

Université  
de Toulouse

# 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 NIRINA RATSIMBA

le jeudi 3 décembre 2020

**Titre :**

Relations entre paysage, pratique agricoles et contrôle biologique par conservation: exploration par la revue de littérature et la modélisation spatialement explicite.

---

**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

M. OLIVIER THEROND

M. CLAUDE MONTEIL

**Rapporteurs :**

M. DAVID BOHAN, INRA DIJON

Mme JANE LECOMTE, UNIVERSITE PARIS-SACLAY

M. PHILIPPE TIXIER, CIRAD CATIE

**Membre(s) du jury :**

Mme EMMANUELLE PORCHER, MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE, Président

M. ANTOINE GARDARIN, AGROPARISTECH, Membre

M. CLAUDE MONTEIL, TOULOUSE INP, Membre

Mme AUDE VIALATTE, TOULOUSE INP, Membre

M. OLIVIER THEROND, INRA TOULOUSE, Membre





INRAE





富士の山

そろそろ登れ

蝸牛



## REMERCIEMENTS

---

Rares sont les étapes de la vie où l'on a la possibilité d'exprimer publiquement à ses proches dans le travail comme dans la vie privée, la gratitude qu'on ressent à leur égard pour le soutien et l'aide qu'ils nous ont apporté. Comme il est peu probable que je reçoive un jour un Oscar, je vais donc saisir pleinement l'opportunité qui m'est offerte ici, en oubliant, je l'espère, le moins de personnes possible.

Ce travail de thèse a été réalisé grâce à de nombreux soutiens financiers et scientifiques, pour lesquels je tiens à remercier :

Les organismes ayant financé ce projet : la région Occitanie, le méta-programme EcoServ d'INRAE, les laboratoires Dynafor et LAE.

L'école doctorale SEVAB et l'INP-Toulouse.

Les membres du jury pour leurs commentaires sur mon manuscrit, leur participation à ma soutenance et la discussion très intéressante qui a suivi : Emmanuelle Porcher, Jane Lecomte, Dave Bohan, Philippe Tixier et Antoine Gardarin.

Les membres de mon comité de pilotage, pour leurs commentaires pertinents et bienveillants : Corentin Barbu, Adrien Rusch, Marie Gosme, Fabrice Vinatier et Nicolas Salliou.

La réalisation d'une thèse est une période pleine de défis aussi bien professionnels que personnels, pendant lesquels de nombreuses personnes m'ont entourée, aidée, et parfois supportée (dans tous les sens du terme), c'est pourquoi j'adresse des remerciements émus :

A mes trois encadrants, Aude, Claude et Olivier pour m'avoir fait confiance dans la réalisation de cet ambitieux projet. A Olivier, pour ses commentaires d'une justesse et d'une précision invariablement remarquable. A Aude, pour la pertinence de sa contribution scientifique, mais aussi pour l'humanité, la finesse et les efforts qu'elle a déployés pour m'aider à avancer dans mon travail et dans ma tête. C'est en démontrant semaine après semaine leur attachement et leur aptitude à la discussion scientifique et ce qu'elle peut avoir de passionnant qu'ils m'ont permis de sortir peu à peu de ma coquille d'étudiante solitaire. Merci à eux d'avoir cru en ma capacité de mener une thèse jusqu'au bout, même lors des fortes périodes de doute que j'ai traversé. On m'a souvent dit à mon arrivée que j'allais être très bien encadrée et à l'issue de ces quatre années pourtant mouvementées je ne peux que le confirmer.

A Hazel Parry et son équipe du CSIRO, pour leur accueil lors de notre séjour à Brisbane. Merci à Hazel pour son apport scientifique décisif et pour les efforts mis en œuvre pour me faire apercevoir un kangourou en liberté.

Au labo Dynafor qui est une grande famille fédérée principalement, il faut bien le reconnaître, autour de la nourriture. Je vais donc regretter le mois de la galette, la saison des barbecues, les pauses glaces en pleine canicule, et surtout les cris tonitruants de mes chers camarades à 11h30 pétantes, quand c'est le jour des frites. Là où je vais j'espère trouver des gens aussi enthousiastes et mobilisés à l'idée d'organiser une raclette dans la salle de réunion. Merci donc à tout le laboratoire pour ces belles années, pendant lesquelles je n'ai reçu que des attentions positives et du soutien. Je remercie pour cela Marc, instigateur de cette atmosphère paisible, seul DU à ma connaissance qui souhaite à ces collègues de rentrer de vacances fatigués, car les vacances, c'est la vraie vie. Merci également à tous les nouveaux membres de la direction qui ont continué ce travail. Merci notamment à Clélia pour l'oreille attentive qu'elle a prêté à mes plaintes de doctorante à la bourre, et pour sa facilité à partager son propre vécu.

A Valérie Calvo, pour la prévenance et la sensibilité avec laquelle elle a traité l'aspect administratif de mon prolongement. Merci également à tous les autres membres de l'équipe de gestion de Dynafor, toujours prévoyants et attentionnés envers les doctorants.

A Sylvie Ladet, la base de données répertoriant tout être ayant arpenté les couloirs de Dynafor, et qui pense toujours au détail, à l'attention qui aide dans les moments difficiles.

A Jérôme Willm pour sa gentillesse imparable et nos discussions réconfortantes lors de ce dernier été si étrange.

A Willfried Heintz pour son aide et son enthousiasme communicatif pour la geekerie.

Au laboratoire LAE pour son accueil chaleureux, et en particulier aux non-permanents : Manon pour nos discussions toujours enrichissantes, pour sa franchise et son amitié. Eric, Renaud et Bruno, pour m'avoir initié aux us et coutumes régionaux et pour m'avoir, par hasard, un soir, entraîné à l'escalade. Emma ma camarade de mastication lente, Rui, Marine, Laurène et toutes les sympathiques personnalités que j'ai pu croiser en terres alsaciennes.

A mes co-bureaux successifs : Corinne pour sa personnalité pétillante et son sens de la dérision qui m'ont portée pendant les premiers mois. Clémence pour son recul sur « la Thèse » qui m'a beaucoup aidé à relativiser. Alexis qui m'a payé mes recommandations de sites internet obscurs en recommandations musicales toujours dans le mille. Et Justine, doctorante / défenseuse des abeilles sauvages / musicienne / arboricultrice / jepourraiscontinuerlongtemps... pour cette géniale et trop courte année de cohabitation dans notre grand bureau avec vue sur le compost. Merci d'avoir supporté (voire encouragé) mes expérimentations sur les fourmis, et d'avoir contribué à la relocalisation éthique des souris. Merci d'avoir rempli le bureau d'énergie positive et de bordel en provenance de l'AUC Coop. Et surtout merci pour toute son aide dans la dernière ligne droite. N'oublies pas d'arroser les plantes.

Aux post-doctorant.e.s et doctorant.e.s passés avant moi, sorte d'aîné.e.s toujours de bon conseil (que j'aurais dû suivre bien plus assidûment) : Julien pour son humour acéré (et quel formidable partenaire de danse trad, n'hésitez pas à le solliciter), Nicolas S. pour ses commentaires scientifiques d'autant plus avisés qu'il s'était lui-même frotté au bazar de la littérature sur le CBC, Jérémy pour ses blagues... bon ok, pas si pourries que ça, Martin pour son fameux document, sorte de tables de la loi dictées depuis le mystérieux monde de l'après-thèse, Théo qui lira ces lignes si un jour il se déconnecte de skype, Marc, James, Mailys et Fanny.

A Yousra et Floriane notamment pour leur agréable présence l'été, quand le labo se vidait.

Aux stagiaires pour le vent de fraîcheur qu'ils ont apporté avec eux : Gabriel, Ludivine, Axelle, Oriane, Louis, Marine, Neïla, Nina...

A mes camarades de machine à café favoris : Michel pour nos conversations quelque peu absurdes, Florent et Jérôme R. qui ne font pas si bien semblant d'être méchants, Diane et ses anecdotes croustillantes, Jean-Phi et sa danse annonciatrice du brossage de dent, François un leader d'exception lorsqu'il s'agit de se remplir la panse, Luc et son seizième café de la journée et tous celles et ceux avec qui j'ai pu m'entasser dans la minuscule cuisine.

Aux doctorants/voisins AGIRiens (AGIRois?) : Eleonore, Cathy, Gwen, Noémie, Julien, Hugo...

A mes amis toulousains, notamment Neïla pour son cocktail détonnant d'humour du désespoir et d'enthousiasme sauvage pour la science qui arrive toujours à me surprendre après tant d'heures passées ensemble. A Nina pour son amitié chaleureuse et son coaching sans pitié. A Félix pour sa présence qu'on dit à la fois louche et solaire. A Hugo et ses 14 personnalités toutes contradictoires.

A Lisa mon presque double, qui en se racontant parle aussi si souvent de moi, pour son soutien à distance dans les situations les plus désespérées. A Caroline, qui répond présente à tous les coups, toujours avec la même bienveillance, même quand elle n'a pas eu de nouvelles depuis un an. Merci également à tous les autres camarades : Antoine, Elisabeth et Emilia avec qui nous avons traversé cette épreuve pour le moins déroutante que fût le Master STIC Ecologie, avec beaucoup d'humour, de bon esprit et parfois une pincée d'agacement.

A Dominique, pour ses encouragements depuis mes toutes premières observations scientifiques (portant sur le comportement du chat breton). Merci à elle et Denis pour leur accueil formidable et leur soutien lors de mes nombreux séjours à Strasbourg.

A Vincent, pour nos discussions sans filtre et sans fin.

A toute ma famille (au sens très très élargi du terme) et notamment à mes parents, pour leur patience et leur soutien malgré ma tendance obstinée à ne pas suivre leurs conseils. Je sais qu'au bout du compte ils sont fiers de me voir suivre mon propre chemin.

A Micha : un merveilleux collègue, un excellent chat.

Et enfin à la cantine de l'INRAE, à qui je tiens à présenter toutes mes excuses car c'est moi qui ai emporté toutes les assiettes à dessert.

## PUBLICATIONS

---

Liste des communications et jeux de données associés à ce travail de thèse :

- RATSIMBA, Nirina (2020). *SEcoMod Project - Meta-analysis dataset*. DOI : [10.15454/JCUJDZ](https://doi.org/10.15454/JCUJDZ).
- RATSIMBA, Nirina, Olivier THEROND, Claude MONTEIL et al. (oct. 2017). “Modélisation conceptuelle de l’influence de l’hétérogénéité du paysage et des pratiques agricoles sur les services de pollinisation et de régulation biologique par conservation, et leurs interactions”. In : *Colloque PAYOTTE 2017. Modélisation de paysages agricoles pour la simulation et l’analyse de processus*. Paris, France, 31 p. URL : <https://hal.inrae.fr/hal-02738165>.
- (oct. 2018). “Influence of landscape heterogeneity and agricultural practices on biological control of pests : Detailed literature review from 1993 to 2017.” In : *SFECOLOGIE 2018 - INTERNATIONAL CONFERENCE ON ECOLOGICAL SCIENCES*. Rennes, France. URL : <https://hal.inrae.fr/hal-02885509>.
- RATSIMBA, Nirina, Olivier THEROND, Hazel PARRY et al. (nov. 2019). “Influence du paysage et des pratiques agricoles sur le contrôle biologique par conservation : analyse bibliographique détaillée au moyen de réseaux d’indicateurs”. In : *Rencontres d’Ecologie des Paysages - Bordeaux 2019*. Bordeaux, France. URL : <https://hal.inrae.fr/hal-02885517>.
- (2021). *Inconsistent responses of conservation biological control to land-scape structure : new insights from a network-based review*. [Manuscript submitted to Ecological Applications].
- RATSIMBA, Nirina, Aude VIALATTE et al. (mar. 2017). “Spatially explicit modelling of regulating services for evaluation of their levels and trade-offs ; exploration of concerted management strategies of agricultural territories through different scenarios”. In : *Ecology & Agriculture Summit for Young scientists (EASYS)*. Chizé, France. URL : <https://hal.inrae.fr/hal-02885511>.



## TABLE DES MATIÈRES

---

### I INTRODUCTION GÉNÉRALE

1	CONTEXTE ET ÉTAT DE L'ART	3
1.1	Impact des bio-agresseurs, usage des pesticides et changement climatique : des défis pour l'agriculture de demain	3
1.2	Impact de l'agriculture intensive sur le paysage et la biodiversité	4
1.3	Moyens mis en place pour réguler l'impact de l'intensification de l'agriculture	6
1.4	Le contrôle biologique (ou biocontrôle) : un des processus clés dans la diminution de l'usage des pesticides	7
1.5	Paysages agricoles : des socio-écosystèmes complexes	9
1.6	Défis de la gestion du contrôle biologique par conservation	10
1.7	L'écologie du paysage comme outil d'étude du CBC	11
1.7.1	Balance entre patrons généraux et contexte particulier	11
1.7.2	Effet du paysage sur le contrôle biologique par conservation	13
1.7.3	Difficultés à expérimenter	14
1.8	Gestion du CBC à l'échelle du paysage : apport de la modélisation	14
2	OBJECTIFS ET ORGANISATION DE LA THÈSE	17

	BIBLIOGRAPHIE	18
--	---------------	----

### II REVUE DE LITTÉRATURE

3	INCONSISTENT RESPONSES OF CONSERVATION BIOLOGICAL CONTROL TO LANDSCAPE STRUCTURE: NEW INSIGHTS FROM A NETWORK-BASED REVIEW.	27
3.1	Abstract	27
3.2	Introduction	27
3.3	Materials and methods	29
3.3.1	Analysis plan	29
3.3.2	Study selection	29
3.3.3	Conceptual model	31
3.3.4	Ontology and database	33
3.3.5	Multi-scale measurements	33
3.3.6	Effects of indicator aggregation	34
3.3.7	Relationship network and network indices	34
3.4	Results	35
3.4.1	Studies, indicators, relationships	35
3.4.2	Land cover categories	35
3.4.3	Scales	35
3.4.4	Significance and direction of the relationships	35
3.4.5	Aggregation effect	37
3.4.6	Network analysis	39

3.5	Discussion	40
3.5.1	Information scattering on the CBC issue	40
3.5.2	Effects of information aggregation	43
3.5.3	Two unambiguous patterns observed	43
3.5.4	Structuring information according to trophic chains	44
3.5.5	Knowledge gaps and research agenda	45
3.6	Conclusion	46
3.7	Aknowledgements & Funding	46

BIBLIOGRAPHIE	47
---------------	----

### III MODÉLISATION

4	PROPOSITION D'UN CADRE DE MODÉLISATION	53
4.1	Intérêt de la modélisation comme outil d'élaboration de scénarios de gestion paysagère des ravageurs	53
4.2	Contexte et modèles existants	55
4.2.1	Modèles d'écologie théoriques	56
4.2.2	Modèles d'écologie appliquée	59
4.2.3	Outils de prédiction	59
4.3	Description des deux modèles	60
4.3.1	Mosaic Pest for GAMA	60
4.3.2	Trous de connaissances et incertitudes sur la chaîne tri-trophique : colza / méligèthe / parasitoïde	68
4.3.3	Jonsson et al. model	70
4.3.4	Simplification opérées par le modèle de Jonsson et al. par rapport à la littérature portant sur la chaîne tri-trophique : céréale / puceron / ennemis naturels	73
4.4	Interaction entre les deux modèles : étude préalable	74
4.5	Historique de construction des deux modèles, comparaison des deux approches	76
5	CONCEPTION D'UNE PLATEFORME DE MODÉLISATION INTÉGRÉE	77
5.1	Introduction	77
5.2	Matériel et méthode	78
5.2.1	Implémentation des deux modèles Mosaic-Pest et Jonsson et al. dans la plateforme GAMA	78
5.2.2	Intégration des données descriptives de la structure du paysage et la météorologie	78
5.2.3	Conception de scénario de gestion de paysage pour réguler les populations de méligèthes	79
5.2.4	Mise en place du scénario de gestion de paysage	82
5.2.5	Analyse des simulations	82
5.3	Resultats	83
5.3.1	Effet du scénario de gestion du paysage sur les surfaces cultivées en colza	83
5.3.2	Effet du scénario de gestion du paysage sur les surfaces des autres cultures	84

5.3.3	Impact de la composition du paysage sur l'abondance en méligèthes et en parasitoïdes : comparaison des résultats de simulation de la situation actuelle au sein des deux paysages réels contrastés	86
5.3.4	Effet du scénario d'éloignement des parcelles de colza des forêts sur les populations de méligèthes et de parasitoïdes pour les deux paysages contrastés	86
5.3.5	Effet de la structure du paysage et du scénario sur l'abondance de méligèthes aux stades larves dans les cellules de colza (niveau de parasitisme)	89
5.3.6	Effet de la structure du paysage et du scénario sur le biocontrôle du puceron des céréales à paille	93
5.4	Discussion	93
5.4.1	Effet de la structure du paysage et des rotations sur les populations de méligèthes et de parasitoïdes	94
5.4.2	Effet de la structure du paysage sur les parasitoïdes	95
5.4.3	Effet de la structure du paysage et des rotations sur le biocontrôle du puceron des céréales	96
5.4.4	Une illustration du débat <i>land sharing/land sparing</i>	96
5.4.5	Problématiques de modélisation	97
5.4.6	Conclusion	98

## BIBLIOGRAPHIE 99

### IV DISCUSSION

6	BILAN DES APPORTS DE LA THÈSE	105
6.1	Apports méthodologiques de la thèse	105
6.1.1	Développement d'une méthode originale d'analyse de la littérature scientifique	105
6.1.2	Définition d'un cadre de modélisation	106
6.2	Bilan des aspects à développer pour une meilleure compréhension des effets du paysage sur le CBC	107
6.2.1	Prise en compte des interactions entre variables dans la littérature sur le CBC	107
6.2.2	Prise en compte des relations non linéaires dans la littérature sur le CBC	107
6.2.3	Vers une description fonctionnelle des habitats	108
6.2.4	Diversité des approches de modélisation des agro-écosystèmes	109
7	PERSPECTIVES	113
8	CONCLUSION	115

## BIBLIOGRAPHIE 116

### V APPENDIX

A	APPENDIX	121
A.1	Web of Science Request	121
A.2	PRISMA 2009 Flow Diagram applied to the analysis of the influence of landscape structure on Conservation Biological Control	122

- A.3 Reasons for the exclusion of individual studies from our analysis 123
- A.4 Dataset 125
- A.5 Extract of the ontology of indicators 125
- A.6 Structure of the aggregation trees 127
- A.7 Differences in the proportion of significant measurements between buffer sizes. 130
- A.8 Network nestedness at every level of aggregation, compared to randomly generated null networks (1,000 null networks using the “nullmodel” function from the bipartite R package, “r2d” method). 130
- A.9 Barplot illustrating the number of measurements per relationship when aggregating indicators (level 1). 131
- A.10 Barplot illustrating the number of measurements per relationship when aggregating indicators (level 2). 132
- A.11 Barplot illustrating the number of measurements per relationship when aggregating indicators (level 3). 133
- A.12 Barplot illustrating the number of measurements per relationship when aggregating indicators (level 4). 134
- A.13 Indicator network for the cereals / aphid / aphid’s natural enemies trophic chain 135
- A.14 Number of significant positive, significant negative or non-significant measures per relationship, for the wheat / aphid / aphid’s natural enemies trophic chain 136
- A.15 Indicator network for the oilseed rape / pollen beetle / pollen beetle’s natural enemies 137
- A.16 Number of significant positive, significant negative or non-significant measures per relationship, for the oilseed rape / pollen beetle / pollen beetle’s natural enemies trophic chain 138
- A.17 Schéma récapitulatif de différentes méthodes d’analyses de littérature utilisées pour explorer les effets du paysage sur le CBC 139

## TABLE DES FIGURES

---

FIGURE 1.1	Photos aériennes de la commune de Peyrissas (Haute-Garonne)	4
FIGURE 1.2	Représentation classique de la simplification des paysages agricoles	5
FIGURE 1.3	Illustration de la variabilité des deux aspects de l'hétérogénéité du paysage	12
Figure 3.1	Overview of the methodology	30
Figure 3.2	Conceptual model	32
Figure 3.3	Number of measurements per relationship, and their direction (barplot)	36
Figure 3.4	Indicator network representation	41
Figure 3.5	Correlation between ambiguity and network connectance	42
FIGURE 4.1	Tableau récapitulatif de différents modèles de prédiction du CBC existants (1ère partie)	57
FIGURE 4.2	Tableau récapitulatif de différents modèles de prédiction du CBC existants (2ème partie)	58
FIGURE 4.3	Representation of the processes performed by all modeled populations in Mosaic-Pest for GAMA	66
FIGURE 4.4	Modèle conceptuel mobilisé par Jonsson et al. (2014)	73
FIGURE 4.5	Schéma résumant le fonctionnement des deux modèles, Mosaic-Pest et Jonsson et al.	75
FIGURE 5.1	Carte du site d'étude	80
FIGURE 5.2	Représentation en raster des 2 paysages utilisés pour les simulations	81
FIGURE 5.3	Nombre de cellules cultivées en colza, pour les quatre années du cycle de rotation, pour le paysage simple	84
FIGURE 5.4	Nombre de cellules cultivées en colza, pour les quatre années du cycle de rotation, pour le paysage complexe	85
FIGURE 5.5	Répartition des cultures sur les 4 années du cycle de rotation étudié, pour le paysage simple avec rotations modifiées	85
FIGURE 5.6	Répartition des cultures sur les 4 années du cycle de rotation étudié, pour le paysage complexe avec rotations modifiées	86
FIGURE 5.7	Evolution des méligèthes et parasitoïdes dans le paysage simple en rotations réelles	87
FIGURE 5.8	Evolution des méligèthes et parasitoïdes dans le paysage complexe en rotations réelles	88
FIGURE 5.9	Evolution des méligèthes et parasitoïdes dans le paysage simple en rotations modifiées	90
FIGURE 5.10	Evolution des méligèthes et parasitoïdes dans le paysage complexe en rotations modifiées	91

FIGURE 5.11	Evolution du nombre total d'individus méligèthes larves dans le paysage, après parasitisme, au cours des 12 années de simulation et pour les 2 paysages contrastés et les 2 scénarios de rotation	92
FIGURE 5.12	Populations moyennes de larves méligèthes vivantes, après parasitisme, dans les cellules de colza, pour les 4 combinaisons possibles complexité du paysage X scénario, pour les années de 2012 à 2017.	92
FIGURE 5.13	Moyennes des valeurs de biocontrôle des pucerons observées dans les cellules de céréales à paille, sur les 4 années du cycle de rotation	93
FIGURE 6.1	Ambiguïté et généralité des différentes approches utilisées pour analyser la relation entre paysage et CBC	110
FIGURE A.1	Selection process of individuals studies, following the PRISMA protocol (MOHER et al., 2009)	122
FIGURE A.2	Barplot for aggregation level 1	131
FIGURE A.3	Barplot for aggregation level 2	132
FIGURE A.4	Barplot for aggregation level 3	133
FIGURE A.5	Barplot for aggregation level 4	134
FIGURE A.6	Indicator network for cereals	135
FIGURE A.7	Barplot for cereals	136
FIGURE A.8	Indicator network for oilseed rape	137
FIGURE A.9	Barplot for oilseed rape	138
FIGURE A.10	Schéma comparatif de différentes méthodes d'analyse de la littérature sur les déterminants du CBC communément mobilisées	139

## LISTE DES TABLEAUX

---

Table 3.1	Network nestedness	38
Table 3.2	Network statistics	39
TABLE 4.1	Developmental stage groups considered in the Mosaic-Pest model	61
TABLE 4.2	Ordered processes executed by the meligethes population in the Mosaic-Pest model	63
TABLE 4.3	Ordered processes executed by the parasitoid population in the Mosaic-Pest model	64
TABLE 5.1	Nombre de cellules total et par type d'assolement, dans les deux paysages étudiés	81
TABLE A.1	Exclusion criteria for the selection of individual studies	124
TABLE A.2	Extract of the ontology	126
TABLE A.3	Aggregation tree, part 1	128
TABLE A.4	Aggregation tree, part 2	129
TABLE A.5	Statistic differences between buffer sizes	130
TABLE A.6	Network nestedness	130

Première partie

INTRODUCTION GÉNÉRALE



## CONTEXTE ET ÉTAT DE L'ART

---

### 1.1 IMPACT DES BIO-AGRESSEURS, USAGE DES PESTICIDES ET CHANGEMENT CLIMATIQUE : DES DÉFIS POUR L'AGRICULTURE DE DEMAIN

Les terres dédiées à la production agricole remplissent des missions fondamentales pour le développement humain. La capacité de l'agriculture à répondre à la demande croissante de l'alimentation humaine est un enjeu mondial clé, en particulier dans un contexte de changement climatique et d'accroissement de la population mondiale (voir par exemple : [TAMBURINO et al., 2020](#)). Alors que l'on observe en France une tendance constante à l'artificialisation des sols, et donc à la perte de surface en terres agricoles, l'agriculture doit répondre à une demande alimentaire croissante via le maintien ou l'augmentation des rendements ([TILMAN et al., 2011](#)). Parmi les pressions qui pèsent sur ces derniers, et donc par cascade, sur les exploitants et les filières agricoles, les dégâts causés aux cultures par les bio-agresseurs occupent une place importante. On estime par exemple que la perte globale de production dû aux bio-agresseurs (maladies, herbivores et plantes adventices) de 2001 à 2003 à l'échelle mondiale est pour le blé de 28,2%, et de 31.2% pour le maïs ([OERKE, 2006](#)). L'impact sur les cultures des bio-agresseurs se manifeste par une diminution du rendement de la culture ou de la qualité de la récolte.

La principale réponse apportée à cette problématique au cours du 20<sup>ème</sup> siècle fut le recours aux intrants chimiques, principalement des insecticides, fongicides et herbicides. Ils ont permis de réduire significativement l'impact des bio-agresseurs sur les cultures et donc d'augmenter la production ([ibid.](#)). Accompagnée de la mécanisation agricole, le recours aux intrants chimiques a fait basculer l'agriculture vers un système plus productif et plus spécialisé ([MAZOYER et ROUDART, 2002](#)).

Cependant, au fil des dernières décennies, une prise de conscience progressive des effets négatifs de ces produits chimiques pour les êtres humains ([HERNÁNDEZ et al., 2013](#); [WEISENBURGER, 1993](#)) et pour la biodiversité ([GEIGER et al., 2010](#); [GILL, RAMOS-RODRIGUEZ et RAINE, 2012](#)) a émergé. Les débats sociétaux et scientifiques autour de l'usage répandu du glyphosate, sa toxicité pour les êtres vivants et l'émergence de résistance chez les adventices illustrent ces inquiétudes ([CRESSEY, 2015](#)). Il en va de même pour les débats sur l'interdiction des néonicotinoïdes au vu de leur impact sur les pollinisateurs ([GODFRAY et al., 2014](#)) mais aussi du manque d'alternatives efficaces comme dans le cas de la production de betterave sucrière en France en 2020 vis-à-vis des pucerons vecteurs de la jaunisse. L'apparition chez les organismes visés de résistances aux intrants chimiques destinés à les réguler fait également naître des incertitudes sur la pérennité de ce système ([BARRES et al., 2016](#)). Cette prise de conscience conduit donc à remettre en cause les formes d'agriculture basées sur les intrants industriels ([GEIGER et al., 2010](#); [THEROND et al., 2017](#)).

Les effets du changement climatique et notamment l'augmentation des températures engendrent également des incertitudes sur la capacité du sys-

tème intensif à contenir les dégâts aux cultures causés par les bio-agresseurs. On estime en effet que pour les trois céréales les plus cultivées dans le monde (blé, riz et maïs), la perte de rendement due aux bio-agresseurs insectes pourrait augmenter de 10 à 25% à chaque degré Celsius de réchauffement (DEUTSCH et al., 2018). Cette augmentation s'expliquerait par l'accélération du métabolisme des insectes ravageurs de culture et de leur dynamique de reproduction (*ibid.*). On pourrait donc voir apparaître, avec les changements climatiques, des épisodes de pullulation de ravageurs, dont il est difficile de prédire la capacité du système actuel à réguler.

L'agriculture actuelle est donc confrontée à un certain nombre de défis auxquels elle doit répondre pour maintenir son niveau de production face à l'augmentation des besoins humains.

#### Encadré 1 : Définition

**Bio-agresseur** : Organisme vivant causant des dommages aux plantes cultivées. Il peut s'agir de phytopathogènes (virus, bactéries ou champignons déclenchant une maladie chez la plante), d'animaux (herbivores ou parasites des plantes) ou encore de plantes adventices (« mauvaises herbes » dans le vocabulaire commun)

### 1.2 IMPACT DE L'AGRICULTURE INTENSIVE SUR LE PAYSAGE ET LA BIODIVERSITÉ

L'emprise majeure des terres agricoles sur le territoire (39% en Europe, EEA, 2017) témoigne de leur importance, mais en fait également l'un des facteurs par lequel l'impact des activités humaines sur l'environnement se matérialise de façon la plus tangible. L'activité agricole influence profondément la structure des paysages. Cet impact très important s'observe notamment dans les grandes plaines céréalières au travers de la création de patrons spatiaux visant à faciliter le déploiement d'une agriculture industrielle basée sur la mécanisation, l'utilisation des intrants, la destruction d'habitats semi-naturels et le remembrement (RUSCH et al., 2016; THEROND et al., 2017).

On observe ainsi une augmentation de la taille des parcelles (WHITE et ROY, 2015) qui s'accompagne d'une diminution de la proportion d'habitats semi-naturels présents dans les paysages agricoles (BARR et al., 2005) et d'une diminution de la diversité des cultures (AGUILAR et al., 2015). Pour



FIGURE 1.1 : Photos aériennes de la commune de Peyrissas (Haute-Garonne). A gauche en 1953, à droite en 2019. Source : IGN ([remonterletemps.ign.fr](http://remonterletemps.ign.fr))

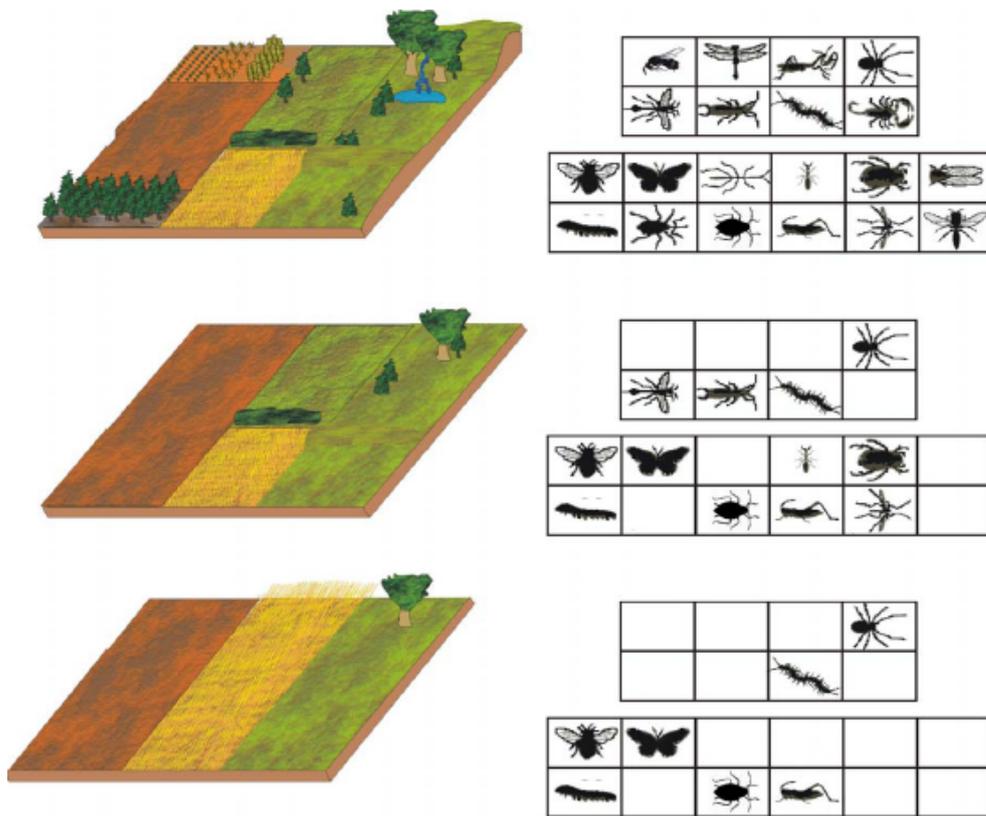


FIGURE 1.2 : Une représentation devenue classique de la simplification des paysages agricoles (en descendant, partie de gauche) et de la diminution de la biodiversité (partie de droite) associée.

designer ces phénomènes de modification du paysage par l'intensification de l'agriculture on parle alors de « simplification du paysage » (Figure 1.1).

