les agriculteurs sont interviewés à l'automne sur leurs pratiques agricoles. chapitre 1

- Le site atelier Bacchus, se situe dans l'Est bordelais, et couvre des paysages viticoles allant de paysages « simples » à beaucoup plus hétérogènes dans des contextes de production variés. Il couvre essentiellement les appellations du Libournais et de l'Entre-Deux-Mers. Cette zone d'étude inclut à la fois des agroécosystèmes cultivés qui sont majoritairement des vignes et des éléments semi-naturels non cultivés comme les forêts et prairies, en proportions variables. Les données collectées sur le site atelier Bacchus sont issues d'un suivi long terme avec des données collectées annuellement depuis 2018 par l'unité Santé et Agroécologie du Vignoble (SAVE), mais avec des suivis commencés dans le cadre de la thèse de Lucile Muneret en 2015. Les données utilisées dans cette thèse sont celles de l'année 2019 uniquement. Le jeu de données est basé sur des parcelles de vigne appariées, dont une est conduite en agriculture biologique et l'autre en conventionnelle, au sein d'un même paysage. Les viticulteurs sont interviewés à l'automne suivant les mesures sur leurs pratiques agricoles. chapitre 3

Les paysages préalablement sélectionnés dans ces deux sites ateliers suivent un gradient d'hétérogénéité paysagère (figure 4.2), basé sur la proportion de bois dans le cas du site atelier des VCG et la proportion d'éléments semi-naturels avec la proportion de viticulture biologique pour le site atelier Bacchus.

- Pour tester une de mes hypothèses de thèse, j'ai construit un réseau de parcelles près de Langon (nommé LepiBats), avec l'aide de Jeanne Delhommel stagiaire de M2 à Dynafor au printemps 2021. Ce réseau de parcelles se situait dans une zone présentant des paysages agricoles avec des cultures dominantes de la région : la vigne, le maïs et les plantations forestières de pins, qui ont chacune un bioagresseur majeur Lépidoptère, et dont les cycles biologiques se succèdent dans la saison. Dans le cadre de cette campagne de terrain, en contraste des deux autres sites ateliers, la sélection des paysages s'est basée sur les extrémités d'un gradient paysager : j'ai ainsi défini un ensemble de paysages diversifiés et donc plus hétérogènes qui était composé des trois types de cultures (vigne, maïs et plantations forestières de pins), et un ensemble de paysages simplifiés qui était dominé par un seul type de culture (figure 4.2). En l'occurrence, les plantations forestières de monoculture de pins sont ici associées à des cultures, bien qu'ayant des temporalités différentes de celles des cultures annuelles et pérennes, il n'en reste pas moins qu'il s'agit d'espaces fortement gérés par des activités humaines. Nous avons donc réalisé le terrain en 2021 et collecté des données basées sur l'enregistrement acoustique des espèces de Chiroptères et leur activité en lien avec l'évaluation d'abondance relative de Lépidoptères ravageurs et leurs dégâts respectifs dans chacun des écosystèmes. chapitre 2

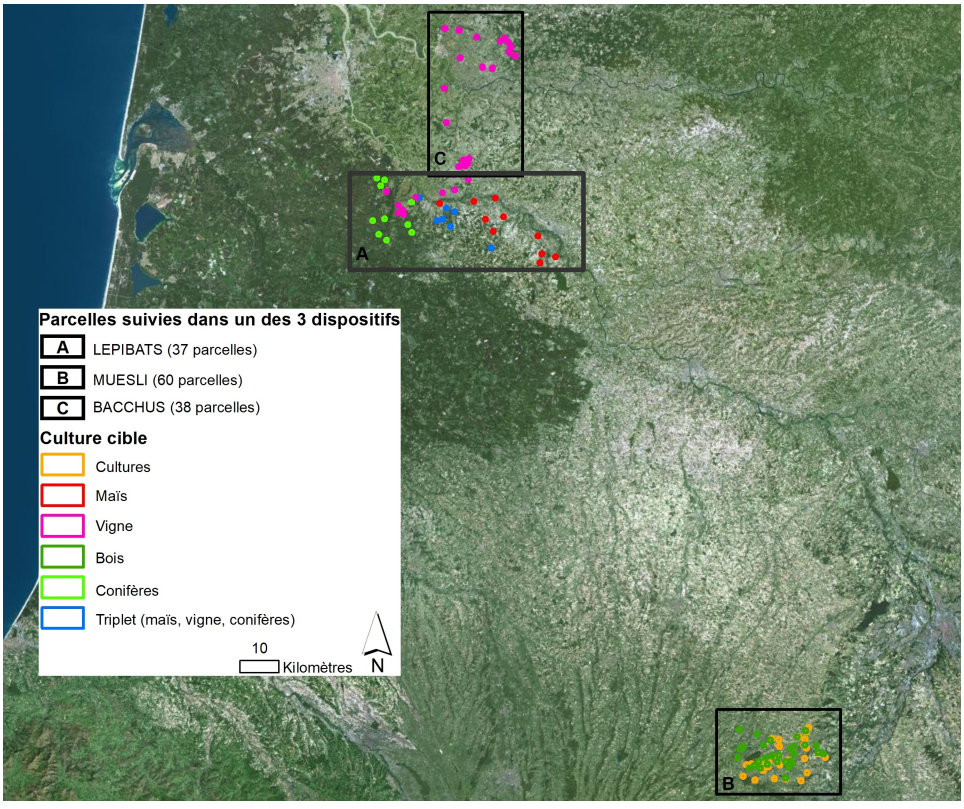


Figure 4.1 : Localisation des 3 zones d'études.

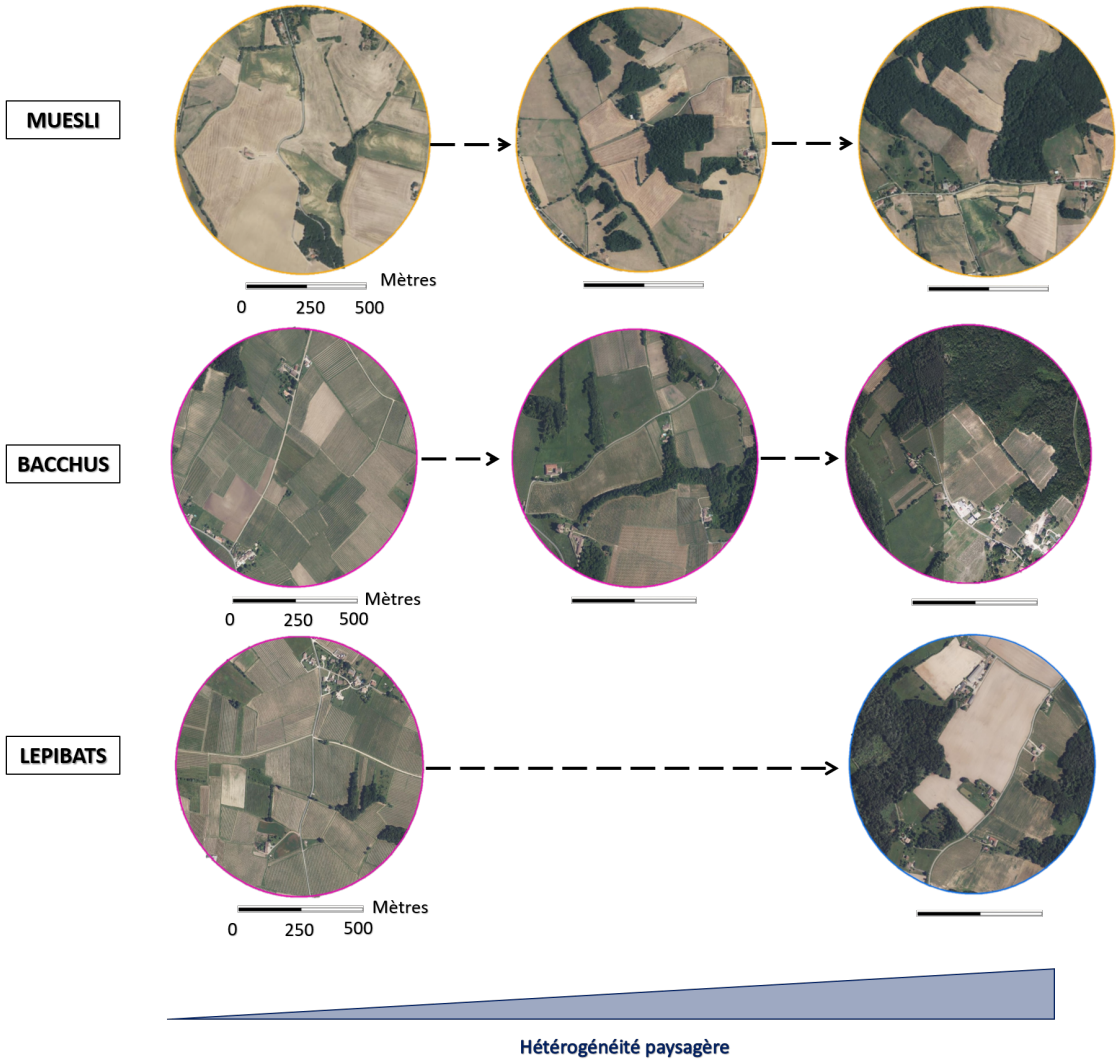


Figure 4.2 : Paysages types sélectionnés selon un gradient paysager dans le cas des sites ateliers VCG et Bacchus. Dans le cadre du projet LepiBats, les paysages sélectionnés représentaient les extrémités d'un gradient paysager.

4.2 Protocoles d'échantillonnage

4.2.1 *Échantillonnage des différents taxons d'ennemis naturels et indicateurs de biodiversité*

Les sites ateliers sont des sites qui portent des projets de suivi à long terme et dont les protocoles sont standardisés et adaptés. Les échantillonnages couvrent une large gamme de taxons permettant des approches multi-taxa. Les mesures ont toutes été réalisées à l'intérieur des écosystèmes ciblés ensuite pour l'évaluation du contrôle biologique. Les communautés ainsi échantillonnées sont celles réalisant tout ou partie de leur cycle biologique dans l'écosystème cible ou transitant au sein de la mosaïque paysagère. Dans le chapitre 1, nous nous sommes intéressés à plusieurs groupes taxonomiques de prédateurs en fonction des écosystèmes, les oiseaux dans les bois et les cultures et les carabes uniquement dans les cultures. Dans le chapitre 2, nous nous sommes focalisés sur un groupe de prédateurs que sont les Chiroptères ce qui nous a permis de centrer notre campagne de terrain sur les enregistrements acoustiques

des différentes espèces. Dans le cadre de cette thèse, nous n'avons pas utilisé les données disponibles sur les groupes taxonomiques échantillonnés dans les vignes du site atelier Bacchus.

Ces différents taxons d'arthropodes et vertébrés sont à la fois des prédateurs généralistes participant au contrôle biologique des bioagresseurs dont leur activité, abondance et diversité peuvent être interprétées comme indicateurs de contrôle biologique ; ils sont également considérés comme des indicateurs de biodiversité (Billeter et al., 2008 ; Rainio et Niemelä, 2003). Ainsi, l'abondance et la diversité des communautés de ces taxons peuvent à la fois donner des pistes en termes de conservation de la biodiversité et évaluer le niveau de contrôle biologique.

4.2.2 *Évaluation du potentiel de contrôle biologique*

Bien que l'échantillonnage des communautés d'ennemis naturels participant au contrôle biologique des bioagresseurs puisse être un proxy de l'efficacité du contrôle biologique, l'information reste partielle et ne mesure pas la réalité de la pression de prédation. De façon directe, la mesure de l'abondance d'un ou plusieurs ravageurs peut être faite de façon observationnelle mais est très chronophage. D'où l'émergence de mesures semi-expérimentales standardisées qui permettent d'évaluer des taux de prédation sur une diversité de proies (dont les principaux bioagresseurs) et une diversité de stades de développement en ce qui concerne les ravageurs (McHugh et al., 2020 ; Valdes-Correcher et al., 2022).

Dans les chapitres 1 et 3, des mesures semi-expérimentales pour évaluer le contrôle biologique dans les céréales, dans les bois et dans les vignes ont été utilisées. Dans les céréales à paille différents types de bioagresseurs ont été représentés en utilisant des cartes de prédation de pucerons (*Acyrthosiphon pisum*) et de graines (*Viola arvensis*) au niveau du sol et des cartes de pucerons et d'œufs de Lépidoptères (*Ephestia kuehniella*) dans les parties aériennes de la plante. Dans les bois, des leurres de chenilles en plasticine ont été positionnés sur des arbustes, les chenilles défoliatrices étant un stade de ravageur causant d'importants dégâts. L'utilisation des chenilles en plasticine limite la mesure de la prédation principalement à l'activité des oiseaux dont on observe les coups de becs et quelques espèces d'arthropodes (Ferrante et al., 2017 ; Valdes-Correcher et al., 2022). Enfin, dans le chapitre 3 dont l'objectif était d'évaluer le potentiel de complémentarité fonctionnelle entre des prédations à différents stades de développement de *Lobesia botrana* dans les vignes, les proies exposées étaient issues d'élevage pour les œufs et les chrysalides et des chenilles en plasticine ont été exposées pour caractériser le stade larvaire.

Dans le chapitre 2, ciblé sur les Chiroptères en tant que prédateurs, les ravageurs étaient explicitement identifiés, il s'agissait de *Lobesia botrana* dans les vignes, *Sesamia nonagrioides* Lef. (Lepidoptera : Noctuidae) dans les maïs et *Thaumetopoea pityocampa* Den. et Schiff. (Lepidoptera : Notodontidae) dans les plantations forestières de pins. Dans cette étude spécifiquement et étant donné que le stade imago est consommé par les Chiroptères, nous avons fait le choix d'utiliser des pièges à phéromones spécifiques pour mesurer l'abondance relative de chaque espèce de ravageur dans les parcelles.

Enfin, l'évaluation des dégâts d'une culture donnée permet d'avoir une mesure réelle de l'efficience du contrôle biologique. De plus, pour certaines espèces de ravageurs, les dégâts observés sont plus ou moins directement liés à la densité de la population de ravageurs comme c'est le cas pour les nids d'hiver et les populations de processionnaire du pin (Charbonnier et al., 2014). Dans le chapitre 2, les dégâts ont été évalués dans les parcelles de maïs (perforations de la canne) et les plantations forestières de pins (nids d'hiver). Une période de gel intense ayant affecté la vigne et la faune en 2021, les dégâts n'ont pas pu être observés. Dans le chapitre 3, les dégâts sur la vigne, causés par *Lobesia botrana* ont été évalués par le décompte des glomérules au printemps et les perforations des baies à l'été.

4.3 Métriques paysagères et mesures de l'intensité de gestion

Chacun des jeux de données a permis d'avoir accès à des métriques paysagères à des niveaux d'organisation et des échelles différents (tableau 4.1). Dans le chapitre 1, nous avons pu évaluer les effets synergiques et antagonistes sur le contrôle biologique dans les bois et les cultures au niveau de l'écosystème, dans un paysage d'1 km^2. L'appariement des paysages centré sur les bois et les cultures, avait pour but d'évaluer le potentiel de compromis au niveau du paysage. Dans le chapitre 2, en plus de la discrimination entre paysage diversifié versus simplifié, des mesures de la distance à un élément semi-naturel le plus proche ont été faites pour évaluer tant les effets de la configuration du paysage sur les Chiroptères que les complémentarités spatiales pouvant exister entre ces différents éléments pour soutenir l'activité des Chiroptères et le contrôle biologique. Dans le chapitre 3, la proportion des éléments semi-naturels, des cultures de vignes et la taille moyenne des parcelles de vignes ont été mesurées pour évaluer les effets de l'hétérogénéité de composition et de configuration du paysage.

Les sites ateliers VCG et Bacchus sont des sites avec des réseaux d'agriculteurs et viticulteurs partenaires. Ainsi dans les chapitres 1 et 3, les pratiques agricoles des agriculteurs et des viticulteurs ont pu être collectées permettant de caractériser des intensités de pratiques locales mais aussi au niveau du paysage. En plus dans le chapitre 1, des relevés botaniques dans les parcelles de céréales et des mesures de diversité des essences forestières ont pu être réalisés, affinant les mesures des effets du contexte local sur le contrôle biologique des bioagresseurs.

Table 4.1 : Ensemble des principales caractéristiques prises en compte par rapport aux 3 zones d'études et à l'analyse des données qui suit dans les chapitres suivants.

	Site atelier VCG	**Site atelier Bacchus**	**Zone d'étude LepiBats**
Type de paysage agricole	Polyculture-élevage avec des cultures céréales, des prairies et des bois	Dominante viticole avec des prairies et des bois	Viticulture, maïsiculture et plantations forestières de pins
Sélection des paysages étudiés	Gradient paysager (proportion de bois)	Gradient paysager (proportion d'éléments semi-naturels et proportion de viticulture biologique)	Extrémité du gradient paysager : paysage diversifié (vigne, maïs et plantations forestières de pins) *versus* paysage simplifié (dominé par un type de culture)
Écosystème cible	Bois et cultures céréalières	Vignes	Vignes, maïs et plantations forestière de pins
Taxons d'ennemis naturels et indicateurs de biodiversité	Oiseaux (Bois) Oiseaux et carabes (Cultures céréalières)	/	Chiroptères
Potentiel de contrôle biologique	Taux de prédation mesurés sur des leurres de chenilles en plasticine (Bois) Taux de prédation mesurés sur des cartes de prédation (Cultures céréalières) : - Graines d'adventices - Pucerons - Œufs de Lépidoptères Taux de prédation moyenné au niveau du paysage	Taux de prédation sur : - Œufs de *L. botrana* - Chrysalides de *L. botrana* - Chenilles en plasticine Dégâts : glomérules au printemps et perforations à l'été	Activité des Chiroptères Abondance relative de *L. botrana, S. nonagrioides, T. pityocampa* Dégâts sur le maïs et les plantations forestières de pins
Métriques paysagères	Proportion de bois Proportion de prairies permanentes Diversité des cultures Hétérogénéité paysagère	Proportion d'éléments semi-naturels totale et arborés Proportion de vignes Taille moyenne des parcelles de vigne	Diversité des cultures Distance à des éléments semi-naturels
Biodiversité végétale locale	Diversité des essences forestières (Bois) Diversité des adventices (Cultures céréalières)	/	/
Pratiques agricoles ou intensité de gestion	Indirectement via certains facteurs de l'IBP (Bois) IFT (Cultures céréalières)	Proportion d'agriculture biologique IFT (insecticides, herbicides, fongicides) Quantité de cuivre Proportion de zone enherbée	/

Troisième partie

EFFETS DE LA COMPLÉMENTARITÉ SPATIO-TEMPORELLE DES ÉCOSYSTÈMES AU NIVEAU DU PAYSAGE SUR LES PRÉDATEURS ET LE POTENTIEL DE CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES BIOAGRESSEURS

AVANT-PROPOS DU CHAPITRE 1

Contexte Les effets des habitats et éléments semi-naturels sur le contrôle biologique des bioagresseurs dans les cultures ont largement été étudiés. Les processus écologiques sous-jacents expliquant les bénéfices de ces éléments paysagers sont ceux de la complémentarité spatiale des ressources entraînant des déplacements d'ennemis naturels, ou la complexification du paysage limitant les populations de ravageurs. Cependant, aucune étude ne traite des effets de la diversité des cultures et des autres habitats semi-naturels adjacents pour le contrôle biologique réalisé dans les bois.

Objectifs Notre objectif est d'évaluer les complémentarités spatiales existantes entre les cultures et les bois paysans, favorisant à la fois le contrôle biologique dans les cultures et les bois.

Méthodes Nous avons mesuré le potentiel de contrôle biologique dans 30 bois et 30 parcelles de céréales à paille dans le site VCG. Nous avons utilisé différents types de proies : des leurres de chenilles dans les bois et des cartes de prédation exposant distinctement des pucerons, des œufs de Lépidoptères et des graines d'adventices dans les céréales à paille. Des mesures des communautés d'oiseaux et de carabes (uniquement dans les parcelles de céréales) ont également été réalisées et utilisées comme indicateur du potentiel de contrôle biologique dans ces deux écosystèmes. Un sous-ensemble de 15 paysages regroupant des bois échantillonnés et des parcelles de céréales à paille a été utilisé. Dans ces paysages regroupant les deux écosystèmes, un potentiel de contrôle biologique a été moyenné.

Résultats Nous montrons que les variables d'occupation du sol influencent le contrôle biologique à la fois dans les bois et les parcelles de céréales à paille, et que certaines, comme la proportion de bois, ont des effets antagonistes dans les deux écosystèmes. L'hétérogénéité paysagère au niveau du paysage regroupant les deux écosystèmes favorise le contrôle biologique moyen.

Conclusion Nos résultats montrent les potentialités de synergies mais aussi d'antagonismes entre le contrôle biologique réalisé dans deux écosystèmes d'un paysage. Néanmoins, l'hétérogénéité au niveau du paysage semble un compromis intéressant permettant de promouvoir le contrôle biologique à plusieurs niveaux. Notre étude appelle aussi à d'autres études plus intégratrices, multi-écosystèmes, afin d'identifier des stratégies de gestion du paysage promouvant des solutions basées sur la nature.

Mots clés Mosaïque des cultures, bois, contrôle biologique des ravageurs, chenilles factices, compromis

1

INCREASING LANDSCAPE HETEROGENEITY AS A WIN-WIN SOLUTION TO MANAGE TRADE-OFFS IN BIOLOGICAL CONTROL OF CROP AND WOODLAND PESTS

Tortosa, A., Giffard, B., Sirami, C., Larrieu, L., Ladet, S., & Vialatte, A. (2023). Increasing landscape heterogeneity as a win–win solution to manage trade-offs in biological control of crop and woodland pests. Scientific Reports, 13(1), Article 1. https://doi.org/10.1038/s41598-023-40473-2

Abstract

Agriculture and forestry cover more than 75% of Europe, and invertebrate pests are a costly challenge for these two economic sectors. Landscape management is increasingly promoted as a solution to enhance biological pest control, but little is known on its effects on adjacent crop fields and woodlands. This study aims to explore the effect of the proportion of woodlands and permanent grasslands as well as crop diversity on biological pest control simultaneously in cereals fields and woodland patches, in south-western France. We used different types of sentinel prey as well as bird and carabid community metrics to assess biological pest control potential in these two ecosystems. We first show that land cover variables influence biological pest control both in cereal fields and woodland patches, but have antagonistic effects in the two ecosystems. Although results vary according to the biological control indicator considered, we show that increasing landscape heterogeneity represents a valuable solution to manage trade-offs and promote higher average predation rates across forests and cereal fields. Our study therefore calls for more integrative studies to identify landscape management strategies that enable nature-based solutions across ecosystems.

Keywords

Crop mosaic, woods, pest control, prey cards, dummy caterpillars, trade-off

1.1 Introduction

Arthropod pests are a costly challenge for both farmers and foresters. Indeed, arthropod pests are responsible for a 20% yield decrease on average across crop types (Duflot et al., 2022) and are a major threat to forest health, with severe outbreaks that are likely to worsen due to climate change (Simler-Williamson, Rizzo, and Cobb, 2019). Pest control solutions based on technology such as pesticide use or genetic selection are increasingly showing their limits (Geiger et al., 2010; Meissle et al., 2010). An alternative but non-exclusive way is to consider nature-based solutions, in particular biological pest control (Dainese et al., 2019;

Kleijn et al., 2019; Seddon et al., 2020; Tscharntke et al., 2012). However, agricultural intensification, deforestation and landscape simplification over the last decades have resulted in a dramatic loss of biodiversity in agricultural landscapes, both in agricultural fields and semi-natural ecosystems such as forests, meadows or rivers (Beketov et al., 2013; Emmerson et al., 2016; Hallmann et al., 2017; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). Such biodiversity loss hampers the ability to rely on nature-based solutions. It is therefore crucial to assess to which extent managing landscapes may enable nature-based solutions such as biological pest control across ecosystems.

The effect of land cover variables on biological pest control (as phytophagous insects and weeds) in crop fields has been extensively studied. Diversified crop mosaics support higher biodiversity and favour biological pest control in crop fields (Boesing, Nichols, and Metzger, 2017; Chaplin-Kramer et al., 2011; Estrada-Carmona et al., 2022; Rusch et al., 2016; Sirami et al., 2019). This effect is consistent with the hypotheses of resource complementarity for natural enemies (Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015) and host concentration for pest species (Root, 1973; Schneider et al., 2015). The benefits of woodland and grassland covers, and more generally Semi-Natural habitats (SNH) (e.g. hedgerows, shrublands, riparian edges), are also consistent with the fact that they provide complementary food resources, shelters, nesting and overwintering sites, for natural enemies (Landis, Wratten, and Gurr, 2000; Rusch et al., 2010a; Tscharntke et al., 2008), which result in higher biological pest control within crops (Chaplin-Kramer et al., 2011; Tscharntke et al., 2008). However, the effect of SNH cover may vary across agronomic settings and taxa (Akter et al., 2023; Karp et al., 2018; Ratsimba et al., 2022). For instance, forest cover appears to favour both some rapeseed pests and their natural enemies (Rusch et al., 2010b). Furthermore, field-level farming practices and weed diversity are known to influence biological control, and may also modulate the effects of land cover variables on biological control (Etienne et al., 2022a; Muneret et al., 2019; Ricci et al., 2019).

Much less is known about the effect of land cover variables on biological control within forest patches in rural space. Like within crops, local forest management and tree diversity are well-known to influence the level of biological control of forest pests (Guyot et al., 2016; Martin et al., 2013) mainly due to defoliator caterpillars (Reis et al., 2012). However, unlike within crops, little is known about the effects of adjacent non-forest ecosystems on biological control within forest stands. This is primarily due to the dominance of a binary representation with forest patches surrounded by a hostile agricultural matrix (e.g. Mitchell et al., 2015). However, this patch-matrix paradigm is now considered outdated (Andrieu, Vialatte, and Sirami, 2015; Driscoll et al., 2013). Indeed, land cover types surrounding forest patches are likely to influence biodiversity occurring within these patches (Hilty et al., 2019), including forest pest natural enemies such as birds (Boesing, Nichols, and Metzger, 2017; Larissa Boesing et al., 2022). For instance, crop fields and grasslands are likely to provide complementary resources for bird predators occurring in small forest stands (Díaz-Siefer et al., 2022; Garcia et al., 2020; Zwaan et al., 2022), and to influence the spillover of arthropod predators from crops and grasslands to forests (Díaz-Siefer et al., 2022; Tscharntke et al., 2005).

Promoting biological control within and even more so across different ecosystems is likely to be challenging, because it is highly context-dependent, involving a complex combination of factors at local and landscape scales (Deguine et al., 2023; Vialatte et al., 2021). Synergic and antagonistic effects may occur between these factors. For instance, local pesticide use intensity within fields may hamper positive effects of SNH on biological pest control (Ricci et al., 2019), whereas plant diversity promotes natural enemies and biological control at the field and landscape level (Dassou and Tixier, 2016; Rusch et al., 2013). Towards forest patches, many studies showed that biological control in forests is mainly related to bottom-up effects through tree diversity and neighbour tree density (Castagneyrol et al., 2019; Guyot et al., 2016; Klapwijk et al., 2016; Yang et al., 2018). It has also been shown that forest cover within landscape increases biological pest control (Boesing, Nichols, and Metzger, 2017), but no study has yet explicitly looked at the combined effects of these factors. Thus, in order to evaluate the potential synergic or antagonistic effects between ecosystems, it seems necessary to move to a higher level through a landscape approach integrating these different ecosystems. Moreover, many studies demonstrate that increasing landscape heterogeneity positively influence pest predation (Barbaro et al., 2017; Redlich et al., 2018; Rusch, Delbac, and Thiéry, 2017). We hypothesized that considering landscape heterogeneity would allow to manage potential antagonistic effects of land cover variables combined with specific local context between ecosystems and to bring out trade-offs.

In this paper, we explore the effect of land cover variables on biological pest control in both woodland patches and cereal fields in south-western France. In a first step, we use an ecosystem-level approach in order to test the hypothesis of resource concentration, i.e. the effect of the proportion of land covered by the target ecosystem on biological control (Root, 1973; Schneider et al., 2015), and resource complementarity, i.e. the effect of different land cover types on biological control (Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015). We predicted higher amount of SNH cover such as woodland and grassland covers should promote higher predator diversity and potential predation. In a second step, we use a landscape-level approach to test the effect of land cover on the average biological pest control across both ecosystems.

1.2 Material and methods

1.2.1 *Study site*

The study was conducted in “Vallées et Coteaux de Gascogne”, a 370 km^2 hilly area located in south-western France (44°33’19.508”N, 0°14’42.454" W) (43°17’N, 0°54’E). The study area, which is part of the Long-Term Socio-Ecological Research site LTSER ZA PYGAR, is dominated by mixed crop-livestock farming systems, and where grasslands and crop fields are interspersed by woodlands. Winter crops (mainly wheat, barley, rapeseed) are sown in autumn and harvested in early summer, and spring crops (corn, sorghum, sunflower) are sown in spring (without winter cover) and harvested at the end of the summer. Wheat is the dominant crop type and is traditionally grown in this region in a wheat–barley–alfalfa or a wheat–wheat–sunflower rotation. Woodlands in this study site are characterised by coppices with standards, oak-dominated deciduous stand and composed mainly of indigenous species

(Sourdril et al., 2012), and grasslands are mostly permanent cattle pastures with no fertilizers use, mown once a year and also with high levels of vegetation diversity (Fauvel et al., 2020).

1.2.2 *Sampling site and landscape selection*

We obtained the land-cover map of the study area by combining GIS layers from the Soil Occupancy Product OSO 2016 (Inglada et al., 2017) and the Land Parcel Information System linked to the Common Agricultural Policy (*Registre parcellaire graphique (RPG) : contours des parcelles et îlots culturaux et leur groupe de cultures majoritaire* 2017) using ArcGis Desktop 10.5.1 software (ESRI, Redlands, CA, US) (Environmental Systems Research Institute, 2023). We identified annual crop types based on direct field observations in 2016 and the LPIS 2016. Crops were categorized in four categories: winter cereal crops, other winter crops, spring crops and perennial crops.

We selected 30 woodland patches along a gradient of woodland cover (2 to 40%) and winter cereal fields cover (0 to 41%). We also controlled for woodland size and age, two factors that have an impact on ecological processes and biodiversity (Cateau et al., 2015; Vallauri, Rossi, and Cateau, 2015). The proportion of permanent grasslands ranged between 9 to 54% (Table A.2). The size of woodland patches ranged from 1 to 5 ha. We made sure that all selected woodland patches were ancient woodlands, i.e. more than 50% of their area was characterized by a continuous presence of wooded vegetation. We used as reference the Etat-Major raster map established in 1850 (*Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN)* 2023), since it matches with the minimum forest cover in France. Thus, current forests already indicated on this map are considered likely to have never been cleared or replaced by another land use (Dupouey et al., 2002).

We also selected 30 winter cereal fields along a gradient of winter cereal fields cover (13 to 67%) and woodland cover (0 to 39%). All fields were managed conventionally. The proportion of permanent grasslands ranged between 0 to 48% (Table A.2). The mean size of fields around selected cereal fields was 4.4 ha (min: 0.39 ha; max: 18 ha). When possible, selected crop fields were located close to selected woodlands.

All the land cover metrics were calculated within a 500m radius buffer as it is commonly used to assess biological pest control (Barbaro et al., 2017; Geiger et al., 2010; Perrot et al., 2021; Redlich et al., 2018) and/or natural enemies communities (Muneret et al., 2019; Steffan-Dewenter, 2002).

Finally, we selected 15 woodlands and cereal fields that were close enough to be considered as paired study sites located within the same landscape context (Figure 1.1). We therefore call 'landscape' the combination of the two buffers centred on the cereal and woodland ecosystems respectively. When different combinations of woodland patches and cereals fields were available, we selected the combination with the most similar landscape context.

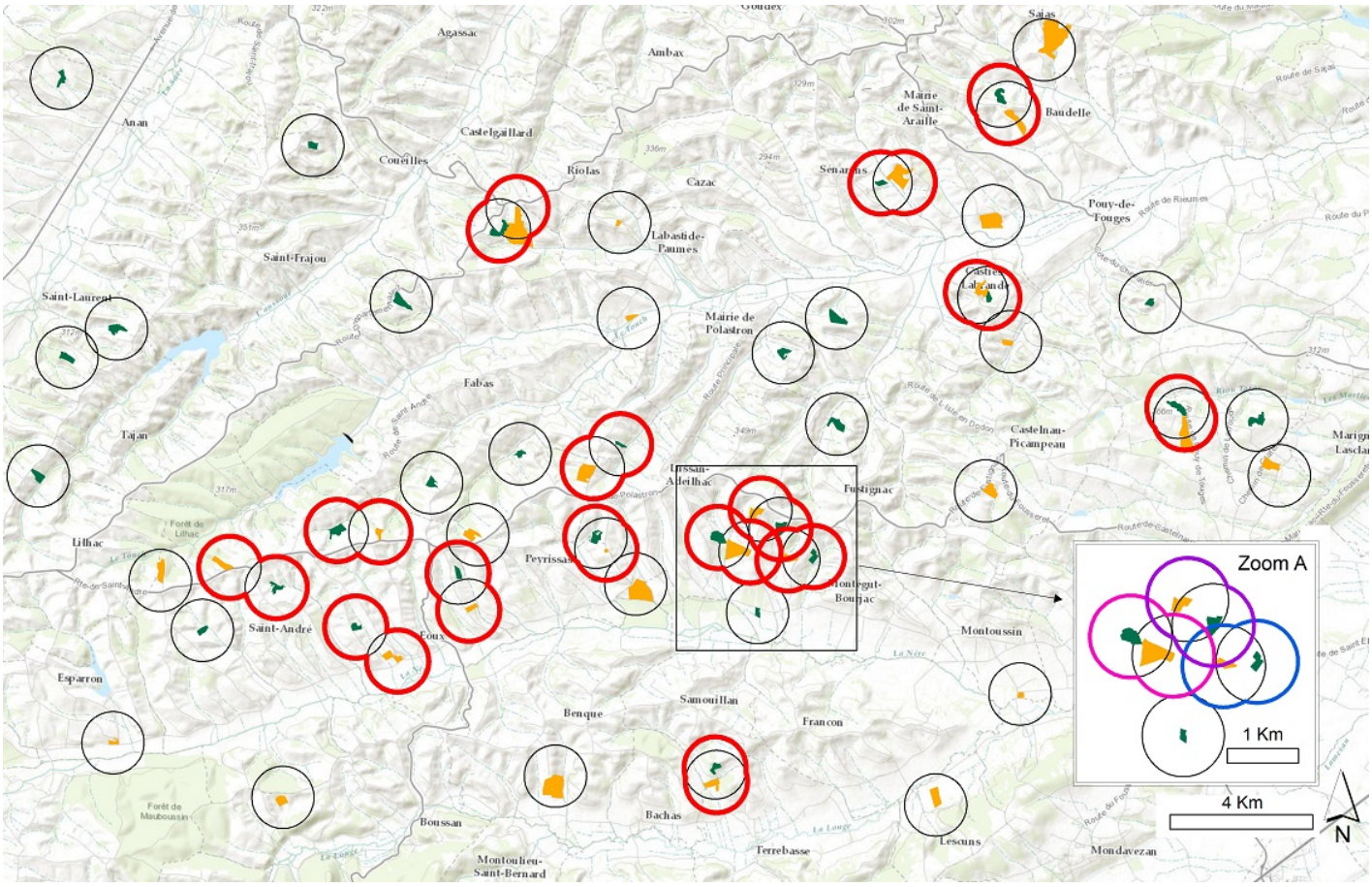


Figure 1.1: Location of the 30 woodland patches in dark green and the 30 cereal fields in yellow. The buffers circled in red correspond to the 15 matched landscapes grouping one cereal field and one woodland. The matched landscape buffer is the merging of the woodlands and cereal fields centred landscapes respectively. Zoom A shows a more detailed map of 3 overlapping landscapes using three distinct colours. The map was generated using ArcGis Desktop 10.5.1 software (ESRI, 2023—https://www.esri.com).

1.2.3 *Land cover variables*

We explored the role of three land cover types (woodland, permanent grassland and crops) on biological pest control potential within each ecosystem. To do so, we used the proportion of woodlands, the proportion of permanent grasslands and crop diversity, three variables frequently used in landscape ecology (Dainese et al., 2019; Martin et al., 2019; Perrot et al., 2021; Redlich et al., 2018). We measured these three variables within a 500m radius buffer around the centre of the 30 cereal fields and the 30 woodland patches. To measure crop diversity, we calculated the Shannon index of all crops, using the four crop categories listed above.

We then tested the effect of these land cover variables at the landscape level. To do so, we recalculated the three land cover variables for the 15 landscapes, within the area obtained after merging 500 m radius buffers around the woodland and the cereal field. As a result, this area varied between 1.3 and 1.9 km^2 depending of the distance between the two paired study sites. In addition, we assessed the landscape heterogeneity by calculating the Shannon index on all land cover types defined above, which are woodland, permanent grassland and crops

(i.e. winter cereal crops, other winter crops, spring crops and perennial crops). Note that we did not include landscape heterogeneity in our analyses at the ecosystem level because this variable was strongly correlated with crop diversity at that level. Details on land cover variables are presented in Supplementary material (Figure A.3 and Table A.2).

1.2.4 *Local management and plant diversity covariates*

We assessed two local indicators that are known to influence predators and pest biological predation in crop fields or woodlands and may influence the effect of land cover variables on pest biological predation: management intensity and plant diversity (Carbonne et al., 2021; Dassou and Tixier, 2016; Klapwijk et al., 2016; Muiruri, Rainio, and Koricheva, 2016). In woodlands, assessing management intensity was challenging due to the multitude of woodland owners in the study area and the need to consider woodland management over a long period. We therefore used an indirect method based on the observed characteristics of woodland stands (Aszalós et al., 2022; Zeller et al., 2022), using four variables (see Appendix A) that are good proxies of woodland management (Larrieu et al., 2019; Larrieu et al., 2017): lying deadwood, standing deadwood, very large live trees and microhabitats bearing trees (Table A.1) and combined them using the following formula 1.1:

$$Management\ intensity = \frac{1}{l\ deadwood + s\ deadwood + vl\ live\ trees + mb\ trees} \tag{1.1}$$

To assess plant diversity, we focused on the tree diversity. Within each woodland, we selected 3 to 5 plots of 26 m radius depending on the woodland size (Figure A.1). We identified all trees over 10 cm in diameter at breast height; we assessed the abundance of each tree species and we calculated the Shannon diversity of trees within woodland patches. All measurements took place in 2016.

In cereal fields, we interviewed farmers during the winter 2016-2017 to collect data on farming practices applied in sampled crop fields since sowing, i.e. between October 2015 and spring 2016. We then calculated the Treatment Frequency Index (TFI) as a proxy of management intensity (Lechenet et al., 2014; OECD, 2001). TFI combines data on all pesticide uses (insecticides, fungicides and herbicides) according to the following formula 1.2:

$$TFI_{total} = \sum_{i=1}^{n} \frac{D_i \times S_i}{Dr_i \times S} \tag{1.2}$$

where D_i is the applied dose, S_i the treated surface area, Dr_i the reference dose obtained from the French Ministry of Agriculture online database (Agriculture and Agribusiness, 2016) and S the total area of the field for each spraying operation i (Ricci et al., 2019). Data required to calculate TFI were missing for five sampled cereal fields. We therefore used an imputation method to estimate TFI in these fields. We performed several imputation methods,

including random imputation, the Multiple Imputation by Chained Equations (Alruhaymi and Kim, 2021) and mean imputation. As results were similar across methods, we chose to keep the simplest method, i.e. to impute the average TFI of all cereal fields to these 5 sites. To assess plant diversity, we focused on the diversity of weeds and we placed 10 quadrats of 50 cm x 50 cm, positioned 50 m inside the field and spaced 5 m apart. We assessed plant cover and diversity in each quadrat and calculated the average Shannon index of weed community at the field level. All measurements took place in 2016.

We combined the two datasets on management intensity collected at ecosystem level to compute the average management intensity at landscape level. To do so, we averaged standardized variables in woodlands and crop fields: the management intensity in woodlands and the management intensity in cereal fields.

1.2.5 *Bird and carabid surveys*

We selected two components of biodiversity that are known to play a key role in biological pest control in crop fields and/or woodlands: birds and carabids. Indeed, numerous bird species are potentially effective biological control agents in both crop fields and woodlands (Boesing, Nichols, and Metzger, 2017; Garcia et al., 2020), while carabids are considered as key agents in biological pest control in crop fields (Kotze et al., 2011; Kromp, 1999). We therefore consider these two taxonomic groups as proxies of biological control.

In woodlands, we conducted 15 min points-counts, during which we recorded all birds heard within a distance of 100 m to make sure that all birds recorded were located within woodland patches (Figure A.1). We conducted 2-point counts: in late April 2016 when early nesters are active, and in late May 2016 when migratory species are present. We kept the highest abundance of each species between the two sampling periods and calculated for each woodland patch, the total bird abundance and the Shannon diversity index for the whole community as well as the Shannon diversity index for strict insectivorous species.

In cereal fields, we conducted 15 min points-counts, during which we recorded all birds only heard within a distance of 200 m in crop fields (Figure A.2) because open habitats hosts larger and more mobile species (Bibby, Burgess, and Hill, 1992). Since our study aimed to compare the effect of landscape variables on bird communities in the two distinct ecosystems, using different buffer radii in the two ecosystems was not a problem, and it was more important to adapt our protocol and make sure we recorded the whole bird community likely to contribute to biological control in cereal fields. The mean size of crop fields is smaller than the 200 m buffer but birds detected outside of the crop fields are likely to come into the fields. Bird surveys conducted in cereal fields were therefore representative of the bird community associated with the crop mosaic (including small woodland patches hedgerows and other field margins in the vicinity of the field) rather than the wheat crop field itself. We conducted point counts once in late May 2016, as the majority of bird species is present at this date in open habitats of this study area (Gaüzère et al., 2020). Swallows (*Delichon urbicum*, *Hirundo rustica*) and pheasants (*Phasianus colchicus*) were excluded from further analyses as they are mostly associated with human infrastructures or are released for hunting in the study area. One cereal field was considered as an outlier since only one individual was

recorded in the associated point count and this point was removed from further analysis on bird community metrics. We calculated for each crop field, the total bird abundance and the Shannon diversity index for the whole community as well as the Shannon diversity index for strict insectivorous species. In cereal fields, we also sampled carabid communities (Figure A.2). To do so, we used 4 pitfall traps, 2 of which were located 50 m away from the field border and 2 others 100 m away, during 2 sampling periods, at the end of April 2016 and the end of May 2016. We calculated the total abundance of each carabid species over the two sampling periods. We then calculated the total abundance and Shannon diversity of carabid beetles.

At the landscape level, we combined the two bird datasets collected at ecosystem levels: we used the highest abundance across woodland patches and crop fields for each species in order to avoid double counting in cases where the point-count buffer around the crop field overlapped with the sampled woodland. We then calculated the total abundance of birds at the landscape level, as well as the Shannon diversity index of all bird species and the Shannon diversity index of strict insectivorous species.

1.2.6 *Experiments on predation rates*

We selected standard experiment protocols that are adapted to assess predation rate in woodlands and cereal fields (Lövei and Ferrante, 2017; Valdes-Correcher et al., 2022). Moreover, we implement these protocols in order to fit the specific context of our study area, in particular the type of pest that is most common.

In woodlands, we assessed predation using plasticine models mimicking lepidopteran pest larvae (Valdes-Correcher et al., 2022). Each larva was made of green, inodorous plasticine and shaped to reasonably mimic caterpillars, e.g. *Tortrix viridana*, a species common in the south-west of France, present relatively early in the season and most regularly found in oak forests. Plasticine caterpillars were attached to a thin metal wire around branches of 3 shrubs/trees within each one of the three plots used to assess woodland management intensity. On each shrub/tree, we placed 3 plasticine caterpillars at different heights during 7 days at the end of May 2016 (Figure A.1). We then estimated avian predation rate as the proportion of caterpillars with bird predation marks within each woodland (Barbaro et al., 2014).

In cereal fields, we measured potential predation using sentinel prey cards, a standardized method which allows detecting variations in the level of biological control (McHugh et al., 2020; Meyer et al., 2017). We used different prey species (aphids, moth eggs and weed seeds) in order to monitor different types of predation, at the ground and crop level (see further details in Appendix A). Within each crop field, we selected 10 locations and nailed one card with aphids and one with seeds to the ground ("ground level"), and stapled one card with moth eggs and one with aphids to the top of a crop plant ("crop level"). Aphids were exposed for 24h to avoid necrophagia, and other sentinel preys were exposed for 96h. Predation measures took place twice, at the end of April 2016 and the end of May 2016 (see further details in Appendix A, Figure A.2). We then calculated for each type of prey the average predation rate per field across the 10 locations and the two periods.

We combined these two sets of data to assess the average predation rate at the landscape level. To do so, we first scaled predation rates between 0 and 1 and the average predation rate at the crop field level, i.e. the average across the four sentinel prey cards. Then, we calculated the average predation rate at the landscape level by calculating the average between the predation rate in woodland and the predation rate in the crop field.

1.2.7 *Statistical analysis*

We carried out statistical analysis on three sets of data, two at the ecosystem-level: (i) in 30 woodland patches, (ii) in 30 cereal fields and one at the landscape-level (iii) in the 15 landscapes. In addition, we compared bird community composition from each ecosystem by using a Principal Component Analysis (PCA) and by calculating beta diversity (see details in Appendix A, Figure A.4)

First, we tested the effect of land cover variables (i.e. proportions of woodlands and permanent grasslands, and crop diversity), local management intensity and plant diversity on the two sets of biocontrol proxies: (i) bird and carabid community metrics (i.e. abundance, Shannon index and Shannon index of insectivorous birds) and (ii) predation rate at ecosystem-level. We used generalized linear models (GLMs, glmTMB package, Brooks et al., 2017) to create the full model; independent variables were standardized and, to avoid collinearity, we removed variables with variation inflation factor greater than 3 (corvif function, Zuur et al., 2009). We used a Poisson distribution when the response variable was a count variable (e.g. abundance), or a negative binomial distribution if overdispersion was detected. Otherwise, response variables were modelled using Gaussian distributions. Then, we ran the dredge function (MuMin package, Bartoń, 2019) with a maximum of four independent variables in the same model to avoid model over parametrization and we selected the best model, i.e. with the lower AICc (Burnham and Anderson, 2004). Distance-dependence in all model residuals was assessed using Moran's I test (Dharma package, Hartig, 2020) and appeared to be not spatially related (all $p > 0.05$). We only found significant spatial autocorrelation of model residuals for the total abundance of birds in cereal fields. Then, we added GPS coordinates as fixed factors in the full model and show model results including spatial coordinates (Moran's I test on residuals was then non-significant).

Second, at the landscape level, we assessed the effects of land cover variables (i.e. proportions of woodlands and permanent grasslands, and crop diversity) as well as the effect of landscape heterogeneity and the average management intensity on the two-biocontrol proxies: (i) bird community metrics and (ii) the average predation rate. We checked that these independent variables were not correlated ($|\rho| < 0.7$; Figure A.5). We also used the dredge function and we selected the best model. All analyses were performed with R software version 4.2.2. (R Core Team, 2022).

1.3 Results

1.3.1 *Biological pest control potential in woodlands*

1.3.1.1 *Bird community metrics*

The total abundance of birds in woodland patches was on average 19 individuals (± 3) and the species richness was 13 (± 2). The average Shannon diversity index was 2.04 (± 0.16) for the whole bird community, and 1.89 (± 0.20) when considering only insectivorous species. Crop diversity had a significant and negative effect on total bird diversity and the diversity of insectivorous birds, whereas the proportion of permanent grasslands had a significant positive effect on total bird diversity only (Figure 1.1, Figure 1.2 and Table A.3). The best model to explain the total abundance of birds was the null model.

1.3.1.2 *Caterpillar predation rates*

The predation rate within woodland patches, i.e. the rate of plasticine caterpillars with predation marks, ranged between 0 and 0.52, with an average predation rate of 0.13. Woodland cover had a significantly positive effect on this predation rate. The interaction between woodland cover and management intensity had a significant positive effect on the predation rate, suggesting that higher woodland cover favoured higher predation rate when management intensity was high (Figure 1.1, Figure 1.2, and Table A.3). The proportion of grasslands within the landscape also significantly and negatively influenced the predation rate (Figure 1.1, Figure 1.2).

1.3.2 *Biological pest control potential in cereal fields*

1.3.2.1 *Bird and carabid community metrics*

Bird abundance in cereal fields was on average 13 individuals (± 4). Species richness was on average 10 (± 2). The average Shannon diversity index was 2.22 (± 0.22) for the whole bird community and 1.49 (± 0.23) when considering only insectivorous species. The proportion of permanent grasslands had a significant and positive effect on all bird community metrics, i.e. diversity of birds, insectivorous birds and marginally total abundance. The insectivorous bird diversity was also significantly and positively influenced by the interaction between the proportion of permanent grasslands and the local weed diversity, which suggests that the proportion of permanent grasslands increased insectivorous bird diversity when plant diversity was high. Moreover, local management intensity had a significantly positive effect on the diversity of insectivores (Figure 1.1, Figure 1.2 and Table A.4). Carabid abundance was on average 60 individuals and ranged between 10 and 188 individuals. Carabid diversity was on average 1.25 (± 0.47) and species richness was on average 7 (± 3). Woodland and grassland covers, as well as crop diversity had significantly positive effects on carabid abundance. In addition, local management intensity had a significantly negative effect on carabid diversity (Figure 1.1, Figure 1.2 and Table A.4).

Table 1.1: Main results of the effects of land cover variables, management intensity and local plant diversity on community indices and predation rates in woodland patches, in cereal fields and at landscape level. Plant diversity in woodland patches corresponds to tree diversity and weed diversity in cereal fields. Management corresponds to the management intensity variable calculated in woodland patches; it corresponds to the total Treatment Frequency Index (TFI) in cereal fields and an average of both at landscape level.Green boxes represent positive significant effects, red boxes negative significant effects from GLM analyses. Stripes indicate significant effects of interactions of two variables: stripes from left to right (row 3 and 5) correspond to positive interactions and stripes from right to left (row 10) correspond to negative interactions. White boxes with a dash represent null model as best model for the response variable. Empty boxes indicate that the variable was untested.Non-significant effect: ns, * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$

Ecosystem-level						
		% Woodland	Crop diversity	% Grassland	Plant diversity	Management
Woodland	Bird diversity	ns	*	*	ns	ns
	Insectivores diversity	ns	*	ns	ns	ns
	Bird abundance	-	-	-	-	-
	Caterpillar	**	ns	*	ns	
Cereal fields	Bird diversity	ns	ns	*	ns	ns
	Insectivores diversity	ns	ns	*		**
	Bird abundance	ns	ns	.	ns	ns
	Carabid diversity	ns	ns	ns	ns	*
	Carabid abundance	**	***	***	ns	ns
	Crop-level aphid	*	ns	ns	ns	ns
	Ground-level aphid	ns	**	ns	*	*
	Eggs	-	-	-	-	-
	Seeds	-	-	-	-	-

Landscape-level						
		% Woodland	Crop diversity	% Grassland	Management	Landscape heterogeneity
Landscape	Bird diversity	ns	ns	ns	ns	***
	Insectivores diversity	ns	ns	ns	ns	**
	Average predation	ns	ns	ns	ns	**

1.3.2.2 *Card predation rates*

The predation rate in cereal fields was on average highest for ground-level aphids (0.95 ± 0.10), followed by seeds (0.55 ± 0.20) and moth eggs (0.45 ± 0.15). The lowest rate was found for crop-level aphids (0.15 ± 0.09). Correlations between the four types of prey cards ranged between 0.12 and 0.55 (Figure A.6). Woodland cover had a significantly negative effect on the predation rate of crop-level aphids. Moreover, local weed diversity, crop diversity and the interaction between crop diversity and local management intensity had a significantly negative effect on the predation rate of ground-level aphids. This interaction indicates that crop diversity had a significant and negative effect on the predation rate of ground-level aphids when local management intensity was high (Figure 1.1, Figure 1.2 and Table A.4).

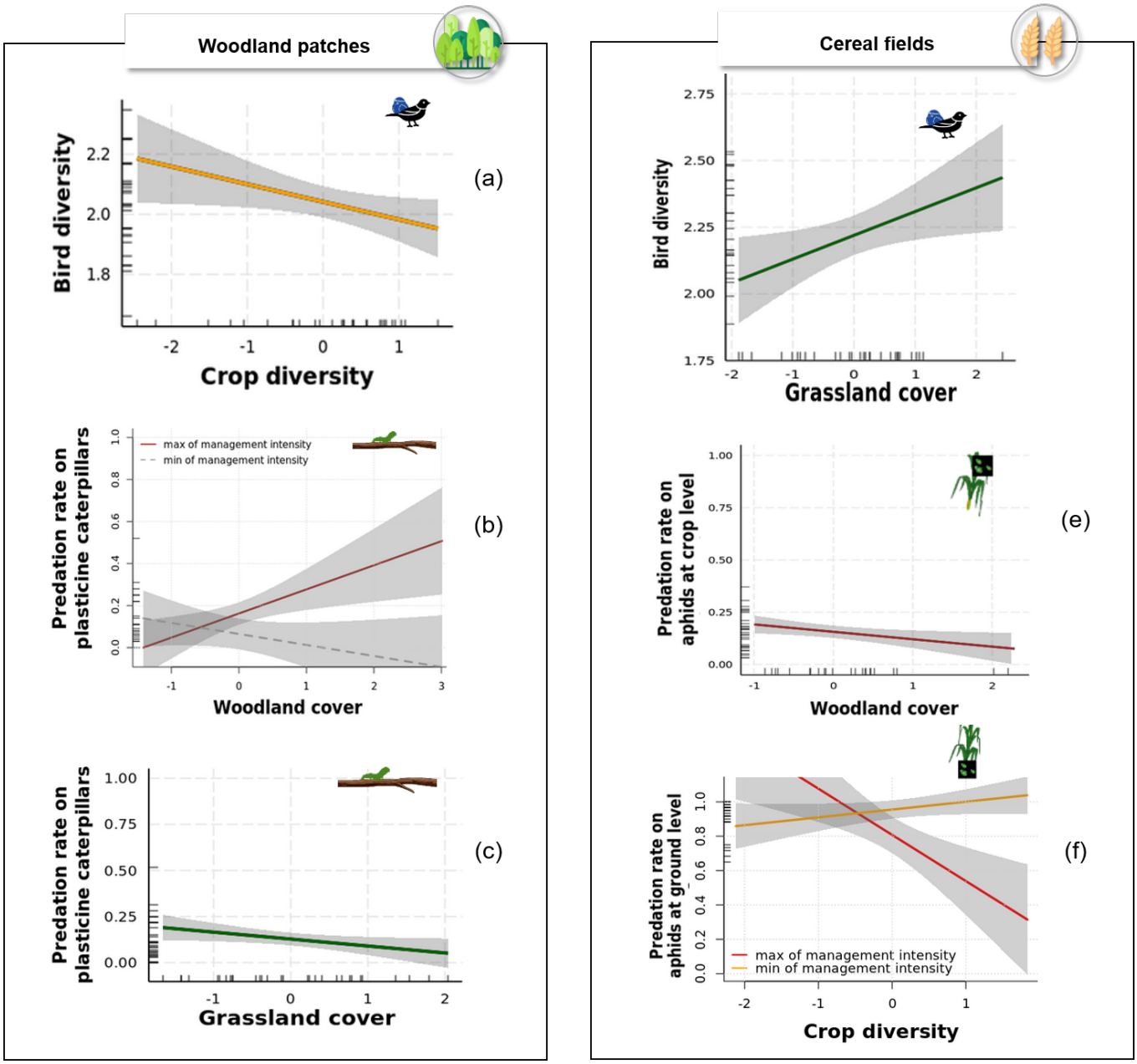


Figure 1.2: (A—C) Predicted responses of bird diversity and caterpillar predation in relation to crop diversity, woodland cover and grassland cover within woodland patches. (D—F) Predicted responses of bird diversity and aphid predation (crop- and ground-level) in relation to grassland cover, woodland cover and crop diversity. Model predictions from GLMs and associated 95% confidence intervals are represented by the solid lines and shaded areas. Dashed line correspond to the non-significant part of the interaction relationship.

1.4 Discussion

We analyse the effects of land cover variables on the biological control potential of both forest and agricultural pests at the ecosystem and landscape levels. Our analysis at the ecosystem level shows that land cover variables, in particular cover proportion of different SNH, do influence biological pest control potential both in cereal fields and woodland patches, and have antagonistic effects in the two ecosystems. In particular, the proportion of woody SNH favours caterpillar predation in woodlands but reduces crop-level aphid predation in cereal

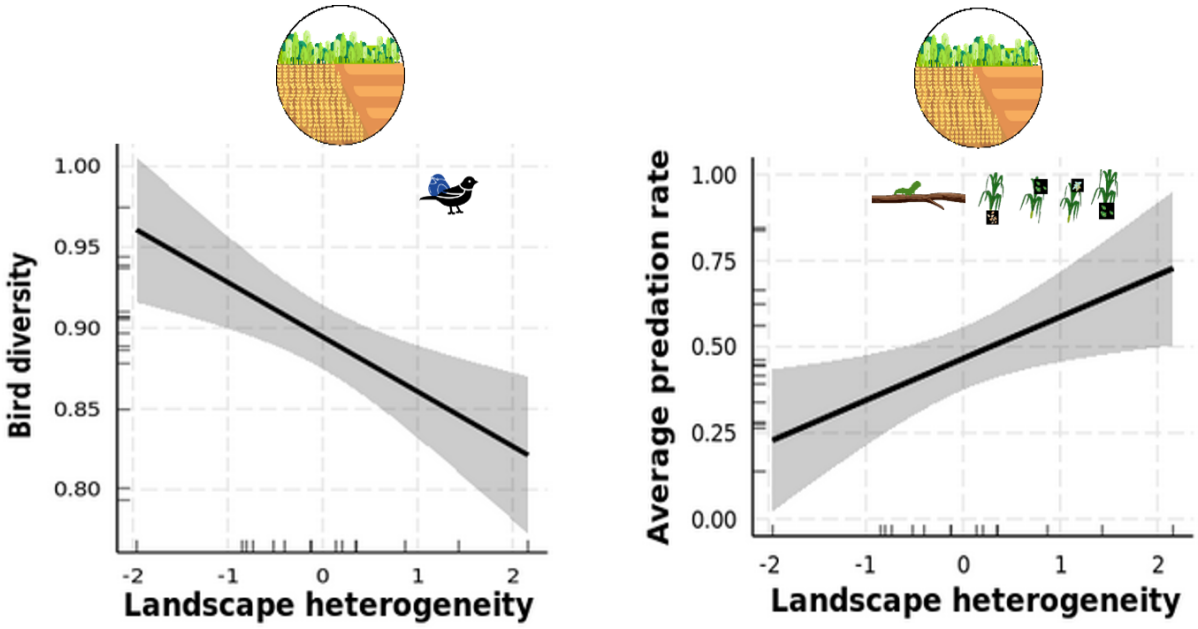


Figure 1.3: Predicted responses of bird diversity and average predation rate in relation to landscape heterogeneity. Model predictions from GLMs and associated 95% confidence intervals are represented by the solid lines and shaded areas.

fields. Our analysis at the landscape level then shows that increasing landscape heterogeneity represents a valuable solution to manage trade-offs between ecosystems and favours the average predation rate across these ecosystems. Our study however shows that results strongly vary depending on the proxy of biological control potential considered and depending on the local context, in particular land use intensity. Further studies are needed to more finely assess the effect of landscape structure on biological control across ecosystems.

1.4.1 *Land cover variables have opposite effects in woodlands and cereal fields*

Our first main result is that land cover variables influence biological pest control potential both in cereal fields and woodland patches, and have opposite effects in woodlands and cereal fields. Woodland cover increases predation rates on caterpillars in woodland patches whereas it decreases predation rates on crop-level aphids in cereal fields. Crop diversity reduces bird diversity in woodlands whereas it promotes carabid abundance in cereal fields. Permanent grasslands are also important SNH in our study site and their proportion reduces caterpillar predation in woodlands whereas it increases bird and carabid abundances in cereal fields.

First, our results confirm the beneficial effect of woodland cover on caterpillar predation rates in woodland patches (Aristizábal and Metzger, 2019; Karp et al., 2013), especially when woodland management intensity is higher. However, they do not confirm its beneficial effect on predation rates of phytophagous insects and weed seeds in cereal fields. Although we did observe a positive effect of woodland cover on carabid abundance, the predation of crop-level aphids in cereal fields decreased with woodland cover. This result partially contrasts with previous studies highlighting that complex agricultural landscapes, i.e. with a high proportion of cover of SNH, enhance the abundance and diversity of natural enemies

and may therefore increase pest control in crop fields (Estrada-Carmona et al., 2022; Rusch et al., 2016; Tscharntke et al., 2008). Particularly, in our study, we did not consider the different types of semi natural-habitats, such as hedgerows, grassy strips, rivers, which can favour natural enemies communities and increase biological pest control (Albrecht et al., 2020; Morandin, Long, and Kremen, 2016). Here we focused on woodlands (Landis, Wratten, and Gurr, 2000; Rusch et al., 2010a; Tscharntke et al., 2008). A possible explanation for the opposite effect of woodland cover on carabid abundance and crop-level aphid predation rates may be that only few carabid species, carrying out their entire life cycle in crop fields, contribute to predation within conventional cereal fields (Tortosa et al., 2022). Our result suggest that woodland cover may decrease the diversity or abundance of these predator species that contribute to crop-level aphid predation within cereal fields (Letourneau et al., 2009).

Second, our results confirm the beneficial effect of crop diversity on carabid abundance in cereal fields. This result is consistent with the resource complementarity hypothesis, i.e. the positive effect of different land cover types on biodiversity (Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015). This positive effect is associated with a positive effect on predation rate but is modulated by pesticide use. Indeed, we observed a positive effect of crop diversity on ground-level aphid predation when pesticide use is low, whereas it turns negative when pesticide use is high. This result is consistent with previous studies (Ricci et al., 2019; Roubos, Rodriguez-Saona, and Isaacs, 2014; Winqvist et al., 2011) suggesting that species favoured by crop diversity contribute to ground-level aphid predation when management intensity is low (i.e. spill over process). However, when management intensity is high, ground-level aphid predation is more likely to be provided by a few species adapted to cereal fields and higher management intensity (Tortosa et al., 2022). We also observed a negative effect of crop diversity on bird diversity in woodland patches. Our results on bird community composition showed that community differed between cereal fields and woodlands and this was mainly related to species abundance variation (i.e. individual replacement from one species to another). Indeed, although some habitat-specialist species were counted in woodland patches, we also observed many habitat-generalist species in both ecosystems. This result confirms that the diversity of the landscape "matrix" does influence biodiversity and ecosystem processes occurring within woodland patches (Laforge et al., 2022; Redlich et al., 2018) and that semi-natural patches are necessary to maintain some other bird species (De Camargo et al., 2018).

Finally, our results confirm the beneficial effect of permanent grasslands on carabid and bird abundance in cereal fields, as well as on bird diversity in cereal fields and woodland patches. This result is consistent with the fact that SNH enhance the abundance and diversity of natural enemies in agricultural landscapes (Estrada-Carmona et al., 2022; Rusch et al., 2016; Tscharntke et al., 2008). This result also suggests that the presence of permanent grasslands in the agricultural matrix has beneficial effects on bird diversity in woodland patches, i.e. that some bird species benefit from the complementation between grassland and woodland and also that it may improve connectivity between small woodland patches (Berg, 2002; Marcolin et al., 2021; Pithon et al., 2021). However, our results show that permanent grasslands decrease biological control in woodlands. A possible explanation could

be that biological pest control in forests is mainly done by forest-dependent species (Boesing, Nichols, and Metzger, 2017), which are not favoured by adjacent grasslands and may be reduced by increased competition with multi-habitat species.

Our analysis at the ecosystem level shows that land cover variables do influence differently biological pest control potential in cereal fields and woodland patches. In order to search for potential management compromises, a way seems to move to a higher level through a landscape approach integrating these different ecosystems.

1.4.2 *Increasing landscape heterogeneity increases the average predation rate at the landscape level*

Our second main result is that increasing landscape heterogeneity enhances the average predation rate across woodland patches (caterpillar predation) and cereal fields (predation of aphids, moth eggs and weed seeds). This result is consistent with those at the ecosystem level, suggesting that landscape heterogeneity promotes a diversity of predator species contributing to predation respectively in woodlands and cereal fields (Barbaro et al., 2017; Redlich et al., 2018; Rusch, Delbac, and Thiéry, 2017). Our study therefore shows that increasing landscape heterogeneity, through the proportion of SNH in particular, represents a valuable lever to sustain biological pest control in both crop fields and woodlands. As cereal fields and woodland patches are associated with different food webs and pest issues we used standardized protocols adapted to assess biological pest control within each ecosystem. Then, in the present study, we calculated the average predation rate between woodland patches and cereal fields, i.e. we gave the same weight to biological pest control in each ecosystem. Nevertheless, we are aware that pests may cause higher damages, or may trigger higher financial losses in cereal fields than in woodland patches (Deutsch et al., 2018; Sharma, Kooner, and Arora, 2017). When this is the case, it may be necessary to attribute different weights to predation rates in different ecosystems. Further studies should therefore assess the level of demand in predation rates from different stakeholders for different ecosystems in order to better identify which landscape management strategies are the most adapted (Vialatte et al., 2019).

We observed a negative effect of landscape heterogeneity on bird diversity at the landscape level. Although this result may seem surprising at first, it is actually consistent with the fact that SNH and agricultural habitats host different proportions of farmland biodiversity. Indeed, in Europe, 49% of all species are unique to SNH (woodland, hedgerows, and extensively managed grasslands) whereas only 26% are unique to crop fields and intensively managed grasslands, and the remaining 25% occur in the two types of habitats (Jeanneret et al., 2021b). In our study area, landscape heterogeneity is negatively correlated with the proportion of permanent grasslands ($|\rho|$ = -0.6), which are mostly extensively managed. Although the present study did not aim to assess biodiversity per se and considered bird communities as a proxy for biological control, the antagonistic effect of landscape heterogeneity on predation rate and bird diversity suggests that there may be a trade-off between biological control and biodiversity conservation (Montoya et al., 2019). Overall, our study confirms the relevance of studying multiple ecosystems and multiple components of biological control simultaneously.

Future studies should further explore the role of landscape heterogeneity on other taxonomic groups, such as parasitoids, contributing to biological control in woodlands and cereal fields.

1.4.3 *Local context modulates land cover effects on biological control*

Our third main result is that local management intensity and local plant diversity have significant effects on biological pest control potential, and that these effects modulate the effects of land cover variables, in both woodland patches and cereal fields.