Cette simplification des paysages agricoles, qui s'est surtout opérée dans les grandes plaines céréalières, a un impact fort sur la biodiversité (Figure 1.2), puisque la présence et l'accès aux habitats semi-naturels ont une influence sur le cycle de vie de nombreux taxons (e.g. BENTON, VICKERY et WILSON, 2003 ; BILLETER et al., 2007 ; BUREL et BAUDRY, 2005 ; HENDRICKX et al., 2007). L'intensification des pratiques agricoles joue également un rôle important dans le déclin de la biodiversité observé dans les paysages agricoles. On observe notamment un impact de l'utilisation des intrants chimiques sur divers taxons (ANDREASEN, STRYHN et STREIBIG, 1996 ; RANDE, 1986), mais aussi du travail du sol (BENDER, WAGG et HEIJDEN, 2016 ; BOUTHIER, PELOSI et VILLENAVE, 2014 ; EL MUJTAR et al., 2019).

De nombreux travaux renseignent à présent sur le rôle de l'intensification et de l'industrialisation de l'agriculture dans les changements globaux actuels, le déclin de la biodiversité et plus généralement le dépassement des « limites planétaires » (CAMPBELL et al., 2017).

**Encadré 2 : Définition**

**Patron spatial** : Ensemble de caractéristiques associées à la distribution ou à la configuration physique des parcelles dans un paysage. On se réfère ici uniquement aux patrons observés dans les paysages agricoles. Dérivé de l'anglais « spatial pattern » (McGARIGAL et MARKS, 1995).

### 1.3 MOYENS MIS EN PLACE POUR RÉGULER L'IMPACT DE L'INTENSIFICATION DE L'AGRICULTURE

Ces constats de l'impact négatif de l'intensification agricole sur la santé humaine et la biodiversité ont engendré l'émergence de stratégies alternatives comme la « lutte intégrée », qui peut être définie comme « *la prise en considération attentive de toutes les méthodes de protection des plantes disponibles et, par conséquent, l'intégration des mesures appropriées qui découragent le développement des populations d'organismes nuisibles et maintiennent le recours aux produits phytopharmaceutiques et à d'autres types d'interventions à des niveaux justifiés des points de vue économique et environnemental, et réduisent ou limitent au maximum les risques pour la santé humaine et l'environnement. La lutte intégrée contre les ennemis des cultures privilégie la croissance de cultures saines en veillant à perturber le moins possible les agro-écosystèmes et encourage les mécanismes naturels de lutte contre les ennemis des cultures* » (Directive 2009/128/CE du Parlement Européen et du Conseil du 21 octobre 2009). Cette approche de la protection des cultures, née aux Etats-Unis dès les années 70, connaît toujours un essor grandissant de nos jours, avec sa mise en place et sa promotion dans de nombreux pays. Elle s'appuie notamment sur la notion de « Seuil de dégât économique » (en anglais : Economic Injury Level, EIL), qui formalise l'objectif de maintenir la présence des bio-agresseurs sous un niveau où les dégâts qu'ils causent sont inférieurs au coût d'intervention (temps de travail, coût des pesticides, passage des roues) nécessaire pour les éliminer. Ce principe engendre la mise en place de seuils de déclenchement des actions de lutte contre les ravageurs de culture, en fonction de l'évolution des dégâts causés par rapport à l'EIL (HIGLEY et PEDIGO, 1993). Elle prévoit donc une adaptation de la fréquence et de la méthode d'intervention des pratiques de lutte en fonction de la situation dans la parcelle, évaluée grâce à divers indicateurs, par opposition à l'application d'un itinéraire technique sans prise en compte de la présence et l'abondance de bio-agresseurs.

La lutte intégrée est basée sur l'articulation de nombreuses pratiques dont les techniques préventives (choix variétaux, aménagement de l'environnement), de lutte mécanique (par ramassage, pièges ou labour), de lutte biologique (voir encadré), l'utilisation de substances naturelles et enfin en dernier recours, d'utilisation de pesticides de synthèse toujours selon des doses en rapport avec l'état de la parcelle.

**Encadré 3 : Définition**

**Biocontrôle ou contrôle biologique** : Peut être défini comme « l'utilisation d'organismes vivants dans le but de diminuer la densité de population ou l'impact d'un organisme bio-agresseur spécifique, le rendant ainsi moins abondant ou moins dommageable que ce qu'il aurait été en l'absence d'intervention » (EILENBERG, HAJEK et LOMER, 2001).

Dans l'Union Européenne, la prise de conscience de l'impact de l'intensification de l'agriculture sur l'environnement a engendré la mise en place des « MAE » (Mesures agro-environnementales qui en sont la déclinaison française) au sein de la Politique Agricole Commune. Ce système prévoit le versement de contreparties financières à des agriculteurs volontaires mettant en place certains dispositifs supposés protéger l'environnement et la biodiversité, comme le maintien de haies et de bocage, la conversion à l'agriculture biologique ou l'agrosylviculture.

En France, le plan Ecophyto prévoyait la réduction de l'usage des pesticides de 50% à l'horizon 2018, par rapport à leur niveau d'utilisation en 2008. Cependant l'annonce de la décision, en janvier 2015, de repousser cet objectif à l'horizon 2025 (plan Ecophyto 2) illustre les difficultés à faire évoluer les pratiques et les systèmes agricoles, notamment en raison de verrous socio-économiques forts. En effet, l'organisation des systèmes de culture autour de l'utilisation d'intrants chimiques rend les coûts de transition vers un système alternatif très important (GUICHARD et al., 2017). En plus des verrous techniques existants, liées aux incertitudes concernant l'efficacité des mesures alternatives mises en place pour remplacer les intrants chimiques, ils existent donc des verrous liés à la conception du système agricole autour de l'existence des pesticides.

Des travaux déjà réalisés au sein du laboratoire Dynafor, dans lequel cette thèse a été menée, montrent également l'existence de verrous liés à la perception du fonctionnement des agroécosystèmes par les acteurs. Le paysage n'est pas perçu par les agriculteurs comme une ressource importante pour les insectes auxiliaires de culture. Du fait de l'absence de perception des bénéfices potentiels, ils peinent donc à envisager de mettre en place des mesures de gestion du paysage (SALLIOU et Cécile BARNAUD, 2017).

#### 1.4 LE CONTRÔLE BIOLOGIQUE (OU BIOCONTRÔLE) : UN DES PROCESSUS CLÉS DANS LA DIMINUTION DE L'USAGE DES PESTICIDES

En alternative à l'utilisation de pesticides se dégage l'opportunité de développer le biocontrôle (THEROND et al., 2017). On distingue classiquement quatre grands types de biocontrôle :

- Contrôle biologique par augmentation : apport d'organismes vivants déjà présents dans le système et connus pour réguler le bio-agresseur visé, mais élevés artificiellement et relâchés à des endroits et à des périodes stratégiques.
- Contrôle biologique par importation : apport d'organismes vivants exotiques connus pour réguler le bio-agresseur visé. Ce genre d'intervention doit être entouré de précautions pour garantir l'absence d'effets involontaires, comme la prédation non désirée d'autres organismes non visés (« non-target effect » en anglais) ou la pullulation des organismes introduits au détriment de l'agroécosystème ou de la biodiversité naturelle. De ce fait, cette approche est de plus en plus déconseillée (l'introduction de la coccinelle asiatique en France à par exemple eu des conséquences néfastes sur les coccinelles endémiques).

- Contrôle biologique par perturbation : pratiques visant à perturber le cycle du bio-agresseur, par utilisation d'hormones de synthèse, ou de lâchers d'individus mâles stériles produits en élevages.
- Contrôle biologique par conservation : aménagement et gestion du paysage et de la parcelle dans l'objectif de favoriser l'installation, la survie et la « fitness » d'organismes naturellement prédateurs ou parasites des bio-agresseurs visés.

Dans cette thèse nous allons nous intéresser au contrôle biologique par conservation (CBC) qui, à la différence des autres méthodes de contrôle biologique, ne nécessite par l'introduction directe d'organismes ou de substances dans le système agricole, mais propose des modifications de la structure du système agricole et des interventions humaines sur celui-ci de manière à favoriser la régulation naturelle des bio-agresseurs de culture. La mise en œuvre du contrôle biologique par conservation nécessite donc une compréhension profonde des agro-écosystèmes afin de s'assurer de sa mise en œuvre et de son efficacité.

Le fonctionnement du CBC repose sur l'existence d'ennemis naturels dont le cycle de vie comporte une interaction trophique (de prédation ou de parasitisme) avec les bio-agresseurs de culture. Ils peuvent appartenir à des taxons très variés : insectes, arachnides, oiseaux (WHELAN, WENNY et MARQUIS, 2008), chiroptères (BOYLES et al., 2011), et évoluer dans tous les milieux : sous-terrestre, terrestre, dans la canopée ou en milieu aérien.

On considère le CBC comme un service écosystémique de régulation, c'est-à-dire fournissant un travail de contrôle et de modération d'un processus existant naturellement. Ce service est réalisé/fourni par la biodiversité, présente dans l'agroécosystème, en capacité de réguler les bio-agresseurs de culture, c.-à-d., par les espèces, par exemple d'insectes, en capacité de « prédateur » ou de parasiter les bio-agresseurs dans les parcelles. Dans cette thèse, la biodiversité est donc considérée d'un point de vue fonctionnel comme l'un des déterminants clef du service de contrôle biologique, et non pas un service à part entière, ce qui peut être le cas notamment lorsque l'on considère la survie d'une espèce emblématique comme un service culturel (MACE, NORRIS et FITTER, 2012).

Au-delà de la présence des bioagresseurs, le développement et l'activité de contrôle biologique des ennemis naturels dépend de nombreux facteurs. GILLESPIE, GURR et WRATTEN (2016) par exemple, recensent parmi les besoins des parasitoïdes la présence de ressources alimentaires alternatives, notamment de nectar floral, la présence d'hôtes alternatifs, d'habitats fournissant un abri pour la période d'hivernation pouvant servir de protection contre le labour, et de refuges en cas de conditions biotiques et abiotiques difficiles. Historiquement, les espaces semi-naturels sont considérés comme principaux fournisseurs de ces ressources (HOLLAND et al., 2016), mais les parcelles agricoles sont également susceptibles de fournir l'ensemble des ressources requises pour les ennemis naturels des bio-agresseurs (EITZINGER et TRAUOGT, 2011; RAYMOND et al., 2014; VIALATTE, TSAFACK et al., 2017). Nous verrons dans la suite de ce travail que les surfaces relatives des espaces semi-naturels et de terres cultivées et leur disposition dans l'espace jouent un rôle essentiel dans la mise en place du CBC.

Cette thèse se focalise sur l'étude du CBC correspondant à la régulation de bio-agresseurs insectes, par des ennemis naturels arthropodes.

**Encadré 4 : Définitions**

**Ennemi naturel** : Organisme vivant capable de prédater ou parasiter un bio-agresseur de culture, diminuant ainsi son abondance ou ralentissant la croissance de sa population. Il peut être présent naturellement dans l'agro-écosystème ou ajouté par intervention humaine.

**Service écosystémique** : Bénéfices que les hommes tirent des écosystèmes - Support au bien-être humain durable fournit par les écosystèmes (COSTANZA et al., 1997). Cette notion regroupe un grand nombre de processus écologiques dont le déroulement est profitable à l'homme. Il peut s'agir de bénéfices de production (rendement agricole), de régulation (régulation des bio-agresseurs, pollinisation) ou encore culturels (intérêt patrimonial ou touristique).

1.5 PAYSAGES AGRICOLES : DES SOCIO-ÉCOSYSTÈMES COMPLEXES

Les systèmes socio-écologiques sont des systèmes complexes composés de nombreux éléments sociaux, économiques, politiques et écologiques en interaction, organisés en différents niveaux emboîtés (OSTROM, 2009). Ils possèdent un comportement global qui ne peut être facilement expliqué/déduit à partir de la somme des propriétés individuelles de ces éléments. C'est le cas des paysages agricoles où la délivrance des différents services émerge des interactions entre de nombreuses entités à des échelles très variées (WU, 2013).

La délivrance des services écosystémiques peut être fondée sur une asymétrie forte : les acteurs bénéficiaires du service ne sont pas toujours les acteurs ayant une influence sur le service. Les boucles de rétroaction permettant l'entretien du service (action du bénéficiaire sur le décideur) dépendent alors fortement des modes de gouvernance en place (VIALATTE, Cecile BARNAUD et al., 2019). Par exemple, les agriculteurs prennent des décisions à l'échelle de la parcelle ou de l'exploitation, orientées parfois par des directives prises à l'échelle nationale ou internationale, mais également par leur perception de l'agroécosystème. En revanche les processus écologiques qui sous-tendent les services écosystémiques ont parfois lieu à des échelles plus larges (Céline PELOSI, GOULARD et BALENT, 2010). Une coopération entre agriculteurs est donc parfois nécessaire pour permettre au système de délivrer un service donné.

Cependant cette coopération peut avoir un coût pour l'agriculteur. On peut alors se retrouver avec une situation de jeu (au sens de théorie des jeux) où l'on peut voir émerger diverses stratégies de coopération ou de non-coopération (Cecile BARNAUD et al., 2018). On peut donc imaginer que la conception d'outils permettant d'anticiper l'apparition de telles stratégies, et d'outils de communication avec les acteurs ayant un intérêt et un rôle dans la délivrance des services, est fondamentale pour la gestion agroécologique des paysages agricoles (MOREAU, Cécile BARNAUD et MATHEVET, 2019).

## 1.6 DÉFIS DE LA GESTION DU CONTRÔLE BIOLOGIQUE PAR CONSERVATION

Il est maintenant bien établi dans la littérature scientifique que la composition et la configuration du paysage sont des déterminants majeurs du contrôle biologique par conservation. Ainsi, de nombreux travaux se sont attachés à démontrer qu'un paysage hétérogène, souvent qualifié de « complexe », favorise le CBC, quels que soient le climat, la culture ou le bio-agresseur concerné (BIANCHI, BOOIJ et TSCHARNTKE, 2006; CHAPLIN-KRAMER et al., 2011; VERES et al., 2013). Certains aspects de la relation entre paysage et CBC rendent pourtant complexe la gestion de l'aménagement du paysage pour la régulation des bio-agresseurs de culture.

D'une part, l'efficacité du contrôle biologique par conservation repose sur l'exploitation du fonctionnement naturel des réseaux trophiques existants dans le paysage, avec l'objectif que ces processus écologiques empêchent la prolifération excessive des bio-agresseurs. Dans ces réseaux trophiques, les ravageurs de culture et leurs ennemis naturels sont en interaction entre eux, mais aussi avec de nombreux autres organismes, comme des prédateurs supérieurs, des compétiteurs, des hôtes alternatifs et potentiellement des bio-agresseurs d'autres cultures. La présence de ces autres organismes peut avoir une influence sur l'efficacité du biocontrôle. Il a par exemple été démontré que la régulation du Doryphore de la pomme de terre (*Leptinotarsa decemlineata*) par une guildes d'ennemis généralistes est moindre en présence d'une proie alternative, en l'occurrence le puceron vert du pêcher, *Myzus persicae* (Koss et SNYDER, 2005). La présence de proies ou d'hôtes alternatifs peut néanmoins également favoriser la présence d'un ennemi naturel avant l'arrivée du bio-agresseur visé, augmentant alors les chances de régulation de sa population (VAN EMDEN, 1990).

Les mesures de CBC n'influencent donc pas uniquement les bio-agresseurs visés et la guildes de leurs ennemis naturels. Anticiper l'impact de mesures agro-écologiques sur l'ensemble du réseau trophique paraît un enjeu important afin de prévoir avec précision l'impact et l'efficacité de celles-ci sur la régulation des ravageurs.

D'autre part, il est aussi nécessaire de prendre en compte l'aspect temporel des mesures mises en place, et comment elles impactent les organismes visés tout au long de leur cycle de vie. On peut souligner ici, l'importance de la présence simultanée dans la parcelle des bio-agresseurs et des ennemis naturels, et plus précisément l'importance de la présence des ennemis naturels le plus tôt possible après l'arrivée des bio-agresseurs de culture. En effet, dans une parcelle agricole de grande taille et/ou avec un semis dense, où la croissance de population des ravageurs peut être très rapide, opérer une régulation dès le début de l'invasion est indispensable pour maintenir cette population sous un seuil économique viable pendant toute la saison (B. S. EKBOM, WIKTELIUS et CHIVERTON, 1992; ÖSTMAN, B. EKBOM et BENGTSOON, 2001). On peut également noter l'importance de conserver tout au long du cycle des ennemis naturels dans le paysage agricole une continuité des ressources nécessaire pour garantir leur survie saisonnière et interannuelle, et pour assurer leur présence lors de l'arrivée des bio-agresseurs (SCHELLHORN, GAGIC et BOMMARCO, 2015). L'absence de réduction forte des ressources sur une période (comparé au reste de la saison) ou de rupture des ressources

est donc à surveiller lors de la mise en place de mesures de CBC. Enfin, les plans de gestion des ravageurs sont à concevoir dans la durée, puisque les effets des mesures agro-écologiques peuvent mettre plusieurs années à se manifester significativement. Il a par exemple été montré que la richesse spécifique et la composition de la population de carabes est mieux expliquée par les pratiques agricoles et la structure du paysage en place 4 à 5 ans plus tôt (ALIGNIER et AVIRON, 2017). Ce retard dans la manifestation des effets des mesures peut agir comme un obstacle à leur mise en place et à leur maintien par les acteurs. Des outils de prévision de ces délais pourraient inciter à l'utilisation de ces mesures par les acteurs en facilitant leur planification.

Enfin, comme vu précédemment, la délivrance d'un service écosystémique spatialisé, comme le contrôle biologique des ravageurs de culture, peut avoir un impact fort sur la mise en place de mesures efficaces. En effet, les échelles auxquelles il est nécessaire de déployer des mesures de CBC pour qu'elles soient efficaces (le paysage, et dans certains cas la région) sont bien supérieures à celles auxquelles les décisions sont opérées par les acteurs (la parcelle, l'exploitation, Céline PELOSI, GOULARD et BALENT, 2010). De plus, la configuration en mosaïque de certains paysages conduit à ce qu'une parcelle gérée par un agriculteur donné soit entourée de plusieurs parcelles gérées par d'autres agriculteurs, et parfois de structures semi-naturelles gérées par d'autres agriculteurs ou acteurs. Les bénéfices du CBC, conditionnés par la présence des structures semi-naturelles et la conduite des parcelles voisines, sont donc maîtrisés et perçus par un collectif d'acteurs, alors que le coût de la mise en place, et de l'entretien des structures semi-naturelles ou de la conduite d'une parcelle spécifique sont assumés individuellement. Ceci participe à la complexité de la gestion du CBC à l'échelle du paysage, car la possibilité pour certains acteurs de se désengager du processus pour ne pas en assumer les coûts tout en bénéficiant des mesures mis en place par ses voisins entraîne des situations de type « dilemme du prisonnier » (AXELROD, 1984), qui diminue fortement la probabilité pour de telles mesures de se mettre définitivement en place.

## 1.7 L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE COMME OUTIL D'ÉTUDE DU CBC

Définie comme l'étude du lien entre patrons spatiaux et processus écologiques, l'écologie du paysage est un cadre d'analyse privilégié pour étudier les relations entre le biocontrôle et la structure des paysages agricoles, dans lesquels on retrouve des patrons réguliers en partie imposés par les contraintes techniques d'exploitation des terres agricoles et par des réglementations imposés à des niveaux supérieurs à l'exploitation. Nous exposerons dans cette partie les concepts d'écologie du paysage mobilisés pour traiter du contrôle biologique par conservation.

### 1.7.1 *Balance entre patrons généraux et contexte particulier*

L'écologie du paysage fournit des outils d'analyse permettant de caractériser les patrons spatiaux observables dans les paysages (ici, agricoles) et d'expliquer les conséquences de la présence de tels patrons sur les organismes présents.

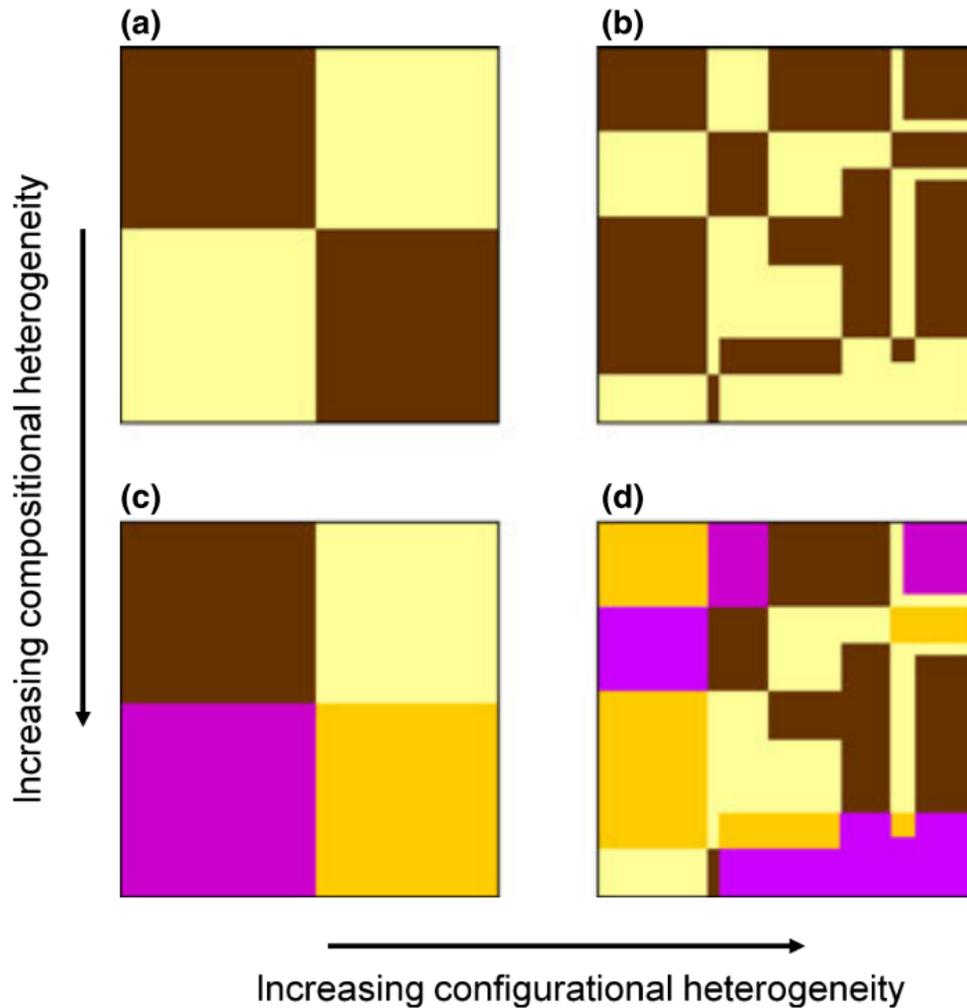


FIGURE 1.3 : Illustration de la variabilité des deux aspects de l'hétérogénéité du paysage : la configuration du paysage (en abscisse) et la composition du paysage (en ordonnée) au travers de 4 paysages contrastés (d'après FAHRIG, BAUDRY et al. (2011)). Chaque carré représente un patch d'habitat continu, et chaque couleur représente un habitat différent.

La « complexité » ou « hétérogénéité » du paysage est un des concepts fondamentaux de l'écologie du paysage. Il s'attache à décrire la variété des habitats présents dans un paysage, et leur arrangement spatial. Classiquement, on décrit donc l'hétérogénéité du paysage en fonction de deux aspects : la composition et la configuration (FAHRIG, BAUDRY et al., 2011). Plus un paysage comporte d'habitats différents, plus il est considéré comme hétérogène (hétérogénéité de composition), et de même, plus les patches de ses habitats vont être petits et fragmentés, plus le paysage est considéré comme hétérogène (hétérogénéité de configuration). Ces deux caractéristiques du paysage peuvent théoriquement varier de manière indépendante, comme illustré dans la Figure 1.3.

Ces deux concepts ont ensuite été très largement repris dans la littérature pour expliquer le lien entre structure du paysage et caractéristiques des écosystèmes (biodiversité) ou services écosystémiques comme la pollinisation et le contrôle biologique (MARTIN et al., 2019).

Dans la suite de notre travail nous utiliserons plutôt le terme de « structure » du paysage : il englobe à la fois la composition et la configuration du paysage.

L'écologie du paysage s'attache, notamment en mobilisant ces deux concepts, à explorer les grands patrons reliant les caractéristiques du paysage au processus écologiques observés au sein de ceux-ci. De nombreux travaux explorent les relations théoriques entre composition, configuration du paysage et biodiversité (FAHRIG, GIRARD et al., 2015; Teja TSCHARNTKE, TYLIANAKIS et al., 2012).

L'enjeu de l'écologie du paysage expérimentale est de confronter des observations, réalisées dans des conditions spécifiques et dans des paysages qui comportent toujours des particularités, avec les paradigmes proposés par les patrons d'écologie du paysage théorique. Parmi les exemples les plus récents et marquants, on peut noter le travail de KARP et al. (2018) sur un vaste ensemble de données expérimentales distribuées dans le monde, et mettant en évidence la très forte dépendance au contexte local des relations entre CBC et structure du paysage. Les travaux théoriques de Tscharntke et collaborateurs s'attachent également à lister les raisons pouvant empêcher l'observation d'un CBC plus important en présence d'habitats semi-naturels, c.-à-d. dans un paysage plus hétérogène (Teja TSCHARNTKE, KARP et al., 2016).

#### 1.7.2 *Effet du paysage sur le contrôle biologique par conservation*

Les mécanismes par lesquels la diversité végétale pourrait influencer les populations locales sont décrits dès les années 70. Richard B. Root émet en 1973 des hypothèses fondamentales concernant les potentiels effets du paysage sur le contrôle biologique des bio-agresseurs (ROOT, 1973). Il soutient tout d'abord l'hypothèse que l'existence d'une diversité végétale locale importante participe indirectement à la suppression des populations herbivores car elle assure un soutien à des populations d'ennemis naturels, par fourniture d'abris et d'une population stable de proies alternatives (« enemies hypothesis »). Il émet une seconde hypothèse supposant que la diversité végétale locale diminue les densités d'herbivores spécialistes par diminution de l'immigration de ceux-ci, car elle trouble la perception des indices visuels et olfactifs nécessaires (« resource concentration hypothesis »). La diversité végétale locale augmenterait également l'émigration des herbivores, par augmentation de la fréquence des rencontres avec une plante non-hôte, ce qui déclencherait la dispersion.

Par la suite, de nombreux travaux ont tenté de démontrer l'influence du paysage sur le biocontrôle par conservation, en mobilisant les notions d'écologie du paysage. Plus récemment, de nombreuses méta-analyses, rassemblant les résultats expérimentaux traitant la relation entre composition et configuration du paysage et niveau de contrôle biologique dans divers agroécosystèmes ont été réalisées (BIANCHI, BOOIJ et TSCHARNTKE, 2006; CHAPLIN-KRAMER et al., 2011; DUARTE et al., 2018; VERES et al., 2013). Tous ces travaux s'accordent sur le fait qu'un paysage plus hétérogène (en composition et/ou en configuration) a tendance à favoriser la présence d'ennemis naturels et/ou le taux de parasitisme/prédation observé.

Enfin tout récemment, plusieurs publications rassemblant un jeu de données très important (récoltées indépendamment par plusieurs laboratoires du

monde entier, dont Dynafor) ont tenté d'explorer le sujet non pas, contrairement aux méta-analyses, en convertissant les analyses déjà réalisés dans les études individuelles pour calculer une taille d'effet commune, mais en menant leur propres analyses à partir des données brutes reçues. Les premiers travaux réalisés montrent que le biocontrôle et les populations de bio-agresseurs et d'ennemis naturels, contrairement aux attendus, montrent des réponses très variables selon les contextes d'études : des réponses positives ou négatives des organismes peuvent être observées pour un même déterminant paysager (KARP et al., 2018).

Malgré le consensus atteint par les méta-analyses, on remarque donc qu'il reste encore d'importantes incertitudes à lever concernant les réponses des organismes (bio-agresseur et ennemis naturels) à la structure du paysage.

### 1.7.3 Difficultés à expérimenter

La plupart des outils statistiques développés en écologie du paysage dérivent des outils utilisés classiquement en écologie. Pour établir un protocole d'échantillonnage permettant de mener une analyse statistiquement significative, l'expérimentateur doit donc disposer d'un échantillon de paysages qui remplit deux conditions : (i) être suffisamment important pour proposer un nombre de répétitions de l'expérimentation satisfaisant (ii) présenter un gradient suffisamment larges des variables explicatives à tester. Ces conditions sont difficiles à obtenir, car la recherche de parcelles pouvant accueillir les expérimentations est fastidieux (notamment car il faut retrouver le propriétaire de la parcelle et obtenir son accord). De plus, certains déterminants paysagers restent fortement corrélés, de sorte qu'il est difficile d'obtenir des gradients orthogonaux permettant de dé-corréler 2 variables paysagères (mais voir par exemple SIRAMI et al., 2019).

Le choix d'échelle à laquelle mesurer les effets lors de la construction du protocole est également difficile à faire, puisque l'on peut supposer que l'échelle optimale pour mesurer les effets du paysage est différente selon les organismes et les processus écologiques en jeu (MIGUET et al., 2016). Cependant, dans une perspective de formulation de recommandations simples à destination des acteurs, il serait intéressant de déterminer une échelle intégrative pour exprimer les effets de certaines caractéristiques du paysage sur le contrôle biologique en général.

## 1.8 GESTION DU CBC À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE : APPOINT DE LA MODÉLISATION

Face à la complexité de la relation entre structure du paysage, pratiques agricoles et contrôle biologique, la recherche d'outils innovants s'avère nécessaire pour tenter de réduire les incertitudes autour de ces questions et guider le déploiement de stratégies de gestion.

La modélisation par exemple, permet de pallier à plusieurs des problématiques évoquées précédemment. Elle consiste en la reproduction, *in silico*, via un modèle algorithmique, du fonctionnement d'un système sur la base d'hypothèses sur celui-ci. L'objectif de la modélisation est ensuite de simuler le modèle pour en comprendre le comportement et en tirer des connaissances,

soit sur le système modélisé, soit sur la pertinence ou les effets des hypothèses utilisées pour concevoir le modèle.

La modélisation permet également de contourner temporairement les contraintes associées aux comportements des acteurs (acceptabilité des mesures, contrôle des comportements, asymétrie de pouvoir et rôle) et ainsi explorer librement différents scénarios de gestion. Une fois l'efficacité de ces plans de gestion testée, les modèles conçus peuvent servir d'outils de démonstration et de communication avec les acteurs, afin de discuter de la faisabilité de leur mise en place sur le terrain (BARRETEAU, LE PAGE et D'AQUINO, 2003; THÉRON, 2019). Ces outils peuvent également aider à la prise de conscience des interdépendances entre acteurs partageant un même territoire.

La modélisation permet également de tester les relations étudiées sur un échantillon beaucoup plus important de paysages, et couvrant toute la gamme de valeurs que peuvent prendre les variables. On s'affranchit alors des contraintes techniques et logistiques de recherche des parcelles agricoles.

La modélisation offre donc des opportunités de recherche très intéressantes pour l'exploration du comportement de systèmes complexes comme les agroécosystèmes. Nous verrons dans notre travail comment la modélisation peut aider à explorer les interactions entre deux chaînes tri-trophiques culture-ravageur-enneemi naturel au sein d'un même paysage.



## OBJECTIFS ET ORGANISATION DE LA THÈSE

---

L'objectif général de la thèse est de définir les caractéristiques que devrait revêtir un modèle de prédiction du potentiel de CBC prenant en compte les effets de la structure du paysage et des pratiques agricoles.

Pour atteindre cet objectif général, le projet de thèse s'est articulé autour de deux chantiers principaux : (i) une revue de la littérature, destinée à faire l'état des connaissances sur la relation entre paysage, pratiques agricoles et CBC, et (ii) la conception et l'implémentation d'un modèle de prédiction du CBC considérant explicitement ces deux déterminants du CBC.

Le but initial de la revue de littérature ([chapitre 3](#)) était de savoir quels indicateurs précis décrivant le paysage et les pratiques sont les plus pertinents pour considérer l'influence du paysage sur les organismes ravageurs de culture, les ennemis naturels et les interactions qui existent entre eux. J'ai ainsi développé une méthodologie nouvelle pour classer et donner une vue d'ensemble des résultats issus de différentes études indépendantes. Cette méthode est complémentaire des synthèses quantitatives récentes. Nous verrons que ce travail a permis de faire un bilan critique de la structure et l'organisation disparates des connaissances existantes sur la relation entre paysage et CBC et de mettre en évidence la diversité sémantique scientifique actuellement utilisée, entravant les généralisations possibles et donc l'analyse et la modélisation de ces relations. Le [chapitre 3](#) fait l'objet d'une publication en révision pour la revue *Ecological Applications*.

Considérant les conclusions de cette revue de la littérature qui invite à considérer l'échelle des chaînes tri-trophiques (culture-bioagresseur-ennemi naturel) comme pertinente pour mener l'analyse des relations entre paysage et CBC, nous avons ensuite développé une démarche de modélisation fondée sur l'intégration de modèles existants de chaînes tri-trophiques dans la littérature scientifique ([chapitre 4](#)).

Enfin, nous avons testé la faisabilité technique et l'intérêt scientifique d'une telle démarche via le développement d'un prototype de plateforme informatique et ainsi réalisé une preuve de concept (proof of concept) démontrant l'intérêt de ce type d'approche de modélisation ([chapitre 5](#)).



## BIBLIOGRAPHIE

---

- AGUILAR, Jonathan et al. (août 2015). "Crop Species Diversity Changes in the United States : 1978–2012". In : *PLOS ONE* 10.8. Sous la dir. de John P. HART, e0136580. ISSN : 1932-6203. DOI : [10.1371/journal.pone.0136580](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136580). URL : <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0136580>.
- ALIGNIER, Audrey et Stéphanie AVIRON (2017). "Time-lagged response of carabid species richness and composition to past management practices and landscape context of semi-natural field margins". In : *Journal of Environmental Management* 204, p. 282-290. ISSN : 10958630. DOI : [10.1016/j.jenvman.2017.08.054](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.08.054).
- ANDREASEN, C., H. STRYHN et J. C. STREIBIG (juin 1996). "Decline of the Flora in Danish Arable Fields". In : *The Journal of Applied Ecology* 33.3, p. 619. ISSN : 00218901. DOI : [10.2307/2404990](https://doi.org/10.2307/2404990). URL : <https://www.jstor.org/stable/2404990?origin=crossref>.
- AXELROD, R. (1984). *The evolution of cooperation*. New York : Basic Books.
- BARNAUD, Cecile et al. (2018). "Ecosystem services, social interdependencies, and collective action : a conceptual framework". In : *Ecology and Society* 23.1, art15. ISSN : 1708-3087. DOI : [10.5751/ES-09848-230115](https://doi.org/10.5751/ES-09848-230115). URL : <https://www.ecologyandsociety.org/vol23/iss1/art15/>.
- BARR, CJ (Colin) et al. (2005). *Hedgerow Management and Wildlife. A Review of Research on the Effects of Hedgerow Management and Adjacent Land Use on Biodiversity*.
- BARRES, B. et al. (oct. 2016). "Trends and Challenges in Pesticide Resistance Detection". In : *Trends in Plant Science* 21.10, p. 834-853. ISSN : 13601385. DOI : [10.1016/j.tplants.2016.06.006](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.06.006). URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138516300711>.
- BARRETEAU, Olivier, Christophe LE PAGE et Patrick D'AQUINO (2003). "Role-playing games, models and negotiation processes". In : *Jasss* 6.2. ISSN : 14607425.
- BENDER, S. FRANZ, Cameron WAGG et Marcel G.A. van der HEIJDEN (2016). "An Underground Revolution : Biodiversity and Soil Ecological Engineering for Agricultural Sustainability". In : *Trends in Ecology and Evolution* 31.6, p. 440-452. ISSN : 01695347. DOI : [10.1016/j.tree.2016.02.016](https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.016). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.016>.
- BENTON, Tim G., Juliet A. VICKERY et Jeremy D. WILSON (2003). "Farmland biodiversity : Is habitat heterogeneity the key?" In : *Trends in Ecology and Evolution* 18.4, p. 182-188. ISSN : 01695347. DOI : [10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3).
- BIANCHI, Felix J. J. A., C.J.H BOOIJ et T TSCHARNTKE (juil. 2006). "Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273.1595, p. 1715-1727. ISSN : 0962-8452. DOI : [10.1098/rspb.2006.3530](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530). URL : <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2006.3530>.
- BILLETER, R. et al. (juil. 2007). "Indicators for biodiversity in agricultural landscapes : a pan-European study". In : *Journal of Applied Ecology* 45.1,

- p. 141-150. ISSN : 00218901. DOI : [10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x).  
URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x>.
- BOUTHIER, A, C PELOSI et C VILLENAVE (2014). *Impact du travail du sol sur son fonctionnement biologique*. January 2014, p. 85-108.
- BOYLES, J. G. et al. (avr. 2011). "Economic Importance of Bats in Agriculture". In : *Science* 332.6025, p. 41-42. ISSN : 0036-8075. DOI : [10.1126/science.1201366](https://doi.org/10.1126/science.1201366). URL : <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1201366>.
- BUREL, Françoise et Jacques BAUDRY (2005). "Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes : The role of land use systems at various scales in time". In : *Ecological Indicators* 5.4 SPEC. ISS. P. 305-313. ISSN : 1470160X. DOI : [10.1016/j.ecolind.2005.04.002](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.04.002).
- CAMPBELL, Bruce M et al. (2017). "Agriculture production as a major driver of the Earth system exceeding planetary boundaries". In : *Ecology and Society* 22.4, art8. ISSN : 1708-3087. DOI : [10.5751/ES-09595-220408](https://doi.org/10.5751/ES-09595-220408). URL : <https://www.ecologyandsociety.org/vol22/iss4/art8/>.
- CHAPLIN-KRAMER, Rebecca et al. (2011). "A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity". In : *Ecology Letters* 14.9, p. 922-932. ISSN : 1461023X. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x).
- COSTANZA, Robert et al. (1997). "The value of the world's ecosystem services and natural capital". In : *Nature* 387.May, p. 253-260. DOI : [10.1038/387253a0](https://doi.org/10.1038/387253a0).
- CRESSEY, Daniel (nov. 2015). "Debate rages over herbicide's cancer risk". In : *Nature*. ISSN : 0028-0836. DOI : [10.1038/nature.2015.18794](https://doi.org/10.1038/nature.2015.18794). URL : <http://www.nature.com/articles/nature.2015.18794>.
- DEUTSCH, Curtis A. et al. (2018). "Increase in crop losses to insect pests in a warming climate". In : *Science* 361.6405, p. 916-919. ISSN : 10959203. DOI : [10.1126/science.aat3466](https://doi.org/10.1126/science.aat3466).
- DUARTE, Gabriela Teixeira et al. (2018). "The effects of landscape patterns on ecosystem services : meta-analyses of landscape services". In : *Landscape Ecology* 33.8, p. 1247-1257. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-018-0673-5](https://doi.org/10.1007/s10980-018-0673-5). URL : <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0673-5>.
- EILENBERG, J., A. HAJEK et C. LOMER (2001). "Suggestions for unifying the terminology in biological control". In : *BioControl* 46.4, p. 387-400. ISSN : 13866141. DOI : [10.1023/A:1014193329979](https://doi.org/10.1023/A:1014193329979). arXiv : [0005074v1](https://arxiv.org/abs/0005074v1) [arXiv:astro-ph].
- EITZINGER, Bernhard et Michael TRAUOGT (2011). "Which prey sustains cold-adapted invertebrate generalist predators in arable land? Examining prey choices by molecular gut-content analysis". In : *Journal of Applied Ecology* 48.3, p. 591-599. ISSN : 00218901. DOI : [10.1111/j.1365-2664.2010.01947.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01947.x).
- EKBOM, B. S., S. WIKTELIUS et P. A. CHIVERTON (déc. 1992). "Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in spring cereals? : A simulation study". In : *Entomologia Experimentalis et Applicata* 65.3, p. 215-223. ISSN : 00138703. DOI : [10.1111/j.1570-7458.1992.tb00674.x](https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb00674.x). URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1570-7458.1992.tb00674.x>.
- EL MUJTAR, V. et al. (2019). "Role and management of soil biodiversity for food security and nutrition ; where do we stand?" In : *Global Food Security* 20.January, p. 132-144. ISSN : 22119124. DOI : [10.1016/j.gfs.2019.01.007](https://doi.org/10.1016/j.gfs.2019.01.007). URL : <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2019.01.007>.

- FAHRIG, Lenore, Jacques BAUDRY et al. (2011). "Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes". In : *Ecology Letters* 14.2, p. 101-112. ISSN : 18196608. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x).
- FAHRIG, Lenore, Judith GIRARD et al. (2015). "Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 200, p. 219-234. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2014.11.018](https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.11.018).
- GEIGER, Flavia et al. (2010). "Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland". In : *Basic and Applied Ecology* 11.2, p. 97-105. ISSN : 14391791. DOI : [10.1016/j.baae.2009.12.001](https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001). arXiv : [arXiv:1408.1149](https://arxiv.org/abs/1408.1149).
- GILL, Richard J., Oscar RAMOS-RODRIGUEZ et Nigel E. RAINE (nov. 2012). "Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees". In : *Nature* 491.7422, p. 105-108. ISSN : 0028-0836. DOI : [10.1038/nature11585](https://doi.org/10.1038/nature11585). URL : <http://www.nature.com/articles/nature11585>.
- GILLESPIE, Mark A.K., Geoff M. GURR et Steve D. WRATTEN (2016). "Beyond nectar provision : The other resource requirements of parasitoid biological control agents". In : *Entomologia Experimentalis et Applicata* 159.2, p. 207-221. ISSN : 15707458. DOI : [10.1111/eea.12424](https://doi.org/10.1111/eea.12424).
- GODFRAY, H. Charles J. et al. (2014). "A restatement of the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 281.1786. ISSN : 14712954. DOI : [10.1098/rspb.2014.0558](https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0558).
- GUICHARD, Laurence et al. (jan. 2017). "Le plan Ecophyto de réduction d'usage des pesticides en France : décryptage d'un échec et raisons d'espérer". In : *Cahiers Agricultures* 26.1, p. 14002. ISSN : 1166-7699. DOI : [10.1051/cagri/2017004](https://doi.org/10.1051/cagri/2017004). URL : <http://www.cahiersagricultures.fr/10.1051/cagri/2017004>.
- HENDRICKX, F. et al. (jan. 2007). "How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes". In : *Journal of Applied Ecology* 44.2, p. 340-351. ISSN : 00218901. DOI : [10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x). URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>.
- HERNÁNDEZ, Antonio F. et al. (mai 2013). "Toxic effects of pesticide mixtures at a molecular level : Their relevance to human health". In : *Toxicology* 307, p. 136-145. ISSN : 0300483X. DOI : [10.1016/j.tox.2012.06.009](https://doi.org/10.1016/j.tox.2012.06.009). URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0300483X12002260>.
- HIGLEY, G et Larry P PEDIGO (1993). "Economic injury level concepts and their use in sustaining environmental quality". In : 46, p. 233-243.
- HOLLAND, John M. et al. (2016). "Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control : a review of European studies". In : *Pest management science* 72.9, p. 1638-1651. ISSN : 15264998. DOI : [10.1002/ps.4318](https://doi.org/10.1002/ps.4318). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3).
- KARP, Daniel S. et al. (2018). "Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115.33, E7863-E7870. ISSN : 0027-8424. DOI : [10.1073/pnas.1800042115](https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115). arXiv : [arXiv:1408.1149](https://arxiv.org/abs/1408.1149). URL : <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1800042115>.

- KOSS, A M et W E SNYDER (2005). "Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators". In : 32, p. 243-251. DOI : [10.1016/j.biocontrol.2004.10.002](https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.10.002).
- MACE, Georgina M, Ken NORRIS et Alastair H FITTER (2012). "Biodiversity and ecosystem services : a multilayered relationship". In : 27.1, p. 19-26. DOI : [10.1016/j.tree.2011.08.006](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006).
- MARTIN, Emily A. et al. (2019). "The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe". In : *Ecology Letters* 22.7, p. 1082-1094. DOI : [10.1111/ele.13265](https://doi.org/10.1111/ele.13265).
- MAZOYER, Marcel et Laurence ROUDART (2002). *Mondialisation, crise et conditions de développement durable des agricultures paysannes*. ULB–Université Libre de Bruxelles.
- MCGARIGAL, Kevin et Barbara J. MARKS (1995). *FRAGSTATS : spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*. Rapp. tech. DOI : [10.2737/PNW-GTR-351](https://doi.org/10.2737/PNW-GTR-351). URL : <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/3064>.
- MIGUET, Paul et al. (2016). "What determines the spatial extent of landscape effects on species?" In : *Landscape Ecology* 31.6, p. 1177-1194. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-015-0314-1](https://doi.org/10.1007/s10980-015-0314-1). arXiv : [1103.4399](https://arxiv.org/abs/1103.4399).
- MOREAU, Clémence, Cécile BARNAUD et Raphaël MATHEVET (2019). "Conciliate agriculture with landscape and biodiversity conservation : A role-playing game to explore trade-offs among ecosystem services through social learning". In : *Sustainability (Switzerland)* 11.2. ISSN : 20711050. DOI : [10.3390/su11020310](https://doi.org/10.3390/su11020310).
- OERKE, E.C. (2006). "Crop losses to pests". In : *The Journal of Agricultural Science* 144, p. 31-43. DOI : [10.1017/S0021859605005708](https://doi.org/10.1017/S0021859605005708).
- ÖSTMAN, Örjan, Barbara EKBOM et Janne BENGTSOON (2001). "Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control". In : *Basic and Applied Ecology* 2.4, p. 365-371. ISSN : 14391791. DOI : [10.1078/1439-1791-00072](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00072).
- OSTROM, Elinor (juil. 2009). "A General Framework for Analyzing Sustainability of Social-Ecological Systems". In : *Science* 325.5939, p. 419-422. ISSN : 0036-8075. DOI : [10.1126/science.1172133](https://doi.org/10.1126/science.1172133). URL : <http://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1172133>.
- 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 and Environment* 139.4, p. 455-462. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2010.09.004](https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.09.004).
- RANDS, M. R. W. (avr. 1986). "The survival of gamebird (Galliformes) chicks in relation to pesticide use on cereals". In : *Ibis* 128.1, p. 57-64. ISSN : 00191019. DOI : [10.1111/j.1474-919X.1986.tb02092.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1986.tb02092.x). URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1474-919X.1986.tb02092.x>.
- RAYMOND, Lucie et al. (2014). "Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 185, p. 99-105. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2013.12.019](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.019). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.019>.
- ROOT, Richard B. (1973). "Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats : The Fauna of Collards (Brassica Oleracea)".

- In : *Ecological Monographs* 43.1, p. 95-124. ISSN : 00129615. DOI : [10.2307/1942161](https://doi.org/10.2307/1942161). arXiv : [arXiv:0905.2650v1](https://arxiv.org/abs/0905.2650v1). URL : <http://doi.wiley.com/10.2307/1942161>.
- RUSCH, Adrien et al. (2016). "Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 221, p. 198-204. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2016.01.039](https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039>.
- SALLIOU, Nicolas et Cécile BARNAUD (2017). "Landscape and biodiversity as new resources for agro-ecology ? Insights from farmers' perspectives". In : *Ecology and Society* 22.2. ISSN : 17083087. DOI : [10.5751/ES-09249-220216](https://doi.org/10.5751/ES-09249-220216).
- SCHELLHORN, Nancy A., Vesna GAGIC et Riccardo BOMMARCO (2015). "Time will tell : Resource continuity bolsters ecosystem services". In : *Trends in Ecology and Evolution* 30.9, p. 524-530. ISSN : 01695347. DOI : [10.1016/j.tree.2015.06.007](https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.007). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.007>.
- SIRAMI, Clélia et al. (août 2019). "Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116.33, p. 16442-16447. ISSN : 0027-8424. DOI : [10.1073/pnas.1906419116](https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116). URL : <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1906419116>.
- TAMBURINO, Lucia et al. (2020). *From population to production : 50 years of scientific literature on how to feed the world*. DOI : [10.1016/j.gfs.2019.100346](https://doi.org/10.1016/j.gfs.2019.100346).
- THEROND, Olivier et al. (2017). "A new analytical framework of farming system and agriculture model diversities . A review". In : DOI : [10.1007/s13593-017-0429-7](https://doi.org/10.1007/s13593-017-0429-7).
- THEROND, Olivier (2019). "Analyse, modélisation , évaluation et conception intégrées des systèmes et territoires agricoles". Thèse de doct. Institut National Polytechnique De Toulouse.
- TILMAN, David et al. (2011). "Global food demand and the sustainable intensification of agriculture". In : *PNAS* 108.50. DOI : [10.1073/pnas.1116437108](https://doi.org/10.1073/pnas.1116437108).
- TSCHARNTKE, Teja, Daniel S. KARP et al. (2016). "When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses". In : *Biological Conservation* 204, p. 449-458. ISSN : 00063207. DOI : [10.1016/j.biocon.2016.10.001](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001>.
- TSCHARNTKE, Teja, Jason M. TYLIANAKIS et al. (2012). "Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses". In : *Biological Reviews* 87.3, p. 661-685. ISSN : 14647931. DOI : [10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x). arXiv : [peerj.preprints.270v1](https://arxiv.org/abs/peerj.preprints.270v1) [[10.7287](https://doi.org/10.7287)].
- VAN EMDEN, HF (1990). "Plant diversity and natural enemy efficiency in agroecosystems." In : *Critical issues in biological control/edited by Manfred Mackauer and Lester E. Ehler, Jens Roland*.
- VERES, Andrea et al. (2013). "Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies ? A review". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, p. 110-117. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2011.05.027](https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027>.
- VIALATTE, Aude, Cecile BARNAUD et al. (2019). "A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes". In : *Ecology and Society* 24, p. 1653-1673. DOI : [10.1007/s10980-019-00829-4](https://doi.org/10.1007/s10980-019-00829-4).

- VIALATTE, Aude, Noëlline TSAFACK et al. (2017). "Landscape potential for pollen provisioning for beneficial insects favours biological control in crop fields". In : *Landscape Ecology* 32.3, p. 465-480. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-016-0481-8](https://doi.org/10.1007/s10980-016-0481-8).
- WEISENBURGER, Dennis D. (juin 1993). "Human health effects of agrichemical use". In : *Human Pathology* 24.6, p. 571-576. ISSN : 00468177. DOI : [10.1016/0046-8177\(93\)90234-8](https://doi.org/10.1016/0046-8177(93)90234-8). URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0046817793902348>.
- WHELAN, Christopher J., Daniel G. WENNY et Robert J. MARQUIS (2008). "Ecosystem services provided by birds". In : *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134, p. 25-60. ISSN : 17496632. DOI : [10.1196/annals.1439.003](https://doi.org/10.1196/annals.1439.003).
- WHITE, Emma V. et David P. ROY (juin 2015). "A contemporary decennial examination of changing agricultural field sizes using Landsat time series data". In : *Geo : Geography and Environment* 2.1, p. 33-54. ISSN : 20544049. DOI : [10.1002/geo2.4](https://doi.org/10.1002/geo2.4). URL : <http://doi.wiley.com/10.1002/geo2.4>.
- WU, Jianguo (juil. 2013). "Landscape sustainability science : Ecosystem services and human well-being in changing landscapes". In : *Landscape Ecology* 28.6, p. 999-1023. ISSN : 09212973. DOI : [10.1007/s10980-013-9894-9](https://doi.org/10.1007/s10980-013-9894-9). URL : [www.etymonline.com/](http://www.etymonline.com/).

## Deuxième partie

### REVUE DE LITTÉRATURE

Cette partie fait l'objet d'un article en préparation dans la revue *Ecological Applications*. Soumis en Mai 2020, il a été accepté avec révisions majeures. Un manuscrit révisé a été soumis en Décembre 2020, et est en attente d'un second tour de révision.

Ratsimba N., Théron O., Parry H., Monteil C., Vialatte A. (in prep.) "*Inconsistent responses of conservation biological control to landscape structure : new insights from a network-based review.*"



## INCONSISTENT RESPONSES OF CONSERVATION BIOLOGICAL CONTROL TO LANDSCAPE STRUCTURE: NEW INSIGHTS FROM A NETWORK-BASED REVIEW.

---

### 3.1 ABSTRACT

Conservation biological control (CBC) has been an active research topic in the last two decades and is now one of the key ways being explored to develop agroecological production systems. Using broad concepts and indicators, recent reviews and meta-analyses have highlighted major inconsistencies in the responses of CBC to landscape structure, revealing their context-dependent nature. To decipher these relations, we reviewed the scientific literature (50 articles) using (i) an original ontology allowing us to navigate across the different terms and concepts used in this literature, and (ii) a network-based methodology to describe the scattering, completeness and generalizability of scientific knowledge on CBC.

Our results highlight the strong information scattering caused by the variety of indicators used to describe both landscape structure and CBC. We observe trade-offs between the use of coarse concepts classically used in meta-analysis (e.g. landscape complexity) and the non-convergence of results (ambiguity). The network analysis points out consistently less information ambiguity when considering sub-networks focused on trophic chains than in the full information network, without losing connectance. We suggest that effects of landscape structure may be different between trophic chains because of specific selection pressures associated to cropping systems.

Our novel review procedure offers a relatively simple but powerful complementary approach to classical meta-analysis to explore ecological patterns. It highlights that crop trophic chain probably represents the adequate ecological unit to investigate landscape-CBC relationship. Designing pest suppressive landscapes while favoring farmland biodiversity will imply considering multiple crop trophic chains responding differently to landscape structure. Therefore, we recommend to assess the level of CBC at both crop field and landscape scales to inform decisions on the best individual or collective strategy to adopt.

### 3.2 INTRODUCTION

Keeping impacts of pests on crops below a sustainable threshold while limiting the use of chemical inputs is one of the main challenges facing agriculture in temperate regions today (Iglesias, Quiroga, and Moneo, 2012). Making better use of existing ecosystem services provided in the landscape by conservation biological control (CBC) is a key to achieving this objective, through “ecological intensification” (Kleijn et al., 2018). CBC relies on the idea that natural ecological food webs’ functioning in an agricultural landscape can benefit agricultural activities. CBC requires appropriate management strategies from the field to the agricultural landscape scale that seek to

promote natural enemy populations and their efficiency in regulating pest populations (Begg et al., 2017; Costanza et al., 1997; Crowder et al., 2010; Doré et al., 2011; Duru et al., 2015; W. Zhang et al., 2007). The influence of landscape structure (i.e. composition and configuration) on CBC has been studied intensively as certain beneficial organisms are expected to fulfill part of their lifecycle's needs outside crop fields (Begg et al., 2017; Kremen et al., 2007; Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015; Teja Tscharntke, Tylianakis, et al., 2012). In addition to experimental studies, reviews and meta-analyses are major contributors to this research field, as they explore the general patterns linking landscape structure to pest and/or natural enemy populations (Bianchi, Booij, and Tscharntke, 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011; Duarte et al., 2018; Veres et al., 2013). Even though various approaches were used, most of these studies have confirmed the hypothesis that landscape structure has an impact on pest and natural enemy populations and/or CBC.

However, as the aim of meta-analysis is to summarize the results of several experimental or observational studies (hereafter referred to as individual studies) in a single statistical frame, authors are faced with the variability of indicators used to describe landscape structure, pest populations, natural enemy populations and CBC level. One common solution is to tag each indicator to a broader concept like "landscape complexity" that groups indicators including the percentage of semi-natural habitats, percentage of land other than crop, length of semi-natural linear habitats, habitat diversity, etc. This method enables authors to provide insights into the general relationships between landscape structure and natural enemy populations. However, as it uses very coarse landscape descriptors, it is not suitable for producing actionable knowledge for landscape management.

To overcome the limits of meta-analysis, recent ambitious quantitative reviews explored the relationship between landscape structure and CBC by gathering observed data from multiple independent studies and performing their own statistical analyses. Using data from 132 studies (6,759 sites worldwide) to explore the relationship between landscape composition (percentage of crops or semi-natural habitats) and the abundance and activity of pest and natural enemies populations, the first of these reviews confirmed that, in many cases, CBC responds significantly to landscape structure, but that these responses can vary greatly in direction, according to the context (Karp et al., 2018).

Exploiting the same dataset as *ibid.*, two other recent quantitative reviews sought to disentangle the relationships between landscape and CBC. Effect of landscape (percentage of crops) on CBC is thus shown to be mediated by natural enemy richness, while no significant direct relationship was found between landscape composition and CBC level (Dainese et al., 2019, 1,475 sites). Moreover, both landscape composition (percentage of semi-natural habitats) and landscape configuration (edge density) appeared to have an interacting effect on natural enemy abundance and on the level of biological control (E. A. Martin et al., 2019, 1,637 sites).

The effects of other key determinants including agricultural practices and the characteristics of semi-natural habitats (SNH) were recently studied. First, agricultural practices can have a crucial impact on CBC as certain predators spending their whole life cycle within the crop can be greatly affected by tillage, for example (Eitzinger and Traugott, 2011; Rowen et al.,

2020; Tamburini et al., 2016). The effect of landscape on CBC may also depend on the intensity of pesticide application (Dainese et al., 2019; Ricci et al., 2019), and/or tillage intensity (Chabert and Sarthou, 2017; A. E. Martin et al., 2020; Tamburini et al., 2016). The effect of agricultural practices on CBC can also be expressed up to the landscape scale (e.g. Muneret, Auriol, et al., 2019; Muneret, Thiéry, et al., 2018). Moreover, biological control responses could be predicted as positive or negative, depending on the type of semi-natural habitat (SNH) used as a predictor (Karp et al., 2018). Variability of CBC responses appeared then to depend on the nature of the SNH, underlining the need to consider SNH through their functional benefits for natural enemies (Bartual et al., 2019; Holland, Bianchi, et al., 2016; Holland, Jeanneret, et al., 2020).

In this paper we present an original methodology to explore the reasons for the inconsistency observed in CBC's response to landscape complexity. Our method is based on the iterative development of a conceptual model of drivers of CBC, an ontology of indicators used to describe landscape and populations, an ontology-based database of results from experimental studies and a network-based analysis of these results. We focused our review on conventional cropping systems in temperate regions to avoid having to consider very varied ecological and agricultural contexts in which the drivers of CBC can strongly differ. Our review provides new insights into the ambiguity of observed patterns, which appear to be explained by both the coarseness of chosen indicators and the diversity of species and/or crops studied.

### 3.3 MATERIALS AND METHODS

#### 3.3.1 *Analysis plan*

To perform our review, we selected a corpus of individual studies, then extracted the data needed from each publication and analyzed these data following a novel methodology we designed specifically (Figure 3.1).