In woodland patches, local management intensity had a positive effect on predation rate and increased the effect of woodland cover on predation rate, i.e. woodland cover had a more positive effect when local management intensity was high. This suggests that in these farm woodlands, which are not very mature (e.g. few cavity trees) and whose management intensity is rather low (i.e. cuts for firewood, some for timber) and variable, increasing woodland cover can provide more resources (i.e. supplementation process) and enhance pest predation (Boesing, Nichols, and Metzger, 2017). Surprisingly, we found no significant effect of tree diversity on either predation rate or bird diversity in woodland patches. This result contrasts with the hypothesis that heterospecific neighbours favour greater abundance and diversity of natural enemies because of the availability of complementary resources (Root, 1973). However, a meta-analysis recently showed that this hypothesis may only apply to generalist predator species, and not to specialists (Jactel, Moreira, and Castagneyrol, 2021). In our study area, although woodlands are ancient, they are not mature, i.e. they are mostly composed of young trees, and are likely to host more generalist predator species (Gil-Tena, Saura, and Brotons, 2007).

In cereal fields, local plant diversity had a negative effect on ground-level aphid predation whereas it increased the effect of permanent grassland on the diversity of insectivorous birds, i.e. permanent grassland had a more positive effect when local plant diversity was high, whereas it decreased ground-level predation rate. These results are consistent with previous studies showing that local plant diversity can have contrasted effects: beneficial on the abundance and diversity of generalist predators and negative or neutral on herbivores and specialist predators (Dassou and Tixier, 2016). Our results suggest that plant diversity may negatively affect specialist predators of aphids in cereal fields but have a positive effect, in combination with permanent grassland, on generalist bird species. In addition, our results showed that the local management intensity decreased the effect of crop diversity on the predation rate on ground-level aphids. These results are in line with previous studies showing that the intensity of farming practices modulates the effects of landscape heterogeneity on biological pest control (Dainese et al., 2019; Martin et al., 2020; Ricci et al., 2019). Our results also show that the local management intensity decreased the diversity of carabids whereas it increased the diversity of insectivorous birds in cereal fields. These results are consistent with the fact that higher farming intensity may favour generalist species able to use and subsist in these fields(Tortosa et al., 2022). Similarly, bird communities are affected by both landscape structure and local context (Díaz-Siefer et al., 2022; Kross et al., 2016). For instance, Barbaro et al. (2021), showed that organic management in vineyards,

especially, grass cover strategy combined with landscape heterogeneity increased functional bird diversity.

1.5 Conclusion

While a growing number of studies have highlighted the role of landscape structure on biological pest control in crop fields (Dainese et al., 2019; Estrada-Carmona et al., 2022; Rusch et al., 2016), no study has so far investigated its effects on biological pest control in woodland patches and crop fields jointly. Our study shows that landscape structure influences biological pest control, both in cereal fields and woodland patches, and have antagonistic effects in the two ecosystems with potential biological control that were specific to them. It also shows that landscape heterogeneity favours landscape-level predation rates. This study therefore contributes to the increasing body of literature showing that landscape-level management is necessary to achieve agroecological transition. Our work provides a valuable contribution by showing that: (i) landscape-level management may have antagonist effects on biological pest control in different ecosystems and (ii) local management practices modulate the effects of landscape-level management in these ecosystems. Overall, our study confirms the need for integrative studies, i.e. considering simultaneously multiple ecosystems and multiple response variables, in order to identify potential trade-offs. This study also raises questions about the diversity of biological control in different ecosystems and whether they should be prioritised or at least how they can be considered together in landscape management strategies. Moreover, it confirms the value of conducting studies at multiple levels, in particular ecosystem and landscape levels, in order to identify solutions to manage trade-offs in nature-based solutions.

Supporting Information

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at https://doi.org/10.1038/s41598-023-40473-2.

See Appendix A

AVANT-PROPOS DU CHAPITRE 2

Préambule La Nouvelle-Aquitaine, première région agricole française, est caractérisée par un système agro-sylvo-pastoral avec des productions spécialisées : la monoculture forestière avec le pin maritime et la monoculture de maïs. En effet, la culture de maïs est présente sous plusieurs formes sur le territoire (maïs grain, maïs doux, maïs pop-corn et maïs semence), et la région est la première productrice de maïs avec près de 30 % de la production nationale (DRAAF, 2022 ; Nouvelle-Aquitaine, 2022). Elle est également la première région boisée avec près d'1/3 de sa surface occupée par la forêt à 90 % privée. La viticulture occupe aussi une part importante de la production agricole régionale (2eme producteur national) avec deux bassins viticoles dont notamment le vignoble bordelais. Les autres types de production sont les céréales, le maraîchage et l'horticulture. La transition vers des modes de production plus diversifiés s'engage depuis quelques années avec la condition de diversification[5] des assolements par la PAC, se traduisant par une augmentation de la production en céréales à paille. Cependant, la faible fertilité des sols des Landes de Gascogne limite les rotations possibles. Une alternative à tester pour s'engager dans la transition agroécologique est de tirer parti des productions locales à succès, c'est-à-dire du maïs, du pin maritime, et de la vigne. Parmi les principaux ravageurs des forêts et des cultures dans le Sud-Ouest de la France, certains Lépidoptères hétérocères engendrent des dégâts très importants aux stades chenille et compte parmi les problématiques majeures de production :

- La processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa*) conduit à la défoliation et à l'affaiblissement des arbres voire la mort des jeunes plants, tout en induisant d'importants problèmes sanitaires.
- La sésamie ou noctuelle du maïs (*Sesamia nonagrioides*) perfore les tiges et favorise la verse et le développement des maladies fongiques. Au stade chenille, seul le premier stade larvaire (L1) est accessible aux prédateurs, les stades suivants se trouvant dans la tige. D'autres Lépidoptères ravageurs du maïs sont présents comme la pyrale du maïs ou l'héliothis. Le choix s'est porté sur la sésamie car sa population est prépondérante et en expansion dans la zone d'étude.
- La tordeuse de la grappe l'Eudémis (*Lobesia botrana*) induit l'avortement des boutons floraux de la vigne au printemps, tandis que les deux générations suivantes perforent les baies de raisin et favorisent notamment juste avant les vendanges le développement de maladies fongiques. L'Eudémis effectue entre 3 et 4 générations entre avril et septembre tout au long du cycle végétatif de la vigne.

Les cycles biologiques de plusieurs de ces espèces se succèdent dans le temps (figure 1.4). Divers organismes peuvent réguler les populations de ces papillons. Les prédateurs généralistes

5 **Diversification (végétale)** : on parle ici d'une action volontaire d'augmenter le niveau de diversité végétale au niveau de la parcelle et/ou du paysage. Par exemple cela se traduit par un remplacement d'un peuplement monovariétal/monospécifique par un mélange d'espèces/de variétés, en augmentant le nombre de cultures dans la rotation ou le taux de végétation semi-naturelle dans le paysage (Vialatte et al., 2022).

naturellement présents dans le paysage peuvent exercer une pression de prédation dès l'apparition des premiers individus, et ce, à différents stades de développement (figure 1.4) et de manière complémentaire selon les espèces et types fonctionnels concernés (modèle de type III – plus efficace en lutte biologique).

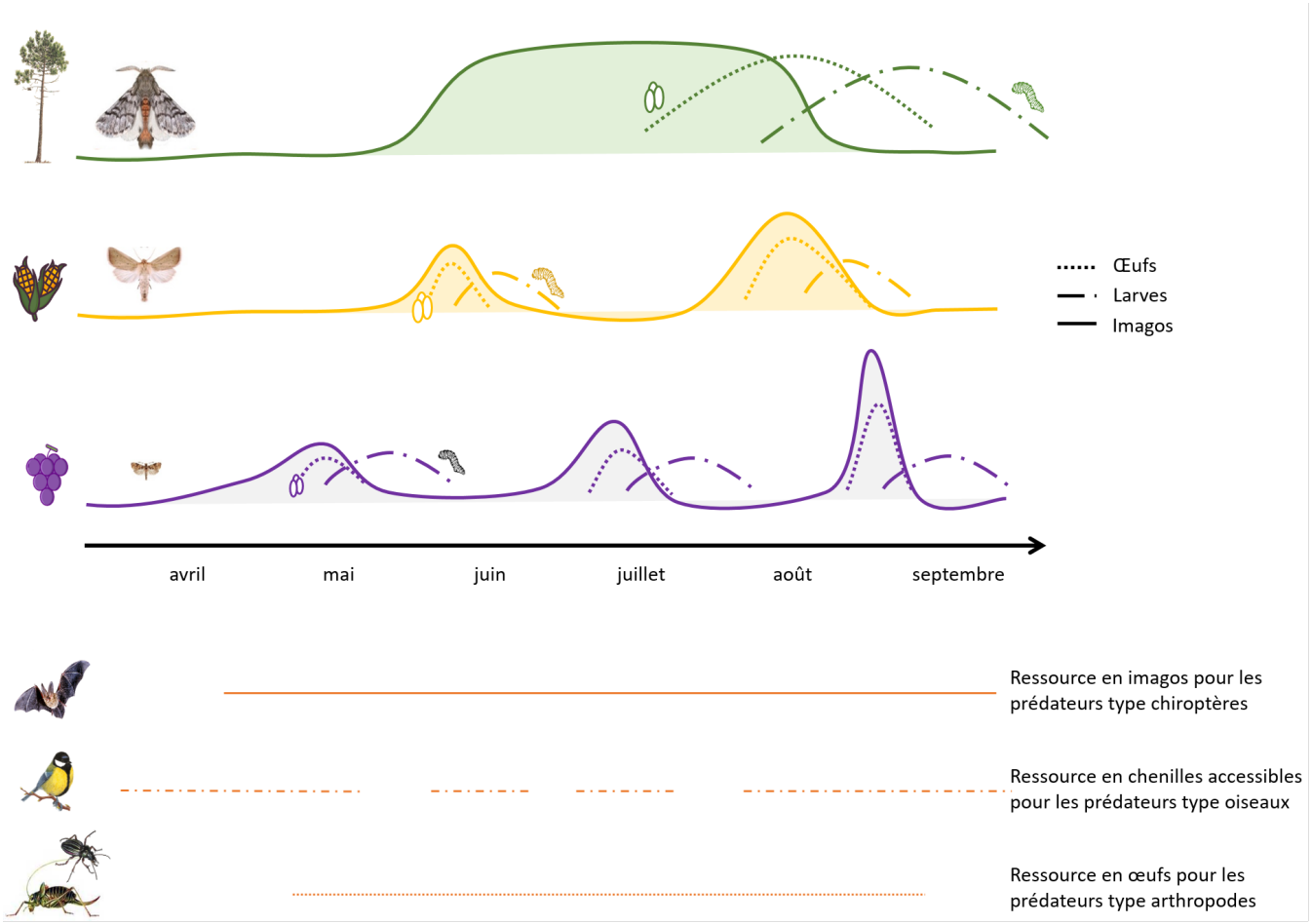


Figure 1.4 : Cycles biologiques des principaux Lépidoptères considérés dans cette thèse sur pin, vigne et maïs ; l'association des espèces offre une continuité de ressource théorique en papillons, œufs et chenilles accessibles (L1 pour Sésamie et Eudémis) pour les prédateurs respectifs de ces trois stades de développement (modifié d'après Aude Vialatte).

On compte parmi eux des oiseaux qui peuvent prédater tous les stades et en particulier les chenilles, et certains arthropodes comme les carabiques, araignées, sauterelles et coccinelles qui prédatent à la fois les chenilles et les œufs (Barbaro, 2008 ; Barbaro et Battisti, 2011 ; Barbaro et al., 2017 ; Castagneyrol et al., 2014 ; Papura et al., 2020). La prédation des chenilles dans les parcelles de maïs comme de vigne ne peut se faire qu'au stade L1, avant que les chenilles ne poursuivent leur développement à l'abri dans les baies de raisin ou les tiges du maïs. En forêt, cette prédation s'exerce toute l'année et sur tous les stades L1 à L5 et les chrysalides (Barbaro et Battisti, 2011 ; Giffard et al., 2013). La prédation des œufs de Lépidoptères dans les parcelles de maïs est le fait notamment de coléoptères (Musser et Shelton, 2003). En forêt, cela peut être aussi le fait de divers arthropodes, dont les carabiques et les sauterelles (éphippigères par exemple) ou des oiseaux (Barbaro, 2008 ; Castagneyrol et al., 2014). La prédation des imagos hétérocères peut être réalisée par les Chiroptères ; l'efficacité des prédateurs Chiroptères sur les papillons en cultures de maïs et de vigne est

avérée (Charbonnier et al., 2021 ; Maine et Boyles, 2015 ; Papura et al., 2018). En forêt, il a été montré à l'aide de techniques innovantes l'efficacité du contrôle biologique de la processionnaire du pin par les Chiroptères prédateurs – tant spécialistes que généralistes (Charbonnier et al., 2014).

Les proies des prédateurs généralistes mentionnés sont donc diverses en termes de traits de vie et une continuité de la ressource en proies au cours des saisons est nécessaire au maintien des populations des prédateurs. De plus, la complémentarité fonctionnelle de ces derniers rend leur prédation cumulée potentiellement plus efficiente pour le contrôle biologique des ravageurs agricoles et forestiers à l'échelle d'un paysage agriforestier.

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes intéressés aux effets de la diversification paysagère sur la diversité et l'activité d'un groupe taxonomique prédateurs que sont les Chiroptères et les conséquences en termes de contrôle biologique. Dans la suite de cette partie, nous utiliserons le terme de « culture » pour désigner toutes les productions végétales considérées, qu'elles soient annuelles (maïs), pérennes (vignes) et forestières (plantations de pins ou pinèdes). En effet, ici les plantations forestières de monoculture de pins sont associées à des parcelles cultivées, soumises à une pression anthropique liée à la production de bois et non pas à des HSN. Enfin, nous avons concentré notre effort de recherche sur les Chiroptères et le potentiel de continuité de ressources en ravageurs au stade imago pour le contrôle biologique (figure 1.5).

Contexte Les paysages agricoles composés d'une diversité plus élevée de cultures sont supposés favoriser un niveau de contrôle biologique plus important, tout en contribuant au maintien de la biodiversité. Les Chiroptères sont connus pour être des prédateurs de nombreux ravageurs agricoles mais peu d'études à ce jour se sont intéressées aux conséquences de leur activité de chasse sur le contrôle biologique dans les paysages agricoles.

Objectifs L'objectif est de tester l'hypothèse selon laquelle la mosaïque des cultures fournie une continuité temporelle de ressources en proies pour les Chiroptères, en l'occurrence ici différentes espèces de Lépidoptères ravageurs, ce qui pourrait résulter en un contrôle biologique plus important de ces ravageurs.

Méthodes Nous avons sélectionné 10 paysages simplifiés, i.e. dominés par un type de culture (monoculture de vigne, maïs, pinèdes), et 7 paysages diversifiés, i.e. composés par les trois types de cultures. Dans ces 37 paysages nous avons échantillonné l'activité et la diversité des Chiroptères à l'aide de détecteurs acoustiques ainsi que l'abondance et les dégâts causés par les trois ravageurs majeurs de la vigne, du maïs et des plantations forestières de pins. Les mesures écologiques ont été réalisées successivement dans les vignes, les parcelles de maïs et les plantations forestières de pins suivant le pic de vol théorique des trois ravageurs, soit fin avril pour l'Eudémis, fin mai pour la Sésamie et début juillet pour la Processionnaire du pain.

Résultats La richesse et l'activité des espèces de Chiroptères étaient plus élevées dans les vignes et les plantations forestières de pins situées dans des paysages diversifiés. De plus, l'activité de chasse des Chiroptères était plus importante dans les paysages diversifiés. L'abondance des ravageurs diminuait avec la richesse spécifique en Chiroptères dans les vignes et les dégâts diminuaient lorsque l'activité de chasse était plus importante dans les

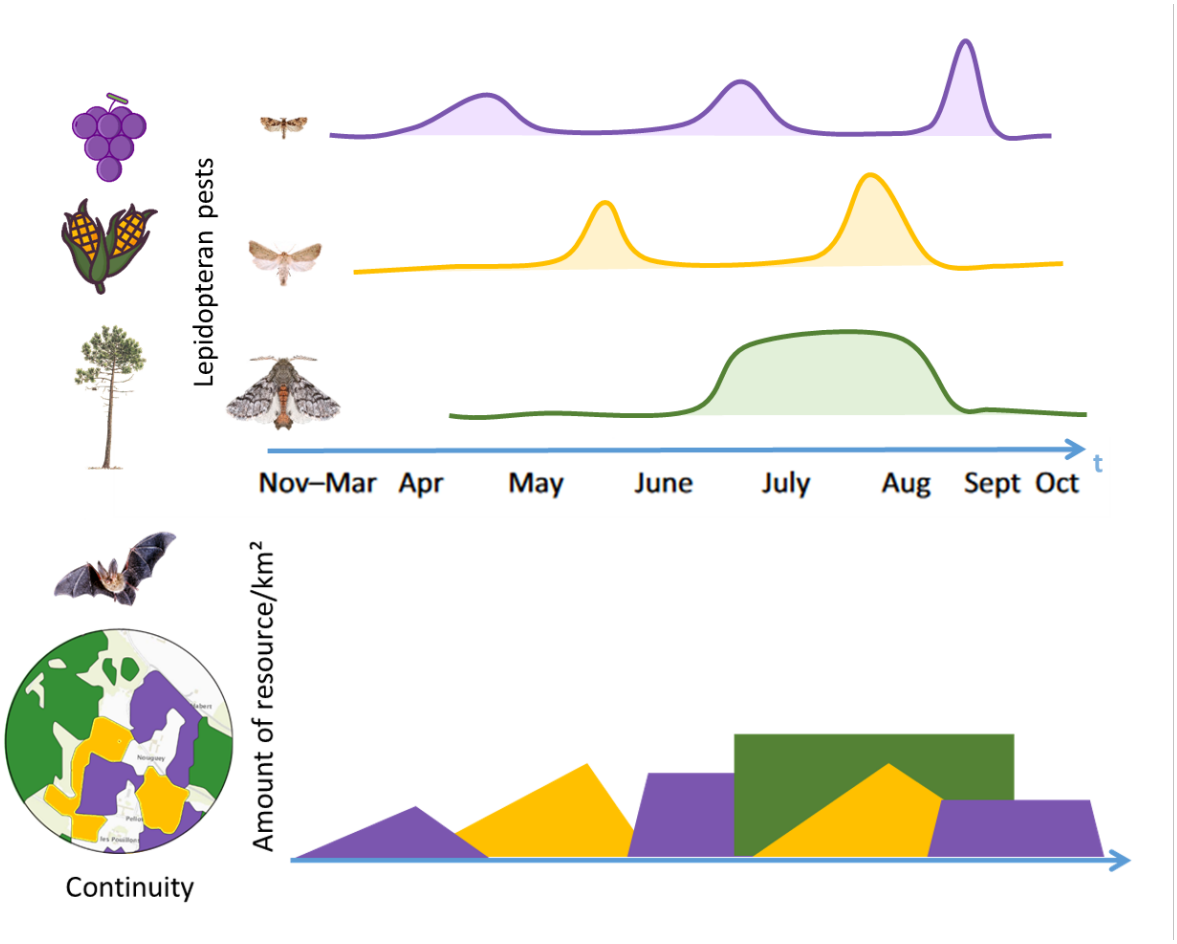


Figure 1.5 : Continuité temporelle théorique en ravageurs (imagos) pour les Chiroptères et fournie par une mosaïque paysagère contenant les 3 types de cultures. La quantité de ressource par km^2 est ici illustrative. Adapté de Schellhorn, Gagic et Bommarco (2015).

plantations forestières de pins. Dans les parcelles de maïs, l'abondance relative des ravageurs et les dégâts augmentaient avec le nombre d'espèces de Chiroptères et leur activité.

Conclusion Notre étude montre les bénéfices associés à la diversité des cultures coexistantes au sein d'une mosaïque paysagère qui renforce la diversité et l'activité des Chiroptères. Cela soutient un contrôle biologique plus important dans certains écosystèmes de cette mosaïque, et renforce la conservation de la biodiversité dans les paysages agricoles.

Mots clés Terres agricoles, mosaïque des cultures, Chiroptères, conservation, insectes ravageurs, Lépidoptères, *Lobesia botrana*, *Sesamia nonagrioides*, *Thaumetopoea pityocampa*

2

DIVERSE AGRICULTURAL LANDSCAPES INCREASE BAT ACTIVITY AND DIVERSITY: IMPLICATIONS FOR BIOLOGICAL PEST CONTROL

Tortosa, A., Giffard, B., Barbaro, L., Froidevaux, J. S. P., Ladet, S., Delhommel, J., & Vialatte, A. (2023). Diverse agricultural landscapes increase bat activity and diversity: Implications for biological pest control. Agriculture, Ecosystems & Environment, 345, 108318. https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108318

Abstract

Diverse landscapes consisting of mixed crops are expected to support higher biological control, while also contributing to maintain farmland biodiversity. Although bats are known as predators of many farming pests, few studies to date have investigated how their foraging activity may enhance natural pest control. Here, we tested the hypothesis that crop mosaics would provide a temporal continuity in prey availability for bats, ultimately resulting in higher biological control. We sampled bat activity and diversity, and the abundance and damage of three major pests of vineyards, maize, and pine plantations, in both simple and diverse landscapes mixing the three production types. Bat species richness and total activity were higher in vineyards and pine plantations located within diverse landscapes. Bat foraging activity also peaked within diverse landscapes. In vineyards, moth abundance decreased with bat species richness. In pine plantations, pest damage decreased with bat foraging activity. In maize fields, pest abundance and damage increased with bat richness and activity longer term investigations would be necessary to assess their actual effectiveness. Our study advocates for promoting a diversity of coexisting crops within agricultural landscapes to enhance bat activity and diversity, which in turn would sustain higher biological control and bolster biodiversity conservation in farmland.

Keywords

Farmland; crop mosaic; Chiroptera; conservation; pest insects; Lepidoptera; *Lobesia botrana*

2.1 Introduction

The intensification of agricultural production systems, by increased use of chemical inputs, landscape simplification and homogenization of the crop mosaic, has led to a dramatic decrease in farmland biodiversity (Benton, Vickery, and Wilson, 2003; Flynn et al., 2009; Geiger et al., 2010; Tilman et al., 2011; Tscharntke et al., 2005). These negative effects are suspected to threaten the long-term stability of ecological processes involved in ecosystem

services limiting sustainability and resilience of agroecosystems (Cadotte, Carscadden, and Mirotchnick, 2011). It is therefore urgent to develop a form of agriculture that is more oriented towards ecological intensification. In particular, farmland biodiversity supports many ecosystem services such as pest control (Dainese et al., 2019; Tscharntke et al., 2012), which has traditionally been a costly challenge for farmers given that pests are responsible for around 20% of yield losses irrespective of crop types (Duflot et al., 2022; Oerke, 2006). Arthropod pests are also acknowledged as a major threat to forest health, and are likely to worsen with severe outbreaks due to global change (Simler-Williamson, Rizzo, and Cobb, 2019).

Pest infestations are known to increase in monoculture landscapes, but it is also greater in more favourable landscapes, i.e., when the proportion of host crop cover is higher within the crop mosaic and/or is increasingly connected (Rand et al., 2014; Veres et al., 2013). Moreover, biological control of pests by their natural enemies tends to be less effective in simplified landscapes, i.e. crop-dominated landscapes, because the effect of local management often interacts with landscape complexity (Rusch et al., 2016). While the role of SNH on biological control has been intensively studied, the benefits of crop diversity itself are less well understood (Veres et al., 2013). It is now widely established that landscape spatio-temporal heterogeneity enhances multitrophic abundance and diversity of natural enemies (Sirami et al., 2019) in part by promoting complementary resources for natural enemies, including foraging areas, food sources, shelter, nesting and overwintering sites (Bertrand, Burel, and Baudry, 2016; Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015). However, the actual consequences in terms of biological pest control remain inconsistent across regions, sites and experiments, probably due to complex interactions between farming practices and landscape context leading to synergistic or antagonistic effects (Barbaro et al., 2017; Etienne et al., 2022b; Muneret et al., 2019; Ricci et al., 2019). Although the relationship between natural enemy diversity and the effectiveness of biological pest control is generally positive, it can be substantially disrupted by, e.g., intra-guild predation within the natural enemy community (Letourneau et al., 2009; Martin et al., 2013).

Insectivorous bats are efficient natural enemies of key pest arthropods in temperate agroecosystems and forest ecosystems (Ancillotto et al., 2022; Blažek, Konečný, and Bartonička, 2021; Boyles et al., 2011; McCracken et al., 2012). For instance,they are both efficient in annual crops such as maize fields (Aizpurua et al., 2018; Maine and Boyles, 2015; Whitby et al., 2020) and perennial crops such as vineyards and orchards or in plantation forests (Charbonnier et al., 2014, 2021). In agricultural landscapes, most bat species rely on woody features for commuting and foraging, depending on their wing morphology and echolocation strategy (Frey-Ehrenbold et al., 2013; Froidevaux et al., 2019; Garin et al., 2019), and some bats can forage above crop fields (e.g., open-space foragers; Heim et al., 2015). Higher landscape diversity and shorter distances between roosting sites and other foraging habitats (e.g. water bodies, riparian zones) promote bat activity and species richness (Monck-Whipp et al., 2018; Rainho and Palmeirim, 2011). Bats are also central-place foragers as they used to return to the same site after foraging, with an average distance between foraging areas and roost for many species most often less than 3 km (Laforge et al., 2021), but occasionally up to ten of kilometres to reach high rewarding areas (Bruun and

Smith, 2003). Most insectivorous bats are generalist predators that are able to maintain vital rates and stable populations by shifting to alternative prey and by feeding on several adult moths. Although their foraging strategy and habitat selection (or use) are different, species belonging to different guilds have been shown to feed on the same pest moths (Garin et al., 2019).

Thanks to the development of new molecular analysis techniques such as DNA metabarcoding, many moth pests of both annual and perennial crops have been detected in bat diet (Aizpurua et al., 2018; Charbonnier et al., 2021). Nevertheless, these qualitative approaches only highlight pest consumption and do not allow inference about pest control (Russo, Bosso, and Ancillotto, 2018). Several studies demonstrated the role of bats as biological control agents in specific crops such as maize or rice, using (semi-) experimental approaches (e.g. Maine and Boyles, 2015; Puig-Montserrat et al., 2015). Yet, little is known regarding the influence of the landscape and the season on bat activity resulting in more effective biological control.

Crop mosaic diversity at the landscape scale, i.e. agroecosystems mixing trees (forest patches, hedgerows) and crop fields, may be particularly favourable to enhance pest control provided by bats. Crop diversity is expected to increase the co-occurrence of annual and perennial crops offering complementary food and roost resources both temporally and spatially across the entire bat activity period, depending on variation in seasonal energy demands. In addition, crop diversity may benefit a large range of bat species including species with different echolocation, foraging strategies and conservation concerns. Our study focuses on whether the complementarity of three crop types, namely maize, vineyard and pine plantations, at the landscape scale, would affect bat communities and their potential usefulness in terms of biological control, i.e., is the mixture of these three crops at the landscape scale favourable to bats and does it favour biological control of pests?

Our first objective was to evaluate the effects of more diverse agricultural landscapes on bat community and its foraging activity. We predicted that in landscapes mixing the three crops, the presence of higher diversity of landscape elements favourable for bats would provide complementary resources, resulting in higher species richness and bat activity. Our second prediction is that bat guild-specific responses are expected because crop-diverse landscapes display higher diversity in habitat structures than crop-dominated ones.

Finally, because we predicted that landscapes that are more diverse regarding co-occurring crop types may offer a higher food resource continuity through the succession of each lepidopteran pest biological cycle, we expected a higher foraging activity and less crop damage in these landscapes. To account for the effectsof plant resource availability provided by the dominant crop on phytophagous insect abundances, we also directly assessed the abundance of other moths and other alternative bat prey.

2.2 Material and methods

2.2.1 *Study area and site selection*

The study area was located in the south west of France, between Gironde and Lot-et-Garonne counties and near Langon (44°33'19.508"N, 0°14'42.454" W). This area is dominated by vineyards (Sauternes and Graves vineyards), maize fields and pine plantations (mainly *Pinus pinaster*).

Within this study area, we selected thirty-seven landscapes (a 563-m radius scale; Fig. 2.1 according to the predominance of one or all three target crop types. Thirty landscapes were dominated by only one of the three crops, i.e. 10 simplified landscapes dominated by vineyards (mean: 70%; range 57% 78%), maize fields (mean: 52%; range 21% 76%, without any other dominant crop) or pine plantations (mean: 79%; range 63% 100%), respectively. Seven landscapes were selected that had all three crop types in varying proportions but their total surface cover was at least 45% of the total area (hereafter referred to as 'diverse landscapes'). Among the 17 vineyards sampled two were organically managed and maize fields were all conventionally managed.

2.2.2 *Field sampling of targeted Lepidoptera and potential alternative prey*

Vineyards (*Vitis vinifera* L.), maize (*Zea mays* L.) fields and pine plantations (mainly *Pinus pinaster*) dominate agricultural landscapes of South-western France. Key pests include the European grapevine moth *Lobesia botrana* Denis & Schiffernüller (Lepidoptera: Tortricidae), which cause direct losses in grape production (Delbac and Thiéry, 2016); the Mediterranean corn borer *Sesamia nonagrioides* Lefèbvre (Lepidoptera: Noctuidae), which is one of the most damaging pests of maize in early stages (Maine and Boyles, 2015); and the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* Denis & Schiffernüller (Lepidoptera: Notodontidae), which is the main defoliator of pines reducing growth of young trees (Jacquet, Orazio, and Jactel, 2012). The flight peaks of these three species follow one another in time. The corn borer and the grape berry moth have between 2 and 4 generations per year, with a flight peak of the first generation at the end of April and the end of May, respectively. The control of the first generation is key to limit the abundance of the following generations. The pine processionary moth has one generation per year and a flight peak spread out between late June and early September. Current control of moth pests in crops consists of mating disruption, application of insecticide or Bt toxin but their effectiveness tends to decrease in a context of global warming and the appearance of resistance (Thiéry et al., 2018).

The data collection was carried out over three sampling periods in April, May and July 2021, according to the flight peaks of the targeted lepidopteran pests in each crop and in the study region. The first sampling period was carried out in April 2021 in the 17 vineyards: 10 vineyards in vineyard-dominated landscapes and 7 vineyards in diverse landscapes. We installed specific pheromone baited-traps of *Lobesia botrana* alternatively during 7 nights from 12 to 21 April 2021, 30m inside the fields. We also placed food traps containing diluted apple must in order to collect potential alternative prey (Figure B.1). Food traps were located

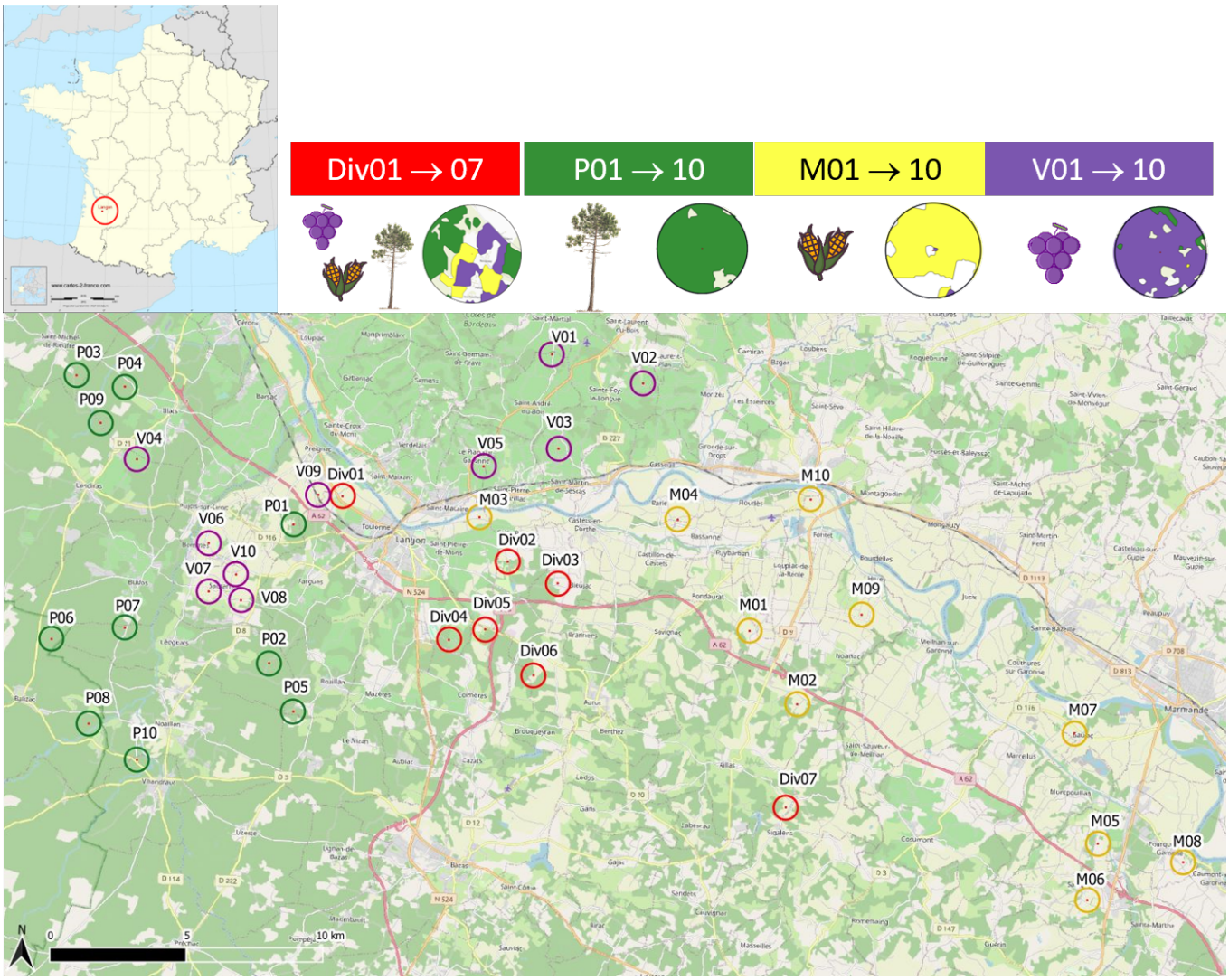


Figure 2.1: Map of the study area showing the two landscape types: simplified landscapes depending on the targeted crop (P: pine or M: maize or V: vineyards) and diverse landscapes (Div: three crops were represented).

50m away from the pheromone baited-traps in the same fields. After 7 nights, food traps were refilled and deployed for two more consecutive nights during the bat sampling.

The same experimental set-up was conducted in May in 16 maize fields and in July in 17 pine plantations. The pheromone baited-traps specific to *Sesamia nonagrioides* were placed from 18 to 27 May 2021 and specific to *Thaumetopoea pityocampa* from 28 June to 7 July 2021.

All insects collected in food traps were stored in a 70% ethanol solution. Among the collected insects, targeted moths, i.e. *Lobesia botrana* or *Sesamia nonagrioides* or *Thaumetopoea pityocampa* , were counted and added to those counted on pheromone baited-traps. The total relative abundance of moth species was determined in the targeted crop. The collected insects stored in ethanol were then dried for 24h at 60° and weighted with a precision balance. The total insect dry biomass for each site was determined.

2.2.3 *Bat monitoring*

The main activity period of bats ranges from spring to autumn and peaks during periods of high energy demands. For instance, after hibernation, female bats have to fulfil their reserves and ensure the rapid growth of their embryos. Therefore, pregnant females will need more food resources to achieve their pregnancy in June-July (Laforge et al., 2021). The lactation period is also a period of high energy demand, during which the females tend to forage closer to their roost and until the young forage in their turn (Arthur and Lemaire, 2015; O'Donnell, 2002).

Bats were recorded using an ultrasound bat detector model Elekon Batlogger A/A+ (Wigum GmbH, Germany); recording was triggered automatically when sounds in the frequency range 8–192 kHz with a signal-noise-ratio level above 6dB were detected. Detectors were programmed to record from 30min before sunset to 30min after sunrise. They were installed for two consecutive nights instead of the specific pheromone baited-traps, i.e. vineyards in both landscape types were sampled between 19 and 23 April 2021; maize fields between 25 and 29 May 2021; pine plantations between 5 and 9 July 2021. Bats were recorded only in nights without rain, with low wind speed (< 30km/h) and an average minimum temperature at night of > 10° (Parsons, 2007).

Species identification was supported by the Tadarida software, which classified calls to the most accurate taxonomic level with a confidence index value (https://github.com/YvesBas/Tadarida-C/; Bas, Bas, and Julien, 2017). As automated identification can generate significant error rates, we followed the procedure by Barré et al. (2019) in order to find the best compromise limiting species identification errors and maintaining a relatively high number of bat passes. Then, we removed acoustic data with a maximum error rate tolerance (MERT) of 0.5 to minimize false positives while keeping a high number of bat passes. We checked the consistency of responses using a more restrictive MERT of 0.1 (detailed results are available in Appendix B), which limited false positives but discarded more true positives. Call identifications were grouped at genus level for Plecotus spp. and we distinguished small and large Myotis spp. (see Table 2.1). The number of species or complex of species were counted per site and per night. Species of regional conservation concern (SCC) were identified according to the Nouvelle-Aquitaine regional red list (see Table 2.1; Liste des Nouvelle-Aquitaine, 2019).

We also grouped bats according to their echolocation range into three guilds (Frey-Ehrenbold et al., 2013; Schnitzler and Kalko, 2001) namely short-, mid- and long-range echolocators (SRE, MRE and LRE respectively - see Table 2.1).

As acoustic sampling does not allow differentiating individual bats, we used bat activity as a surrogate of bat abundance (e.g. Azam et al., 2016; Barré et al., 2019; Froidevaux, Louboutin, and Jones, 2017) which was calculated by summing the number of bat passes per site and per night. Bat pass was defined as the detection of a single or several bat calls during a 5-s interval, which was the best compromise between the risk to miss an individual and to count several times the same one (Kerbiriou et al., 2019; Millon et al., 2015). Global bat activity (i.e. global activity) was calculated by summing nightly bat activity of each species or complex of species. Guild activity (i.e. LRE, MRE or SRE activities) and SCC activity were

also calculated by summing the number of bat passes of species or complex of species that constitute the guild and the number of bat passes of species from SCC mentioned before (Table 2.1), respectively.

Finally, we quantified bat foraging activity through the mean bat sequence duration BSD (Kerbiriou et al., 2019) weighted by the number of bat sequences of each species or complex of species and of each guild (i.e. LRE BSD, MRE BSD, SRE BSD). Bat sequence duration corresponds to the total duration of a bat sequence (i.e. a series of bat calls), considering two acoustic events separated by a time interval shorter than 2s as a same bat sequence. Longer bat sequences indicate that a bat is foraging while shorter bat sequences would suggest that a bat is commuting (ibid.).

Table 2.1: List of species sampled in the study and aggregation of species used in the statistical analyses. Table shows the guild of each different sampled species (according to their echolocation range) and their conservation concern

Species	Complex of species	Guild	Status of species on the Nouvelle-Aquitaine red list
Nyctalus leisleri	–	LRE	LC
Nyctalus noctula	–	LRE	VU
Nyctalus lasiopterus	–	LRE	VU
Eptesicus serotinus	–	LRE	LC
Pipistrellus pipistrellus	–	MRE	LC
Pipistrellus kuhlii	–	MRE	LC
Pipistrellus nathusii	–	MRE	NT
Pipistrellus pygmaeus	–	MRE	DD
Hypsugo savii	–	MRE	LC
Miniopterus schreibersii	–	MRE	EN
Barbastella barbastellus	–	SRE	LC
Plecotus auritus	*Plecotus spp.*	SRE	LC
Plecotus austriacus		SRE	LC
Myotis blythii	Large *Myotis spp.*	SRE	EN
Myotis myotis		SRE	LC
Myotis emarginatus	Small *Myotis spp.*	SRE	LC
Myotis crypticus		SRE	NT
Myotis mystacinus		SRE	DD
Rhinolophus ferrumequinum	–	SRE	LC
Rhinolophus hipposideros	–	SRE	LC

LRE: Long-range echolocators; MRE: Mid-range echolocators; SRE: Short-range echolocators
LC: Least concern; NT: Near threatened; VU: Vulnerable; EN: Endangered; DD: Data deficient

2.2.4 *Evaluation of specific damages*

Specific damage was evaluated in maize and pine plantations to estimate the actual effects of bat predation on target lepidopterans. Damage in vineyards (glomerules on grape bunches) could not be assessed due to a frost episode that occurred at the beginning of April (2021) and greatly affected vegetative development of the grapevines.

Maize damage was evaluated the fortnight following bat sampling that corresponded to 10–15 days after 50% of the *Sesamia nonagrioides* peak flying (maximum of adult emergence) and to the maximum of larvae at the crawler stage. Three transects of 100 maize plants were observed in each field and the plants showing wilting were counted to assess larvae densities per field and per 100 plants (maize densities equal in all our fields).

In early February 2022, we estimated the density of larval colonies of *Thaumetopoea pityocampa* by counting the number of larval colonies on all pine trees located 100 m from the forest edge and on the first two rows where the larval colonies are concentrated (Dulaurent et al., 2012).

2.2.5 *Landscape metrics*

Using ArcGIS Desktop 10.5.1 software (ESRI, Redlands, CA, US), land cover was digitized from OSO 2019 (Inglada et al., 2017) and annual crops were identified for the study sites based on direct field observations.

Part of the landscape metrics were then calculated for a 1km 2 circle (i.e., inside a circular buffer with radius of 563 m, centred on the middle of the pheromone baited-trap and acoustic detector position). First, we used a descriptive variable (i.e. landscape type) to distinguish the type of landscape in which the measurements were made, i.e. either simplified (dominance of one targeted crop) or diverse (presence of all threecrops).

To describe crop mosaic compositional heterogeneity, the proportion of each targeted crop (vineyards, maize fields and pine plantations) was assessed and the Shannon crop-diversity index was specifically calculated on those categories. Another Shannon diversity index was calculated for the whole landscape based on the proportionof each land cover (other habitats than crops such as deciduous woodlands, water bodies, building, hedgerows with mainly deciduous trees) but it was highly correlated with the Shannon crop-diversity index of specific crops (Pearson's coefficient > 0.9), and was therefore disregarded for the analysis. The compositional heterogeneity of the SNH was described using the proportion of SNH, which grouped hedgerows, woodlands and water bodies and we also calculated the total length of hedgerows, which represented an indicator of configuration heterogeneity. The proportion covered by artificial spaces (i.e. buildings, roads, commercial and industrial areas) was calculated to consider the potential effect of artificialization.

As bats have a dispersal capacity from a breeding site to a foraging zone that may reach several tens of kilometres depending on the species, we chose to consider the distance to the nearest elements of the land scape with potentially significant effects on the sampled bat community (Laforge et al., 2021). Then we used the distances to the nearest water body,

hedgerow, forest edge, riparian zone and building (Arthur and Lemaire, 2015; Froidevaux et al., 2019; Laforge et al., 2021; Sirami, Jacobs, and Cumming, 2013). The distance to the Garonne, the main water body of the study area, was also considered (Salvarina, 2016; Salvarina, Gravier, and Rothhaupt, 2018). The distribution of landscape metrics is available in Appendix (Table B.1).

2.2.6 *Statistical analysis*

Spearman's correlations were performed on the different response variables in order to evaluate potential redundancies. All rho coefficients were below 0.7, except between total bat activity and MRE activity (Figure B.2).

To assess the influence of landscape type (monoculture versus three type crop mosaic) on bat community activity and foraging activity, we performed statistical analyses on both (i) the pooled dataset of the three sampling periods, and (ii) each separate dataset corresponding to the sampling in April, May and July respectively. Firstly, we tested independently the relationships between all response variables (i.e. bat species richness, global activity, SCC activity, guild activity and foraging activity) and the landscape type (crop-dominated versus diverse), using Generalized Linear Mixed-Effect Models (GLMMs; lme4 package) with the appropriate distribution (Gaussian or Poisson or negative binomial family) and considering site and night as random effects.

Secondly, independent variables (landscape metrics, biomass and relative pest abundance) were standardized. Pearson's correlations ($|r| < 0.7$) and collinearity with variation inflation factor (VIF values < 5) were tested using the corvif function (Zuur et al., 2009) for each period. Then, we modelled relationships between the response variables and different independent landscape variables depending on the landscape context of each targeted crop (Table 2.2) and co-variables such as biomass or relative abundance of targeted pest. We used GLMMs to create the full model, and then the dredge function (MuMin package) was run with a maximum of three independent variables in the same model to avoid model overparametrization, and site and night as random factors. We selected models with a δAICc < 2 and averaged coefficients were calculated using model.avg function (MuMin package). Distance-dependence in all model residuals was assessed using Moran's I test and appeared to be not spatially related (Moran's I test, all $p > 0.05$).

Finally, Spearman's correlations were calculated between the relative pest abundance and the index of damage for maize and pine plantations sampling periods. We also investigated correlation relationships between variables describing bat community or activity and relative pest abundances and the associated index of damage for each sampling period. Wilcoxon's tests were performed for the different variables responses and between landscape types.

All analyses were performed with R software version 3.6.3 (R Core Team, 2022).

Table 2.2: Description of the landscape metrics, co-variables and random factors used for each analysis, according to the dataset.

Dataset	Landscape metrics	Other co-variables	Random factor
All N = 99 (50 sites x 2 nights[a])	Landscape type (crop-dominated landscapes VS landscapes with the three crops)	-	(1|Site) + (1| Night)
Vineyards N = 34 (17 sites x 2 nights)	Shannon diversity of crops %SNH %Artificial Length of hedgerows Distance to the nearest building Distance to the nearest hedgerow Distance to the nearest riparian zone Distance to the Garonne Distance to the nearest forest edge	Biomass Relative pest abundance (number of *Lobesia botrana*)	(1|Site) + (1| Night)
Maize fields N = 32 (16 sites x 2 nights)	Shannon diversity of crops %SNH Length of hedgerows Distance to the nearest building Distance to the nearest riparian zone Distance to the Garonne Distance to the nearest forest edge Distance to the nearest water body	Biomass Relative pest abundance (number of *Sesamia nonagrioides*)	(1|Site) + (1| Night)
Pine plantations N = 33 (17 sites x 2 nights[a])	Shannon diversity of crops %SNH Length of hedgerows Distance to the nearest hedgerow Distance to the nearest water body	Biomass Relative pest abundance (number of *Thaumetopoea pityocampa*)	(1|Site) + (1| Night)

[a] Acoustic recording failed one night in pine plantations, therefore the total number of recording nights is 99 instead of 100.

2.3 Results

2.3.1 *Bat, pest and plant damage*

2.3.1.1 *Bat richness and activity*

We recorded a total of 17,786 and 13,386 bat passes, considering a MERT of 0.5 and a MERT of 0.9, that belonged to 16 taxa (Table 2.3). The average species richness was 7.4 (± 1.8) species in vineyards; 6.4 (± 2.3) in maize fields and 6.1 (± 1.7) in pine plantations.

Bat activity was mainly represented by MRE guild (72%) with the *Pipistrellus* genus as most frequently genus detected (39% *Pipistrellus pipistrellus*, 29% *Pipistrellus kuhlii*). LRE

Table 2.3: Guild and species bat activity with a maximum error rate tolerance of 0.5 (and a maximum error rate tolerance of 0.1 in brackets), i.e. number of bat passes recorded for each sampling period.

Taxa	Vineyards	Maize fields	Pine plantations	*Total*
Long-range echolocators - LRE	**810***(619)*	**531***(358)*	**2 691***(1 459)*	**4 032***(2 436)*
Nyctalus leisleri	679*(589)*	290*(233)*	1047*(804)*	2016*(1 626)*
Nyctalus noctula	4*(1)*	11*(8)*	0	15*(9)*
Nyctalus lasiopterus	0	14*0*	0	14*(0)*
Eptesicus serotinus	127*(29)*	216*(117)*	1644*(655)*	1 987*(801)*
Mid-range echolocators - MRE	**2 167***(1 716)*	**3 869***(2 834)*	**6 681***(5 680)*	**12 717***(10 230)*
Pipistrellus pipistrellus	1 209*(1 104)*	2 268*(1 917)*	3 415*(3 052)*	6 892*(6 073)*
Pipistrellus kuhlii	737*(572)*	1 302*(903)*	3 138*(2 628*	5 177*(4 103)*
Pipistrellus nathusii	200*(29)*	286*14*	122*(0)*	608*(43)*
Pipistrellus pygmaeus	11*(6)*	2*(0)*	0	13*(6)*
Hypsugo savii	6*(2)*	10*(0)*	6*(0)*	22*(2)*
Miniopterus schreibersii	4*(3)*	1*(0)*	0	5*(3)*
Short-range echolocators - SRE	**250***(152)*	**456***(323)*	**331***(205)*	**1 037***(680)*
Barbastella barbastellus	78*(73)*	306*(279)*	117*(72*	501*(424)*
Plecotus spp.	81*(15)*	123*31*	110*(44)*	314*(90)*
Small *Myotis* spp.	16*(2)*	3*(0)*	23*(12)*	42*(14)*
Large *Myotis* spp.	14*(6)*	14*(6)*	2*(0)*	30*(12)*
Rhinolophus ferrumequinum	9*(9)*	5*(3)*	59*(58)*	73*(70)*
Rhinolophus hipposideros	52*(47)*	5*(4)*	20*(19)*	77*(70)*
Total	**3 227***(2 487)*	**4 856***(3 515)*	**9 703***(7 344)*	**17 786***(13 386)*

and SRE guilds represented 22% and 6% of total bat activity; *Nyctalus leisleri* and *Eptesicus serotinus* represented each 11% of recorded activity.

Keeping bat passes with an error rate of less than 50%, i.e. a MERT of 0.5, there were 14 bat passes of species of conservation concern compared to only two bat passes when considering an identification error rate of less than 10%, i.e. a MERT of 0.1.

Foraging activity varied from 0.05 s to 0.81 s (mean for MERT of 0.5: 0.40 s; LRE foraging activity: 0.14 s ± 0.09; MRE foraging activity: 0.23 s ± 0.10; SRE foraging activity: 0.14 s ± 0.10).

2.3.1.2 *Pest abundance and alternative prey biomass*

The number of *Lobesia botrana* counted on pheromone baited-traps in vineyards, in April 2021 ranged from zero to six individuals(mean: 0.23 ± 0.19; Figure 2.2A). Relative abundance of *Lobesia botrana* was the lowest among the three targeted lepidopteran pests. The mean dry biomass was 0.25 g (± 0.30).

In May 2021, *Sesamia nonagrioides* counted in maize fields ranged from zero to 22 individuals per site (mean: 3.50 ± 5.56; Figure 2.2B). The mean dry biomass measured was 0.23 g (± 0.19).

Finally, in July 2021, the number of *Thaumetopoea pityocampa* ranged from 0 to 46 individuals per site (mean: 8.41 ± 11.11; Figure 2.2C). The mean dry biomass measured was 0.56 g (± 1.45) and the highest among the three sampling periods.

There was no significant difference between the relative abundances of pests in crop-dominated landscapes and in diverse landscapes (Figure 2.2), for each sampling period.

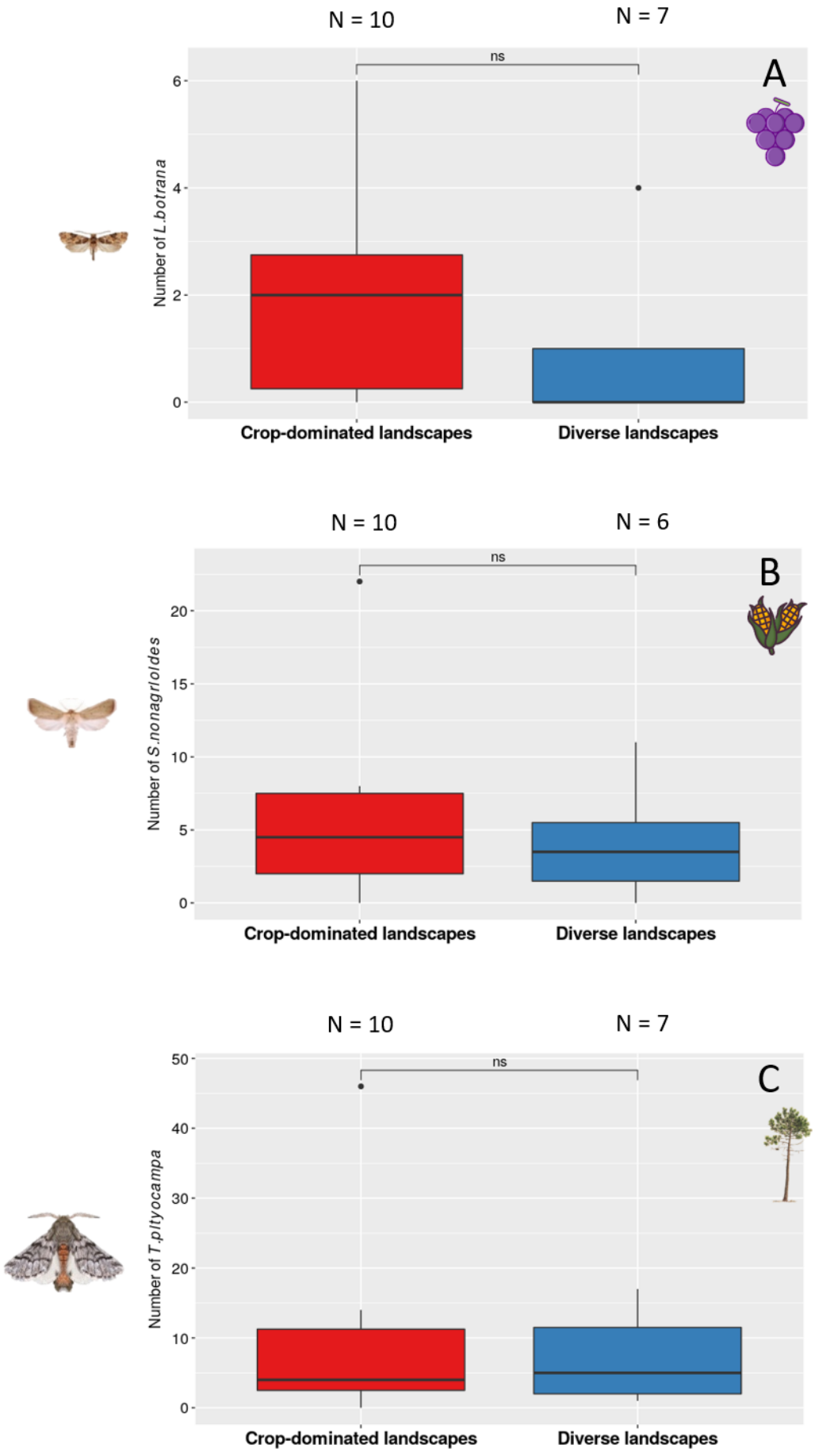


Figure 2.2: Relative abundance of the three targeted moths in the crops they were specialist about. Respectively (A) in vineyards (April) for *Lobesia botrana*; (B) in maize fields (May) for *Sesamia nonagrioides*; (C) in pine plantations (July) for *Thaumetopoea pityocampa* . N corresponded to the number of landscapes considered for each modality.

2.3.1.3 *Plant damage*

The damage index measured on maize plants was very low ranging from zero to 0.02, which corresponded to a maximum of six affected plants out of 300 observed.

The density of larval colonies of the pine processionary moth, varied among sites between 0 and 25 nests per site. Depending on the site, the total number of pines observed varied from 21 to 108 trees, with an average around 50 trees per site, leading to an index of damage ranging from zero to 0.61.

The index of damage calculated for pine plantations was significantly lower in diverse landscapes than in pine-dominated landscapes (Wilcoxon's test: W = 198, p-value = 0.019).

2.3.2 *Effects of landscape diversity on bat communities*

Results exposed in this paragraph correspond to response variables using a MERT of 0.5 in automated identification (for MERT of 0.1 results, see Table B.2).

Bat species richness was always higher in diverse than in simple landscapes (Table 2.4; Figure 2.3).

Total bat activity was significantly influenced by landscape type (Table 2.4; Figure 2.3). It was largely driven by the activity of MRE guild, which was also significantly higher in diverse than simple landscapes, as well as activity of species of conservation concern (Table 2.4).

The total foraging activity, was not significantly influenced by the landscape type. However when considering guild foraging activity, SRE foraging activity was significantly longer in diverse landscapes.

Table 2.4: Estimates and standards errors (± SE) of the effect of landscape type variable on species richness and bat activity (3 sampling periods combined, n = 99). MRE: Mid-Range Echolocators; SRE: Short-Range Echolocators; SCC: Species of Conservation Concern; BSD: Bat Sequence Duration.

	Response variable	Estimate (± SE)	z-value or t-value	P-value	Marginal R^2
Bat community	Species richness *Gaussian family*	1.01 (±0.43)	2.35	0.023 **	0.07
Bat activity	Total activity *Negative binomial family*	0.60 (±0.23)	2.61	0.009 **	0.08
	MRE activity *Poisson family*	0.58 (±0.28)	2.09	0.037 *	0.04
	SCC activity *Poisson family*	1.23 (±0.45)	2.75	0.006 **	0.14
Foraging activity	SRE BSD *Gaussian family*	0.05 (±0.02)	2.01	0.045 *	0.06

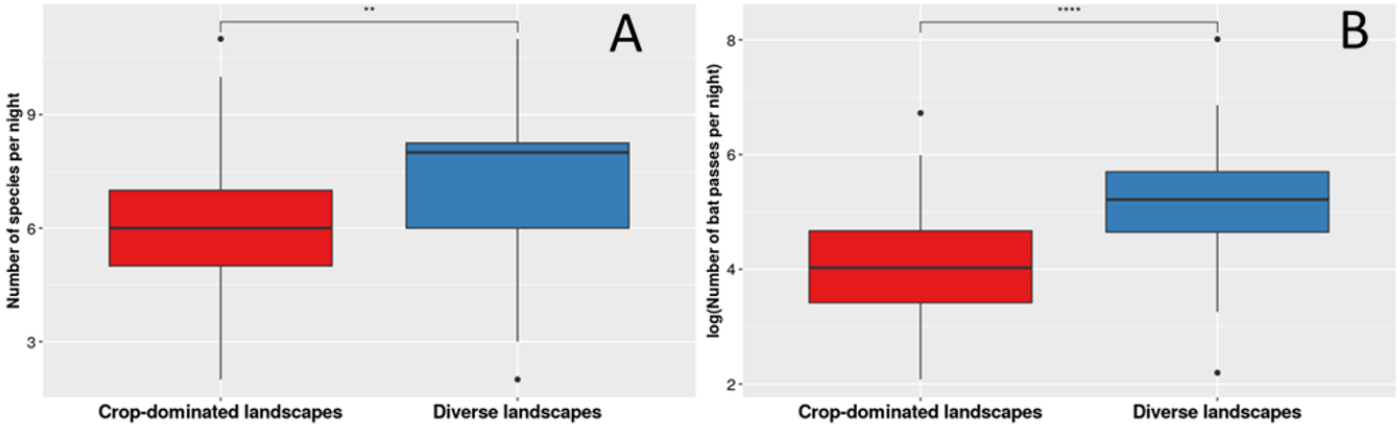


Figure 2.3: Bat species richness (A) and total bat activity (B - data log transformed) depending on landscape type. (** $p < 0.01$, **** $p < 0.0001$).

2.3.3 *Effects of landscape diversity on bat communities in vineyards*

Bat activity in vineyards in April increased with crop diversity and decreased with distance to the nearest hedgerow (Figure B.3). Crop diversity had also a positive effect on endangered bat species.

MRE activity followed the same pattern as total bat activity and peaked in diverse landscapes. LRE activity was positively related to the distance to the largest river and negatively to the distance to the nearest hedgerow.

In addition, the relative abundance of pest *Lobesia botrana* was negatively correlated with bat species richness (Figure B.4, Figure B.7) and SRE foraging activity.

2.3.4 *Effects of crop diversity and pest abundance on bat communities in maize fields, consequences on plant damage*

In maize fields in May, bat species richness was influenced positively by the proportion of SNH and negatively by the total length of hedgerows (Figure B.5, Table B.3). Total bat activity in maize fields significantly increased with the length of hedgerows and closer to forest edges and decreased closer to the riparian zone (Figure B.5, Table B.3).

Bat guild activity was driven by MRE activity, which was influenced positively by the distance to the nearest forest edge and negatively by the distance to the nearest riparian zone. SRE activity significantly decreased with the total length of hedgerows (Figure B.5, Table B.3). The activity of species of conservation concern in maize fields was significantly and positively related to the distanceto the nearest riparian zone. In addition, the proportion of SNH and the crop diversity index had a significant positive effect on SCC activity (Figure B.5, Table B.3).

Bat foraging activity was slightly but significantly positively influenced by the relative abundance of *Sesamia nonagrioides* and negatively influenced by the distance to the main river. Considering foraging activity through guild classification, SRE foraging activity was

negatively affected by the length of hedgerows and positively affected by the proportion of SNH and relative pest abundance. In addition, insect dry biomass and crop diversity had significant positive effects on LRE foraging activity (Figure B.5, Table B.3).

The abundance of *Sesamia nonagrioides* in sampled maize fields was positively correlated with bat species richness (Figure B.5, Figure B.7, Table B.4), SRE activity SRE and LRE foraging activities. Total bat activity was not significantly correlated with the index of damage on maize plants (Figure 2.4) whereas SCC activity and LRE foraging activity were positively correlated to the maize damage index (Table B.5).

2.3.5 *Effects of crop diversity and pest abundance on bat communities in pine plantations, consequences on tree damage*

In pine plantations in July, bat species richness significantly increased with crop diversity and decreased with the total length of hedgerows. Bat activity increased with crop diversity and distance to the nearest hedgerow, while activity of endangered bats only increased with crop diversity.

MRE activity was positively influenced in the same way as global bat activity. SRE activity was positively influenced by the three-crops Shannon diversity index and negatively by the total length of hedge rows (Figure B.6, Table B.3). The three-crops Shannon diversity index affected positively the SCC activity Figure B.6, Table B.3).

Bat foraging activity increased with the distance to the nearest hedgerow and crop diversity index. Relative abundance of *Thaumetopoea pityocampa* in sampled pine plantations was positively correlated with the index of damage measured on pine plantations but only in pine-dominated landscapes (Table B.5). Total foraging activity and especially MRE foraging activity were negatively correlated with the damage index (Figure 2.4, Table B.5).

2.4 Discussion

While more and more studies highlight the importance of landscape complexity for bats (e.g. Allegrini, Korine, and Krasnov, 2022; Krings et al., 2022; Ocampo-Ariza et al., 2022), there are still few studies that highlight their potential role in pest control within agricultural landscapes (Russo, Bosso, and Ancillotto, 2018).

This study provides evidence for the positive effect of the diversity of the crop mosaic at the landscape scale on bat richness and activity. The novelty of the study relies in focusing the approach on the biological control of three pests at key periods for bats in agricultural landscapes, and allowed us highlighting their effective role in natural pest control. In line with our hypotheses, our results suggest bat guild-dependent responses. On the one hand,long-range echolocators foraging activity was higher with pest abundance and damage index in maize fields. On the other hand, damage index on pine trees decreased with mid-range echolocators activity. These findings highlight the importance of landscape scale and pest control-centred approaches together with studies analysing bat diet, in order to quantify the role of bats in agricultural landscapes and to identify conservation actions.

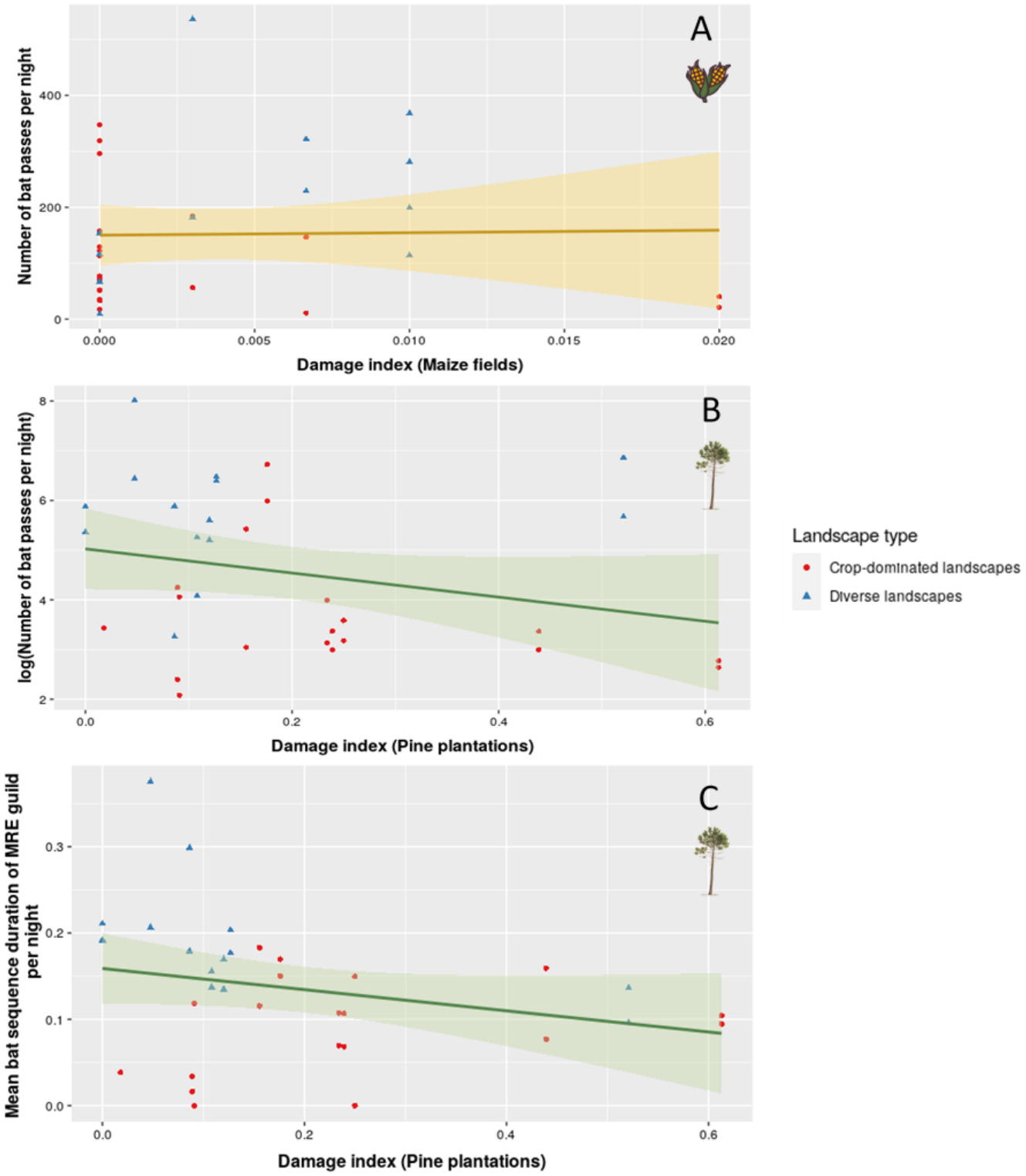


Figure 2.4: Relationships between total bat activity and damage index in maize fields in May (A) and in pine plantations in July (B), especially MRE foraging activity (C). Red points represent sampled points in maize- or pine plantations- dominated landscapes while blue points represent sampled points in diverse landscapes.

2.4.1 *More diverse landscapes foster bat species richness and activity*

Our models revealed that species richness and bat activity,especially mid-range echolocators activity (mainly *Pipistrellus* spp.) were higher in the more diverse landscapes mixing more or less equallythe three target crop types. These results corroborate with Monck-Whipp et al. (2018), who found that diverse agricultural landscapes improved both bat species richness and activity.

There are three main hypotheses explaining positive effects of crop diversity on species richness, bat activity and to a lesser extent on foraging activity. First, more diverse landscapes typically combined perennial and annual crops that may provide more diverse and abundant prey spatially within the landscape and over the time, especially for highly mobile taxa (Bertrand, Burel, and Baudry, 2016; Fahrig et al., 2015; Laforge et al., 2021). Particularly in our study design we hypothesised a temporal continuity in abundance of moth pests, whose flight peaks narrowly followed each other within the three crop types during the entire bat activity period. In diverse landscapes, prey abundance is likely to be more stable through the night as different species are active at different time in different habitats (Rydell, Entwistle, and Racey, 1996). Second, bats also depend on non-substitutable key resources, such as daylight roosting sites. Diverse landscapes, especially those combining trees and crops may provide these complementary resources year-on-year and then the proximity of foraging and roosting habitats may benefit both species richness and bat activity. Finally, the combination of annual and perennial crops, which have different phenologies and varying cover heights, offers a three-dimensional structure of the landscape. It is widely accepted that the different bat species do not commute and forage in the same way within the landscape according to their wing morphology and echolocation capabilities (Frey-Ehrenbold et al., 2013; Fuentes-Montemayor, Goulson, and Park, 2011). Therefore, landscapes with such three-dimensional structure may be favourable to a larger range of bat species classified into different guilds and will increase their activity. Furthermore, landscape elements such as forest edges or hedgerows contribute to landscape connectivity especially for bats belonging to SRE guild, which includes species that are relatively sensitive to landscape fragmentation and more active in well-connected landscapes (Fill et al., 2022; Frey-Ehrenbold et al., 2013).

In addition to the importance of a more diverse agricultural landscape in terms of crops, our study also showed the influence of the presence and the distance to SNH, which is consistent with previous studies (e.g. Laforge et al., 2021). Surprisingly, we found that a higher length of hedgerows was associated with a bat species richness decrease at the local scale, maybe due to less foraging bats gathering in optimal areas when hedgerow availability is low at the landscape scale. Also, hedgerows may benefit more to some bat species depending on their structure (strata), plant diversity and even height. Lacoeuilhe et al. (2018), showed that bat species preferred wooded hedgerows dominating in agricultural landscapes rather than a diversity of hedgerow types. Hawking bat species such as *Pipistrellus* spp., benefit from wooded hedgerows due to their vegetation that shelters a large number of insects and allows dispersal away from the wind (Lewis and Dibley, 1970). Moreover, gleaning foragers, which are mainly species from SRE guild, were associated with more complex hedgerows with diversified strata. These results also point out that the quality of the hedgerow itself might

be critical to explain its differentiated use by the different bat species (Froidevaux et al., 2019; Wickramasinghe et al., 2003).

Our study is therefore in line with several others that highlight both the benefits of the compositional heterogeneity of the crop mosaic but also its arrangement with other SNH and woodland habitats resulting in promoting bat diversity and activity (Fill et al., 2022; Maas et al., 2016; Monck-Whipp et al., 2018; Pedro et al., 2021; Puig-Montserrat et al., 2015; Rodríguez-San Pedro et al., 2019).

2.4.2 *Crops benefit from each other within the landscape in terms of biological control of pests*

Our study adds to the growing body of literature supporting the positive effects of diverse agricultural landscapes and woodlands on biocontrol agents such as bats resulting in higher pest regulation activity (Fill et al., 2022; Maas et al., 2016). We tried to find out the reciprocal benefits of different crop types already implanted in the region and all around the world. It appeared that crop association at the landscape scale offered benefits for each crop in terms of biological control of pests. In our study, grapevines and pine plantations indicate higher levels of biological control by bats in diverse landscapes than in landscapes dominated by a single crop. In vineyards, the abundance of moths decreased with the bat species richness. This represents an indicator of potential biological control, but the low moth population levels and the lack of damage measurements does not allow to affirm that this process is actually at play. However, in French vineyards, Charbonnier et al. (2021) highlighted the regulation role of bats on grape berry moths. Also the importance of adjacent forested SNH near vineyards for prey availability was assessed in Central Chile vineyards which suggests that both SNH and vineyards may promote bat conservation and resources (Chaperon et al., 2022). In pine plantations, in July, foraging activity (particularly MRE activity) was not correlated with the relative abundance of *Thaumetopoea pityocampa* but significantly and negatively with the index of damage on pine trees. These results partly corroborate those from previous studies showing that different species belonging to the three guilds are *Thaumetopoea pityocampa* predators without being independent on it in their diet (Garin et al., 2019) and that bats were efficient biological pest control agents for *Thaumetopoea pityocampa* . Bat foraging plasticity allowing them to concentrate their activity on local prey aggregates (Charbonnier et al., 2014), and the high mobility of pine processionary moths through the landscape may explain the non-detection of a relationship between bat activity and relative abundance of *Thaumetopoea pityocampa* (Battisti et al., 2015).

However, no difference of potential moth biological control was observed in maize between maize-dominated and diverse landscapes: while the abundance of moths seems to attract bats (in particular reflected by SRE and LRE foraging activities), the associated predator-prey dynamics does not allow for biological control. It is probably related to the rapid oviposition rate observed in *Sesamia nonagrioides*, with a maximum of egg-laying on maize as soon as 30% of the moths have emerged. Although the role of bats as predators of corn pests has been demonstrated (Maine and Boyles, 2015; Whitby et al., 2020) bats probably predate moths after most of the eggs have already been laid on maize plants. While

biological control of *Sesamia nonagrioides* in maize does not seem to be directly and solely controlled by bats, other natural enemies, such as parasitoids, can be involved in the egg stages of this pest and be favoured by diverse landscapes (Gardiner et al., 2009; Landis and Haas, 1992). Additional agricultural practices, not recorded in our study, such as the use of pesticides, may also vary between fields and dampen relationships between moth abundances and observed damage (Paredes et al., 2021). Nevertheless, maize appears to provide moth prey that benefit bats at the landscape level, possibly translating into a higher biological pest control by the same bats in the other adjacent crop types.

Our study illustrates that the diversification of agricultural landscapes to favour biological control can be thought of by taking advantage of the dominant crops in the landscapes, as an alternative to the introduction of new crop species, then without fundamentally modifying the local value chains (Vialatte et al., 2021). Our study is in line with the results of recent meta-analyses that show that crop diversification promotes biodiversity, biological control and yields (Beillouin et al., 2021; Paiola et al., 2020; Tamburini et al., 2020). It complements this work, which is largely dominated by intra-plot diversification by showing that crop diversification at the landscape scale is also a lever for biological control. While semi-natural elements in landscapes are widely known to support biodiversity and biological control (Dainese et al., 2019; Karp et al., 2018) and in particular by bats (Chaperon et al., 2022; Pedro et al., 2021) crop mosaics appear to be a complementary way of diversification. In the face of the risk of pest outbreaks associated with global warming (Klapwijk et al., 2012), our results open up avenues of alternative agroecological management to conventional agriculture for globally important crops such as maize (world's second cereal, FAOSTAT, 2020), planted forests (conifers account for more than 55% of the world's forest plantation resource) and grapevines (Brockerhoff et al., 2017; Hannah et al., 2013).

2.4.3 *Conservation implications*

It is widely recognised that habitat loss driven by the expansion of agriculture has led to biodiversity declines (e.g. Billeter et al., 2008). One of the main challenges for biodiversity conservation is therefore to maintain or enhance biodiversity by taking advantage of existing production types by increasing the diversity of crops, as well as their spatial and temporal arrangement at the scale of the wider landscape mosaic. This study highlights that considering crop diversity and more precisely annual and perennial crops with different ecological characteristics favourable for bats could represent an efficient conservation strategy to promote bat species richness, and favour species of major conservation concern in agricultural landscapes. Bat responses to landscape features vary depending on their home range size, species-specific echolocation call characteristics and foraging strategies that may explain the diversity of species identified and the role of agricultural landscapes as foraging and commuting areas (Frey-Ehrenbold et al., 2013; Laforge et al., 2021).

Finally, the activity of species of conservation concern was significantly and positively related to the most diverse agricultural landscapes. We suggest that the diverse landscapes mixing crops and forests studied here actually have a high conservation potential due to their higher structural complexity (Harvey and González Villalobos, 2007; Schroth, 2004)

allowing a differentiated use by a large range of bat guilds. Moreover, improving landscape compositional heterogeneity through an increase of the amount of key habitats such as hedgerows or riparian zones, their spatial configuration and their connectivity are of main importance (e.g. Froidevaux et al., 2017; Froidevaux, Louboutin, and Jones, 2017; Fuentes-Montemayor, Goulson, and Park, 2011; Heim et al., 2015; Monck-Whipp et al., 2018.

Mata et al. (2021) showed that a limited number of bat species, consisting of both common species such as *P. pipistrellus* and conservation concern species, are central in pest interaction networks and could be the focus of conservation strategies. The results of our study support that enhancing crop diversity by combining agricultural fields and forestry and also other landscape elements such as linear features promote complementary and more stable resources (e.g. roost, foraging, commuting), which will benefit to a large range of bat species with some positive effects on biological control in crop fields.

2.5 Conclusion

Because of their ability to disperse and as generalist predators, bats have been proved to be particularly important in controlling pest outbreaks (Boyles et al., 2011)2013). While more and more studies are focusing on the diet of bats via metabarcoding methods, few studies have been carried out to assess the role of bats for pest control (Russo, Bosso, and Ancillotto, 2018), and even fewer have considered the agricultural and forestry mosaic. Our study adds to the growing body of literature by (i) showing the positive effects of more diverse agricultural landscapes on bat richness and activity and (ii) supporting the efficacy of bats for the biological control of crop and forest pests (Charbonnier et al., 2014; Maine and Boyles, 2015). Agricultural landscapes combining a diverse crop mosaic (in a broad sense, including pine forestry) provide more stable resources over space and time for generalist predators such as bats. Thus, more diverse landscapes can allow for win-win strategies in each of the sampled crop increasing bat activity and biological pest control. In addition, more diverse landscapes benefit to a large range of bat species from different guilds, which may have a complementary predation on pests (Garin et al., 2019). These results may benefit greatly to biocontrol conservation, especially in the context of diversifying agricultural landscapes facing rapid global changes.

Supporting Information

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at doi:10.1016/j.agee.2022.108318.

See Appendix B

Quatrième partie

LA COMPLÉMENTARITÉ DES PROCESSUS ASCENDANTS ET DESCENDANTS POUR LE CONTRÔLE BIOLOGIQUE : EFFETS DU CONTEXTE PAYSAGER ET DES PRATIQUES AGRICOLES

AVANT-PROPOS DU CHAPITRE 3

Contexte L'hétérogénéité de la mosaïque paysagère et les pratiques agricoles affectent les interactions trophiques au sein des agroécosystèmes et influencent ainsi le niveau de contrôle biologique. Plusieurs études se sont intéressées aux effets de la diversité des communautés d'ennemis naturels sur le contrôle biologique mais sans évaluer les potentialités de complémentarité de prédation de plusieurs stades de développement d'un même ravageur. En effet, différents groupes taxonomiques peuvent exercer une activité de prédation tout au long du développement d'un ravageur, en l'occurrence ici sur la Processionnaire du pin (figure 1). L'hypothèse sous-jacente est qu'une pression de prédation complémentaire et continue permet de maintenir des densités de ravageurs en dessous des seuils de nuisibilité.

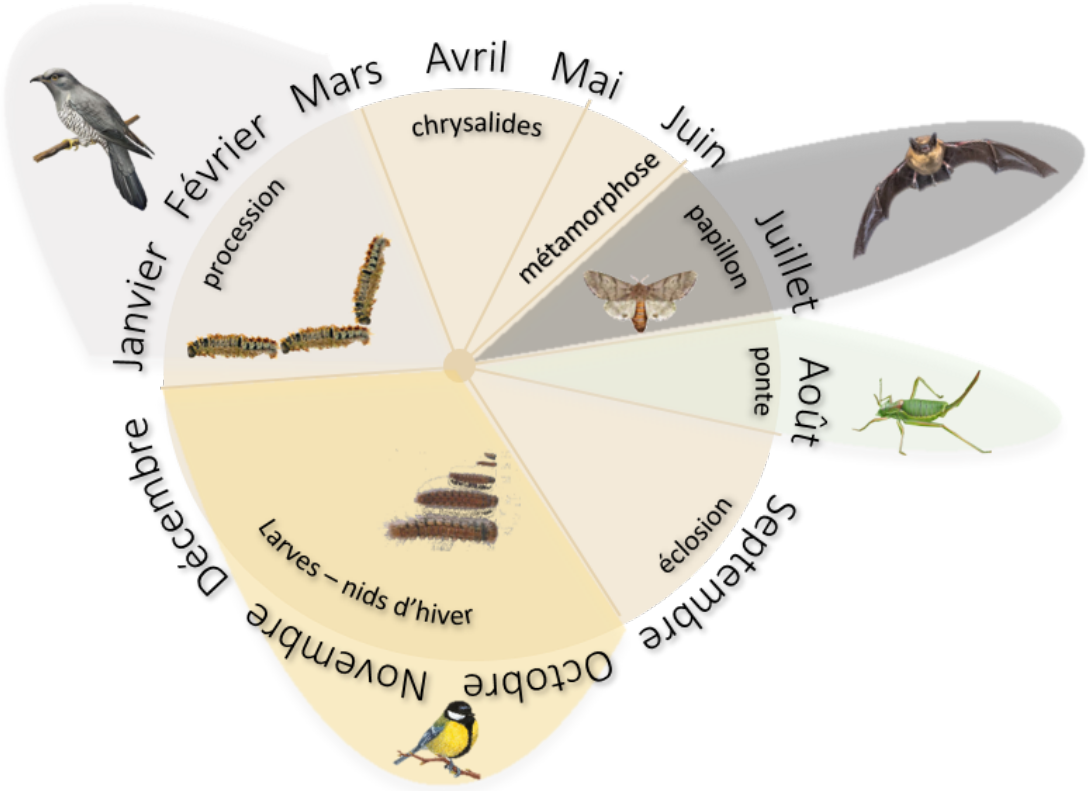


Figure 1 : Exemple de complémentarité entre prédateurs arthropodes et vertébrés pour le contrôle biologique de la processionnaire du pin, à différents stades de développement.

Deux hypothèses principales sont avancées quant aux effets de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère sur le contrôle biologique des bioagresseurs. D'une part, l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère favorise les prédateurs dans le paysage en fournissant des ressources complémentaires et stables. D'autre part, l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, et plus particulièrement la complexité du paysage avec la proportion d'HSN mais aussi la diversité de cultures, limite la densité de populations de bioagresseurs en influant sur l'accessibilité et/ou la qualité et/ou la quantité des ressources pour les populations de bioagresseurs.

Ainsi, ce sont à la fois des processus ascendants et descendants, qui jouent simultanément sur le contrôle biologique des ravageurs et rendent complexe la compréhension des effets paysagers sur le contrôle biologique.

Objectifs Dans cette étude nous avons cherché à démêler certains effets *top-down* et *bottom-up* de la régulation et à mettre en évidence des potentialités de complémentarité entre les différents types de prédation. Nous avons évalué les effets respectifs du contexte paysager et des pratiques agricoles sur les prédations et le niveau de contrôle biologique de *Lobesia botrana* dans les vignes.

Méthodes L'étude a été menée dans 38 paires de parcelles de vignes dont 19 étaient conduites en agriculture biologique et 19 en agriculture conventionnelle. Les taux de prédation sur les chrysalides et les œufs ont été mesurés via des cartes de prédation et la prédation des larves a été mesurée à l'aide de chenilles en plasticine. Les dégâts sur les vignes ont été décomptés au printemps, i.e. le nombre de nids de soies au printemps et à l'été, i.e. le nombre de perforations des baies de raisin. Le décompte des dégâts nous permet également d'avoir un indicateur de la densité larvaire du ravageur. Nous avons utilisé la modélisation d'équations structurelles afin de tester si les processus en jeu pour le contrôle biologique étaient plutôt dirigés par la prédation effective fonctionnelle des prédateurs ou par l'attractivité des parcelles à forte densité de ravageurs.

Résultats Nous avons montré que le modèle représentant l'hypothèse d'un contrôle biologique effectif assuré par les prédateurs était celui qui correspondait le mieux au système étudié. Ainsi, en considérant ce modèle, nous avons montré qu'il y avait un effet significatif négatif seulement de la prédation des chrysalides sur le nombre de nids de soies au printemps. De plus, nous avons observé des effets directs du paysage sur plusieurs types de prédation au printemps et à l'été et des effets indirects du paysage via la prédation des chrysalides sur les dégâts au printemps. Les pratiques agricoles, relatives à l'utilisation de pesticides ou de cuivre, avaient des effets négatifs sur les prédations et sur les dégâts. Enfin, nous avons montré que certaines prédations étaient corrélées positivement 2 à 2 et majoritairement influencées par des métriques paysagères.

Conclusion Les résultats obtenus par une approche statistique originale montrent l'importance majeure des processus top-down dans le contrôle biologique, assurés par des prédateurs qui sont favorisés par les caractéristiques du paysage. Nous montrons également que les processus bottom-up sont présents dans le système étudié, avec la diversité du paysage agricole qui limite l'accès aux ressources pour les ravageurs. Ces mécanismes sont complémentaires et peuvent permettre de stabiliser un niveau de contrôle biologique au niveau du paysage ; la réflexion de la gestion paysagère apparaît un levier important pour favoriser les synergies de prédation.

Mots clés Contrôle biologique, prédation, complémentarité, *Lobesia botrana*, paysage, pratiques agricoles, *Vitis vinefera*

3

DISENTANGLING THE PREDATION PROCESSES AT PLAY AND THEIR COMPLEMENTARITY FOR THE BIOLOGICAL CONTROL OF *LOBESIA BOTRANA*

Article en cours de préparation.

Axelle Tortosa[1], Aude Vialatte[1], Fabien Laroche[1], Adrien Rusch[2], Brice Giffard[2, 3]

[1] Université de Toulouse, INRAE, DYNAFOR, Castanet-Tolosan, France

[2] INRAE, ISVV, UMR 1065, Santé et Agroécologie du Vignoble, Villenave d'Ornon, France

[3] Bordeaux Sciences Agro, INRAE, ISVV, SAVE, F-33140, Villenave d'Ornon, France

Abstract

Biological pest control is a major ecosystem service and known to depend on landscape heterogeneity. Composition and configurational heterogeneity affects trophic interactions and pest density within agroecosystems. The landscape context also affects the perception of farmers and influences farming practices, which in turn can counteract the positive effects of the landscape, especially on natural enemies. Several studies have also looked at the effects of the diversity of the natural enemy community, but never precisely how predation at several stages of the pest lifespan could be complementary. The aim of this study was to assess the potential complementarity between predation rates at different stages of development for the biological control of *Lobesia botrana* in southwestern vineyards. We also wanted to assess how landscape and farming practices have direct and indirect effects on this biological control.

We measured predation rates on pupae and eggs using prey cards and larvae predation using plasticine caterpillars. Damage on vines was measured in spring through the number of silk nests and through the grape perforations in summer. The study was conducted in 38 vineyards, i.e. 19 organic vineyards and 19 conventional. We used landscape metrics at two scales and collected detailed farming practices both pesticide use and soil management in the vineyards. Biological pest control is driven by predation exerted by natural enemies rather than by grape moth density. However, it appeared that only pupae predation in spring decreased silk nests. Overall, landscape metrics associated with its diversity favoured the positive covariation of predation rates at several stages. Smaller vineyards promoted egg and pupae predation whereas the proportion of semi-natural habitats favoured caterpillar predation. Farming intensity affected negatively predation at several stages while higher grassy area limited the pest abundance in summer, i.e. grape perforations.

Our results suggest that top-down processes, considering predation at several stages, drive biological control of grapevine moth. Although only the increase of pupae predation is related to a decline of damage on grapes, this study highlights the potential for synergistic landscape effects on predation at several stages. Landscape metrics also promote positive

correlations between different predation through the season, confirming the key role of landscape in promoting the stability of biological control.

Keywords

Natural pest control, predation, complementarity, *Lobesia botrana*, landscape, farming practices, *Vitis vinefera*

3.1 Introduction

Pest control has traditionally been a costly challenge for farmers given that pests are responsible for around 20 % of yield losses irrespective of crop types (Duflot et al., 2022; Oerke, 2006) and is becoming a greater challenge as pests attacks are likely to worsen due to global change (Simler-Williamson, Rizzo, and Cobb, 2019; Skendžić et al., 2021). In addition, the intensification of agricultural systems over the last decades through the increase of chemicals inputs, fertilizers and pesticides, has led to biodiversity loss as well as a decline in populations of natural enemies: vertebrates and arthropods (Billeter et al., 2008; Flynn et al., 2009; Geiger et al., 2010), which play a key role in regulating pest populations (Dainese et al., 2019). Considering the negative impacts of traditional pest control methods on the environment it is therefore of major importance to develop ecologically sound approach to control pests.

Numerous studies have demonstrated that landscape simplification and crop homogenization, i.e. the presence of monocultures, reduce abundance and diversity of natural enemies in agroecosystems, increase pest infestations, resulting in lower level of biological pest control (Rand et al., 2014; Rusch et al., 2016; Veres et al., 2013). By contrast, there is a growing body of evidence concerning the positive effect of both landscape heterogeneity and crop diversity on natural enemies and reduction of plant damage (Beaumelle et al., 2021; Estrada-Carmona et al., 2022; Letourneau et al., 2011; Redlich et al., 2018). These effects are attributed to the fact that complex landscapes, i.e. supporting more than 20 % of semi-natural habitats (Boetzl et al., 2020), promote more abundant or diverse natural enemies, i.e. the natural enemies hypothesis (Langellotto and Denno, 2004). Landscape spatio-temporal heterogeneity supplies complementary or supplementary resources, such as food sources, but also shelter, nesting and overwintering sites, that benefit natural enemies populations and ultimately pest control services (Bertrand, Burel, and Baudry, 2016; Dunning, Danielson, and Pulliam, 1992; Landis et al., 2005; Root, 1973; Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015). However, pest control services delivered by natural enemies may not increase linearly with landscape complexity, as highly complex landscapes may promote higher competition and/or intraguild predation between natural enemies, limiting biological pest control (Martin et al., 2013).

Conversely, a positive relationship between landscape complexity and pest regulation does not necessarily indicate a top-down effect from natural enemies. Lower pest abundances in more complex landscapes can also emerge due to a lower probability for pests finding their

host plants and then feeding or reproducing, i.e. the resource concentration hypothesis (Root, 1973). This effect results from the fact that higher plant diversity induces chemical and/or physical host disruption (Andow, 1991; Chaplin-Kramer et al., 2011). However, actually how these two non-exclusive hypotheses actually shape pest control services in agricultural landscapes remains unknown.

Moreover landscape configuration, such as the average size of agricultural fields, affects natural enemies communities and their movements as well as pests populations (Clough, Kirchweger, and Kantelhardt, 2020; Fahrig et al., 2015). Then, complex landscapes with smaller fields have high density of edges with different other habitats resulting in higher potential for spill-over processes (Fahrig, 2017; Martin et al., 2019; Smith et al., 2014).

It is now widely admitted that farming practices may counteract landscape effects by cancelling the benefits of landscape heterogeneity and affecting directly or indirectly natural enemies communities (Ricci et al., 2019; Winqvist et al., 2011). On the contrary, the presence of semi-natural habitats can foster positive effects of organic farming practices (Muneret et al., 2019; Winqvist et al., 2011) and results in positive effect of organic farming on biological pest control (Muneret et al., 2019). However, these effects remain poorly understood, as they are taxa-dependent (Muneret et al., 2018; Ostandie et al., 2021b) and that there is a large variability of the intensity of practices, even within organic vineyards. The differences between organic and conventional systems is not such obvious, especially when looking towards perennial crops such as vineyards. For instance, the management of organic vineyards can rely on large amount of non-synthetic pesticides (e.g. fungicides with copper or sulphur) with negative effects on biodiversity (Karimi et al., 2021). Moreover, the management of inter-row vegetation in vineyards does not necessarily differ between organic and conventional fields, whereas the effects of intensive tillage have been shown to have negative effects on biodiversity (Winter et al., 2018). Finally, although the use of pesticides intended to reduce pest densities within fields, it could have in turn an impact on the resources and dynamics of natural enemies (Janssen and Rijn, 2021).

Because landscape context and farming practices directly or indirectly affect natural enemies and pest populations, it is important to disentangle the relative effects of host density, landscape diversity and farming practices on the level of biological pest control. This remains poorly understood especially in perennial systems.

The European grapevine moth *Lobesia botrana* (Lepidoptera, Tortricidae) is among the most damaging insects in European vineyards (Thiery, 2008) and its attacks cause large economic damage (Delbac and Thiéry, 2016; Moschos, 2006). Yield losses vary between years, but also according to the generation, with the second generation causing direct damage to grape berries. However, the underlying mechanisms of population densities and associated damage are not very well understood (Moschos, 2006). In addition, in the south-west of France, it is now common to observe a third generation before the harvest, depreciating grape quantity but also quality and causing higher economic losses. Natural pest control is an ecologically and economically promising solution (Power, 2010) as vineyards are one of the crops with highest pesticide consumption. All the developmental stages of *L. botrana* – egg, larvae, pupae, and moth – are predated by several natural enemies, such as arthropod predators or parasitoids, avian and mammalian predators (Rusch et al., 2015;

Thiéry et al., 2018). Previous studies have shown the potential complementarity between natural enemy guilds, especially between parasitoids and predators, and the expected positive relationship between biological pest control and natural enemy communities with higher functional diversity (Dainese et al., 2017b). However, the exact roles of functional groups found in vineyards and the efficiency of predation complementarity at different stages in terms of biological pest control are not known. Higher level of biological pest control may result from niche complementarity. For instance, carabid beetles are involved in pupae predation (Roincé et al., 2012; Thiéry et al., 2018), while birds and arthropods such as harvestmen can ensure larvae predation (Barbaro et al., 2017; Papura et al., 2020), flying moths are mainly predated by bats (Charbonnier et al., 2021) and ants, spiders or earwigs are involved in egg predation (Ostandie et al., 2021b; Thiéry et al., 2018). To date, no study has explored the complementarity potential depending on the life stage predation. The presence of different functional groups can also lead to facilitation processes, resulting in higher predation rates at several stages or at a particular stage.

In this study, we investigated how landscape features and farming practices affect predation of *L. botrana* at different stages and the direct and indirect effects on plant damage in French vineyards. Thus, we evaluated the potential synergies that favour a combination of predation at different stages and the result in biological pest control efficiency in spring and summer, during the two first generations of *L. botrana*. Through the assessment of silk nests in spring and grape perforations in summer, we also tried to disentangle the mechanisms involved behind the activity of predators. We tested two opposite hypotheses: (i) predator communities present in the landscape have a predation activity that participates to the regulation of the pest density, thus we predicted higher predation rates with lower pest density; or (ii) predators are attracted preferentially to the fields where the pest density is higher, thus we predicted higher predation rates with higher pest density. Then, we predicted that landscape heterogeneity through higher amount of semi-natural habitats and smaller vineyards would favour higher levels of predation rates, lower pest densities and reduce pest damage. We also expected consistent effects of biodiversity-friendly practices at field and landscapes dominated by organic farming: we predicted more effective biological control in less-intensive managed vineyards located in organic vineyard-dominated landscapes. We also expected an effect of landscape complexity on farming practices that would indirectly affect biological control. Finally, we did not have strong expectation towards even or uneven predation pressure depending on the pest development stage and if the combination of predation types is more efficient in terms of biological pest control.

3.2 Material and methods

3.2.1 *Study area and landscape metrics*

The study area was located in the south west of France (44°48'N, 0°14'W), in a vineyard-dominated region (Ostandie et al., 2021a). Within this study area, 19 pairs of vineyards were selected along two landscape gradients. Each pair contained one organic vineyard and one conventional vineyard; in total 38 fields were recorded. These pairs were chosen along

two gradients in a 500 m radius and a 1 km radius: a gradient of semi-natural habitats (ranging from 1.7 % to 62.6 % in a 500 m radius and 1.5 % to 78.4 % in a 1 km radius) and a gradient of proportion of organic vineyards (ranging from 2 % to 58.1 % in a 500m radius and 1.2 % to 28.1 % in a 1 km radius). These two gradients were slightly negatively correlated but this correlation was not significant (Pearson's ρ = -0.34 and -0.55, respectively at 500 m and 1 km radii). We explored the direct and indirect effects of several landscape metrics that characterize landscape composition and configuration features. To examine the effects of landscape composition we used the proportion of total SNH (i.e. forests, hedgerows, heathlands, permanent and temporary grasslands), woody SNH (i.e. forests and hedgerows), vineyards, and proportion of certified organic vineyards. Landscape configuration was characterized by the mean patch size of vineyards. As we know that the influence of the landscape on predator communities and thus on biological control can depend on the spatial scale considered, we chose to calculate these landscape metrics in a buffer of 500 m and 1 km radius around the centre of the field (Figure C.1). We obtained the land-cover map of the study area by combining GIS layers from the Soil Occupancy Product OSO 2019 (Inglada et al., 2017), the Land Parcel Information System for organic farming (*Registre parcellaire graphique (RPG) : contours des parcelles et îlots culturaux et leur groupe de cultures majoritaire* 2017) and field surveys to complete missing data on organic vineyards. We used QGIS 3.10 software and R studio (sf package, (Pebesma, 2018; Pebesma and Bivand, 2023) to calculate landscape metrics above.

3.2.2 *Local management*

Wine growers were interviewed between November 2019 and February 2020 to collect data on farming practices used within vineyards during the growing period in 2019. The TFI was used to describe the intensity of synthetic pesticide use (Lechenet et al., 2014). The TFI was calculated for each type of pesticides separately, i.e. insecticides, fungicides and herbicides. Organic vineyards only used copper- and sulphur-based fungicides, while conventional vineyards used a range of synthetic and non-synthetic substances to control fungal pathogens. Insecticides are used against Tortricid moths (Eudemis *Lobesia botrana* and Cochylis *Eupoecilia ambiguella*) but also leafhoppers (Cicadellidae) and especially mandatory treatments to reduce the risk associated with the flavescence dorée disease, transmitted by *Scaphoideus titanus* (Ball). Herbicides are only used within rows and in conventional vineyards. We then also used the copper quantity (in kg/ha) used in the different vineyards to assess the level of intensity use in organic fields especially. The proportion of grassy area within fields (permament herbaceous cover in inter-rows) was also calculated in all vineyards.

PCA of farming practices (Figure C.2) revealed the differences between organic and conventional systems, mainly driven by total amounts of applied synthetic fungicides, insecticides, herbicides and at the opposite, some variation of the quantity of copper used in organic fields.

3.2.3 *Biological pest control*

We assessed predation rates on several developmental stages of*L. botrana*, which is one of the most damaging pest in southwestern vineyards. Then we used semi-experimental sentinel approaches to quantify predation rates on pupae-, egg- and caterpillar-stages.

First, we assessed predation on *L. botrana* eggs and pupae using sentinel cards. The cards were composed of 5 pupae placed on a 10 x 4 cm reinforced tape on which sand was added to avoid trapping the arthropods. At the top of the cards was placed a strip on which 20 to 100 eggs of reared *L. botrana* females were laid. In each vineyard, 5 sentinel cards were attached to a vine shoot in the central row and every 5 meters from the edge. After 3-day exposure, the cards were collected and the numbers of remaining pupae and eggs were assessed, using a magnifying binocular in the laboratory for eggs (Muneret et al., 2019). We then estimated predation rates for each card and development stage as the ratio of the number of prey predated to the total number initially exposed. Predation measures on sentinel prey cards took place twice, at the beginning of June 2019 and the end of July 2019 Figure C.3), which corresponded to first and second-generation cycles of *L. botrana*, respectively.

We assessed caterpillar predation using plasticine models mimicking pest larvae. Each larva was made of white, inodorous plasticine and shaped to reasonably mimic Eudemis larvae (Barbaro et al., 2017; Beaumelle et al., 2023; Muneret et al., 2019; Ostandie et al., 2022). In each vineyard, 30 plasticine caterpillars were fixed on 10 vine stocks. Five vine stocks were located at vineyard edges (5 m from the edge), and five vine stocks were located 25 m from the edge. Plasticine caterpillars were exposed during 13 to 15 days (between the 21th May and 7th June 2019) and we recorded predation marks by a range of predators such as arthropods, birds and bats (Barbaro et al., 2017). Predation rates on caterpillar stage was then estimated as the relative proportion of models showing obvious marks left per day (Barbaro et al., 2014).

3.2.4 *Grape berry moth damage/density*

In each vineyard, we measured the damage caused by first (end of May-early June) and second generations (end of July) of Eudemis larvae. Because larvae build nests with silk, we monitored nest occurrence along a transect of 100 independent grape clusters in the end of May and grape perforations in the end of July. Nests and perforations counts are also a good indicator of larval density (Delbac and Thiéry, 2017).

3.2.5 *Statistical analyses*

3.2.5.1 *Development of the specific structural equation model*

We used a Structural Equation Modelling (SEM) (Rosseel, 2012) approach to disentangle (i) whether predation activity is negatively or positively correlated with pest density, reflecting either effective regulation at landscape level or differential attractiveness of vineyards. We

examined (ii) how landscape metrics and farming practices influence directly and indirectly predation types and levels of infestations; and (iii) how the structure of predation types influence infestation.

Following the development of a conceptual model to guide the modelling process, the first step in the SEM process was to relate observed variables to the relevant constructs. The complete SEM represents a specific architecture that include hypothesized but unmeasured factors, i.e. latent variables, and measured variables, i.e. observed variables. For instance, landscape diversity was represented by five variables. Among the five variables, the proportion of SNH was associated with the proportion of woody habitats (L1 in Figure 3.1), the proportion of vineyards within a 500m radius was associated with the proportion of organic vineyards (L2), and the mean patch size of vineyards within both 500 and 1 km radii were also grouped (L5). The other two variables represented the proportion of vineyards within a 1 km radius and the proportion of SNH within a 1 km radius, respectively. Local farming practices were categorized by the pesticide use, i.e. TFI of synthetic insecticides, synthetic fungicides and synthetic herbicides separately, copper use and the proportion of grassy area (Figure 3.1). Predation types were considered separately depending on the predation type (i.e. egg or pupa or caterpillar predation) and on the sampling period. We dissociated infestation rates depending of the damage type and the sampling period: silk nests corresponded to first generation damage whereas grape perforations corresponded to second generation of the grape berry moth. All variables were examined for distributional properties and were centred and reduced as we presumed that each observed variable is linked to one latent variable with centred-reduced Gaussian distributions. Observed variables within a group are all positively inter-correlated (Figure C.4 and Figure C.5). A relation model based on a priori knowledge was introduced (see Figure 3.1).

3.2.5.2 *Model estimation and evaluation*

We assumed that all the relationships tested were linear. Model estimation was based on maximum likelihood. First, we aimed to determine whether the structure of the measurement model is compatible with the data, independent of the relational model. We used the Confirmatory Factor Analysis (CFA, ibid.) where all possible correlations between latent variables are permitted. The goodness of fit of CFA SEM was tested by applying parametric bootstrap on the chi-square statistics.

The second step consisted in evaluating the relational model by comparison with the CFA SEM. This test evaluates whether the chosen relational model is sufficient to express the correlation structure between latent variables. First, we compared the CFA SEM with a model where correlations between landscape and farming practices were allowed and with direct links from landscape and farming practices to predation types and infestations. This model was accepted. Then, we compared the previous best model with the one without landscape and farming practices correlations, this one was simpler and fit as well the data so it was kept.

In order to refine the model in line with the hypotheses underlying pest control through top down processes, we further constrained relation between predation and infestation in the

previous model (Figure 3.1). We forced this relation to be direct and negative from predation to infestation. The second hypothesis of vineyards differential attractiveness was represented by direct and positive links from infestation, i.e. pest larvae densities, to predation rates. The adequacy of model fit was evaluated using the model chi-square and its associated p-value, as well as through the examination of beta coefficients constrained within both models.

3.2.5.3 *Correlations between predation types*

Correlations between predation types were extracted from SEM model and the significant correlation threshold was calculated based on the number of observations. In our case, the significant correlation value is below -0.4 and above 0.4.

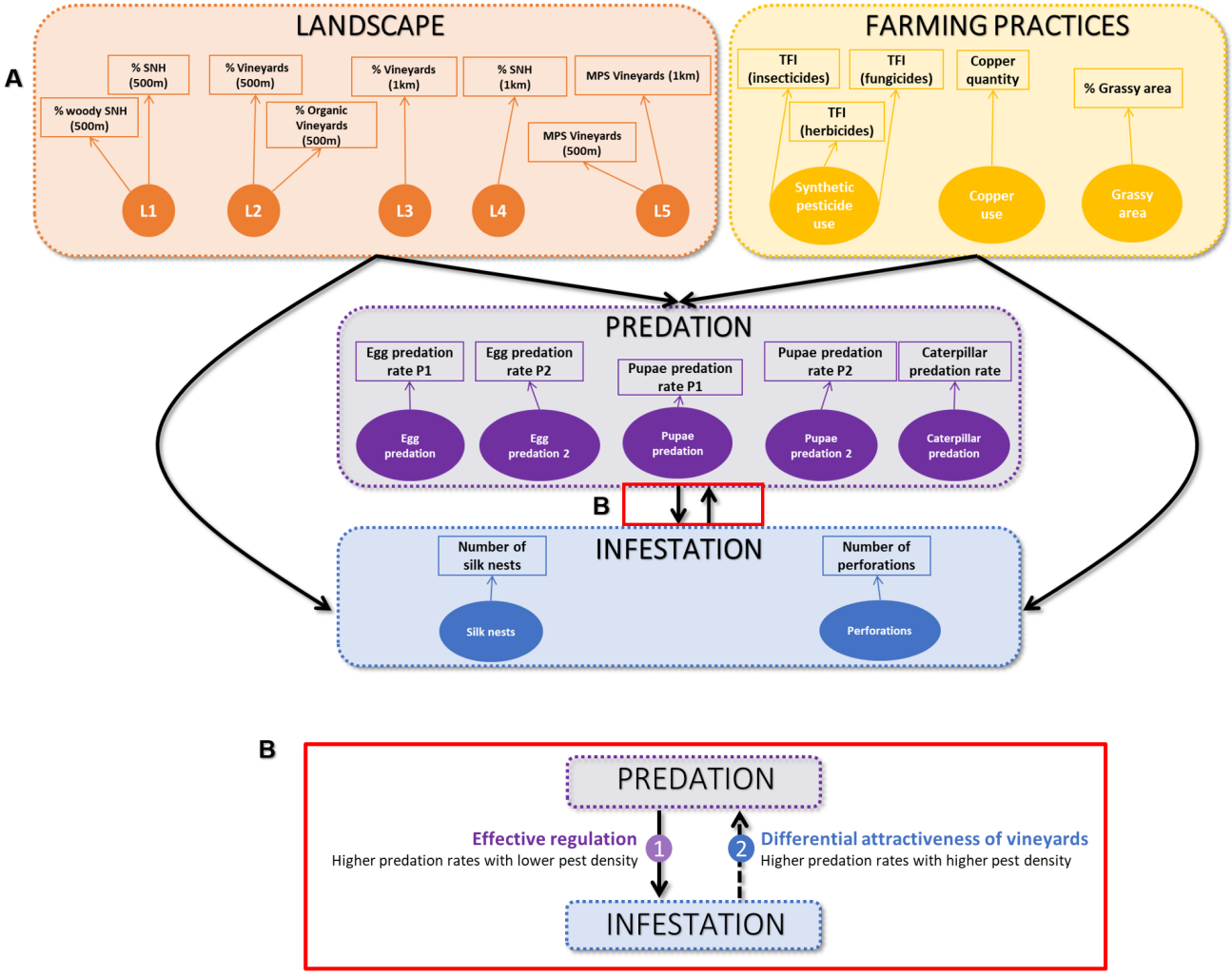


Figure 3.1: (A) SEM model in which circles represent the latent variables and boxes the observed variables that serve as indicators of latent variables. Latent variables relating to the same function or describing a same factor are grouped together graphically only in dotted boxes of the same colour. Then, the black arrows represent the effects of each latent variable within the boxes on each latent variables in the target box. (B) The two arrows (1) and (2) represent the mechanisms tested between the two SEM models. The arrow (1) was forced negative to evaluate the regulation potential through predation within the landscape. The dashed arrow (2) was forced positive to evaluate the differential attractiveness of vineyards. In the following analyses, we will focus on the top-down mechanism with the solid arrow (1).

3.3 Results

3.3.1 *Biological pest control*

3.3.1.1 *Predation rates*

The predation rate on eggs was on average (± SD) 0.192 (± 0.200) and 0.404 (± 0.239) in early June and late July, respectively. Pupae predation rate were higher in summer (0.517 ± 0.296) than in spring (0.448 ± 0.237). The lowest predation rate was on average 0.102 (±0.175) measured for caterpillar predation.

3.3.1.2 *Pest damage*

The number of silk nests per 100 grapes in spring ranged between 0 and 11 and was on average 1.34 (± 2.68). In the summer, the number of perforations on grapes ranged between 0 and 45 and was on average 6.26 (± 10.10).

3.3.2 *Evaluation of the two SEM models*

The first model, which tested the negative correlation between predation rates and infestation, converged normally (p-value = 0.032) and the constraints were respected. The second model, which tested the positive correlation between predation rates and infestation converged also normally (p-value = 0.029), however the constraints were not respected and the beta coefficients of the effects were set to zero. The first model is therefore the only one whose outputs are consistent with compliance with the constraints (see Figure 3.1).

3.3.3 *Direct and indirect effects of landscape and farming practices*

The proportion of SNH and woody SNH within a 500-m buffer radius increased caterpillar predation. Both egg predation (2 periods) and pupa predation were negatively influenced by the mean patch size of vineyards, i.e. predation rates were higher in smaller vineyards. Pesticide use negatively influenced predation rate of eggs (second period), pupae (second period) and caterpillars. In addition, caterpillar predation decreased with the increase of copper quantity used (Figure 3.2).

The abundance of silk nests was negatively influenced by the mean patch size of vineyards. The number of perforations was positively correlated with the proportion of vineyards and SNH within a 1 km buffer radius. Pesticide use and the proportion of grassy area (permanent herbaceous cover in inter-rows) had negative effect on the number of perforations. Finally, only the pupae predation affected negatively the abundance of silk nests (Figure 3.2).

Indirect effects were considered significant only if all the previous effects were significant. Then, the mean patch size of vineyards had an indirect positive effect on the number of silk nests (Figure 3.2).

3.3.4 *Correlations between predation types*

The correlation between the egg predation measured at 2 periods and the one between egg predation and pupae predation were greater than 0.4 ($r_{Eggs-Eggs2} = 0.472$ and $r_{Eggs-Pupae} = 0.412$, respectively, Figure 3.3). For both pairs of correlations the main factor explaining the correlation was the landscape.

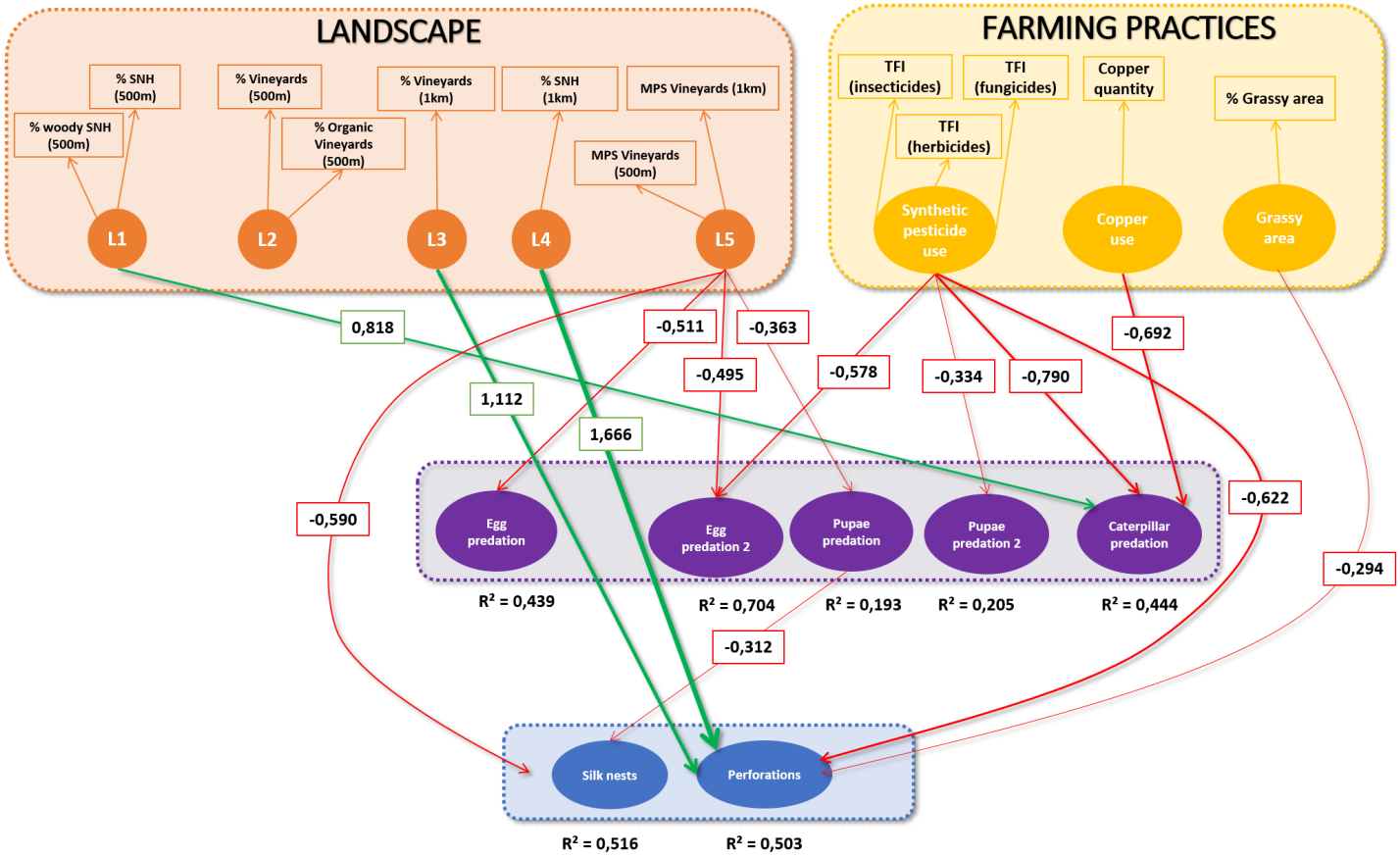


Figure 3.2: SEM model with significant effects and the corresponding standardised estimates. Green arrows correspond to positive effects and red arrows correspond to negative effects. The R-squared value represents the proportion of variance explained by the model for the endogenous latent variable.

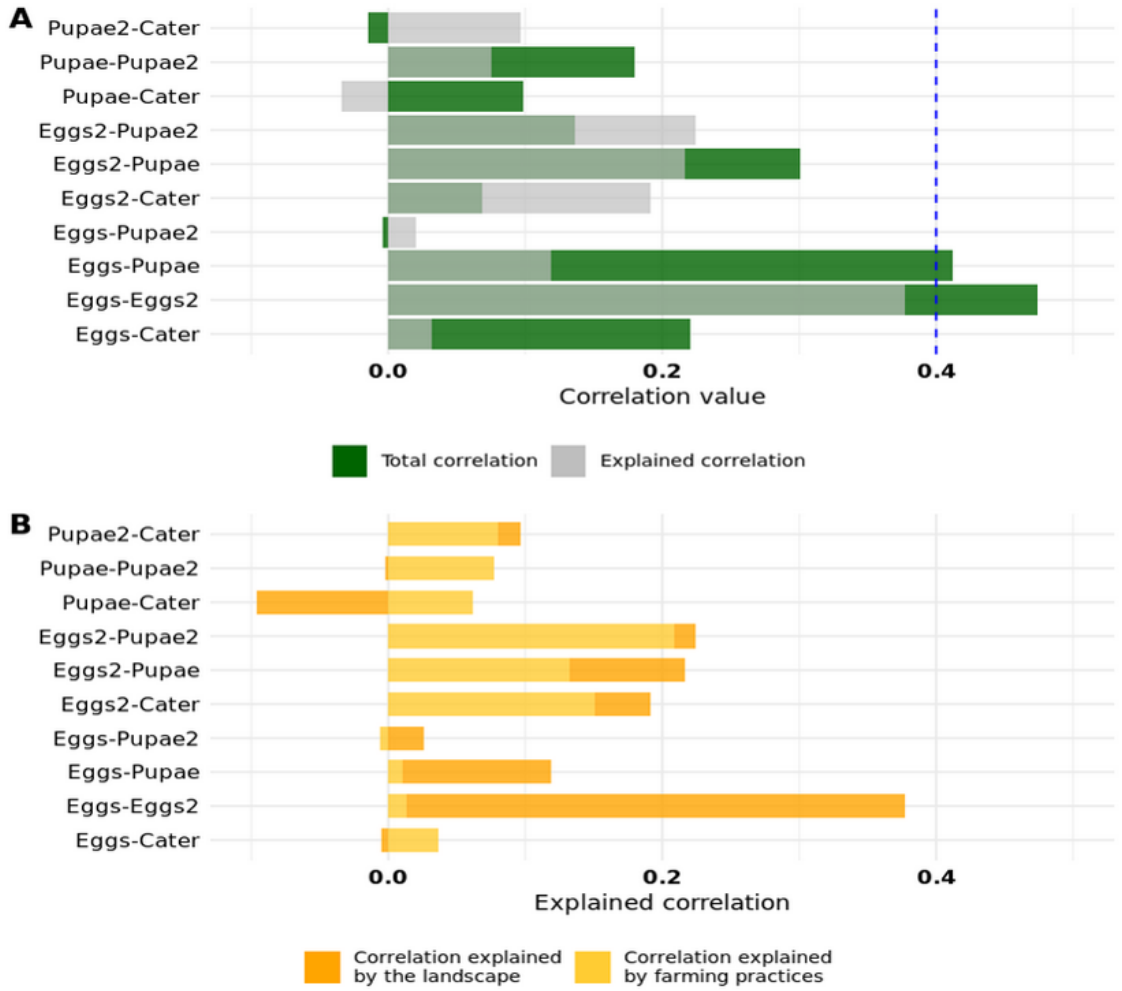


Figure 3.3: Correlations between the different predation types. Predation types followed by the number 2 correspond to the predation rates measured in summer and Cater is for predation on caterpillar using dummy caterpillars. Other predation types were measured in spring. (A) Total and explained correlation values between predation types 2 by 2. The blue dashed line corresponds to the threshold correlation value above which the correlation is considered significant for our dataset. (B) Part of correlations explained by the landscape and farming practices considered in the model.

3.4 Discussion

Biological control of the grape berry moth was ensured by a top-down control related to predation rates, especially at the pupae stage. Predation rates on eggs and pupae were negatively affected by the increased average size of the vineyards in the landscape. Conversely, the proportion of semi-natural habitats favoured caterpillar predation. All the predation rates were negatively affected by the intensity of farming practices, especially pesticide use higher in conventional vineyards. Pest damage of the first moth generation decreased in larger vineyards whereas perforations increased with the proportion of vineyards and SNH within 1 km radius. These results suggest that there are probably both dilution effect for the first grape berry moth generation and resource concentration effect on the second one. In addition, it appeared that only the increase of pupae predation is associated with a decline of the abundance of silk nests and not the combination of different predation rates, while predation rates covariate positively two-by-two and were mainly driven by landscape metrics. Finally, the decrease of silk nests was also affected indirectly by the landscape configuration through the pupae predation.

3.4.1 *Predators provide effective biological pest control on L. botrana in vineyards*

Our results suggest that biological pest control was effectively due to both top-down and bottom-up processes and that predators provide effective pest control. In our study, the objective was to assess the potential biological pest control, represented by damage of Eudemis and that also represented larval density proxies. We tested if the predation pressure affected pest densities or whether predators were attracted differentially in vineyards due to pest density. We hypothesized that biological pest control may be the result of predators' pressure limited in their pest food resource or the result of a prey density that implied higher predation activities where higher pest density was found (Gripenberg and Roslin, 2007; Pearce and Zalucki, 2006). Indeed, our analyses showed that the main process involved in the biological control of Eudemis was the predation pressure exerted by natural enemies at different stages of Eudemis development. This result implies that the framework within which to analyse the effects of landscape and practices on damage caused by Eudemis, is more relevant through the natural enemies hypothesis.

It is also widely accepted that, according to the resource concentration hypothesis, monocultures can favour pest density (Rand et al., 2014; Veres et al., 2013), whereas crop diversity would limit pest density by disrupting access to host plants (Finch and Collier, 2000). In the case of Eudemis, this bottom-up process has been demonstrated. For instance, Rusch, Delbac, and Thiéry (2017), showed that the larval nest density of the first moth generation was affected by local vegetation management with a significantly lower number of larval nests per field in vineyards with full compared with partial grass cover. Compared with this previous study, our results tend to show bottom-up processes at the origin of the limitation of perforations, i.e. the larval density of the second generation. This dilution effect may also vary between years according to the mean pest population. In fact, the second-generation larval density increased with the size of the vineyards and the proportion of SNH, but was

reduced by the proportion of grass cover. This may therefore suggest that in more complex landscapes, larger vineyards provide more localised resources that favour pests and at the same time limit access to the host plant through grass cover by diluting the host plant or reduce vine vigour and resource quality (ibid.). Conversely, the first generation larval density was higher in smaller vineyards, suggesting an effect of the concentration of host plant resources.

The prevalence of bottom-up or top-down processes may also depend on the year, and in particular, whether conditions are favourable for pest outbreaks. For instance, it has been shown that in a year of aphid outbreaks, the processes involved were more related to the dilution of host plant as resources related to crop diversity and resulting in lower pest density. Conversely, in a year when there was no outbreak, it was the edge density and the complementation hypothesis for natural enemies that responded to the density of aphids in the fields (Almdal and Costamagna, 2023). Thus, our results implied that both top-down and bottom-up processes are complementary, and landscape management plays a key role in biological pest control strategies.

3.4.2 *The combination of predation types did not lead to higher biological pest control*

Our results showed that the abundance of silk nests was limited by pupae predation whereas none of the different predation types had an effect on the abundance in the second generation. This result suggests that the effective biological pest control of Eudemis was mainly led by the predation at one developmental stage rather than the combination of different predation types (e.g., niche complementarity or facilitation). The pupae stage is a key stage that can condition the initial pest population in the spring. Biological control through pupae stage has long been considered through parasitism rates, which are often limited (Pérez Moreno, Cabezón, and Marco, 2000; Xuéreb and Thiéry, 2006), rather than in relation to predators. Then, the pupae predation could be even looked at the autumn onwards, at the time of overwintering. However, although immobile and vulnerable prey (Picchi et al., 2017), anti-predator mechanisms are put in place, such as being deposited in vegetation or buried in the soil, making predation more complex than it appears (Lindstedt, Murphy, and Mappes, 2019). In addition, our initial hypothesis on the combination favouring a higher level of biological control implies a diverse community of natural enemies, which may ultimately result in intraguild competition (Letourneau et al., 2009; Martin et al., 2013; Tylianakis and Romo, 2010). Then, further analyses using the detailed community for interaction network approach would be necessary.

One of our main results is that the covariation between different types of predation was positive two by two, except the pupae predation in summer with egg predation or caterpillar predation in spring. For instance, this implies that an increase in the rate of egg predation is related to a pupae predation increase in spring. Moreover, an increase of egg predation in spring is also related to a higher egg predation in summer. This suggests relatively similar predator communities may carry out egg predation, in both spring and summer. Furthermore, most of the correlations between predation types are explained by landscape metrics in our models, whereas the other non-significant correlations are explained by farming practices.

This result shows the stability of predation potential at certain stages of development in relation to stable elements of agricultural landscapes. This shows once again the high stakes and potential offered by landscape management (Vialatte et al., 2019, 2021).

3.4.3 *Vineyards configuration and farming practices affect predation types and biological pest control*

Our study illustrates that average vineyard size at the landscape scale play a key role for different predation types, i.e. pupae predation, egg predation in spring and summer, whereas caterpillar predation was rather affected by the proportion of SNH. This result suggests that different mechanisms are at play, involving different predator communities. First, pupae and egg predation increased in landscape with smaller vineyards suggesting active predator communities within fields and around. Several studies showed a biodiversity decrease with increasing mean field size (Clough, Kirchweger, and Kantelhardt, 2020; Sirami et al., 2019). Indeed, the increase in mean field size leads to a decrease in the density of field edges. The nature of these edges can be very different, ranging from vineyard-vineyard edges or permanent semi-natural vegetation including grassy strips, hedgerows, and forest edges. These edges are less affected by pesticide sprays, less intensively managed, and can therefore be relatively stable habitats for different taxonomic groups and provide additional and/or complementary resources (Dunning, Danielson, and Pulliam, 1992), which may encourage predator communities diversity and movements (Hass et al., 2018). Therefore, smaller fields increase edge density resulting in higher potential for biodiversity through supplementation, complementation and spill-over processes. Second, filed margins have been identified to be important for both common and rare species (Gabriel et al., 2006; Wuczyński et al., 2014) depending on their degree of habitat specialization and mobility. The caterpillar predation is theoretically more related to bird predation, which are assumed to be increase with the proximity to SNH and particularly woody SNH (Karp et al., 2018; Maas et al., 2015) and resulting in spill-over processes (Blitzer et al., 2012; Rand, Tylianakis, and Tscharntke, 2006). In line with previous studies in vineyards, it has been shown that foliage-gleaning insectivores are more abundant in landscapes with higher proportion of SNH and results in higher bird functional evenness and higher potential of avian pest control (Barbaro et al., 2017).

According to Rusch, Delbac, and Thiéry (2017), larval nest density, i.e. presence-absence of silk nests, was not affected by landscape composition metrics; however, we showed that it decreased significantly with average vineyard size. However, although we found that silk nests decreased in larger vineyards, smaller vineyards decreased indirectly larval silk nests through the increase of pupae predation. There are two main hypotheses explaining such result. First, larger vineyards promote higher amount of host plants, which may result in dilution effect, i.e. pests are more evenly distributed in the vineyard and less frequently observed. Second, smaller vineyards may imply more competition between predators with higher diversity of communities moving between fields and/or adjacent habitats (Blitzer et al., 2012). Moreover, summer damage, i.e. the number of perforations in grapes, increased with the proportion of vineyards and SNH in a 1 km radius, suggesting that other landscape processes are at play for the second generation of the grapevine moth. Higher proportion of

the host plant within the landscape favours the dilution of pest populations making more difficult for predators to operate. Another, more indirect link between landscape complexity and regulation stems from the fact that the landscape context leads to changes in farmers perception of the risks associated to pest and pathogen pressures, which ultimately influences their farming practices (Etienne et al., 2022a).

One of our main results is that farming practices, especially synthetic pesticide use, directly decreased perforations in the summer but also decreased caterpillar predation rate and predation rates assessed for the second period before the second generation of Eudemis. It is now widely known that pesticide use have negative effects on predator communities and biological pest control (Daelemans et al., 2023, 2022; Rusch et al., 2010a). In addition, the use of copper, which is more easily attributed to organic vineyards but also largely used in conventional vineyards, had negative effect on caterpillar predation. We hypothesize that higher intensity of pesticide use affects negatively functional communities such as generalist predator communities (Rusch et al., 2014) and also potential alternative prey resulting in a disruption of the food web (Chailleux et al., 2014; Koss and Snyder, 2005). Many studies have now shown that farming practices may counteract landscape effects (Ricci et al., 2019; Tscharntke et al., 2016). In our study, the model with the correlations between landscape metrics and farming practices was not kept suggesting that these two groups of variables were quite independent. More finely, the decrease of chemical inputs in organic vineyards is quite heterogeneous and not necessarily less intensive (Etienne et al., 2023). Then, a landscape with a high proportion of organic farming do not imply less intensive landscape. In addition, the number of tillage operations, historical contaminations (copper contamination in soil for instance) or the number of years since organic conversion are other variables that it would be interesting to characterise at field and landscape levels.

3.5 Conclusion

Nature-based solutions are increasingly applied in agricultural systems to promote biodiversity and pest control. Our underlines that it is mainly predation pressure at pupae stage that drives biological pest control rather than pest density. Nevertheless, pest populations of *L. botrana* are also sensitive to the landscape and we showed that although small vineyards indirectly reduce first-generation damage through pupae predation, they also directly concentrate pest populations. Other landscape features at a larger scale favoured higher level of damage in the summer, suggesting different landscape effects between first and second generations. These results reveal the complexity of the mechanisms involved and the difficulty of understanding them at several levels: perception of host plant by pests, predators perception of the pests and of the landscape. The different predations at different pest stages did not favour higher biological pest control; but predation on the pupae stage appeared to be relatively important, without considering the potential for parasitism. Moreover, our study highlights a functional approach to predation exploiting the complementarity hypothesis, in order to assess several levers for promoting biological control in perennial agroecosystems. Our results show that the landscape can have synergistic effects favouring predation at different stages of development. In addition, the intensity of farming practices tends to limit them.

Further studies should aim to refine the underlying mechanisms, through a functional approach by linking the predator communities involved, as well as the pest and pathogen communities. This confirms the need for multi-scale and multi-taxa functional approaches. Finally, because pest densities and damage do not seem to respond in the same way in spring and summer, it seems necessary to integrate a temporal dimension to elucidate existing interactions.

Supporting Information

See Appendix C

Cinquième partie

DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

1

BILAN DES CONNAISSANCES PRODUITES

L'objectif principal de cette thèse était d'améliorer les connaissances sur le rôle de l'hétérogénéité paysagère sur les complémentarités spatiales et la continuité temporelle des ressources pour le contrôle biologique des bioagresseurs. L'hétérogénéité de la mosaïque paysagère a été caractérisée à la fois par la proportion des différents HSN, des éléments de configuration du paysage et la diversité des cultures, dans des paysages de 500 m de rayon (chapitres 1, 2, 3) et 1 km de rayon (chapitre 3). L'intensité de gestion et le contexte local ont été considérés dans les chapitres 2 et 3, afin d'évaluer les potentielles interactions avec le contexte paysager.

Ce travail a bénéficié de données collectées en 2016 et 2019 sur 2 sites ateliers, qui assurent des suivis long terme (VCG et Bacchus) et des données issues d'une campagne de terrain spécifique à une question de recherche de cette thèse.

L'originalité de ce travail était (i) de considérer les effets réciproques des écosystèmes forestiers et agricoles pour le contrôle biologique dans chacun d'eux, (ii) de considérer des niveaux d'organisation distincts et le potentiel de gestion de compromis, ainsi que (iii) de tester explicitement si c'est la prédation exercée par une communauté de prédateurs disponibles dans le paysage qui sous-tend localement le contrôle du bioagresseur, ou si la concentration locale d'une population de bioagresseurs attire les prédateurs et résulte en un niveau de prédation local plus élevé.