#### 3.3.2 *Study selection*

Using Web of Science (WOS), we selected studies that explored relationships between landscape structure and biological control. As our aim was to evaluate the advantages of a highly detailed approach over standard meta-analysis, we used search chains already used in the meta-analyses of Chaplin-Kramer et al., 2011) and Veres et al., 2013 (see Section A.1 in the appendix). No conditions on the publication date were specified. The search request was made in Web of Science on June 3rd, 2019 and resulted in the identification of 4,194 papers. Focusing on conventional systems in temperate climates, we selected studies that quantitatively analyzed relationships between CBC responses, i.e. natural enemies community (abundance and/or species richness), pest community (abundance and/or species richness), CBC level (e.g. predation rate), crop damage and/or yield, and CBC predictors, i.e. landscape-related indicators, agricultural practices, field characteristics and/or characteristics of the areas in the vicinity of the field. Studies that didn't match these criteria

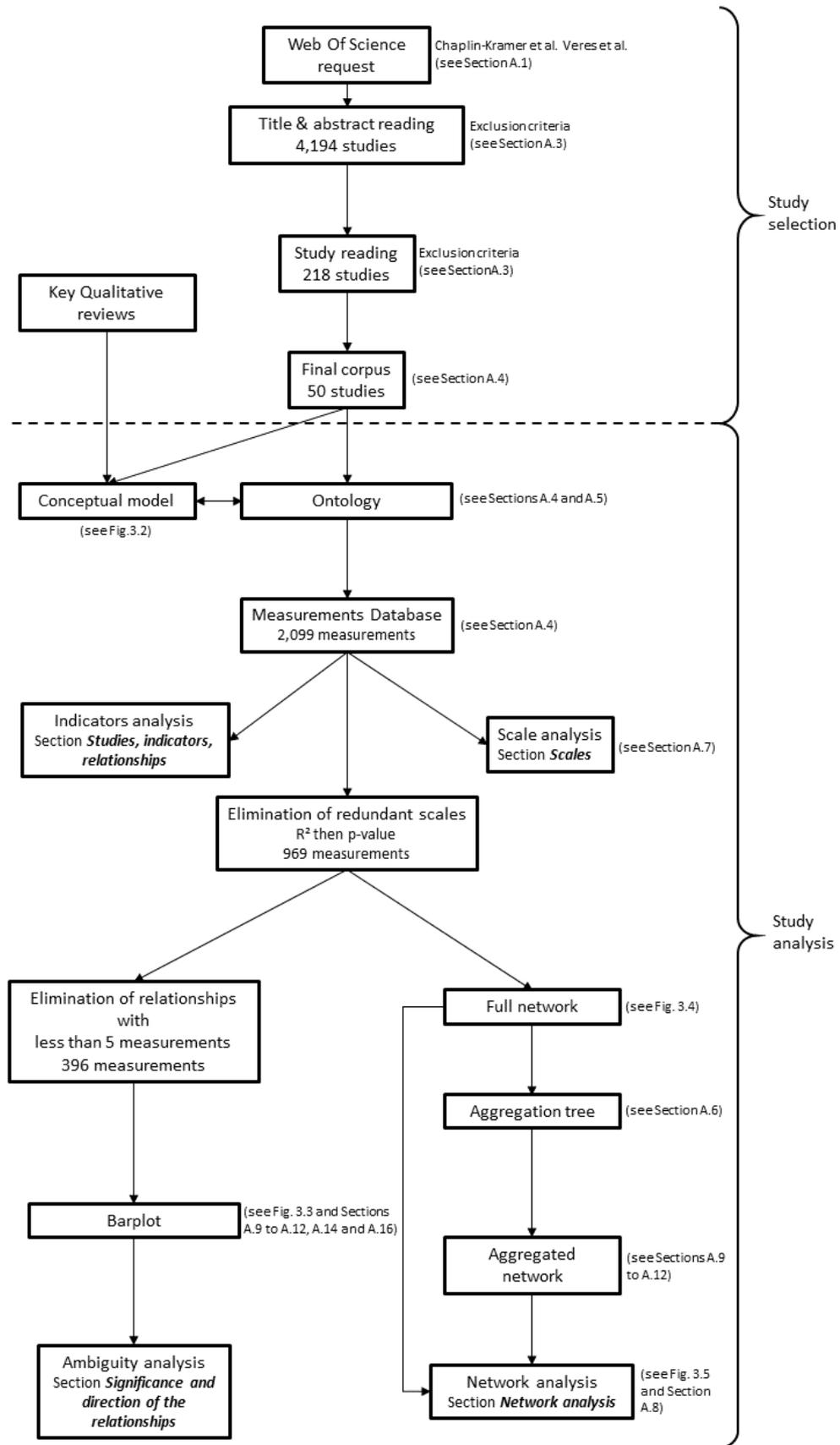


Figure 3.1: Overview of the methodology developed for this review, from the selection of the article corpus (up) to the analysis of data (down).

were excluded from our analyses (Section A.2). We selected a preliminary corpus of 218 studies by reading the title and the abstract of the 4,194 papers. We then made a second selection by reading the 218 publications in full. In total, 50 articles, published between 1997 and 2019, matched our criteria and were included in our analysis. The full selection process of the corpus is summarized through the PRISMA protocol (Section A.2) (Moher et al., 2009). Among the 50 elemental studies analyzed, the majority focused on cereals ( $n = 31$ ) or oilseed rape ( $n = 14$ ). Other studies have been conducted on maize ( $n = 4$ ), soybean ( $n = 2$ ) and/or alfalfa ( $n = 3$ ). Some of the studies focused on several of these crops ( $n = 4$ ). In cereals, we recorded 25 studies experimenting on aphid and/or their natural enemies. On oilseed rape, all studies focused on pollen beetles or their natural enemies ( $n = 14$ ).

### 3.3.3 Conceptual model

To structure the analysis of individual studies, we developed a conceptual model of drivers of CBC based on recent qualitative reviews by Begg et al., 2017 and Jonsson et al., 2014 (Figure 3.2). The conceptual model defines all the entities in the study system (i.e. objects of the model; e.g. “Local population of natural enemies”) their properties (e.g. “Diversity” and “Abundance”) and the indicators used to describe these properties (e.g. “Shannon index” and “Species richness”). It also defines the nature of relationships between entities. This first version of the conceptual model was then updated according to the analysis of the selected corpus.

In this model, biodiversity was considered at three scales: regional pool groups corresponding to all the species available in the biogeographic area considered, landscape pool groups corresponding to all species present at the landscape scale, and local pool groups corresponding to all the species present in the focal field. We considered three guilds of organism: pests (i.e. insects capable of causing damage to the focal crop), natural enemies (i.e. insects or arachnids capable of predating/parasitizing these pests) and alternative prey/hosts (i.e. other insects predated/parasitized by these natural enemies).

According to the niche theory (Chase and Leibold, 2004), a landscape species pool is a subset of regional pools selected by landscape filters, here defined as landscape structure and agricultural practices at the landscape scale; this theory involves ecological processes including selection and dispersal but stochastic processes such as genetic drift could also occur (Hubbell, 2001). Similarly, a local species pool is a subset of landscape pools selected by local filters, defined as the combined influence of agricultural practices at the local scale, the characteristics of the sampled field (e.g. pedology or slope), and the immediate vicinity of the field.

CBC service delivery is defined as the result of the trophic interaction between pests and natural enemies at the local level, whereas CBC disservice delivery is the result of the interaction between natural enemies and organisms considered as beneficial (either other natural enemies i.e. intra-guild predation, or organisms delivering other services, such as earthworms). The crop yield (production) is the result of the interaction between the conditions in the focal field and CBC delivery (or lack of delivery).

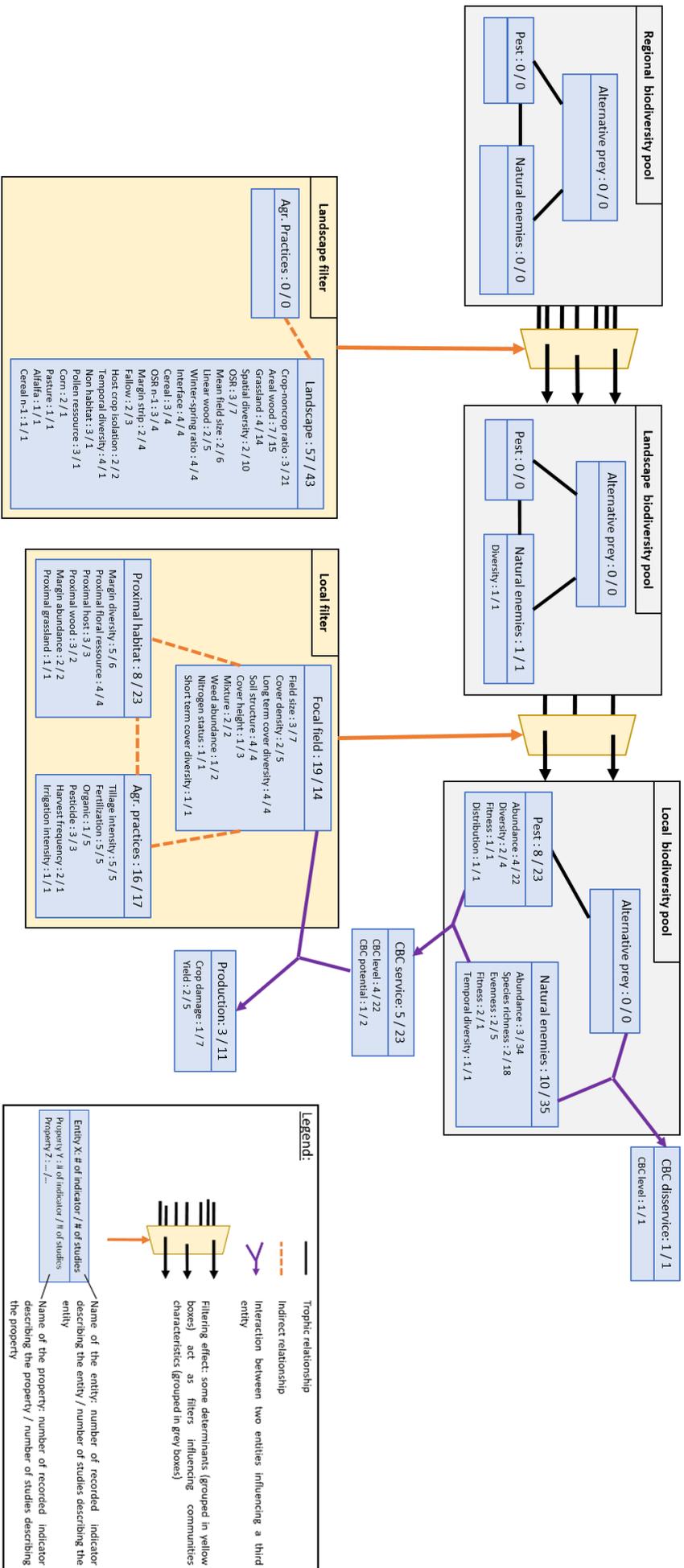


Figure 3.2: Conceptual model of drivers of CBC derived from Begg et al., 2017, Jonsson et al., 2014 and updated along the analysis of individual studies. Entities of the model are named at the top of blue boxes, along with the number of indicators used in individual studies to qualify them, and the number of individual studies in which they were considered. Properties of entities studied in reviewed studies are mentioned underneath, with the number of indicators and individual studies.

### 3.3.4 *Ontology and database*

As the studies we reviewed used different terms for the same indicator, and vice versa, we developed an ontology to integrate individual knowledge from multiple studies without ambiguity. This ontology, that provides clear formal naming and definition for each indicator, was built iteratively throughout our review of the selected studies (see [Section A.5](#) for details).

In this article, the term *relationship* describes the relationship between a predictor indicator and a response indicator that was measured once or several times in one or more studies. *Measurement* describes a single measurement of the relationship between the two indicators performed in one study.

Each measurement represents one entry in the database. If the same relationship (i.e. same predictor and response) was measured at several scales, each scale was recorded as a separate measurement in the database. The same process applied to relationships measured in several years, in several species of pests or natural enemies and in several crops. For each measurement, we recorded information on the pest and natural enemy taxa, the crop, the measurement date, direction (positive or negative) of the measurement, the number of repetitions and the scale of measurement. We recorded in the database the outcome of every statistical test linking a predictor indicator to a response indicator, whether the result was significant or not. We then classified measurements into three categories: non-significant, positive and negative. A measurement was classified as “non-significant” when it was interpreted as such by the authors. The p-value was the statistic most frequently used by the authors to discriminate significant results (p-value > 0.05). In the case of multi-model inference, the sum of Akaike weights was always used as an indicator of significance ( $\sum w_i > 0.6$ ).

When the measurement was significant, we classified it as “positive” or “negative” according to the direction of the relationship found. We encountered a few instances where an interaction between explanatory variables changed the direction of the relationship. However, those instances were rare, and we didn’t find any relationship (i.e. same explanatory variables and same predicted variable) that was measured more than once. As a consequence, we could not include these in the analysis.

### 3.3.5 *Multi-scale measurements*

Many of the studies described landscape structure within different sizes of circular buffers (hereafter scale) surrounding the focal field. To test the effect of these different scales on significance of measurements we compared the proportion of significant measurements between scales by performing a pairwise Pearson’s chi-squared test, with Bonferroni correction of the p-value. For the following steps of our analysis, to avoid a pseudo-replication bias linked to the multiscale measurements of the same relationship, we chose to retain only the measurement with the highest  $R^2$ . When the  $R^2$  was not specified by authors, we kept the measurements with the lowest p-value.

### 3.3.6 *Effects of indicator aggregation*

To test the effect of different levels of indicator aggregation on outcomes of studies like meta-analysis, we built an aggregation tree for each entity of our final conceptual model: Landscape, Agricultural practices, Proximal habitat, Focal field, Landscape natural enemy community, Local natural enemy community, Local pest community, CBC service, CBC disservice and Production (see [Figure 3.2](#) and [Section A.6](#)). At the bottom of the tree, indicators referring to the same property (variable), but measured using different protocols, were grouped under the same name. Moving up the tree, these groups were merged into broader concepts, according to the proximity of the properties they represented. The two higher levels reflect the typical level of aggregation found in other meta-analyses. We then explored the effects of aggregating the indicators by comparing the results obtained using five different levels of aggregation: no aggregation (level 0), aggregation at the property level (level 1) and three higher levels (level 2, 3 and 4). We quantified the effects of aggregation level in terms of proportion of ambiguous relationships (i.e. with both negative and positive significant measurements).

### 3.3.7 *Relationship network and network indices*

Based on the measurement database, we built a bi-partite network, in which the indicators are represented by nodes and the measurements by edges linking the nodes/indicators, one edge representing one measurement. Bipartite networks are a type of network where nodes can be discriminated into two different categories, and where one node cannot be linked to another node of the same category. Here the two categories of nodes are predictor indicators and response indicators. We built a graphical representation of the network using the R package “igraph” (Csardi and Nepusz, 2006). Then, using bipartite package (Dormann et al., 2009), we explored the properties of the network by assessing two indices: network connectance and nestedness. Connectance represents the ratio of the number of links established in a network to the total number of possible links. Nestedness reflects the structure of the network, as in a highly nested network, nodes (here, indicators) with few connections have a tendency to interact with well-connected other nodes, i.e. there is few relationships between little used indicators, but rather a majority of relationships between highly used indicators or between one little used indicator and one highly used indicator.

We also calculated these two indices for the different aggregated indicator networks, and for two sub-networks corresponding to the two most investigated trophic chains: (i) oilseed rape / pollen beetle / predators and parasitoids, and (ii) winter wheat / aphids / predators and parasitoids. Nestedness of all networks were compared to randomly generated null networks (1,000 null networks using the “nullmodel” function from the bipartite R package, “r2d” method).

## 3.4 RESULTS

### 3.4.1 *Studies, indicators, relationships*

Fifty studies matched our selection criteria (see [Section A.2](#)). Interestingly, while we didn't specify any publication date in our request, the oldest publication to match our criteria was only published in 1997.

We identified a total of 138 different predictor ( $n = 110$ ) and response ( $n = 28$ ) indicators used in these 50 studies. Surprisingly, 88 indicators (63.7%) were only used once across our whole corpus (i.e. used in only one article of our corpus). The number of indicators used to describe an entity varied greatly between entities, and the same applied for properties ([Figure 3.2](#)). Of all the indicators, 71% had at least one significant measurement ( $n = 98$ ).

A total of 387 different relationships between these indicators were studied through 2,099 recorded individual measurements. After sorting multi-scale measurements by selecting only the scale with the best explanatory power, 969 measurements remained. A total of 173 relationships (48.4% of measured relationships) were measured only once. In addition to relationships between a predictor and a response indicator, 30 relationships between response indicators were also analyzed.

### 3.4.2 *Land cover categories*

We encountered marked diversity in the classification of land cover. This diversity is illustrated by the landscape descriptors used, e.g. diversity indexes (Shannon and Simpson diversity index), which were calculated based on 3 to 21 categories depending on the individual study. The nature of the categories also varied considerably across individual studies. For instance, the definition of "semi-natural habitat" varied across studies, sometimes including orchards or sown wildflower areas.

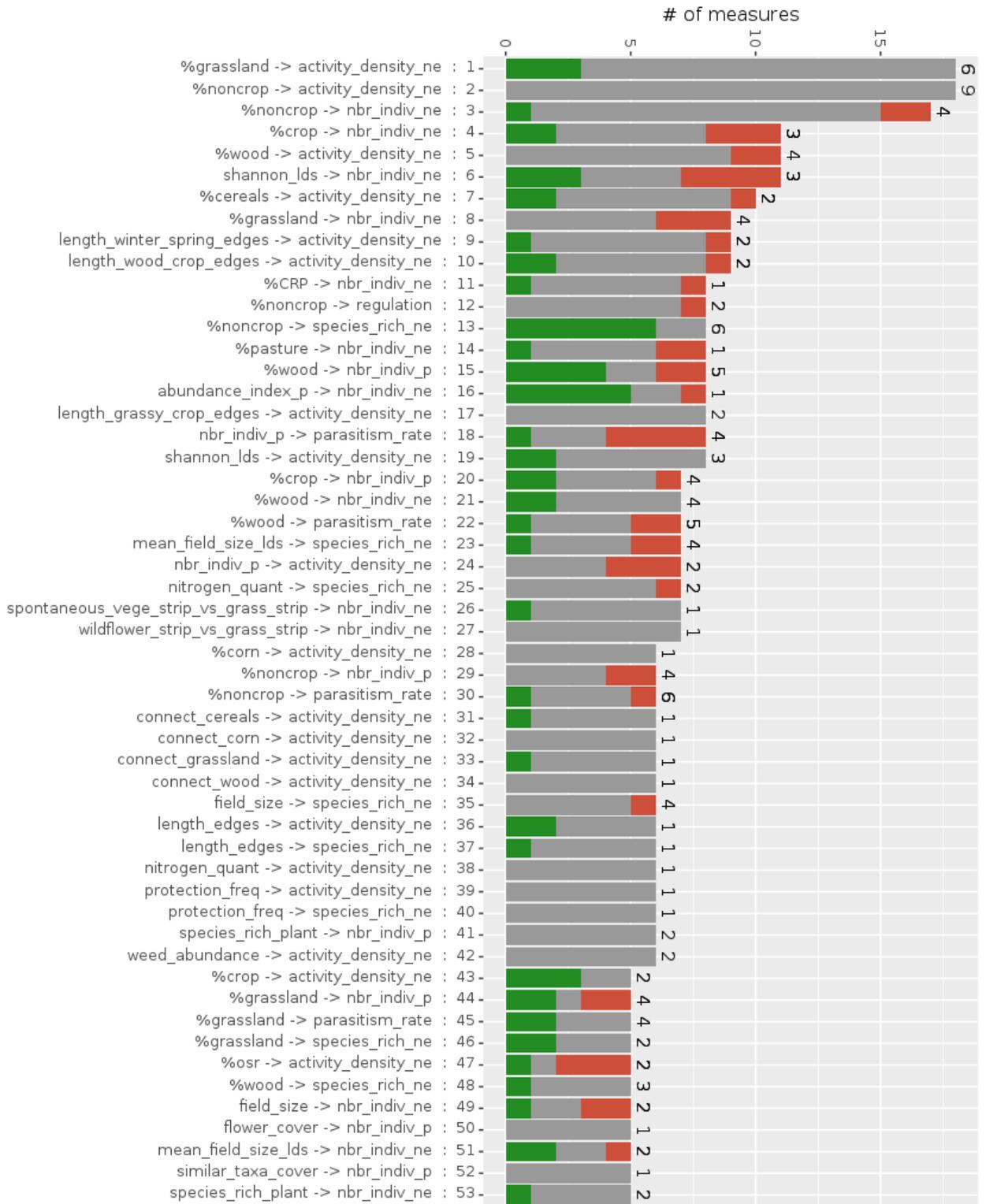
### 3.4.3 *Scales*

Measurements of predictor indicators were made at four different types of scale: cultivated area, field (including field margins), the farm, and the buffer zone around the sampling area of response indicators. For the latter, circular buffer zones around the sampling area of the response indicators were mainly used to measure landscape variables, although a few individual studies ( $n = 3$ ) used square buffer zones. Thirty-four different diameters were used for the buffer zones, ranging from 50 to 20,000 meters. No significant effect of the selected scale on the proportion of significant measures was found (see [Section A.7](#) for statistical results).

### 3.4.4 *Significance and direction of the relationships*

From the 969 measurements we selected, 689 (71.1%) haven't demonstrated any statistical link between the predictor indicator and the response indicator, and were therefore classified as non-significant. As a consequence, 54% ( $n = 209$ ) of the 387 relationships recorded had only non-significant measures.

Figure 3.3: Number of measurements per relationship, with no indicator aggregation (level 0). Significant positive values are in green, significant negative values are in red, and non-significant values are in grey. Only relationships with 5 or more measurements are shown. The number of studies per relationship is indicated above bars. Name of the relationship and relationship No. are indicated on the x axis. ne: natural enemies; p: pests; nbr: indiv: abundance; species\_rich: species richness. For results specific to cereal and oilseed rape tri-trophic chains, see Figure A.2 to Figure A.5



We analyzed the results regarding the 53 relationships measured at least five times, for which we examined the nature of the indicators used, along with the number of significant positive, negative or non-significant measures found for each (Figure 3.3). Here, only two relationships had a majority of significant measurements in one direction (positive or negative): [percentage of non-crop habitat - species richness of natural enemies] (no. 13) and [percentage of crop - activity density of natural enemies] (no. 43). However, for relationship no. 13 most of the measurements ( $n = 6$ ) were done in wheat fields, only one was made in oilseed rape fields, and one in soybean fields. For relationship no. 43, 3 measurements were made in wheat fields, of which 1 was positive and 2 were non-significant, and 2 measurements were made in oilseed rape fields and were both positive. Among the 51 remaining relationships: (i) 19 relationships had ambiguous results, (ii) 19 had a majority of non-significant values and (iii) 13 relationships had no significant values. Only six relationships (no. 1,2,13,15,22,30) were investigated in at least five studies.

Where relations were ambiguous (both positive and negative results were observed in different studies) we investigated further. We identified characteristics that differed between studies when investigating the same relation, as a possible explanation of the disagreement (these are summarized in ??). We observed that the majority of the ambiguity of a relationship can be explained by the different species (79%) and/or crop (47%) studied i.e. trophic chains. For instance, in relationship no. 3 (between the percentage of non-crop habitats and the abundance of natural enemies), positive values were observed for *Hippodamia parenthesis* (Coccinellidae), while negative values were observed for *Nabis americanoferus* (Nabidae) and *Coleomegilla maculate* (Coccinellidae). Some ambiguous relationships could be explained by a combination of causes, such as both the species and the crops. For instance, in relationship no. 7 (between the percentage of cereals in the landscape and the density of the natural enemies' activity), a positive relationship was found between the percentage of cereals in the landscape and the abundance of *Poecilus cupreus* in cereal fields and *Anchomenus dorsalis* in oilseed rape fields, whereas the relationship was negative for the abundance of *A. dorsalis* in cereal fields.

#### 3.4.5 Aggregation effect

We tested the effect of our four levels of aggregation of indicators on the number of measurements per relationship, the ambiguity regarding their direction and the two investigated network indices (Table 3.2). As it was based on a bipartite network analysis, in this analysis we did not take the relationships between response indicators ( $n=30$ ) into account. The number of relationships with 5 or more measurements increased between the detailed network (no aggregation,  $n = 53$ ) and level 1 ( $n = 63$ ), then decreased at a higher aggregation level since some relationships were pooled. Due to aggregation, pooling studies dealing with different species, crops, etc., the number of ambiguous relationships increased over aggregation levels: No aggregation:  $n = 19$  (36%); level 1:  $n = 26$  (41%); level 2:  $n = 33$  (56%); level 3:  $n = 30$  (60%); level 4:  $n = 25$  (55%). The number of relationships with a majority of significant one direction measurements was relatively low (always

Relationship No.	Name of relationship	Difference(s) between studies
3	%noncrop → nbr_indiv_ne	species
4	%crop → nbr_indiv_ne	species * crop
6	shannon_lds → nbr_indiv_ne	species
7	%cereals → activity_density_ne	species * crop
9	length_winter_spring_edges → activity_density_ne	crop + scale
10	length_wood_crop_edges → activity_density_ne	scale
11	%CRP → nbr_indiv_ne	species (or group)
14	%pasture → nbr_indiv_ne	species
15	%wood → nbr_indiv_p	season * scale
16	abundance_index_p → nbr_indiv_ne	species
18	nbr_indiv_p → parasitism_rate	species + crop + scale
20	%crop → nbr_indiv_p	species (or group) + crop
22	%wood → parasitism_rate	species + crop
23	mean_field_size_lds → species_rich_ne	species (or group)
30	%noncrop → parasitism_rate	species + crop + scale
44	%grassland → nbr_indiv_p	-
47	%osr → activity_density_ne	species * crop
49	field_size → nbr_indiv_ne	species (or group) + crop
51	mean_field_size_lds → nbr_indiv_ne	species * season

Table 3.1: Student's T-Test results comparing observed nestedness of the indicators network to the mean nestedness of null networks. 1,000 null networks were randomly generated for every level of aggregation.

	Level 0 (No aggregation)	Level 1	Level 2	Level 3	Level 4	OSR trophic chain	WC trophic chain
Number of indicators	138	57	38	25	22	53	79
Number of relationships	359 <b>387</b>	182 <b>197</b>	120 <b>134</b>	83 <b>97</b>	65 <b>79</b>	97 <b>114</b>	196 <b>201</b>
Connectance	0.1359848	0.3095238	0.4	0.5763889	0.6018519	0.1924603	0.2107527
Nestedness	6.602073	9.348405	8.802367	14.3597	9.742925	8.575832	7.182229
Percentage of relationships with 5 measurements or more*	14% (n = 50)	32% (n = 58)	45% (n = 54)	54% (n = 45)	62% (n = 40)	3% (n = 4)	9% (n = 18)
Percentage of relationships with 5 measurements or more & high significance**	4% (n = 2)	3% (n = 2)	2% (n = 1)	0% (n = 0)	0% (n = 0)	0% (n = 0)	6% (n = 1)
Percentage of relationships with 5 measurements or more & low significance**	36% (n = 18)	38% (n = 22)	31% (n = 17)	29% (n = 13)	33% (n = 13)	33% (n = 1)	33% (n = 6)
Percentage of relationships with 5 measurements or more & non-significant**	26% (n = 13)	20% (n = 12)	13% (n = 7)	13% (n = 6)	15% (n = 6)	67% (n = 2)	39% (n = 7)
Percentage of relationships with 5 measurements or more & ambiguous**	34% (n = 17)	37% (n = 22)	54% (n = 29)	64% (n = 26)	52% (n = 21)	0% (n = 0)	22% (n = 4)

Table 3.2: Number of indicators, relationships and network indices, for 5 levels of aggregation and two trophic chains. Values for the complete network, including inter-responses measures are given in bold numbers. OSR: oilseed rape, WC: winter cereals. (\* in relation to the total number of relationships) (\*\*in relation to the number of relationships with at least 5 measurements)

less than 5%) compared to the total number of relationships regardless of the level of aggregation. Furthermore, aggregation did not significantly modify the distribution of the number of measurements per relationship, which remained on average low while a few relationships were very well studied, with more than 50 measurements (see [Figure A.2](#) to [Figure A.5](#) for the results for the most studied relationships at every level of aggregation).

### 3.4.6 Network analysis

We built a network based on the relationships recorded between predictor and response indicators (see [Figure 3.4](#) for the full network and [Figure A.7](#) and [Figure A.9](#) for the sub-networks for cereal and oilseed trophic chains). This network has a dense center, structured around the most used indicators, and includes most of the relationships measured at least five times (see [Figure 3.3](#) for details). Around this center, the peripheral area is composed of much less frequently used indicators, only linked to the rest of the network by one or few relationships with one of few measurements. The connectance network index significantly increased with aggregation, from 13% of possible

measurements explored when no aggregation was applied to 60% in level 4 aggregation (Table 3.2). As expected, aggregating indicators helped build a denser network. Whatever the aggregation level, nestedness was always significantly higher than in randomly generated null networks, indicating a relatively nested organization of networks (see Table A.6 for statistical results). This implies that rarely studied indicators were mainly paired with widely studied indicators. When investigating the correlation between connectance and proportion of ambiguous relationships (with more than 5 measurements), for the full network, we observed that ambiguity increased strongly with connectance (Pearson's  $r = 0.93$ ,  $t = 4.2$ ,  $p$ -value = 0.02, see Figure 3.5). We compared the proportion of ambiguous relationships between oilseed rape sub-network and full network and between wheat sub-network and full network, for every aggregation levels (0 to 4). It stayed systematically lower for oilseed rape (between 31% and 100% lower, depending on the aggregation level) and for wheat (between 27.3% and 47.4% lower). The oilseed rape network had no ambiguous relationships for the two lower levels of aggregation. The wheat network reached a high connectance (more than 0.8) while maintaining ambiguity under 0.4.

### 3.5 DISCUSSION

Based on a relatively simple collection of results from peer-reviewed articles, the combination of an ontology with a network analysis approach provides a novel method with which to conduct a meta-analysis. The ontology is essential as it provides a common unambiguous conceptual basis to the analysis of results from different studies. It organizes information according to defined levels of aggregation based on a conceptual framework on the system functioning. Network analysis provides objective indicators on the scattering, completeness and generalizability of information available on the topic at the different levels of organization established by the conceptual framework. The exploration of information by networks allows for testing of presumed organization patterns in a quantitative manner. Thus, if, as in our study, ambiguity increases with the levels of aggregation, the common concept of aggregation must be questioned.

A recent quantitative review stated that CBC and natural enemy populations exhibited inconsistent i.e. both positive and negative responses to landscape composition (Karp et al., 2018). Our findings agree with these conclusions as very few unambiguous patterns emerged from our analyses. Furthermore, analyzing the outcomes of individual studies without aggregating indicators enabled us to show that variation in CBC responses to landscape context persisted even when considering landscape features finely.

#### 3.5.1 *Information scattering on the CBC issue*

Overall, we showed that despite being intensively explored, knowledge on the influence of landscape on CBC is extremely scattered, in multiple aspects.