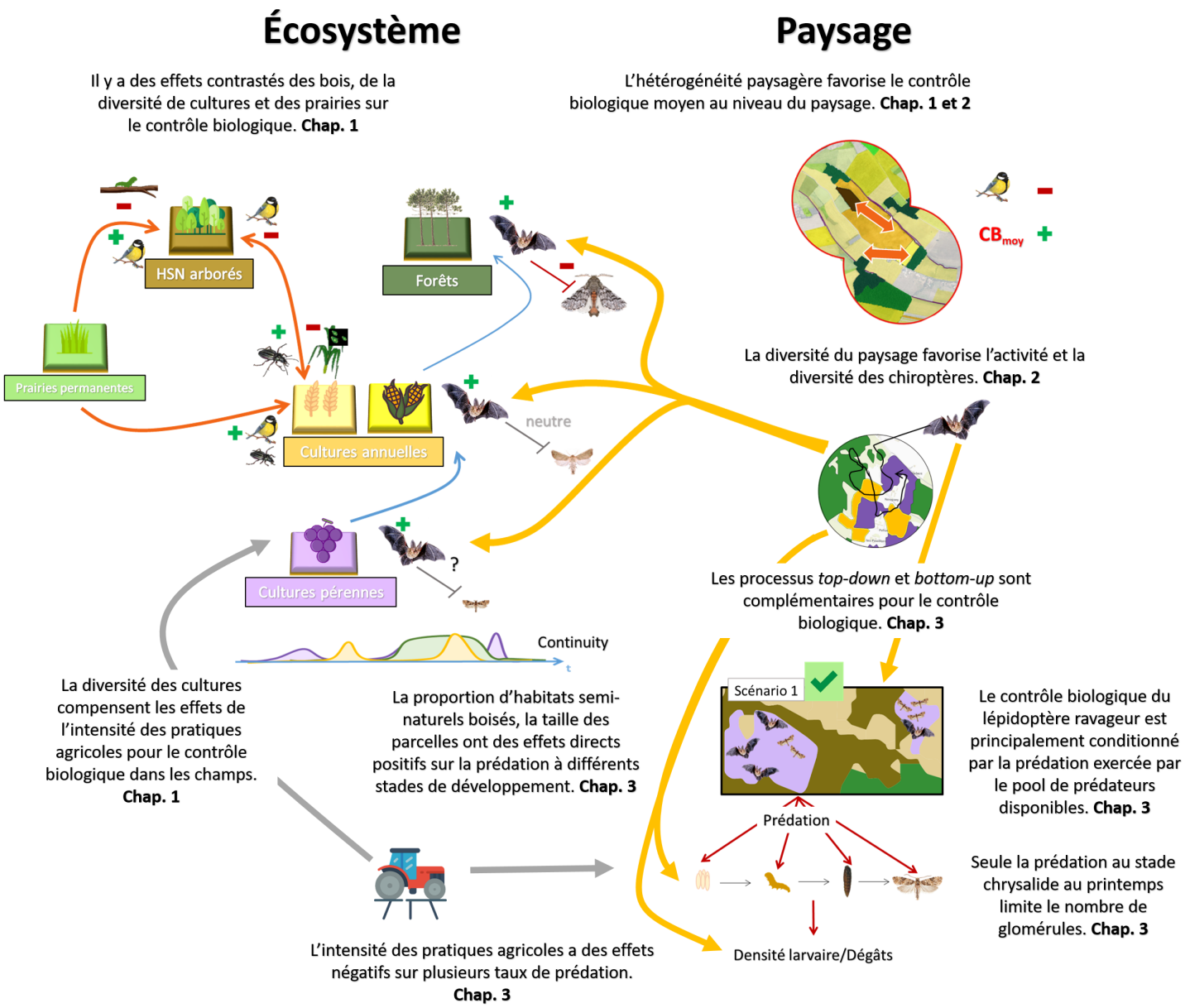


Figure 1.1 : Schéma des résultats de la thèse sur les effets de l'hétérogénéité spatio-temporelle de la mosaïque paysagère et des mécanismes ascendants et descendants sur le contrôle biologique des bioagresseurs. *Légende de la figure : voir page suivante.*

Légende de la figure 1.1 : En jaune, les résultats principaux concernent les effets de la diversité des cultures dans la mosaïque paysagère. Ces résultats soulignent les effets positifs de la diversité des cultures au sein du paysage sur l'activité des prédateurs et les potentialités résultantes en termes de contrôle biologique de Lépidoptères ravageurs. En orange, les résultats concernent les effets contrastés des écosystèmes pour le contrôle biologique mais la complémentarité au niveau du paysage. Raisonner l'hétérogénéité au niveau du paysage induit des compromis pour le contrôle biologique moyen. En gris, les résultats montrent les effets des pratiques agricoles sur le contrôle biologique des bioagresseurs. Ces résultats soulignent les effets négatifs de l'intensité de gestion sur les taux de prédation dans les parcelles et les effets compensateurs de la diversité des cultures dans des situations de gestion intensive. Les flèches bleues indiquent la succession théorique de la ressource en ravageurs dans les trois cultures et les potentialités de contrôle biologique par les Chiroptères à chaque période, dans chaque culture. Nos résultats montrent un contrôle biologique de la processionnaire du pin et des mécanismes potentiels d'attractivité des prédateurs dans les parcelles de vignes (richesse spécifique plus importante) et de maïs (activité plus importante). Les flèches bordeaux, mettent en évidence que le contrôle biologique d'Eudémis est dominé par des mécanismes descendants de contrôle biologique exercé par des prédateurs ayant une activité de prédation sur plusieurs stades de développement.
L'épaisseur des flèches n'est pas relative à la taille d'effet.

1.1 Les différents types d'occupation du sol ont des effets contrastés sur le contrôle biologique des bioagresseurs au niveau de l'écosystème mais sont complémentaires au niveau du paysage

Nos résultats montrent des antagonismes des différentes composantes du paysage agricole sur le contrôle biologique réalisé dans l'écosystème. En effet, dans le chapitre 1, nous avons vu que la proportion de bois dans le paysage favorise le potentiel de régulation des chenilles dans les bois et diminue le taux de prédation des pucerons dans les parcelles de céréales à paille. À l'inverse, la diversité des cultures favorise la prédation des pucerons dans les céréales à pailles et semble influer négativement sur la diversité des oiseaux dans les bois, associée à un plus fort potentiel de régulation. Or notre hypothèse initiale était que des paysages avec une proportion de bois et une diversité de cultures plus importantes favoriseraient un meilleur contrôle biologique dans les deux écosystèmes. Plusieurs raisons peuvent expliquer ces effets contrastés :

- Les différents types d'occupation du sol offrent des ressources spécifiques et favorisent des espèces spécialistes de l'habitat. Par exemple, en Europe, il a été estimé que 49 % des espèces sont uniquement liées à un HSN, i.e. bois, prairies, haies ; 26 % uniquement associées aux cultures et 25 % qui se partagent entre ces deux types d'habitats (Jeanneret et al., 2021b). Ainsi, on peut supposer que ces communautés ne participent pas au contrôle biologique dans plusieurs écosystèmes, voire même peuvent négativement interagir entre elles, limitant l'activité des ennemis naturels dans chacun des écosystèmes (Martin et al., 2013). On peut aussi supposer que dans les paysages où les communautés des 2 écosystèmes sont simplifiés, la proportion d'espèces communes est plus élevée car les HSN sont relictuels, ce qui est partiellement confirmé par le fait que l'on trouve peu d'espèces spécialistes de l'habitat dans nos données. Dans le chapitre 3 nous avons montré que la prédation d'un stade de développement d'un ravageur était influencée de façon différenciée par les éléments du paysage. La prédation des chenilles factices dans les vignes était favorisée par la proportion d'HSN et plus spécifiquement des habitats boisés. À l'inverse la prédation des chrysalides et des œufs dans les vignes était influencée par la taille des parcelles de vignes. Ces résultats suggèrent que différents éléments de la mosaïque paysagère favorisent des communautés fonctionnelles différentes d'ennemis naturels impliqués dans le contrôle biologique des bioagresseurs (Barbaro et al., 2017 ; Garin et al., 2019).

- Le contexte local (diversité des plantes/arbres, intensité de pratiques, microclimat...) structure les communautés d'ennemis naturels. Certaines espèces sont plus ou moins présentes dans certains écosystèmes car elles y trouvent toutes les ressources nécessaires et suffisantes et/ou il a moins de compétition (Sarthou et al., 2014 ; Serée et al., 2023 ; Tscharntke et al., 2016). Plus particulièrement concernant les ennemis naturels dans les parcelles agricoles, l'intensité des pratiques agricoles affecte négativement de nombreuses espèces (Tamburini et al., 2016 ; Wilby et Thomas, 2002), et structure là aussi des communautés spécifiques (Tortosa et al., 2022).

- Les groupes fonctionnels d'ennemis naturels sont influencés différemment par des variables paysagères dans chacun des écosystèmes, ce qui peut faire varier l'intensité du contrôle biologique. Dans le chapitre 1, nous avons montré les effets antagonistes de la proportion de surface boisée, positif sur le potentiel de prédation des chenilles dans les bois et négatif sur le potentiel de prédation des pucerons dans les parcelles de céréales. Cependant, il n'y avait pas d'effet significatif sur la prédation des œufs de Lépidoptères dans les céréales ou sur les graines d'adventices. On peut supposer que les espaces boisés sont davantage favorables à des espèces mobiles, dont l'activité de prédation peut être influencée par la présence de proies attractives ou abondantes dans d'autres écosystèmes de la mosaïque paysagère (Chailleux et al., 2014 ; Harwood et Obrycki, 2005 ; Larissa Boesing et al., 2022).

- La mosaïque paysagère étant composée de plusieurs écosystèmes, les interactions sont complexes et peuvent influencer le contrôle biologique dans chacun d'eux. Par exemple, dans le chapitre 1 nous avons montré que les prairies permanentes favorisaient à la fois la diversité des oiseaux dans les bois et dans les céréales mais avaient un effet négatif sur le potentiel de contrôle biologique dans les bois et neutre sur celui dans les céréales. Les ressources fournies sont complémentaires ou supplémentaires et affectent la structure des communautés d'ennemis naturels (Rosas-Ramos et al., 2019 ; Saunders et Luck, 2018 ; Villemey, 2015).

- Les écosystèmes forestiers sont à la fois des éléments de l'hétérogénéité de composition et de configuration des paysages agricoles. Leurs effets respectifs peuvent être confondants (Fahrig, 2003 ; Hubert-Moy et al., 2012). De plus, les écosystèmes forestiers sont très hétérogènes : sur la ZA PYGAR en Haute-Garonne, dans le chapitre 1 nous avons considéré des bois paysans peu gérés par les agriculteur·rices (Sourdril et al., 2012) alors que le réseau de parcelles construit en 2021 autour de Langon présente des écosystèmes forestiers qui sont majoritairement des plantations forestières de pin conduites en monoculture. La gestion de ces différents écosystèmes peut ainsi fortement augmenter la variabilité de leurs effets sur les communautés d'ennemis naturels et le contrôle biologique des bioagresseurs. De la même façon, longtemps considérée comme déserte et hostile, la mosaïque agricole offre en réalité des ressources variées spatialement et temporellement à plusieurs taxons. Certains groupes d'ennemis naturels présents dans les parcelles sont issus des habitats adjacents par débordement ou *spillover* et y retournent si des perturbations surviennent (González, Salvo et Valladares, 2015) ; d'autres sont présents dans les cultures et adaptés aux pratiques agricoles et leur intensité (Tortosa et al., 2022). Ces deux communautés distinctes participent au contrôle biologique dans les parcelles (Blitzer et al., 2012 ; Larissa Boesing et al., 2022 ; Tortosa et al., 2022), mais la contribution relative de ces deux communautés est encore peu connue aujourd'hui (mais voir Raymond et al., 2014).

Ainsi, nos résultats confirment les interactions complexes existant entre les différents écosystèmes composant la mosaïque paysagère. Cependant au cours de cette thèse, nous avons montré que les effets des différents éléments de la mosaïque bien que contrastés au niveau de l'écosystème, étaient positifs au niveau du paysage. Dans le chapitre 1, l'hétérogénéité paysagère a un effet positif sur le contrôle biologique moyen et dans le chapitre 2, la

présence des plantations forestières de pins participe à complexifier le paysage agricole ce qui implique une augmentation de la diversité et de l'activité des Chiroptères et du potentiel de contrôle biologique dans chacun des écosystèmes. Il apparaît plutôt une complémentarité entre cultures et écosystèmes forestiers, expliquée par plusieurs facteurs :

- Les écosystèmes forestiers fournissent une variété de ressources trophiques et structurelles de façon pérenne. Tout d'abord, les écosystèmes forestiers et les éléments semi-naturels arborés fournissent des ressources complémentaires en pollen et nectar qui sont à la fois produites par une flore spécifique de ces zones mais également par des espèces de milieux ouverts les ayant colonisés (Bertrand et al., 2019 ; Chevalier et al., 2015 ; Donkersley, 2019 ; González et al., 2022). Les bois fournissent aussi une large gamme de proies car ces zones sont des refuges et des corridors pour une grande diversité d'espèces (Lacoeuilhe et al., 2018). Par exemple, il a été montré que le compartiment végétal sauvage pouvait soutenir des populations locales de pucerons maintenant une espèce de parasitoïde Miridae tout au long de l'année et augmentant son potentiel de contrôle biologique dans les cultures adjacentes (Lykouressis et al., 2008). Ces zones permettent également de fournir des proies aux ennemis naturels lorsqu'elles ne sont plus disponibles ou en abondances faibles dans d'autres écosystèmes (Bianchi et Werf, 2004). Puis, au-delà d'être des garde-manger ou des terrains de chasse, les écosystèmes forestiers offrent des milieux avec des niveaux de perturbation moins élevés que les parcelles agricoles donc de potentiels sites d'hivernation pour les arthropodes (Landis, Wratten et Gurr, 2000 ; Pywell et al., 2011), ou encore des micro-habitats temporaires de nidification ou de gîtes estivaux dans les arbres pour les oiseaux et les Chiroptères (Emberger, Larrieu et Gonin, 2016 ; Fuentes-Montemayor et al., 2013 ; Kunz et Fenton, 2005). La présence de ces ressources complémentaires est cruciale pour l'accomplissement des cycles biologiques des ennemis naturels et la pérennité des populations au niveau du paysage (Arrizabalaga-Escudero et al., 2015). C'est d'autant plus vrai pour des espèces *central-place foragers*, c'est à dire qui chassent dans un rayon de distance limitée et reviennent au gîte mais aussi pour des espèces qui reviennent d'une année sur l'autre s'installer ou visiter les mêmes sites comme les Chiroptères (Daniel, Korine et Pinshow, 2008 ; Rainho et Palmeirim, 2011).

- Les écosystèmes forestiers et les éléments linéaires arborés comme les haies participent à augmenter la connectivité entre les écosystèmes au sein des paysages agricoles. La diversité floristique est davantage corrélée à la connectivité que des éléments de composition ou configuration du paysage (Brückmann, Krauss et Steffan-Dewenter, 2010). De plus, la structure tridimensionnelle apportée par les arbres permet à des espèces d'ennemis naturels d'exploiter le paysage de façon complémentaire (Garin et al., 2019). Par exemple, plusieurs études ont montré que l'activité des Chiroptères dépendait de la structure des paysages et leur connectivité (Fill et al., 2022 ; Frey-Ehrenbold et al., 2013 ; Maas et al., 2016 ; Pedro et al., 2021).

- Le microclimat local influence la disponibilité et la quantité de ressources disponibles pour les ennemis naturels. Par exemple, pour les syrphes qui utilisent à la fois les cultures et les HSN, la présence et la proximité de prairies (ressources florales) et de

lisières exposées Sud (abri et températures élevées) étaient nécessaires à leur survie durant la phase hivernale (Arrignon et al., 2007). À l'inverse les lisières Nord n'étaient pas viables en raison des températures trop basses.
Ces aspects de microclimat sont d'autant plus importants à intégrer dans les études futures dans le contexte du changement climatique actuel.

Ainsi, au niveau du paysage les communautés d'ennemis naturels peuvent être communes entre écosystèmes (figure 1.2) et favorisent un contrôle biologique moyen plus important. Ces résultats soulignent que le niveau du paysage est important dans la gestion de compromis pour le contrôle biologique des bioagresseurs ...mais pas seulement.

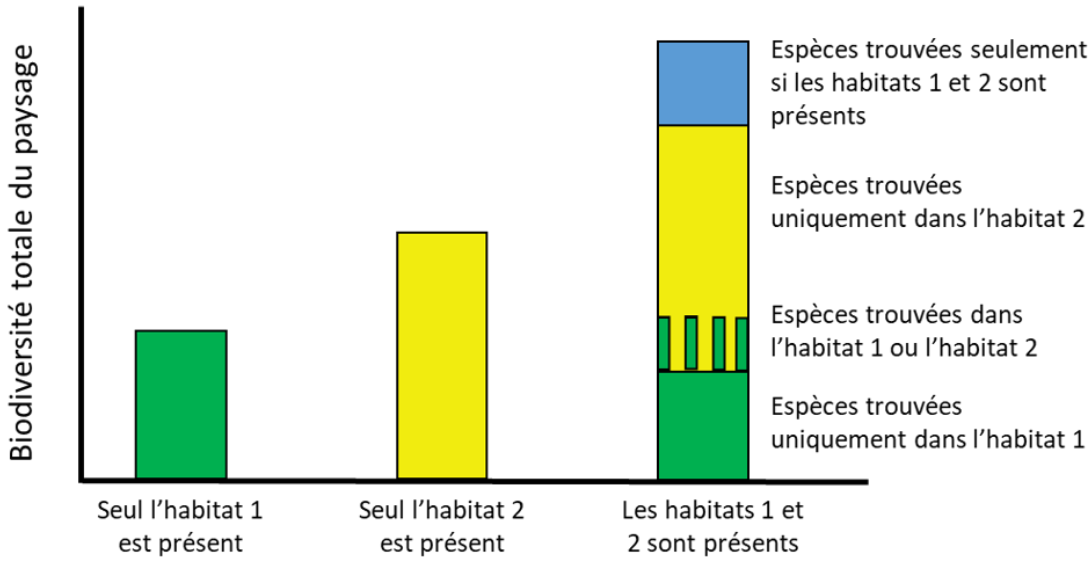


Figure 1.2 : Représentation de l'effet de complémentation spatiale sur la biodiversité à l'échelle du paysage. Adapté d'après Fahrig et al. (2011) et Duflot (2013)

1.2 Les paysages hétérogènes spatialement et temporellement : une relation gagnant-gagnant mais influencée par le contexte local

Au travers des chapitres 1 et 2, nous avons cherché à évaluer les potentiels synergies et/ou antagonismes entre les différents écosystèmes composant le paysage, en lien avec le contexte local, sur le contrôle biologique des bioagresseurs mais également la biodiversité. Nous avons testé les effets de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité, l'activité des prédateurs et le contrôle biologique, en faisant l'hypothèse que la mosaïque paysagère favorise des processus spatiaux de complémentation des ressources (Haynes, Diekötter et Crist, 2007 ; Iuliano et Gratton, 2020 ; Massaloux et al., 2020 ; Pfiffner et Luka, 2000). Nos résultats sont en accord avec de nombreuses études montrant l'effet positif de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère sur la diversité des ennemis naturels et le contrôle biologique des bioagresseurs (Dainese et al., 2019 ; Karp et al., 2018 ; Rusch, Bommarco et Ekbom, 2017 ; Rusch et al., 2010a). Dans le chapitre 2, notre hypothèse portait à la fois sur la complémentarité spatiale des différentes cultures quant à la fourniture de ressources mais également sur le fait que la diversité du paysage agriforestier offre une continuité temporelle des ressources en proies.

Dans le chapitre 1, nous avons essayé d'aller plus loin en montrant que l'hétérogénéité paysagère permet de gérer des antagonismes sur le contrôle biologique au niveau des écosystèmes, et favorise un potentiel de contrôle biologique moyen paysager. L'approche de moyenner des niveaux de contrôle biologique différents peut paraître grossière et mélanger « des pommes et des choux ». Mais il s'agit dans cette démarche, certes encore assez primitive, d'évaluer si et comment on peut favoriser à la fois la production de pomme et de choux. Notre étude montre qu'il peut résulter de la gestion du paysage des stratégies du type gagnant-gagnant pour le contrôle biologique à plusieurs niveaux. Cependant, dans le chapitre 1, l'hétérogénéité paysagère était corrélée négativement avec la diversité des oiseaux, représentant à la fois un potentiel de contrôle biologique et un indicateur de la biodiversité. Comme mentionné précédemment, les écosystèmes forestiers et la mosaïque des cultures sont complémentaires entre eux et permettent de favoriser une communauté d'ennemis naturels plus abondante et diversifiée (Duflot et al., 2017 ; Kheirodin et al., 2022), qui peut être partagée au niveau du paysage ou favoriser quelques espèces « super prédatrices » (effet d'échantillonnage) (Loreau et Hector, 2001) réalisant effectivement le contrôle biologique dans plusieurs écosystèmes. Nous pouvons discuter deux hypothèses : la première étant que les interactions entre écosystèmes sont plutôt favorables à des communautés d'espèces généralistes qui ne sont pas strictement dépendantes d'un habitat et peu diversifiées ; la seconde résulte du fait que l'hétérogénéité paysagère était corrélée négativement avec la proportion de prairies (du fait de l'organisation spatiale originale de la zone liée aux contraintes d'assolement exercées par le relief en coteaux) dont on connaît bien les effets positifs sur la diversité des oiseaux (Lengyel et al., 2023). À l'inverse, dans le chapitre 2, nous avons montré que la diversité du paysage augmentait l'activité et la diversité des Chiroptères dans chaque culture à 3 périodes distinctes selon le pic de vol du ravageur spécifique de la culture ciblée. Dans le même temps le potentiel de contrôle biologique était augmenté dans le maïs et effectivement réalisé dans les plantations forestières de pins. Les paysages agricoles combinant une mosaïque de cultures diverses (au sens large, y compris la sylviculture) fournissent des ressources plus stables dans l'espace et dans le temps pour des prédateurs généralistes (figure 1.3) comme les Chiroptères qui chassent autour du gîte, voire même reviennent d'une année sur l'autre dans les mêmes paysages (Kunz et Fenton, 2005). Dans des mosaïques agricoles, combinant des cultures annuelles, des cultures pérennes et forestières, les temporalités sont différentes et permettent d'avoir des ressources stables en lien avec la fréquence de perturbation de ces différentes cultures. De plus, la diversité des cultures augmente les densités de prédateurs au sein du paysage et ce à différentes échelles spatiales (Redlich et al., 2018). De la même façon il a été montré que la diversité des cultures spatialement et dans le temps, avec les rotations culturales, limitait aussi les densités de ravageurs dans les cultures hôtes (Baillod et al., 2017). Dans le chapitre 3 nous avons vu que les taux de prédation étaient plus importants pour certaines proies dans des paysages composés de parcelles de vignes plus petites. Ces résultats corroborent d'autres études qui ont montré que l'augmentation de la densité des bordures associée à une diminution de la taille des parcelles au niveau du paysage favorisaient les ennemis naturels et le contrôle biologique (Baillod et al., 2017 ; Clough, Kirchweger et Kantelhardt, 2020).

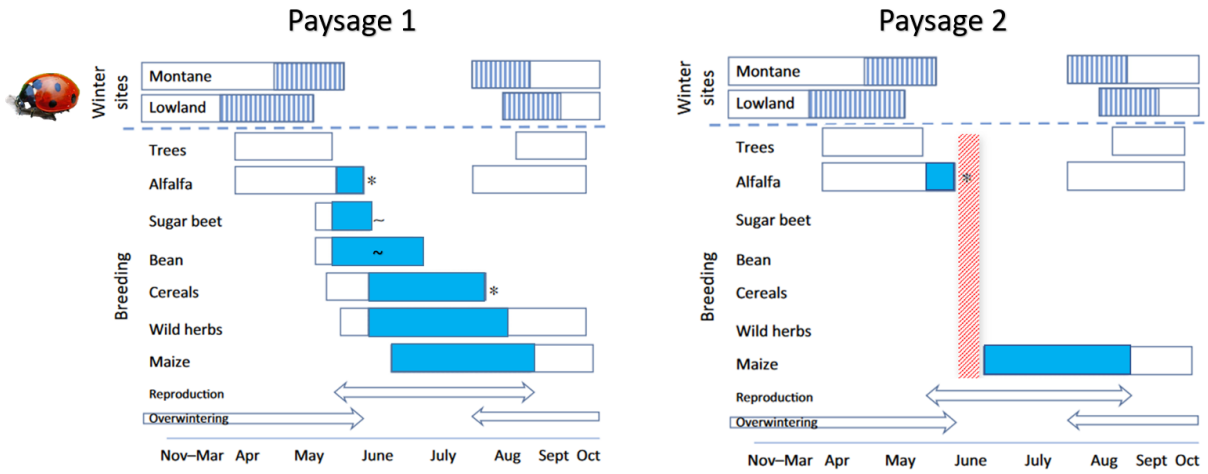


Figure 1.3 : Illustration de la continuité (ou discontinuité) temporelle des ressources au sein des paysages agricoles pour les prédateurs généralistes. Ici on prend l'exemple de l'utilisation de différents habitats par la coccinelle *Coccinella septempunctata* notamment pour sa reproduction à la sortie de l'hiver, quittant son site d'hivernation (présence de la coccinelle dans les habitats indiqués par les barres bleues). Dans le paysage 1 on constate une continuité de ressources en site de reproduction (rectangles bleus) assurée par plusieurs habitats. À l'inverse, dans le paysage 2 théorique, dominé par de la maïsiculture avec de la luzerne, il y a une interruption de la disponibilité du site de reproduction tôt dans la saison (barre verticale striée rouge). Les perturbations sont indiquées : '*' correspond à une récolte ou du travail du sol, ' ' correspond à l'utilisation de pesticides. Les flèches horizontales indiquent les périodes de reproduction et d'hivernation de la coccinelle.

Les perturbations de la mosaïque agricole et forestière liées à l'agriculture et à la sylviculture se font sur des temporalités plus ou moins longues et affectent la biodiversité, leurs interactions trophiques et donc le contrôle biologique (Klapwijk et al., 2016 ; Shearin, Reberg-Horton et Gallandt, 2007). L'intensité des pratiques agricoles est souvent caractérisée au travers de la fertilisation, le travail du sol ou l'utilisation des pesticides (Geiger et al., 2010 ; Kleijn et al., 2009). L'intensité des pratiques sylvicoles est plus difficile à caractériser de par sa grande hétérogénéité : on peut s'intéresser à la diversité des essences forestières, la densité du peuplement ou à son âge moyen (Schall et Ammer, 2013). Le contexte local, qui englobe à la fois l'intensité des pratiques et la diversité végétale locale (comme les adventices ou les strates herbacées et arbustives des peuplements), interagit avec les effets paysagers et affecte à la fois le contrôle biologique et la biodiversité rendant parfois complexe les synergies entre les deux (Ricci et al., 2019 ; Tortosa et al., 2022). En effet, dans Tortosa et al. (2022), nous montrons que les cultures de céréales abritent différentes familles de coléoptères ennemis naturels qui hivernent dans les parcelles malgré un contexte local intensif. Cette communauté d'ennemis naturels hivernante participe au contrôle biologique de printemps. Or les parts respectives de contrôle biologique assumées par cette communauté adaptée localement et la communauté d'ennemis naturels débordant des éléments adjacents dans les cultures n'est pas quantifiée. Enfin, comment les communautés d'ennemis naturels, qui réalisent en partie leur cycle biologique dans les parcelles, influencent le contrôle biologique dans les écosystèmes adjacents n'a pas été étudié. Néanmoins cette étude a permis de mettre en évidence les potentialités offertes par les cultures d'un point de vue spatial mais aussi temporel car la

présence de communautés hivernantes peut résulter en un contrôle biologique efficient dès le début de saison et l'apparition des premiers individus ravageurs. De récentes études ont mis en avant l'importance du contexte local pour expliquer à la fois les compositions des communautés d'ennemis naturels et le contrôle biologique (Díaz-Siefer et al., 2022 ; Karp et al., 2018).

L'interaction entre les caractéristiques des paysages agricoles et les pratiques menées dans les parcelles agricoles mais aussi la gestion des écosystèmes semi-naturels environnants sont aussi à prendre en compte. La biodiversité, le plus souvent mesurée par l'abondance ou la diversité d'un groupe taxonomique indicateur comme les carabes, les oiseaux, les chauves-souris ou les végétaux, ne répond pas de la même façon aux éléments paysagers et au contexte local (Chaplin-Kramer et al., 2011) et donc cela affecte aussi les interactions trophiques et le contrôle biologique. Par exemple, certaines espèces de carabes présentant des capacités de dispersion importantes sont favorisées par l'hétérogénéité spatiale alors que des espèces moins mobiles sont seulement favorisées par la dynamique temporelle des parcelles cultivées (Bertrand, Baudry et Burel, 2016 ; Bertrand, Burel et Baudry, 2016 ; Bertrand et al., 2019). Une autre étude a montré que la richesse globale des coléoptères n'est pas affectée par l'intensité des pratiques, mais que les communautés d'espèces phytophages et omnivores sont moins riches dans les parcelles plus intensives. On trouve également davantage de coléoptères de petites et moyenne tailles, sans ailes (Winqvist et al., 2014). Dans le cadre de notre travail, il aurait été particulièrement intéressant de caractériser d'un point de vue fonctionnel les communautés de prédateurs, en considérant les traits d'histoire de vie (ibid.) car les effets de l'hétérogénéité peuvent varier selon le mode trophique (Purtauf, Dauber et Wolters, 2004), la taille des espèces, ou encore leur capacité de dispersion (Hendrickx et al., 2007). Par exemple, la prise en compte de différents traits fonctionnels des espèces de Chiroptères comme la taille, le domaine vital ou la prédominance alimentaire aurait pu faire émerger des patrons d'activité en lien avec la taille des proies. Or ce sont les caractéristiques trophiques ou morphologiques des ennemis naturels qui affectent le potentiel de prédation (e.g. Ostandie et al., 2021b). Enfin, bien que les effets de l'agriculture biologique en comparaison de l'agriculture conventionnelle aient été montré positifs sur la biodiversité (Tuck et al., 2014), avec des synergies entre conservation de la biodiversité et production (Beaumelle et al., 2023 ; Ostandie et al., 2022), il y a une nécessité à aller plus loin dans la description des pratiques. En effet, l'intensité des pratiques agricoles, relativement aux organismes impactés, n'est pas forcément diminuée en agriculture biologique, selon les types de cultures, et est influencée par le contexte paysager (Etienne et al., 2022a, 2023).

Nos résultats montrent d'une part que la considération des écosystèmes en tant que tel est à intégrer dans la réflexion de la gestion du paysage car ils peuvent s'avérer fondamentaux pour maintenir ou promouvoir la biodiversité au niveau du paysage. D'autre part, nos résultats contribuent à la littérature sur les synergies entre biodiversité et contrôle biologique des bioagresseurs : les paysages agricoles diversifiés sont gagnants-gagnants (Díaz-Siefer et al., 2022 ; Karp et al., 2013). Très peu d'études dans les zones tempérées se sont intéressées à la fois aux compartiments agricoles et forestiers, et au fait de tirer parti de productions locales pour promouvoir la diversification des paysages agricoles (Vialatte et al., 2022).

Ces résultats contribuent au nombre croissant de publications montrant qu'une gestion au niveau du paysage est nécessaire pour réaliser la transition agroécologique. Notre travail montre que : (i) la gestion de la mosaïque paysagère peut avoir des effets antagonistes sur le contrôle biologique dans différents écosystèmes et (ii) les pratiques agricoles locales modulent les effets de la gestion au niveau du paysage dans ces écosystèmes. Pour aller au-delà des cas d'études et montrer la généricité de ces résultats il est d'autant plus important de démêler comment fonctionnent les mécanismes sous-jacents au contrôle biologique.

1.3 La complémentarité des mécanismes dans le contrôle biologique

De nombreuses études se sont intéressées à expliciter les différents mécanismes en jeu pour favoriser le contrôle biologique (Almdal et Costamagna, 2023 ; Burger et al., 2022 ; Castagneyrol et al., 2017 ; Valdes-Correcher et al., 2021). La littérature fait état d'un consensus autour des effets positifs de la complexité du paysage sur le contrôle biologique des bioagresseurs au travers de deux hypothèses : (i) l'hypothèse des « ennemis naturels », le paysage complexe favorise une communauté diversifiée et abondante augmentant le contrôle biologique, on parle de contrôle *top-down* ; (ii) l'hypothèse de « concentration des ressources », le paysage complexe en limitant l'accès ou la quantité de plantes hôtes, limite la densité de ravageurs, on parle de limitation ascendante ou *bottom-up* (Root, 1973). Dans le chapitre 3 nous nous sommes intéressés à tester ces deux mécanismes en jeu possibles pour le contrôle biologique descendant de groupes fonctionnels de prédateurs en fonction des stades de développement du ravageur ciblé. Nous avons également évalué les effets ascendants du paysage et des pratiques sur la densité de ravageurs. Nos résultats montrent qu'il est complexe de démêler ces différents mécanismes en jeu pour le contrôle biologique des ravageurs. Cependant, la prédation sur différents stades de développement s'est avérée résulter en un contrôle biologique efficient de la part des ennemis naturels.

Le contrôle biologique des bioagresseurs au niveau du paysage via l'activité des prédateurs peut résulter de différents mécanismes et comportements. Plusieurs études ont mis en évidence la capacité des prédateurs généralistes à s'agréger dans des espaces où la densité de proies est plus importante (Charbonnier et al., 2014 ; Diaz-Siefer et al., 2021). Ce comportement peut résulter en une augmentation du contrôle biologique comme dans les plantations forestières de pins où il y a ensuite moins de dégâts observés (Charbonnier et al., 2014). Mais, ce n'est pas toujours le cas, comme nous avons pu le voir dans le chapitre 2, l'augmentation de l'activité et de la diversité des Chiroptères dans les parcelles de maïs était liée à l'abondance relative de la Sésamie du maïs mais nous n'avons pas pu la relier à une diminution des dégâts observés. Une autre possibilité est le fait, qu'au niveau du paysage l'abondance et/ou la diversité globale de la communauté d'ennemis naturels maintienne des densités faibles de ravageurs. Dans le chapitre 3, nous avons montré que dans les vignes une régulation effective de l'Eudémis était assurée via la prédation à différents stades de développement.

Plusieurs études ont montré les bénéfices de la complémentarité entre les ennemis naturels pour le contrôle biologique des bioagresseurs et plus spécifiquement les synergies existantes entre l'activité des parasitoïdes et prédateurs (Dainese et al., 2017b ; Gontijo,

Beers et Snyder, 2015 ; Mesmin et al., 2022). Seulement quelques études ont mis en avant les complémentarités entre assemblages de prédateurs et les conséquences en termes de contrôle biologique. Par exemple, il a été mis en avant que la complémentarité fonctionnelle existe entre les espèces dans divers assemblages de prédateurs et implique notamment le partage des niches de ressources et/ou la facilitation entre les espèces prédatrices (Northfield et al., 2010 ; Straub et Snyder, 2008). La complémentarité entre les prédateurs peut s'observer à plusieurs niveaux, par exemple directement en lien avec le type de proie et son stade de développement ou sa taille, mais également en fonction des caractéristiques morphologiques et comportementales des prédateurs (Roubinet et al., 2018). La complémentarité peut également se manifester au cours du temps en fonction des phénologies et pics d'activité des prédateurs. Par exemple, les Chiroptères, au cours de la saison, ont des périodes de plus fortes demandes énergétiques correspondant à des pics d'activité et donc de chasse (Avery, 1985 ; Kunz et Fenton, 2005). À l'échelle de la nuit, les espèces ont aussi des périodes d'activités échelonnées avec des espèces actives dès le coucher du soleil et d'autres plus tard dans la nuit (Adams et Thibault, 2006 ; Agosta et al., 2005 ; Razgour, Korine et Saltz, 2011), ce qui peut coïncider ou non avec les périodes de vol des ravageurs (Lépidoptères nocturnes comme *Lobesia botrana* : vol majoritairement crépusculaire des adultes) (Charbonnier et al., 2021 ; Thiéry et al., 2018). Cependant, des variations de la composition et/ou de la configuration de la mosaïque paysagère ainsi que les augmentations de températures peuvent engendrer des différenciations de la niche alimentaire au niveau de la communauté. Par ailleurs, dans leur étude Drieu et Rusch (2017), ont démontré que la complémentarité de prédation de différents prédateurs actifs dans les vignes apparaissait dans des situations d'augmentation de la température simulant les effets d'un réchauffement climatique. À l'inverse, en conditions ambiantes, les prédations se substituaient les unes par rapport aux autres. Cela montre d'une part que (i) les interactions entre les espèces de prédateurs sont influencées directement par les variations de conditions environnementales et d'autre part (ii) que le maintien de la diversité fonctionnelle des communautés est essentielle pour maintenir voire augmenter le niveau de contrôle biologique des bioagresseurs dans les agroécosystèmes. On peut donc s'attendre à ce que cette complémentarité tant à l'échelle de la communauté d'ennemis naturels qu'à l'échelle du groupe taxonomique soit favorable à un meilleur niveau de contrôle biologique.

Dans le chapitre 3, nous n'avons pas montré que la combinaison de plusieurs types de prédation résultait en un meilleur contrôle biologique. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées, notamment que la dimension temporelle a été peu explorée dans nos analyses, mais aussi que des effets différenciés de plusieurs éléments du paysage ainsi que des effets de l'intensité de pratiques, entre autres de l'utilisation de pesticides, pouvaient affecter les interactions entre les communautés d'ennemis naturels exerçant les différents types de prédation. Nous avons montré l'existence d'effets complémentaires entre la composition (proportion d'HSN et surtout boisés) et la configuration du paysage (taille des parcelles de vignes) sur l'augmentation du taux de prédation sur différents stades de développement de l'Eudémis. Ainsi, des paysages agricoles avec une plus grande proportion d'HSN et des parcelles de vignes plus petites, augmenteraient la prédation des œufs, chrysalides et chenilles. Ces résultats vont dans le sens de la littérature qui met majoritairement en avant l'importance

de la gestion paysagère pour maintenir voire favoriser la biodiversité et les cascades trophiques dans les paysages agriforestiers (Almdal et Costamagna, 2023 ; Castagneyrol et al., 2017 ; Rusch, Delbac et Thiéry, 2017).

Au-delà du fait d'affecter les communautés d'ennemis naturels et leur potentiel de régulation, la mosaïque paysagère et le contexte local affectent aussi la densité de ravageurs, par des mécanismes ascendants dans les réseaux trophiques ou *bottom-up*. En effet, il est largement admis dans la littérature que la complexité du paysage limite la densité de ravageurs et donc potentiellement les dégâts dans les cultures, notamment en diminuant la quantité et/ou l'accès aux ressources végétales pour les ravageurs (Boinot et al., 2023 ; Larsen et Noack, 2021 ; Root, 1973 ; Zamberletti et al., 2021). Dans le chapitre 3, nous avons montré que de plus petites parcelles de vignes favorisaient directement les glomérules et donc la densité larvaire d'Eudémis au printemps, suggérant une concentration du ravageur dans ces parcelles, et à l'inverse, entraînaient une augmentation de leur régulation avec une plus forte prédation des chrysalides dans ces petites parcelles. D'autres études ont montré les effets positifs de l'enherbement des vignobles pour limiter des dégâts d'Eudémis (Rusch, Delbac et Thiéry, 2017).

Ces différents processus *top-down* et *bottom-up* sont complémentaires et peuvent jouer plus ou moins fortement au cours de la saison ou d'une année sur l'autre (Almdal et Costamagna, 2023 ; Valdes-Correcher et al., 2021). Étant donné les enjeux de stabilité du contrôle biologique pour favoriser des solutions fondées sur la nature dans la gestion de la régulation des bioagresseurs dans les paysages agricoles, il est donc important d'intégrer à la fois l'un et l'autre dans la gestion paysagère pour assurer une certaine résilience.

1.4 Apports méthodologiques de l'analyse de données

Dans le cadre de cette thèse, j'ai pu utiliser des jeux de données existants et collecter mes propres données au cours d'une campagne de terrain.

D'une part, l'utilisation de données issues des sites ateliers a permis de tester des hypothèses supplémentaires à celles ayant gouverné les acquisitions initiales de données. L'association de ces différents jeux de données au sein de cette thèse, offre une nouvelle valorisation des données, des gains de temps, de financements et limite l'impact négatif de la multiplicité des échantillonnages du vivant. D'autre part, utiliser des données existantes implique des contraintes de gestion et/ou d'accès aux données limitant le test des hypothèses émises.

L'utilisation de ces deux types de données a des conséquences tant sur le choix des variables à intégrer dans les analyses statistiques que sur le choix des analyses statistiques elles-mêmes. L'avantage majeur des données acquises soi-même est qu'il est plus confortable de tester des hypothèses précises qui ont été explicitement prises en compte dans l'élaboration des protocoles et de la campagne de terrain. Les analyses statistiques à privilégier sont plus faciles à visualiser. Il y a aussi plusieurs contraintes à l'utilisation des jeux de donnés existants sans avoir pris part à l'élaboration du protocole ou à la campagne de terrain :

- Les protocoles sont généralement élaborés à partir d'une problématique précise. Il peut donc s'avérer particulièrement complexe de faire coïncider plusieurs protocoles non standardisés entre eux pour tester des hypothèses qui ne sont pas celles initialement prévues ;

- La récupération de l'ensemble du jeu de données peut s'avérer longue et fastidieuse. L'ensemble des informations relatives aux données collectées (métadonnées) n'est pas toujours disponible ou suffisamment détaillé pour permettre à l'utilisateur de comprendre et prendre rapidement en main les données ;

- On peut être confronté à la nécessité de re-calculer certaines variables. Par exemple, lorsque l'on s'intéresse à des métriques paysagères, il y a plusieurs méthodes et outils de calcul disponibles. Ainsi, en fonction des compétences dans les laboratoires et des personnes ayant déjà travaillé *a minima* sur les jeux de données, on peut trouver des différences. Il est donc préférable de faire ses propres calculs. Ou tout simplement, certaines métriques désirées ne sont pas calculées car pas évoquées au début du projet ou pas accessibles à la période de collecte.

Les données acquises soi-même ont aussi des limites, car une partie de la collecte des données, surtout en écologie du paysage, est imprévisible. Il peut en résulter un jeu de données incomplet et qui n'est pas suffisant pour tester nos hypothèses. D'autant plus que la partie terrain peut-être assez longue et fastidieuse.

Néanmoins, à l'heure de l'opendata, et de l'acquisition massive de données, permise par de nombreux récents outils, le traitement de jeux de données volumineux et issus de divers projets, offre des perspectives très intéressantes. Par exemple, l'utilisation d'une grande quantité de données dans des contextes variés augmente la puissance statistique et potentiellement la robustesse voire la généricité des résultats obtenus. Quelques recommandations sont nécessaires :

- Rendre accessible et centraliser les métadonnées et les protocoles utilisés de façon à avoir une vue d'ensemble sur le contexte et les données.

- Présenter des données « brutes » et nettoyées. Par exemple pas de calcul de la diversité des oiseaux sans la liste des espèces échantillonnées. Le jeu de données peut être découpé en plusieurs niveaux de synthèse.

- Associer clairement les problématiques associées et/ou les hypothèses testées dans le cadre de la collecte des données ;

- Adopter une démarche Findable Accessible Interoperable and Reproductible (FAIR) qui regroupe un ensemble de caractéristiques que doivent présenter les données et métadonnées pour faciliter leur découverte et utilisation (Culina et al., 2021 ; Salguero-Gómez, Jackson et Gascoigne, 2021).

Pour aller plus loin, l'ouverture des données écologiques permettra probablement de répondre à des questions écologiques essentielles à l'échelle mondiale mais implique des défis comme par exemple une harmonisation des termes (Ratsimba et al., 2022), voire une

standardisation des protocoles comme c'est déjà le cas pour plusieurs taux de prédation dans l'évaluation du contrôle biologique (McHugh et al., 2020 ; Valdes-Correcher et al., 2022).

Dans la suite de la discussion, nous expliciterons davantage les perspectives de recherche et les pistes de réflexion plus globales que ce travail a ouvert.

2

QUELLE PRISE EN COMPTE DU PAYSAGE ET SA GESTION POUR LA PROTECTION INTÉGRÉE

2.1 Description des paysages agriforestiers : prendre en compte la qualité des habitats

De nombreux travaux menés sur les effets de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère sur le contrôle biologique ont caractérisé l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque paysagère en utilisant la proportion d'HSN ou l'indice de Shannon des cultures ou encore des métriques de configuration comme la densité de haies ou la taille des parcelles. Cependant plusieurs limites se posent à l'utilisation de ces métriques paysagères. Par exemple, les différents éléments du paysage sont souvent classifiés via des outils de télédétection, mais certains patchs étant plus faciles à identifier que d'autres, il y a des erreurs d'identification qui affectent les proportions dans le paysage. D'autre part, les mesures peuvent être agrégées sous forme de catégories plus ou moins hétérogènes, selon la nomenclature utilisée. L'utilisation d'indices intégrateurs comme l'indice de Shannon, soulève des questions sur les attendus, puisque la valeur est d'autant plus forte que les différentes catégories sont en proportions équivalentes dans le paysage. Or est-ce qu'il s'agit forcément d'un paysage plus hétérogène ? L'inclusion dans un paysage d'un habitat central pour certaines espèces mais de très faible surface (haies, prairies permanentes) va mathématiquement entraîner une diminution de la valeur de l'indice de diversité alors que sa présence peut conditionner la présence et/ou l'abondance de certaines espèces.

Au cours de cette thèse, nous avons utilisé plusieurs métriques paysagères et indices pour caractériser la mosaïque paysagère et ses hétérogénéités. La diversité des jeux de données, des contextes paysagers et des métriques mobilisables rend complexe la stratégie pour considérer plutôt telle ou telle métrique. D'autant plus que les effets respectifs des métriques paysagères peuvent varier selon les taxons (Martin et al., 2016). Par exemple, la proportion de céréales est anti-corrélée avec l'indice de Shannon caractérisant la diversité des cultures, cependant l'intégration de l'une ou l'autre variable dans nos modèles pour expliquer un taux de prédation implique potentiellement des hypothèses différentes. Si on montre un effet significativement négatif de la proportion de surfaces en céréales sur la prédation des pucerons et un effet significativement positif de la diversité des cultures sur la prédation des pucerons alors on peut émettre deux hypothèses. La première est que la proportion de surfaces en céréales induit un phénomène de dilution des pucerons pour les prédateurs résultant en un taux de prédation plus faible. La seconde est que la diversité des cultures soutient l'activité des prédateurs résultant en des taux de prédation plus élevés. D'autre part, la précision des mesures paysagères ne permet pas de dissocier des effets confondants. Ainsi, lorsque l'on regarde les effets de la densité de haies ou la distance à la plus proche haie sur l'activité des Chiroptères mesurée dans une parcelle agricole, on combine à la fois un

effet de configuration mais aussi de composition qui implique une attractivité plus ou moins importante pour le taxon.

Comme j'ai pu progressivement me l'approprier au cours de ce travail, raisonner à la fois au niveau de l'écosystème et du paysage est important car il implique des compromis de gestion pour favoriser à la fois le contrôle biologique et la conservation de la biodiversité. En fonction du groupe taxonomique auxquels les ennemis naturels considérés appartiennent, la résolution spatiale peut faire émerger des effets différents des métriques paysagères (Martin et al., 2016 ; Moraga, Martin et Fahrig, 2019). Par exemple pour des Chiroptères très mobiles et qui ont des domaines vitaux plus grands que des arthropodes, il semble pertinent de considérer plusieurs résolutions spatiales (Froidevaux et al., 2019 ; Laforge et al., 2021). Or, cela peut aussi s'avérer contraignant, augmenter significativement le nombre de variables à implémenter et donc contraindre ensuite l'utilisation des outils statistiques ou la puissance statistique pour conduire certaines analyses. Une alternative que nous avons utilisée dans le chapitre 2 est la prise en compte de la distance au plus proche élément dont on sait qu'il représente un potentiel de ressources pour les Chiroptères (e.g. haie, ripisylve, lisière). Un autre aspect qui incite à l'utilisation de plusieurs résolutions spatiales est l'approche multi-taxa ; dans le chapitre 3 étant donné les différents types de prédation et la diversité sous-jacente estimée des ennemis naturels, nous avons utilisés deux résolutions spatiales distinctes, 500 m de rayon et 1 km de rayon. Cependant, on a souvent des corrélations plus fortes des variables paysagères (% AB, % vignes, % HSN, éléments de configuration) en augmentant la taille des buffers, ce qui peut être limitant pour dissocier les effets relatifs de ces différentes composantes.

Enfin, les métriques paysagères utilisées ne permettent pas de traduire d'une qualité de l'habitat et donc de la ressource au sein de la mosaïque paysagère. Par exemple les haies ou les bois, qui ont plusieurs bénéfices dont l'apport d'une structure verticale avec différentes strates, ne sont pas uniformes et peuvent être plus ou moins complexes. Or la complexité de ces structures, et même la diversité spécifique qui les composent ont des effets distincts sur les espèces et leurs mouvements (e.g. Froidevaux et al., 2019 ; Lacoeuilhe et al., 2018 ; Wickramasinghe et al., 2003). De plus la gestion très hétérogène de ces différents écosystèmes boisés, influent aussi sur la qualité des ressources fournies, mais l'information est difficilement quantifiable et exploitable dans les analyses (figure 2.1).

Plusieurs approches se développent croisant à la fois des outils topographiques et de télédétection pour affiner la description du paysage. Le LIDAR terrestre [6] notamment permet de visualiser des éléments verticaux et peut permettre de déterminer la diversité des essences forestières des lisières, des arbres isolés et également d'avoir une estimation des dendromicrohabitats ou encore des trouées (Olivier, Robert et Richard A., 2017). Ces différents critères pourraient compléter les descriptions plus classique de proportion de bois dans le paysage ou de densité de haies, car elles apparaissent davantage en lien avec des caractéristiques fonctionnelles des communautés d'ennemis naturels. Une autre approche qui est à explorer est l'utilisation directe du signal brut avec des indices de textures pour décrire le paysage plutôt que des métriques calculées après classification (Lang et al., 2018 ;

6 **LIDAR terrestre** : il s'agit d'une technique de mesure à distance basée sur l'analyse des propriétés d'un faisceau de lumière renvoyé par son émetteur.

Sheeren, Bonthoux et Balent, 2014). Une des perspectives est de tenter de s'affranchir de la perception anthropique des paysages (Deconchat et al., 2015).

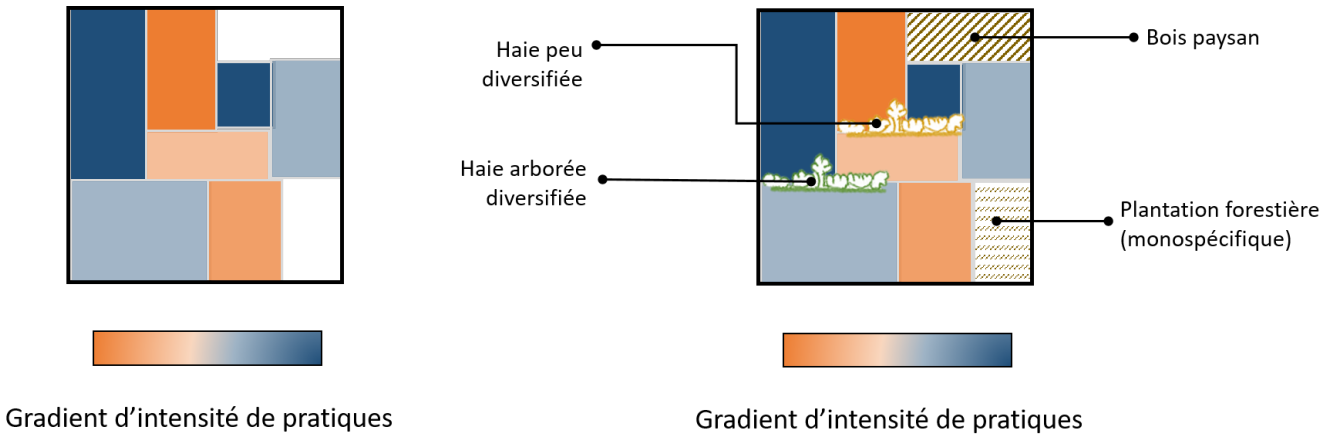


Figure 2.1 : Différence entre la considération d'un paysage au travers du gradient de l'intensité de pratiques agricoles et lorsque l'on inclut la prise en compte de la gestion des forêts et/ou haies et/ou bois.

L'hétérogénéité temporelle, qui est représentée par exemple par les variations du couvert végétal au cours de la saison ou les rotations culturales au sein de la mosaïque paysagère, n'a pas été considérée en tant que telle au cours de cette thèse, ce qui limite les éléments de discussion quant aux variations paysagères dans le temps et ses effets sur les communautés et processus écologiques. Néanmoins, nous avons considéré la continuité temporelle des ressources en ravageurs pour les prédateurs, ce qui ouvre des perspectives sur plusieurs points :

- La prise en compte des successions des cycles biologiques entre proies, prédateurs et ressources végétales tout en considérant les pics d'activité. Que se passe-t-il lorsqu'une espèce a un pic d'activité ? Est ce qu'il y des successions biologiques des prédateurs qui sont favorables au contrôle biologique ?
- La prise en compte des cycles biologiques complets des organismes et sur l'année entière. Par exemple quelles sont les conséquences d'une prédation à l'automne sur l'inoculum de bioagresseurs du printemps suivant ?

Ainsi, concilier des enjeux de conservation de la biodiversité, de contrôle biologique et la gestion du paysage nécessite de mieux connaître les réseaux d'interactions, et comment ils sont affectés par le contexte paysager, local et dans le temps.

2.2 La stabilité du CBC au cours du temps et l'adoption de solutions fondées sur la nature

La stabilité du CBC au cours du temps est un enjeu fort de l'adoption de solutions fondées sur la nature

Au cours de cette thèse nous avons considéré l'hypothèse de continuité des ressources fournies par des paysages hétérogènes. La démonstration puis l'adoption que le contrôle

biologique par conservation est effectif, nécessite de mettre en avant (i) des paysages dans lesquels le contrôle biologique est effectif et (ii) est stable à plusieurs échelles de temps allant de la saison à l'année.

La mesure réelle du contrôle biologique est difficile. Depuis plusieurs années, des protocoles standardisés, adaptés au potentiel de régulation de l'écosystème ciblé voient le jour (McHugh et al., 2020 ; Nagy, Schellhorn et Zalucki, 2020 ; Valdes-Correcher et al., 2022). Certaines études ont cependant montré que l'exposition de proies vivantes et mobiles, plutôt que mortes et immobilisées, fournissait des résultats différents sur l'identification des prédateurs et les taux de prédation (Ferrante et al., 2017 ; Nagy, Schellhorn et Zalucki, 2020). Ces mesures du potentiel de contrôle biologique ont l'avantage de mesurer des potentiels de régulation, liés à la prédation, mais sans savoir qui prédate. Un couplage avec des caméras pourrait être utile pour le savoir et a été testé sur des proies au sol (Gardarin et al., 2023 ; Petit et Cordeau, 2022). À l'inverse, l'abondance et la diversité des ennemis naturels peuvent être utilisées comme des indicateurs d'un potentiel de régulation, mais restent limitées à la part de prédation imputée aux différents groupes taxonomiques.

De plus, la mesure des taux de prédation via des protocoles standardisés ne donne pas d'informations sur l'efficience d'un contrôle biologique s'il n'est pas relié à une diminution de la densité de bioagresseurs ou à une diminution des dégâts (Gardarin et al., 2023). Il est pourtant nécessaire de quantifier de façon plus directe l'efficacité du contrôle biologique (Bianchi, Booij et Tscharntke, 2006 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Veres et al., 2013). Des dispositifs utilisant des cages à exclusion spécifiques à un groupe taxonomique permettent plus finement de relier l'activité des prédateurs et quantifier leur influence sur le contrôle biologique en comparant des taux de prédation, dégâts ou rendements (Maine et Boyles, 2015 ; Rodríguez-San Pedro et al., 2020). L'observation des variations des dégâts et des rendements est utilisée dans de nombreuses études, cependant, les mesures de prédation sont souvent ponctuelles et localisées, rendant difficile les corrélations et les interprétations. Plus particulièrement, ces études sont menées dans des paysages réels soumis tant aux processus écologiques naturels, qu'au changement climatique et aux activités humaines, rendant très complexe l'interprétation des variations de dégâts observés ou de rendements. Les influences sur ces deux indicateurs sont multifactorielles et ne dépendent pas uniquement de l'efficacité du contrôle biologique (Duflot et al., 2022). Les résultats sont donc difficilement extrapolables dans un futur proche de réduction drastique des traitements phytosanitaires (Veres et al., 2013).

Un enjeu primordial pour les agriculteur·rices est la stabilité du contrôle biologique dans le temps, c'est à dire d'une année à l'autre pour garantir des niveaux de production satisfaisants sans pesticides. Comme nous l'avons largement vu dans cette thèse, la stabilité temporelle est à mettre en perspective avec la stabilité des ressources fournies par la mosaïque paysagère (Schellhorn, Gagic et Bommarco, 2015). Cependant, la répétition d'événements climatiques extrêmes et le réchauffement global auquel les écosystèmes sont confrontés menacent fortement la stabilité du contrôle biologique au cours du temps. Cela est d'autant plus vrai qu'il existe une diversité de réponses des espèces au changement climatique (Englund et al., 2011 ; Lang, Rall et Brose, 2012). Or, une récente étude a montré que les paysages complexes étaient plus susceptibles d'héberger des communautés de prédateurs à forte

résilience thermique et fournissant un contrôle biologique plus stable (Feit et al., 2021). Les communautés semblent également se rétablir plus rapidement dans des paysages complexes après un évènement climatique ponctuel comme une gelée précoce ou une sécheresse (Duflot et al., 2022). Ces résultats suggèrent donc que les HSN confèrent également des bénéfices essentiels face au changement climatique.

2.3 Caractériser des paysages (multi)fonctionnels et préconiser une gestion paysagère

Il semble pertinent d'améliorer notre compréhension de la façon dont les processus paysagers affectent les interactions trophiques clés et influencent les traits fonctionnels d'une communauté, en considérant les effets de la quantité d'habitat, l'hétérogénéité du paysage et les processus de débordement entre habitats. Ainsi, les études sur comment les effets du paysage modulent les réseaux trophiques dans les paysages agricoles, en manipulant expérimentalement les prédateurs (e.g. Martin et al., 2013), sont des contributions essentielles pour mieux comprendre comment les interactions entre les espèces clés réagissent à la conception et à la gestion des paysages multifonctionnels.

Des interactions complexes se tissent à différentes échelles : de l'échelle locale où les espèces coexistent, à l'échelle du paysage où les agencements des habitats jouent sur les flux, la distribution des espèces et *in fine* sur leur capacité à interagir. Il est donc essentiel de caractériser ces interactions et de les modéliser, afin de prédire les structures et les évolutions de ces réseaux complexes, ainsi que les services écosystémiques qui en découlent. Les réseaux sont constitués de nœuds représentant, par exemple, les espèces d'un réseau trophique et sont reliés entre eux par des interactions telles que des flux d'individus ou de matières ou de consommation et sont liés aux services fournis par les communautés (Wootton et al., 2023). Un réseau peu connecté est généralement moins résilient face aux perturbations qu'un réseau fortement interconnecté. Dans le contexte du contrôle biologique, ces réseaux illustrent la dynamique des communautés d'ennemis naturels en tenant compte du contexte paysager, interagissant avec la gestion (Herrera et al., 2021 ; Macfadyen et al., 2009 ; Montserrat et al., 2021). La prise en compte des réseaux d'interactions est une approche intéressante qui aurait pu contribuer à expliciter plus finement les complémentarités fonctionnelles existantes entre prédateurs et les potentielles synergies pour le contrôle biologique.

La mesure des interactions entre organismes est complexe et en particulier pour les arthropodes qui sont difficiles à observer directement. Le développement de nouveaux outils issus de la biologie moléculaire ont permis d'élucider de nombreux liens entre espèces. Les méthodes d'analyses de l'ADN des contenus stomacaux ou de matières fécales, couplées avec des approches de *metabarcoding* par exemple, permettent d'affiner les régimes alimentaires. Les outils moléculaires peuvent mettre en évidence des spécialisations non identifiées préalablement. Par exemple chez les hyménoptères parasitoïdes il a été montré que certaines espèces de la famille des Aphidiinae, étaient spécialisées dans la consommation de pucerons dans les parcelles cultivées et consommaient très peu les pucerons présents dans les HSN (Derocles et al., 2020). Dans ce cas, le compartiment semi-naturel ne pouvait pas être un réservoir de parasitoïdes. De même, la structuration génétique des populations d'une espèce de pucerons des céréales (*Sitobion avenae*) montre que les plantes des bordures de champs

ne sont pas une source majeure de ce ravageur pour les cultures (Vialatte et al., 2005). Chez les prédateurs, la connaissance des ressources effectivement utilisées est très pauvre, il est nécessaire de développer des approches visant à quantifier les ressources réellement exploitées par les prédateurs (e.g. travaux préliminaires de Kamenova et al., 2018). L'approche moléculaire n'est pas la seule développée, elle reste pour l'instant majoritairement létale et ne peut pas être déployée sur du long terme ou à large échelle sans avoir des effets négatifs sur les organismes étudiés (Schirmel et al., 2018). Des méthodes d'imagerie numériques se développent, mais ont aussi leurs limites notamment l'analyse de grandes bases de données d'images (Gardarin et al., 2023). Des études comportementales peuvent également contribuer à ces connaissances (e.g. Eubanks et Denno, 2000 ; Mansfield, 2019).

Des recherches approfondies sont nécessaires pour identifier et quantifier les contributions fonctionnelles des différentes communautés d'ennemis naturels. Il est crucial de comprendre les interactions et les schémas de déplacement de ces prédateurs à travers les interfaces entre cultures et HSN, afin de mieux appréhender l'impact de la conception paysagère sur la multifonctionnalité des écosystèmes (Boesing, Nichols et Metzger, 2017). L'intensité des pratiques agricoles et sylvicoles doit aussi être prise en compte. Par exemple, il a été montré dans le cadre de la sylviculture, que la gestion intensive avait des effets négatifs sur la biodiversité, la santé, les loisirs et les services d'approvisionnement en eau mais pas sur la biomasse (Sing et al., 2018). Une diversité d'approches de gestion est nécessaire pour maintenir la multiplicité des services écosystémiques à des niveaux élevés. Une compréhension approfondie des liens entre processus socio-écologiques et services écosystémiques est essentielle pour orienter les dynamiques paysagères et tirer des bénéfices des processus écologiques sans modifier fondamentalement les chaînes de valeurs (Vialatte et al., 2021) et notamment lorsque des arbitrages sont inévitables (Accatino et al., 2019).

2.4 Comment mettre en œuvre et accompagner la gestion des paysages agricoles ?

La gestion paysagère est complexe car elle implique une diversité d'acteurs avec des objectifs variés. Comme nous l'avons montré au cours de cette thèse les approches paysagères mettent en avant des compromis possibles dans l'aménagement du paysage. Par exemple dans le chapitre 1, en fonction de l'importance accordée soit au niveau de contrôle biologique dans les champs, soit au contrôle biologique moyen, intégrant la prédation dans les bois, le paysage « optimal » ne sera pas le même. Dans la figure 2.2 ci-dessous, on accorde un poids γ (entre 0 et 1) à la prédation dans les parcelles cultivées qui est défavorisée par la proportion de bois et favorisée par la diversité des cultures. Cette valeur γ pourrait représenter la volonté d'attribuer une importance supplémentaire à la prédation dans les champs, car en lien avec la production agricole et alimentaire, par rapport à la prédation dans les bois, qui sont, eux, peu exploités. Les différentes courbes d'isopréférence correspondent à des scores et à des seuils minimums de prédation de plus en plus élevé (ou à un poids γ plus fort). Les courbes vertes représentent les effets contrastés de la proportion de bois sur la prédation dans les bois et dans les céréales à paille. On observe théoriquement l'optimum (point violet) entre une proportion de bois dans le paysage et des seuils minimums théoriques de prédation dans chacun des écosystèmes. Cet optimum évolue (points oranges) dès lors que l'on considère la

diversité des cultures qui a aussi des effets contrastés sur ces deux prédations. On constate théoriquement que les courbes d'isopréférence seraient plus basses avec la diversité des cultures, suggérant des paysages moins efficients en termes de prédation et potentiellement de contrôle biologique dans ces deux écosystèmes. Ce schéma théorique met en évidence les applications possibles des résultats obtenus pour réfléchir la gestion paysagère et la nécessité de prioriser ou du moins d'avoir des objectifs clairs sur ce qui est valorisé. Le même type de réflexion et de schéma peut être appliqué entre contrôle biologique des bioagresseurs et conservation de la biodiversité.

Courbe d'isopréférence :

$$Prédation_{Bois} X (Prédation_{Champs})^{\gamma} = Score$$

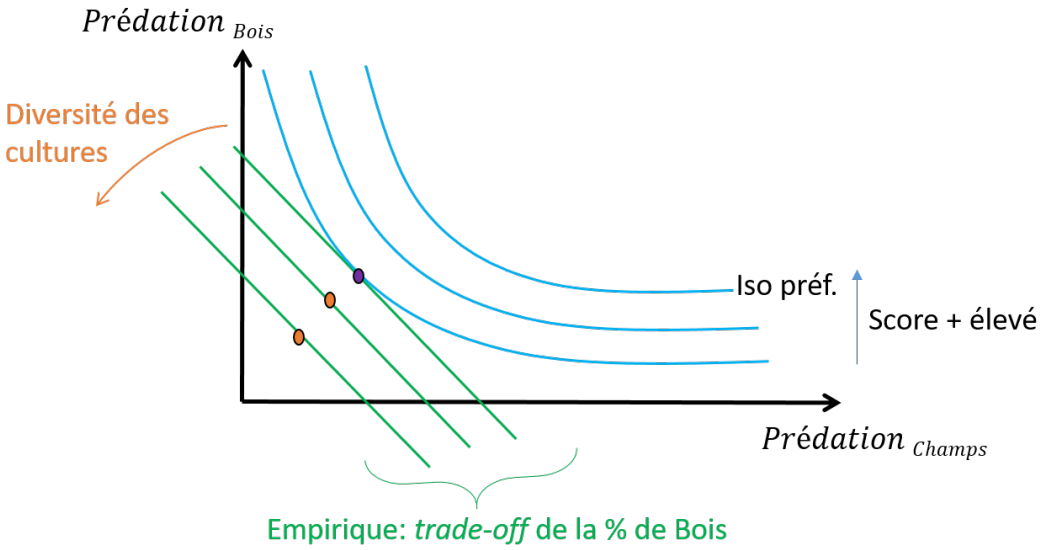


Figure 2.2 : Représentation d'un paysage à optimiser en fonction de l'objectif de favoriser un contrôle biologique dans un écosystème plutôt qu'un autre ou de gérer les effets antagonistes de la proportion de bois. Les courbes bleues sont des courbes d'isopréférence relatives à un score fourni par l'équation ci-dessus. Le sore est calculé en fonction des seuils de prédation minimum dans les bois et les céréales à paille. L'exposant γ (compris entre 0 et 1) caractérise le poids potentiel donné à la prédation dans les champs. Les courbes vertes correspondent à la même proportion de bois couplée à des niveaux de diversité des cultures différents. Les points oranges correspondent à l'optimum théorique à deux niveaux différents de diversité des cultures pour une proportion de bois donnée et à une courbe d'isopréférence théorique plus faible que celles représentées en bleu. Le point violet correspond à l'optimum entre la proportion de bois dans le paysage et les prédations seuils délimitées par le score.

En effet, les synergies entre conservation de la biodiversité et services écosystémiques comme le contrôle biologique se heurtent aussi à l'aménagement des paysages agriforestiers. La conciliation de la biodiversité et la demande croissante de production agricole est un défi majeur. Ce défi est au cœur d'un débat de longue date sur la stratégie optimale d'utilisation des terres agricoles : *land sharing* ou *land sparing* (figure 2.3). Le *land sharing* consiste en une stratégie de production agricole plutôt extensive, avec une agriculture plus diversifiée mais à plus faible rendement. À l'inverse le *land sparing* correspond à une concentration de l'agriculture sur des cultures intensives pour conserver par ailleurs plus d'espaces naturels

riches en biodiversité (Desquilbet, Dorin et Couvet, 2013 ; Green et al., 2005). Il s'agit là d'un débat encore d'actualité dans un contexte plus politique d'orientation du modèle agricole français et européen vers l'agroécologie, qui semble d'ailleurs plutôt correspondre à un entre-deux. Une récente synthèse de Grass, Batáry et Tscharntke (2021) montre que les meilleurs résultats en matière de biodiversité et qui correspondent à des compromis écologiques et économiques les moins coûteux, résultent d'une gestion du paysage combinant les deux stratégies. Cela se traduit, entre autres, par des paysages au sein desquels on trouve des champs de petite taille, une grande diversité des cultures, des HSN, ce qui améliore la complémentarité spatiale et temporelle des ressources pour les espèces. Notre travail apporte à la littérature les potentialités que représentent l'hétérogénéité des paysages agricoles et la diversité des cultures pour concilier biodiversité et contrôle biologique.

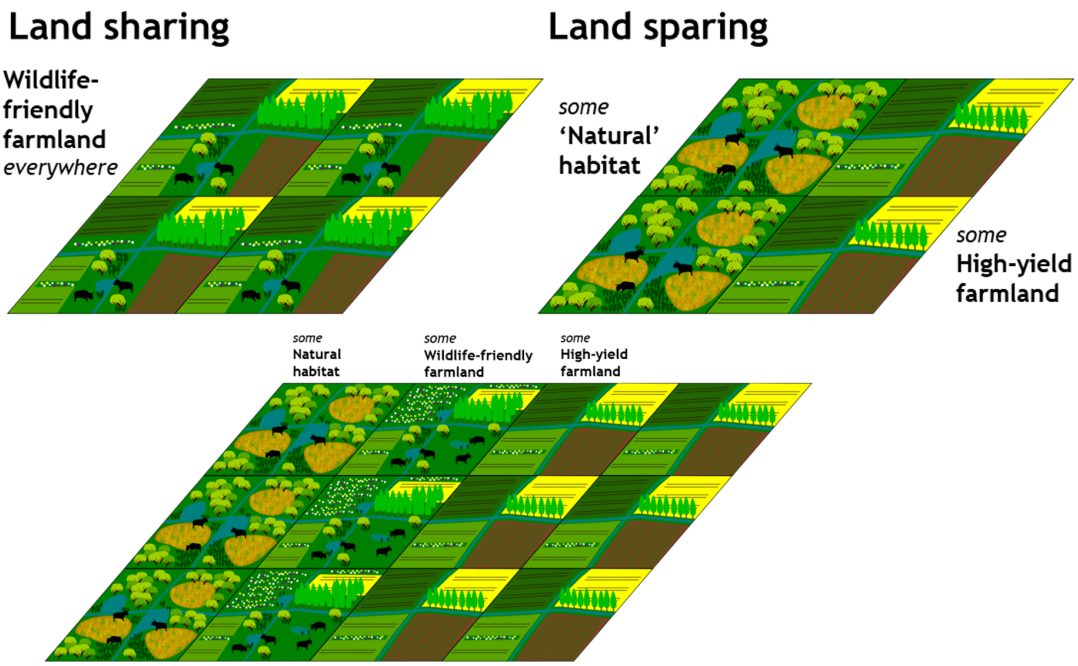


Figure 2.3 : Illustration du concept de *land-sharing* et *land-sparing*. Le paysage situé au centre montre un mélange des deux stratégies, un paysage « intermédiaire ».

La diversification végétale est un levier important dont nous avons confirmé les bénéfices au cours de cette thèse, pour une partie des modalités de diversification possible du moins. Il existe en effet de nombreuses modalités de diversification végétale allant de la parcelle (mélange variétal, mélange d'espèces, agroforesterie, rotations) au paysage (diversité des assolements, taille des parcelles, éléments semi-naturels) (Vialatte et al., 2022 ; Vialatte et al., 2021). Une récente Expertise Scientifique Collective (ESco) a visé à évaluer comment la diversité des plantes dans les espaces agricoles pouvait protéger les cultures des bioagresseurs. En examinant les perspectives biologiques, économiques et sociales, cette synthèse de la littérature internationale s'est attachée à examiner les obstacles et les facteurs favorables à l'adoption de stratégies de protection des cultures basées sur la diversification végétale. Dans le contexte du plan Ecophyto 2+ et du Programme Prioritaire de Recherche (PPR) « Cultiver et protéger autrement », cette ESco éclaire également le rôle de la diversité végétale

dans la fourniture simultanée d'autres services écosystémiques et la régulation naturelle des bioagresseurs (Vialatte et al., 2022). Cette synthèse met ainsi en avant les potentialités offertes par la diversification végétale tout en exposant les verrous socio-techniques associés, ce qui montre aussi la nécessité de développer des outils d'accompagnement à la transition et d'aide à la décision pour les politiques publiques. Ainsi, en ce qui concerne la modalité de diversification centrale dans cette thèse, si la complexité du paysage diminue les pressions exercées par les ravageurs, la perception des risques associés par les agriculteur·rices est également différente dans ces paysages par rapport à des paysages intensifs, ce qui influence en fin de compte leurs pratiques agricoles (Etienne et al., 2022a).

Parmi les outils permettant d'appréhender la complexité des paysages multifonctionnels, la modélisation est particulièrement intéressante car elle explore un large panel de scénarios possibles difficiles à déployer en conditions réelles et sans prise de risques pour les agriculteur·rices (Bennett, Peterson et Gordon, 2009 ; Nelson et al., 2009). Elle permet de comparer des approches multi-échelles et identifie ainsi des compromis et/ou synergies ; une des limites étant parfois le manque de connaissances ou de précisions des données à l'entrée (les relations trophiques par exemple). Les scénarios les plus optimisés peuvent être ensuite discutés avec l'ensemble des acteurs dont l'objectif à plus ou moins court terme est d'arriver après co-construction à l'aménagement du paysage. Par exemple, des initiatives de concertation entre agriculteur·rices et instituts techniques (Arvalis ici) ont pu émergé dans le Sud-Ouest de la France, en réponse à des attaques très importantes et localisées de corvidés qui consomment les semis de maïs. L'idée était donc, en synchronisant les semis, de diluer la ressource en graines et de limiter l'ampleur des pertes à l'échelle du paysage. Enfin, les sites d'études à long terme et les *living-labs*[7] sont des dispositifs qui permettent d'avoir du recul sur la complexité des mosaïques paysagères, orienter les pratiques et expérimenter au plus près des acteurs. Ce sont également des dispositifs démonstrateurs de faisabilité et d'amélioration continue en termes de technicité.

Il semble néanmoins que les politiques publiques européennes et nationales sont déterminantes dans l'engagement des différents acteurs locaux à aménager les paysages agricoles de façon à favoriser la multifonctionnalité. La PAC qui fixe globalement le cap de nos systèmes agricoles et alimentaires, valorise par exemple le maintien d'HSN arborés à l'échelle de l'exploitation, a minima de 5 % de sa surface, car catégorisés comme Surface d'Intérêt Écologique (SIE), mais les prairies permanentes n'en font pas partie. De plus, les politiques publiques ne considèrent pas explicitement la diversification végétale en lien avec la protection des cultures. Or, au vu des verrous socio-économiques existants, il semblerait que le développement de nouvelles modalités de diversification comme l'introduction d'éléments et d'HSN, ne puisse se faire sans des incitations fortes des politiques publiques.

7 **Living-lab** (ou **laboratoires vivants**) : il s'agit d'une démarche d'innovation participative dont l'objectif est de répondre à des problématiques complexes, multidisciplinaires et à l'échelle d'un territoire. Toutes les parties prenantes sont impliquées dans le processus de co-création et le dialogue entre les participants est entretenu par une gouvernance démocratique et collaborative (Ferey, Rousseau et Giuliano, 2019).

3

CONCLUSION

Nous avons montré dans cette thèse que l'hétérogénéité des paysages agricoles, au travers des habitats semi-naturels et la diversité des cultures, est favorable au contrôle biologique des bioagresseurs. Elle favorise la complémentarité des mécanismes impliqués dans le contrôle biologique des bioagresseurs. Elle permet également de gérer des compromis sur les niveaux de contrôle biologique réalisés au sein de plusieurs écosystèmes d'un même paysage, et entre contrôle biologique et conservation de la biodiversité. Nous avons mis en évidence l'importance de considérer plusieurs niveaux d'organisation spatiale pour appréhender la complexité des interactions autour du contrôle biologique ; mais aussi la nécessité de s'intéresser à la continuité temporelle des ressources offertes par la mosaïque paysagère pour les prédateurs afin de pérenniser le contrôle biologique. Ainsi, nous avons montré que les écosystèmes forestiers au travers de leur quantité, et les cultures au travers de leur diversité, offrent des complémentarités écologiques pour les prédateurs favorisant à la fois la diversité spécifique des prédateurs et le contrôle biologique. Le contexte paysager, à l'inverse de l'intensité des pratiques agricoles qui affecte négativement les taux de prédation, est un facteur majeur qui influence différents types de prédation fonctionnels. Cela suggère que l'aménagement du paysage est un levier essentiel à prioriser afin de favoriser des synergies pour le contrôle biologique dans un objectif d'essor de l'agroécologie.

Certaines Mesures Agro-Environnementales (MAE) peuvent promouvoir des stratégies de diversification en augmentant le nombre de cultures dans les rotations, à l'échelle de l'exploitation agricole. Cependant, plusieurs freins contraignent l'adhésion des agriculteur·rices à ces nouvelles pratiques (Meynard et al., 2013 ; Thoyer et al., 2014 ; Vialatte et al., 2022) :

- Le manque d'adaptation des filières en amont (par ex. semences adaptées à une production agroécologique diversifiée) et aval (par ex. acceptation et valorisation de nouvelles cultures par les coopératives régionales) ;
- Le manque de connaissances techniques sur la conduite de nouvelles cultures dans des contextes pédoclimatiques variés, et le manque d'équipements adaptés ;
- La nécessité de mettre en place un processus d'apprentissage

De plus, comme nous l'avons montré dans ce travail, la diversification devrait se raisonner en intégrant à la fois la mosaïque agricole et les habitats semi-naturels. Or, dans le cadre du paiement vert européen, la proportion minimale de maintien de SIE est fixée par la PAC à seulement 5 % par exploitation. Enfin, raisonner au niveau du paysage et donc à l'échelle de plusieurs exploitations agricoles, qui sont des entreprises individuelles, est un défi collectif.

Pour répondre à cela, il nous semble que plusieurs approches sont nécessaires, à des niveaux de recherche distincts. Le premier niveau consiste à continuer de produire des

connaissances pour affiner la compréhension des mécanismes en jeu dans le contrôle biologique des bioagresseurs. L'objectif est de répondre au mieux aux multiples sollicitations des acteurs et identifier des leviers en termes de gestion pour pérenniser le contrôle biologique et adopter des stratégies de protection des cultures fondées sur la diversification végétale. Mais ce niveau ne doit pas être l'excuse pour repousser le déploiement de la transition agroécologique : les faits scientifiques sont là et d'ores et déjà suffisamment nombreux pour soutenir et justifier ce déploiement. Même si le fonctionnement écologique des paysages agricoles est complexe, les diversifier apporte des bénéfices essentiels pour la production agricole (contrôle biologique, résilience aux aléas climatiques, etc...) et la biodiversité. Le second niveau, est celui de l'accompagnement multi-acteurs et de l'appui aux politiques publiques. Il s'agit notamment de développer des outils concrets pour inciter les transitions de façon collective comme par exemple en co-construisant des scénarios via la modélisation. La démonstration technique est aussi un point clé qui nécessite d'être intégré dans la dynamique de recherche-action. Le développement de solutions de protection des cultures fondées sur la nature, nécessite une vision intégrative d'un point de vue scientifique, technique et politique pour promouvoir des mesures opérationnelles et efficaces.

Sixième partie

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

Accatino, Francesco, Alberto Tonda, Camille Dross, François Léger et Muriel Tichit (2019). "Trade-offs and synergies between livestock production and other ecosystem services". en. In : *Agricultural Systems* 168, p. 58-72. issn : 0308-521X. doi : 10.1016/j.agsy.2018.08.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308521X18301513.

Adams, R. A. et K. M. Thibault (2006). "Temporal resource partitioning by bats at water holes". en. In : *Journal of Zoology* 270.3, p. 466-472. issn : 0952-8369, 1469-7998. doi : 10.1111/j.1469-7998.2006.00152.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-7998.2006.00152.x.

Agosta, Salvatore J., David Morton, Brian D. Marsh et Kellie M. Kuhn (2005). "Nightly, seasonal, and yearly patterns of bat activity at night roosts in the central appalachians". In : *Journal of Mammalogy* 86.6, p. 1210-1219. issn : 0022-2372. doi : 10.1644/05-MAMM-A-012R1.1. url : https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-012R1.1.

Agriculture and Agribusiness, French Ministry of (2016). *Ephy website. Le catalogue des produits phytopharmaceutiques et de leurs usages des matières fertilisantes et des Supports de culture homologués en France.* url : https://ephy.anses.fr/.

Aguilera, Guillermo, Laura Riggi, Kirsten Miller, Tomas Roslin et Riccardo Bommarco (2021). "Organic fertilisation enhances generalist predators and suppresses aphid growth in the absence of specialist predators". en. In : *Journal of Applied Ecology* 58.7, p. 1455-1465. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13862. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13862.

Aizpurua, Ostaizka, Ivana Budinski, Panagiotis Georgiakakis, Shyam Gopalakrishnan, Carlos Ibañez, Vanessa Mata, Hugo Rebelo, Danilo Russo, Farkas Szodoray-Parádi, Violeta Zhelyazkova, Vida Zrncic, M. Thomas P. Gilbert et Antton Alberdi (2018). "Agriculture shapes the trophic niche of a bat preying on multiple pest arthropods across Europe : Evidence from DNA metabarcoding". en. In : *Molecular Ecology* 27.3, p. 815-825. issn : 09621083. doi : 10.1111/mec.14474. url : http://doi.wiley.com/10.1111/mec.14474.

Akter, Salma, Syed Z. M. Rizvi, Ahsanul Haque, Olivia L. Reynolds, Michael J. Furlong, Maria C. Melo, Terry Osborne, Jianhua Mo, Simon McDonald, Anne C. Johnson et Geoff M. Gurr (2023). "Continent-wide evidence that landscape context can mediate the effects of local habitats on in-field abundance of pests and natural enemies". en. In : *Ecology and Evolution* 13.1, e9737. issn : 2045-7758. doi : 10.1002/ece3.9737. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.9737.

Albrecht, Matthias et al. (2020). "The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield : a quantitative synthesis". en. In : *Ecology Letters* 23.10, p. 1488-1498. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/ele.13576. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.13576.

Alcalá Herrera, Rafael et Francisca Ruano (2022). "Impact of woody semi-natural habitats on the abundance and diversity of green lacewings in olive orchards". en. In : *Biological Control* 174, p. 105003. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2022.105003. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964422001682.

Allegrini, Claudia, Carmi Korine et Boris R. Krasnov (2022). "Insectivorous bats in eastern mediterranean planted pine forests-effects of forest structure on foraging activity, diversity, and implications for management practices". English. In : *Forests* 13.9, p. 1411. doi : 10.3390/f13091411. url : https://www.webofscience.com/api/gateway?GWVersion=2&SrcAuth=DOISource&SrcApp=WOS&KeyAID=10.3390%2Ff13091411&

DestApp=DOI&SrcAppSID=EUW1ED0A87l8ldEj7nlbObAwbRG7M&SrcJTitle=FORESTS&DestDOIRegistrantName=MDPI+AG.

Almdal, Crystal D. et Alejandro C. Costamagna (2023). "Crop diversity and edge density benefit pest suppression through bottom-up and top-down processes, respectively". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 349, p. 108447. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2023.108447. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880923001068.

Alruhaymi, Abdullah Z. et Charles J. Kim (2021). "Why can multiple imputations and how (mice) algorithm work ?" en. In : *Open Journal of Statistics* 11.05, p. 759-777. issn : 2161-718X, 2161-7198. doi : 10.4236/ojs.2021.115045. url : https://www.scirp.org/journal/doi.aspx?doi=10.4236/ojs.2021.115045.

Ancillotto, Leonardo, Angelica Falanga, Giulia Agostinetto, Nicola Tommasi, Flavia de Benedetta, Umberto Bernardo, Andrea Galimberti, Paola Conti et Danilo Russo (2023). "Predator-prey traits and foraging habitat shape the diet of a common insectivorous bat". English. In : *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 118, p. 103890. issn : 1146-609X. doi : 10.1016/j.actao.2023.103890. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X23000024.

Ancillotto, Leonardo, Rosario Rummo, Giulia Agostinetto, Nicola Tommasi, Antonio P. Garonna, Flavia de Benedetta, Umberto Bernardo, Andrea Galimberti et Danilo Russo (2022). "Bats as suppressors of agroforestry pests in beech forests". en. In : *Forest Ecology and Management* 522, p. 120467. issn : 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2022.120467. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112722004613.

Andow, David (1991). "Vegetational diversity and arthropod population response". In : *Annual Review of Entomology* 36, p. 561-586. doi : 10.1146/annurev.ento.36.1.561.

Andrieu, Emilie, Aude Vialatte et Clélia Sirami (2015). "Misconceptions of fragmentation's effects on ecosystem services : a response to mitchell et al." English. In : *Trends in Ecology & Evolution* 30.11, p. 633-634. issn : 0169-5347. doi : 10.1016/j.tree.2015.09.003. url : https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(15)00223-2.

Aristizábal, Natalia et Jean Paul Metzger (2019). "Landscape structure regulates pest control provided by ants in sun coffee farms". en. In : *Journal of Applied Ecology* 56.1, p. 21-30. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13283. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13283.

Arrignon, Florent, Marc Deconchat, Jean-Pierre Sarthou, Gérard Balent et Claude Monteil (2007). "Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system". In : *Ecological Modelling* 205.3, p. 423-436. issn : 0304-3800. doi : 10.1016/j.ecolmodel.2007.03.006. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S030438000700124X.

Arrizabalaga-Escudero, Aitor, Inazio Garin, Juan Luis García-Mudarra, Antton Alberdi, Joxerra Aihartza et Urtzi Goiti (2015). "Trophic requirements beyond foraging habitats : The importance of prey source habitats in bat conservation". en. In : *Biological Conservation* 191, p. 512-519. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/j.biocon.2015.07.043. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320715300483.

Arrizabalaga-Escudero, Aitor, Thomas Merckx, Gonzalo García-Baquero, Niklas Wahlberg, Ostaizka Aizpurua, Inazio Garin, Urtzi Goiti et Joxerra Aihartza (2019). "Trait-based functional dietary analysis provides a better insight into the foraging ecology of bats". en. In : *Journal of Animal Ecology* 88.10. Sous la dir. de Marta Rueda, p. 1587-1600. issn : 0021-8790, 1365-2656. doi : 10.1111/1365-2656.13055. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2656.13055.

Arthur, Laurent et Michèle Lemaire (2015). *Les chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Collection Parthénope. Mèze : Biotope.

Aszalós, Réka et al. (2022). "Natural disturbance regimes as a guide for sustainable forest management in Europe". en. In : *Ecological Applications* 32.5, e2596. issn : 1939-5582. doi : 10.1002/eap.2596. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/eap.2596.

Avery, M. I. (1985). "Winter Activity of Pipistrelle Bats". In : *Journal of Animal Ecology* 54.3, p. 721-738. issn : 0021-8790. doi : 10.2307/4374. url : https://www.jstor.org/stable/4374.

Ayre, K. (2001). "Effect of predator size and temperature on the predation of Deroceras reticulatum (Muller) (Mollusca) by carabid beetles". en. In : *Journal of Applied Entomology* 125.7, p. 389-395. issn : 1439-0418. doi : 10.1046/j.1439-0418.2001.00568.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1439-0418.2001.00568.x.

Azam, Clémentine, Isabelle Le Viol, Jean-François Julien, Yves Bas et Christian Kerbiriou (2016). "Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program". en. In : *Landscape Ecology* 31.10, p. 2471-2483. issn : 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-016-0417-3. url : https://doi.org/10.1007/s10980-016-0417-3.

Baillod, Aliette Bosem, Teja Tscharntke, Yann Clough et Péter Batáry (2017). "Landscape-scale interactions of spatial and temporal cropland heterogeneity drive biological control of cereal aphids". en. In : *Journal of Applied Ecology* 54.6, p. 1804-1813. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.12910. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12910.

Barbaro, Luc (2008). "Les oiseaux insectivores prédateurs de la processionnaire du pin". fr. In : p. 26.

Barbaro, Luc, Eric Allan, Evy Ampoorter, Bastien Castagneyrol, Yohan Charbonnier, Hans De Wandeler, Christian Kerbiriou, Harriet T. Milligan, Aude Vialatte, Monique Carnol, Marc Deconchat, Pallieter De Smedt, Hervé Jactel, Julia Koricheva, Isabelle Le Viol, Bart Muys, Michael Scherer-Lorenzen, Kris Verheyen et Fons van der Plas (2019). "Biotic predictors complement models of bat and bird responses to climate and tree diversity in European forests". en. In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 286.1894, p. 20182193. issn : 0962-8452, 1471-2954. doi : 10.1098/rspb.2018.2193. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2018.2193.

Barbaro, Luc, Giacomo Assandri, Mattia Brambilla, Bastien Castagneyrol, Jérémy Froidevaux, Brice Giffard, Joséphine Pithon, Xavier Puig-Montserrat, Ignasi Torre, François Calatayud, Pierre Gaüzère, Josépha Guenser, Francesc-Xavier Macià-Valverde, Séverine Mary, Laurent Raison, Clélia Sirami et Adrien Rusch (2021). "Organic management and landscape heterogeneity combine to sustain multifunctional bird communities in European vineyards". en. In : *Journal of Applied Ecology* 58.6, p. 1261-1271. issn : 0021-8901, 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13885. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.13885.

Barbaro, Luc et Andrea Battisti (2011). "Birds as predators of the pine processionary moth (Lepidoptera : Notodontidae)". en. In : *Biological Control* 56.2, p. 107-114. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2010.10.009. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964410002264.

Barbaro, Luc, Brice Giffard, Yohan Charbonnier, Inge van Halder et Eckehard G. Brockerhoff (2014). "Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges : a transcontinental experiment". en. In : *Diversity and Distributions* 20.2. Sous la dir. de Richard Duncan, p. 149-159. issn : 13669516. doi : 10.1111/ddi.12132. url : http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12132.

Barbaro, Luc, Adrien Rusch, Evalyne W. Muiruri, Bastien Gravellier, Denis Thiery et Bastien Castagneyrol (2017). "Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity". en. In : *Journal of Applied Ecology* 54.2.

Sous la dir. de Cristina Banks-Leite, p. 500-508. issn : 00218901. doi : 10.1111/1365-2664.12740. url : http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2664.12740.

Barré, Kévin, Isabelle Le Viol, Romain Julliard, Julie Pauwels, Stuart E. Newson, Jean-François Julien, Fabien Claireau, Christian Kerbiriou et Yves Bas (2019). "Accounting for automated identification errors in acoustic surveys". en. In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.8, p. 1171-1188. issn : 2041-210X. doi : https://doi.org/10.1111/2041-210X.13198. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.13198.

Bartoń, K (2019). *MuMIn : Multi-Model Inference (R Package Version 1.43. 15)[Computer software]*.

Bas, Yves, Didier Bas et Jean-François Julien (2017). "Tadarida : a toolbox for animal detection on acoustic recordings". en. In : *Journal of Open Research Software* 5.1, p. 6. issn : 2049-9647. doi : 10.5334/jors.154. url : http://openresearchsoftware.metajnl.com/articles/10.5334/jors.154/.

Baselga, Andrés (2017). "Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components : balanced variation in abundance and abundance gradients". en. In : *Methods in Ecology and Evolution* 8.7, p. 799-808. issn : 2041-210X. doi : 10.1111/2041-210X.12693. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.12693.

Baselga, Andrés et C. David L. Orme (2012). "betapart : an R package for the study of beta diversity". en. In : *Methods in Ecology and Evolution* 3.5, p. 808-812. issn : 2041-210X. doi : 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x.

Bass, Chris, Alin M. Puinean, Christoph T. Zimmer, Ian Denholm, Linda M. Field, Stephen P. Foster, Oliver Gutbrod, Ralf Nauen, Russell Slater et Martin S. Williamson (2014). "The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, Myzus persicae". en. In : *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 51, p. 41-51. issn : 0965-1748. doi : 10.1016/j.ibmb.2014.05.003. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0965174814000794.

Battisti, Andrea et al. (2015). "Natural history of the processionary moths (thaumetopoea spp.) : new insights in relation to climate change". en. In : *Processionary Moths and Climate Change : An Update*. Sous la dir. d'Alain Roques. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 15-79. isbn : 978-94-017-9340-7. doi : 10.1007/978-94-017-9340-7_2. url : https://doi.org/10.1007/978-94-017-9340-7\%5F2.

Beaumelle, Léa, Arthur Auriol, Marie Grasset, Alice Pavy, Denis Thiéry et Adrien Rusch (2021). "Benefits of increased cover crop diversity for predators and biological pest control depend on the landscape context". en. In : *Ecological Solutions and Evidence* 2.3. issn : 2688-8319, 2688-8319. doi : 10.1002/2688-8319.12086. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/2688-8319.12086.

Beaumelle, Léa, Brice Giffard, Pauline Tolle, Silvia Winter, Martin H. Entling, Emilio Benítez, Johann G. Zaller, Arthur Auriol, Olivier Bonnard, Yohan Charbonnier, Olivier Fabreguettes, Benjamin Joubard, Sebastian Kolb, Noémie Ostandie, Jo Marie Reiff, Sylvie Richart-Cervera et Adrien Rusch (2023). "Biodiversity conservation, ecosystem services and organic viticulture : A glass half-full". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 351, p. 108474. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2023.108474. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880923001330.

Beillouin, Damien, Tamara Ben-Ari, Eric Malézieux, Verena Seufert et David Makowski (2021). "Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services". en. In : *Global Change Biology* 27.19, p. 4697-4710. issn : 1365-2486. doi : 10.1111/gcb.15747. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.15747.

Beketov, Mikhail A., Ben J. Kefford, Ralf B. Schäfer et Matthias Liess (2013). "Pesticides reduce regional biodiversity of stream invertebrates". In : *Proceedings of the National*

Academy of Sciences 110.27, p. 11039-11043. doi : 10.1073/pnas.1305618110. url : https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1305618110.

Bennett, Elena M., Garry D. Peterson et Line J. Gordon (2009). "Understanding relationships among multiple ecosystem services : Relationships among multiple ecosystem services". en. In : *Ecology Letters* 12.12, p. 1394-1404. issn : 1461023X. doi : 10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x.

Benton, Tim G., Juliet A. Vickery et Jeremy D. Wilson (2003). "Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key ?" en. In : *Trends in Ecology & Evolution* 18.4, p. 182-188. issn : 01695347. doi : 10.1016/S0169-5347(03)00011-9. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534703000119.

Berg, Å. (2002). "Composition and diversity of bird communities in Swedish farmland–forest mosaic landscapes". en. In : *Bird Study* 49.2, p. 153-165. issn : 0006-3657, 1944-6705. doi : 10.1080/00063650209461260. url : http://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/00063650209461260.

Bertrand, Colette, Jacques Baudry et Françoise Burel (2016). "Seasonal variation in the effect of landscape structure on ground-dwelling arthropods and biological control potential". en. In : *Basic and Applied Ecology* 17.8, p. 678-687. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2016.07.007. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179116301013.

Bertrand, Colette, Françoise Burel et Jacques Baudry (2016). "Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes". en. In : *Landscape Ecology* 31.2, p. 451-466. issn : 0921-2973, 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-015-0259-4. url : http://link.springer.com/10.1007/s10980-015-0259-4.

Bertrand, Colette, Philipp W. Eckerter, Lolita Ammann, Martin H. Entling, Erika Gobet, Felix Herzog, Laia Mestre, Willy Tinner et Matthias Albrecht (2019). "Seasonal shifts and complementary use of pollen sources by two bees, a lacewing and a ladybeetle species in European agricultural landscapes". en. In : *Journal of Applied Ecology* 56.11, p. 2431-2442. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13483. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13483.

Bianchi, F.J.J.A, C.J.H Booij et T Tscharntke (2006). "Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control". en. In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273.1595, p. 1715-1727. issn : 0962-8452, 1471-2954. doi : 10.1098/rspb.2006.3530. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2006.3530.

Bianchi, Felix J. J. A. et Wopke van der Werf (2004). "Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes". In : *Ecological Modelling* 171.1, p. 177-193. issn : 0304-3800. doi : 10.1016/j.ecolmodel.2003.08.003. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380003003314.

Bibby, Colin J., Neil D. Burgess et David A. Hill (1992). "Point counts". en. In : *Bird Census Techniques*. Elsevier, p. 85-104. isbn : 978-0-12-095830-6. doi : 10.1016/B978-0-12-095830-6.50010-9.

Billeter, R. et al. (2008). "Indicators for biodiversity in agricultural landscapes : a pan-European study". en. In : *Journal of Applied Ecology* 45.1, p. 141-150. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x.

Blažek, Ján, Adam Konečný et Tomáš Bartonička (2021). "Bat aggregational response to pest caterpillar emergence". en. In : *Scientific Reports* 11.1, p. 13634. issn : 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-021-93104-z. url : http://www.nature.com/articles/s41598-021-93104-z.

Blitzer, Eleanor J., Carsten F. Dormann, Andrea Holzschuh, Alexandra-Maria Klein, Tatyana A. Rand et Teja Tscharntke (2012). "Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 146.1, p. 34-43. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2011.09.005. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880911003306.

Boesing, Andrea L., Elizabeth Nichols et Jean P. Metzger (2017). "Effects of landscape structure on avian-mediated insect pest control services : a review". en. In : *Landscape Ecology* 32.5, p. 931-944. issn : 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-017-0503-1. url : https://doi.org/10.1007/s10980-017-0503-1.

Boetzl, Fabian A., Maren Schuele, Jochen Krauss et Ingolf Steffan-Dewenter (2020). "Pest control potential of adjacent agri-environment schemes varies with crop type and is shaped by landscape context and within-field position". en. In : *Journal of Applied Ecology* 57.8, p. 1482-1493. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13653. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13653.

Bohan, David A., Reto Schmucki, Abrha T. Abay, Mette Termansen, Miranda Bane, Alice Charalabidis, Rong-Gang Cong, Stephane A.P. Derocles, Zita Dorner, Matthieu Forster, Caroline Gibert, Colin Harrower, Geoffroy Oudoire, Olivier Therond, Juliette Young, Mihály Zalai et Michael J.O. Pocock (2021). "Designing farmer-acceptable rotations that assure ecosystem service provision in the face of climate change". en. In : *Advances in Ecological Research*. T. 65. Elsevier, p. 169-244. isbn : 978-0-323-91503-8. doi : 10.1016/bs.aecr.2021.01.002. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250421000027.

Boinot, Sébastien, Cendrine Mony, Guillaume Fried, Aude Ernoult, Stéphanie Aviron, Claire Ricono, Eloïse Couthouis et Audrey Alignier (2023). "Weed communities are more diverse, but not more abundant, in dense and complex bocage landscapes". en. In : *Journal of Applied Ecology* 60.1, p. 4-16. issn : 0021-8901, 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.14312. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.14312.

Bommarco, Riccardo, Ola Lundin, Henrik G. Smith et Maj Rundlöf (2011). "Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 279.1727, p. 309-315. doi : 10.1098/rspb.2011.0647. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2011.0647.

Boyles, J. G., P. M. Cryan, G. F. McCracken et T. H. Kunz (2011). "Economic Importance of Bats in Agriculture". en. In : *Science* 332.6025, p. 41-42. issn : 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1201366. url : https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1201366.

Brockerhoff, Eckehard G., Luc Barbaro, Bastien Castagneyrol, David I. Forrester, Barry Gardiner, José Ramón González-Olabarria, Phil O'B. Lyver, Nicolas Meurisse, Anne Oxbrough, Hisatomo Taki, Ian D. Thompson, Fons van der Plas et Hervé Jactel (2017). "Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services". en. In : *Biodiversity and Conservation* 26.13, p. 3005-3035. issn : 1572-9710. doi : 10.1007/s10531-017-1453-2. url : https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2.

Brooks, Mollie E., Kasper Kristensen, Koen J. van Benthem, Arni Magnusson, Casper W. Berg, Anders Nielsen, Hans J. Skaug, Martin Mächler et Benjamin M. Bolker (2017). "glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling". en. In : *The R Journal* 9.2, p. 378-400. issn : 2073-4859. url : https://journal.r-project.org/archive/2017/RJ-2017-066/index.html.

Bruun, Måns et Henrik G Smith (2003). "Landscape composition affects habitat use and foraging flight distances in breeding European starlings". en. In : *Biological Conservation* 114.2, p. 179-187. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/S0006-3207(03)00021-1. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320703000211.

Brückmann, Sabrina V., Jochen Krauss et Ingolf Steffan-Dewenter (2010). "Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes". en. In : *Journal*

of Applied Ecology 47.4, p. 799-809. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/j.1365-2664.2010.01828.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2010.01828.x.

Burel, Françoise et Jacques Baudry (1990). "Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany France". en. In : *Landscape Ecology* 4.4, p. 197-210. issn : 1572-9761. doi : 10.1007/BF00129828. url : https://doi.org/10.1007/BF00129828.

Burel, Françoise, Jacques Baudry, Alain Butet, Philippe Clergeau, Yannick Delettre, Didier Le Coeur, Florence Dubs, Nathalie Morvan, Gilles Paillat, Sandrine Petit, Claudine Thenail, Etienne Brunel et Jean-Claude Lefeuvre (1998). "Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes". en. In : *Acta Oecologica* 19.1, p. 47-60. issn : 1146-609X. doi : 10.1016/S1146-609X(98)80007-6. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1146609X98800076.

Burel, Françoise, Jacques Baudry et Yannic Le Flem (1999). *Écologie du paysage : concepts, méthodes et applications*. fre. Paris Londres New York : Éd. Tec & doc. isbn : 978-2-7430-0305-0.

Burger, H. F., K. Hylander, B. Ayalew, N. M. van Dam, E. Mendesil, A. Schedl, T. Shimales, B. Zewdie et A. J. M. Tack (2022). "Bottom-up and top-down drivers of herbivory on Arabica coffee along an environmental and management gradient". In : *BASIC AND APPLIED ECOLOGY* 59, p. 21-32. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2021.12.009.

Burnham, Kenneth P. et David R. Anderson (2004). "Multimodel Inference : Understanding AIC and BIC in Model Selection". en. In : *Sociological Methods & Research* 33.2, p. 261-304. issn : 0049-1241, 1552-8294. doi : 10.1177/0049124104268644. url : http://journals.sagepub.com/doi/10.1177/0049124104268644.

Bélanger, J. et D. (eds) Pilling (2019). *The State of the World's Biodiversity for Food and Agriculture*. en. Rome, Italy : FAO. isbn : 978-92-5-131270-4. doi : 10.4060/CA3129EN. url : https://www.fao.org/documents/card/en/c/ca3129en.

Cadotte, Marc W., Kelly Carscadden et Nicholas Mirotchnick (2011). "Beyond species : functional diversity and the maintenance of ecological processes and services". en. In : *Journal of Applied Ecology* 48.5, p. 1079-1087. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x.

Carbonne, Benjamin, David A. Bohan, Hana Foffová, Eirini Daouti, Britta Frei, Veronika Neidel, Pavel Saska, Jiří Skuhrovec et Sandrine Petit (2021). "Direct and indirect effects of landscape and field management intensity on carabids through trophic resources and weeds". en. In : *Journal of Applied Ecology*. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.14043.

Cardillo, Marcel, Georgina M Mace, John L Gittleman, Kate E Jones, Jon Bielby et Andy Purvis (2008). "The predictability of extinction : biological and external correlates of decline in mammals". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 275.1641, p. 1441-1448. issn : 0962-8452. doi : 10.1098/rspb.2008.0179. url : https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2602711/.

Carrière, Yves, Christa Ellers-Kirk, Manda G. Cattaneo, Christine M. Yafuso, Larry Antilla, Cho-Ying Huang, Magfurar Rahman, Barron J. Orr et Stuart E. Marsh (2009). "Landscape effects of transgenic cotton on non-target ants and beetles". English. In : *Basic and applied ecology* 10.7, p. 597-606. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2008.10.010.

Castagneyrol, Bastien, Damien Bonal, Maxime Damien, Hervé Jactel, Céline Meredieu, Evalyne W. Muiruri et Luc Barbaro (2017). "Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory". en. In : *Ecology and Evolution* 7.10, p. 3520-3531. issn : 2045-7758. doi : 10.1002/ece3.2950. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.2950.

Castagneyrol, Bastien, Brice Giffard, Elena Valdés-Correcher et Arndt Hampe (2019). "Tree diversity effects on leaf insect damage on pedunculate oak : The role of landscape context and forest stratum". en. In : *Forest Ecology and Management* 433, p. 287-294. issn :

0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2018.11.014. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112718312398.

Castagneyrol, Bastien, Herve Jactel, Yohan Charbonnier et Luc Barbaro (2014). "Egg mortality in the pine processionary moth : habitat diversity, microclimate and predation effects". en. In : *Agricultural and Forest Entomology*, p. 9.

Cateau, Eugénie, Laurent Larrieu, Daniel Vallauri, Jean-Marie Savoie, Julien Touroult et Hervé Brustel (2015). "Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier". fr. In : *Comptes Rendus Biologies* 338.1, p. 58-73. issn : 1631-0691. doi : 10.1016/j.crvi.2014.10.004. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1631069114002443.

Chailleux, Anaïs, Emily K Mohl, Mickaël Teixeira Alves, Gerben J Messelink et Nicolas Desneux (2014). "Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species : potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems". en. In : *Pest Management Science* 70.12, p. 1769-1779. issn : 1526-4998. doi : 10.1002/ps.3916. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ps.3916.

Chaperon, Pascal N., Annia Rodríguez-San Pedro, Clemente A. Beltrán, Juan Luis Allendes, Rodrigo M. Barahona-Segovia, Francisco Urra et Audrey A. Grez (2022). "Effects of adjacent habitat on nocturnal flying insects in vineyards and implications for bat foraging". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 326, p. 107780. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2021.107780. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880921004849.

Chaplin-Kramer, Rebecca, Megan E. O'Rourke, Eleanor J. Blitzer et Claire Kremen (2011). "A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity : Pest and natural enemy response to landscape complexity". en. In : *Ecology Letters* 14.9, p. 922-932. issn : 1461023X. doi : 10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x. url : http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x.

Charbonnier, Yohan M., Luc Barbaro, Jean-Yves Barnagaud, Evy Ampoorter, Julien Nezan, Kris Verheyen et Hervé Jactel (2016). "Bat and bird diversity along independent gradients of latitude and tree composition in European forests". en. In : *Oecologia* 182.2, p. 529-537. issn : 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-016-3671-9. url : https://doi.org/10.1007/s00442-016-3671-9.

Charbonnier, Yohan, Luc Barbaro, Amandine Theillout et Hervé Jactel (2014). "Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations". en. In : *PLOS ONE* 9.10, e109488. issn : 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0109488. url : https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0109488.

Charbonnier, Yohan, Daciana Papura, Olivier Touzot, Noriane Rhouy et Adrien Rusch (2020). "Les chauves-souris, des auxiliaires possibles de la vigne : Wine not ?" fr. In : p. 8.

Charbonnier, Yohan, Daciana Papura, Olivier Touzot, Noriane Rhouy, Gilles Sentenac et Adrien Rusch (2021). "Pest control services provided by bats in vineyard landscapes". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 306, p. 107207. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2020.107207. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880920303935.

Chase, Jonathan M. et Mathew A. Leibold (2009). *Ecological niches : linking classical and contemporary approaches*. en. University of Chicago Press. isbn : 978-0-226-10181-1.

Chevalier, Richard, Audrey Alignier, Émilie Andrieu et Frédéric Archaux (2015). "Effet de l'exposition sur la richesse et la composition floristique des lisières forestières dans le Gâtinais oriental (Loiret)". In : *Revue Forestière Française* 5. issn : 1951-6827, 0035-2829. doi : 10.4267/2042/59954. url : https://revueforestierefrancaise.agroparistech.fr/article/view/5025.

Choisis, Jean-Philippe, Anne Sourdril, Marc Deconchat, Gérard Balent et Annick Gibon (2010). "Comprendre la dynamique régionale des exploitations de polyculture élevage

pour accompagner le développement rural dans les Coteaux de Gascogne". In : *Cahiers Agricultures* 19.2, p. 97-103. issn : 1166-7699, 1777-5949. doi : 10.1684/agr.2010.0375. url : http://revues.cirad.fr/index.php/cahiers-agricultures/article/view/30845.

Clough, Yann, Stefan Kirchweger et Jochen Kantelhardt (2020). "Field sizes and the future of farmland biodiversity in European landscapes". en. In : *Conservation Letters* 13.6, e12752. issn : 1755-263X. doi : 10.1111/conl.12752. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/conl.12752.

Coulthard, Emma, Duncan McCollin et James Littlemore (2016). "The use of hedgerows as flight paths by moths in intensive farmland landscapes". en. In : *Journal of Insect Conservation* 20.2, p. 345-350. issn : 1572-9753. doi : 10.1007/s10841-016-9864-z. url : https://doi.org/10.1007/s10841-016-9864-z.

Culina, Antica et al. (2021). "Connecting the data landscape of long-term ecological studies : The SPI-Birds data hub". en. In : *Journal of Animal Ecology* 90.9, p. 2147-2160. issn : 1365-2656. doi : 10.1111/1365-2656.13388. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2656.13388.

DRAAF (2022). *Chiffres clés - Nouvelle-Aquitaine*. fr. url : https://draaf.nouvelle-aquitaine.agriculture.gouv.fr/presentation-generale-r239.html.

Daelemans, Robin, Eva Hulsmans, Emily Laenen, Serge Remy, Tim Beliën et Olivier Honnay (2023). "Direct and indirect effects of management and landscape on biological pest control and crop pest infestation in apple orchards". en. In : *Journal of Applied Ecology* 60.1, p. 181-192. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.14319. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.14319.

Dai, Wentao, Aoqiang Li, Yang Chang, Tong Liu, Lin Zhang, Jun Li, Haixia Leng, Zhongle Li, Longru Jin, Keping Sun et Jiang Feng (2023). "Diet composition, niche overlap and partitioning of five sympatric rhinolophid bats in Southwestern China during summer". English. In : *Frontiers in Ecology and Evolution* 11, p. 1108514. issn : 2296-701X. doi : 10.3389/fevo.2023.1108514. url : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2023.1108514/full.

Dainese, Matteo, Silvia Montecchiari, Tommaso Sitzia, Maurizia Sigura et Lorenzo Marini (2017a). "High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields". en. In : *Journal of Applied Ecology* 54.2. Sous la dir. de David Kleijn, p. 380-388. issn : 00218901. doi : 10.1111/1365-2664.12747. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2664.12747.

Dainese, Matteo, Gudrun Schneider, Jochen Krauss et Ingolf Steffan-Dewenter (2017b). "Complementarity among natural enemies enhances pest suppression". en. In : *Scientific Reports* 7.1, p. 8172. issn : 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-017-08316-z. url : https://www.nature.com/articles/s41598-017-08316-z.

Dainese, Matteo et al. (2019). "A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production". en. In : *Science advances*, p. 1-14.

Daniel, Shai, Carmi Korine et Berry Pinshow (2008). "Central-place foraging in nursing, arthropod-gleaning bats". In : *Canadian Journal of Zoology* 86.7, p. 623-626. issn : 0008-4301. doi : 10.1139/Z08-041. url : https://cdnsciencepub.com/doi/10.1139/Z08-041.

Dassou, Anicet Gbèblonoudo et Philippe Tixier (2016). "Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity : a meta-analysis". en. In : *Ecology and Evolution* 6.4, p. 1143-1153. issn : 2045-7758. doi : 10.1002/ece3.1917. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ece3.1917.

Deconchat, Marc, Aude Vialatte, Antoine Brin et David Sheeren (2015). "Concepts et méthodes de l'écologie des paysages pour aider à mieux gérer les services écosystémiques". fr. In.

Deguine, Jean-Philippe et al. (2023). "Agroecological crop protection for sustainable agriculture". en. In : *Advances in Agronomy*. Sous la dir. de Donald L. Sparks. T. 178. Academic Press, p. 1-59. doi : 10.1016/bs.agron.2022.11.002.

Delbac, L et D Thiéry (2016). "Damage to grape flowers and berries by *L obesia botrana* larvae (Denis & Schiffernüller) (Lepidoptera : Tortricidae), and relation to larval age : Larval age and damages by *Lobesia botrana*". en. In : *Australian Journal of Grape and Wine Research* 22.2, p. 256-261. issn : 13227130. doi : 10.1111/ajgw.12204. url : http://doi.wiley.com/10.1111/ajgw.12204.

Delbac, Lionel et Denis Thiéry (2017). "Lobesia botrana (Lepidoptera : Tortricidae) larval population assessment by damage to grape flowers : could empty larval nests monitoring be useful ?" en. In.

Derocles, Stéphane A. P., Yoann Navasse, Christelle Buchard, Manuel Plantegenest et Anne Le Ralec (2020). ""Generalist" Aphid Parasitoids Behave as Specialists at the Agroecosystem Scale". en. In : *Insects* 11.1, p. 6. issn : 2075-4450. doi : 10.3390/insects11010006. url : https://www.mdpi.com/2075-4450/11/1/6.

Desneux, Nicolas, Axel Decourtye et Jean-Marie Delpuech (2007). "The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods". eng. In : *Annual Review of Entomology* 52, p. 81-106. issn : 0066-4170. doi : 10.1146/annurev.ento.52.110405.091440.

Desquilbet, Marion, Bruno Dorin et Denis Couvet (2013). "Land sharing ou land sparing pour la biodiversité : comment les marchés agricoles font la différence". fr. In.

Deutsch, Curtis A., Joshua J. Tewksbury, Michelle Tigchelaar, David S. Battisti, Scott C. Merrill, Raymond B. Huey et Rosamond L. Naylor (2018). "Increase in crop losses to insect pests in a warming climate". en. In : *Science* 361.6405, p. 916-919. issn : 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.aat3466. url : https://www.science.org/doi/10.1126/science.aat3466.

Diaz-Siefer, Pablo, Jaime Tapia-Gatica, Jaime Martinez-Harms, Jan Bergmann et Juan L. Celis-Diez (2021). "A larval aggregation pheromone as foraging cue for insectivorous birds". In : *BIOLOGY LETTERS* 17.9. issn : 1744-9561. doi : 10.1098/rsbl.2021.0360.

Donkersley, Philip (2019). "Trees for bees". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 270-271, p. 79-83. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2018.10.024. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880918304481.

Drieu, Robin et Adrien Rusch (2017). "Conserving species-rich predator assemblages strengthens natural pest control in a climate warming context". en. In : *Agricultural and Forest Entomology* 19.1, p. 52-59. issn : 1461-9563. doi : 10.1111/afe.12180. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/afe.12180.

Driscoll, Don A., Sam C. Banks, Philip S. Barton, David B. Lindenmayer et Annabel L. Smith (2013). "Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes". en. In : *Trends in Ecology & Evolution* 28.10, p. 605-613. issn : 0169-5347. doi : 10.1016/j.tree.2013.06.010. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534713001687.

Dubos, Nicolas, Christian Kerbiriou, Jean-François Julien, Luc Barbaro, Kevin Barré, Fabien Claireau, Jérémy Froidevaux, Isabelle Le Viol, Romain Lorrillière, Charlotte Roemer, Fabien Verfaillie et Yves Bas (2021). "Going beyond species richness and abundance : robustness of community specialisation measures in short acoustic surveys". en. In : *Biodiversity and Conservation*. issn : 0960-3115, 1572-9710. doi : 10.1007/s10531-020-02092-5. url : http://link.springer.com/10.1007/s10531-020-02092-5.

Duelli, Peter (1997). "Biodiversity evaluation in agricultural landscapes : An approach at two different scales". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Biodiversity in Agriculture - for a Sustainable Future 62.2, p. 81-91. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/S0167-8809(96)01143-7. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880996011437.

Duflot, Rémi (2013). "Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité : quel est le rôle des interfaces ou lisières dans les paysages agricoles ?" fr. Thèse de doct.

Duflot, Rémi, Aude Ernoult, Stéphanie Aviron, Lenore Fahrig et Francoise Burel (2017). "Relative effects of landscape composition and configuration on multi-habitat gamma diversity in agricultural landscapes". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 241, p. 62-69. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2017.02.035. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016788091730110X.

Duflot, Rémi, Lenore Fahrig et Mikko Mönkkönen (2022). "Management diversity begets biodiversity in production forest landscapes". en. In : *Biological Conservation* 268, p. 109514. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/j.biocon.2022.109514. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320722000672.

Duflot, Rémi, Magali San-Cristobal, Emilie Andrieu, Jean-Philippe Choisis, Diane Esquerré, Sylvie Ladet, Annie Ouin, Justine Rivers-Moore, David Sheeren, Clélia Sirami, Mathieu Fauvel et Aude Vialatte (2022). "Farming intensity indirectly reduces crop yield through negative effects on agrobiodiversity and key ecological functions". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 326, p. 107810. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2021.107810. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880921005144.

Dulaurent, Anne-Maïmiti, Annabel J. Porté, Inge van Halder, Fabrice Vétillard, Pierre Menassieu et Hervé Jactel (2012). "Hide and seek in forests : colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees". en. In : *Agricultural and Forest Entomology* 14.1, p. 19-27. issn : 14619555. doi : 10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x. url : http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-9563.2011.00549.x.

Dunning, John B., Brent J. Danielson et H. Ronald Pulliam (1992). "Ecological processes that affect populations in complex landscapes". en. In : *Oikos* 65.1, p. 169. issn : 00301299. doi : 10.2307/3544901. url : https://www.jstor.org/stable/3544901?origin=crossref.

Dupouey, J. L., E. Dambrine, J. D. Laffite et C. Moares (2002). "Irreversible Impact of Past Land Use on Forest Soils and Biodiversity". en. In : *Ecology* 83.11, p. 2978-2984. issn : 1939-9170. doi : https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2978:IIOPLU]2.0.CO;2. url : https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658%282002%29083%5B2978%3AIIOPLU%5D2.0.CO%3B2.

Duru, Michel (2017). "Une seule santé : Définition". In : doi : 10.17180/R21D-W607. url : https://dicoagroecologie.fr/dictionnaire/une-seule-sante/.

Duru, Michel, Eric Justes, Gatien Falconnier, Etienne-Pascal Journet, Pierre Triboulet et Marie-Benoît Magrini (2017). "Analyse du concept de santé globale pour accompagner les transitions agricoles et alimentaires : application au cas des légumineuses". In : *Agronomie, Environnement & Sociétés* 7.1, p. 83-95. url : https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01604568.

Díaz-Siefer, Pablo, Natalia Olmos-Moya, Francisco E. Fontúrbel, Blas Lavandero, Rocío A. Pozo et Juan L. Celis-Diez (2022). "Bird-mediated effects of pest control services on crop productivity : a global synthesis". en. In : *Journal of Pest Science* 95.2, p. 567-576. issn : 1612-4766. doi : 10.1007/s10340-021-01438-4. url : https://doi.org/10.1007/s10340-021-01438-4.

Díaz, S, D Tilman, JE Fargione, FS Chapin III, R Dirzo, T Kitzberger, B Gemmill, M Zobel, M Vilà, C Mitchell et others (2005). "Biodiversity regulation of ecosystem services. Ecosystems and human well-being-Current status and trends. RM Hassan, R. Scholes and N. Ash". In : *Island Press* 1, p. 917.

Emberger, Céline, Laurent Larrieu et Pierre Gonin (2016). *Dix facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt : Comprendre l'indice de biodiversité potentielle (IBP)*. fr. CNPF-IDF. isbn : 978-2-916525-38-9.

Emmerson, M., M. B. Morales, J. J. Oñate, P. Batáry, F. Berendse, J. Liira, T. Aavik, I. Guerrero, R. Bommarco, S. Eggers, T. Pärt, T. Tscharntke, W. Weisser, L. Clement et J. Bengtsson (2016). "How agricultural intensification affects biodiversity and ecosystem services". en. In : *Advances in Ecological Research*. Sous la dir. d'Alex J. Dumbrell, Rebecca L. Kordas et Guy Woodward. T. 55. Large-Scale Ecology : Model Systems to Global Perspectives. Academic Press, p. 43-97. doi : 10.1016/bs.aecr.2016.08.005.

Englund, Göran, Gunnar Öhlund, Catherine L. Hein et Sebastian Diehl (2011). "Temperature dependence of the functional response". en. In : *Ecology Letters* 14.9, p. 914-921. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/j.1461-0248.2011.01661.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2011.01661.x.

Environmental Systems Research Institute (2023). *ArcGis Desktop Advanced*. url : https://www.esri.com.

Essl, Franz, Stefan Dullinger, Wolfgang Rabitsch, Philip E. Hulme, Petr Pyšek, John R. U. Wilson et David M. Richardson (2015). "Delayed biodiversity change : no time to waste". English. In : *Trends in Ecology & Evolution* 30.7, p. 375-378. issn : 0169-5347. doi : 10.1016/j.tree.2015.05.002. url : https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(15)00124-X.

Estrada-Carmona, Natalia, Andrea C. Sánchez, Roseline Remans et Sarah K. Jones (2022). "Complex agricultural landscapes host more biodiversity than simple ones : A global meta-analysis". en. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119.38, e2203385119. issn : 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.2203385119. url : https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.2203385119.

Etienne, Lucas, Pierre Franck, Claire Lavigne, Julien Papaïx, Pauline Tolle, Noémie Ostandie et Adrien Rusch (2022a). "Pesticide use in vineyards is affected by semi-natural habitats and organic farming share in the landscape". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 333, p. 107967. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2022.107967. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880922001165.

Etienne, Lucas, Adrien Rusch, Claire Lavigne, Esther Fouillet, Laurent Delière et Pierre Franck (2023). "Less field-level insecticides, but not fungicides, in small perennial crop fields and landscapes with woodlands and organic farming". en. In : *Agricultural Systems* 204, p. 103553. issn : 0308-521X. doi : 10.1016/j.agsy.2022.103553. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308521X22001895.

Etienne, Rampal S., Bart Haegeman, Álvaro Dugo-Cota, Carles Vilà, Alejandro Gonzalez-Voyer et Luis Valente (2022b). "The limits to ecological limits to diversification". en. In : doi : 10.1101/2022.05.13.491338. url : http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2022.05.13.491338.

Eubanks, Micky D. et Robert F. Denno (2000). "Health food versus fast food : the effects of prey quality and mobility on prey selection by a generalist predator and indirect interactions among prey species : Predator preferences mediate indirect interactions among prey". en. In : *Ecological Entomology* 25.2, p. 140-146. issn : 03076946. doi : 10.1046/j.1365-2311.2000.00243.x. url : http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2311.2000.00243.x.

FAOSTAT (2020). *Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Rapp. tech. url : https://www.fao.org/faostat/fr/#data/QCL/metadata.

Fahrig, Lenore (2003). "Effects of habitat fragmentation on biodiversity". en. In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34.1, p. 487-515. issn : 1543-592X, 1545-2069. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419. url : http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.

– (2017). "Ecological responses to habitat fragmentation per se". en. In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48.1, p. 1-23. issn : 1543-592X, 1545-2069. doi : 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612. url : http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612.

Fahrig, Lenore, Jacques Baudry, Lluís Brotons, Françoise G. Burel, Thomas O. Crist, Robert J. Fuller, Clelia Sirami, Gavin M. Siriwardena et Jean-Louis Martin (2011). "Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes : Heterogeneity and biodiversity". en. In : *Ecology Letters* 14.2, p. 101-112. issn : 1461023X. doi : 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x. url : http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x.

Fahrig, Lenore, Judith Girard, Dennis Duro, Jon Pasher, Adam Smith, Steve Javorek, Douglas King, Kathryn Freemark Lindsay, Scott Mitchell et Lutz Tischendorf (2015). "Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 200, p. 219-234. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2014.11.018. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880914005192.

Fauvel, Mathieu, Mailys Lopes, Titouan Dubo, Justine Rivers-Moore, Pierre-Louis Frison, Nicolas Gross et Annie Ouin (2020). "Prediction of plant diversity in grasslands using Sentinel-1 and -2 satellite image time series". en. In : *Remote Sensing of Environment* 237, p. 111536. issn : 00344257. doi : 10.1016/j.rse.2019.111536. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0034425719305553.

Feit, Benjamin, Nico Blüthgen, Eirini Daouti, Cory Straub, Michael Traugott et Mattias Jonsson (2021). "Landscape complexity promotes resilience of biological pest control to climate change". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 288.1951, p. 20210547. doi : 10.1098/rspb.2021.0547. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2021.0547.

Ferey, Galatée, Samuel Rousseau et Simon Giuliano (2019). "Living lab : Définition". In : doi : 10.17180/V0TR-J704. url : https://dicoagroecologie.fr/dictionnaire/living-lab/.

Ferrante, M., G. Barone, M. Kiss, E. Bozone-Borbath et G. L. Lovei (2017). "Ground-level predation on artificial caterpillars indicates no enemy-free time for lepidopteran larvae". In : *COMMUNITY ECOLOGY* 18.3, p. 280-286. issn : 1585-8553. doi : 10.1556/168.2017.18.3.6.

Fill, Christopher, Craig Allen, Dirac Twidwell et John Benson (2022). "Spatial distribution of bat activity in agricultural fields : implications for ecosystem service estimates". en. In : *Ecology and Society* 27.2. issn : 1708-3087. doi : 10.5751/ES-13170-270211. url : https://ecologyandsociety.org/vol27/iss2/art11.

Finch, S. et R.h. Collier (2000). "Host-plant selection by insects – a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants". en. In : *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96.2, p. 91-102. issn : 1570-7458. doi : 10.1046/j.1570-7458.2000.00684.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1570-7458.2000.00684.x.

Flynn, Dan F. B., Melanie Gogol-Prokurat, Theresa Nogeire, Nicole Molinari, Bárbara Trautman Richers, Brenda B. Lin, Nicholas Simpson, Margaret M. Mayfield et Fabrice DeClerck (2009). "Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa". en. In : *Ecology Letters* 12.1, p. 22-33. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x.

Forman, Richard T. T. et Michel Godron (1981). "Patches and structural components for a landscape ecology". In : *BioScience* 31.10, p. 733-740. issn : 0006-3568. doi : 10.2307/1308780. url : https://doi.org/10.2307/1308780.

Frey-Ehrenbold, Annie, Fabio Bontadina, Raphaël Arlettaz et Martin K. Obrist (2013). "Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices". en. In : *Journal of Applied Ecology* 50.1, p. 252-261. issn : 1365-2664. doi : https://doi.org/10.1111/1365-2664.12034. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12034.

Froidevaux, Jérémy S. P., Katherine L. Boughey, Kate E. Barlow et Gareth Jones (2017). "Factors driving population recovery of the greater horseshoe bat (Rhinolophus ferrumequinum) in the UK : implications for conservation". en. In : *Biodiversity and Conservation* 26.7, p. 1601-1621. issn : 0960-3115, 1572-9710. doi : 10.1007/s10531-017-1320-1. url : http://link.springer.com/10.1007/s10531-017-1320-1.

Froidevaux, Jérémy S. P., Katherine L. Boughey, Charlotte L. Hawkins, Moth Broyles et Gareth Jones (2019). "Managing hedgerows for nocturnal wildlife : Do bats and their insect prey benefit from targeted agri-environment schemes ?" en. In : *Journal of Applied Ecology* 56.7. Sous la dir. de Matthew Struebig, p. 1610-1623. issn : 0021-8901, 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13412. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13412.

Froidevaux, Jérémy S. P., Bastien Louboutin et Gareth Jones (2017). "Does organic farming enhance biodiversity in Mediterranean vineyards ? A case study with bats and arachnids". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 249, p. 112-122. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2017.08.012. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880917303626.

Fuentes-Montemayor, Elisa, Dave Goulson, Liam Cavin, Jenny M. Wallace et Kirsty J. Park (2013). "Fragmented woodlands in agricultural landscapes : the influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey". en. In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 172, p. 6-15. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2013.03.019. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880913001102.

Fuentes-Montemayor, Elisa, Dave Goulson et Kirsty J. Park (2011). "Pipistrelle bats and their prey do not benefit from four widely applied agri-environment management prescriptions". en. In : *Biological Conservation* 144.9, p. 2233-2246. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/j.biocon.2011.05.015. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320711002254.

Fuentes-Montemayor, Elisa, Dave Goulson et Kirsty J. Park (2011). "The effectiveness of agri-environment schemes for the conservation of farmland moths : assessing the importance of a landscape-scale management approach". en. In : *Journal of Applied Ecology* 48.3, p. 532-542. issn : 1365-2664. doi : https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01927.x. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2010.01927.x%4010.1111/%28ISSN%291365-2664.AGRO\%5FECOLOGY.

Gaba, Sabrina et al. (2018). "Ecology for sustainable and multifunctional agriculture". en. In : *Sustainable Agriculture Reviews 28*. Sous la dir. de Sabrina Gaba, Barbara Smith et Eric Lichtfouse. T. 28. Cham : Springer International Publishing, p. 1-46. isbn : 978-3-319-90308-8 978-3-319-90309-5. doi : 10.1007/978-3-319-90309-5_1. url : http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-90309-5\%5F1.

Gabriel, Doreen, Indra Roschewitz, Teja Tscharntke et Carsten Thies (2006). "Beta diversity at different spatial scales : plant communities in organic and conventional agriculture". en. In : *Ecological Applications* 16.5, p. 2011-2021. issn : 1051-0761. doi : 10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2. url : http://doi.wiley.com/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2.

Garcia, Karina, Elissa M Olimpi, Daniel S Karp et David J Gonthier (2020). "The good, the bad, and the risky : can birds be incorporated as biological control agents into integrated pest management programs ?" In : *Journal of Integrated Pest Management* 11.1, p. 11. issn : 2155-7470. doi : 10.1093/jipm/pmaa009. url : https://doi.org/10.1093/jipm/pmaa009.

Gardarin, Antoine, Yvan Capowiez, Jean-Marc Teulé, Guillaume Wetzel et Mickaël Hedde (2023). "Assessing ground predation by invertebrates in crops : Camera observations clarify the relevance of aphid cards and coleopteran sentinel prey". en. In : *Basic and Applied Ecology* 71, p. 111-118. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2023.07.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179123000385.

Gardiner, M. M., D. A. Landis, C. Gratton, C. D. DiFonzo, M. O'Neal, J. M. Chacon, M. T. Wayo, N. P. Schmidt, E. E. Mueller et G. E. Heimpel (2009). "Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA". en. In : *Ecological Applications* 19.1, p. 143-154. issn : 1939-5582. doi : 10.1890/07-1265.1. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/07-1265.1.

Garfinkel, Megan, Emily Minor et Christopher J. Whelan (2022). "Using faecal metabarcoding to examine consumption of crop pests and beneficial arthropods in communities of generalist avian insectivores". In : *Ibis* 164.1, p. 27-43. issn : 0019-1019. doi : 10.1111/ibi.12994. url : https://doi.org/10.1111/ibi.12994.

Garin, Inazio, Joxerra Aihartza, Urtzi Goiti, Aitor Arrizabalaga-Escudero, Jesús Nogueras et Carlos Ibáñez (2019). "Bats from different foraging guilds prey upon the pine processionary moth". en. In : *PeerJ* 7, e7169. issn : 2167-8359. doi : 10.7717/peerj.7169. url : https://peerj.com/articles/7169.

Gaüzère, P., L. Barbaro, F. Calatayud, K. Princé, V. Devictor, L. Raison, C. Sirami et G. Balent (2020). "Long-term effects of combined land-use and climate changes on local bird communities in mosaic agricultural landscapes". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 289, p. 106722. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2019.106722. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S016788091930338X.

Geiger, Flavia et al. (2010). "Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland". en. In : *Basic and Applied Ecology* 11.2, p. 97-105. issn : 14391791. doi : 10.1016/j.baae.2009.12.001. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1439179109001388.

Giffard, Brice, Luc Barbaro, Hervé Jactel et Emmanuel Corcket (2013). "Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory". en. In : *Ecological Entomology* 38.5, p. 448-455. issn : 1365-2311. doi : 10.1111/een.12035. url : https://www.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/een.12035.

Gil-Tena, A., S. Saura et L. Brotons (2007). "Effects of forest composition and structure on bird species richness in a Mediterranean context : Implications for forest ecosystem management". en. In : *Forest Ecology and Management* 242.2-3, p. 470-476. issn : 03781127. doi : 10.1016/j.foreco.2007.01.080. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378112707000886.

Giunti, Giulia, Giovanni Benelli, Vincenzo Palmeri, Francesca Laudani, Michele Ricupero, Renato Ricciardi, Filippo Maggi, Andrea Lucchi, Raul Narciso C. Guedes, Nicolas Desneux et Orlando Campolo (2022). "Non-target effects of essential oil-based biopesticides for crop protection : Impact on natural enemies, pollinators, and soil invertebrates". English. In : *Biological Control* 176, p. 105071. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2022.105071. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1049964422002365.

Gontijo, Lessando M., Elizabeth H. Beers et William E. Snyder (2015). "Complementary suppression of aphids by predators and parasitoids". en. In : *Biological Control* 90, p. 83-91. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2015.06.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964415001243.

González, Ezequiel, Felix Jan Joost Antoine Bianchi, Philipp W. Eckerter, Verena Pfaff, Sarah Weiler et Martin H. Entling (2022). "Ecological requirements drive the variable responses of wheat pests and natural enemies to the landscape context". en. In : *Journal of Applied Ecology* 59.2, p. 444-456. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.14062. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.14062.

González, Ezequiel, Adriana Salvo et Graciela Valladares (2015). "Sharing enemies : evidence of forest contribution to natural enemy communities in crops, at different spatial scales". en. In : *Insect Conservation and Diversity* 8.4, p. 359-366. issn : 1752-4598. doi : 10.1111/icad.12117. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/icad.12117.

Grass, Ingo, Péter Batáry et Teja Tscharntke (2021). "Chapter Six - Combining land-sparing and land-sharing in European landscapes". en. In : *Advances in Ecological Research*. Sous la dir. de David A. Bohan et Adam J. Vanbergen. T. 64. The Future of Agricultural Landscapes, Part II. Academic Press, p. 251-303. doi : 10.1016/bs.aecr.2020.09.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065250420300301.

Green, Rhys E., Stephen J. Cornell, Jörn P. W. Scharlemann et Andrew Balmford (2005). "Farming and the fate of wild nature". en. In : *Science* 307.5709, p. 550-555. issn : 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1106049. url : https://www.science.org/doi/10.1126/science.1106049.

Gripenberg, Sofia et Tomas Roslin (2007). "Up or down in space ? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology". en. In : *Oikos* 116.2, p. 181-188. issn : 1600-0706. doi : 10.1111/j.0030-1299.2007.15266.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0030-1299.2007.15266.x.

Gurr, Geoff, Stephen D. Wratten et Miguel A. Altieri, éd. (2004). *Ecological engineering for pest management : advances in habitat manipulation for arthropods*. en. Collingwood, Vic : CSIRO Pub. isbn : 978-0-643-09022-4.