A very high variability of indicators and hence, of relationships, was explored across the studies of our corpus. It is particularly the case for landscape cover classification. Even if the majority of the predictor indicators

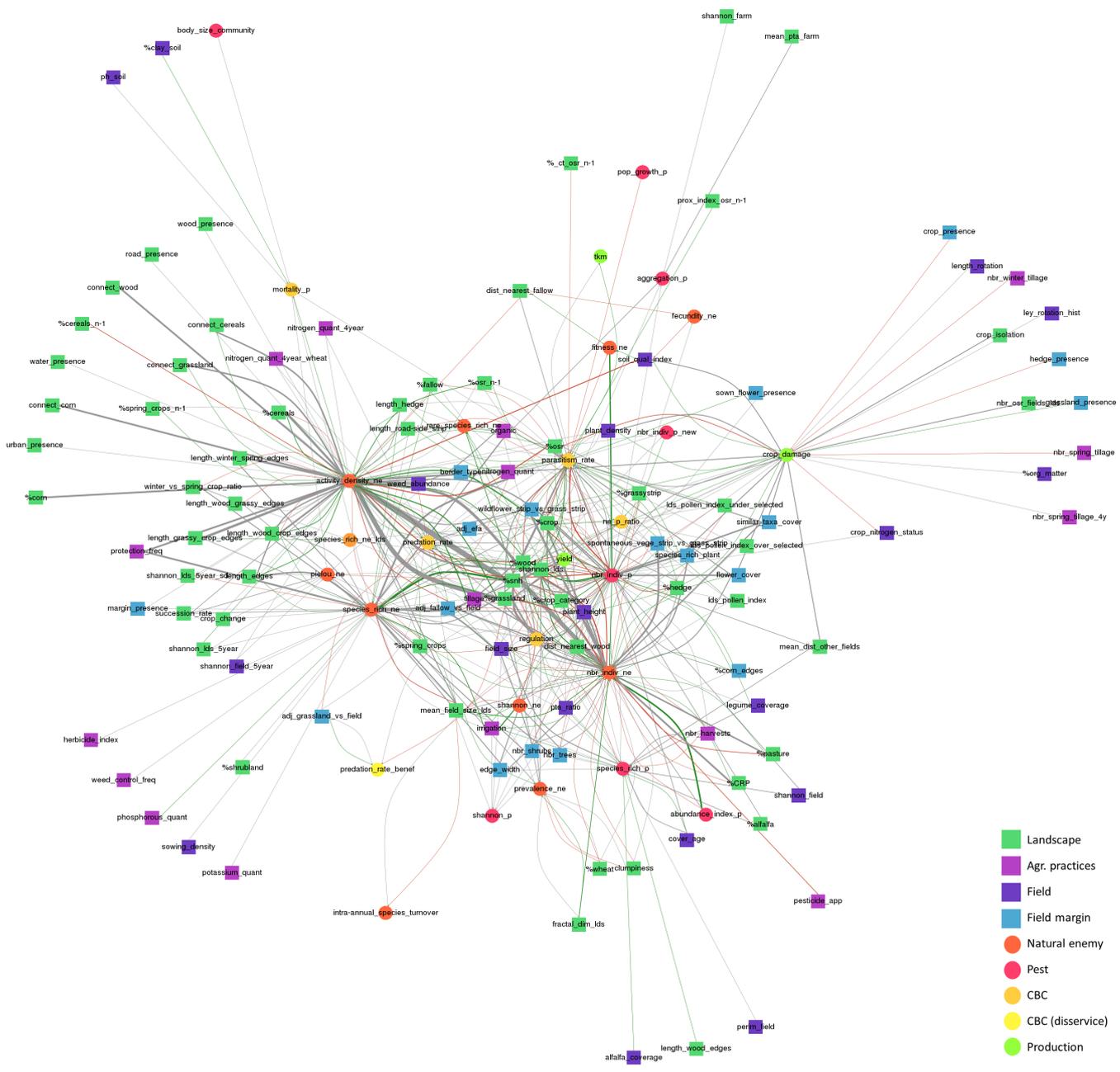


Figure 3.4: Bi-partite network of predictor and response indicators (nodes) and the relationships between them (edges) investigated in the 50 reviewed studies. Grey edges are non-significant values, green edges are significant positive values and red edges are significant negative values. The thickness of edges represents the number of measurements. Square nodes represent predictor indicators, and circular nodes represent response indicators. More details on the relationships located in the center of the network can be found in [Figure 3.3](#), which shows results recorded for the most studied relationships. Specific subnetwork for cereal tri-trophic chain and oilseed rape tri-trophic chain are accessible in [Figure A.7](#) and [Figure A.9](#)

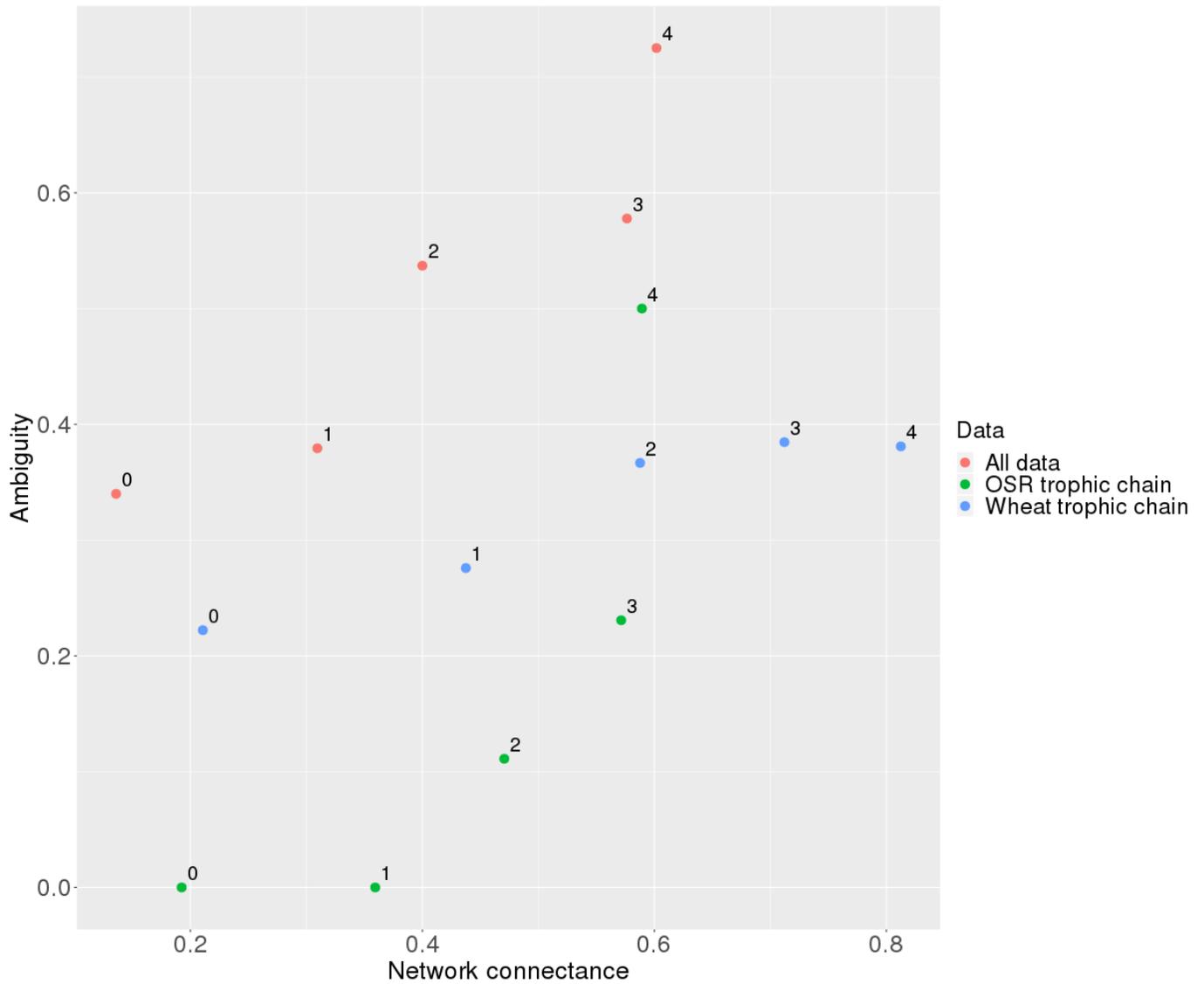


Figure 3.5: Regression between ambiguity (proportion of ambiguous relationships over the total number of relationships with 5 measurements or more) and network connectance (proportion of relationships measured over the total number of possible relationships) for the full network, in red (Pearson's  $r = 0.93$ ,  $t=4.2$ ,  $p$ -value = 0.02), and for oilseed rape and wheat trophic chains, in green and blue respectively. Levels of aggregation are indicated next to each data point.

used had at least one significant measurement, 63.7% of them had only been used in one study. Authors probably selected indicators adapted to the agrobiogeographical context of their study. However, landscape descriptors were rarely defined based on the resources provided to organisms (except Vialatte et al., 2017).

A wide variety of relational scales was also observed in the literature. While some scales were recurrent (500m, 1,000m and 1,500m diameter buffer zones), as Karp et al., 2018, we found no significant difference between scales in terms of the proportion of significant measurements. As the scale of effect may depend on the species traits and can also differ among landscape variables (Galán-Acedo et al., 2018; Miguët et al., 2016), a unique scale of effect may not be detectable with such transversal approaches.

Involved organisms were considered at very different biological levels depending on the study, from a specific development stage of one species to a whole guild. Therefore, conclusions concerning CBC may vary greatly from study to study depending on how the organisms were described. It also prevented us from using functional groups of species whereas the functional approach appears interesting to better understand relationships between landscape structure and CBC (Haan, Y. Zhang, and Landis, 2019; E. A. Martin et al., 2019).

This great dispersion of the studies of our corpus may explain the difficulty encountered when attempts were made to capitalize on the knowledge provided without using broad imprecise concepts. The nestedness of the network was relatively high at every level of aggregation tested, showing organization around a number of relatively frequently studied indicators, with the rarely studied indicators only measured occasionally alongside these.

### 3.5.2 *Effects of information aggregation*

Most reviews and meta-analyses are based on aggregation of indicators into broader concepts to increase the number of measurements per relationship and, in turn, to gain statistical power (Chaplin-Kramer et al., 2011; Duarte et al., 2018). Here we have shown that although aggregation improved network connectance it also increased the number of ambiguous relationships. This meant that even relatively close indicators (i.e. indicators located close to one another in our aggregation tree) did not produce the same results for the relationships represented. This reinforces our assumption that current analyses are too coarse-grained to grasp the complexity of the system's behavior.

### 3.5.3 *Two unambiguous patterns observed*

Two relationships stood out as non-ambiguous in our analysis (i.e. in the same direction): the positive effect of the percentage of non-crop habitat in the landscape on the species richness of natural enemies (relationship no. 13, Fig. 3), and the positive effect of the percentage of crop in the landscape on the activity density of natural enemies (relationship no. 43, Figure 3.3). The first one is well admitted since the review of Bianchi, Booij, and Tschardtke, 2006. However, our study does not make it possible to conclude the universal

nature of this relationship because it is actually measured in our corpus only on wheat. The second one has unsettled results depending on the crop again, with positive measurements in oilseed rape and a mix of positive and non-significant measurements in spring cereals.

#### 3.5.4 *Structuring information according to trophic chains*

A goal of conservation biocontrol is to manage available resources in the landscape and as well as conditions within the field to support viable populations of natural enemies of crop pests (Begg et al., 2017; Pickett and Bugg, 1999; Rowen et al., 2020). However, natural habitat can fail to support biological pest control in crop fields: five ecological hypotheses are identified to explain this failure observed in case studies (Teja Tschardt, Karp, et al., 2016). But a novel and complementary hypothesis emerges through our study. It highlights that the majority of information ambiguity (i.e. the contradictions observed between studies for the same relationship) is probably explained by the different trophic chains investigated in these studies. Results obtained through the detailed comparison of the studies are supported by our network analysis. Indeed, we observed consistently less information ambiguity when considering the relationship between landscape structure and CBC across trophic chains than in the full information network, without losing network connectance. However, the number of studies per trophic chain remains relatively low and little information is available, as evidenced by the low number of relationships measured at least five times for the two trophic chains we investigated.

Importance of trophic chains in the CBC issue is emerging in the very recent literature (e.g., Holland, Jeanneret, et al., 2020; McHugh et al., 2020). Effects of landscape structure may be different between trophic chains because, in addition to general selection pressures (such as ecological interactions, climatic and biogeographic conditions), involved organisms are facing specific selection pressures over different interacting scales: from crop plant (with its typical biological traits) and cropping system (with specific crop sequence and agricultural practices within and over years) to landscape scale (including landscape composition and configuration, landscape practices and their dynamics) (Begg et al., 2017; Holland, Jeanneret, et al., 2020; Muneret, Thiéry, et al., 2018; Ricci et al., 2019).

This implies that while crop trophic chain probably represents an adequate ecological unit to investigate relationships between landscape structure and CBC, designing pest suppressive landscapes will imply considering multiple crop trophic chains responding differently to landscape structure. For example in our study, the percentage of wood in the landscape was found to have a positive effect (or non-significant, depending on the study) on the parasitism rate of pollen beetles in oilseed rape fields, and a negative (or non-significant) effect on the parasitism rate of aphids in wheat fields. However, as increasing the number of crop types in the landscape has a positive effect on farmland biodiversity (Alignier et al., 2020; Sirami et al., 2019), bundles of nature-based solutions are expected in heterogeneous agricultural landscapes. The challenge will be to assess the level of CBC at both crop field and landscape scales to inform decisions on the best individual or collective strategy to adopt (Vialatte et al., 2019).

Finally, considering trophic chains may seem somewhat anachronistic with regard to the current possibility to study food webs, but while this topic is in full swing, the literature available today concerning CBC is only in its infancy. The influence of food web complexity on biocontrol questioned by Gagic et al., 2011 is still not clearly defined today. However, the analysis method developed in our article seems appropriate to synthesize future knowledge on the subject, by allowing to explicitly consider landscape effects on the different organisms of the targeted food web. A subnetwork dedicated to the food web associated to a specific pest could be built, and possible synergies or antagonisms between landscape management modalities through their effect on different members of the food web could be identified.

### 3.5.5 *Knowledge gaps and research agenda*

First, our findings should encourage the scientific community to identify a core set of well-defined indicators (predictors and responses) in a shared ontology to produce generalizable knowledge. Such a core set of response and predictor indicators could emerge in studies thanks to explicit proposals. The list of non-ambiguous and ambiguous relationships identified in our study and the ontology we built could be a starting point. A set of standardized measurement methods could be identified in the same way. Prey cards, for example, appear appropriate to analyse the effects of landscape structure on trophic chains associated to CBC (McHugh et al., 2020; Meyer et al., 2016).

An approach like the one we are proposing, based on a shared set of indicator and an ontology, could be implemented to investigate different trophic chains at stake for agriculture in a uniform way, thus making scientific knowledge capitalization possible. This seems crucial in order to propose robust recommendations, actionable by stakeholders involved in landscape and farm management.

Second, our analysis recorded very few dynamic indicators for either predictors or responses. Examples include a land cover Shannon diversity index calculated over several years, or the percentage of oilseed rape area cultivated the preceding year, as predictors (Delaune et al., 2019). Spatiotemporal resource (dis)continuity, hypothesized by Schellhorn, Gagic, and Bommarco, 2015 to be a key determinant of CBC, was never mentioned. Yet, as pointed out by Karp et al., 2018, we may miss key information by considering that processes remain stable over time, whereas in reality, they are strongly seasonal, and as the success of CBC also depends on the timing of delivery (Begg et al., 2017).

Third, while none of the elemental studies in our corpus took climate into consideration, we highlight that evidence for the strong influence of climate on biocontrol and pest outbreaks (Delaune et al., 2019) should be taken into account. Finally, agroecosystems are complex systems that may need to be considered holistically to decipher their functioning. Accordingly, we argue that CBC studies are needed that consider regional, landscape and local characteristics jointly. However very few interactions (i.e. co-action of multiple determinants on CBC) were reported in the individual studies we analyzed. Yet a strong interaction between the influence of landscape composition and configuration on the abundance of natural enemies and CBC

level has been recently found in a recent quantitative review (E. A. Martin et al., 2019), while the agricultural practices at the landscape scale play an important role in CBC (Jonsson et al., 2014; Muneret, Thiéry, et al., 2018). Investigating interplay between landscape structure and agricultural practices may be even more urgent since recent studies highlighted the importance of practices compared with crop heterogeneity (A. E. Martin et al., 2020) or more generally, with landscape structure (Ricci et al., 2019).

### 3.6 CONCLUSION

Thanks to this innovative methodology, our analysis sheds new light on the CBC issue, and complements recent findings on the subject. We confirm that pest and natural enemy communities do not demonstrate a clear and uniform response to landscape in terms of CBC. Overall, we show that CBC emerges from a complex system and that the evaluation of the effect of landscape structure and agricultural practices on CBC should be analyzed based on trophic chains to enable the emergence of clearer patterns. Our results question the way in which research is conducted internationally: drawing universal agro-ecological patterns relying on data from a large diversity of agro-systems may not be possible due to specificity of determinants impacting each trophic chain considered. This hinders the conception of applicable recommendations for decision-makers.

Our network could also be extended by reviews on related questions (the effect of climate on biocontrol, the effect of farmers' behavior) to represent a wider vision of the complex system at stake. Building models using such knowledge may help evaluate how CBC services react to specific landscape composition, identify potential trade-offs or synergies between different key trophic chains, facilitate the design of efficient field experiments, or predict the evolution of CBC in future agricultural landscapes and under a changing climate.

### 3.7 ACKNOWLEDGEMENTS & FUNDING

AV and OT designed the project, NR collected the data, NR performed the analyses, NR wrote the first draft of the manuscript, and all authors contributed substantially to revisions.

This work was supported by the Metaprogram EcoServ from INRA and Occitanie Region.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- ALIGNIER, Audrey et al. (2020). "Configurational crop heterogeneity increases within-field plant diversity". In : December 2019, p. 654-663. DOI : [10.1111/1365-2664.13585](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13585).
- BARTUAL, Agustín M et al. (2019). "The potential of different semi-natural habitats to sustain pollinators and natural enemies in European agricultural landscapes". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 279, April, p. 43-52. ISSN : 0167-8809. DOI : [10.1016/j.agee.2019.04.009](https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.009). URL : <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.04.009>.
- BEGG, Graham S. et al. (2017). "A functional overview of conservation biological control". In : *Crop Protection* 97, p. 145-158. ISSN : 02612194. DOI : [10.1016/j.cropro.2016.11.008](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008).
- BIANCHI, Felix J. J. A., C.J.H BOOIJ et T TSCHARNTKE (juil. 2006). "Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273, p. 1715-1727. ISSN : 0962-8452. DOI : [10.1098/rspb.2006.3530](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530). URL : <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2006.3530>.
- CHABERT, Ariane et Jean Pierre SARTHOU (2017). "Practices of conservation agriculture prevail over cropping systems and landscape heterogeneity in understanding the ecosystem service of aphid biocontrol". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 249, August, p. 70-79. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2017.08.005](https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.005).
- CHAPLIN-KRAMER, Rebecca et al. (2011). "A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity". In : *Ecology Letters* 14,9, p. 922-932. ISSN : 1461023X. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x).
- CHASE, Jonathan M. et Mathew A. LEIBOLD (août 2004). "Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches". In : *Biodiversity and Conservation* 13,9, p. 1791-1793. ISSN : 0960-3115. DOI : [10.1023/B:BIOC.0000029366.24837.fc](https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000029366.24837.fc). URL : <http://link.springer.com/10.1023/B:BIOC.0000029366.24837.fc>.
- COSTANZA, Robert et al. (1997). "The value of the world's ecosystem services and natural capital". In : *Nature* 387, May, p. 253-260. DOI : [10.1038/387253a0](https://doi.org/10.1038/387253a0).
- CROWDER, David W. et al. (2010). "Organic agriculture promotes evenness and natural pest control". In : *Nature* 466,7302, p. 109-112. ISSN : 00280836. DOI : [10.1038/nature09183](https://doi.org/10.1038/nature09183). URL : <http://dx.doi.org/10.1038/nature09183>.
- CSARDI, Gabor et Tamas NEPUSZ (2006). "The igraph software package for complex network research". In : *InterJournal, Complex Systems* 16,95, p. 1-9.
- DAINESE, Matteo et al. (oct. 2019). "A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production". In : *Science Advances* 5,10, eaax0121. DOI : [10.1126/sciadv.aax0121](https://doi.org/10.1126/sciadv.aax0121). URL : <http://advances.sciencemag.org/content/5/10/eaax0121.abstract>.
- DELAUNE, T et al. (jan. 2019). "Higher surfaces of a crop in the landscape increase outbreak risks the following growing season". In : *bioRxiv*, p. 641555.

- DOI : [10.1101/641555](https://doi.org/10.1101/641555). URL : <http://biorxiv.org/content/early/2019/10/23/641555.abstract>.
- DORÉ, Thierry et al. (2011). "Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy : Revisiting methods , concepts and knowledge". In : 34, p. 197-210. DOI : [10.1016/j.eja.2011.02.006](https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.02.006).
- DORMANN, Carsten F et al. (2009). "Indices, Graphs and Null Models : Analyzing Bipartite Ecological Networks". In : *The Open Ecology Journal* 2.1, p. 6-24. DOI : [10.2174/1874213000902010007](https://doi.org/10.2174/1874213000902010007).
- DUARTE, Gabriela Teixeira et al. (2018). "The effects of landscape patterns on ecosystem services : meta-analyses of landscape services". In : *Landscape Ecology* 33.8, p. 1247-1257. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-018-0673-5](https://doi.org/10.1007/s10980-018-0673-5). URL : <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0673-5>.
- DURU, Michel et al. (2015). "How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services : a review". In : *Agronomy for Sustainable Development* 35.4, p. 1259-1281. ISSN : 17730155. DOI : [10.1007/s13593-015-0306-1](https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1).
- EITZINGER, Bernhard et Michael TRAUOGT (2011). "Which prey sustains cold-adapted invertebrate generalist predators in arable land? Examining prey choices by molecular gut-content analysis". In : *Journal of Applied Ecology* 48.3, p. 591-599. ISSN : 00218901. DOI : [10.1111/j.1365-2664.2010.01947.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01947.x).
- GAGIC, Vesna et al. (2011). "Food web structure and biocontrol in a four-trophic level system across a landscape complexity gradient". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 278.1720, p. 2946-2953. ISSN : 14712970. DOI : [10.1098/rspb.2010.2645](https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2645).
- GALÁN-ACEDO, Carmen et al. (2018). "Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure". In : *Ecography* 41.12, p. 2027-2037. ISSN : 16000587. DOI : [10.1111/ecog.03632](https://doi.org/10.1111/ecog.03632).
- HAAN, Nathan L., Yajun ZHANG et Douglas A. LANDIS (nov. 2019). "Predicting landscape configuration effects on agricultural pest suppression". In : *Trends in Ecology & Evolution*. ISSN : 01695347. DOI : [10.1016/j.tree.2019.10.003](https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.003). URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534719302824>.
- HOLLAND, John M., Felix J. A. BIANCHI et al. (2016). "Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control : a review of European studies". In : *Pest management science* 72.9, p. 1638-1651. ISSN : 15264998. DOI : [10.1002/ps.4318](https://doi.org/10.1002/ps.4318). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3).
- HOLLAND, John M., Philippe JEANNERET et al. (2020). "Approaches to Identify the Value of Seminal Habitats for Conservation Biological Control". In : *Insects* 11.3, p. 195. DOI : [10.3390/insects11030195](https://doi.org/10.3390/insects11030195).
- HUBBELL, SP (2001). *The unified neutral of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. ISBN : 0691021295.
- IGLESIAS, Ana, Sonia QUIROGA et Marta MONEO (2012). "From climate change impacts to the development of adaptation strategies : Challenges for agriculture in Europe". In : *Climatic Change* 112, p. 143-168. DOI : [10.1007/s10584-011-0344-x](https://doi.org/10.1007/s10584-011-0344-x).
- JONSSON, Mattias et al. (2014). "Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes". In : *Methods in Ecology and Evolution* 5.3, p. 243-252. DOI : [10.1111/2041-210X.12149](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12149).
- KARP, Daniel S. et al. (2018). "Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition". In : *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences* 115.33, E7863-E7870. ISSN : 0027-8424. DOI : [10.1073/pnas.1800042115](https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115). arXiv : [arXiv:1408.1149](https://arxiv.org/abs/1408.1149). URL : <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1800042115>.
- KLEIJN, David et al. (2018). "Ecological Intensification : Bridging the Gap between Science and Practice". In : *Trends in Ecology & Evolution* xx, p. 1-13. ISSN : 01695347. DOI : [10.1016/j.tree.2018.11.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.002). URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534718302738>.
- KREMEN, Claire et al. (2007). "Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms : A conceptual framework for the effects of land-use change". In : *Ecology Letters* 10.4, p. 299-314. ISSN : 1461023X. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x).
- MARTIN, Amanda E. et al. (2020). "Effects of farmland heterogeneity on biodiversity are similar to — or even larger than — the effects of farming practices". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 288. April 2019, p. 106698. ISSN : 0167-8809. DOI : [10.1016/j.agee.2019.106698](https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106698). URL : <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106698>.
- MARTIN, Emily A. et al. (2019). "The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe". In : *Ecology Letters* 22.7, p. 1082-1094. DOI : [10.1111/ele.13265](https://doi.org/10.1111/ele.13265).
- McHUGH, Niamh M. et al. (2020). "The contribution of semi-natural habitats to biological control is dependent on sentinel prey type". In : *Journal of Applied Ecology* January, p. 1-12. ISSN : 13652664. DOI : [10.1111/1365-2664.13596](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13596).
- MEYER, Sebastian T. et al. (2016). "Handbook of field protocols for using REFA methods to approximate ecosystem functions - Version 1.0". In : *Technical publication of the Terrestrial Ecology Research Group, mediaTUM*. DOI : [10.14459/2017md1400892](https://doi.org/10.14459/2017md1400892).
- MIGUET, Paul et al. (2016). "What determines the spatial extent of landscape effects on species?" In : *Landscape Ecology* 31.6, p. 1177-1194. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-015-0314-1](https://doi.org/10.1007/s10980-015-0314-1). arXiv : [1103.4399](https://arxiv.org/abs/1103.4399).
- MOHER, David et al. (2009). "Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses : The PRISMA Statement". In : 6.7. DOI : [10.1371/journal.pmed.1000097](https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1000097).
- MUNERET, Lucile, Arthur AURIOL et al. (2019). "Organic farming at local and landscape scales fosters biological pest control in vineyards". In : *Ecological Applications* 29.1, p. 1-15. DOI : [10.1002/eap.1818](https://doi.org/10.1002/eap.1818).
- MUNERET, Lucile, Denis THIÉRY et al. (mai 2018). "Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards". In : *Journal of Applied Ecology* 55.3. Sous la dir. d'Ailsa MCKENZIE, p. 1516-1525. ISSN : 00218901. DOI : [10.1111/1365-2664.13034](https://doi.org/10.1111/1365-2664.13034). arXiv : [0608246v3](https://arxiv.org/abs/0608246v3) [arXiv:physics]. URL : <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2664.13034>.
- PICKETT, Charles H. et Robert L. BUGG (déc. 1999). "Enhancing Biological Control : Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests." In : *The Quarterly Review of Biology* 74.4, p. 489-489. ISSN : 0033-5770. DOI : [10.1086/394188](https://doi.org/10.1086/394188). URL : <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/394188>.
- RICCI, Benoît et al. (2019). "Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 286.1904, p. 20182898. DOI : [10.1098/rspb.2018.2898](https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2898).

- ROWEN, Elizabeth K et al. (2020). "Is tillage beneficial or detrimental for insect and slug management? A meta-analysis". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 294, p. 106849. DOI : [j.agee.2020.106849](https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106849).
- SHELLHORN, Nancy A., Vesna GAGIC et Riccardo BOMMARCO (2015). "Time will tell : Resource continuity bolsters ecosystem services". In : *Trends in Ecology and Evolution* 30.9, p. 524-530. ISSN : 01695347. DOI : [10.1016/j.tree.2015.06.007](https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.007). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.007>.
- SIRAMI, Clélia et al. (août 2019). "Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116.33, p. 16442-16447. ISSN : 0027-8424. DOI : [10.1073/pnas.1906419116](https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116). URL : <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1906419116>.
- TAMBURINI, Giovanni et al. (2016). "Conservation tillage mitigates the negative effect of landscape simplification on biological control". In : *Journal of Applied Ecology* 53.1, p. 233-241. ISSN : 13652664. DOI : [10.1111/1365-2664.12544](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12544).
- TSCHARNTKE, Teja, Daniel S. KARP et al. (2016). "When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses". In : *Biological Conservation* 204, p. 449-458. ISSN : 00063207. DOI : [10.1016/j.biocon.2016.10.001](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001>.
- TSCHARNTKE, Teja, Jason M. TYLIANAKIS et al. (2012). "Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses". In : *Biological Reviews* 87.3, p. 661-685. ISSN : 14647931. DOI : [10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x). arXiv : [peerj.preprints.270v1](https://arxiv.org/abs/peerj.preprints.270v1) [[10.7287](https://doi.org/10.7287)].
- VERES, Andrea et al. (2013). "Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, p. 110-117. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2011.05.027](https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027>.
- VIALATTE, Aude et al. (2019). "A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes". In : 4, p. 1653-1673. DOI : [10.1007/s10980-019-00829-4](https://doi.org/10.1007/s10980-019-00829-4).
- ZHANG, Wei et al. (2007). "Ecosystem services and dis-services to agriculture". In : *Ecological Economics* 64.2, p. 253-260. ISSN : 09218009. DOI : [10.1016/j.ecolecon.2007.02.024](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024). arXiv : [0803.0939v1](https://arxiv.org/abs/0803.0939v1).

Troisième partie

MODÉLISATION



## PROPOSITION D'UN CADRE DE MODÉLISATION

---

### 4.1 INTÉRÊT DE LA MODÉLISATION COMME OUTIL D'ÉLABORATION DE SCÉNARIOS DE GESTION PAYSAGÈRE DES RAVAGEURS

Nous avons synthétisé dans le chapitre précédent les connaissances disponibles sur les déterminants du contrôle biologique par conservation en grandes cultures, au travers d'une revue de la littérature scientifique sur le sujet. Il en ressort notamment que les déterminants du service de contrôle biologique par conservation dépendent fortement de l'espèce et/ou de la culture concernée. Nous avons conclu que la chaîne tri-trophique -c'est-à-dire la culture, le bio-agresseur ciblé, ainsi que les ennemis naturels capables de réguler sa population- est un niveau d'organisation écologique pertinent pour analyser les facteurs de délivrance du service de régulation des bio-agresseurs au sein des parcelles agricoles.

Néanmoins, dans les paysages agricoles réels, plusieurs cultures concernées par différents bio-agresseurs, et donc plusieurs chaînes tri-trophiques, cohabitent. Par ailleurs, notre revue de littérature a confirmé que l'influence des déterminants du service de biocontrôle dans une parcelle donnée peut s'étendre jusqu'à plusieurs kilomètres autour de cette parcelle.

L'étude des conséquences de l'aménagement du paysage au bénéfice d'une culture ne peut donc se faire sans l'analyse des conséquences pour les autres cultures de ce même paysage. Ceci implique donc dans la gestion d'une parcelle, voire de chaque parcelle, la prise en compte de la façon dont les parcelles voisines ainsi que les espaces semi-naturels voisins sont composés et configurés dans l'espace. Si ces éléments voisins à la parcelle sont gérés par un ou des acteurs différents, alors un dialogue et éventuellement une concertation doivent être mis en place entre les acteurs afin d'aboutir à la conception d'un paysage en mesure de délivrer, au mieux, un service de biocontrôle dans les différentes parcelles cibles de l'aménagement (SALLIOU et al., 2019; VIALATTE, BARNAUD et al., 2019). En outre, comme montré dans notre revue de littérature, les déterminants ayant une influence significative sur le contrôle biologique sont nombreux et de nature variée, et leurs interactions sont encore peu connues. Le problème de la gestion du CBC est donc multifactoriel, multiniveau et multi-échelle. Multifactoriel puisqu'il nécessite de prendre en compte plusieurs chaînes trophiques et leurs déterminants associés. Multiniveau, puisqu'il nécessite de prendre en compte plusieurs niveaux d'organisation socio-écologiques tels que ceux de la parcelle, de la sole de culture, de l'exploitation et du paysage. Multi-échelle puisqu'il nécessite de prendre en compte les structures spatiales, ici la composition et configuration du paysage, et les dynamiques temporelles, telles que celles liées aux rotations. Pour prendre en compte ces multiples dimensions du problème de gestion des régulations biologiques, qui dépassent les capacités cognitives humaines, l'utilisation de modèle de simulation spatialisé est une option, classiquement mise en avant dans ce type de situation.