Guyot, Virginie, Bastien Castagneyrol, Aude Vialatte, Marc Deconchat et Hervé Jactel (2016). "Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe". In : *Biology Letters* 12.4, p. 20151037. doi : 10.1098/rsbl.2015.1037. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rsbl.2015.1037.

Haenke, Sebastian, Anikó Kovács-Hostyánszki, Jochen Fründ, Péter Batáry, Birgit Jauker, Teja Tscharntke et Andrea Holzschuh (2014). "Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance". en. In : *Journal of Applied Ecology* 51.2, p. 505-513. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.12221. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12221.

Hallmann, Caspar A., Martin Sorg, Eelke Jongejans, Henk Siepel, Nick Hofland, Heinz Schwan, Werner Stenmans, Andreas Müller, Hubert Sumser, Thomas Hörren, Dave Goulson et Hans de Kroon (2017). "More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas". en. In : *PLOS ONE* 12.10, e0185809. issn : 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0185809. url : https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0185809.

Hannah, Lee, Patrick R. Roehrdanz, Makihiko Ikegami, Anderson V. Shepard, M. Rebecca Shaw, Gary Tabor, Lu Zhi, Pablo A. Marquet et Robert J. Hijmans (2013). "Climate change, wine, and conservation". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.17, p. 6907-6912. doi : 10.1073/pnas.1210127110. url : https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1210127110.

Hartig, Florian (2020). "DHARMa : residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models". In : *R package version 0.3* 3.

Harvey, Celia A. et Jorge A. González Villalobos (2007). "Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats". en. In : *Biodiversity and Conservation* 16.8, p. 2257-2292. issn : 0960-3115, 1572-9710. doi : 10.1007/s10531-007-9194-2. url : http://link.springer.com/10.1007/s10531-007-9194-2.

Harwood, James D et John J Obrycki (2005). "The role of alternative prey in sustaining predator populations". en. In.

Hass, Annika L., Urs G. Kormann, Teja Tscharntke, Yann Clough, Aliette Bosem Baillod, Clélia Sirami, Lenore Fahrig, Jean-Louis Martin, Jacques Baudry, Colette Bertrand, Jordi Bosch, Lluís Brotons, Françoise Burel, Romain Georges, David Giralt, María Á. Marcos-García, Antonio Ricarte, Gavin Siriwardena et Péter Batáry (2018). "Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 285.1872, p. 20172242. doi : 10.1098/rspb.2017.2242. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2017.2242.

Hautier, Yann et al. (2018). "Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality". en. In : *Nature Ecology & Evolution* 2.1, p. 50-56. issn : 2397-334X. doi : 10.1038/s41559-017-0395-0. url : https://www.nature.com/articles/s41559-017-0395-0.

Haynes, Kyle J., Tim Diekötter et Thomas O. Crist (2007). "Resource complementation and the response of an insect herbivore to habitat area and fragmentation". en. In : *Oecologia* 153.3, p. 511-520. issn : 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-007-0749-4. url : https://doi.org/10.1007/s00442-007-0749-4.

Hazard, Laurent, Claude Monteil, Michel Duru, Laurent Bedoussac, Eric Justes et Jean-Pierre Theau (2016). *Agroécologie – Dictionnaire d'agroécologie*. fr. url : https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/agroecologie/?highlight=agro%C3%A9cologie.

Heap, Ian et Stephen O Duke (2018). "Overview of glyphosate-resistant weeds worldwide". en. In : *Pest Management Science* 74.5, p. 1040-1049. issn : 1526-4998. doi : 10.1002/ps.4760. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ps.4760.

Heim, Olga, Julia T. Treitler, Marco Tschapka, Mirjam Knörnschild et Kirsten Jung (2015). "The Importance of Landscape Elements for Bat Activity and Species Richness in Agricultural Areas". en. In : *PLOS ONE* 10.7, e0134443. issn : 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0134443. url : https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0134443.

Hendrickx, Frederik, Jean-Pierre Maelfait, Walter Van Wingerden, Oliver Schweiger, Marjan Speelmans, Stéphanie Aviron, Isabel Augenstein, Regula Billeter, Debra Bailey, Roman Bukacek, Françoise Burel, Tim Diekötter, Jolanda Dirksen, Felix Herzog, Jaan Liira, Martina Roubalova, Viki Vandomme et Rob Bugter (2007). "How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes". en. In : *Journal of Applied Ecology* 44.2, p. 340-351. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x.

Herrera, José M., Bruno Silva, Gerardo Jiménez-Navarro, Silvia Barreiro, Nereida Melguizo-Ruiz, Francisco Moreira, Sasha Vasconcelos, Rui Morgado et Javier Rodriguez-Pérez (2021). "A food web approach reveals the vulnerability of biocontrol services by birds and bats to landscape modification at regional scale". en. In : *Scientific Reports* 11.1, p. 23662. issn : 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-021-02768-0. url : https://www.nature.com/articles/s41598-021-02768-0.

Herzog, F., B. Steiner, D. Bailey, J. Baudry, R. Billeter, R. Bukácek, G. De Blust, R. De Cock, J. Dirksen, C.F. Dormann, R. De Filippi, E. Frossard, J. Liira, T. Schmidt, R. Stöckli, C. Thenail, W. van Wingerden et R. Bugter (2006). "Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale". en. In : *European Journal of Agronomy* 24.2, p. 165-181. issn : 11610301. doi : 10.1016/j.eja.2005.07.006. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1161030105000742.

Hilty, Jodi A., Annika T. H. Keeley, Adina M. Merenlender et William Z. Lidicker Jr (2019). *Corridor ecology, second edition : linking landscapes for biodiversity conservation and climate adaptation*. en. Island Press. isbn : 978-1-61091-951-7.

Holling, C S (1959). "The Components of Predatioxl as Revealed by a Study of Small- Mammal Predation of the European Pine Sawfly". en. In : *THE CANADIAN ENTOMOLOGIST*, p. 28.

Holzschuh, Andrea, Carsten F. Dormann, Teja Tscharntke et Ingolf Steffan-Dewenter (2013). "Mass-flowering crops enhance wild bee abundance". en. In : *Oecologia* 172.2, p. 477-484. issn : 0029-8549, 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-012-2515-5. url : http://link.springer.com/10.1007/s00442-012-2515-5.

Holzschuh, Andrea, Ingolf Steffan-Dewenter et Teja Tscharntke (2010). "How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids ?" en. In : *Journal of Animal Ecology* 79.2, p. 491-500. issn :

1365-2656. doi : 10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2656.2009.01642.x.

Hubert-Moy, Laurence, Jean Nabucet, C Vannier et A Lefebvre (2012). "Mapping ecological continuities : which data for which territorial level ? Application to the forest and hedge network". In : *Revue Internationale De Géomatique* 22.4, p. 619-640.

IPBES (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. en. Rapp. tech. Zenodo. doi : 10.5281/ZENODO.3831673. url : https://zenodo.org/record/3831673.

Inglada, Jordi, Arthur Vincent, Marcela Arias, Benjamin Tardy, David Morin et Isabel Rodes (2017). "Operational high resolution land cover map production at the country scale using satellite image time series". en. In : *Remote Sensing* 9.1, p. 95. issn : 2072-4292. doi : 10.3390/rs9010095. url : https://www.mdpi.com/2072-4292/9/1/95.

Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN) (2023). url : https://geoservices.ign.fr/services-web.

Intergovernmental Panel On Climate Change (2023). *Climate change 2021 – the physical science basis : working group i contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. 1re éd. Cambridge University Press. isbn : 978-1-00-915789-6. doi : 10.1017/9781009157896. url : https://www.cambridge.org/core/product/identifier/9781009157896/type/book.

Iuliano, Benjamin et Claudio Gratton (2020). "Temporal resource (dis)continuity for conservation biological control : from field to landscape scales". English. In : *Frontiers in Sustainable Food Systems* 4. issn : 2571-581X. doi : 10.3389/fsufs.2020.00127. url : https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fsufs.2020.00127/full.

Jackson, Stephen T. et Dov F. Sax (2010). "Balancing biodiversity in a changing environment : extinction debt, immigration credit and species turnover". English. In : *Trends in Ecology & Evolution* 25.3, p. 153-160. issn : 0169-5347. doi : 10.1016/j.tree.2009.10.001. url : https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(09)00316-4.

Jacquet, Jean-Sébastien, Christophe Orazio et Hervé Jactel (2012). "Defoliation by processionary moth significantly reduces tree growth : a quantitative review". en. In : *Annals of Forest Science* 69.8, p. 857-866. issn : 1286-4560, 1297-966X. doi : 10.1007/s13595-012-0209-0. url : http://link.springer.com/10.1007/s13595-012-0209-0.

Jactel, Hervé, Xoaquín Moreira et Bastien Castagneyrol (2021). "Tree diversity and forest resistance to insect pests : patterns, mechanisms, and prospects". en. In : *Annual Review of Entomology* 66.1, p. 277-296. issn : 0066-4170, 1545-4487. doi : 10.1146/annurev-ento-041720-075234. url : https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ento-041720-075234.

Janssen, Arne et Paul C. J. van Rijn (2021). "Pesticides do not significantly reduce arthropod pest densities in the presence of natural enemies". en. In : *Ecology Letters* 24.9, p. 2010-2024. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/ele.13819. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.13819.

Jeanneret, Ph., S. Aviron, A. Alignier, C. Lavigne, J. Helfenstein, F. Herzog, S. Kay et S. Petit (2021a). "Agroecology landscapes". en. In : *Landscape Ecology* 36.8, p. 2235-2257. issn : 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-021-01248-0. url : https://doi.org/10.1007/s10980-021-01248-0.

Jeanneret, Philippe et al. (2021b). "An increase in food production in Europe could dramatically affect farmland biodiversity". en. In : *Communications Earth & Environment* 2.1, p. 1-8. issn : 2662-4435. doi : 10.1038/s43247-021-00256-x. url : https://www.nature.com/articles/s43247-021-00256-x.

Jonsson, Mattias, Riikka Kaartinen et Cory S Straub (2017). "Relationships between natural enemy diversity and biological control". en. In : *Current Opinion in Insect Science* 20,

p. 1-6. issn : 2214-5745. doi : 10.1016/j.cois.2017.01.001. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214574517300081.

Joseph, Camille, Daniel Delattre et Jean-Pierre Sarthou (2018). *Auxiliaires des cultures*. url : https://dicoagroecologie.fr/encyclopedie/auxiliaires-des-cultures/.

Kamenova, Stefaniya, Vincent Bretagnolle, Manuel Plantegenest et Elsa Canard (2018). *DNA metabarcoding diet analysis reveals dynamic feeding behaviour and biological control potential of carabid farmland communities*. en. preprint. Ecology. doi : 10.1101/332312. url : http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/332312.

Karimi, Battle, Vincent Masson, Charles Guilland, Emmanuel Leroy, Sylvain Pellegrinelli, Emmanuel Giboulot, Pierre-Alain Maron et Lionel Ranjard (2021). "Ecotoxicity of copper input and accumulation for soil biodiversity in vineyards". en. In : *Environmental Chemistry Letters* 19.3, p. 2013-2030. issn : 1610-3661. doi : 10.1007/s10311-020-01155-x. url : https://doi.org/10.1007/s10311-020-01155-x.

Karp, Daniel S., Chase D. Mendenhall, Randi Figueroa Sandí, Nicolas Chaumont, Paul R. Ehrlich, Elizabeth A. Hadly et Gretchen C. Daily (2013). "Forest bolsters bird abundance, pest control and coffee yield". en. In : *Ecology Letters* 16.11, p. 1339-1347. issn : 1461-0248. doi : https://doi.org/10.1111/ele.12173. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.12173.

Karp, Daniel S. et al. (2018). "Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition". en. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115.33, E7863-E7870. issn : 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.1800042115. url : http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1800042115.

Kerbiriou, Christian, Yves Bas, Isabelle Le Viol, Romain Lorrilliere, Justine Mougnot et Jean François Julien (2019). "Potential of bat pass duration measures for studies of bat activity". en. In : *Bioacoustics* 28.2, p. 177-192. issn : 0952-4622, 2165-0586. doi : 10.1080/09524622.2017.1423517. url : https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/09524622.2017.1423517.

Kheirodin, Arash, Héctor A. Cárcamo, Barbara J. Sharanowski et Alejandro C. Costamagna (2022). "Crop diversity increases predator abundance but not predation on cereal leaf beetles in agricultural landscapes". en. In : *Journal of Pest Science*. issn : 1612-4758, 1612-4766. doi : 10.1007/s10340-021-01454-4. url : https://link.springer.com/10.1007/s10340-021-01454-4.

Klapwijk, Maartje J., Matthew P. Ayres, Andrea Battisti et Stig Larsson (2012). "Assessing the impact of climate change on outbreak potential". en. In : *Insect Outbreaks Revisited*. John Wiley & Sons, Ltd, p. 429-450. isbn : 978-1-118-29520-5. doi : 10.1002/9781118295205.ch20. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9781118295205.ch20.

Klapwijk, Maartje J., Helena Bylund, Martin Schroeder et Christer Björkman (2016). "Forest management and natural biocontrol of insect pests". In : *Forestry : An International Journal of Forest Research* 89.3, p. 253-262. issn : 0015-752X. doi : 10.1093/forestry/cpw019. url : https://doi.org/10.1093/forestry/cpw019.

Kleijn, D, F Kohler, A Báldi, P Batáry, E.d Concepción, Y Clough, M Díaz, D Gabriel, A Holzschuh, E Knop, A Kovács, E.j.p Marshall, T Tscharntke et J Verhulst (2009). "On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 276.1658, p. 903-909. doi : 10.1098/rspb.2008.1509. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2008.1509.

Kleijn, David, Riccardo Bommarco, Thijs P. M. Fijen, Lucas A. Garibaldi, Simon G. Potts et Wim H. van der Putten (2019). "Ecological intensification : bridging the gap between science and practice". en. In : *Trends in Ecology & Evolution* 34.2, p. 154-166. issn : 0169-5347. doi : 10.1016/j.tree.2018.11.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534718302738.

Klimek, Sebastian, Anne Richter Gen. Kemmermann, Martina Hofmann et Johannes Isselstein (2007). "Plant species richness and composition in managed grasslands : The relative importance of field management and environmental factors". en. In : *Biological Conservation* 134.4, p. 559-570. issn : 00063207. doi : 10.1016/j.biocon.2006.09.007. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320706003867.

Koss, A. M. et W. E. Snyder (2005). "Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators". en. In : *Biological Control* 32.2, p. 243-251. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2004.10.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964404001926.

Kotze, D. Johan, Pietro Brandmayr, Achille Casale, Emmanuelle Dauffy-Richard, Wouter Dekoninck, Matti J. Koivula, Gábor L. Lövei, Dietrich Mossakowski, Jinze Noordijk, Wilfried Paarmann, Roberto Pizzolotto, Pavel Saska, Axel Schwerk, José Serrano, Jan Szyszko, Angela Taboada, Hans Turin, Stephen Venn, Rikjan Vermeulen et Tullia Zetto (2011). "Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation". In : *ZooKeys* 100, p. 55-148. issn : 1313-2989. doi : 10.3897/zookeys.100.1523. url : https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3131012/.

Krings, Celina Herrera, Kevin Darras, Annika Hass, Péter Batáry et Yvonne Fabian (2022). "Not only hedgerows, but also flower fields can enhance bat activity in intensively used agricultural landscapes". en. In : *Basic and Applied Ecology* 63, p. 23-35. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2022.05.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179122000421.

Kromp, Bernhard (1999). "Carabid beetles in sustainable agriculture : a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74.1, p. 187-228. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/S0167-8809(99)00037-7. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880999000377.

Kross, Sara M., T. Rodd Kelsey, Chris J. McColl et Jason M. Townsend (2016). "Field-scale habitat complexity enhances avian conservation and avian-mediated pest-control services in an intensive agricultural crop". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 225, p. 140-149. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2016.03.043. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S016788091630189X.

Kunz, Thomas H. et M. Brock Fenton (2005). *Bat ecology*. en. University of Chicago Press. isbn : 978-0-226-46207-3.

Lacoeuilhe, Aurélie, Nathalie Machon, Jean-François Julien et Christian Kerbiriou (2018). "The relative effects of local and landscape characteristics of hedgerows on bats". en. In : *Diversity* 10.3, p. 72. issn : 1424-2818. doi : 10.3390/d10030072. url : http://www.mdpi.com/1424-2818/10/3/72.

Laforge, Alexis, Frédéric Archaux, Aurélie Coulon, Clélia Sirami, Jérémy Froidevaux, Nicolas Gouix, Sylvie Ladet, Hilaire Martin, Kevin Barré, Charlotte Roemer, Fabien Claireau, Christian Kerbiriou et Luc Barbaro (2021). "Landscape composition and life-history traits influence bat movement and space use : Analysis of 30 years of published telemetry data". en. In : *Global Ecology and Biogeography* 30.12, p. 2442-2454. issn : 1466-8238. doi : 10.1111/geb.13397. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/geb.13397.

Laforge, Alexis, Luc Barbaro, Yves Bas, François Calatayud, Sylvie Ladet, Clélia Sirami et Frédéric Archaux (2022). "Road density and forest fragmentation shape bat communities in temperate mosaic landscapes". en. In : *Landscape and Urban Planning* 221, p. 104353. issn : 0169-2046. doi : 10.1016/j.landurbplan.2022.104353. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204622000020.

Landis, D. A. et M. J. Haas (1992). "Influence of Landscape Structure on Abundance and Within-Field Distribution of European Corn Borer (Lepidoptera : Pyralidae) Larval

Parasitoids in Michigan". In : *Environmental Entomology* 21.2, p. 409-416. issn : 0046-225X. doi : 10.1093/ee/21.2.409. url : https://doi.org/10.1093/ee/21.2.409.

Landis, Douglas A. (2017). "Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services". en. In : *Basic and Applied Ecology* 18, p. 1-12. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2016.07.005. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179116300950.

Landis, Douglas A., Fabián D. Menalled, Alejandro C. Costamagna et Tammy K. Wilkinson (2005). "Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes". fr. In : *Weed Science* 53.6, p. 902-908. issn : 0043-1745, 1550-2759. doi : 10.1614/WS-04-050R1.1. url : https://www.cambridge.org/core/journals/weed-science/article/abs/manipulating-plant-resources-to-enhance-beneficial-arthropods-in-agricultural-landscapes/B3DDDAFB42C801C93BD7B29C9E154060.

Landis, Douglas A., Stephen D. Wratten et Geoff M. Gurr (2000). "Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture". en. In : *Annual Review of Entomology* 45.1, p. 175-201. issn : 0066-4170, 1545-4487. doi : 10.1146/annurev.ento.45.1.175. url : http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ento.45.1.175.

Lang, Birgit, Björn C. Rall et Ulrich Brose (2012). "Warming effects on consumption and intraspecific interference competition depend on predator metabolism". en. In : *Journal of Animal Ecology* 81.3, p. 516-523. issn : 1365-2656. doi : 10.1111/j.1365-2656.2011.01931.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2656.2011.01931.x.

Lang, Marc, Samuel Alleaume, Sandra Luque, Nicolas Baghdadi et Jean-Baptiste Féret (2018). "Monitoring and Characterizing Heterogeneous Mediterranean Landscapes with Continuous Textural Indices Based on VHSR Imagery". en. In : *Remote Sensing* 10.6, p. 868. issn : 2072-4292. doi : 10.3390/rs10060868. url : https://www.mdpi.com/2072-4292/10/6/868.

Langellotto, Gail A. et Robert F. Denno (2004). "Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats : a meta-analytical synthesis". en. In : *Oecologia* 139.1, p. 1-10. issn : 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-004-1497-3. url : https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3.

Larissa Boesing, Andrea, Felix J. J. A. Bianchi, Andrés Rojas, Mariana Polesso, Patrícia Kerches-Rogeri, Milton César Ribeiro et Jean Paul Metzger (2022). "Seasonality modulates habitat cover effects on avian cross-boundary responses and spillover". en. In : *Ecography* 2022.12. issn : 0906-7590, 1600-0587. doi : 10.1111/ecog.06461.

Larrieu, L., A. Cabanettes, N. Gouix, L. Burnel, C. Bouget et M. Deconchat (2019). "Post-harvesting dynamics of the deadwood profile : the case of lowland beech-oak coppice-with-standards set-aside stands in France". en. In : *European Journal of Forest Research* 138.2, p. 239-251. issn : 1612-4677. doi : 10.1007/s10342-019-01164-8. url : https://doi.org/10.1007/s10342-019-01164-8.

Larrieu, Laurent, Alain Cabanettes, Nicolas Gouix, Laurent Burnel, Christophe Bouget et Marc Deconchat (2017). "Development over time of the tree-related microhabitat profile : the case of lowland beech–oak coppice-with-standards set-aside stands in France". en. In : *European Journal of Forest Research* 136.1, p. 37-49. issn : 1612-4677. doi : 10.1007/s10342-016-1006-3. url : https://doi.org/10.1007/s10342-016-1006-3.

Larrieu, Laurent et Pierre Gonin (2008). "L'indice de biodiversité potentielle (ibp) : une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers". fr. In : *Revue Forestière Française* 6. issn : 1951-6827, 0035-2829. doi : 10.4267/2042/28373. url : https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03449570.

Larsen, Ashley E. et Frederik Noack (2021). "Impact of local and landscape complexity on the stability of field-level pest control". en. In : *Nature Sustainability* 4.2, p. 120-128. issn :

2398-9629. doi : 10.1038/s41893-020-00637-8. url : https://www.nature.com/articles/s41893-020-00637-8.

Le Roux, Xavier, R Barbault, J Baudry, F Burel, B Chauvel, D Couvet, C Deverre, I Doussan, A Farrugia, P Fleury et others (2009). *Agriculture et biodiversité : valoriser les synergies ; expertise scientifique collective Inra, Juillet 2008*. Ed. Quæ.

Lechenet, Martin, Vincent Bretagnolle, Christian Bockstaller, François Boissinot, Marie-Sophie Petit, Sandrine Petit et Nicolas M. Munier-Jolain (2014). "Reconciling pesticide reduction with economic and environmental sustainability in arable farming". en. In : *PLoS ONE* 9.6. Sous la dir. de Raul Narciso Carvalho Guedes. issn : 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0097922.

Lemoine, Nathan P., Dejeanne Doublet, Juha-Pekka Salminen, Deron E. Burkepile et John D. Parker (2017). "Responses of plant phenology, growth, defense, and reproduction to interactive effects of warming and insect herbivory". en. In : *Ecology* 98.7, p. 1817-1828. issn : 0012-9658, 1939-9170. doi : 10.1002/ecy.1855. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecy.1855.

Lengyel, Szabolcs, Gergő Nagy, Máté Tóth, Gábor Mészáros, Csaba P. Nagy, Edvárd Mizsei, Márton Szabolcs, Béla Mester et Thomas O. Mérő (2023). "Grassland restoration benefits declining farmland birds : A landscape-scale before-after-control-impact experiment". en. In : *Biological Conservation* 277, p. 109846. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/j.biocon.2022.109846. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320722003998.

Letourneau, Deborah K, Inge Armbrecht, Beatriz Salguero Rivera, James Montoya Lerma, Catalina Gutie Rrez, Janine Herrera Rangel, Leonardo Rivera, Carlos Arturo Saavedra, Alba Marina Torres et Aldemar Reyes Trujillo (2011). "Does plant diversity benefit agroecosystems ? A synthetic review". en. In : *Ecological Applications* 21.1, p. 13.

Letourneau, Deborah K., Julie A. Jedlicka, Sara G. Bothwell et Carlo R. Moreno (2009). "Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems". en. In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40.1, p. 573-592. issn : 1543-592X, 1545-2069. doi : 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320. url : http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120320.

Levins, Richard (1969). "Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control". In : *Bulletin of the Entomological Society of America* 15.3, p. 237-240. issn : 0013-8754. doi : 10.1093/besa/15.3.237. url : https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237.

Lewis, T. et G. C. Dibley (1970). "Air movement near windbreaks and a hypothesis of the mechanism of the accumulation of airborne insects". en. In : *Annals of Applied Biology* 66.3, p. 477-484. issn : 1744-7348. doi : 10.1111/j.1744-7348.1970.tb04627.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1744-7348.1970.tb04627.x.

Lindstedt, Carita, Liam Murphy et Johanna Mappes (2019). "Antipredator strategies of pupae : how to avoid predation in an immobile life stage ?" In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 374.1783, p. 20190069. doi : 10.1098/rstb.2019.0069. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2019.0069.

Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman et D. A. Wardle (2001). "Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges". In : *Science* 294.5543, p. 804-808. doi : 10.1126/science.1064088. url : https://www.science.org/doi/10.1126/science.1064088.

Loreau, Michel et Andy Hector (2001). "Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments". en. In : *Nature* 412.6842, p. 72-76. issn : 0028-0836, 1476-4687. doi : 10.1038/35083573. url : http://www.nature.com/articles/35083573.

Losey, John E. et Mace Vaughan (2006). "The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects". en. In : *BioScience* 56.4, p. 311-323. issn : 0006-3568. doi : 10.1641/0006-3568(2006)56[311:TEVOES]2.0.CO;2. url : https://academic.oup.com/bioscience/article/56/4/311/229003.

Lykouressis, D., A. Giatropoulos, D. Perdikis et C. Favas (2008). "Assessing the suitability of noncultivated plants and associated insect prey as food sources for the omnivorous predator Macrolophus pygmaeus (Hemiptera : Miridae)". In : *Biological Control* 44.2, p. 142-148. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2007.11.003. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964407002873.

Lövei, Gábor L. et Marco Ferrante (2017). "A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions : Measuring predation pressure by sentinel prey". en. In : *Insect Science* 24.4, p. 528-542. issn : 16729609. doi : 10.1111/1744-7917.12405. url : http://doi.wiley.com/10.1111/1744-7917.12405.

Lövei, Gábor L. et Keith D. Sunderland (1996). "Ecology and behavior of ground beetles (coleoptera : carabidae)". In : *Annual Review of Entomology* 41.1, p. 231-256. doi : 10.1146/annurev.en.41.010196.001311. url : https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311.

Maas, Bea, Daniel S. Karp, Sara Bumrungsri, Kevin Darras, David Gonthier, Joe C.-C. Huang, Catherine A. Lindell, Josiah J. Maine, Laia Mestre, Nicole L. Michel, Emily B. Morrison, Ivette Perfecto, Stacy M. Philpott, Çagan H. Şekercioğlu, Roberta M. Silva, Peter J. Taylor, Teja Tscharntke, Sunshine A. Van Bael, Christopher J. Whelan et Kimberly Williams-Guillén (2016). "Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes". en. In : *Biological Reviews* 91.4, p. 1081-1101. issn : 1469-185X. doi : https://doi.org/10.1111/brv.12211. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/brv.12211.

Maas, Bea, Teja Tscharntke, Shahabuddin Saleh, Dadang Dwi Putra et Yann Clough (2015). "Avian species identity drives predation success in tropical cacao agroforestry". en. In : *Journal of Applied Ecology* 52.3, p. 735-743. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.12409. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12409.

Macfadyen, Sarina, Rachel Gibson, Andrew Polaszek, Rebecca J. Morris, Paul G. Craze, Robert Planqué, William O.C. Symondson et Jane Memmott (2009). "Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control ?" en. In : *Ecology Letters* 12.3, p. 229-238. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/j.1461-0248.2008.01279.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2008.01279.x.

Maine, Josiah J. et Justin G. Boyles (2015). "Bats initiate vital agroecological interactions in corn". en. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112.40, p. 12438-12443. issn : 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.1505413112. url : https://www.pnas.org/content/112/40/12438.

Mansfield, Sarah (2019). "Intraguild predation and prey preferences influence biological control of Paropsis charybdis by the southern ladybird, Cleobora mellyi". In : *Biological Control* 129, p. 164-170. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2018.10.013. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964418304687.

Marcolin, Fabio, Tamás Lakatos, Róbert Gallé et Péter Batáry (2021). "Fragment connectivity shapes bird communities through functional trait filtering in two types of grasslands". en. In : *Global Ecology and Conservation* 28, e01687. issn : 2351-9894. doi : 10.1016/j.gecco.2021.e01687. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2351989421002377.

Marrec, Ronan, Gaël Caro, Paul Miguet, Isabelle Badenhausser, Manuel Plantegenest, Aude Vialatte, Vincent Bretagnolle et Bertrand Gauffre (2017). "Spatiotemporal dynamics of the

agricultural landscape mosaic drives distribution and abundance of dominant carabid beetles". en. In : *Landscape Ecology* 32.12, p. 2383-2398. issn : 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-017-0576-x. url : https://doi.org/10.1007/s10980-017-0576-x.

Martin, Amanda E., Sara J. Collins, Susie Crowe, Judith Girard, Ilona Naujokaitis-Lewis, Adam C. Smith, Kathryn Lindsay, Scott Mitchell et Lenore Fahrig (2020). "Effects of farmland heterogeneity on biodiversity are similar to—or even larger than—the effects of farming practices". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 288, p. 106698. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2019.106698. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880919303147.

Martin, Emily A., Björn Reineking, Bumsuk Seo et Ingolf Steffan-Dewenter (2013). "Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.14, p. 5534-5539. doi : 10.1073/pnas.1215725110. url : https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.1215725110.

Martin, Emily A., Bumsuk Seo, Chan-Ryul Park, Björn Reineking et Ingolf Steffan-Dewenter (2016). "Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields". en. In : *Ecological Applications* 26.2, p. 448-462. issn : 1939-5582. doi : 10.1890/15-0856. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/15-0856.

Martin, Emily A. et al. (2019). "The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe". en. In : *Ecology Letters* 22.7, p. 1083-1094. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/ele.13265. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.13265.

Martín-López, Berta, Erik Gómez-Baggethun, José A González, Pedro L Lomas et Carlos Montes (2009). "The assessment of ecosystem services provided by biodiversity : re-thinking concepts and research needs". en. In.

Massaloux, Damien, Benoit Sarrazin, Anthony Roume, Vincent Tolon et Alexander Wezel (2020). "Complementarity of grasslands and cereal fields ensures carabid regional diversity in French farmlands". en. In : *Biodiversity and Conservation* 29.9, p. 2861-2882. issn : 1572-9710. doi : 10.1007/s10531-020-02002-9. url : https://doi.org/10.1007/s10531-020-02002-9.

Mata, Vanessa A., Luis P. da Silva, Joana Veríssimo, Pedro Horta, Helena Raposeira, Gary F. McCracken, Hugo Rebelo et Pedro Beja (2021). "Combining DNA metabarcoding and ecological networks to inform conservation biocontrol by small vertebrate predators". en. In : *Ecological Applications* 31.8, e02457. issn : 1939-5582. doi : 10.1002/eap.2457. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/eap.2457.

McCracken, Gary F., John K. Westbrook, Veronica A. Brown, Melanie Eldridge, Paula Federico et Thomas H. Kunz (2012). "Bats Track and Exploit Changes in Insect Pest Populations". en. In : *PLOS ONE* 7.8, e43839. issn : 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0043839. url : https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0043839.

McHugh, Niamh M., Steve Moreby, Marjolein E. Lof, Wopke Werf et John M. Holland (2020). "The contribution of semi-natural habitats to biological control is dependent on sentinel prey type". en. In : *Journal of Applied Ecology* 57.5. Sous la dir. de Juan Corley, p. 914-925. issn : 0021-8901, 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13596. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13596.

Meissle, M. et al. (2010). "Pests, pesticide use and alternative options in European maize production : current status and future prospects". en. In : *Journal of Applied Entomology* 134.5, p. 357-375. issn : 1439-0418. doi : 10.1111/j.1439-0418.2009.01491.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1439-0418.2009.01491.x.

Menalled, Fabián D., Alejandro C. Costamagna, Paul C. Marino et Douglas A. Landis (2003). "Temporal variation in the response of parasitoids to agricultural landscape structure".

en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 96.1-3, p. 29-35. issn : 01678809. doi : 10.1016/S0167-8809(03)00018-5. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880903000185.

Menalled, Fabián D., Paul C. Marino, Stuart H. Gage et Douglas A. Landis (1999). "Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity ?" en. In : *Ecological Applications* 9.2, p. 634-641. issn : 1939-5582. doi : 10.1890/1051-0761(1999)009[0634:DALSAP]2.0.CO;2. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/1051-0761%281999%29009%5B0634%3ADALSAP%5D2.0.CO%3B2.

Mesmin, Xavier, Marion Maret, Marie Vincent, Loïc Daniel, Pauline Gardin, Julien Raitif, Vincent Faloya, Anne-Marie Cortesero et Anne Le Ralec (2022). "Biological control at work : demonstrating the complementary effects of natural enemies on two contrasting pests and the damage they cause". en. In : *Journal of Pest Science* 95.2, p. 653-667. issn : 1612-4766. doi : 10.1007/s10340-021-01426-8. url : https://doi.org/10.1007/s10340-021-01426-8.

Meyer, Sebastian T., Jan L. G. Leidinger, Martin M. Gossner et Wolfgang W. Weisser (2017). "Handbook of field protocols for using REFA methods to approximate ecosystem functions". en. In : p. 19. doi : 10.14459/2017MD1400892. url : https://mediatum.ub.tum.de/1400892.

Meynard, Jean-Marc, Antoine Messéan, Aude Charlier, François Charrier, M'hand Fares, Marianne Le Bail, Marie-Benoît Magrini et Isabelle Savini (2013). "Freins et leviers à la diversification des cultures : étude au niveau des exploitations agricoles et des filières". In : *OCL* 20.4, p. D403. issn : 2257-6614. doi : 10.1051/ocl/2013007. url : http://www.ocl-journal.org/10.1051/ocl/2013007.

Millennium Ecosystem Assessment, éd. (2005). *Ecosystems and human well-being : synthesis*. en. Washington, DC : Island Press. isbn : 978-1-59726-040-4 978-1-59726-039-8.

Millon, Lara, Jean-François Julien, Romain Julliard et Christian Kerbiriou (2015). "Bat activity in intensively farmed landscapes with wind turbines and offset measures". en. In : *Ecological Engineering* 75, p. 250-257. issn : 09258574. doi : 10.1016/j.ecoleng.2014.11.050. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0925857414006466.

Mitchell, Matthew G. E., Andrés F. Suarez-Castro, Maria Martinez-Harms, Martine Maron, Clive McAlpine, Kevin J. Gaston, Kasper Johansen et Jonathan R. Rhodes (2015). "Reframing landscape fragmentation's effects on ecosystem services". eng. In : *Trends in Ecology & Evolution* 30.4, p. 190-198. issn : 1872-8383. doi : 10.1016/j.tree.2015.01.011.

Monck-Whipp, Liv, Amanda E. Martin, Charles M. Francis et Lenore Fahrig (2018). "Farmland heterogeneity benefits bats in agricultural landscapes". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 253, p. 131-139. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2017.11.001. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880917304838.

Montgomery, Ian, Tancredi Caruso et Neil Reid (2020). "Hedgerows as ecosystems : service delivery, management, and restoration". en. In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51.1, p. 81-102. issn : 1543-592X, 1545-2069. doi : 10.1146/annurev-ecolsys-012120-100346. url : https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ecolsys-012120-100346.

Montoya, Daniel, Bart Haegeman, Sabrina Gaba, Claire de Mazancourt, Vincent Bretagnolle et Michel Loreau (2019). "Trade-offs in the provisioning and stability of ecosystem services in agroecosystems". en. In : *Ecological Applications* 29.2, e01853. issn : 1939-5582. doi : 10.1002/eap.1853. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/eap.1853.

Montserrat, Marta, Diego Serrano-Carnero, Inmaculada Torres-Campos, Mehdi Bohloolzadeh, Dolores Ruiz-Lupión et Jordi Moya-Laraño (2021). "Food web engineering : ecology and evolution to improve biological pest control". en. In : *Current Opinion in Insect Science*. Global change biology (October 2021) 47, p. 125-135. issn : 2214-5745. doi :

10.1016/j.cois.2021.06.006. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214574521000705.

Moraga, Andrew D., Amanda E. Martin et Lenore Fahrig (2019). "The scale of effect of landscape context varies with the species' response variable measured". en. In : *Landscape Ecology* 34.4, p. 703-715. issn : 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-019-00808-9. url : https://doi.org/10.1007/s10980-019-00808-9.

Morandin, L. A., R. F. Long et C. Kremen (2016). "Pest control and pollination cost–benefit analysis of hedgerow restoration in a simplified agricultural landscape". In : *Journal of Economic Entomology* 109.3, p. 1020-1027. issn : 0022-0493. doi : 10.1093/jee/tow086. url : https://doi.org/10.1093/jee/tow086.

Moschos, Theodoros (2006). "Yield loss quantification and economic injury level estimation for the carpophagous generations of the European grapevine moth Lobesia botrana Den. et Schiff. (Lepidoptera : Tortricidae)". en. In : *International Journal of Pest Management* 52.2, p. 141-147. issn : 0967-0874, 1366-5863. doi : 10.1080/09670870600639179. url : http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/09670870600639179.

Muiruri, Evalyne W., Kalle Rainio et Julia Koricheva (2016). "Do birds see the forest for the trees ? Scale-dependent effects of tree diversity on avian predation of artificial larvae". en. In : *Oecologia* 180.3, p. 619-630. issn : 0029-8549, 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-015-3391-6. url : http://link.springer.com/10.1007/s00442-015-3391-6.

Muneret, Lucile, Arthur Auriol, Denis Thiéry et Adrien Rusch (2019). "Organic farming at local and landscape scales fosters biological pest control in vineyards". en. In : *Ecological Applications* 29.1. issn : 1051-0761, 1939-5582. doi : 10.1002/eap.1818.

Muneret, Lucile, Matthew Mitchell, Verena Seufert, Stéphanie Aviron, El Aziz Djoudi, Julien Pétillon, Manuel Plantegenest, Denis Thiéry et Adrien Rusch (2018). "Evidence that organic farming promotes pest control". en. In : *Nature Sustainability* 1.7, p. 361-368. issn : 2398-9629. doi : 10.1038/s41893-018-0102-4. url : http://www.nature.com/articles/s41893-018-0102-4.

Muneret, Lucile, Benoit Ricci, Aude Vialatte, Stéphanie Aviron, Chantal Ducourtieux, Luc Biju-Duval et Sandrine Petit (2023). "Carabid beetles have hump-shaped responses to disturbance and resource gradients within agricultural landscapes". en. In : *Journal of Applied Ecology* 60.4, p. 581-591. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.14357. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.14357.

Musser, Fred R. et Anthony M. Shelton (2003). "Bt Sweet Corn and Selective Insecticides : Impacts on Pests and Predators". en. In : *Journal of Economic Entomology* 96.1, p. 71-80. issn : 0022-0493. doi : 10.1093/jee/96.1.71. url : https://academic.oup.com/jee/article/96/1/71/2217675.

Müller, Felix, Rudolf de Groot et Louise Willemen (2010). "Ecosystem Services at the Landscape Scale : the Need for Integrative Approaches". en. In : *Landscape Online*, p. 23-23. issn : 1865-1542. doi : 10.3097/LO.201023. url : https://www.landscape-online.org/index.php/lo/article/view/LO.201023.

Nagy, Rebecca K., Nancy A. Schellhorn et Myron P. Zalucki (2020). "Fresh, frozen or fake : A comparison of predation rates measured by various types of sentinel prey". en. In : *Journal of Applied Entomology* 144.5, p. 407-416. issn : 1439-0418. doi : 10.1111/jen.12745. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jen.12745.

Nelson, Erik, Guillermo Mendoza, James Regetz, Stephen Polasky, Heather Tallis, DRichard Cameron, Kai MA Chan, Gretchen C Daily, Joshua Goldstein, Peter M Kareiva, Eric Lonsdorf, Robin Naidoo, Taylor H Ricketts et MRebecca Shaw (2009). "Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales". en. In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 7.1, p. 4-11. issn : 1540-9309. doi : 10.1890/080023. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/080023.

Nesme, Thomas, Thierry Doré, Delphine Leenhardt et Sylvain Pellerin (2016). "Agriculture et ressources naturelles : de quoi parlons-nous ?" fr. In : p. 16.

Neyton, Sophie, Dana Abbady et Jean-Pierre Sarthou (2018). "Agroécosystème : Définition". In : doi : 10.17180/YS6M-A511. url : https://dicoagroecologie.fr/dictionnaire/agroecosysteme/.

Noordhuis, Rienk, Susan R. Thomas et Dave Goulson (2001). "Overwintering populations of beetle larvae (Coleoptera) in cereal fields and their contribution to adult populations in the spring". en. In : *Pedobiologia* 45.1, p. 84-95. issn : 00314056. doi : 10.1078/0031-4056-00070. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0031405604700931.

Northfield, Tobin D., Gretchen B. Snyder, Anthony R. Ives et William E. Snyder (2010). "Niche saturation reveals resource partitioning among consumers". en. In : *Ecology Letters* 13.3, p. 338-348. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/j.1461-0248.2009.01428.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2009.01428.x.

Nouvelle-Aquitaine, Chambre d'Agriculture (2022). *L'agriculture en Nouvelle-Aquitaine*. fr. url : https://nouvelle-aquitaine.chambres-agriculture.fr/filieres-et-territoires/la-region-nouvelle-aquitaine/lagriculture-en-nouvelle-aquitaine/.

Nouvelle-Aquitaine, Liste rouge des Chiroptères de (2019). "OAFS (coord)." In : Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage. Talence, p. 12. url : https://observatoire-fauna.fr/ressources/publications/download/48.

O'Donnell, Colin F. J. (2002). "Influence of Sex and Reproductive Status on Nocturnal Activity of Long-Tailed Bats (Chalinolobus tuberculatus)". In : *Journal of Mammalogy* 83.3, p. 794-803. issn : 0022-2372. url : https://www.jstor.org/stable/1383543.

OECD (2001). *Environmental indicators for agriculture, volume 3 : methods and results*. Paris, France : OECD. url : https://www.R-project.org/.

Ocampo-Ariza, Carolina, Bea Maas, Jean P. Castro-Namuche, Evert Thomas, Justine Vansynghel, Ingolf Steffan-Dewenter et Teja Tscharntke (2022). "Trait-dependent responses of birds and bats to season and dry forest distance in tropical agroforestry". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 325, p. 107751. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2021.107751. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880921004552.

Oerke, E.-C. (2006). "Crop losses to pests". en. In : *The Journal of Agricultural Science* 144.1, p. 31-43. issn : 0021-8596, 1469-5146. doi : 10.1017/S0021859605005708. url : https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0021859605005708/type/journal\%5Farticle.

Olivier, Martin-Ducup, Schneider Robert et Fournier Richard A. (2017). "A method to quantify canopy changes using multi-temporal terrestrial lidar data : Tree response to surrounding gaps". en. In : *Agricultural and Forest Meteorology* 237-238, p. 184-195. issn : 0168-1923. doi : 10.1016/j.agrformet.2017.02.016. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192317300497.

Ostandie, Noémie, Brice Giffard, Olivier Bonnard, Benjamin Joubard, Sylvie Richart-Cervera, Denis Thiéry et Adrien Rusch (2021a). "Multi-community effects of organic and conventional farming practices in vineyards". en. In : *Scientific Reports* 11.1, p. 11979. issn : 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-021-91095-5. url : https://www.nature.com/articles/s41598-021-91095-5.

Ostandie, Noémie, Brice Giffard, Pauline Tolle, Adeline Alonso Ugaglia, Denis Thiéry et Adrien Rusch (2022). "Organic viticulture leads to lower trade-offs between agroecosystem goods but does not improve overall multifunctionality". en. In : *Agricultural Systems* 203, p. 103489. issn : 0308-521X. doi : 10.1016/j.agsy.2022.103489. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308521X22001251.

Ostandie, Noémie, Lucile Muneret, Brice Giffard, Denis Thiéry et Adrien Rusch (2021b). "The shape of the predator biomass distribution affects biological pest control services in agricultural landscapes". en. In : *Functional Ecology* 35.1, p. 193-204. issn : 1365-2435. doi : 10.1111/1365-2435.13684. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2435.13684.

Paiola, Anna, Giacomo Assandri, Mattia Brambilla, Michela Zottini, Paolo Pedrini et Juri Nascimbene (2020). "Exploring the potential of vineyards for biodiversity conservation and delivery of biodiversity-mediated ecosystem services : A global-scale systematic review". en. In : *Science of The Total Environment* 706, p. 135839. issn : 0048-9697. doi : 10.1016/j.scitotenv.2019.135839. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969719358346.

Papura, Daciana, Yohan Charbonnier, Adrien Rusch, Paula Inzirillo et Gilles Sentenac (2018). "Chauves-souris prédatrices des tordeuses : c'est confirmé." In : 713. url : https://www6.bordeaux-aquitaine.inrae.fr/sante-agroecologie-vignoble/content/download/5775/51784/version/1/file/2018-ASCL-Papura-Phytoma.pdf.

Papura, Daciana, Pascale Roux, Benjamin Joubard, Laureen Razafimbola, Olivier Fabreguettes, Lionel Delbac et Adrien Rusch (2020). "Predation of grape berry moths by harvestmen depends on landscape composition". en. In : *Biological Control* 150, p. 104358. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2020.104358. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964420300360.

Paredes, Daniel, Jay A. Rosenheim, Rebecca Chaplin-Kramer, Silvia Winter et Daniel S. Karp (2021). "Landscape simplification increases vineyard pest outbreaks and insecticide use". en. In : *Ecology Letters* 24.1, p. 73-83. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/ele.13622. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.13622.

Parsa, Soroush, Raul Ccanto et Jay A. Rosenheim (2011). "Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture". eng. In : *Ecological Applications : A Publication of the Ecological Society of America* 21.2, p. 539-546. issn : 1051-0761. doi : 10.1890/10-0393.1.

Parsons, Katie (2007). *Bat Surveys : good practice guidelines*. en. London : Bat Conservation Trust. isbn : 978-1-872745-99-2.

Pearce, Sarina et Myron P. Zalucki (2006). "Do predators aggregate in response to pest density in agroecosystems ? Assessing within-field spatial patterns". en. In : *Journal of Applied Ecology* 43.1, p. 128-140. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/j.1365-2664.2005.01118.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2005.01118.x.

Pebesma, Edzer (2018). "Simple Features for R : Standardized Support for Spatial Vector Data". en. In : *The R Journal* 10.1, p. 439. issn : 2073-4859. doi : 10.32614/RJ-2018-009. url : https://journal.r-project.org/archive/2018/RJ-2018-009/index.html.

Pebesma, Edzer et Roger Bivand (2023). *Spatial Data Science With applications in R*. Chapman et HallCRC. url : httpsr-spatial.orgbook.

Pedro, Annia Rodríguez-San, Felipe Ávila, Pascal N. Chaperon, Clemente A. Beltrán, Juan L. Allendes et Audrey A. Grez (2021). "The role of the adjacent habitat on promoting bat activity in vineyards : a case study from central chile". In : *Acta Chiropterologica* 23.1. issn : 1508-1109. doi : 10.3161/15081109ACC2021.23.1.014. url : https://bioone.org/journals/acta-chiropterologica/volume-23/issue-1/15081109ACC2021.23.1.014/The-Role-of-the-Adjacent-Habitat-on-Promoting-Bat-Activity/10.3161/15081109ACC2021.23.1.014.full.

Pelosi, Céline, Michel Goulard et Gérard Balent (2010). "The spatial scale mismatch between ecological processes and agricultural management : Do difficulties come from underlying theoretical frameworks ?" In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139.4, p. 455-462. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2010.09.004. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880910002227.

Pereira, Henrique Miguel, Laetitia Marie Navarro et Inês Santos Martins (2012). "Global Biodiversity Change : The Bad, the Good, and the Unknown". en. In : *Annual Review of Environment and Resources* 37.1, p. 25-50. issn : 1543-5938, 1545-2050. doi : 10.1146/annurev-environ-042911-093511. url : https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-environ-042911-093511.

Perier, Jermaine D., Muhammad Haseeb, Lambert H. B. Kanga, Robert L. Meagher et Jesusa C. Legaspi (2022). "Intraguild interactions of three biological control agents of the fall armyworm spodoptera frugiperda (je smith) in florida". en. In : *Insects* 13.9, p. 815. issn : 2075-4450. doi : 10.3390/insects13090815. url : https://www.mdpi.com/2075-4450/13/9/815.

Perrot, Thomas, Adrien Rusch, Camille Coux, Sabrina Gaba et Vincent Bretagnolle (2021). "Proportion of grassland at landscape scale drives natural pest control services in agricultural landscapes". In : *Frontiers in Ecology and Evolution* 9, p. 227. issn : 2296-701X. doi : 10.3389/fevo.2021.607023. url : https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fevo.2021.607023.

Petit, Sandrine (2009). "The dimensions of land use change in rural landscapes : Lessons learnt from the GB Countryside Surveys". In : *Journal of Environmental Management*. Environmental and landscape change : Addressing an interdisciplinary agenda 90.9, p. 2851-2856. issn : 0301-4797. doi : 10.1016/j.jenvman.2008.05.023. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301479708002211.

Petit, Sandrine, Audrey Alignier, Nathalie Colbach, Alexandre Joannon, Didier Le Cœur et Claudine Thenail (2013). "Weed dispersal by farming at various spatial scales. A review". en. In : *Agronomy for Sustainable Development* 33.1, p. 205-217. issn : 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-012-0095-8. url : https://doi.org/10.1007/s13593-012-0095-8.

Petit, Sandrine et Stéphane Cordeau (2022). "Biological control for weed management". en. In : *Extended Biocontrol*. Sous la dir. de Xavier Fauvergue, Adrien Rusch, Matthieu Barret, Marc Bardin, Emmanuelle Jacquin-Joly, Thibaut Malausa et Christian Lannou. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 97-107. isbn : 978-94-024-2150-7. doi : 10.1007/978-94-024-2150-7_8. url : https://doi.org/10.1007/978-94-024-2150-7\%5F8.

Petit, Sandrine, Lucile Muneret, Benjamin Carbonne, Mourad Hannachi, Benoit Ricci, Adrien Rusch et Claire Lavigne (2020). "Chapter One - Landscape-scale expansion of agroecology to enhance natural pest control : A systematic review". en. In : *Advances in Ecological Research*. Sous la dir. de David A. Bohan et Adam J. Vanbergen. T. 63. The Future of Agricultural Landscapes, Part I. Academic Press, p. 1-48. doi : 10.1016/bs.aecr.2020.09.001. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065250420300295.

Pfiffner, Lukas et Henryk Luka (2000). "Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 78.3, p. 215-222. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/S0167-8809(99)00130-9. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880999001309.

Picchi, M. S., S. Marchi, A. Albertini et R. Petacchi (2017). "Organic management of olive orchards increases the predation rate of overwintering pupae of Bactrocera oleae (Diptera : Tephritidae)". en. In : *Biological Control* 108, p. 9-15. issn : 1049-9644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2017.02.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1049964417300282.

Pithon, Josephine A., Rémi Duflot, Véronique Beaujouan, M. Jagaille, Guillaume Pain et Hervé Daniel (2021). "Grasslands provide diverse opportunities for bird species along an urban-rural gradient". en. In : *Urban Ecosystems* 24.6, p. 1281-1294. issn : 1573-1642. doi : 10.1007/s11252-021-01114-6. url : https://doi.org/10.1007/s11252-021-01114-6.

Power, Alison G. (2010). "Ecosystem services and agriculture : tradeoffs and synergies". en. In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 365.1554,

p. 2959-2971. issn : 0962-8436, 1471-2970. doi : 10.1098/rstb.2010.0143. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2010.0143.

Puech, Camille, Sylvain Poggi, Jacques Baudry et Stéphanie Aviron (2015). "Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale ?" en. In : *Landscape Ecology* 30.1, p. 125-140. issn : 0921-2973, 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-014-0103-2. url : http://link.springer.com/10.1007/s10980-014-0103-2.

Puig-Montserrat, Xavier, Ignasi Torre, Adrià López-Baucells, Emilio Guerrieri, Maurilia M. Monti, Ruth Ràfols-García, Xavier Ferrer, David Gisbert et Carles Flaquer (2015). "Pest control service provided by bats in Mediterranean rice paddies : linking agroecosystems structure to ecological functions". en. In : *Mammalian Biology* 80.3, p. 237-245. issn : 16165047. doi : 10.1016/j.mambio.2015.03.008. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1616504715000348.

Purtauf, Tobias, Jens Dauber et Volkmar Wolters (2004). "Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape". en. In : *Landscape and Urban Planning*. Development of European Landscapes 67.1, p. 185-193. issn : 0169-2046. doi : 10.1016/S0169-2046(03)00038-0. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169204603000380.

Pywell, Richard F., William R. Meek, R. G. Loxton, Marek Nowakowski, Claire Carvell et Ben A. Woodcock (2011). "Ecological restoration on farmland can drive beneficial functional responses in plant and invertebrate communities". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 140.1, p. 62-67. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2010.11.012. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880910003038.

Pérez Moreno, I., F. J. Sáenz de Cabezón et V. Marco (2000). "Evaluation of natural parasitism on hibernating pupae of the European grape moth (Lobesia botrana Den. &amp ; Schiff.) in vineyard of La Rioja." Spanish. In : *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas* 26.4, Supplement, p. 715-721. issn : 0213-6910. url : https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20013152678.

R Core Team (2022). *R : a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing. url : https://www.R-project.org/.

Rainho, Ana et Jorge M. Palmeirim (2011). "The Importance of Distance to Resources in the Spatial Modelling of Bat Foraging Habitat". en. In : *PLOS ONE* 6.4, e19227. issn : 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0019227. url : https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0019227.

Rainio, Johanna et Jari Niemelä (2003). "Ground beetles (Coleoptera : Carabidae) as bioindicators". en. In : *Biodiversity & Conservation* 12.3, p. 487-506. issn : 1572-9710. doi : 10.1023/A:1022412617568. url : https://doi.org/10.1023/A:1022412617568.

Rand, Tatyana A., Jason M. Tylianakis et Teja Tscharntke (2006). "Spillover edge effects : the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats". en. In : *Ecology Letters* 9.5, p. 603-614. issn : 1461-023X, 1461-0248. doi : 10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x. url : http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-0248.2006.00911.x.

Rand, Tatyana A., Debra K. Waters, Sue L. Blodgett, Janet J. Knodel et Marion O. Harris (2014). "Increased area of a highly suitable host crop increases herbivore pressure in intensified agricultural landscapes". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 186, p. 135-143. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2014.01.022. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914000449.

Ratsimba, Nirina, Olivier Therond, Hazel Parry, Claude Monteil et Aude Vialatte (2022). "Inconsistent responses of conservation biocontrol to landscape structure : new insights from a network-based review". en. In : *Ecological Applications* 32.2. issn : 1051-0761, 1939-5582. doi : 10.1002/eap.2456.

Raymond, Lucie, Jean-Pierre Sarthou, Manuel Plantegenest, Bertrand Gauffre, Sylvie Ladet et Aude Vialatte (2014). "Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may

significantly control aphid populations in autumn". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 185, p. 99-105. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2013.12.019. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880913004416.

Razgour, Orly, Carmi Korine et David Saltz (2011). "Does interspecific competition drive patterns of habitat use in desert bat communities ?" en. In : *Oecologia* 167.2, p. 493-502. issn : 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-011-1995-z. url : https://doi.org/10.1007/s00442-011-1995-z.

Redlich, Sarah, Emily A. Martin, Beate Wende et Ingolf Steffan-Dewenter (2018). "Landscape heterogeneity rather than crop diversity mediates bird diversity in agricultural landscapes". en. In : *PLOS ONE* 13.8. Sous la dir. de Laura Scherer, e0200438. issn : 1932-6203. doi : 10.1371/journal.pone.0200438. url : https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0200438.

Registre parcellaire graphique (RPG) : contours des parcelles et îlots culturaux et leur groupe de cultures majoritaire (2017). Institut National de l'Information Géographique et Forestière. url : http://data.europa.eu/88u/dataset/58d8d8a0c751df17537c66be.

Reis, Ana Raquel, Luis Ferreira, Margarida Tomé, Clara Araujo et Manuela Branco (2012). "Efficiency of biological control of Gonipterus platensis (Coleoptera : Curculionidae) by Anaphes nitens (Hymenoptera : Mymaridae) in cold areas of the Iberian Peninsula : Implications for defoliation and wood production in Eucalyptus globulus". en. In : *Forest Ecology and Management* 270, p. 216-222. issn : 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2012.01.038. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S037811271200062X.

Renkema, Justin, Derek Lynch, G. Cutler, Kenna Mackenzie et Sandra Walde (2012). "Predation by Pterostichus melanarius (Illiger) (Coleoptera : Carabidae) on immature Rhagoletis mendax Curran (Diptera : Tephritidae) in semi-field and field conditions". In : *Biological Control* 60, p. 46. doi : 10.1016/j.biocontrol.2011.10.004.

Ricci, B., C. Lavigne, A. Alignier, S. Aviron, L. Biju-Duval, J. C. Bouvier, J.-P. Choisis, P. Franck, A. Joannon, S. Ladet, F. Mezerette, M. Plantegenest, G. Savary, C. Thomas, A. Vialatte et S. Petit (2019). "Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control". en. In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 286.1904, p. 20182898. issn : 0962-8452, 1471-2954. doi : 10.1098/rspb.2018.2898. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2018.2898.

Rigal, Stanislas et al. (2023). "Farmland practices are driving bird population decline across Europe". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120.21, e2216573120. doi : 10.1073/pnas.2216573120. url : https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.2216573120.

Rivers-Moore, Justine, Emilie Andrieu, Aude Vialatte et Annie Ouin (2020). "Wooded Semi-Natural Habitats Complement Permanent Grasslands in Supporting Wild Bee Diversity in Agricultural Landscapes". en. In : *Insects* 11.11, p. 812. issn : 2075-4450. doi : 10.3390/insects11110812. url : https://www.mdpi.com/2075-4450/11/11/812.

Robinson, Robert A. et William J. Sutherland (2002). "Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain". en. In : *Journal of Applied Ecology* 39.1, p. 157-176. issn : 1365-2664. doi : 10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x.

Rodríguez-San Pedro, Annia, Juan Luis Allendes, Clemente A. Beltrán, Pascal N. Chaperon, Mónica M. Saldarriaga-Córdoba, Andrea X. Silva et Audrey A. Grez (2020). "Quantifying ecological and economic value of pest control services provided by bats in a vineyard landscape of central Chile". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 302, p. 107063. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2020.107063. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880920302486.

Rodríguez-San Pedro, Annia, Constanza Rodríguez-Herbach, Juan Luis Allendes, Pascal N. Chaperon, Clemente A. Beltrán et Audrey A. Grez (2019). "Responses of aerial

insectivorous bats to landscape composition and heterogeneity in organic vineyards". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 277, p. 74-82. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2019.03.009. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880919300593.

Roincé, Catherine Boreau de, Claire Lavigne, Jean-Michel Ricard, Pierre Franck, Jean-Charles Bouvier, Alain Garcin et William O. C. Symondson (2012). "Predation by generalist predators on the codling moth versus a closely-related emerging pest the oriental fruit moth : a molecular analysis". en. In : *Agricultural and Forest Entomology* 14.3, p. 260-269. issn : 1461-9563. doi : 10.1111/j.1461-9563.2011.00564.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-9563.2011.00564.x.

Root, Richard B. (1973). "Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (brassica oleracea)". en. In : *Ecological Monographs* 43.1, p. 95-124. issn : 1557-7015. doi : 10.2307/1942161. url : https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1942161.

Rosas-Ramos, Natalia, Laura Baños-Picón, José Tormos et Josep D. Asís (2019). "The complementarity between ecological infrastructure types benefits natural enemies and pollinators in a Mediterranean vineyard agroecosystem". en. In : *Annals of Applied Biology* 175.2, p. 193-201. issn : 1744-7348. doi : 10.1111/aab.12529. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/aab.12529.

Roschewitz, Indra, Melanie Hücker, Teja Tscharntke et Carsten Thies (2005). "The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108.3, p. 218-227. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2005.02.005. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880905000526.

Rosenheim, Jay, Emma Cluff, Mia Lippey, Bodil Cass, Daniel Paredes, Soroush Parsa, Daniel Karp et Rebecca Chaplin-Kramer (2022). "Increasing crop field size does not consistently exacerbate insect pest problems". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119. doi : 10.1073/pnas.2208813119.

Rosseel, Yves (2012). "lavaan : An R Package for Structural Equation Modeling". en. In : *Journal of Statistical Software* 48, p. 1-36. issn : 1548-7660. doi : 10.18637/jss.v048.i02. url : https://doi.org/10.18637/jss.v048.i02.

Roubinet, Eve, Tomas Jonsson, Gerard Malsher, Karin Staudacher, Michael Traugott, Barbara Ekbom et Mattias Jonsson (2018). "High redundancy as well as complementary prey choice characterize generalist predator food webs in agroecosystems". en. In : *Scientific Reports* 8.1, p. 8054. issn : 2045-2322. doi : 10.1038/s41598-018-26191-0. url : https://www.nature.com/articles/s41598-018-26191-0.

Roubos, Craig R., Cesar Rodriguez-Saona et Rufus Isaacs (2014). "Mitigating the effects of insecticides on arthropod biological control at field and landscape scales". en. In : *Biological Control* 75, p. 28-38. issn : 10499644. doi : 10.1016/j.biocontrol.2014.01.006. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S104996441400019X.

Rowen, Elizabeth K., Kirsten A. Pearsons, Richard G. Smith, Kyle Wickings et John F. Tooker (2022). "Early-season plant cover supports more effective pest control than insecticide applications". en. In : *Ecological Applications* 32.5. issn : 1051-0761, 1939-5582. doi : 10.1002/eap.2598. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/eap.2598.

Rusch, A., R. Bommarco et B. Ekbom (2017). "Chapter Ten - Conservation Biological Control in Agricultural Landscapes". en. In : *Advances in Botanical Research*. Sous la dir. de Nicolas Sauvion, Denis Thiéry et Paul-André Calatayud. T. 81. Insect-Plant Interactions in a Crop Protection Perspective. Academic Press, p. 333-360. doi : 10.1016/bs.abr.2016.11.001. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065229616301161.

Rusch, A., L. Delbac, L. Muneret et D. Thiéry (2015). "Organic farming and host density affect parasitism rates of tortricid moths in vineyards". en. In : *Agriculture, Ecosystems &*

Environment 214, p. 46-53. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2015.08.019. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880915300633.

Rusch, Adrien, Klaus Birkhofer, Riccardo Bommarco, Henrik G. Smith et Barbara Ekbom (2014). "Management intensity at field and landscape levels affects the structure of generalist predator communities". en. In : *Oecologia* 175.3, p. 971-983. issn : 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-014-2949-z. url : https://doi.org/10.1007/s00442-014-2949-z.

Rusch, Adrien, Riccardo Bommarco, Mattias Jonsson, Henrik G. Smith et Barbara Ekbom (2013). "Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale". en. In : *Journal of Applied Ecology* 50.2, p. 345-354. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.12055. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12055.

Rusch, Adrien, Rebecca Chaplin-Kramer, Mary M. Gardiner, Violetta Hawro, John Holland, Douglas Landis, Carsten Thies, Teja Tscharntke, Wolfgang W. Weisser, Camilla Winqvist, Megan Woltz et Riccardo Bommarco (2016). "Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 221, p. 198-204. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2016.01.039. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880916300512.

Rusch, Adrien, Lionel Delbac et Denis Thiéry (2017). "Grape moth density in Bordeaux vineyards depends on local habitat management despite effects of landscape heterogeneity on their biological control". en. In : *Journal of Applied Ecology* 54.6. Sous la dir. de Quentin Paynter, p. 1794-1803. issn : 00218901. doi : 10.1111/1365-2664.12858. url : http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2664.12858.

Rusch, Adrien, Muriel Valantin-Morison, Jean-Pierre Sarthou et Jean Roger-Estrade (2010a). "Biological control of insect pests in agroecosystems". en. In : *Advances in Agronomy*. T. 109. Elsevier, p. 219-259. isbn : 978-0-12-385040-9. doi : 10.1016/B978-0-12-385040-9.00006-2.

– (2010b). "Integrating crop and landscape management into new crop protection strategies to enhance biological control of oilseed rape insect pests". en. In : *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Sous la dir. d'Ingrid H. Williams. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 415-448. isbn : 978-90-481-3983-5. doi : 10.1007/978-90-481-3983-5_17.

Russo, Danilo, Luciano Bosso et Leonardo Ancillotto (2018). "Novel perspectives on bat insectivory highlight the value of this ecosystem service in farmland : Research frontiers and management implications". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 266, p. 31-38. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2018.07.024. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880918303013.

Russo, Danilo, Luca Cistrone, Antonio P. Garonna et Gareth Jones (2010). "Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats". In : *Biodiversity and Conservation* 19.9, p. 2501-2515.

Rydell, Jens, Abigail Entwistle et Paul A. Racey (1996). "Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk". In : *Oikos* 76.2, p. 243-252. issn : 0030-1299. doi : 10.2307/3546196. url : https://www.jstor.org/stable/3546196.

Salguero-Gómez, Roberto, John Jackson et Samuel J. L. Gascoigne (2021). "Four key challenges in the open-data revolution". en. In : *Journal of Animal Ecology* 90.9, p. 2000-2004. issn : 1365-2656. doi : 10.1111/1365-2656.13567. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2656.13567.

Salvarina, Ioanna (2016). "Bats and aquatic habitats : a review of habitat use and anthropogenic impacts". en. In : *Mammal Review* 46.2, p. 131-143. issn : 1365-2907. doi : 10.1111/mam.12059. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/mam.12059.

Salvarina, Ioanna, Dorian Gravier et Karl-Otto Rothhaupt (2018). "Seasonal bat activity related to insect emergence at three temperate lakes". In : *Ecology and Evolution* 8.7, p. 3738-3750. issn : 2045-7758. doi : 10.1002/ece3.3943. url : https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5901160/.

Sarthou, Jean-Pierre, Ariane Badoz, Bernard Vaissière, Alexis Chevallier et Adrien Rusch (2014). "Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 194, p. 17-28. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2014.04.018. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880914002242.

Saunders, Manu E. et Gary W. Luck (2018). "Interaction effects between local flower richness and distance to natural woodland on pest and beneficial insects in apple orchards". en. In : *Agricultural and Forest Entomology* 20.2, p. 279-287. issn : 1461-9563. doi : 10.1111/afe.12258. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/afe.12258.

Schall, Peter et Christian Ammer (2013). "How to quantify forest management intensity in Central European forests". en. In : *European Journal of Forest Research* 132.2, p. 379-396. issn : 1612-4677. doi : 10.1007/s10342-013-0681-6. url : https://doi.org/10.1007/s10342-013-0681-6.

Schellhorn, Nancy A, Vesna Gagic et Riccardo Bommarco (2015). "Time will tell : resource continuity bolsters ecosystem services". en. In : *Trends in Ecology & Evolution* 30.9, p. 524-530. issn : 0169-5347. doi : 10.1016/j.tree.2015.06.007. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534715001585.

Schellhorn, Nancy A., Hazel R. Parry, Sarina Macfadyen, Yongmo Wang et Myron P. Zalucki (2015). "Connecting scales : Achieving in-field pest control from areawide and landscape ecology studies". en. In : *Insect Science* 22.1, p. 35-51. issn : 1744-7917. doi : 10.1111/1744-7917.12161. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1744-7917.12161.

Schirmel, Jens, Matthias Albrecht, Philipp-Martin Bauer, Louis Sutter, Sonja C. Pfister et Martin H. Entling (2018). "Landscape complexity promotes hoverflies across different types of semi-natural habitats in farmland". en. In : *Journal of Applied Ecology* 55.4, p. 1747-1758. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13095. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13095.

Schmidt, Martin H, Carsten Thies et Teja Tscharntke (2004). "Landscape context of arthropod biological control". In : *Ecological engineering for pest management : advances in habitat manipulation for arthropods (eds GM Gurr, SD Wratten & MA Altieri)*, p. 55-63.

Schneider, Gudrun, Jochen Krauss, Fabian A. Boetzl, Michael-Andreas Fritze et Ingolf Steffan-Dewenter (2016). "Spillover from adjacent crop and forest habitats shapes carabid beetle assemblages in fragmented semi-natural grasslands". en. In : *Oecologia* 182.4, p. 1141-1150. issn : 1432-1939. doi : 10.1007/s00442-016-3710-6. url : https://doi.org/10.1007/s00442-016-3710-6.

Schneider, Gudrun, Jochen Krauss, Verena Riedinger, Andrea Holzschuh et Ingolf Steffan-Dewenter (2015). "Biological pest control and yields depend on spatial and temporal crop cover dynamics". In : *Journal of Applied Ecology* 52.5, p. 1283-1292. issn : 0021-8901. url : https://www.jstor.org/stable/43869302.

Schnitzler, Hans-Ulrich et Elisabeth K. V. Kalko (2001). "Echolocation by insect-eating bats". en. In : *BioScience* 51.7, p. 557. issn : 0006-3568. doi : 10.1641/0006-3568(2001)051[0557:EBIEB]2.0.CO;2. url : https://academic.oup.com/bioscience/article/51/7/557-569/268230.

Schroth, G., éd. (2004). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. en. Washington : Island Press. isbn : 978-1-55963-356-7 978-1-55963-357-4.

Seddon, Nathalie, Alexandre Chausson, Pam Berry, Cécile A. J. Girardin, Alison Smith et Beth Turner (2020). "Understanding the value and limits of nature-based solutions to climate change and other global challenges". In : *Philosophical Transactions of the Royal*

Society B : Biological Sciences 375.1794, p. 20190120. doi : 10.1098/rstb.2019.0120. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2019.0120.

Seibold, Sebastian, Martin M. Gossner, Nadja K. Simons, Nico Blüthgen, Jörg Müller, Didem Ambarlı, Christian Ammer, Jürgen Bauhus, Markus Fischer, Jan C. Habel, Karl Eduard Linsenmair, Thomas Nauss, Caterina Penone, Daniel Prati, Peter Schall, Ernst-Detlef Schulze, Juliane Vogt, Stephan Wöllauer et Wolfgang W. Weisser (2019). "Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers". en. In : *Nature* 574.7780, p. 671-674. issn : 1476-4687. doi : 10.1038/s41586-019-1684-3. url : https://www.nature.com/articles/s41586-019-1684-3.

Serée, Lola, Aude Barbottin, François Chiron, Muriel Valantin-Morison et Antoine Gardarin (2023). "Within-field floral resources have the potential to increase parasitism rates in winter oilseed rape pests more than resources at field margins". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 344, p. 108288. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2022.108288. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880922004376.

Sharma, Smriti, Rubaljot Kooner et Ramesh Arora (2017). "Insect pests and crop losses". en. In : *Breeding Insect Resistant Crops for Sustainable Agriculture*. Sous la dir. de Ramesh Arora et Surinder Sandhu. Singapore : Springer, p. 45-66. isbn : 978-981-10-6056-4.

Shearin, A. F., S. C. Reberg-Horton et E. R. Gallandt (2007). "Direct effects of tillage on the activity density of ground beetle (Coleoptera : Carabidae) weed seed predators". en. In : *Environmental Entomology* 36.5, p. 1140-1146. issn : 0046-225X. doi : 10.1603/0046-225X(2007)36[1140:DEOTOT]2.0.CO;2. url : https://academic.oup.com/ee/article/36/5/1140/413757.

Sheeren, D., S. Bonthoux et G. Balent (2014). "Modeling bird communities using unclassified remote sensing imagery : Effects of the spatial resolution and data period". In : *Ecological Indicators* 43, p. 69-82. issn : 1470-160X. doi : 10.1016/j.ecolind.2014.02.023. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1470160X14000818.

Simler-Williamson, Allison B., David M. Rizzo et Richard C. Cobb (2019). "Interacting effects of global change on forest pest and pathogen dynamics". In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 50.1, p. 381-403. doi : 10.1146/annurev-ecolsys-110218-024934. url : https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024934.

Sing, Louise, Marc J Metzger, James S Paterson et Duncan Ray (2018). "A review of the effects of forest management intensity on ecosystem services for northern European temperate forests with a focus on the UK". In : *Forestry : An International Journal of Forest Research* 91.2, p. 151-164. issn : 0015-752X. doi : 10.1093/forestry/cpx042. url : https://doi.org/10.1093/forestry/cpx042.

Sirami, Clélia, David Steve Jacobs et Graeme S. Cumming (2013). "Artificial wetlands and surrounding habitats provide important foraging habitat for bats in agricultural landscapes in the Western Cape, South Africa". en. In : *Biological Conservation* 164, p. 30-38. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/j.biocon.2013.04.017. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320713001201.

Sirami, Clélia et al. (2019). "Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions". en. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116.33, p. 16442-16447. issn : 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.1906419116. url : https://www.pnas.org/content/116/33/16442.

Skalak, Samuel L., Richard E. Sherwin et R. Mark Brigham (2012). "Sampling period, size and duration influence measures of bat species richness from acoustic surveys". en. In : *Methods in Ecology and Evolution* 3.3, p. 490-502. issn : 2041-210X. doi : 10.1111/j.2041-210X.2011.00177.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.2041-210X.2011.00177.x.

Skendžić, Sandra, Monika Zovko, Ivana Pajač Živković, Vinko Lešić et Darija Lemić (2021). "The impact of climate change on agricultural insect pests". en. In : *Insects* 12.5, p. 440.

issn : 2075-4450. doi : 10.3390/insects12050440. url : https://www.mdpi.com/2075-4450/12/5/440.

Smith, Henrik G., Klaus Birkhofer, Yann Clough, Johan Ekroos, Ola Olsson et Maj Rundlöf (2014). "Beyond dispersal : the role of animal movement in modern agricultural landscapes". en. In : doi : 10.1093/acprof:oso/9780199677184.003.0004. url : https://academic.oup.com/book/36265/chapter/316423399.

Sourdril, Anne, Émilie Andrieu, Alain Cabanettes, Bernard Elyakime et Sylvie Ladet (2012). "How to maintain domesticity of usages in small rural forests ? Lessons from forest management continuity through a french case study". en. In : *Ecology and Society* 17.2, 6 p. doi : 10.5751/ES-04746-170206. url : https://shs.hal.science/halshs-00733943.

Steffan-Dewenter, Ingolf (2002). "Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies : Landscape context affects bees and wasps". en. In : *Ecological Entomology* 27.5, p. 631-637. issn : 03076946. doi : 10.1046/j.1365-2311.2002.00437.x. url : http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2311.2002.00437.x.

Stenberg, Johan A., Ingvar Sundh, Paul G. Becher, Christer Björkman, Mukesh Dubey, Paul A. Egan, Hanna Friberg, José F. Gil, Dan F. Jensen, Mattias Jonsson, Magnus Karlsson, Sammar Khalil, Velemir Ninkovic, Guillermo Rehermann, Ramesh R. Vetukuri et Maria Viketoft (2021). "When is it biological control ? A framework of definitions, mechanisms, and classifications". en. In : *Journal of Pest Science* 94.3, p. 665-676. issn : 1612-4766. doi : 10.1007/s10340-021-01354-7. url : https://doi.org/10.1007/s10340-021-01354-7.

Stewart, A. J. A., T. R. New et O. T. Lewis, éd. (2007). *Insect conservation biology*. en. UK : CAB International. isbn : 978-1-84593-254-1 978-1-84593-255-8. doi : 10.1079/9781845932541.0000. url : http://www.cabidigitallibrary.org/doi/book/10.1079/9781845932541.0000.

Straub, Cory S. et William E. Snyder (2008). "Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species". en. In : *Ecology* 89.6, p. 1605-1615. issn : 1939-9170. doi : 10.1890/07-0657.1. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/07-0657.1.

Sánchez-Bayo, Francisco et Kris A. G. Wyckhuys (2019). "Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers". en. In : *Biological Conservation* 232, p. 8-27. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/j.biocon.2019.01.020. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320718313636.

Sánchez, Andrea C., Sarah K. Jones, Andy Purvis, Natalia Estrada-Carmona et Adriana De Palma (2022). "Landscape complexity and functional groups moderate the effect of diversified farming on biodiversity : A global meta-analysis". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 332, p. 107933. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2022.107933. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880922000822.

Tamburini, Giovanni, Riccardo Bommarco, Thomas Cherico Wanger, Claire Kremen, Marcel G. A. van der Heijden, Matt Liebman et Sara Hallin (2020). "Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield". en. In : *Science Advances* 6.45, eaba1715. issn : 2375-2548. doi : 10.1126/sciadv.aba1715. url : https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.aba1715.

Tamburini, Giovanni, Serena De Simone, Maurizia Sigura, Francesco Boscutti et Lorenzo Marini (2016). "Conservation tillage mitigates the negative effect of landscape simplification on biological control". en. In : *Journal of Applied Ecology* 53.1, p. 233-241. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.12544. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12544.

Thiery, Denis (2008). "Les Tordeuses nuisibles à la vigne". fr. In : doi : 10.13140/2.1.4968.7364. url : http://rgdoi.net/10.13140/2.1.4968.7364.

Thies, Carsten, Ingolf Steffan-Dewenter et Teja Tscharntke (2008). "Interannual landscape changes influence plant–herbivore–parasitoid interactions". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 125.1, p. 266-268. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2007.12.011. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880908000029.

Thiéry, Denis, Philippe Louâpre, Lucile Muneret, Adrien Rusch, Gilles Sentenac, Fanny Vogelweith, Corentin Iltis et Jérôme Moreau (2018). "Biological protection against grape berry moths. A review". en. In : *Agronomy for Sustainable Development* 38.2, p. 15. issn : 1774-0746, 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-018-0493-7. url : http://link.springer.com/10.1007/s13593-018-0493-7.

Thoyer, Sophie, Christophe Després, Marianne Le Bail, Jean-Marc Meynard et Antoine Messean (2014). "La diversification des cultures pour limiter les impacts environnementaux : freins et leviers agronomiques et économiques en France. Quelques propositions pour les exploitations, les filières et la PAC". In : *Agronomie, Environnement & Sociétés* 4.1, p. 63-69. url : https://hal.science/hal-01198249.

Tilman, David (1999). "Global environmental impacts of agricultural expansion : The need for sustainable and efficient practices". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96.11, p. 5995-6000. doi : 10.1073/pnas.96.11.5995. url : https://www.pnas.org/doi/abs/10.1073/pnas.96.11.5995.

Tilman, David, Christian Balzer, Jason Hill et Belinda L. Befort (2011). "Global food demand and the sustainable intensification of agriculture". en. In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108.50, p. 20260-20264. issn : 0027-8424, 1091-6490. doi : 10.1073/pnas.1116437108. url : https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1116437108.

Tilman, David, Robert M. May, Clarence L. Lehman et Martin A. Nowak (1994). "Habitat destruction and the extinction debt". en. In : *Nature* 371.6492, p. 65-66. issn : 1476-4687. doi : 10.1038/371065a0. url : https://www.nature.com/articles/371065a0.

Tortosa, Axelle, Rémi Duflot, Justine Rivers-Moore, Sylvie Ladet, Diane Esquerré et Aude Vialatte (2022). "Natural enemies emerging in cereal fields in spring may contribute to biological control". en. In : *Agricultural and Forest Entomology*, afe.12490. issn : 1461-9555, 1461-9563. doi : 10.1111/afe.12490. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/afe.12490.

Tscharntke, Teja, Riccardo Bommarco, Yann Clough, Thomas O Crist, David Kleijn, Tatyana A Rand, Jason M Tylianakis, Saskya van Nouhuys et Stefan Vidal (2008). "Reprint of "Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale" [Biol. Control 43 (2007) 294–309] q". en. In : *Biological Control*, p. 16.

Tscharntke, Teja, Alexandra M. Klein, Andreas Kruess, Ingolf Steffan-Dewenter et Carsten Thies (2005). "Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management". en. In : *Ecology Letters* 8.8, p. 857-874. issn : 1461-0248. doi : 10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x.

Tscharntke, Teja et al. (2012). "Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses". en. In : *Biological Reviews* 87.3, p. 661-685. issn : 1469-185X. doi : 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x.

Tscharntke, Teja et al. (2016). "When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses". en. In : *Biological Conservation* 204, p. 449-458. issn : 00063207. doi : 10.1016/j.biocon.2016.10.001. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320716305249.

Tuck, Sean L., Camilla Winqvist, Flávia Mota, Johan Ahnström, Lindsay A. Turnbull et Janne Bengtsson (2014). "Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity : a hierarchical meta-analysis". en. In : *Journal of Applied Ecology* 51.3, p. 746-755. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.12219. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.12219.

Tylianakis, Jason M. et Cecilia M. Romo (2010). "Natural enemy diversity and biological control : Making sense of the context-dependency". en. In : *Basic and Applied Ecology* 11.8, p. 657-668. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2010.08.005. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179110001040.

Uchida, Kei, Sogo Takahashi, Tadashi Shinohara et Atushi Ushimaru (2016). "Threatened herbivorous insects maintained by long-term traditional management practices in semi-natural grasslands". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 221, p. 156-162. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2016.01.036. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880916300482.

Valdes-Correcher, Elena, Elina Mantyla, Luc Barbaro, Thomas Damestoy, Katerina Sam et Bastien Castagneyrol (2022). "Following the track : accuracy and reproducibility of predation assessment on artificial caterpillars". In : *Entomologia experimentalis et applicata* 170.10, p. 914-921. issn : 0013-8703. doi : 10.1111/eea.13210.

Valdes-Correcher, Elena et al. (2021). "Search for top-down and bottom-up drivers of latitudinal trends in insect herbivory in oak trees in Europe". In : *Global ecology and biogeography* 30.3, p. 651-665. issn : 1466-822X. doi : 10.1111/geb.13244.

Valdés-Correcher, Elena, Inge van Halder, Luc Barbaro, Bastien Castagneyrol et Arndt Hampe (2019). "Insect herbivory and avian insectivory in novel native oak forests : Divergent effects of stand size and connectivity". en. In : *Forest Ecology and Management* 445, p. 146-153. issn : 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2019.05.018. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112719303998.

Vallauri, Daniel, Magali Rossi et Eugénie Cateau (2015). "La nature en forêt : qualités clés à conserver". fr. In : *Revue Forestière Française* 2, Fr.], ISSN 0035. issn : 1951-6827, 0035-2829. doi : 10.4267/2042/57904. url : https://revueforestierefrancaise.agroparistech.fr/article/view/5013.

Vasseur, Chloé, Alexandre Joannon, Stéphanie Aviron, Françoise Burel, Jean-Marc Meynard et Jacques Baudry (2013). "The cropping systems mosaic : How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations ?" en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Landscape ecology and biodiversity in agricultural landscapes 166, p. 3-14. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2012.08.013. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880912003246.

Veres, Andrea, Sandrine Petit, Cyrille Conord et Claire Lavigne (2013). "Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies ? A review". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 166, p. 110-117. issn : 01678809. doi : 10.1016/j.agee.2011.05.027. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0167880911001824.

Vialatte, A. et al. (2022). "Protéger les cultures en augmentant la diversité végétale des espaces agricoles. Rapport de l'expertise scientifique collective". In : doi : 10.17180/Q7WM-Q442. url : https://hal.inrae.fr/hal-04127709.

Vialatte, Aude, Cecile Barnaud, Julien Blanco, Annie Ouin, Jean-Philippe Choisis, Emilie Andrieu, David Sheeren, Sylvie Ladet, Marc Deconchat, Floriane Clément, Diane Esquerré et Clelia Sirami (2019). "A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes". en. In : *Landscape Ecology* 34.7, p. 1653-1673. issn : 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-019-00829-4. url : https://doi.org/10.1007/s10980-019-00829-4.

Vialatte, Aude, Charles-Antoine Dedryver, Jean-Christophe Simon, Marina Galman et Manuel Plantegenest (2005). "Limited genetic exchanges between populations of an insect pest living on uncultivated and related cultivated host plants". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 272.1567, p. 1075-1082. doi : 10.1098/rspb.2004.3033. url : https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2004.3033.

Vialatte, Aude, Noëlline Tsafack, Diab Al Hassan, Rémi Duflot, Manuel Plantegenest, Annie Ouin, Johanna Villenave-Chasset et Aude Ernoult (2017). "Landscape potential for pollen

provisioning for beneficial insects favours biological control in crop fields". en. In : *Landscape Ecology* 32.3, p. 465-480. issn : 0921-2973, 1572-9761. doi : 10.1007/s10980-016-0481-8. url : http://link.springer.com/10.1007/s10980-016-0481-8.

Vialatte, Aude et al. (2021). "Promoting crop pest control by plant diversification in agricultural landscapes : A conceptual framework for analysing feedback loops between agro-ecological and socio-economic effects". en. In : *Advances in Ecological Research*. Academic Press. doi : 10.1016/bs.aecr.2021.10.004.

Villemey, Anne (2015). "Butterflies and landscape connectivity : Do effects depend on species traits and conservation value ?" en. In : p. 23.

Wang, Zhizhi, Pu Tang, Min Shi, Jianhua Huang et Xuexin Chen (2022). "Flowering plants and entomophagous arthropods in the agricultural landscape : a practise-oriented summary of a complex relationship". en. In : *Frontiers of Agricultural Science and Engineering* 9.1, p. 63-74. issn : 2095-7505. doi : 10.15302/J-FASE-2021427. url : https://journal.hep.com.cn/fase/EN/10.15302/J-FASE-2021427.

Wezel, Alexander, Marion Casagrande, Florian Celette, Jean-François Vian, Aurélie Ferrer et Joséphine Peigné (2014). "Agroecological practices for sustainable agriculture. A review". en. In : *Agronomy for Sustainable Development* 34.1, p. 1-20. issn : 1773-0155. doi : 10.1007/s13593-013-0180-7. url : https://doi.org/10.1007/s13593-013-0180-7.

Whitby, Michael D., Troy J. Kieran, Travis C. Glenn et Craig Allen (2020). "Agricultural pests consumed by common bat species in the United States corn belt : The importance of DNA primer choice". en. In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 303, p. 107105. issn : 0167-8809. doi : 10.1016/j.agee.2020.107105. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0167880920302917.

Wickramasinghe, Liat P., Stephen Harris, Gareth Jones et Nancy Vaughan (2003). "Bat activity and species richness on organic and conventional farms : impact of agricultural intensification". en. In : *Journal of Applied Ecology* 40.6, p. 984-993. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/j.1365-2664.2003.00856.x. url : https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2003.00856.x.

Wilby, Andrew et Matthew B. Thomas (2002). "Natural enemy diversity and pest control : patterns of pest emergence with agricultural intensification". en. In : *Ecology Letters* 5.3, p. 353-360. issn : 1461-0248. doi : 10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x.

Williams, Ingrid H (1994). "The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees". In : *Agric. Zool. Rev.* 6, p. 229-257.

Winqvist, Camilla, Jan Bengtsson, Tsipe Aavik, Frank Berendse, Lars W. Clement, Sönke Eggers, Christina Fischer, Andreas Flohre, Flavia Geiger, Jaan Liira, Tomas Pärt, Carsten Thies, Teja Tscharntke, Wolfgang W. Weisser et Riccardo Bommarco (2011). "Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe". en. In : *Journal of Applied Ecology* 48.3, p. 570-579. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/j.1365-2664.2010.01950.x. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2664.2010.01950.x.

Winqvist, Camilla, Jan Bengtsson, Erik Öckinger, Tsipe Aavik, Frank Berendse, Lars W. Clement, Christina Fischer, Andreas Flohre, Flavia Geiger, Jaan Liira, Carsten Thies, Teja Tscharntke, Wolfgang W. Weisser et Riccardo Bommarco (2014). "Species' traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in Europe". en. In : *Journal of Insect Conservation* 18.5, p. 837-846. issn : 1572-9753. doi : 10.1007/s10841-014-9690-0. url : https://doi.org/10.1007/s10841-014-9690-0.

Winter, Silvia, Thomas Bauer, Peter Strauss, Sophie Kratschmer, Daniel Paredes, Daniela Popescu, Blanca Landa, Gema Guzmán, José A. Gómez, Muriel Guernion, Johann G. Zaller et Péter Batáry (2018). "Effects of vegetation management intensity on biodiversity and ecosystem services in vineyards : A meta-analysis". en. In : *Journal of Applied Ecology*

55.5, p. 2484-2495. issn : 1365-2664. doi : 10.1111/1365-2664.13124. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2664.13124.

Woods, Matthew E., Rehman Ata, Zachary Teitel, Nishara M. Arachchige, Yi Yang, Brian E. Raychaba, James Kuhns et Lesley G. Campbell (2016). "Crop diversity and plant–plant interactions in urban allotment gardens". fr. In : *Renewable Agriculture and Food Systems* 31.6, p. 540-549. issn : 1742-1705, 1742-1713. doi : 10.1017/S1742170515000472. url : https://www.cambridge.org/core/journals/renewable-agriculture-and-food-systems/article/abs/crop-diversity-and-plantplant-interactions-in-urban-allotment-gardens/04547F865397EC2C473D23D5BDB30809#.

Wootton, Kate L., Alva Curtsdotter, Riccardo Bommarco, Tomas Roslin et Tomas Jonsson (2023). "Food webs coupled in space : Consumer foraging movement affects both stocks and fluxes". en. In : *Ecology* n/a.n/a, e4101. issn : 1939-9170. doi : 10.1002/ecy.4101. url : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.4101.

Wuczyński, Andrzej, Zygmunt Dajdok, Sylwia Wierzcholska et Krzysztof Kujawa (2014). "Applying red lists to the evaluation of agricultural habitat : regular occurrence of threatened birds, vascular plants, and bryophytes in field margins of Poland". en. In : *Biodiversity and Conservation* 23.4, p. 999-1017. issn : 1572-9710. doi : 10.1007/s10531-014-0649-y. url : https://doi.org/10.1007/s10531-014-0649-y.

Xuéreb, A. et D. Thiéry (2006). "Does natural larval parasitism of *Lobesia botrana* (Lepidoptera : Tortricidae) vary between years, generation, density of the host and vine cultivar ?" en. In : *Bulletin of Entomological Research* 96.2, p. 105-110. issn : 0007-4853, 1475-2670. doi : 10.1079/BER2005393. url : https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0007485306000125/type/journal\%5Farticle.

Yahya, Muhammad Syafiq, Sharifah Nur Atikah, Izereen Mukri, Ruzana Sanusi, Ahmad Razi Norhisham et Badrul Azhar (2022). "Agroforestry orchards support greater avian biodiversity than monoculture oil palm and rubber tree plantations". en. In : *Forest Ecology and Management* 513, p. 120177. issn : 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2022.120177. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112722001712.

Yang, Bo, Bin Li, Yuxuan He, Lipeng Zhang, Helge Bruelheide et Andreas Schuldt (2018). "Tree diversity has contrasting effects on predation rates by birds and arthropods on three broadleaved, subtropical tree species". In : *ECOLOGICAL RESEARCH* 33.1, p. 205-212. issn : 0912-3814. doi : 10.1007/s11284-017-1531-7.

Zamberletti, Patrizia, Khadija Sabir, Thomas Opitz, Olivier Bonnefon, Edith Gabriel et Julien Papaïx (2021). "More pests but less pesticide applications : Ambivalent effect of landscape complexity on conservation biological control". en. In : *PLOS Computational Biology* 17.11, e1009559. issn : 1553-7358. doi : 10.1371/journal.pcbi.1009559. url : https://journals.plos.org/ploscompbiol/article?id=10.1371/journal.pcbi.1009559.

Zeller, Laura, Charlotte Baumann, Pierre Gonin, Lea Heidrich, Constanze Keye, Felix Konrad, Laurent Larrieu, Peter Meyer, Holger Sennhenn-Reulen, Jörg Müller, Peter Schall et Christian Ammer (2022). "Index of biodiversity potential (IBP) versus direct species monitoring in temperate forests". en. In : *Ecological Indicators* 136, p. 108692. issn : 1470160X. doi : 10.1016/j.ecolind.2022.108692. url : https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1470160X22001637.

Zhang, Wei, Taylor H. Ricketts, Claire Kremen, Karen Carney et Scott M. Swinton (2007). "Ecosystem services and dis-services to agriculture". en. In : *Ecological Economics*. Special Section - Ecosystem Services and Agriculture 64.2, p. 253-260. issn : 0921-8009. doi : 10.1016/j.ecolecon.2007.02.024. url : http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0921800907001462.

Zhang, Xiancui, Fan Zhang et Xingmeng Lu (2022). "Diversity and Functional Roles of the Gut Microbiota in Lepidopteran Insects". In : *Microorganisms* 10.6, p. 1234. issn :

2076-2607. doi : 10.3390/microorganisms10061234. url : https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC9231115/.

Zhao, Zi-Hua, Cang Hui, Fang Ouyang, Jun-He Liu, Xiao-Qing Guan, Da-Han He et Feng Ge (2013). "Effects of inter-annual landscape change on interactions between cereal aphids and their natural enemies". en. In : *Basic and Applied Ecology* 14.6, p. 472-479. issn : 1439-1791. doi : 10.1016/j.baae.2013.06.002. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179113000789.

Zuur, Alain F., Elena N. Ieno, Neil Walker, Anatoly A. Saveliev et Graham M. Smith (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. en. Statistics for Biology and Health. New York, NY : Springer New York. isbn : 978-0-387-87457-9 978-0-387-87458-6. doi : 10.1007/978-0-387-87458-6. url : http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-87458-6.

Zwaan, Devin R. de, Niloofar Alavi, Greg W. Mitchell, David R. Lapen, Jason Duffe et Scott Wilson (2022). "Balancing conservation priorities for grassland and forest specialist bird communities in agriculturally dominated landscapes". en. In : *Biological Conservation* 265, p. 109402. issn : 0006-3207. doi : 10.1016/j.biocon.2021.109402. url : https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320721004547.

Septième partie

ANNEXES

ANNEXES AU CHAPITRE 1

a.1 Description of the factors used to characterize management intensity in woodland patches

Table A.1: The ten factors of the Index of Biodiversity Potential (IBP) (Larrieu and Gonin, 2008) were calculated in woodland patches and are known to be favourable to forest biodiversity. Factor A to G are associated with forestry management. Factor H to J are associated with context. We used four factors (C, D, E and F) to calculate management intensity in our woodlands. For each factor, a score is attributed 0, 1, 2 or 5, then IBP is the sum of the ten scores.

		Expected effect of repeated harvesting operations in coppice with standards	
Factor	Definition	Score increase	Score decrease
C	Large dead wood on the ground	Never since the time needed to get such feature is much longer than the time between two cuts	Yes since owners are not used to leave biological legacies
D	Large standing dead wood	Never since the time needed to get such feature is much longer than the time between two cuts Larrieu et al., 2019	Yes since owners are not used to leave biological legacies
E	Very large live trees	Almost never since the maximum cutting commercial diameter for standards is generally less than 70 cm	Yes since owners are not used to leave biological legacies
F	Micro-habitats bearing trees	Never since the time needed to get such feature is much longer than the time between two cuts (Larrieu et al., 2017)	Yes since owners are not used to leave biological legacies
Other factors not used in our characterization of management intensity			
A	Native species	Yes, after a few years of regrowth (more regular presence of pioneer and post-pioneer species)	Possible, if a non-native tree species thrive and competes strongly with native ones (e.g. *Robinia pseudoacacia*)
B	Vertical structure of the vegetation	Possible after a few years of regrowth	Yes, just after harvesting

Continued on next page

Table A.1: The ten factors of the Index of Biodiversity Potential (IBP) (Larrieu and Gonin, 2008) were calculated in woodland patches and are known to be favourable to forest biodiversity. Factor A to G are associated with forestry management. Factor H to J are associated with context. We used four factors (C, D, E and F) to calculate management intensity in our woodlands. For each factor, a score is attributed 0, 1, 2 or 5, then IBP is the sum of the ten scores.

		Expected effect of repeated harvesting operations in coppice with standards	
Factor	Definition	Score increase	Score decrease
G	Openness	Yes, but often capped at score 2	Sometimes, when the initial stand before cutting was very textured
Other factors not used in our characterization of management intensity and related to context			
H	Woodland continuity over time		
I	Aquatic habitats		
J	Rocky habitats		

a.2 Estimation of predation rate in woodlands

In each woodland, 3 to 5 plots of about 26 m radius were chosen according to the woodland surface. Plasticine caterpillars were attached to a thin metal wire around branches of 3 shrubs/trees within each one of the three plots. Shrubs and trees belong to one of the following five species: Crataegus monogyna, Sorbus torminalis, Prunus avium, Carpinus betulus, Corylus avellana. On each shrub/tree, we placed 3 plasticine caterpillars at different heights between 130 and 190 cm. Then, 27 to 45 plasticine caterpillars were placed per woodland patch.

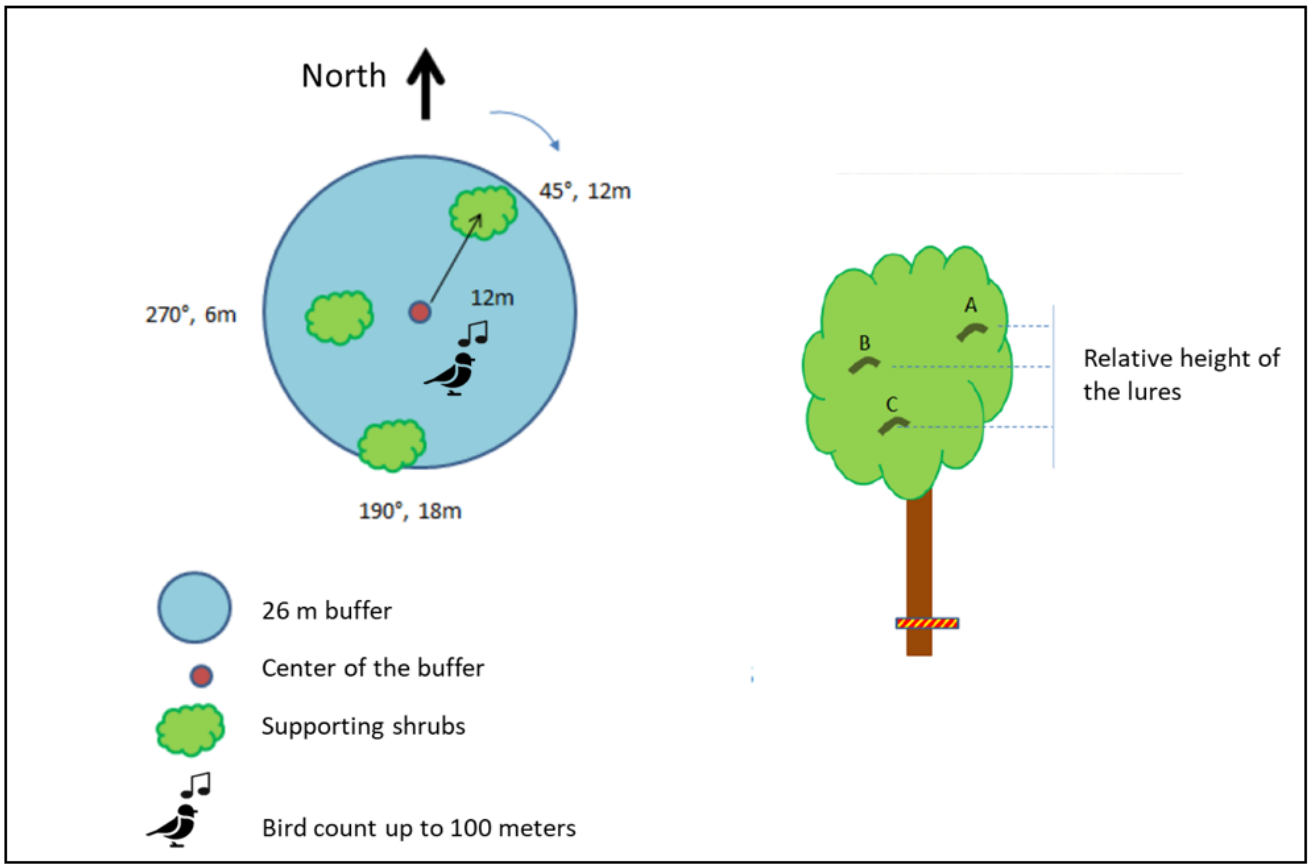


Figure A.1: Sampling design of ecological measurements in woodlands.

a.3 Estimation of predation rate in cereal fields

We selected four types of pest according to their diversity, their similarity to winter cereal pests and the diversity of targeted natural enemies, while considering the constraints of rearing (McHugh et al., 2020; Ricci et al., 2019). Four sentinel prey cards were positioned in 10 plots evenly distributed along two parallel 50 m long transects. The transects were perpendicular to the field border, with the first card placed 50 m away from the border and the last 100 m away.

The four complementary types of predation were measured with three prey species glued to 5 x 5 cm sandpaper cards. The glues were chosen among a set of low toxic glues after practical tests to ensure the prey were just fixed but not mired and that they would not come unstuck during the period of exposure. Insect predation was assessed using predation cards on which three adult pea aphids *Acyrthosiphon pisum* were glued (glue: UHU$^{(}R$) Twist

& Glue solvent free). The cards were placed both on the ground (between 10 to 20 cm apart) and to the top of a crop plant, just under inflorescence. In addition to aphids, predation cards containing clusters of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera) eggs were placed at the top of a crop plant. *Ephestia* eggs are too small to allow precise enumeration, so a 5 mm-wide cluster was glued to the card (glue: SADER® all-purpose solvent-free). Seed predation was assessed using Viola arvensis seeds (ten per card, glue: SADER$^{(R)}$ WOOD PRO D3 diluted with two-thirds of water) exposed on the ground. The prey species exposed were selected according to those used in international devices (e. g. Ricci et al., 2019). They were chosen according to their diversity, their similarity to winter crop pests and the diversity of targeted natural enemies, while considering the constraints of rearing (McHugh et al., 2020; Ricci et al., 2019). In addition, these prey types are representative of groups responsible for the main damage in crop fields and allow assessing the action of the generalist predators. The number of prey that remains on the cards at the end of the period of exposure was counted in the field, except for Ephestia predation, which, because of their small size, were counted using a magnifying binocular in the laboratory. Two classes were used for Ephestia predation: unconsumed (less than 5% of the eggs missing) or consumed (more than 5%).

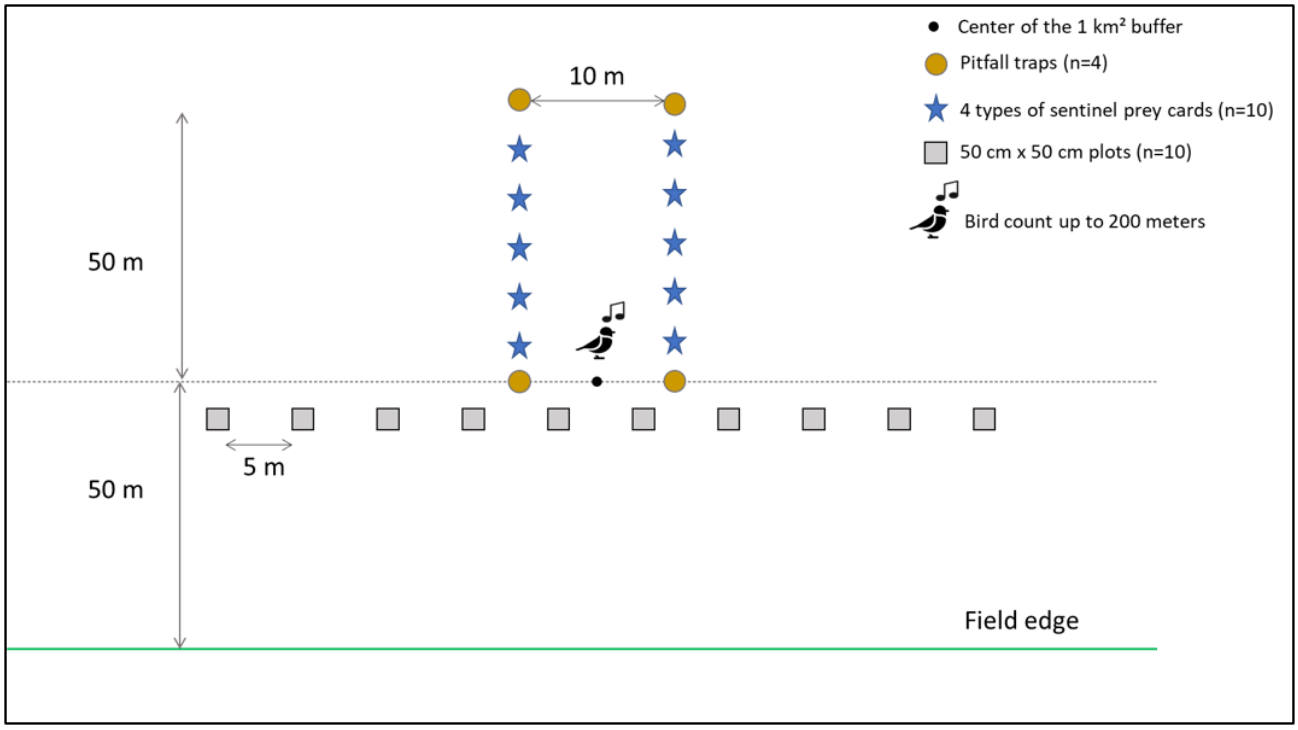


Figure A.2: Sampling design of ecological measurements in cereal fields.

a.4 Description of variables

Table A.2: Distribution of the landscape metrics, local context variables and ecological measurements in each habitat.

		Woodlands	Cereal fields	Landscape level
	Variable name	Mean [min,max]	Mean [min,max]	Mean [min,max]
Landscape metrics	Proportion of woodland cover	15.8 [2.98; 46.1]	13.1 [0.48; 38.9]	12.3 [2.63; 24.5]
	Proportion of permanent grassland cover	28.9 [8.61; 53.9]	21.2 [0.30; 47.9]	55.5 [12.7; 87.9]
	Crop diversity	0.88 [0.43; 1.17]	0.94 [0.52; 1.25]	0.90 [0.46; 1.17]
	Landscape heterogeneity	1.38 [1.01; 1.57]	1.37 [0.82; 1.58]	1.26 [0.93; 1.62]
Local management intensity and plant diversity	Diversity of trees within the woodlands	0.7 [0; 1.26]	-	-
	Index of potential biodiversity directly related to management practices IBPC-F	7 [2; 17]	-	-
	Management intensity in the woodlands	0.14 [0.06; 0.5]	-	-
	Plant diversity	-	0.79 [0.04; 1.72]	-
	Total of treatment frequency index	-	4.41 [1.84; 10.1]	-
	Management intensity at landscape level	-	-	3.97 [2.04; 5.86]
Predation rates	Predation rate on plasticine caterpillars	0.13 [0; 0.52]	-	0.12 [0; 0.31]
	Predation rate on aphids at the crop level	-	0.15 [0.03; 0.36]	0.15 [0.05; 0.28]
	Predation rate on aphids at the ground level	-	0.95 [0.65; 1]	0.92 [0.71; 1]
	Predation rate on Ephestia eggs at the crop level	-	0.45 [0.20; 0.70]	0.47 [0.20; 0.70]
	Predation rate on weed seeds at the ground level	-	0.55 [0.24; 0.89]	0.55 [0.24; 0.89]
	Predation rate averaged on all prey type	-	-	0.44 [0.31; 0.58]
Bird community metrics	Shannon diversity of birds	2.04 [1.66; 2.35]	2.23 [1.73; 2.56]	2.45 [2.21; 2.65]
	Shannon diversity of insectivorous birds	1.89 [1.33; 2.21]	1.49 [1.06; 2.02]	1.88 [1.46; 2.14]
	Total abundance of birds	19 [12; 23]	13 [8; 23]	15 [20; 24]
Carabids community metrics	Shannon diversity of carabids	-	1.25 [0.23; 2.27]	-
	Total abundance of carabids	-	60 [10; 188]	-

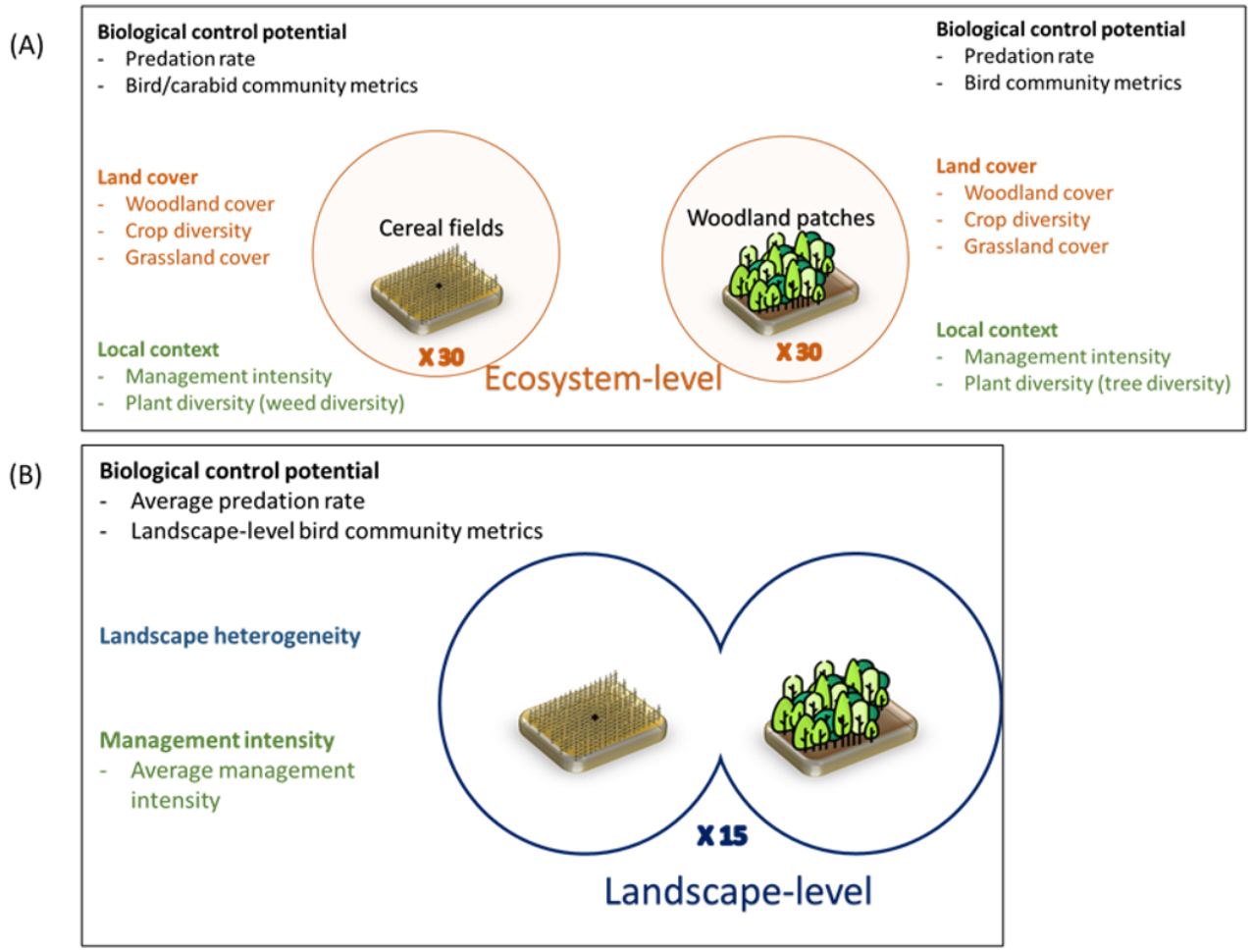


Figure A.3: Representation of the different scales used and associated measurements in our study. (A) Measurements at the ecosystem-level; land cover metrics were calculated within a 500m buffer radius. (B) Measurements at the landscape-level; landscape heterogeneity was assessed within the fusion of both ecosystems buffers; the management intensity and predation rates were averaged.

a.5 Comparison between bird communities in woodlands and bird communities in cereal fields

We recorded 562 individuals within the 30 woodland patches through the two sampling periods, that belonged to 31 species. The assemblage of the bird community was composed for the first four major species with: *Sylvia atricapill*a (12.6% of the total abundance), *Erithacus rubecula* (9.8%), *Phylloscopus collybita* (9.6%) and *Parus major* (9%).

We recorded 391 individuals within the 30 cereal fields that belonged to 39 species. Here, bird community is rather more associated with the crop mosaic than the cereal field itself. The most four frequent species were *Sylvia atricapilla* (11.5% of the total abundance), *Turdus merula* (10.7%), *Luscinia megarhynchos* (6.9%) and *Parus major* (6.1%).

We compared bird community composition from each ecosystem with beta diversity. Using the betapart package (Baselga and Orme, 2012) we calculated total dissimilarity between both ecosystems with Bray's index β_{BC}, which can be described as the amount of abundance that is shared by the two assemblages. We divided beta diversity into two components (Baselga, 2017): balanced variation $\beta_{BC.BAL}$ and abundance gradient $\beta_{BC.GRA}$. The $\beta_{BC.BAL}$component illustrates perfectly balanced variation in species abundance, i.e. the

increase in abundance of some species is exactly the same as the decrease in abundance of others. Whereas the $\beta_{BC.GRA}$ shows that the abundance of all species decreases along a gradient between the sites compared. A PCA was also carried out with all the bird species between ecosystems.

Bird beta diversity between woodlands and cereal fields was 0.50 for β_{BC} ($\beta_{BC.BAL}$ = 0.39, $\beta_{BC.GRA}$ = 0.11). The PCA on all species sampled in both woodlands and cereal fields showed different communities of bird between woodland patches and cereal fields.

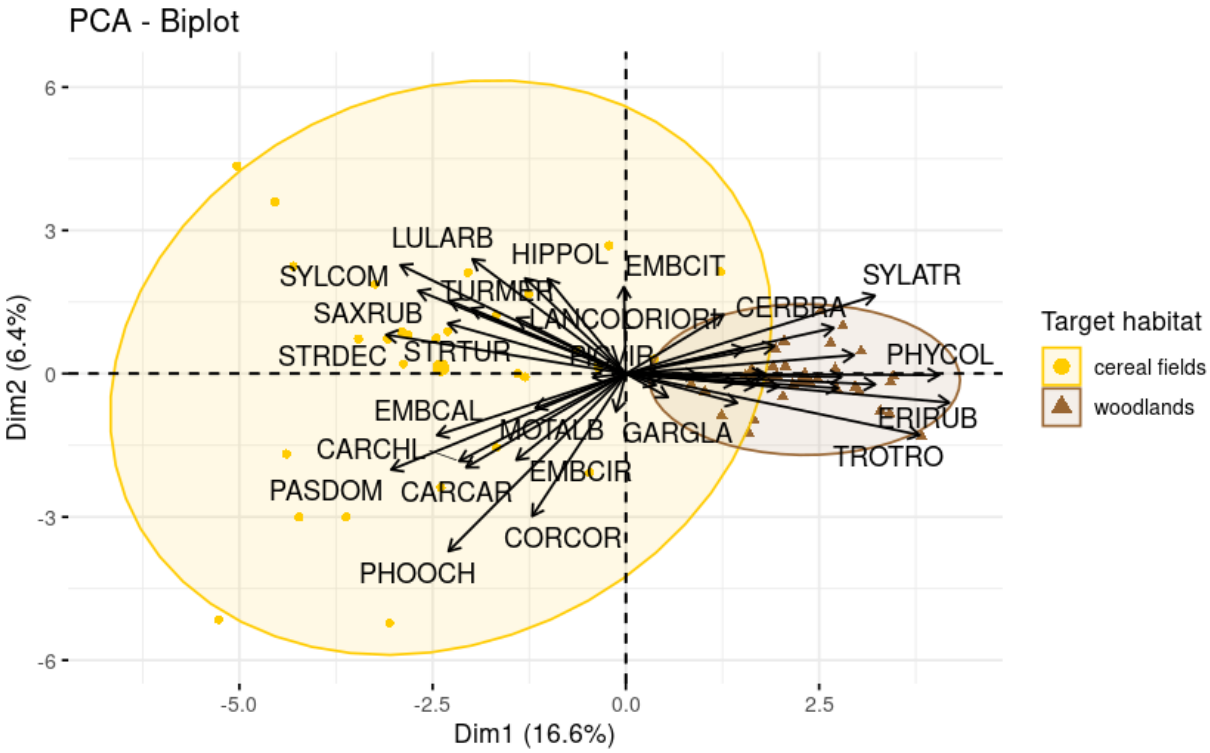


Figure A.4: Principal Component Analysis of sampled species within woodlands (N = 30) and cereal fields (N = 29).
Species name are abbreviated (ALAARV: *Alauda arvensis*, ANTTRI: *Anthus trivialis*, CARCAR: *Carduelis carduelis*, CARCHL: *Carduelis chloris*, CERBRA: *Certhia brachydactyla*, COLPAL: *Columbus palumbus*, CORCOR: *Corvus corone*, CUCCAN: *Cuculus canorus*, CYACAE: *Cyanistes caeruleus*, DENMAJ: *Dendrocopos major*, DENMED: *Dendrocopos medius*, DENMIN: *Dendrocopos minor*, DRYMAR: *Dryocopus martius*, EMBCAL: *Emberiza calandra*, EMBCIR: *Emberiza cirlus*, EMBCIT: *Emberiza citrinella*, ERIRUB: *Erithacus rubecula*, FRICOE: *Fringilla coelebs*, GARGLA: *Garrulus glandarius*, HIPPOL: *Hippolais polyglotta*, LANCOL: *Lanius collurio*, LULARB: *Lullula arborea*, LUSMEG: *Luscinia megarhynchos*, MOTALB: *Motacilla alba*, ORIORI: *Oriolus oriolus*, PARMAJ: *Parus major*, PASDOM: *Passer domesticus*, PHOOCH: *Phoenicurus ochruros*, PHYBON: *Phylloscopus bonelli*, PHYCOL: *Phylloscopus collybita*, PICVIR: *Picus viridis*, REGIGN: *Regulus ignicapilla*, SAXRUB: *Saxiocola rubicola*, SITEUR: *Sitta europaea*, STRDEC: *Streptopelia decaocto*, STRTUR: *Streptopelia turtur*, STUVUL: *Sturnus vulgaris*, SYLATR: *Sylvia atricapilla*, SYLCOM: *Sylvia communis*, TROTRO: *Troglodytes troglodytes*, TURMER: *Turdus merula*, TURPHI: *Turdus philomelos*, TURVIS: *Turdus viscivorus*).

a.6 Correlations between land cover metrics at landscape-level and among predation rates

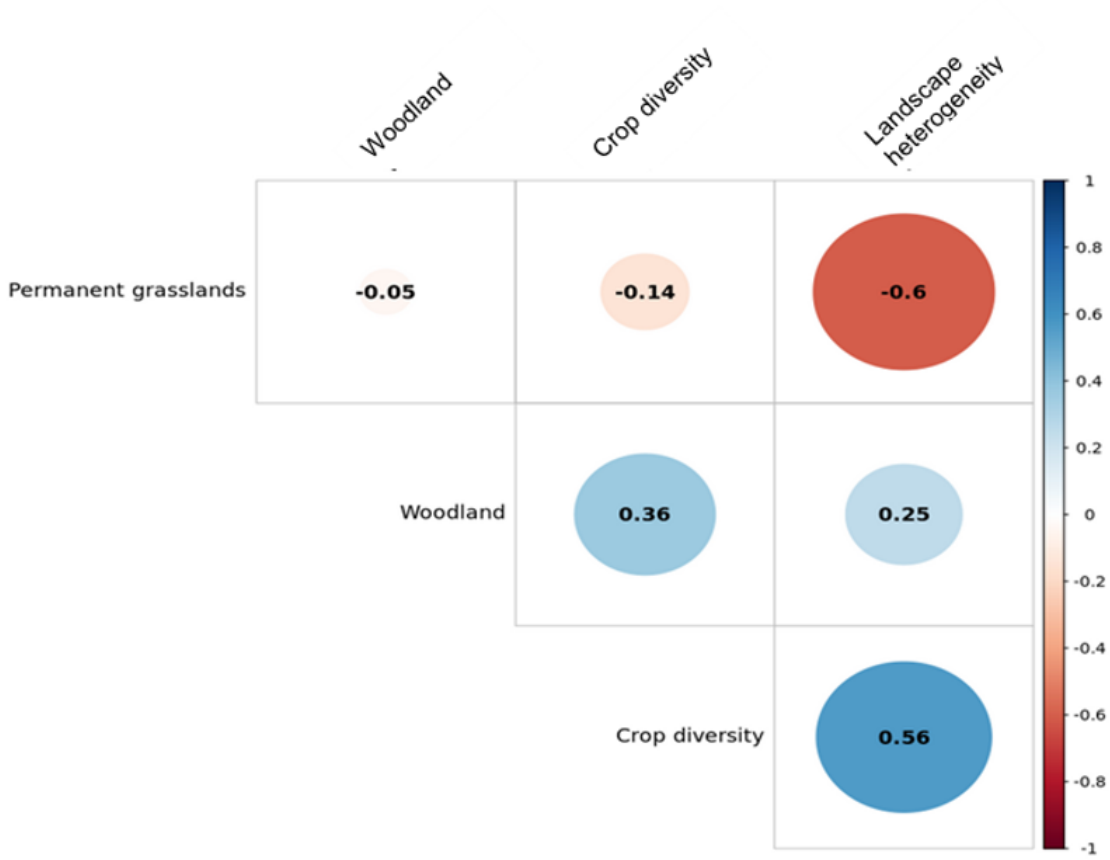


Figure A.5: Spearman's correlations between landscape metrics at landscape level (N=15).

We looked at correlations among all measures of predations rates using Spearman's correlations, first among the four sentinel prey, then among ecosystem-level predation rates measured in woodlands and cereal fields. Correlations among the four types of prey cards within crop fields ranged from 0.14 to 0.57 (Spearman's rho; Figure A.5), thus confirming that these different types of prey provide complementary information. Correlations between predation rate on plasticine caterpillars in woodlands, and predation rate on the four types of prey cards in cereal fields ranged from -0.17 to 0.66 (Spearman's rho; Figure A.7), thus suggesting that it may be difficult to have simultaneously high predation rates in woodlands and crop fields within a given landscape.

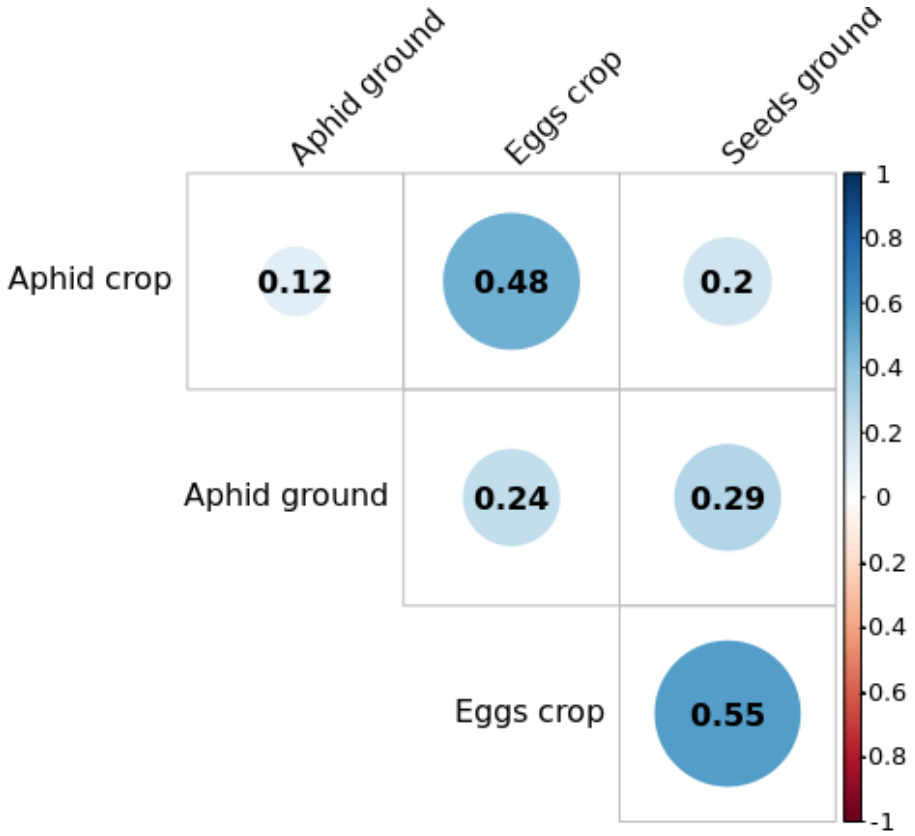


Figure A.6: Spearman's correlations between predation rates in cereal fields (N = 30).

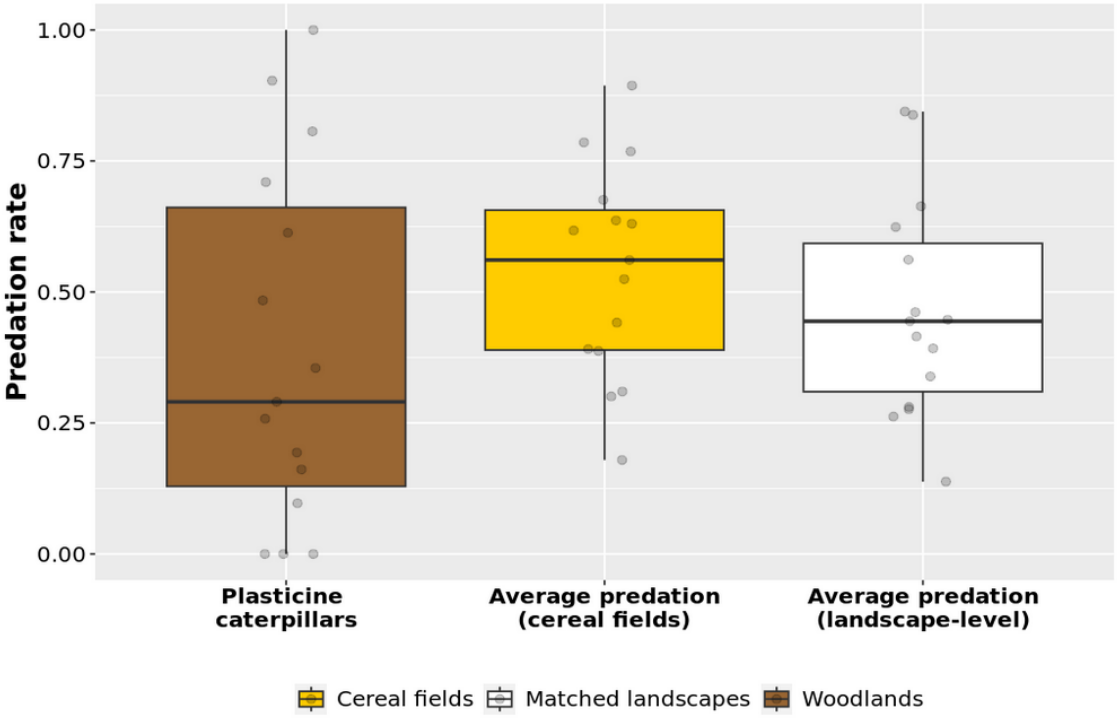


Figure A.7: Comparison of predation rates between ecosystems: brown boxplot corresponds to woodland patches in matched landscapes (N = 15), yellow boxplot corresponds to cereal fields in matched landscapes (N = 15) and white boxplot corresponds to the average predation rate (N = 15).

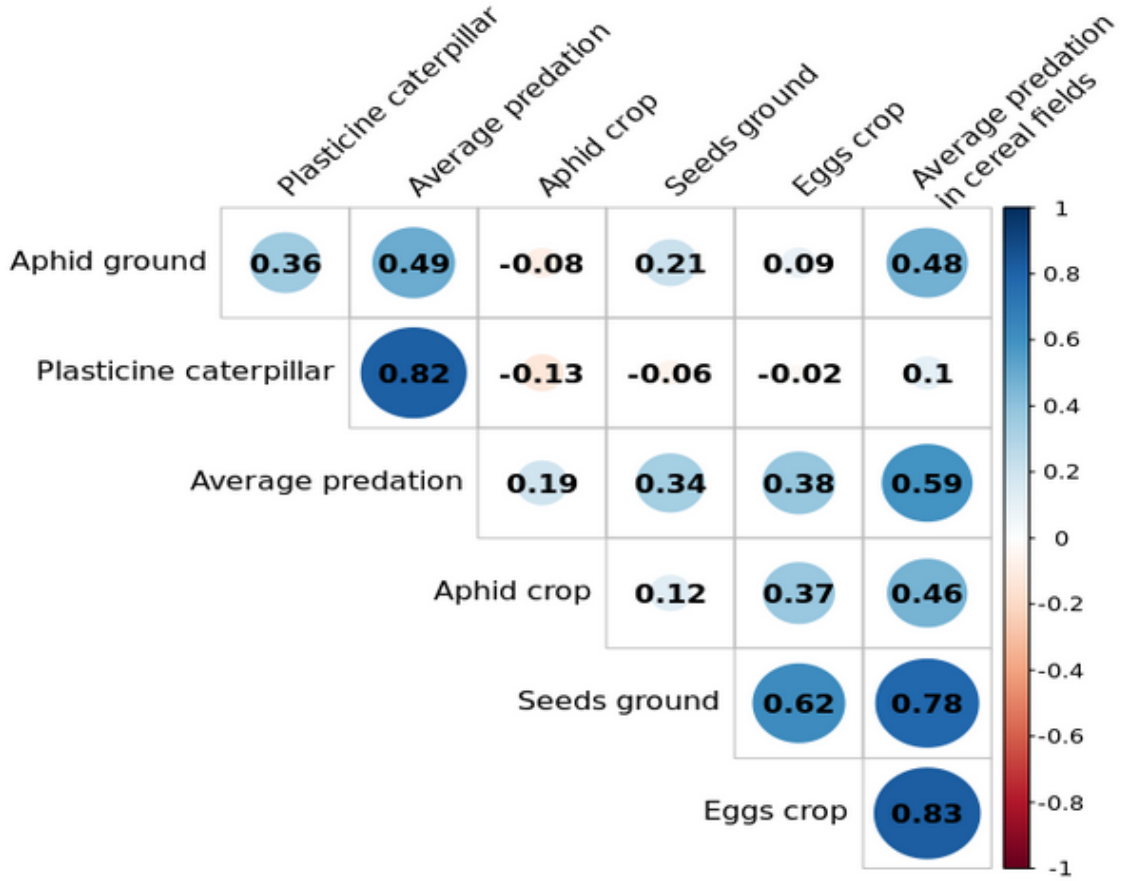


Figure A.8: Spearman's correlations between predation rates measured in woodlands, cereal fields and averaged within the 15 landscapes (N = 15).

a.7 Detailed results of the best models

Table A.3: Standardized estimates and standards errors (± SE) of the landscape and local metrics on biodiversity and predation rate at ecosystem level in woodland patches. Here the results of the best model (based on AICc criterion) are shown. The response variables not present in this section had a best model equal to the null model. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$.

Woodland patches (N = 30)				
Formula: Response variable ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Tree diversity)				
	Response variable	**Explanatory variables**	**Estimate (± SE)**	**P-value**
BIRD COMMUNITY	Shannon diversity of birds	**Permanent grassland** **Crop diversity**	**0.0641 (±0.0253)** **-0.0618 (±0.0253)**	**0.0113 *** **0.0146 ***
	Shannon diversity of insectivorous birds	**Crop diversity**	**-0.0764 (±0.0353)**	**0.0304 ***
PREDATION RATE	Predation on caterpillars	Managt intensity **Permanent grassland** **Woodland** **Managt intensity:Woodland**	0.0302 (±0.0171) **-0.0376 (±0.0171)** **0.0659 (±0.0229)** **0.0978 (±0.040)**	0.0767 **0.0279 *** **0.00415 **** **0.0146 ***

Table A.4: Standardized estimates and standards errors (± SE) of the landscape and local metrics on biodiversity and predation rates at ecosystem level in cereal fields. Here the results of the best model (based on AICc criterion) are shown. The response variables not present in this section had a best model equal to the null model. * p < 0.05; ** p < 0.01 and *** p < 0.001.

Cereal fields (N = 30)				
Formula: Response variable ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)				
	Response variable	**Explanatory variables**	**Estimate (± SE)**	**P-value**
BIRD COMMUNITY	Shannon diversity of birds	**Permanent grassland**	**0.0891 (±0.0369)**	**0.0159 ***
	Shannon diversity of insectivorous birds	Plant diversity **Permanent grassland** **Managt Intensity** **Plant diversity:Permanent grasslands**	-0.0414 (±0.0332) **0.0726 (±0.0362)** **0.108 (±0.0348)** **0.0975 (±0.0377)**	0.212 **0.0453 *** **0.00188 **** **0.00963 ****
	Total abundance of birds [1]	Permanent grassland **Yl93m**	0.0978 (±0.0547) **-0.153 (±0.0549)**	0.0738 . **0.0053 **** .
CARABID COMMUNITY	Shannon diversity of carabids	**Managt Intensity**	**-0.197 (±0.0784)**	**0.0119 ***
	Total abundance of carabids	**Permanent grassland** **Woodland** **Crop diversity**	**0.404 (±0.119)** **0.350 (±0.121)** **0.435 (±0.122)**	**7.16e-04 ***** **0.0039 **** **3.76e-04 *****
PREDATION RATE	Predation on crop-level aphids	**Woodland**	**-0.0355 (±0.0148)**	**0.0163 ***
	Predation on ground-level aphids	**Plant diversity** **Crop diversity** **Managt Intensity** **Crop diversity:Managt Intensity**	**-0.0327 (±0.0156)** **-0.0494 (±0.0177)** **-0.0315 (±0.0151)** **-0.0669 (±0.0213)**	**0.0361 *** **0.00529 **** **0.0369 *** **0.00165 ****

1 Due to spatial autocorrelation, geographic coordinates were added as fixed variables in the full model for bird abundance

Table A.5: Standardized estimates and standards errors (± SE) of the landscape metrics and management intensity at landscape level. Here the results of the best model (based on AICc criterion) are shown. The response variables not present in this section had a best model equal to the null model. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$.