Ce type de modèle peut être utilisé pour plusieurs objectifs. Il peut être considéré comme : (i) un support d'intégration des connaissances génériques et locales puisque le processus de modélisation exige un travail de formalisation et de mise en application des connaissances sur un système, et permet donc de mettre en avant les éventuels trous de connaissances ou ambiguïtés présents dans la littérature, (ii) un support d'acquisition de nouvelles connaissances, de par la mise à l'épreuve d'hypothèses formulées au préalable sur la base de connaissances en écologie théorique, par exemple en explorant différents scénarios de gestion du paysage dans des arènes multi-acteur, (iii) un support de communication et d'interaction avec les acteurs et/ou des experts, qui permet de confronter les connaissances scientifiques formelles à des avis d'experts, par la modélisation participative (BOTS et DAALLEN, 2008; DURY et al., 2010) et enfin, (iv) un outil d'aide à la décision (OAD) à destination des acteurs. Ces différents objectifs ne sont pas exclusifs, c'est-à-dire que plusieurs d'entre eux peuvent être réalisés simultanément ou successivement par un même modèle. Ils exigent cependant des formalismes différents, ce qui limite leur nombre réalisable par un seul modèle.

Le recours à la modélisation, via l'expérimentation *in silico*, apporte également une méthode d'exploration des effets de changements difficiles à expérimenter *in situ* lorsqu'ils interviennent à l'échelle du paysage ; c'est là une difficulté majeure pour la recherche expérimentale en écologie du paysage. En effet, et même si des dispositifs comme les zones ateliers ouvrent de nouvelles possibilités, la mise en place de protocoles de récolte de données sur le long terme et sur un gradient permettant d'explorer les facteurs étudiés reste une tâche difficile. Par ailleurs, l'exploration de nouvelles modalités de gestion à l'échelle du paysage nécessitant une coordination entre les différents acteurs impliqués est également très difficile à mettre en œuvre. De plus, les observations obtenues grâce à ces protocoles peuvent n'être significatives que sur le moyen/long terme, puisque dans le cas de l'installation de haies par exemple, celles-ci n'exprimeront leurs fonctions écologiques possiblement que plusieurs années après leur implantation (BARR et al., 2005; FORMAN et BAUDRY, 1984). Pour dépasser ces problèmes, la modélisation offre la possibilité de conduire des expérimentations numériques permettant de tester des protocoles ou des hypothèses écologiques multiples. Elle peut également être utilisée pour aider à la conception d'un dispositif d'expérimentation dont le potentiel d'exploration et le dispositif d'observation ont été pré-validés *in silico*.

Les paysages agricoles peuvent comporter un nombre relativement important de cultures, et donc un nombre important de bio-agresseurs, et d'ennemis naturels associés. Les connaissances acquises restent peu nombreuses sur une grande partie de ces chaînes tri-trophiques comme en témoigne notre travail mené dans le chapitre précédent, tandis que des enjeux économiques importants de gestion des dommages causés aux grandes cultures par leurs bioagresseurs se font sentir dans le contexte actuel de réduction de l'usage des phytosanitaires.

L'objectif de la deuxième partie est de présenter un dispositif de modélisation multi-chaînes trophiques, et de discuter l'intérêt scientifique de cette démarche. Dans un objectif d'opérationnalité, l'approche adoptée dans ce travail est la concentration des efforts de recherche sur des chaînes trophiques clés, pour lesquelles suffisamment de connaissances sont disponibles pour

la construction de modèles de prédiction. Pour cela, nous dressons dans un premier temps une vue d'ensemble des modèles existants, prenant en compte l'influence du paysage et des ennemis naturels sur la présence et/ou l'abondance de bio-agresseurs. Dans un deuxième temps, nous focalisons la présentation sur les caractéristiques de deux de ces modèles, portant sur deux chaînes tri-trophiques à enjeux économiques très forts pour les filières et cohabitant dans les paysages de grande culture en milieu tempéré : céréales à paille d'hiver / puceron (*Rhopalosiphum padi*) / guildes des ennemis naturels du puceron et colza / méligèthe (*Meligethes aeneus*) / parasitoïde du méligèthe (*Tersilochus heterocerus*). Nous analysons ensuite dans quelle mesure l'implémentation de ces deux modèles au sein d'une plateforme de modélisation commune permettrait d'analyser les interactions entre les modalités de gestion de chacune de ces deux chaînes au sein d'un même paysage. Cette plateforme permettrait alors d'étudier les possibilités de synergies entre ces deux chaînes tri-trophiques (c'est-à-dire l'existence de mesures de gestion influençant positivement la régulation des bio-agresseurs des deux cultures modélisées) et/ou d'antagonismes (c'est-à-dire l'existence de mesures de gestion favorisant le biocontrôle dans une culture et le défavorisant dans l'autre). Une démonstration de type preuve de concept de l'utilité de cette plateforme est réalisée dans la troisième partie de la thèse.

#### 4.2 CONTEXTE ET MODÈLES EXISTANTS

Dans une revue datant de 2013, P. TIXIER et al. (2013) explorent les publications existantes et les opportunités de modélisation mobilisant les réseaux comme outil de représentation des processus écologiques. Les auteurs y décrivent notamment le potentiel des approches consistant à lier un modèle simulant le fonctionnement d'un réseau trophique, avec d'autres types de formalisme. Ceci est notamment illustré par les travaux réalisés par Philippe TIXIER et al. (2013) qui combine un modèle simulant la dynamique de population du charançon du bananier, et un modèle agronomique simulant la croissance de plants de banane. Ils démontrent le potentiel de ces outils pour évaluer l'influence des pratiques agronomiques sur les services écosystémiques et explorer les trades-offs entre ceux-ci.

On s'intéresse ici non seulement à l'environnement local et à ses interactions avec les réseaux trophiques mais aussi à l'environnement à l'échelle du paysage. A notre connaissance au moment de la rédaction de ce manuscrit, il existe peu de publications qui portent sur la construction de modèles permettant de prédire un niveau de biocontrôle à partir des caractéristiques paysagères fournies comme principales données d'entrée du modèle.

Nous avons réalisé une revue de littérature non exhaustive des modèles répondant à ce critère, sur grande culture, et en milieu tempéré. Les résultats de cette revue sont rassemblés dans la [Figure 4.1](#), qui résume les chaînes trophiques modélisées ainsi que les principaux choix de modélisation fait par les auteurs.

On remarque à l'aide de ce tableau que le niveau de détail apporté à la simulation varie de façon importante en fonction de l'objectif ayant motivé la construction du modèle. Parmi les modèles que nous avons identifiés et examinés lors de notre revue de littérature, on retrouve des objectifs distincts

que l'on peut classer en trois grandes catégories : des modèles permettant d'explorer une ou plusieurs lois écologiques (modèles d'écologie théorique), des modèles reposant sur la confrontation des connaissances théoriques avec des données réelles (modèles d'écologie appliquée), et des modèles servant d'outils de prédiction et de décision (modèles de prédiction). Ces trois grandes catégories sont détaillées par la suite.

Le travail de revue réalisé illustre également la grande diversité à la fois dans les techniques utilisées et dans le niveau de détail investi pour décrire les processus biologiques et écologiques en jeu.

#### 4.2.1 Modèles d'écologie théoriques

Ces modèles ont pour objectif de produire, via une démarche inductive ou déductive, des connaissances sur des lois écologiques. Ils permettent de démontrer *in silico* la possibilité ou non qu'un comportement du système étudié puisse s'expliquer entièrement ou partiellement par des mécanismes (hypothèses) formalisés dans le modèle. La plupart du temps ces modèles n'ont pas recours à des données réelles, que ce soit pour la simulation, leur calibration, ou leur validation. Souvent les organismes étudiés (bio-agresseurs ou ennemis naturels) sont partiellement ou totalement abstraits. Ils possèdent des caractéristiques générales attribuées à l'échelle de la guilda par exemple. Basés sur le principe de parcimonie (Keep It Simple Stupid, and Keep It Descriptive Stupid, EDMONDS et MOSS (2005)), ces modèles prennent en compte le minimum de complexité nécessaire, afin d'éliminer l'incertitude causée par d'éventuels facteurs confondants. De par l'omission volontaire de certains processus potentiellement importants, ces modèles théoriques ne visent pas à une représentation réaliste du système étudié, mais constituent des outils puissants pour étudier l'existence potentielle de lois écologiques.

C'est le cas des modèles de l'étude menée par DELATTRE, COLLARD et LAVIGNE (2019, Figure 4.1), qui explore l'influence de la qualité des habitats sur le temps de résidence des ennemis naturels dans la parcelle (c'est-à-dire le temps moyen d'occupation d'une unité spatiale par au moins un individu). Elle pose l'hypothèse qu'acquérir des connaissances fines sur la relation entre la qualité des habitats et le comportement de dispersion des organismes pourrait ouvrir des voies de passage pour la gestion fine de la qualité des habitats autour de la parcelle.

Dans cette étude les auteurs mobilisent trois modèles différents, de complexité croissante, pour simuler le comportement de dispersion d'insectes auxiliaires afin de démontrer l'apport de la complexité du modèle sur les résultats analysés. Cette étude repose sur des simplifications importantes du système étudié : la simulation se déroule dans un paysage virtuel généré automatiquement par informatique, selon des caractéristiques fixées par les auteurs (par tessellation). Il n'existe dans ce modèle que 3 types de couvert : la culture, la haie et la bande enherbée, auxquels sont attribué respectivement un score de qualité variable vis-à-vis des organismes cibles. Les travaux de modélisation et simulation de ces auteurs cherchent à mettre en avant des possibilités de gestion de la qualité des habitats capable d'allonger le temps de visite des insectes auxiliaires dans les parcelles. Les résultats de ce modèle ne sont donc pas applicables directement en tant que recommandations, mais

Id	Modèle biologique	Référence	Description	Logiciel / Language de programmation	Climat	Pratiques agricoles	Composition du paysage	Configuration du paysage	Bio-agresseur: Biologie
1	Espèces abstraites (bio-agresseur et ennemis naturels mobiles)	Delattre, Thomas, Blanche Collard, and Claire Lavigne. "Keep your enemies closer: enhancing biological control through individual movement rules to retain natural enemies inside the field." <i>Wsb Ecology</i> 19.1 (2019).	Influence de la qualité de différents habitat sur le temps de résidence des ennemis naturels dans la parcelle. Test de 3 modèles différents de dispersion.	Agent-based model - Implemented in Netlogo	0	0	** 3 types de couverts (culture, haie, bande enherbée) - l'attractivité de ces habitats est une variable du modèle	* Configuration aléatoire du paysage - pas étudiée en tant que déterminant (implantation des parcelles dans l'espace de façon aléatoire puis implantation à la frontière de chaque champ d'une haie entourée de bande enherbée de chaque côté)	0
2	Espèce abstraite (bio-agresseur insecte)	Bourhis, Yoann, et al. "Foraging as the landscape grip for population dynamics—a mechanistic model applied to crop protection." <i>Ecological modelling</i> 354 (2017)	Population dynamic / Diffusion model / Individual energy resources	Equations - Implemented in R	* Mortalité des bio-agresseur qui augmente au cours de la saison, pour simuler l'action des ennemis naturels et la détérioration des conditions climatiques.	0	* 2 types de surfaces : "laying sites" (= culture sensible) + "feeding sites" (= marge enherbée de la parcelle?)	** variation selon deux indicateurs: interface length (= proportion des marges de parcelles qui sont en contact avec une marge enherbée) + euclidean nearest neighbour (= distance moyenne entre chaque parcelle et la marge enherbée la plus proche)	** recherche de 2 ressources: sites de pontes + sites d'alimentation - perception de la ressource (détermine la dispersion) + gestion de l'énergie (exploitation de la ressource/cout de déplacement + cout de la reproduction)
3	Soja / Puceron du soja / Ennemis naturels du puceron	Koh, Insu, Helen I. Rowe, and Jeffrey D. Holland. "Graph and circuit theory connectivity models of conservation biological control agents." <i>Ecological applications</i> 23.7 (2013)	Influence de la connectivité des HSN sur la dispersion des EN des pucerons - Comparaison avec données de terrain (abondance en EN et pucerons)	Théorie des réseaux + circuit électrique	0	0	** carte de patches de zones semi-naturelles (tout type d'HSN agrégés)	*** construction d'un réseau de connectivité entre aires semi-naturelles + théorie du circuit électrique (= permet d'exprimer des valeurs de résistance/conductance, en fonction de la nature du lien entre les patches de HSN)	0
4	Pucerons <i>Ahopasiaphum padi</i> (L)	Parry, Hazel R., Andrew J. Evans, and Derek Morgan. "Aphid population response to agricultural landscape change: a spatially explicit, individual-based model." <i>Ecological Modelling</i> 199.4 (2006)	Simulation du déplacement des pucerons à partir d'un point fixe, jusqu'à la fin de la saison	IBM (java + repast)	** temperature + direction du vent	** Application de pesticides	** Catégorisation: habitats favorable, marginal ou non favorable (influence le comportement de dispersion)	** Paysage réel	** 2 phases: migratoire + foraging
5	<i>Meligethes aeneus</i>	Stratonvitch, Pierre, et al. "An individual-based model of the evolution of pesticide resistance in heterogeneous environments: control of <i>Meligethes aeneus</i> population in oilseed rape crops." <i>Plus One</i> 9.12 (2014).	Observation de l'évolution des allèles de résistance	IBM	* Température = Déclenchement des processus biologique des Meligethes en fonction des degrés-jours	*** Rotations + applications de pesticides	** Habitats non cultivés (par ex: bois), Cultures-hôtes non hôtes. Cultures non hôtes	* Paysage virtuel, en raster	*** Diffusion du gène de résistance au pesticide, Dispersion (dépend de la densité de Meligethes au point de départ et de l'attractivité des cellules voisines), Mortalité (comprends la prédation et le parasitisme)
6	Ble / Puceron / Ennemis naturels du puceron	Visser, Ute, et al. "Conservation biocontrol in fragmented landscapes: persistence and parasitism in a host-parasitoid model." <i>The Open Ecology Journal</i> 2.52 (2009)	Simulation des dynamiques de populations d'un hôte et de son parasitoïde. Influence de la composition et configuration?	? Modèle en raster avec population d'hôte et de parasitoïdes dans chaque cellule	0	0	* habitat (favorable) / matrice (non-favorable)	* Variation indépendante du nombre de patchs et de leur taille	* Dispersion (direction aléatoire, distance choisie aléatoirement dans une exponentielle négative)
7	Ble / Puceron / Ennemis naturels du puceron	Jonsson, Mattias, et al. "Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes." <i>Methods in Ecology and Evolution</i> 5.3 (2014)	Influence de la présence d'habitats semi-naturels sur la régulation des pucerons par un cortège d'ennemis naturels.	?	0	0	** habitats semi-naturels (prairie et autres) + cultures	*** Paysage réel rasterisé	* 2 phases: colonisation de la parcelle + croissance de la population
8	Colza / Meligethes / Parasitoïde	Vinatier, Fabrice, Marie Gosme, and Muriel Valantin-Morison. "A tool for testing integrated pest management strategies on a tritrophic system involving pollen beetle, its parasitoid and oilseed rape at the landscape scale." <i>Landscape ecology</i> (2012)	Modèle spatialement explicite et pluri-annuel de simulation des dynamiques de population du Meligethes et d'un parasitoïde associé.	ABM (Net-Logo et GAMA)	* Température	** Rotation + travail du sol	** habitats semi-naturels (forêt et prairie) + cultures	*** Paysage réel rasterisé	*** Reproduction mécaniste du cycle de vie, Plusieurs événements de dispersion (kernel de dispersion en fonction de la structure du paysage).

FIGURE 4.1 : Tableau récapitulatif de différents modèles existants de prédiction du CBC, ou de l'état des populations de bio-agresseurs et/ou d'ennemis naturels en fonction du paysage et/ou des pratiques agricoles. Voir Figure 4.2 pour la 2ème partie du tableau.

FIGURE 4.2 : Tableau récapitulatif de différents modèles existants de prédiction du CBC, ou de l'état des populations de bio-agresseurs et/ou d'ennemis naturels en fonction du paysage et/ou des pratiques agricoles. Voir Figure 4.1 pour la 1ère partie du tableau.

Id	Bio-agresseur: Dynamique de population	Ennemi naturel: Biologie	Ennemi naturel: Dynamique de population	Evaluation du service	Espace	Résolution / Etendue	Temps	Résolution / Etendue	Utilisation de données réelles pour calibration	But du modèle (Ecologie théorique / Ecologie Appliquée / Outil de décision)
1	0	** (3 modèles de simulation du comportement de dispersion)	0	Temps de résidence des EN sur des pixels de culture	** (paysage artificiel par tessellation)	Paysage carré de 500 pixels de côté; 10 à 12 parcelles, entourée de haies larges de 4 pixels et de bandes empièbes larges de 5 pixels	* (pas de temps abstrait, sur une seule saison)	Fin de la simulation lorsque tous les individus ont consommé leur réserve d'énergie. Pas de correspondance en temps réelle précisée.	0	Ecologie théorique
2	2 stades: jeunes et adultes	* Mortalité des bio-agresseur qui augmente au cours de la saison, pour simuler l'action des ennemis naturels et la détérioration des conditions climatiques.	0	Calcul des paramètres optimaux de fitness de la population d'insecte à son environnement, puis modification du paysage -> comparaison de la fitness.	* Paysage artificiel par tessellation	Paysage carré de 800 m de côté. Résolution de 10m.	** (pas de temps = heure, sur une seule saison)	Pas de temps de 1h (Déroulement d'une journée? Etendue?)	0	Ecologie théorique
3	0	** Chaque espèce de NE possède des valeurs de conductance et de résistance différentes (différences dans le comportement de dispersion)	0	jour-prédateur et jour-bioagresseurs (aires sous les courbes d'abondance)	** Paysage réel, avec graphi superpose	Newton County (1,045 km <sup>2</sup> ) + buffer de 10 km autour de la frontière - Résolution de 30m.	** Heures de jours en temps réel (pas d'activité la nuit)	** Sur une saison: 1000 pas de temps représentant des "heures de mouvement" car espérance de vie de 60 jours, et 15 heures de déplacement par jour	** Données d'abondance en ennemis naturels.	Ecologie appliquée
4	** immigration, dispersion locale, mort, reproduction	0	0	Répartition des pucerons dans le paysage à partir d'un point de départ	** Paysage réel (Angleterre)	paysage carré de 5 x 5 km, cellules de résolution 25 x 25m	** Temps réel, sur une saison	** Pas de temps journalier, sur 6 mois	0	Ecologie théorique
5	** reproduction, mortalité	* Considéré implicitement au travers de la mortalité des Meligethes (comprends la prédation, le parasitisme, et le manque de ressources alimentaires)	0	Abondance et répartition des populations de Meligethes	* Paysage virtuel	Cellules représentant 1 hectare - Paysage de 10 x 10 cellules	** Temps réel, sur plusieurs années	** Pas de temps journalier, sur plusieurs années	0	Ecologie Théorique
6	** Reproduction, parasitisme, mortalité	* Dispersion (direction aléatoire, distance choisie aléatoirement dans une exponentielle négative)	** Reproduction, parasitisme, mortalité	** Population d'ihgès et de parasitoïdes	* Paysage virtuel (patches carré d'habitat au milieu d'une matrice non-favorable = pas de survie si dispersion d'un NE)		* Pas de temps annuel (un seul événement de reproduction, parasitisme, mortalité et dispersion par an)			
7	** Colonisation, Reproduction (taux de fécondité), Mortalité (prédation/ parasitisme)	* Taille de la population fonction de la structure du paysage	0	** Différence entre jours-pucerons avec et sans action des ennemis naturels	** Paysage réel	Paysage carré de 6,5 X 6,5 km, cellule de 100m de côté	* Pas de prise en compte réelle du temps (dynamique des populations sur une période fixée = 14 jours)	* Simulation se déroulant en un seul pas de temps, pour une seule année	Données d'abondance en individus naturels	Ecologie appliquée
8	** Reproduction, transition entre stades de développement, parasitisme, mortalité	** Reproduction mécaniste du cycle de vie. Dispersion (kernel de dispersion en fonction de la structure du paysage).	** Reproduction, transition entre stades de développement, parasitisme, mortalité	** Population d'ihgès et de parasitoïdes	** Paysage réel	Paysage carré de 6,5 X 6,5 km, cellule de 100m de côté	** Pas de temps journalier	** Pas de temps journalier, sur plusieurs années successives	Données d'abondance en individus meligethes	Ecologie appliquée

présentent des orientations pour de futurs travaux, permettant par exemple de définir la qualité d'un habitat et de décrire comment cette qualité affecte les déplacements d'organismes réels.

#### 4.2.2 Modèles d'écologie appliquée

D'autres publications proposant des modèles de simulation du contrôle biologique par conservation ont pour principal objectif de confronter des hypothèses déjà formulées avec des données récoltées sur le terrain. Il s'agit ici de tester dans quelles mesure les connaissances formalisées dans le modèle permettent de reproduire les phénomènes observés *in situ* (approche déductive via la modélisation). La conception du modèle vise alors à prendre en compte les principaux facteurs susceptibles d'influencer significativement la ou les sorties cibles du modèle. Ils servent alors de validation aux connaissances acquises par l'observation expérimentales et permettent d'identifier des trous de connaissances ou des zones d'incertitudes dans la compréhension du système.

Par exemple KOH, ROWE et HOLLAND (2013) tentent de formaliser l'influence de la connectivité des habitats semi-naturels sur la facilité de déplacement des insectes auxiliaires, ainsi que le rôle de la prairie comme source d'insectes auxiliaires. Pour tester ces deux hypothèses, les auteurs utilisent respectivement la théorie des graphes et la théorie des circuits, pour construire deux modèles permettant de simuler le paysage étudiés et la façon dont les organismes s'y déplacent et se répartissent. Les données simulées obtenues sont alors confrontées à des données réelles récoltées sur le terrain. Cette approche permet de confronter un cadre de modélisation (ici la théorie des graphes et la théorie des circuits) aux données réelles et de juger de son adéquation pour représenter un processus écologique donné.

#### 4.2.3 Outils de prédiction

Enfin certains modèles sont construits avec l'objectif de fournir une prédiction, la plus précise possible, du service délivré à partir de données d'entrée récoltées sur le terrain. Ils sont donc conçus non pas pour répondre à un questionnement scientifique, mais comme des Outils d'Aide à la Décision à destination des acteurs. Ils permettent alors d'orienter les choix de gestion à l'échelle de la parcelle ou du paysage, pour une situation spécifique (décrite par des indicateurs, fournis comme données d'entrée au modèle).

La plateforme IPSIM (Injury Profile SIMulator), par exemple (AUBERTOT et ROBIN, 2013), est conçue pour fournir un profil de dégât à la culture sur une parcelle donnée, en fonction des pratiques agricoles, et de son environnement biotique et abiotique. La plateforme se base sur la méthodologie et le logiciel DEXi (BOHANEC, 2008) qui propose la construction d'un arbre d'attributs permettant d'agrèger les critères de décisions de manière hiérarchisée jusqu'à fournir un unique profil de dégâts. Cette méthodologie permet de prendre en compte de très nombreux critères et se prête donc bien à la complexité des agroécosystèmes, où de nombreux facteurs peuvent contribuer à élever ou diminuer le risque de dégâts. Cette plateforme illustre donc bien les

possibilités qu'offre la modélisation pour concevoir des outils mobilisant les connaissances scientifiques à destination des acteurs.

#### 4.3 DESCRIPTION DES DEUX MODÈLES

Nous faisons le choix de nous concentrer sur deux modèles explorant les effets du paysage sur le niveau de biocontrôle au sein des parcelles. Les deux modèles choisis répondent à l'ensemble de critères suivants :

- Ils simulent la dynamique de chaînes tri-trophiques de façon spatialement explicite.
- Ils ont pour objectif de modélisation d'expliquer l'abondance des bioagresseurs ou le niveau de contrôle biologique en fonction de la structure du paysage et/ou des pratiques agricoles.
- Ils sont conçus pour recevoir en entrée les données géographiques de paysages réels.
- Les chaînes tri-trophiques qu'ils modélisent cohabitent au sein des mêmes paysages.
- Les paramètres d'entrée et la structure du modèle sont accessibles.

Deux modèles correspondent à ces critères :

Le premier modèle, *Mosaic-Pest*, porte sur la dynamique de population des méligèthes et d'un de ses parasitoïdes associés, dans la parcelle de colza et son environnement. Il a été développé en premier lieu par VINATIER, GOSME et VALANTIN-MORISON (2012) et implémenté dans la plateforme multi-agent NetLogo. Il a ensuite été repris par l'équipe du LAE, et notamment Olivier Théron (Colmar, INRAE) qui a travaillé à son implantation dans la plateforme multi-agent GAMA.

Le deuxième modèle choisi porte sur la dynamique de population du puceron et de la guilda d'ennemis naturels qui lui est associée, dans les parcelles de céréales à paille, en fonction de la présence d'habitat semi-naturels. Il a été développé par JONSSON et al. (2014).

Le travail d'implémentation de ces deux modèles est fait sur la plateforme GAMA (TAILLANDIER, GAUDOU et al., 2019). Cette plateforme multi-agent accepte les données SIG vectorielles, ce qui rend l'utilisation de données paysagères aisée.

Dans cette partie, nous utilisons le protocole ODD (Overview, Design concepts and Details, GRIMM et al. (2010)) pour décrire les deux modèles et détailler leur fonctionnement. Nous avons fait le choix de les rédiger en anglais afin de suivre la norme de présentation de ce protocole.

##### 4.3.1 *Mosaic Pest for GAMA*

###### 4.3.1.1 *ODD - Mosaic-Pest - Purpose*

Regulation by parasitoids has been one of the solution studied to mitigate the impact of pollen beetle on oilseed rape cultures, without resorting to pesticide use.

Species	Developmental stage	Group name in Mosaic Pest
<i>Meligethes aeneus</i> (pollen beetle)	Egg	Meligethes larvae
	Larvae stage 1	
	Larvae stage 2	
	Pupa	Meligethes pupa
	Adult	Meligethes adult
<i>Tersilochus heterocerus</i> (Parasitoid)	Egg	Parasitoid immature
	Larvae (multiple stages)	
	Adult	Parasitoid adult

TABLE 4.1 : Developmental stage groups considered in the Mosaic-Pest model

Mosaic-Pest aims to test the potential effects of crop allocation, landscape structure (wood, grassland and crop distribution) and agricultural practices (ploughing and trap crop planting) affecting the tri-trophic system : oilseed rape, pollen beetles (*Meligethes aeneus*), parasitoids (*Tersilochus heterocerus*).

#### 4.3.1.2 ODD - Mosaic-Pest - Entities, state variables and scales

This model is built around two main entities : grid cells used to discretize the space and reflect the spatial organization of land use in the landscape, and population stocks representing the moving organisms considered in this model (i.e. pollen beetles and parasitoids).

**A. POPULATION STOCKS** Both pollen beetles and parasitoids (*Tersilochus heterocerus*) populations are represented in the model as stocks attributed to a particular cell. The main variable of this entity type is the “number of individuals” which equals the number of organisms present in the cell area they occupied. As the model distinguishes between organisms at different developmental stages, a stock for every stage is attributed to each cell.

Some of the developmental stages of both organisms were grouped together as a simplification, in order to reduce the number of agents during simulations. Hereafter is presented in [Tableau 4.1](#) the development stages of both species and how they are grouped in the model :

Original version of the model : Pollen beetles early developmental stage, such as “egg”, “larvae stage 1” and “larvae stage 2” are considered in the original version of the model of VINATIER, GOSME et VALANTIN-MORISON (2012). However for the developed and used version in this thesis, they were grouped under the name “Meligethes larvae” as they only executes transition process from one stage to another, without intervention of any exterior determinant. This helps reducing the number of parameters in the model, without affecting its general signification.

**B. GRID CELLS** Cells are the spatial unit used to represent a square portion of the landscape. Cells are defined by their position within the landscape. They have a defined land use (forest, cereal field, oilseed rape field, grassland, urban area, etc.), that can vary over time. If the cell is occupied by a crop, it

can be described as ploughed or not. This characteristic can also vary over time.

All the ecological processes, except dispersion, are managed and simulated within the cell. It contributes to the reduction calculation time, as several processes can be calculated simultaneously (using the parallel computing function of GAMA).

#### 4.3.1.3 ODD - *Mosaic-Pest* - Process overview and scheduling

**A. TIME MANAGEMENT** A time step in the simulation equals 24 hours. Most of the processes are triggered by the number of days since the previous action. Some process are triggered by the current degrees-days value. The simulation starts on the 1<sup>st</sup> of January and end on the 31<sup>th</sup> of December. A simulation can be carried out for several consecutive years.

In *Mosaic-Pest* all possible events are triggered for every agent at the same time step. For instance, “End overwintering” is executed for every *Meligethes* adult stock of every cell during the same time step. Every *Meligethes* individual will be modeled as emerging from overwintering on the same day.

**B. POLLEN BEETLE PROCESSES** Processes determining the dynamics of pollen beetle populations are described in the [Tableau 4.2](#). These processes are executed over the course of one year, in the order presented. On the next year, the whole cycle can be executed again. In the original version of the model (VINATIER, GOSME et VALANTIN-MORISON, 2012), during the “feeding” process, pollen beetles are dispersing towards grasslands, considered as feeding sites. This dispersal process was eliminated from the GAMA version of the model, as there is no clear evidence that pollen beetles are found and/or are feeding exclusively on grasslands during this period of their cycle. In this original version of the model, the presence of patches of grasslands relatively close to emergence sites appears as a major constraint for the survival of the population, but the resolution used to simulate the landscape doesn't allow to account for small or narrow grass patches (road sides, fields margin), which may serve as feeding sites (Corentin Barbu, personal communication).

**C. PARASITOID PROCESSES** Parasitoid population behavior is described in the [Tableau 4.3](#). This process are executed over the course of one year, in the order presented. On the next year, the whole cycle can be executed again.

In the original version of the model ([ibid.](#)), during the “feeding” process, parasitoids are dispersing towards grasslands, considered as feeding sites. As for *Meligethes*, this dispersal process was eliminated from the GAMA version of the model, as there is no clear evidence that parasitoids are found and/or are feeding exclusively on grasslands during this period of their cycle. The presence of patches of grasslands relatively close to emergence sites appears as a major constraint for the survival of the population, but the resolution used to simulate the landscape doesn't allow to account for small or narrow grass patches (road sides, fields margin), which may serve as feeding sites (Corentin Barbu, personal communication).

**D. DISPERSION PROCESS** The dispersion function used is the same for every event of dispersion, with variable parameters according to the species

Process	Developmental stage involved	Land cover	Description	Impact on population
Overwintering	Meligethes adult	Wood border	Meligethes are emerging from the ground after overwintering in wood borders.	Mortality
Feeding	Meligethes adult	Wood border	Meligethes are feeding close to their area of emergence	NA
Spreading	Meligethes adult	Wood border to OSR field	Meligethes are dispersing towards OSR fields	Dispersion + Mortality
Carrying capacity of OSR crops	Meligethes adult	OSR field	Meligethes population is limited to the carrying capacity of the cell.	Mortality
Annual mortality	Meligethes adult	OSR field	Mortality factors (others than those mentionned) are combined in a unique process.	Mortality
Laying	Meligethes adult to Meligethes larvae	OSR field	Adult meligethes lay eggs in OSR floral bud, producing meligethes larvae, then die.	Reproduction
Parasitism	Meligethes larvae + Parasitoid adult to Parasitoid immature	OSR field	Meligethes larvae are parasited by adult parasitoids (if present in the same cell).	Mortality
Immature life	Meligethes larvae to Meligethes pupa	OSR field	Meligethes larvae are transforming to pupa	Mortality
Pupating	Meligethes pupa to Meligethes adult	OSR field	Meligethes pupa are transforming to adult	Mortality
Spreading	Meligethes adult	Cereal field to wood border	Meligethes are dispersing towards wood borders.	Dispersion + Mortality

TABLE 4.2 : Ordered processes executed by the meligethes population in the Mosaic-Pest model

Process	Developmental stage involved	Land cover	Description	Impact on population
Diapause	Parasitoid adult	Cereal field (or other)	Parasitoids are emerging from the ground. The proportion of individual succeeding to emerge depends on the ploughing on the cell.	Mortality
Spreading	Parasitoid adult	Cereal field (or other) to OSR field	Parasitoids are dispersing towards OSR fields.	Dispersion + Mortality
Annual mortality	Parasitoid adult	OSR field	Mortality factors (others than those mentionned) are combined in a unique process.	Mortality
Parasitism	Meligethes larvae + Parasitoid adult → Parasitoid immature	OSR field	Adult parasitoid are laying eggs inside meligethes (if present), producing immature parasitoids, then die.	Reproduction
Emerging	Parasitoid immature	OSR field	Immature parasitoid are emerging from parasitized meligethes.	Mortality
Pupating	Parasitoid immature to Parasitoid adult	OSR field	Immature parasitoid are transforming to adult parasitoids.	NA

TABLE 4.3 : Ordered processes executed by the parasitoid population in the Mosaic-Pest model

involved and the destination of the dispersion. When an event of dispersion is triggered, it is executed by all cells one by one. The order in which the cells execute the process is decided randomly. The executing cell select potential destination cells, according to their land cover and their remoteness, then distributes its population stock using a dispersion kernel. Due to kernel parameters, distant destination cells receive a smaller proportion of the dispersing population than proximal cells. A mortality factor is applied to populations when changing cell : this mortality factor increases with the distance between the source cell and the destination cell.

**E. PARASITISM PROCESS** Depending on the abundance of *Meligethes* larvae and Parasitoid adult in the executing cell, a population stock variation is calculated according to the following equation (Thompson model, functional response type II) :

$$\Delta = N_{ml} * (1 - e^{(-r * \frac{N_{pa}}{N_{ml}})})$$

Where  $N_{ml}$  is the number of *Meligethes* larvae,  $N_{pa}$  is the number of parasitoid adult and  $r$  is the attack rate of parasitoids.

This delta is then subtracted from the population of *Meligethes* larvae and added to the population of Parasitoid immature, assuming that the parasitism of one pollen beetle leads to the emergence of one Parasitoid immature individual.

**F. POLLEN BEETLE REPRODUCTION PROCESS** The pollen beetle reproduction process is relatively simple, as every individual is estimated to lay a fixed number of eggs ( $n = 60.75$ ), who transform to larvae.

**G. OTHER MORTALITY PROCESSES** All other mortality processes are modeled by decreasing the population (pollen beetle or parasitoid, depending on the process) by a fixed proportion of the population.

It has to be noted that at the end of the parasitoid diapause process, the proportion of the population emerging depends if ploughing has been done on the cell during the diapause. The number of individuals surviving diapause in a given cell is higher if no ploughing has been done that year in the cell.

**F. SCHEDULING OF THE PROCESSES** Scheduling of the processes is described in the [Figure 4.3](#)

#### 4.3.1.4 ODD - Mosaic-Pest - Design concepts

**A. BASIC PRINCIPLES** Pollen beetles (*Meligethes aeneus*) depend on several habitats to complete their life circle, mainly wood border for overwintering and oilseed rape fields for reproduction. Therefore the influence of abundance (area) and configuration of those habitat determine the population dynamic of pollen beetle. Access to those habitats depends on the spatial configuration of the landscape and the abundance (area) of oilseed rape fields and woods, in relation with the dispersion capacity (dispersion kernel) of pollen beetle.

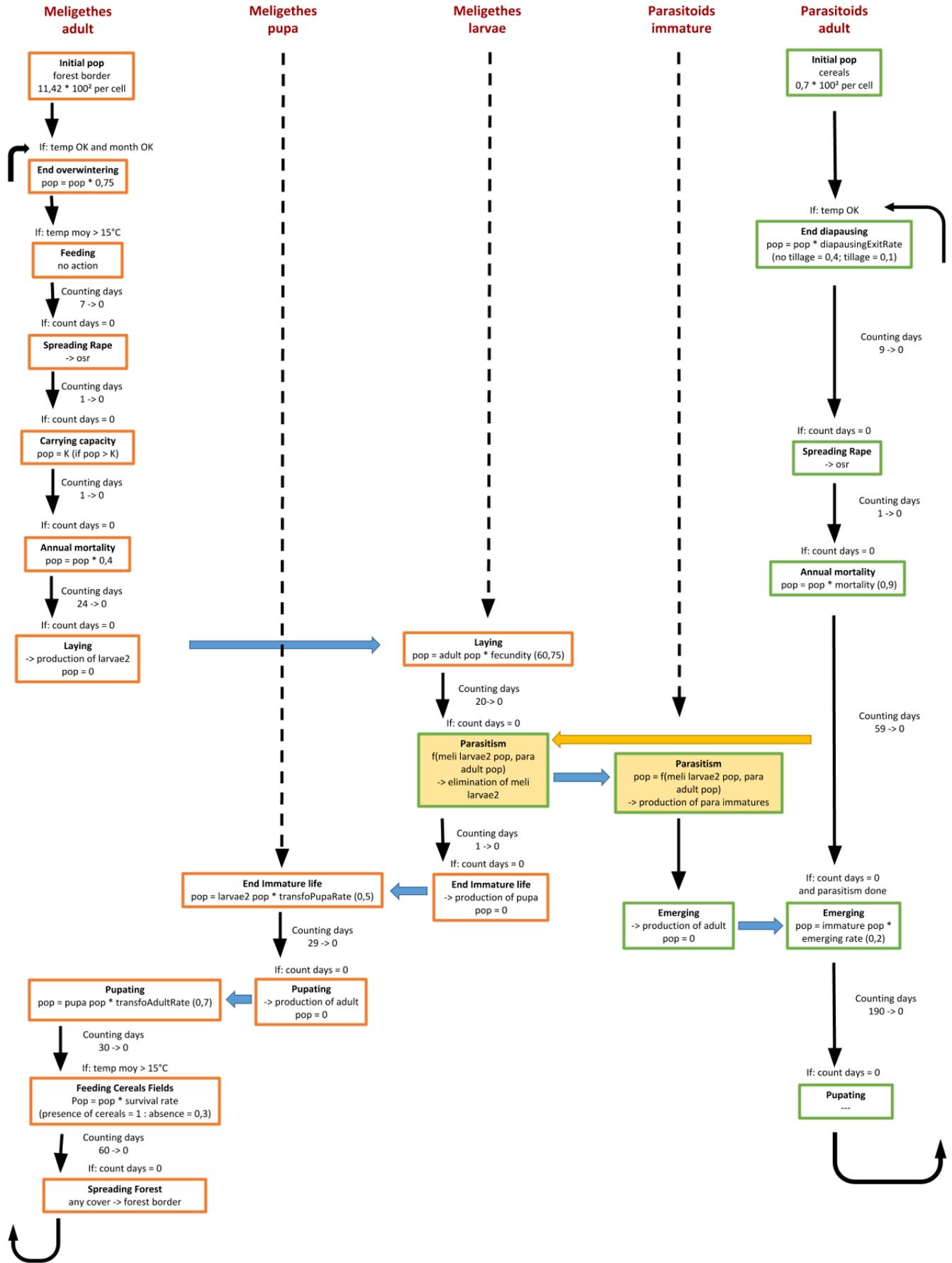


FIGURE 4.3 : Representation of the processes performed by all modeled populations in Mosaic-Pest for GAMA

Pollen beetle populations are regulated by parasitoids, whose dynamics are subject to the same kind of constraints. As a result, dynamics of landscape spatial structure affect dynamics of pollen beetle and parasitoid abundances. As the population of pollen beetle on year  $n$ , is limited to its reproduction success on year  $n-1$ , the dynamic of landscape structure should be observed over multiple years in order to apprehend dynamics of the abundance of pollen beetle.

Accordingly, the model has been designed to run long-term simulation of the population of pollen beetle and parasitoids according to the dynamic of landscape composition and configuration, climate, and agricultural practices. In other word, it is used to better understand long-term dynamics of pollen beetles population.

**B. EMERGENCE** This models helps to evaluate the effects of crop rotation and associated annual pattern, ploughing on the pollen beetle populations spread over a given landscape. Given the complexity of the system, it is difficult to predict the behavior of the model especially since it is spatially explicit. In this context, simulation is an efficient way to evaluate the sensibility of the pest population to landscape structure.

Through the modelling of the life cycle of pollen beetles and parasitoids, we are able to observe the emergence of population dynamics, and how they are influenced by the landscape composition and configuration.

**C. ADAPTATION** Not applicable.

**D. OBJECTIVES** The agents of this model are displaying a deterministic behavior. They do not make decisions based on the situation.

**E. LEARNING** Not applicable.

**F. PREDICTION** Not applicable.

**G. SENSING** Populations are able to sense their environment in two instances : during dispersion and parasitism. During dispersion process, pollen beetle and parasitoid populations are considering landscape around their position in order to determine their destination. The distance of perception varies according to the species and the event of dispersion. Parasitoids are also able to detect pollen beetle located in the same cell, in order to perform parasitism.

**H. INTERACTION** Cells are interacting with pollen beetle population and parasitoids population by providing (or limiting) resources, and through agricultural practices negatively affecting parasitoid population. Pollen beetle and parasitoids population are interacting through the parasitism process (i.e. decrease of the pollen beetle population and increase of the parasitoid population).

**I. STOCHASTICITY** In this model, most of the processes are deterministic. However, during the dispersion process, the repartition of a population between the neighboring cells depends on the population already present

in those cells. Therefore, the order in which the cells execute the dispersion process affects the final repartition of the populations. As this order is determined randomly during the simulation, the result of the dispersion process is also partially random.

J. COLLECTIVES Not applicable.

K. OBSERVATION The main output of the model is the abundance of pollen beetle and parasitoids at the cell scale. We are then able to compare the data simulated with a reproduction of a real landscape to data collected on the same landscape. This method is used to calibrate and assess the model, following the "Virtual ecologist" approach (ZURELL et al., 2010).

#### 4.3.1.5 ODD - Mosaic-Pest - Initialization

The configuration of the landscape, i.e. shape of the fields and the land use in every fields is an input of the model. During the initialization of the simulation, the vector data is converted to raster by creating cells whose size is determined by the user. The land use of the cell is determined by the land use present at the center of the cell in the vector data.

Pollen beetle and parasitoid stocks are initialized according to fixed values.

#### 4.3.1.6 ODD - Mosaic-Pest - Input data

The input data for this model are :

- Temperature (daily mean temperature)
- Landscape configuration (shapefile of the landscape, according to the French LPIS)
  - Spatial configuration of woods
  - Spatial configuration of fields
  - Spatial configuration of urban areas and rivers
- Crop pattern dynamics (field's rotation file provided by INRAE)
- Agricultural practices (daily ploughing status)

#### 4.3.1.7 ODD - Mosaic-Pest - Submodels

Not applicable.

#### 4.3.2 Trous de connaissances et incertitudes sur la chaîne tri-trophique : colza / méligèthe / parasitoïde

Certains aspects du Mosaic-Pest ont été simplifiés lors de son développement par rapport aux informations que l'on retrouve dans la littérature sur la biologie des organismes concerné.

Il est à noter que l'approche adoptée par Mosaic-Pest ne tient pas compte de la prédation des méligèthes par d'autres organismes. Ainsi, même si les

parasitoïdes sont identifiés comme contribuant à une grande partie de la pression de prédation appliquée à la population de méligèthes dans les paysages agricoles, un cortège d'organismes est susceptible de prédater cette espèce. Le modèle propose donc une prédiction basée sur une simulation assez détaillée du cycle de vie de deux espèces en interaction, en faisant abstraction des autres organismes susceptibles d'avoir des interactions écologiques avec ces deux espèces, ce qui constitue donc une source d'incertitude du point de vue du modèle. La compétition avec d'autres herbivores pour les ressources alimentaires et de refuge et la prédation/le parasitisme par d'autres organismes est ainsi considérée comme négligeable. Ce choix de modélisation permet cependant d'investir des connaissances et du temps dans l'exploration et la reproduction des processus biologiques et écologiques en jeu, puisque le travail se recentre sur deux espèces seulement (à l'opposé de l'approche de Jonsson et al.).

La fonction utilisée pour modéliser le parasitisme est basée sur une fonction issue de la physique qui exprime la probabilité de rencontre de particules dans un espace clos. Elle considère donc que les organismes se déplacent aléatoirement, et que leur rencontre est dû au hasard. Suivant cette fonction, les chances de rencontre du méligèthes et de son parasitoïde sont très faibles si les populations sont petites. Or, cette fonction ne prend pas en compte les mécanismes biologiques de détection des méligèthes par les parasitoïdes, qui jouent un rôle majeur dans la fréquence de rencontre de ces deux organismes. On peut supposer que le taux de rencontre est donc sous-estimé par la fonction qui est utilisée actuellement. Cependant, même si les mécanismes de recherche des parasitoïdes sont connus, l'état actuel des connaissances ne permet pas de quantifier formellement leur impact sur la probabilité de rencontre. Il existe également un manque de formalisme mathématique approprié pour représenter ce processus de manière plus réaliste (Corentin Barbu, communication personnelle).

Dans Mosaic-Pest, le déplacement sur des longues distances des organismes est négligé, puisqu'il ne prend pas en compte l'arrivée d'individus en dehors dans le paysage en dehors de ceux présents à l'initiation. Si l'une des populations tombe à zéro, alors elle disparaît définitivement pour le reste de la simulation. De plus, il existe un effet de bord important, du fait du comportement du modèle pour les cellules en bordure de paysage.

De plus, le modèle ne tient pas compte de la dynamique évolutive entre méligèthes et parasitoïdes, et des éventuelles résistances aux parasitoïdes développées par les méligèthes. Cela suggère que même si un nombre très important de parasitoïdes sont présents une année, il existe probablement des méligèthes possédant une résistance. Ce phénomène pourrait instaurer un jeu d'adaptation (phénomène de la Reine rouge) entre le méligèthes et le parasitoïde, qui peut influencer leurs dynamiques de populations (VAN VALEN, 1973).

Enfin, des incertitudes demeurent quant à l'utilisation des prairies, des bandes enherbées, et autres espaces semi-naturels par les parasitoïdes. En effet on peut supposer que leurs besoins annexes (nectar, hôtes alternatifs, lieux d'hivernation) peuvent être couverts par ces espaces semi-naturels, mais leur présence y est en fait très peu documentée (Corentin Barbu, communication personnelle). Les modalités d'utilisation de ces espaces par les parasitoïdes

restent encore à déterminer avec précision avant de pouvoir faire l'objet d'un travail de modélisation.

#### 4.3.3 *Jonsson et al. model*

##### 4.3.3.1 *ODD - Jonsson et al. - Purpose*

This model aims to test the effect of crop allocation and landscape configuration and composition on the population dynamic of cereal aphids and its damage to cereals crops.

##### 4.3.3.2 *ODD - Jonsson et al. - Entities, state variables and scales*

This model is built around three main entities : grid cells, which are reflecting the spatial organization of the landscape, natural enemies stocks and aphid stocks, which are representing the population of organisms in a given cell.

**A. APHID STOCKS** Aphid populations are represented in the model as stocks attributed to a particular cell. The main variable of this entity is the "number of individuals" which correspond to the number of aphids present in the area occupied by the cell.

**B. NATURAL ENEMIES STOCKS** As for aphid populations, natural enemy populations are represented in the model as stocks attributed to a particular cell. The main variable of this entity is the "number of individuals" which correspond to the number of natural enemies present in the area occupied by the cell.

**C. GRID CELLS** As this model only considers aphids in cereals fields, only cells occupied by cereals fields can have an aphid stock. The same applies to natural enemy stocks, as they are only considered in relation to the predation they inflict on aphid. Cells that are not occupied by cereals fields are inactive.

##### 4.3.3.3 *ODD - Jonsson et al. - Process overview and scheduling*

**A. TIME MANAGEMENT** In this model, two main time periods are distinguished, the aphid colonization phase and the aphid growth phase.

During the colonization phase, the aphids are arriving on the cells. This phase is one time step long, and determine the number of aphids arriving on the cell at the beginning of the season. After this phase, the model considers that there is no arrival of new aphids, or local dispersion within the landscape. Aphids are undergoing predation during this phase.

During the growth phase, aphid population is growing according to a fecundity rate, is undergoing predation, and causes damages to cereals crops. This phase is 14 days (i.e. 14 time steps) long.

This model is not explicitly positioned within the year, as none of its determinant is likely to change within a year.

**B. NATURAL ENEMY GROWTH PROCESS** During both phases of the model, the natural enemy stocks are determined according to landscape composition around their location and according to parameters specific to each species.

Natural enemy population is expressed as such :

$$P_{i,j} = \hat{P}_{i,j} + a_{i,j} e^{b_{i,j} e^{c_{i,j} L_{i,j}}}$$

With  $P$  the mean number of individuals,  $a$  the attack rate, depending on the natural enemy species and phase,  $b$  &  $c$  parameters also depending on the species and phase and  $L$  the proportion of a land use in a buffer around the tiller, necessary land use (e.g. natural-habitats) and buffer scale depending on species.

**C. PREDATION PROCESS** During both phases of the model, aphid populations are undergoing predation from a guild of natural enemies. These latter exert a predation rate on aphid population at each time step of the simulation. For every natural enemy considered a predation rate is determined, depending on the composition of the landscape around the executing cell. The type of land cover influencing the predation rate and the scale at which this land cover is considered (diameter of a circle buffer) depends on the species. The total predation rate is the sum of the predation rate of each natural enemy considered.

Predation rate (mortality) is expressed as such :

$$\mu_i = 1 - e^{-\sum_j a_{i,j} P_{i,j}}$$

**D. APHID POPULATION GROWTH** Aphid population growth is simulated according to a simple fecundity rate, moderated by the mortality induced by natural enemies.

It is expressed as such :

$$r = f - \mu_g$$

$$N_T = N_0 e^{rT}$$

With  $N_T$  the number of aphids at  $t = T$ ,  $r$  the aphid growth rate,  $f$  the aphid fecundity rate.

**E. DAMAGES** Damages to cereals crops are calculated in aphids-days, following those equations :

$$AD = N_0 \frac{e^{rT} - 1}{r}$$

$$CD = 12 * 7AD^{0.66}$$

$$B = \frac{CD_{max} - CD}{CD_{max}}$$

With  $AD$ , the aphid-days and  $CD$ , the crop damage inflicted.

4.3.3.4 *ODD - Jonsson et al. - Design concepts*

**A. BASIC PRINCIPLES** This model is articulated around the simulation of the influence of the landscape structure on the aphid's natural enemy community and associated crop damages. It aims to map an estimated biocontrol level according to landscape characteristics.

**B. EMERGENCE** The spatial distribution of the biological control service over fields of a given landscape emerges from interactions between natural enemies and aphids, the former being dependent on the abundance of different land covers around each field.

**C. ADAPTATION** Not applicable.

**D. OBJECTIVES** Not applicable.

**E. LEARNING** Not applicable.

**F. PREDICTION** Not applicable.

**G. SENSING** Not applicable.

**H. INTERACTION** Not applicable.

**I. STOCHASTICITY** Not applicable.

**J. COLLECTIVES** Not applicable.

**K. OBSERVATION** The main output data of this model is the value of the biocontrol service delivered, which is calculated by comparing the damages suffered by the crop with and without the presence of natural enemies. The difference between the two illustrates the amount of crop damage that is avoided thanks to the presence of natural enemies.

4.3.3.5 *ODD - Jonsson et al. - Initialization*

The configuration of the landscape, i.e. shape of the fields and the land use in every fields is an input of the model. During the initialization of the simulation, the vector data is converted to raster by creating cells whose size is determined by the user. The land use of the cell is determined by the land use present at the center of the cell in the vector data.

Aphids and natural enemies stocks are initialized according to fixed values.

4.3.3.6 *ODD - Jonsson et al. - Input data*

The input data for this model is :

- Landscape configuration (shapefile of the landscape, according to the French LPIS)
  - Spatial configuration of fields
  - Spatial configuration of semi-natural habitats

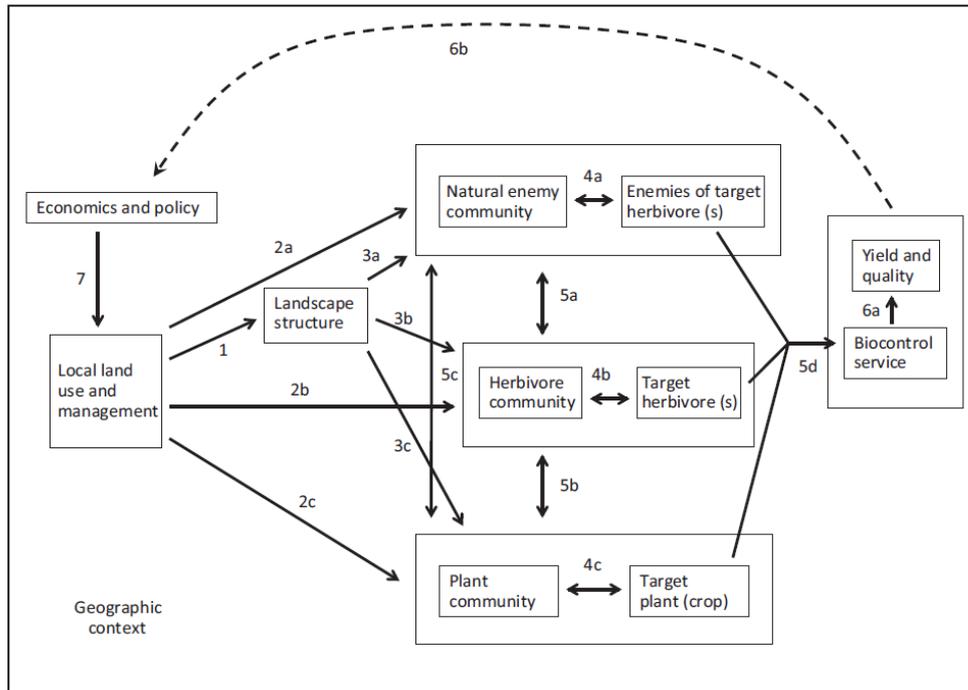


FIGURE 4.4 : Modèle conceptuel mobilisé par Jonsson et al. (2014), définissant les déterminants susceptibles d’agir sur le biocontrôle d’un puceron des céréales.

– Spatial configuration of grasslands

#### 4.3.3.7 ODD - Jonsson et al. - Submodels

Not applicable.

#### 4.3.4 Simplification opérées par le modèle de Jonsson et al. par rapport à la littérature portant sur la chaîne tri-trophique : céréale / puceron / ennemis naturels

Jonsson et al. modélisent seulement un sous-ensemble des relations mentionnées dans leur cadre conceptuel, à savoir, l’influence de la structure du paysage sur la communauté d’ennemis naturels, l’influence des communautés d’ennemis naturels sur les populations de pucerons et les dommages de ces derniers sur le rendement des céréales à paille. Ne sont notamment pas pris en compte, les conditions locales (i.e. présence d’espaces semi-naturels en bordure de parcelle), les pratiques agricoles (à l’échelle locale et régionale), l’influence du paysage sur les populations de pucerons et de plantes, et l’influence des communautés de plantes sur les herbivores (Figure 4.4)

Seules les relations 3a, 5d et 6a ont été représentées dans le modèle tel qu’il est implémenté dans leur travaux et donc dans les notres. Ce modèle ne prend pas non plus en compte l’influence du climat dans la dynamique de population des pucerons, bien que celle-ci soit documentée dans de nombreuses publications comme un déterminant majeur de l’abondance de ces insectes (J A NEWMAN (2003), mais voir aussi Jonathan A NEWMAN (2004)).

Enfin le modèle se concentre sur une courte période de temps (14 jours) pour déterminer le niveau de biocontrôle, et considère les années indépen-

dantes. Il fait donc abstraction de tout le reste du cycle biologique des pucerons et des ennemis naturels. Les possibles effets d'alternance d'années avec forte présence de pucerons et d'années avec faible présence, dû à la dynamique de population, ne peuvent pas être reproduit ici.

#### 4.4 INTERACTION ENTRE LES DEUX MODÈLES : ÉTUDE PRÉALABLE

Considérant la structure de chacun des deux modèles décrite ci-avant via les ODDs correspondants, il est possible d'inférer les interactions qui peuvent apparaître entre les composantes des modèles s'ils sont intégrés dans une même plateforme de simulation basée sur un paysage commun pour simuler les niveaux de CBC respectifs de ces modèles. Il s'agit ici d'anticiper les potentiels synergies et antagonismes qui apparaîtraient du fait de la structure et dynamique des deux chaînes tri-trophiques telles que représentées dans ces deux modèles. Cette analyse vise à identifier les questionnements pour lesquels on ne peut obtenir de réponse par simple connaissance des deux modèles et donc pour lesquels il est nécessaire de réaliser des simulations *in silico*.

Plus précisément, cette analyse peut permettre d'identifier des déterminants possédant *a priori* un effet positif pour la régulation des méligèthes et pour la régulation des pucerons (cas de synergie entre services), ou encore des déterminants possédant un effet positif pour l'un des services et négatif pour l'autre service (cas d'antagonisme entre services). Dans la [Figure 4.5](#) sont schématisés de manière simplifiée l'ensemble des déterminants qui influence le contrôle biologique dans les deux modèles, et quel est le sens de cette influence.

On remarque sur cette figure que peu de déterminants ont une action directe à la fois sur la régulation du méligèthe et sur celle du puceron. La lisière de bois, qui représente à la fois une zone d'hivernation pour les méligèthes, et une ressource pour les ennemis naturels des pucerons (puisque'elle fait partie des espaces semi-naturels) est le seul déterminant commun intervenant directement dans les deux modèles. La distance des cultures au bois est donc un élément à prendre en compte pour jouer sur la dynamique des populations des organismes des deux chaînes trophiques. Les parcelles de colza ont ainsi intérêt à être situées loin des lisières de bois puisque celles-ci favorisent les populations de méligèthes. En revanche, les parcelles de céréales ont intérêt à se situer proche des forêts puisque celles-ci ont une action positive sur certains ennemis naturels des pucerons. Une problématique peut cependant émerger du fait des rotations dans les cultures, notamment pour limiter l'impact des maladies telluriques. Définir une configuration optimale des parcelles, avec le colza le plus éloigné des forêts possible et les parcelles de céréales le plus proche, n'est pas forcément une solution tenable sur plusieurs années. Cependant on peut faire l'hypothèse que cette méthode, mise en application une année sur 2 ou sur 3 par exemple, permet de limiter la population de méligèthes de façon efficace, par effet de rupture de la dynamique de population, sans affecter la régulation des pucerons. Cette hypothèse est testée dans la 3<sup>ème</sup> partie de cette thèse.

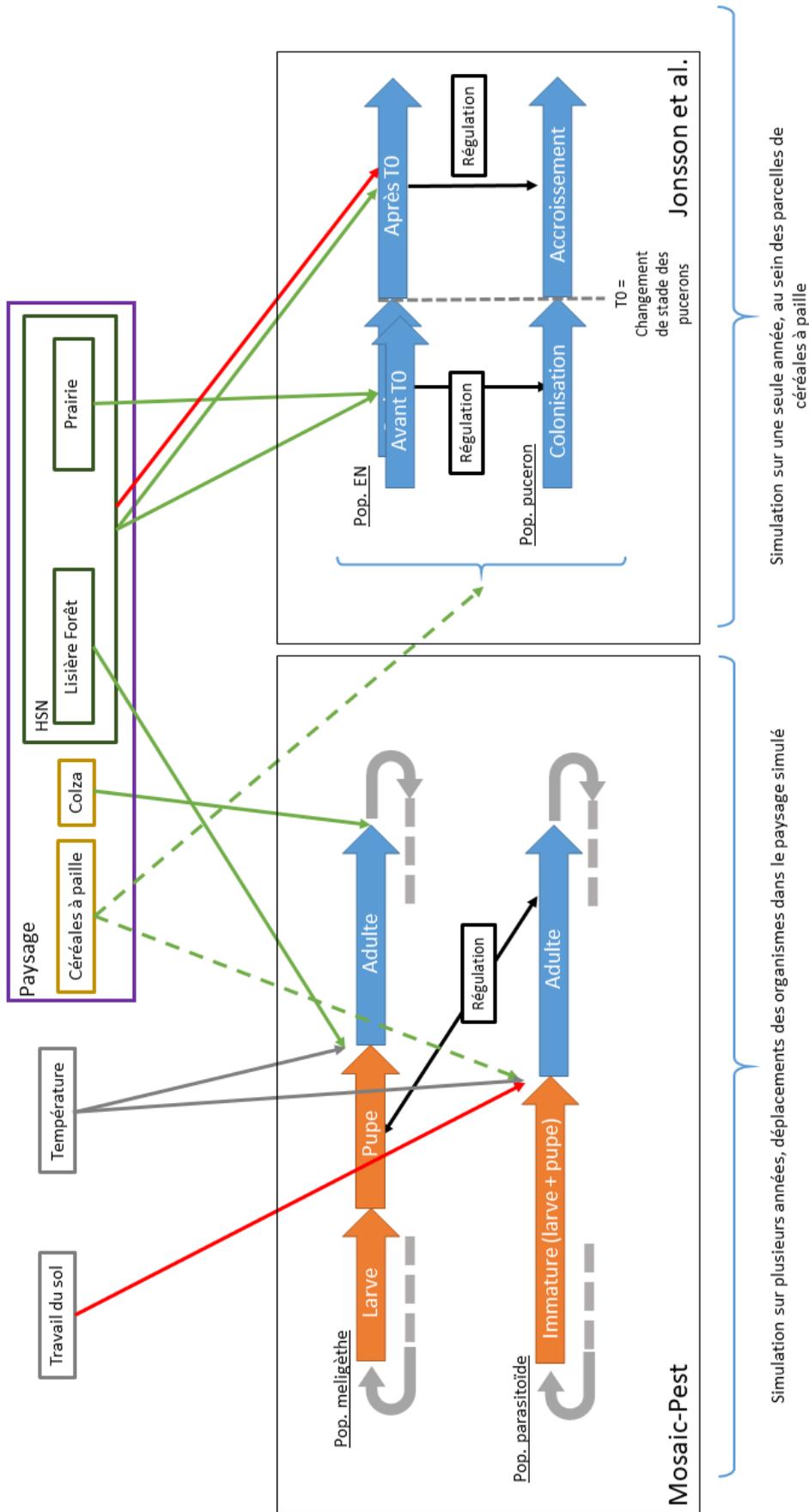


FIGURE 4-5 : Schéma résumant le fonctionnement des deux modèles, Mosaic-Pest et Jonsson et al.. Les déterminants sont situés sur la première ligne (gris : facteurs abiotiques ; jaune : aires cultivées ; vert : aires semi-naturelles (HSN), l'ensemble se situant au sein d'un même paysage). Ceux-ci ont une influence, déterminée par le modèle, sur les populations de bio-agresseurs et d'ennemis naturels associées respectivement aux cultures du colza (Mosaic Pest) et des céréales à paille (Jonsson et al.). Les cycles de développement des populations (Mosaic Pest) et les dynamiques de population (Jonsson et al.) sont indiqués. Le résultat des interactions entre populations de bio-agresseurs et d'ennemis naturels détermine le niveau de régulation observé (flèches noires). Les flèches colorées illustrent l'influence positive (en vert) ou négative (en rouge) des déterminants sur le niveau de régulation observé. Les flèches en gris indiquent une influence sur la date de déclenchement des processus. Les flèches en pointillés indiquent une influence relative d'un élément du paysage sur une/des population ((i) la quantité de céréales à paille influence la quantité de parasitoïdes uniquement au moment de l'initialisation du modèle, et (ii) tous les processus modélisés dans Jonsson et al. sont effectués dans les céréales à paille).