Landscape level (N = 15)				
Formula: Response variable ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland + Landscape heterogeneity) * Managt intensity				
	Response variable	**Explanatory variables**	**Estimate (± SE)**	**P-value**
BIRD COMMUNITY	Shannon diversity of birds	**Landscape heterogeneity**	**-0.0338 (±0.0094)**	**0.000335 *** **
	Shannon diversity of insectivorous birds	**Landscape heterogeneity**	**-0.054 (±0.0202)**	**0.0121 ** **
PREDATION RATE	Average predation	**Landscape heterogeneity**	**0.121 (±0.0433)**	**0.00519 ** **

Table A.6: Subset of models (△ AICc < 2) for woodlands analyses. The response variable not present in this table (i.e. total abundance of birds) had a best model equal to the null model.

Formula: Shannon diversity of birds ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Tree diversity)															
Intercept	Managt intensity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Tree diversity	Managt intensity:Grassland	Managt intensity:Woodland	Managt intensity:Crop diversity	Grassland:Tree diversity	Woodland:Tree diversity	Crop diversity:Tree diversity	R^2	Log-Lik	AICc	△AICc
2.04	*NA*	0.064	*NA*	-0.061	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.27	17.5	-25.5	0
Formula: Shannon diversity of insectivorous birds ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Tree diversity)															
Intercept	Managt intensity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Tree diversity	Managt intensity:Grassland	Managt intensity:Woodland	Managt intensity:Crop diversity	Grassland:Tree diversity	Woodland:Tree diversity	Crop diversity:Tree diversity	R^2	Log-Lik	AICc	△AICc
1.892	*NA*	*NA*	*NA*	-0.076	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.14	7.26	-7.59	0.00
1.892	-0.032	*NA*	*NA*	-0.083	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.15	7.67	-5.73	1.86
1.892	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0	5.08	-5.72	1.88
Formula: Caterpillar predation ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Tree diversity)															
Intercept	Managt intensity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Tree diversity	Managt intensity:Grassland	Managt intensity:Woodland	Managt intensity:Crop diversity	Grassland:Tree diversity	Woodland:Tree diversity	Crop diversity:Tree diversity	R^2	Log-Lik	AICc	△AICc
0.128	0.030	-0.038	0.066	*NA*	*NA*	*NA*	0.098	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.36	29.09	-42.5	0.00
0.127	*NA*	*NA*	0.039	*NA*	-0.042	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.19	25.70	-41.8	0.74
0.127	0.035	-0.047	*NA*	0.037	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.27	27.12	-41.7	0.79
0.128	0.028	*NA*	0.071	*NA*	-0.035	*NA*	0.087	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.34	28.67	-41.7	0.85
0.127	*NA*	-0.041	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.12	24.30	-41.7	0.86
0.127	*NA*	-0.031	0.035	*NA*	-0.035	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.27	26.98	-41.5	1.07
0.127	*NA*	-0.045	*NA*	0.030	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.19	25.46	-41.3	1.22
0.128	0.029	*NA*	0.070	*NA*	*NA*	*NA*	0.101	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.26	26.85	-41.2	1.33
0.127	*NA*	-0.038	0.028	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.18	25.33	-41.1	1.47
0.127	*NA*	-0.035	*NA*	*NA*	-0.029	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.18	25.32	-41.0	1.50
0.127	0.034	-0.042	*NA*	0.038	-0.028	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.33	28.32	-41.0	1.56
0.127	0.027	-0.042	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.18	25.26	-40.9	1.61
0.132	*NA*	*NA*	0.046	*NA*	-0.038	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	-0.029	*NA*	0.25	26.68	-40.9	1.68
0.127	*NA*	-0.040	*NA*	0.031	-0.029	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.25	26.62	-40.7	1.79
0.127	*NA*	-0.035	0.033	0.028	-0.036	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.32	28.19	-40.7	1.81
0.127	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	-0.035	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.091	23.79	-40.7	1.88
0.132	*NA*	-0.032	0.042	NA	-0.031	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	-0.030	*NA*	0.32	28.14	-40.6	1.90
0.127	0.025	*NA*	0.039	NA	-0.041	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.24	26.56	-40.6	1.91
0.120	*NA*	-0.036	NA	0.036	-0.020	*NA*	*NA*	*NA*	0.038	*NA*	*NA*	0.32	28.12	-40.6	1.94
0.127	0.035	-0.045	0.025	0.035	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.32	28.12	-40.6	1.95

Table A.7: Subset of models (△AICc < 2) for cereal fields analyses. The response variables not present in this table (i.e. egg and seed predation) had a best model equal to the null model.

Formula: Shannon diversity of birds ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)															
Intercept	Plant diversity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Managt intensity	Plant diversity:Grassland	Plant diversity:Woodland	Plant diversity:Crop diversity	Grassland:Managt intensity	Woodland:Managt intensity	Crop diversity:Managt intensity			R^2	Log-Lik	AICc	△AICc
2.22	NA	0.089	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA			0.17	6.19	-5.42	0.00
2.22	NA	0.112	NA	NA	0.062	NA	NA	NA	NA	NA	NA			0.23	7.45	-5.23	0.19
2.20	NA	0.102	NA	NA	0.051	NA	NA	NA	-0.049	NA	NA			0.27	8.24	-3.87	1.55
Formula: Shannon diversity of insectivorous birds ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)															
Intercept	Plant diversity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Managt intensity	Plant diversity:Grassland	Plant diversity:Woodland	Plant diversity:Crop diversity	Grassland:Managt intensity	Woodland:Managt intensity	Crop diversity:Managt intensity			R^2	Log-Lik	AICc	△AICc
1.48	-0.041	0.073	NA	NA	0.108	0.098	NA	NA	NA	NA	NA			0.43	10.6	-5.29	0.00
1.48	NA	0.103	NA	NA	0.118	NA	NA	NA	NA	NA	NA			0.29	7.39	-5.10	0.19
Formula: Total abundance of birds ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)																	
Intercept	Plant diversity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Managt intensity	Plant diversity:Grassland	Plant diversity:Woodland	Plant diversity:Crop diversity	Grassland:Managt intensity	Woodland:Managt intensity	Crop diversity:Managt intensity	XI93m	YI93m	R^2	Log-Lik	AICc	△AICc
2.58	NA	0.098	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0.153	0.39	-71.4	149.8	0.00
2.58	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0.177	0.32	-73.0	150.5	0.67
2.58	NA	0.102	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0.070	-0.125	0.42	-70.6	151.0	1.15
2.58	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0.062	-0.152	0.35	-72.4	151.7	1.92

Subset of models (△AICc < 2) for cereal fields analyses. The response variables not present in this table (i.e. egg and seed predation) had a best model equal to the null model.

Formula: Shannon diversity of carabids ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)															
Intercept	Plant diversity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Managt intensity	Plant diversity:Grassland	Plant diversity:Woodland	Plant diversity:Crop diversity	Grassland:Managt intensity	Woodland: Managt intensity	Crop diversity: Managt intensity	R^2	LogLik	AICc	△AICc
1.25	NA	NA	NA	NA	-0.20	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.17	-16.7	40.3	0.00
1.25	NA	NA	0.07	NA	-0.19	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.19	-16.3	42.2	1.85
1.25	NA	-0.07	NA	NA	-0.22	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.19	-16.3	42.3	1.94
Formula: Abundance of carabids ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)															
Intercept	Plant diversity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Managt intensity	Plant diversity:Grassland	Plant diversity:Woodland	Plant diversity:Crop diversity	Grassland:Managt intensity	Woodland: Managt intensity	Crop diversity: Managt intensity	R^2	LogLik	AICc	△AICc
3.96	0.40	0.35	0.44	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.44	0.44	-143.1	298.7	0.00
Formula: Aphid predation (crop-level)~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)															
Intercept	Plant diversity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Managt intensity	Plant diversity:Grassland	Plant diversity:Woodland	Plant diversity:Crop diversity	Grassland:Managt intensity	Woodland: Managt intensity	Crop diversity: Managt intensity	R^2	LogLik	AICc	△AICc
0.156	NA	NA	-0.035	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.16	33.4	-59.8	0.00
0.156	NA	NA	-0.041	-0.020	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.21	34.2	-58.8	1.01
0.156	NA	-0.014	-0.034	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.19	33.8	-58.1	1.72
0.156	0.014	NA	-0.039	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.18	33.8	-58.0	1.85
0.156	NA	NA	-0.036	NA	-0.013	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.18	33.7	-57.9	1.92
Formula: Aphid predation (ground-level)~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland) * (Managt intensity + Plant diversity)															
Intercept	Plant diversity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Managt intensity	Plant diversity:Grassland	Plant diversity:Woodland	Plant diversity:Crop diversity	Grassland:Managt intensity	Woodland: Managt intensity	Crop diversity: Managt intensity	R^2	LogLik	AICc	△AICc
0.910	-0.033	NA	NA	-0.049	-0.031	NA	NA	NA	NA	NA	-0.067	0.38	33.3	-50.9	0.00
0.910	NA	NA	NA	-0.040	-0.026	NA	NA	NA	NA	NA	-0.067	0.29	31.2	-49.9	0.95
0.910	NA	NA	-0.028	-0.052	-0.028	NA	NA	NA	NA	NA	-0.076	0.35	32.6	-49.5	1.35

Table A.8: Subsets of models (△AICc < 2) for matched landscapes analyses. The response variable not present in this table (i.e. total abundance of birds) had a best model equal to the null model.

Formula: Shannon diversity of birds~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland + Landscape heterogeneity) * Managt intensity													
Intercept	Managt intensity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Landscape heterogeneity	Managt intensity:Grassland	Managt intensity:Woodland	Managt intensity:Crop diversity	Managt intensity: Landscape heterogeneity	R^2	LogLik	AICc	△AICc
0.89	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	-0.03	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.46	28.9	-49.6	0.00
Formula: Shannon diversity of insectivorous birds~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland + Landscape heterogeneity) * Managt intensity													
Intercept	Managt intensity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Landscape heterogeneity	Managt intensity:Grassland	Managt intensity:Woodland	Managt intensity:Crop diversity	Managt intensity: Landscape heterogeneity	R^2	LogLik	AICc	△AICc
0.63	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	-0.054	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.32	17.4	-26.6	0.0
Formula: Average predation rate ~ (Woodland + Crop diversity + Permanent grassland + Landscape heterogeneity) * Managt intensity													
Intercept	Managt intensity	Grassland	Woodland	Crop diversity	Landscape heterogeneity	Managt intensity:Grassland	Managt intensity:Woodland	Managt intensity:Crop diversity	Managt intensity: Landscape heterogeneity	R^2	LogLik	AICc	△AICc
0.47	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.12	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.34	6.01	-3.85	0.00
0.47	*NA*	*NA*	0.06	*NA*	0.11	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	0.42	6.98	-1.95	1.89

B

ANNEXES AU CHAPITRE 2

b.1 Supplementary material

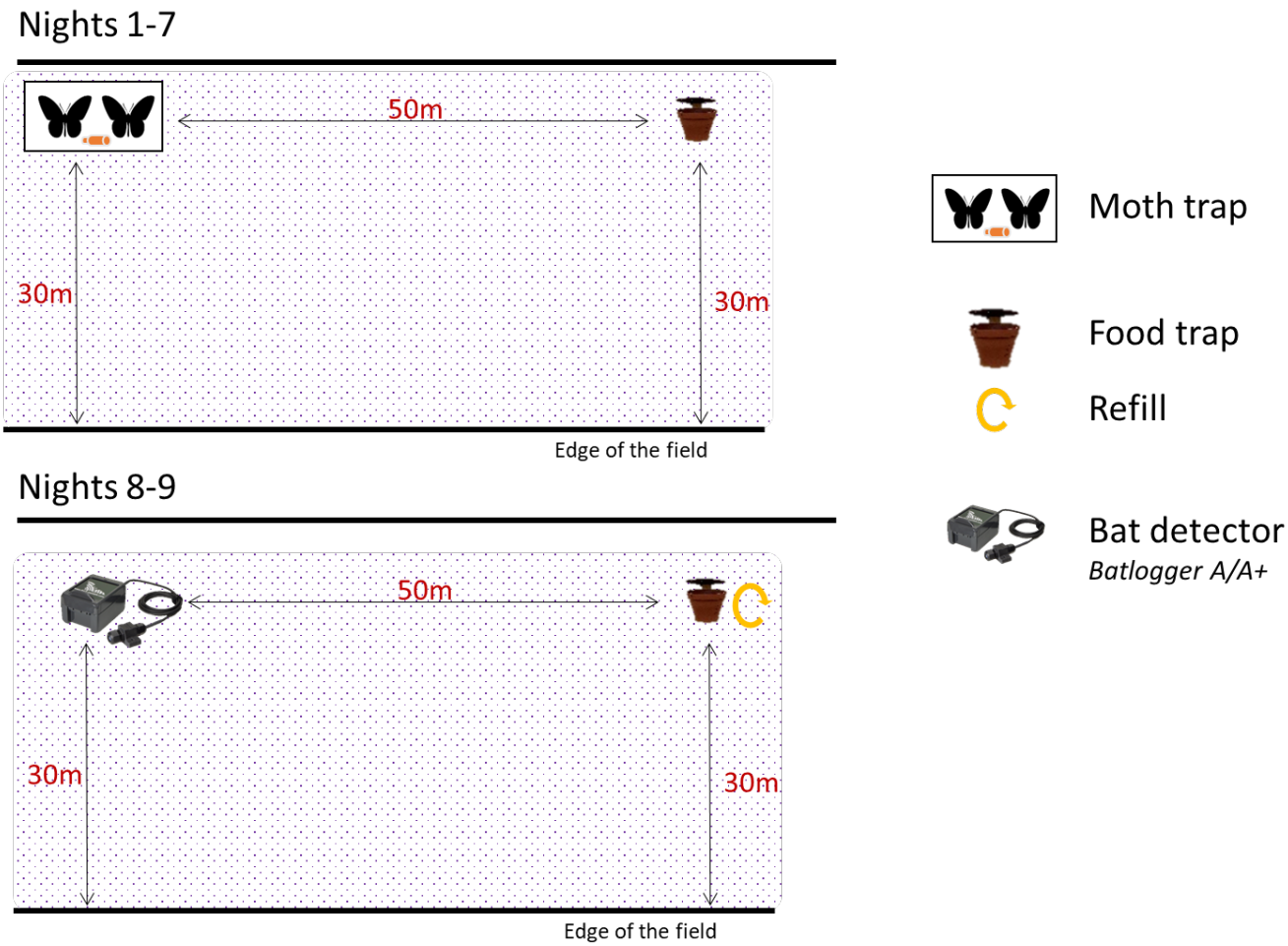


Figure B.1: Experimental set-up placed in vineyards, maize fields and pine plantations in April, May and July respectively.

Table B.1: List of the main landscape metrics calculated and surveyed, classified according to their name, their unit of measure, and their range of variation among the thirty seven landscapes.

Variable	Meaning	Unit	Mean[min-max]
% Maize fields	Proportion of maize fields within the landscape	%	19,1 [0 – 75,7]
% Vineyards	Proportion of the vineyards within the landscape	%	18,9 [0 – 77,5]
% Pine plantations	Proportion of pine plantations within the landscape	%	25,9 [0 –100]
SHDI crop	Shannon diversity index of crops	-	0,46 [0 -1,07]
% SNH	Proportion of semi-natural habitats	%	11,4 [0 – 36,1]
% Artificial	Proportion of areas described as artificial i.e. classified as buildings, roads, industrial or commercial areas	%	7,2 [0 -23,6]
Length of hedgerows	Total length of hedgerows within the landscape	m	785,5 [0 – 2737,4]
Distance to the forest edge	Distance to the nearest forest edge from the sampling point	m	116,5 [0 - 533]
Distance to the hedgerow	Distance to the nearest hedgerow from the sampling point	m	282,3 [35 – 2150,4]
Distance to the water body	Distance to the nearest water body from the sampling point	m	588,8 [62,9 – 1436,9]
Distance to the Garonne	Distance between the sampling point and the Garonne	m	5341,4 [342,2 – 14 712,5]
Distance to the riparian zone	Distance to the nearest riparian zone from the sampling point	m	653 [56,7 – 3829,1]
Distance to the building	Distance to the nearest building from the sampling point	m	165,2 [23,2 - 823]

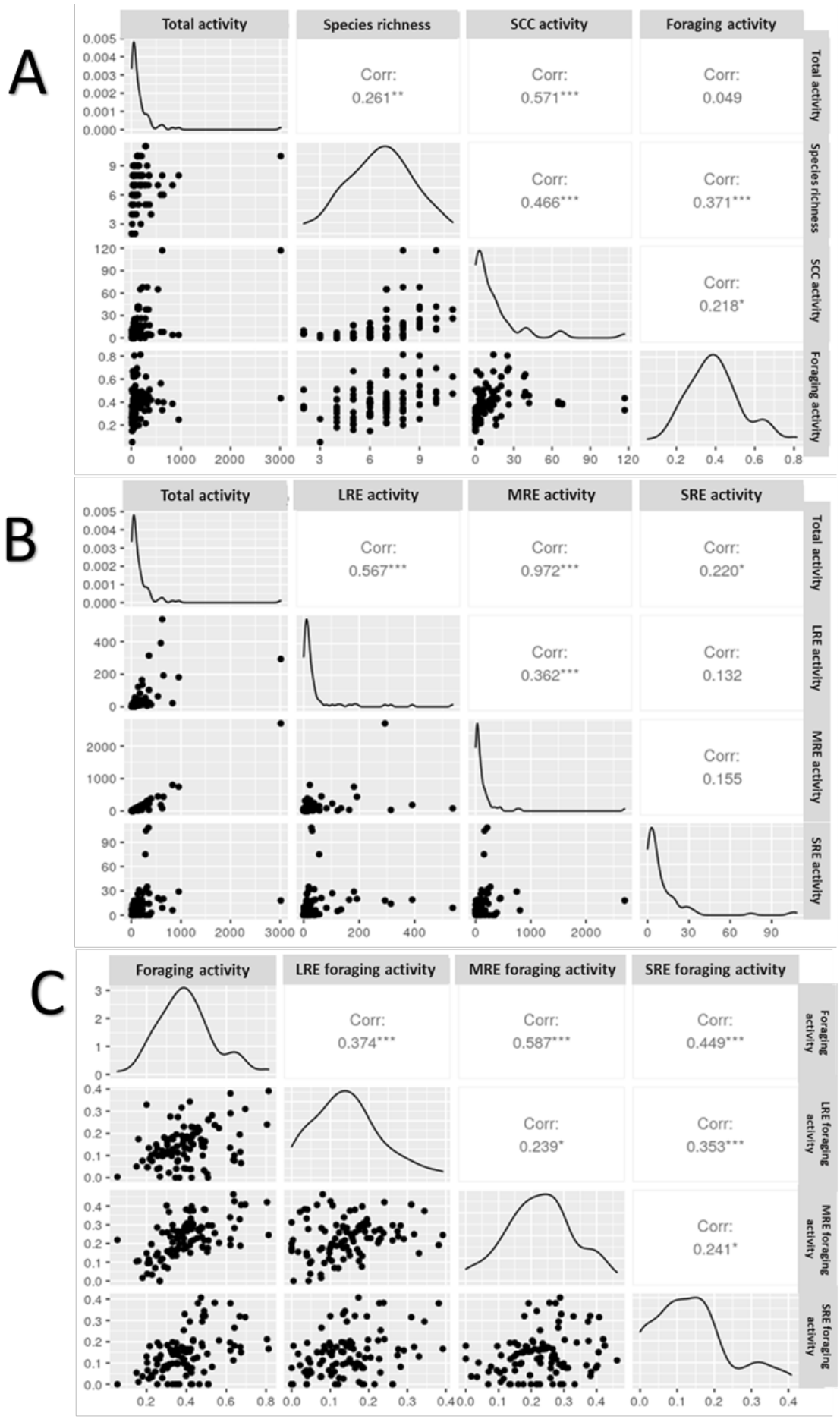


Figure B.2: Spearman's correlations between response variables (A) for total bat community sampled and (B) total activity with guild activities and (C) total foraging with guild foraging activities.

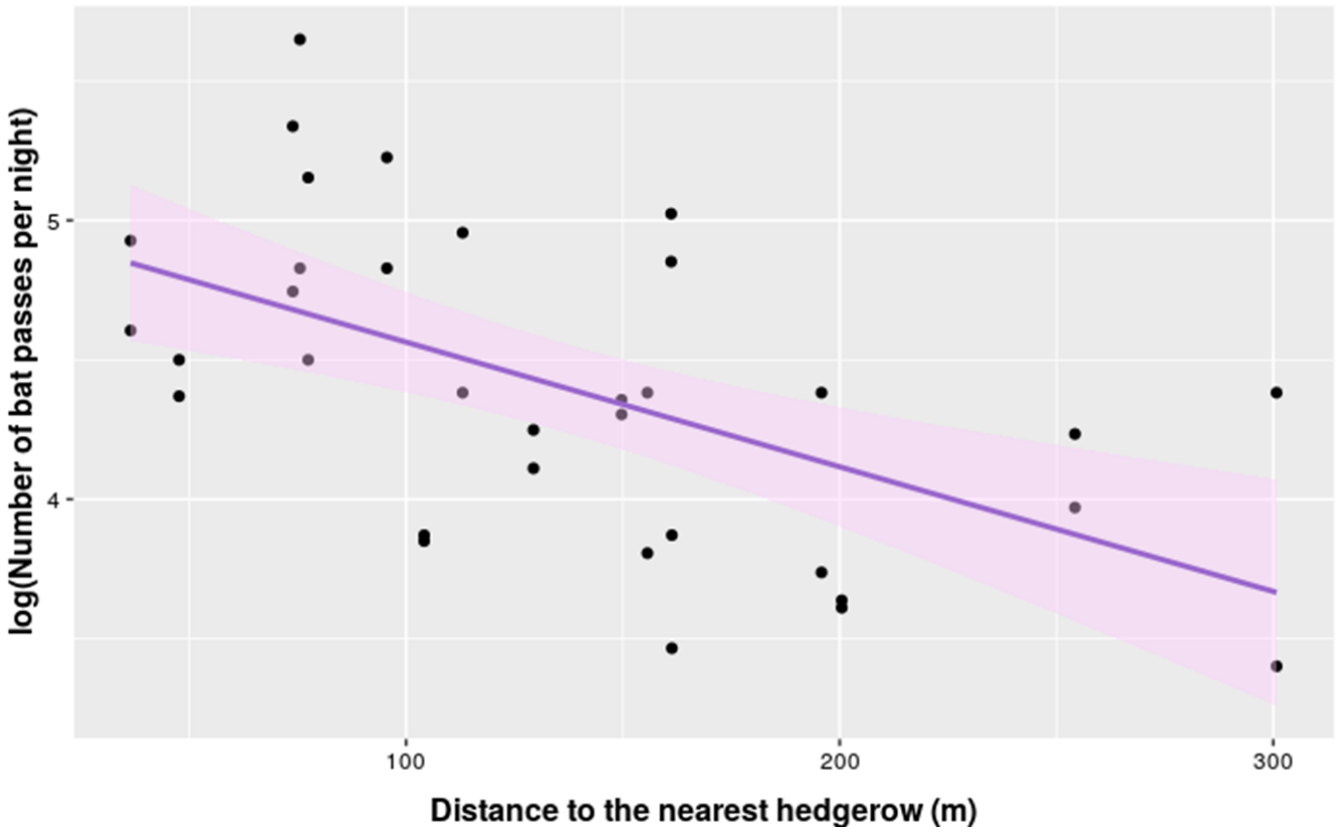


Figure B.3: Relationship between the logarithm of bat activity and the distance to the nearest hedgerow in vineyards in April.

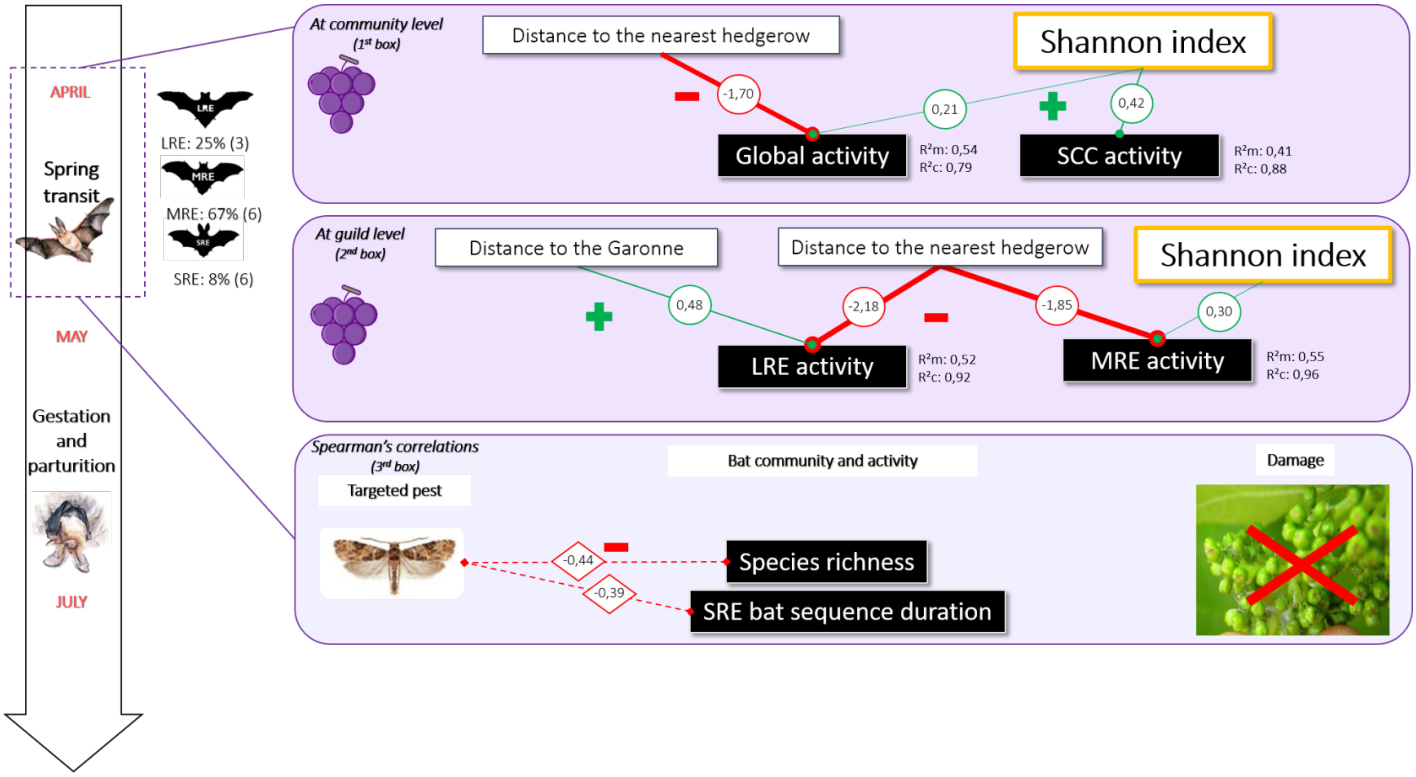


Figure B.4: Significant effects of landscape metrics (white rectangles) on bat response variables (black rectangles) at the community level (1st box) and at guild level (2nd box) in vineyards in April. Correlations between bat community variables or guilds and relative abundance of *L. botrana* was performed using Spearman's correlations (3rd box). Green lines represent positive effects of variables, and red lines represent negative effects. All the lines showed a significant effect in the multi-model analysis based on GLMM's. The dashed red lines represent negative correlations between variables and the associated correlation coefficient is in a diamond. Proportion of each guild was calculated over the bat community sampled in April and in brackets the number of species.

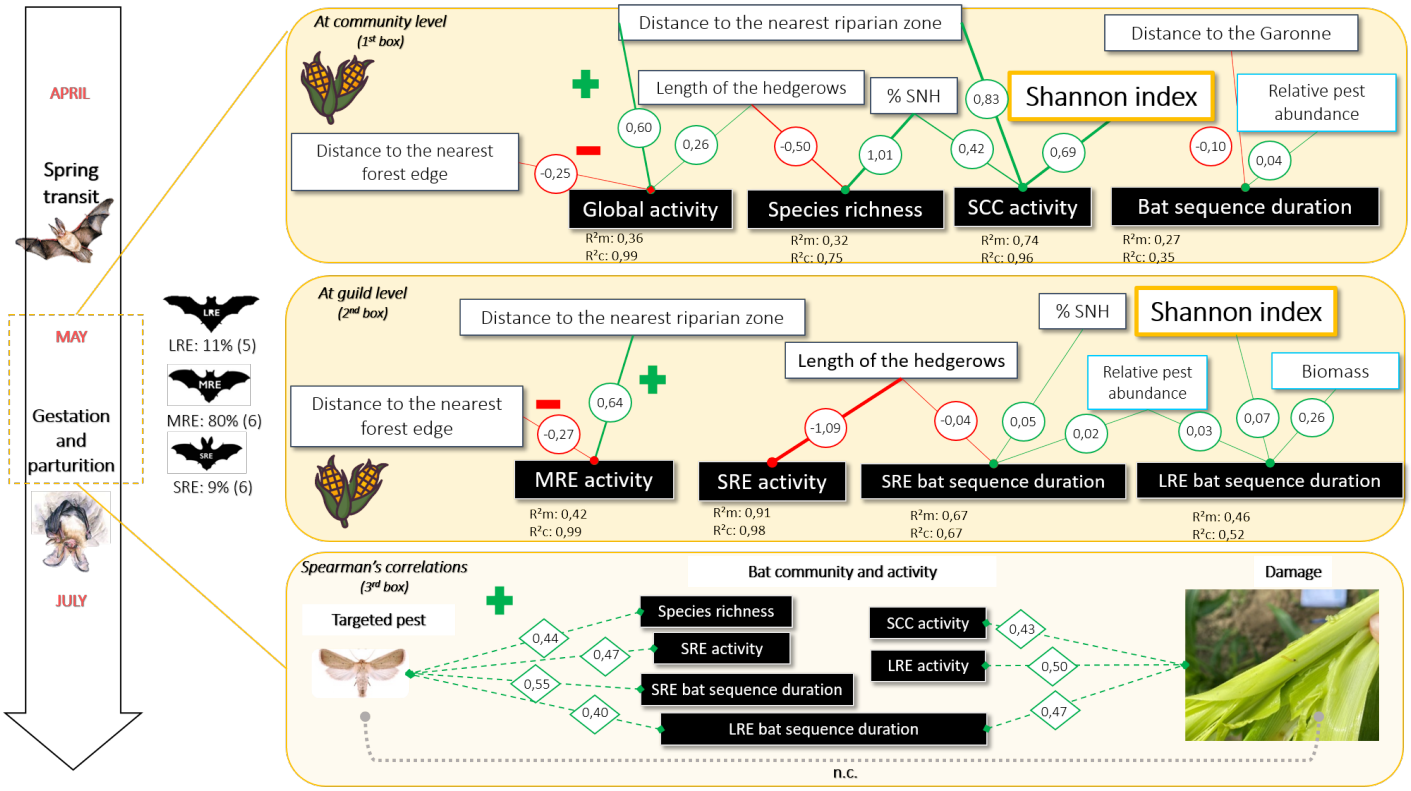


Figure B.5: Significant effects of landscape metrics (white rectangles) on response variables (black rectangles) measured at the community level (1st box) and by guilds (2nd box) in maize fields, in May. Correlations between bat community variables or guilds and relative abundance of *S. nonagrioides* was performed using Spearman's correlations (3rd box). Green lines represent positive effects of variables, and red lines represent negative effects. All the lines showed a significant effect in the multi-model analysis based on GLMM's. The dashed green lines represent positive correlations between variables and the associated correlation coefficient is in a diamond. Proportion of each guild was calculated over the bat community sampled in May and in brackets the number of species.

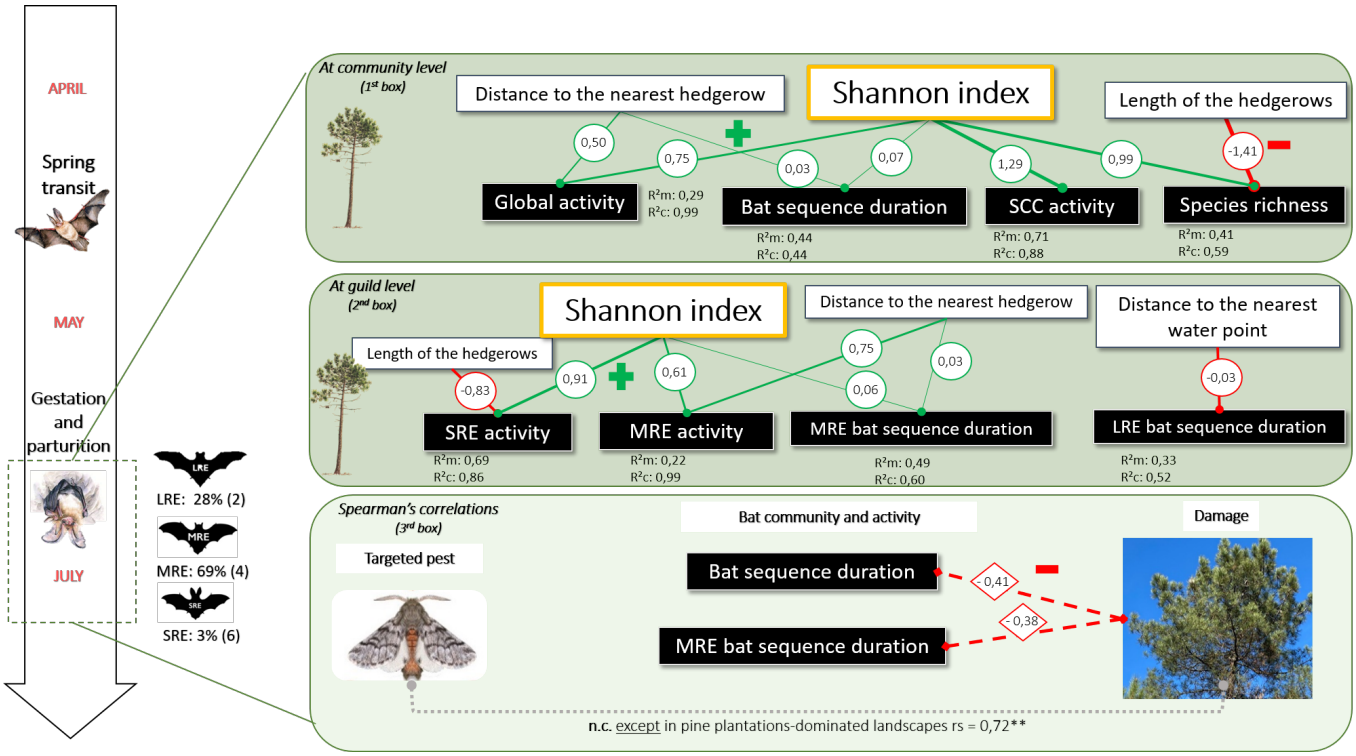


Figure B.6: Significant effects of landscape metrics (white rectangles) on response variables (black rectangles) measured at the community level (1st box) and by guilds (2nd box) in pine plantations, in July. Correlations between bat community variables or guilds and relative abundance of *T. pityocampa* was performed using Spearman's correlations (3rd box). Green lines represent positive effects of variables, and red lines represent negative effects. All the lines showed a significant effect in the multi-model analysis based on GLMM's. The dashed red lines represent negative correlations between variables and the associated correlation coefficient is in a diamond. Proportion of each guild was calculated over the bat community sampled in July and in brackets the number of species.

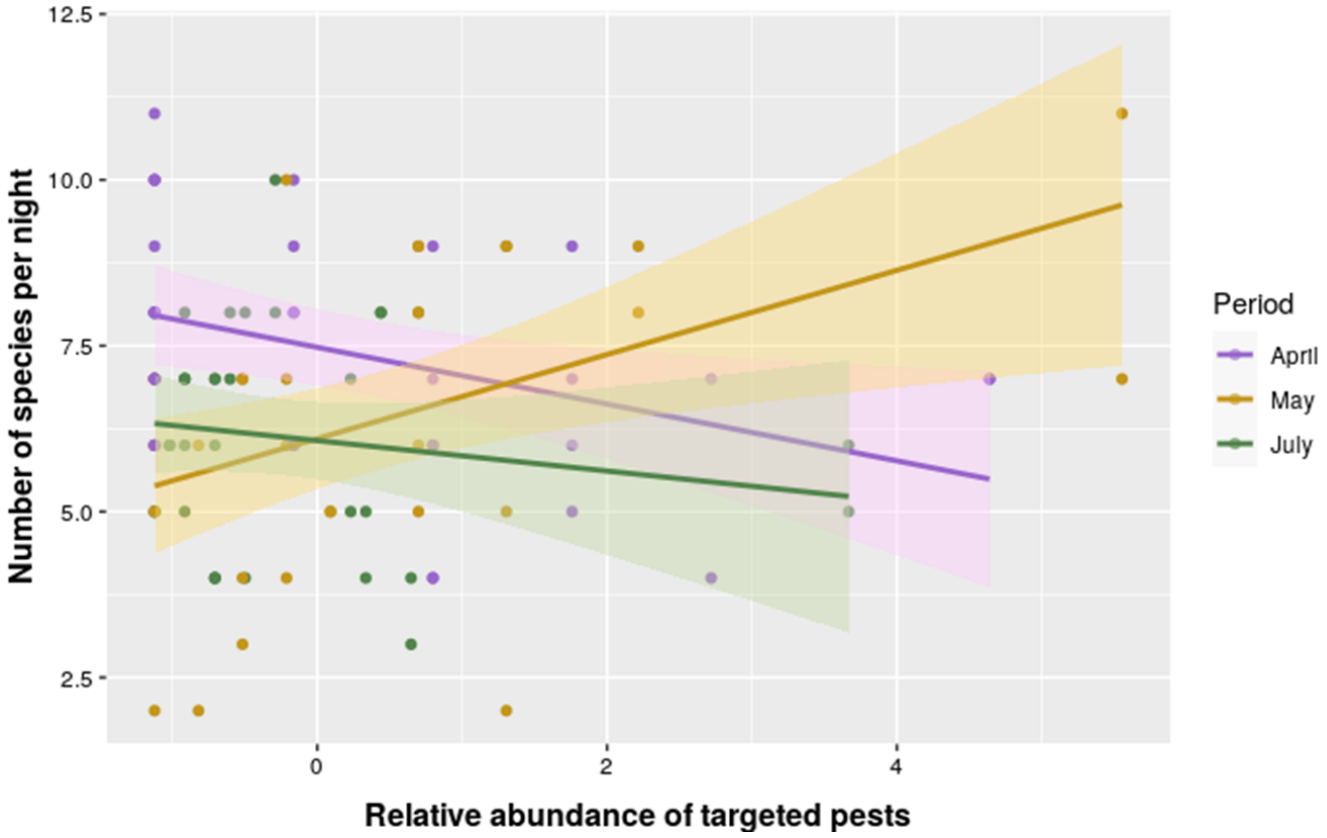


Figure B.7: Relationships between bat species richness and the relative pest abundance of *L. botrana*, in April; *S. nonagrioides*, in May and *T. pityocampa*, in July.

b.2 Comparison between maximum error rate tolerance of bat identification

In order to ensure result robustness, we tested all response variables using the maximum error rate tolerance (MERT) of 0.5 and 0.1. MERT 0.1 permitted to limit false positives but discarded more true positives.

First, results remained the same for bat richness and total activity, i.e. diversified landscapes significantly and positively influenced bat activity and number of species identified. Diversified landscapes affected significantly and positively MRE activity whether the maximum error rate tolerance chosen was 0.5 or 0.1.

Differences were observed for SCC activity and foraging activity.

The relation between SCC activity and landscape type was no longer significant with a maximum error rate tolerance of 0.1 for bat identification. According to (Dubos et al., 2021), SCC are generally rarer, so it is more likely that there will be high variation between sampling nights with null activity on some nights. In addition, some species are more prone to detection errors, which may be limited by the use of the maximum error rate tolerance of 0.1 (Barré et al., 2019). In sum, the sampling effort should have been increased in order to stabilize this measure, recommendations are between 8 to more than 45 survey nights depending on habitat and season (Dubos et al., 2021; Skalak, Sherwin, and Brigham, 2012).

As foraging activity is measured through the bat pass duration, this type of measurement is indeed more sensitive to the identification accuracy of the various species and therefore to the duration of bat passes transmitted. This may suggest that considering the more restrictive error rate tolerance favours identification accuracy and also bat pass duration but at the expense of statistical power (Dubos et al., 2021), more survey nights could then stabilise these results.

Table B.2: Consistency of relations between bat response variables and landscape type depending on the maximum error rate tolerance (MERT 0.5 or 0.1). MERT: Maximum Error Rate Tolerance

	MERT 0.5		MERT 0.1	
Response variable	**Estimate**	**P-value**	**Estimate**	**P-value**
Species richness	1.006	0.009**	0,803	0,026*
Global activity	0.596	0.023*	0,617	0,016*
LRE activity	0,407	0,113	0,470	0,101
MRE activity	0,577	0,037*	0,590	0,044*
SRE activity	0,583	0.097	0,348	0,364
SCC activity	1.226	0.006**	1,072	0,099
Foraging activity	0,038	0,135	0,064	0,008**
LRE BSD	0.032	0,093	0,027	0,031*
MRE BSD	0.027	0.089	0,053	0,003**
SRE BSD	0.048	0.045*	0,018	0,38

* $p < 0.05$

** $p < 0.01$

*** $p < 0.001$

Table B.3: Consistency of relations between bat response variables and landscape variables depending on the maximum error rate tolerance (MERT 0.5 or 0.1). Estimates were obtained after multi-model analysis.
MERT: Maximum Error Rate Tolerance

			MERT 0.5		MERT 0.1	
	Response variable	**Significant independent variables**	**Estimate**	**P-value**	**Estimate**	**P-value**
Vineyards	Global activity	Distance to the nearest hedgerow	-1.70	0.0001*	-1.78	0.0000008***
		3-crops Shannon diversity index	0.21	0.014*	0.057	0.46 n.s.
	LRE activity	Distance to the Garonne	0.48	0.010*	0.50	0.012*
		Distance to the nearest hedgerow	-2.2	0.0006***	-2.4	0.0007***
	MRE activity	Distance to the nearest hedgerow	-1.847	0.0009***	-1.8	0.002**
		3-crops Shannon diversity index	0.30	0.001**	0.301	0.003**
	SCC activity	3-crops Shannon diversity index	0.42	0.013*	0.45	0.34 n.s.
Maize fields	Species richness	Total length of the hedgerows	-0.50	0.004**	-0.79	0.000001***
		Proportion of SNH	1.00	0.000001***	0.42	0.007**
	Global activity	Distance to the nearest forest edge	-0.25	0.002**	-0.16	0.25 n.s.
		Distance to the nearest riparian zone	0.60	0.000002***	0.53	0.005**
		Total length of the hedgerows	0.26	0.004***	0.35	0.004**
	MRE activity	Distance to the nearest forest edge	-0.27	0.011*	-0.084	0.54 n.s.
		Distance to the nearest riparian zone	0.64	0.004**	0.32	0.30 n.s.
	SRE activity	Total length of the hedgerows	-1.1	0.007**	-1.07	0.011*
		Distance to the nearest forest edge	-	-	-0.83	0.007**
	SCC activity	Distance to the nearest riparian zone	0.83	0.00018***	-	-
		Proportion of SNH	0.42	0.0019**	-	-
		3-crops Shannon diversity index	0.69	0.000005***	1.06	0.018*
		Distance to the nearest water point	-	-	-1.6	0.0038**
		Relative pest abundance	-	-	0.81	0.0022**
	Foraging activity	Distance to the Garonne	-0.10	0.0018**	-	-
		Relative pest abundance	0.039	0.024*	-	-
	LRE BSD	Total dry biomass	0.26	0.002**	-	-
		Relative pest abundance	0.034	0.0004***	-	-
		3-crops Shannon diversity index	0.065	0.002**	-	-
	SRE BSD	Total length of the hedgerows	-0.043	0.00008***	-	-
		Proportion of SNH	0.047	0.000004***	-	-
		Relative pest abundance	0.021	0.002**	-	-
Pine plantations	Species richness	Total length of the hedgerows	-1.4	0.002**	-0.82	0.011*
		3-crops Shannon diversity index	0.99	0.001***	0.85	0.0007***
	Global activity	Distance to the nearest hedgerow	0.50	0.001***	0.57	0.002**
		3-crops Shannon diversity index	0.75	0.001***	0.93	0.0002***
	MRE activity	Distance to the nearest hedgerow	0.61	0.0033**	0.68	0.0067**
		3-crops Shannon diversity index	0.75	0.021*	0.89	0.016*
	SRE activity	Total length of the hedgerows	-0.84	0.00099***	-0.74	0.006**
		3-crops Shannon diversity index	0.91	0.000003***	0.97	0.0000035***
		Distance to the nearest water point	-		0.55	0.009**
	SCC activity	3-crops Shannon diversity index	1.3	0.000021***	-	-
	Foraging activity	Distance to the nearest hedgerow	0.031	0.0038**	-	-
		3-crops Shannon diversity index	0.070	0.0000469***	-	-
	LRE BSD	Distance to the nearest water point	-0.027	0.0041**	-	-
	MRE BSD	Distance to the nearest hedgerow	0.026	0.017*	0.019	0.0087**
		3-crops Shannon diversity index	0.063	0.000035***	0.054	0.0000001***

* $p < 0.05$
** $p < 0.01$
*** $p < 0.001$

Table B.4: Spearman's correlations between bat community or activity variables and relative pest abundance depending on the targeted crop and the maximum error rate tolerance (MERT 0.5 or 0.1) of bat identification.

			MERT 0.5		MERT 0.1	
	Response variable	**Relative pest abundance**	**Rho**	**P-value**	**Rho**	**P-value**
Vineyards	Species richness	Number of *L. botrana*	-0.44	0.009**	-0.41	0.015*
	SRE BSD		-0.39	0.023*	-0.34	0.047*
Maize fields	Species richness	Number of *S. nonagrioides*	0.44	0.011*	0.38	0.033*
	SRE activity		0.47	0.007**	0.46	0.0086**
	SCC activity		0.32	0.072	0.47	0.0067**
	Foraging activity		0.27	0.14	0.46	0.0077**
	LRE BSD		0.40	0.022*	0.30	0.098
	SRE BSD		0.55	0.001***	0.49	0.0045**
Pine plantations	SRE activity	Number of *T. pityocampa*	-0.30	0.091	-0.37	0.034*
	SCC activity		-0.14	0.081	-0.37	0.036*

* $p < 0.05$

** $p < 0.01$

*** $p < 0.001$

Table B.5: Spearman's correlations between bat community or activity variables and index of damage observed on maize plants and pine plantations and the maximum error rate tolerance (MERT 0.5 or 0.1) of bat identification.

			MERT 0.5		MERT 0.1	
	Response variable	**Index of damage**	**Rho**	**P-value**	**Rho**	**P-value**
Maize fields	LRE activity	Index of damage on maize plants	0.50	0.007**	0.51	0.0052**
	SCC activity		0.51	0.006**	0.32	0.096
	LRE BSD		0.47	0.012*	0.42	0.026*
Pine plantations	Foraging activity	Index of damage on pine plantations	-0.41	0.019*	-0.18	0.30
	MRE BSD		-0.39	0.024*	-0.33	0.058

* $p < 0.05$

** $p < 0.01$

*** $p < 0.001$

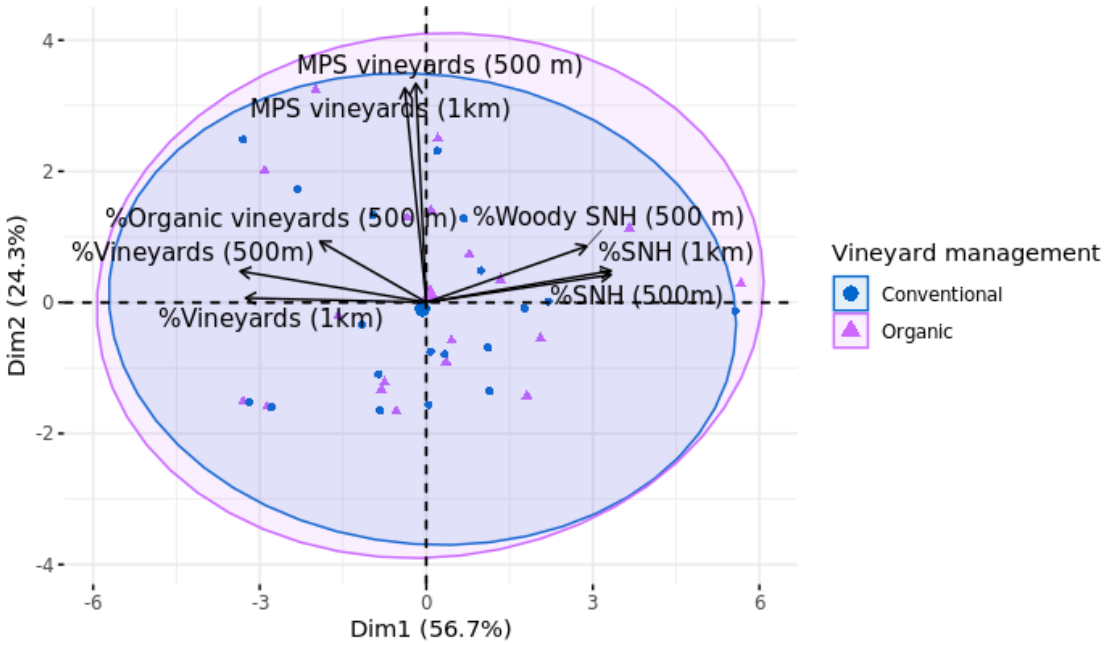


Figure C.1: PCA on landscape metrics and clustered depending on vineyard management.

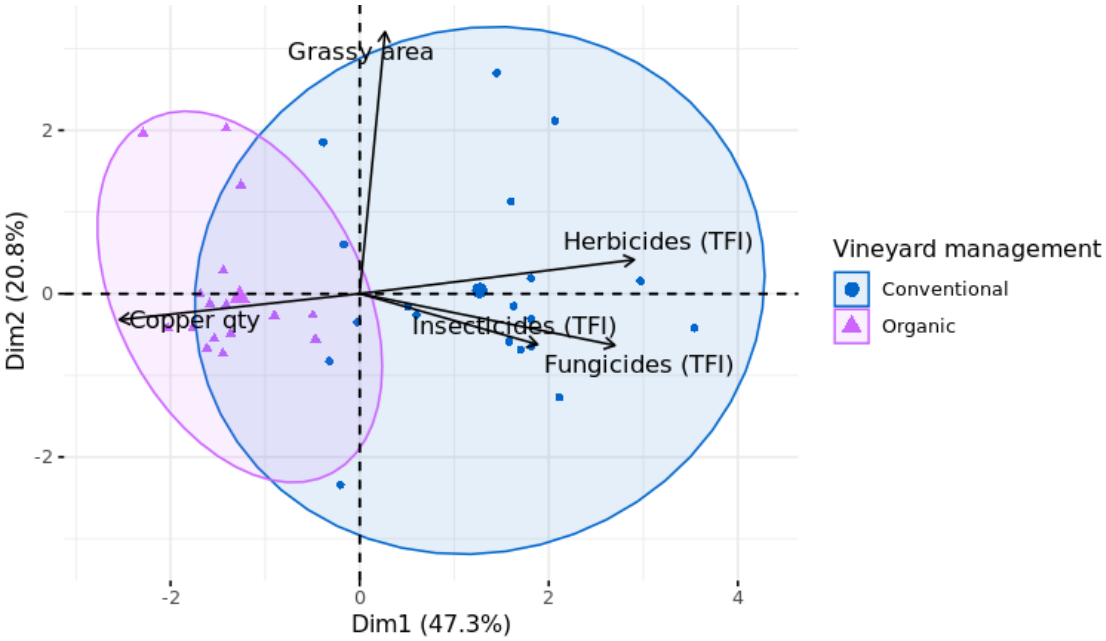


Figure C.2: PCA on farming practices and clustered depending on vineyard management.

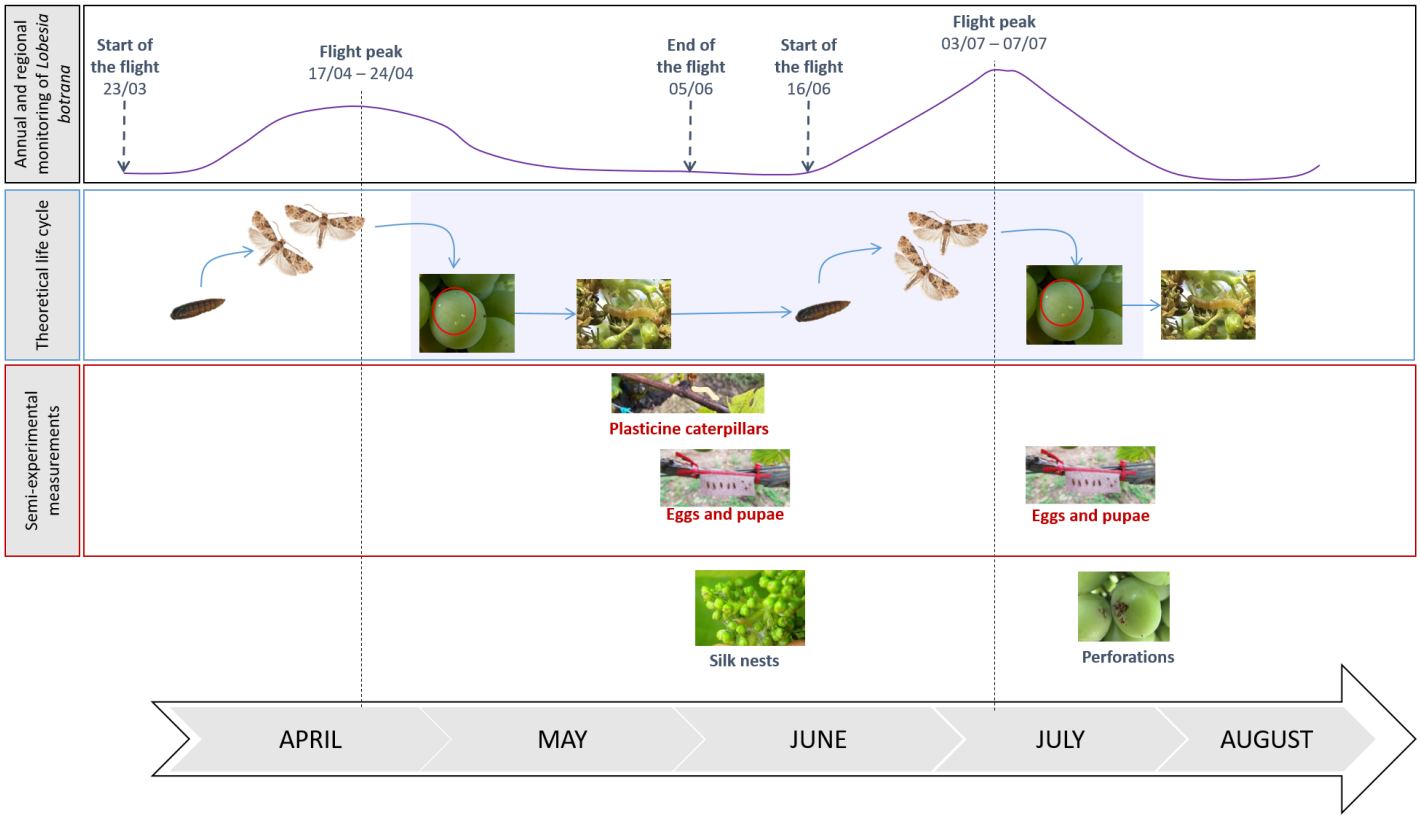


Figure C.3: Predation and damage assessment in light of *L. botrana* life cycle and monitoring of dynamics for 2019.

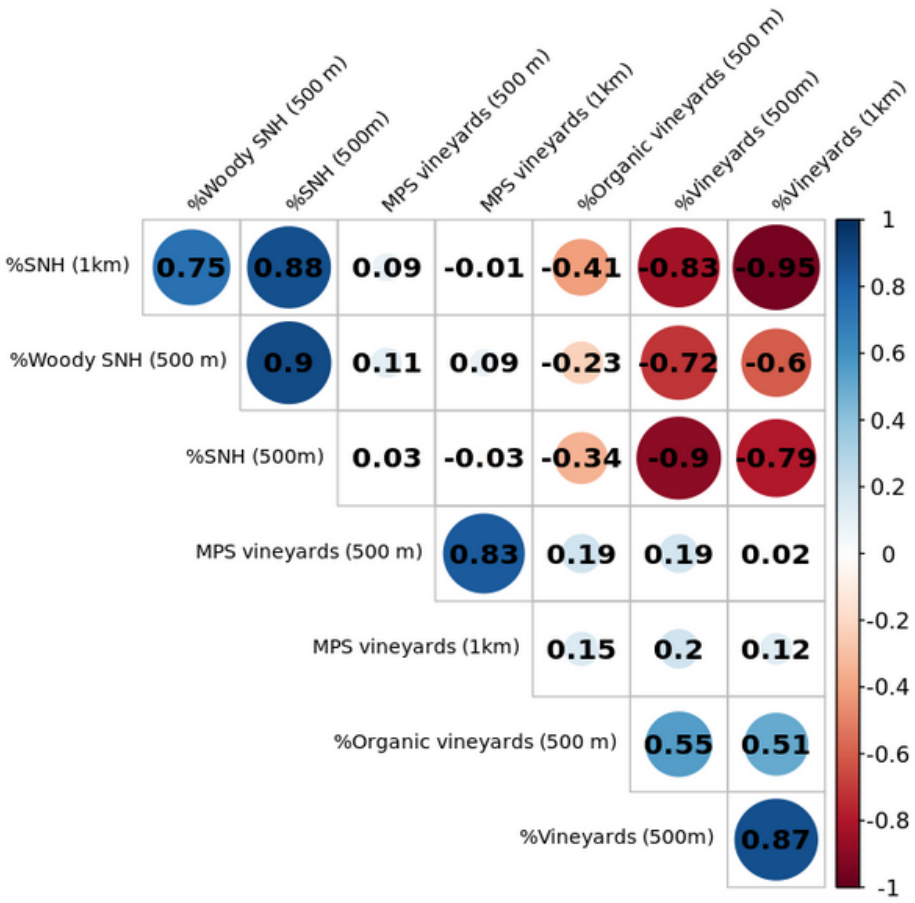


Figure C.4: Pearson's correlations of landscape metrics. The mention of 500 m or 1 km corresponds to the buffer radius.

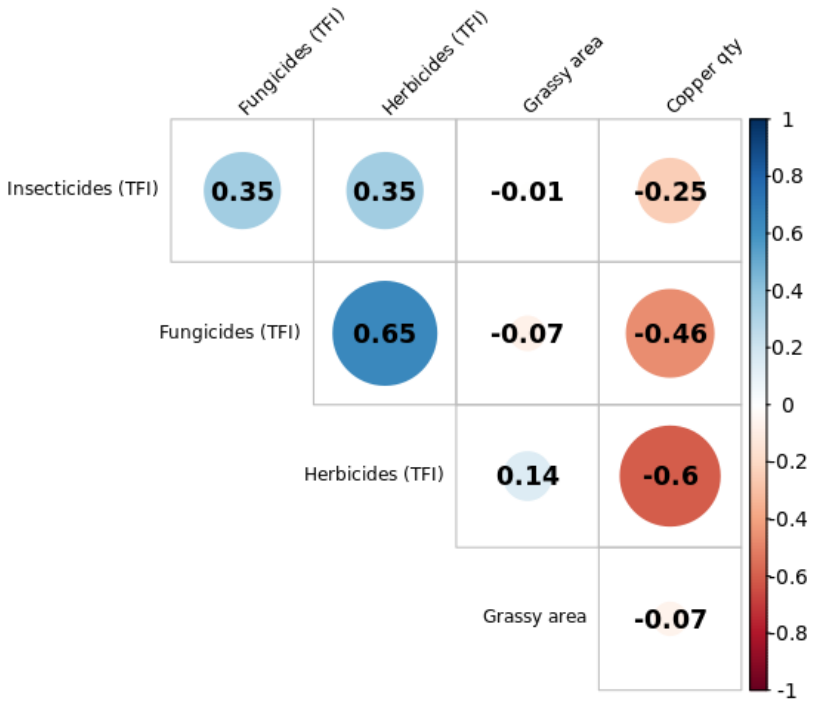


Figure C.5: Pearson's correlations of farming practices.

ABSTRACT

Intensive agriculture and human activities, which have simplified and homogenized agricultural landscapes on a large scale, have profoundly altered biodiversity. This deterioration in biodiversity has repercussions on the biotic interactions between species, and in particular on trophic relationships such as predation and regulation. These relationships are essential to ensure certain ecosystem functions and, to a lesser extent, to provide ecosystem services to agriculture, such as the biological pest control.

In agricultural landscapes, crop pests and their predators have distinct resource requirements throughout their life cycle. While crop pests benefit from almost unlimited homogeneous plant resources, predators are deprived of essential resources such as reroduction sites, refuges and food sources, due to the simplification of agricultural landscapes brought about by industrial agriculture. The provision of complementary resources is crucial to maintaining diverse natural enemy communities, promoting biological control. Moreover, landscape heterogeneity limits pest density by creating concentration and dilution effects for targeted plant resources.

This thesis analyzes the effects of agricultural landscape heterogeneity on the biological control of pests. It explores the spatio-temporal complementarity of the resources provided by the landscape and the potential trade-offs between biological control and biodiversity conservation. It also seeks to unravel the complementarity between bottom-up and top-down processes of landscape heterogeneity, in relation to agricultural practices, for biological control.

This work was based on specific data collection and also benefited from datasets collected prior to the thesis, with all study sites located in south-western France. The results obtained show the contrasting effects of permanent grassland, woodland and crop diversity on biological control in forest and agricultural ecosystems. However, we show that the overall organization of the landscape can manage these contrasting effects on biological control in different ecosystems within the same landscape. Secondly, we show that crop diversity favours bat activity and diversity, thus reinforcing the synergies between biological control and biodiversity conservation. Finally, our results show the complementarity of bottom-up (limiting plant resources for pests) and top-down (predation pressure exerted by predators) processes for the biological control of a Lepidopteran. In addition, we show that landscape context, unlike the intensity of agricultural practices which negatively affects predation rates, is a major factor influencing different types of functional predation.

This thesis thus highlights the importance of ecological complementarities in promoting biological control of pests in agroforestry landscapes. The results obtained highlight the need to take into account the heterogeneity of agricultural landscapes to promote and perpetuate biological control of pests while preserving biodiversity, with a view to sustainable agricultural and forestry production.

Keywords Agroecology, spatio-temporal complementarity of resources, functional complementarity, biological control, plant diversity, agroforestry landscapes, agricultural practices, generalist predators

RÉSUMÉ

L'agriculture intensive et les activités humaines, qui ont simplifié et homogénéisé à large échelle les paysages agricoles, ont profondément altéré la biodiversité. Cette dégradation de la biodiversité se répercute sur les interactions biotiques que les espèces entretiennent et notamment sur les relations trophiques comme la prédation et la régulation. Or ces relations sont essentielles pour assurer certaines fonctions de l'écosystème et dans une moindre mesure, pour rendre des services écosystémiques à l'agriculture, par exemple via le contrôle biologique des bioagresseurs.

Dans les paysages agricoles, les bioagresseurs des cultures et leurs prédateurs ont des besoins distincts en ressources tout au long de leur cycle de vie. Les bioagresseurs profitent de ressources végétales homogènes quasi illimitées, tandis que les prédateurs, en raison de la simplification des paysages agricoles provoquées par l'agriculture industrielle, se retrouvent privés de ressources essentielles telles que les sites de reproduction, d'hivernation, ou encore de sources de nourriture. La fourniture de ressources complémentaires s'avère cruciale pour maintenir des communautés d'ennemis naturels diversifiées, favorisant le contrôle biologique. En outre, l'hétérogénéité paysagère limite la densité des bioagresseurs en créant des effets de concentration et de dilution des ressources végétales ciblées.

Cette thèse porte sur l'analyse des effets de l'hétérogénéité des paysages agricoles sur le contrôle biologique des bioagresseurs. Elle explore la complémentarité spatio-temporelle des ressources fournies par le paysage et les potentiels compromis entre contrôle biologique et conservation de la biodiversité. Elle s'attache également à démêler la complémentarité entre les processus ascendants et descendants de l'hétérogénéité du paysage, en lien avec les pratiques agricoles, pour le contrôle biologique.

Ce travail s'est appuyé sur une collecte de données spécifique et a aussi bénéficié de jeux de données collectés antérieurement à la thèse, l'ensemble des sites d'étude étant localisés dans le Sud-Ouest de la France. Les résultats obtenus montrent l'existence d'effets contrastés des prairies permanentes, des bois et de la diversité des cultures sur le contrôle biologique dans les écosystèmes forestiers et agricoles. Cependant, nous montrons que l'organisation globale du paysage peut gérer ces effets contrastés sur le contrôle biologique, dans différents écosystèmes d'un même paysage. Dans un second temps, nous mettons en évidence que la diversité des cultures, favorise l'activité et la diversité des Chiroptères, renforçant ainsi les synergies entre contrôle biologique et conservation de la biodiversité. Enfin, nos résultats montrent la complémentarité des processus ascendants (limitation de la ressource végétale pour les bioagresseurs) et descendants (pression de prédation exercée par les prédateurs) pour le contrôle biologique d'un Lépidoptère. Enfin, le contexte paysager, à l'inverse de l'intensité des pratiques agricoles qui affecte négativement les taux de prédation, est un facteur majeur qui influence différents types de prédation fonctionnels.

Cette thèse met ainsi en lumière l'importance des complémentarités écologiques pour promouvoir le contrôle biologique des bioagresseurs dans les paysages agriforestiers. L'ensemble des résultats obtenus souligne la nécessité de prendre en compte l'hétérogénéité des paysages agricoles pour favoriser et pérenniser le contrôle biologique des bioagresseurs tout en préservant la biodiversité, en vue d'une production agricole et forestière soutenable.

Mots-clés Agroécologie, complémentarité spatio-temporelle des ressources, complémentarité fonctionnelle, contrôle biologique, diversité végétale, paysages agriforestiers, pratiques agricoles, prédateurs généralistes