#### 4.5 HISTORIQUE DE CONSTRUCTION DES DEUX MODÈLES, COMPARAISON DES DEUX APPROCHES

Le modèle Mosaic-Pest est le résultat d'un travail de recherche de plusieurs années sur la chaîne tri-trophique colza/méligèthe/parasitoïdes (JUHEL et al., 2017; RUSCH, BOMMARCO et al., 2013; VINATIER, GOSME et VALANTIN-MORISON, 2012) et constitue un modèle de recherche intéressant pour l'étude du fonctionnement du biocontrôle en grandes cultures. En effet, le méligèthes étant inféodé aux cultures de colza pour leur reproduction, son cycle est relativement aisé à suivre expérimentalement, et à modéliser, contrairement à une espèce capable de se reproduire dans une grande variété d'habitats. De même, le parasitoïde étant inféodé à la population de méligèthes, son principal facteur limitant de reproduction est connu. De plus, du fait de l'importance économique du colza, la régulation des dégâts aux cultures causés par le méligèthe apparaît comme un enjeu important.

Comme discuté précédemment, le modèle Mosaic-Pest fait le choix de ne pas tenir compte de la prédation du méligèthe par d'autres organismes que le parasitoïde. Ce choix de modélisation est une simplification importante, mais permet d'investir des connaissances et du temps dans l'exploration et la reproduction des processus biologiques et écologiques en jeu, puisque le travail se recentre sur deux espèces seulement (à l'opposé de l'approche de Jonsson et al.).

Le modèle de Jonsson et al. représente une seule des multiples approches utilisées pour prédire l'importance de la population de pucerons dans les cultures. Par exemple, de nombreuses publications (HOOVER et Jonathan A. NEWMAN, 2004; J A NEWMAN, 2003; Jonathan A. NEWMAN, 2006) utilisent le climat comme déterminant principal de la population de pucerons, alors que le modèle de Jonsson et al. n'en tient pas compte. En effet, comme vu précédemment, il est centré sur un modèle de croissance de la population de pucerons et sur le processus de prédation par une guildes d'ennemis naturels, déterminé par la quantité d'éléments semi-naturels à proximité. Il est également important de noter qu'il fait le choix de considérer l'effet agrégé des ennemis naturels sur la population de puceron comme une addition des effets de chaque ennemi naturel considéré. Ceci suppose qu'il n'y a pas d'effet de compétition entre ennemis naturels pour la prédation du puceron (mais voir par ex. ALMOHAMAD et al., 2008; VIALATTE, TSAFACK et al., 2017), ni de prédation intragilde (mais voir par ex. LUCAS, 2005). De même, et alors que la guildes d'ennemis naturels est composée de nombreuses espèces, le modèle ne considère par l'effet de la présence de proies alternatives pour la guildes d'ennemis naturels sur le taux de prédation/parasitisme des pucerons (mais voir par ex. EVANS, 2008).

## CONCEPTION D'UNE PLATEFORME DE MODÉLISATION INTÉGRÉE

---

### 5.1 INTRODUCTION

Dans la partie précédente nous avons illustré la diversité des modèles existants s'appliquant à déterminer la valeur du service de biocontrôle en fonction du paysage. Lors de cette recherche bibliographique, nous n'avons pas trouvé de publication mettant en regard la gestion de plusieurs ravageurs de culture au travers de l'aménagement du paysage. Nous avons montré dans le premier chapitre que la chaîne tri-trophique apparaît comme une unité pertinente pour étudier le rôle du paysage et des pratiques dans la gestion des dégâts infligés aux cultures par les bio-agresseurs. Cependant, les changements de structure du paysage pour favoriser le contrôle biologique d'un bioagresseur d'une culture donnée peuvent avoir des répercussions sur les chaînes trophiques associées aux autres cultures composant ce paysage.

Dans une démarche systémique de gestion durable des agroécosystèmes, l'enjeu est donc de considérer les interactions possibles des chaînes trophiques entre elles. Ces interactions peuvent être directes via par exemple l'intervention d'ennemis naturels communs, ou indirectes via par exemple des effets différents de certains éléments du paysage sur ces chaînes trophiques. Afin d'explorer l'intérêt de la modélisation spatialement explicite pour aborder ces questions d'interactions entre chaînes trophiques dans une logique de gestion du paysage, on se propose ici de mener une démarche de type preuve de concept (*proof of concept*), en implémentant au sein d'une même plateforme de modélisation, deux modèles simulant deux chaînes tri-trophiques que l'on retrouve dans les mêmes paysages de grandes cultures en France.

Le travail présenté dans ce chapitre a pour objectif de tester la faisabilité technique de ce type de plateforme et d'illustrer son intérêt scientifique potentiel à l'aide de premiers résultats. Dans un premier temps, j'ai implémenté deux modèles : Mosaic-Pest (VINATIER, GOSME et VALANTIN-MORISON, 2012) et le modèle conçu par Matthias Jonsson et collaborateurs (JONSSON et al., 2014), qui portent sur deux chaînes tri-trophiques sous GAMA®. Dans un deuxième temps, nous avons donc défini un scénario de gestion des rotations des cultures et de leur répartition spatiale afin de favoriser le contrôle biologique d'un ravageur d'une culture donnée, et nous en avons simulé et analysé les effets sur le niveau de biocontrôle prédit par ces deux modèles. Ce test est mené dans deux paysages contrastés en termes de composition et configuration en forêts. Ces travaux ne sont pas destinés à produire de la connaissance en écologie, mais bien à démontrer l'intérêt de notre approche, qui restera à développer dans de futurs projets portant sur l'optimisation de la gestion de paysages agricoles pour favoriser le contrôle biologique de bioagresseurs des cultures.

## 5.2 MATÉRIEL ET MÉTHODE

### 5.2.1 *Implémentation des deux modèles Mosaic-Pest et Jonsson et al. dans la plateforme GAMA*

Nous avons implémenté le modèle Mosaic-Pest et le modèle développé par Jonsson et al. au sein de la plateforme GAMA® permettant de développer des modèles multi-agents spatialement explicite (TAILLANDIER, THEROND et GAUDOU, 2012). Cette implémentation permet simuler le comportement des deux modèles au sein d'un seul et unique paysage et leurs interactions, et ainsi d'en déduire les possibles synergies ou antagonismes existant entre les deux chaînes tri-trophiques simulées. GAMA est une plateforme de modélisation multi-agents capable de gérer les paysages rasterisés (sous forme d'une grille de cellules carrées) ou sous forme de données vectorielles (données SIG). Une transformation de données vectorielles en raster directement par la plateforme GAMA au moment de l'initialisation de la simulation est possible. Il est donc possible de fournir au logiciel des données géographiques peu traitées, qu'il se charge de convertir en raster, les deux modèles Mosaic-Pest et Jonsson et al. correspondant à ce cas de figure.

### 5.2.2 *Intégration des données descriptives de la structure du paysage et la météorologie*

Le paysage virtuel sur lequel se déroulent les simulations est basé sur les données SIG d'un paysage réel, situé au sud d'Evreux, en Normandie (France). Il mesure 22 km x 17 km et est composé à 24% de surfaces boisées et à 64% de terres cultivées. Il correspond à un terrain d'étude historique de l'UMR AGRONOMIE (INRAE, Versailles-Grignon) sur lequel des travaux d'analyse de la dynamique des méligèthes et parasitoïdes de celui-ci sont réalisés depuis plusieurs années (JUHEL et al., 2017). Nous disposons pour ce paysage des informations sur l'emplacement des zones boisée (BDTOPO®, 2017), de l'emplacement des parcelles agricoles (RPG, 2017) ainsi que des cultures en place chaque année dans les parcelles (déclaration PAC des agriculteurs). A partir de ces données vectorisées, nous avons généré un paysage « rasterisé », dont l'occupation du sol est décrite via une grille de cellules carrées de 100m x 100m. L'occupation du sol représentée dans chaque cellule correspond à l'occupation du sol en son centre dans les données vectorisées. Elles peuvent être occupées par une culture, une zone boisée, une zone urbaine ou une surface en eau. Dans ces deux derniers cas, les cellules sont considérées comme neutre vis-à-vis des processus écologiques modélisés. Les cultures possibles sur les parcelles cultivées sont : le colza, les céréales à paille, le maïs, la prairie. Les autres cultures sont toutes référencées comme « autre ». Les cellules occupées par du bois peuvent être des cellules de cœur de forêt (si entourées uniquement par d'autres cellules de forêt) ou des cellules de lisière.

Nous avons utilisé une base de données développée par l'UMR AGIR (INRAE) pour récupérer les informations sur les rotations sur 4 années, de 2014 à 2017 au sein de chacun des îlots du RPG (LEENHARDT, THEROND et MIGNOLET, 2012). L'analyse des premiers résultats de simulation a montré que 4 années ne sont pas suffisantes pour permettre d'observer correctement les

patrons de dynamique de population du modèle Mosaic-Pest, et notamment pour dépasser la phase de stabilisation des populations. Nous avons donc choisis d'appliquer ce cycle de rotation de 4 ans 3 fois de suite, afin d'obtenir des simulations sur 12 années successives au total, de 2006 à 2017. Seuls les résultats de simulation sur les 8 dernières années (2010-2017), suite à la phase de stabilisation des populations de méligèthes, ont été considérés dans les analyses de scénarios.

Les données météorologiques géoréférencées issues des données SAFRAN projetées sur une grille 8 km x 8 km ont été utilisées pour estimer la température moyenne quotidienne de 2006 à 2017 (12 années de simulation). Cette donnée est mobilisée comme variable d'entrée dans le modèle Mosaic-Pest (VINATIER, GOSME et VALANTIN-MORISON, 2012).

Afin d'évaluer l'influence des caractéristiques paysagères sur les populations étudiées, nous avons sélectionné au sein de ce paysage deux sous-paysages contrastés par leur composition en surfaces boisées, que nous appellerons dans la suite de cette partie « paysage simple » (pour celui comportant peu de surfaces boisées, env. 5%) et « paysage complexe » (pour celui comportant beaucoup de surfaces boisées, env. 30%). Ces deux paysages mesurent 5 km x 5 km, et sont distants de 11,8 km. Leurs caractéristiques pédoclimatiques et les pratiques agricoles qui s'y appliquent sont similaires. La manipulation d'une surface moins importante permet également de limiter le temps de calcul nécessaire au déroulement des simulations. La [Figure 5.1](#) illustre la topographie du paysage expérimental et des deux sous-paysages sélectionnés. Le [Tableau 5.1](#) présente la composition des deux paysages.

### 5.2.3 Conception de scénario de gestion de paysage pour réguler les populations de méligèthes

La dynamique de population du méligèthe est fortement dépendante de l'accès des individus aux parcelles de colza, leur lieu de reproduction, à partir des lisières de forêts, leur lieu d'hivernation (RUSCH, VALANTIN-MORISON et al., 2012). Le modèle Mosaic-Pest reproduit ce processus pour évaluer la population de méligèthes. On suppose donc que, lors des années où les parcelles de colza sont éloignées des parcelles de forêt, le nombre d'individus méligèthes qui les atteignent est significativement réduit. La population d'une année  $n$  dépendant fortement de la reproduction en année  $n-1$ , on peut émettre l'hypothèse que l'éloignement des parcelles de colza des lisières une année sur deux pourrait permettre une rupture dans la dynamique de population et ainsi de réduire la présence des méligèthes à l'échelle de plusieurs années. On s'attend également à ce que le déplacement des populations de parasitoïdes dans le paysage soit moins affecté par les modifications des rotations que les populations de méligèthes étant donné qu'ils hivernent dans le sol des parcelles de colza et ne dépendent pas des lisières de forêt pour ce processus (ULBER et al., 2010). On peut donc supposer qu'après modification des rotations, on pourrait observer un plus haut niveau de parasitisme des méligèthes, correspondant à un meilleur biocontrôle de ce ravageur.

De telles modifications de la répartition dans le temps et l'espace des parcelles de colza à l'échelle d'un paysage sont susceptibles d'avoir un impact fort sur la répartition de toutes les autres cultures du paysage, et notamment

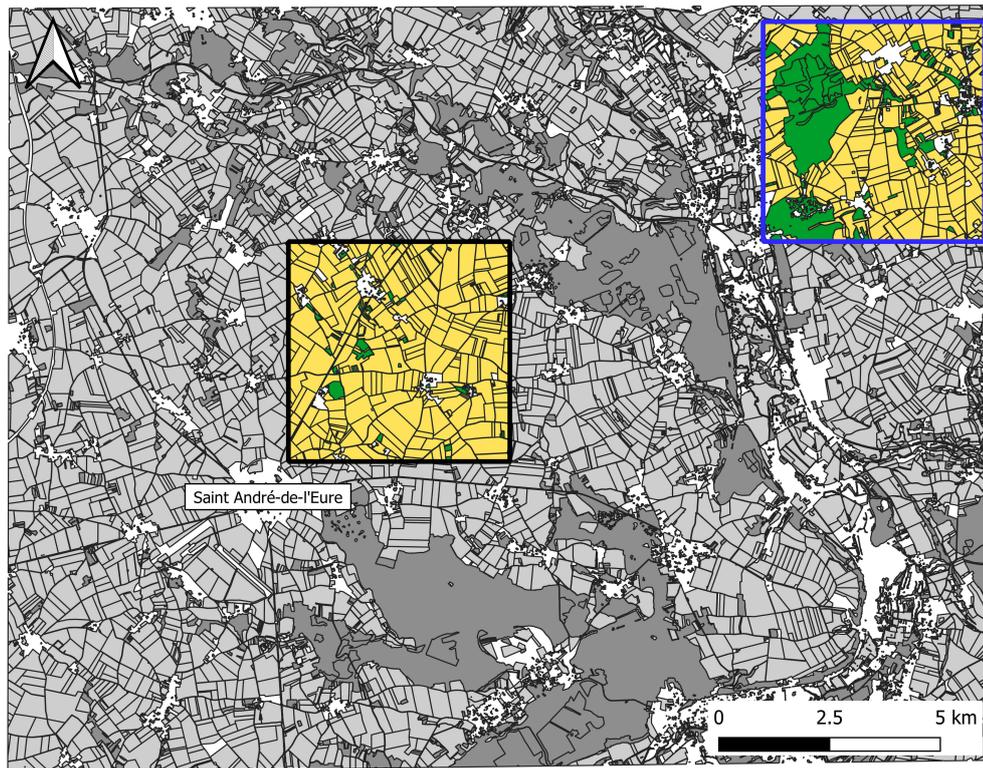


FIGURE 5.1 : Carte du site d'étude (Normandie, France). Encadré noir : paysage simple; Encadré bleu : paysage complexe; Jaune (et gris clair) : parcelles agricoles; Vert (et gris foncé) : surfaces boisées

sur la culture des céréales à paille, catégorie de culture la plus présente (en surface) dans le paysage étudié. Le modèle de JONSSON et al. (2014), qui représente l'impact de la configuration du paysage sur le biocontrôle du puceron des céréales, est un outil intéressant pour évaluer l'impact potentiel du scénario développé pour favoriser le biocontrôle du méligèthe. On suppose que le déploiement d'un scénario d'éloignement des parcelles de colza des forêts certaines années, entraîne un rapprochement des parcelles de céréales à paille ces mêmes années. La proximité des forêts étant considérée, dans le modèle de Jonsson et al., comme bénéfique pour la guildes des ennemis naturels de pucerons, on peut donc émettre l'hypothèse que les périodes d'éloignement des parcelles de colza des lisières de forêts peuvent être favorables au biocontrôle des pucerons des céréales. On peut supposer en revanche que l'on observera l'effet inverse les autres années.

Considérant ces hypothèses, nous avons développé un scénario de gestion des rotations destiné à réguler la population de méligèthes. Il repose sur l'alternance d'années où seules les parcelles éloignées des forêts ont la possibilité d'être utilisées pour la culture du colza et d'années où aucune restriction n'est imposée. L'objectif de ce scénario de gestion est double : (i) « casser » la dynamique interannuelle des populations de méligèthe par l'éloignement maximal possible des parcelles de colza vis-à-vis des parcelles de forêt et (ii) maintenir une production de colza s'avérant nécessaire sur ce territoire pour la filière associée. Nous avons appliqué ce scénario de gestion de paysage sur les deux paysages réels contrastés (Figure 5.2).

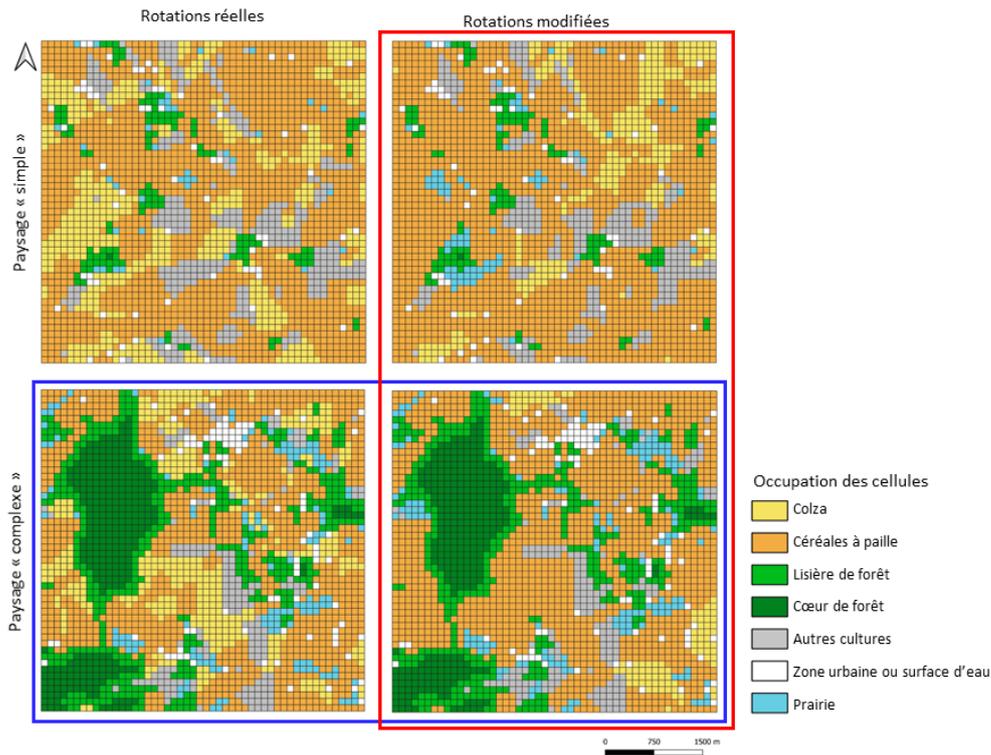


FIGURE 5.2 : Représentation en raster des 2 paysages utilisés pour les simulations, avec l'assolement réel suivant les rotations telles que menées par les agriculteurs actuellement (Rotations réelles) et en appliquant le scénario de gestion des populations du méligèthe du colza (Rotations modifiées) avec un exemple de représentation d'éloignement maximal des parcelles de colza des lisières de forêt.

	Paysage simple	Paysage complexe
Nombre de cellules total	2500	2500
Nombre de cellules « cœur de forêt »	1 (0,04 %)	322 (12,88 %)
Nombre de cellules « lisière de forêt »	123 (4,92 %)	408 (16,32 %)
Nombre de cellules « zone urbaines »	66 (2,64 %)	95 (3,8 %)
Nombre de cellules « culture »	2310 (92,4 %)	1675 (67 %)
Nombre de parcelles réel	428	400
Nombre de parcelles modélisées	329	311
Nombre de parcelles « éloignées »	113 (722 cellules)	42 (260 cellules)

TABLE 5.1 : Nombre de cellules total et par type d'assolement, dans les deux paysages étudiés. Une cellule est équivalente à un hectare (cellules carrées de 100 m de côté). Le nombre de parcelles modélisées correspond au nombre de parcelles conservées après rasterisation du paysage, certaines très petites parcelles pouvant être perdues car représentées par aucune cellule de la grille raster.

#### 5.2.4 *Mise en place du scénario de gestion de paysage*

Dans le modèle Mosaic-Pest, la distance maximale de déplacement des méligèthes de la forêt vers les parcelles de colza est fixée à 1200 m (JUHEL et al., 2017). Le déplacement des méligèthes d'une cellule source vers les cellules voisines est simulée à l'aide d'un kernel de dispersion (voir [paragraphe 4.3.1.3](#)). Dans cette représentation, les cellules éloignées de la cellule source ont une probabilité moins élevée de recevoir des méligèthes. De plus, une fonction de mortalité dépendante de la distance entre la cellule source et la cellule de destination s'applique à la population se déplaçant de l'une à l'autre.

Aussi, nous avons construit le scénario d'éloignement des parcelles de colza des lisières de forêt via la vérification, et éventuellement la modification des rotations dans chaque parcelle du paysage simulé en fonction de sa distance aux forêts. Pour cela nous avons délimité une zone, dite d'éloignement, dans laquelle les parcelles sont considérées comme suffisamment éloignées des lisières pour réduire significativement le nombre de méligèthes qui les atteignent. J'ai choisi dans ce scénario de placer une parcelle en zone d'éloignement si plus de la moitié des cellules qui la compose se trouve à plus de 500m de la plus proche cellule de lisière de forêt. Le choix de cette distance tient compte de la configuration du paysage et du nombre et de la répartition des cellules occupées par des lisières. En effet, une distance d'éloignement supérieure à 500m aurait réduit très fortement l'aire de la zone d'éloignement et donc n'aurait pas permis de maintenir des surfaces en colza équivalentes à ce que l'on retrouve actuellement dans le paysage.

Pour atteindre nos objectifs de réduction des surfaces de colza situées à moins de 500m des forêts, nous avons arbitrairement modifié les rotations observées de manière à ce que la présence de colza soit limitée à la zone d'éloignement lors de la deuxième et quatrième année du cycle de celles-ci c.-à-d., une année sur deux. Pour cela, nous avons modifié les rotations de chaque parcelle, en fonction de son statut en matière d'appartenance ou non à la zone d'éloignement. Nous avons d'abord modifié les rotations des parcelles en dehors de la zone d'éloignement. Si celles-ci prévoient du colza pour la deuxième et/ou la quatrième année, nous avons recherché une rotation équivalente dans la liste des rotations recensée dans le paysage qui comporte les mêmes cultures, dans un ordre différent afin d'éviter la culture de colza les deuxième et quatrième années. Pour éviter une chute trop grande de la surface de colza les deuxième et quatrième années du cycle, on applique les contraintes inverses aux parcelles situées en zone d'éloignement : quand leur rotation prévoit la culture de colza, on vérifie que celle-ci a lieu la deuxième et/ou quatrième année du cycle, et si ce n'est pas le cas, on modifie la rotation suivant la même méthode que précédemment. Cette méthode permet de conserver les mêmes surfaces des différentes cultures entre paysage réel et paysage modifié, lorsqu'elles sont moyennées sur les 4 années considérées d'un cycle de rotation, et lorsque l'on considère les paysages dans leur ensemble.

#### 5.2.5 *Analyse des simulations*

Afin de mesurer l'influence de la structure du paysage (composition des assolements et configuration colza-forêt) et de sa dynamique (rotations) sur

les deux chaînes tri-trophiques étudiées, nous avons évalué l'effet du scénario « Rotations modifiées » sur (i) l'abondance des méligèthes à différents pas de temps (chaque année et sur les 6 années d'analyse), (ii) les surfaces en colza annuelles et moyennées sur les 6 années, (iii) le niveau de biocontrôle du puceron dans les parcelles de céréales à paille.

Dans le modèle Mosaic-Pest, on dispose du nombre d'individus méligèthes et parasitoïdes présents dans chaque cellule du paysage. Nous avons donc enregistré le nombre d'individus moyen au moment du processus de parasitisme dans toutes les cellules occupées par du colza, pour les populations de méligèthes adultes, de parasitoïdes adultes, ainsi que pour les populations de méligèthes larves ayant survécu au parasitisme (après le déroulement du processus). Ceci permet de connaître l'état de la population de méligèthes et de parasitoïdes après le processus de dispersion. La population de méligèthes aux stades de larves permet d'estimer la résultante des interactions entre ces deux organismes, c'est-à-dire le parasitisme, et de connaître l'état de la population de méligèthes après parasitisme. Cette dernière détermine la population initiale de l'année suivante.

Le modèle de JONSSON et al. (2014) fournit directement en sortie une valeur de biocontrôle, dit « top-down », c'est-à-dire une estimation de l'impact de la guilda d'ennemis naturels sur les populations de pucerons. Nous nous basons donc sur cette valeur pour estimer l'impact des rotations et de la structure du paysage sur le biocontrôle des pucerons. A noter que le modèle de Jonsson et al. est un modèle statique qui estime le niveau de biocontrôle pour un contexte paysager donné, sans tenir compte des populations de ravageurs ou d'ennemis naturels de l'année précédente, et sans prendre en compte les conditions météorologiques; en conséquence, les résultats diffèrent entre années de rotation mais sont identiques pour les 3 cycles de 4 ans simulés. Nous avons donc analysé la valeur moyenne de biocontrôle dans toutes les cellules occupées par des céréales à paille dans le paysage pour les années de 2014 à 2017.

Afin de rendre compte de l'impact du scénario sur les surfaces cultivées, nous avons enregistré également le nombre de cellules de chaque culture pour chaque année, chaque paysage et chaque scénario.

## 5.3 RESULTATS

### 5.3.1 Effet du scénario de gestion du paysage sur les surfaces cultivées en colza

Dans la [Figure 5.3](#) est représentée la surface cultivée en colza pour les quatre années du cycle de rotation, dans le paysage simple. On note que la modification des rotations pour optimiser l'éloignement des parcelles de colza des lisières de bois certaines années entraîne, par construction, une répartition très différente des cellules cultivées en colza entre les années. Les deuxième et quatrième années on observe une diminution de plus de la moitié des surfaces en colza par rapport aux première et troisième années. Les différences entre années dans le paysage non modifié (rotations réelles) sont beaucoup moins marquées. Il est à noter que, comme souhaité comme contrainte dans les modalités de gestion de paysage, le nombre de cellules total cultivées en colza pour le cycle de 4 années complet est du même ordre de grandeur quel

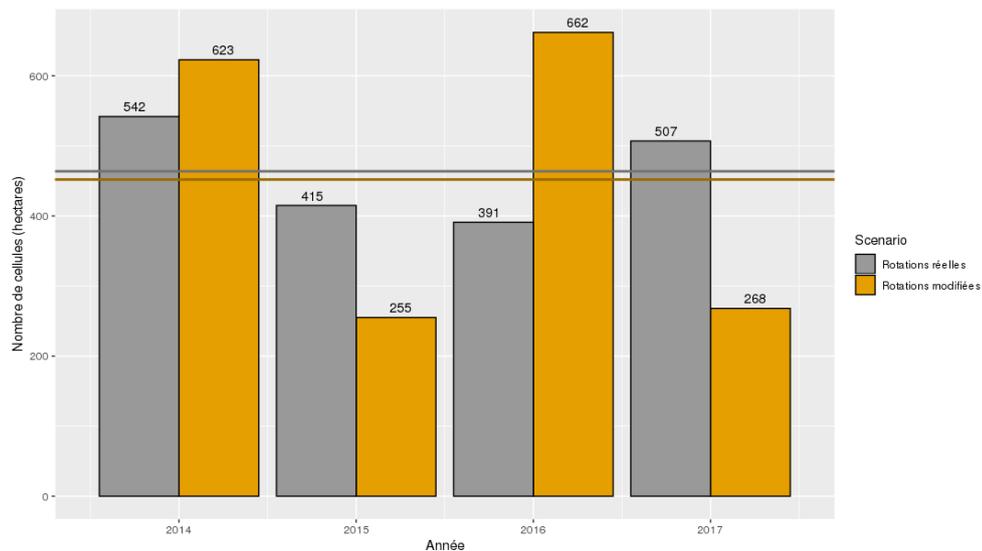


FIGURE 5.3 : Nombre de cellules cultivées en colza, pour les quatre années du cycle de rotation, pour le paysage simple. On présente ici une comparaison des surfaces pour les rotations réelles (en gris) et pour les rotations modifiées pour respecter les contraintes d'éloignement du scénario (en jaune). Le chiffre affiché au-dessus de chaque barre correspond au nombre de cellules. Les lignes horizontales représentent les moyennes de cellules cultivées en colza sur les 4 ans du cycle de rotation, en gris foncé pour les rotations réelles et en jaune foncé pour les rotations modifiées.

que soit le scénario (5565 cellules cultivées en colza pour les rotations réelles, contre 5424 pour les rotations modifiées, soit une diminution d'environ 2,5%).

Dans le paysage complexe, on remarque le même contraste dans la répartition des cellules de colza entre les deuxième et quatrième années et les première et troisième années (Figure 5.4). Le nombre total de cellules cultivées en colza sur les quatre années du cycle est également du même ordre de grandeur (3573 cellules pour les rotations réelles et 3567 pour les rotations modifiées, soit une diminution d'environ 0,2%).

### 5.3.2 Effet du scénario de gestion du paysage sur les surfaces des autres cultures

La répartition de toutes les surfaces cultivées pour les paysages simple et complexe, en rotations modifiées, sont représentées dans les Figure 5.5 et Figure 5.6. On remarque que ce sont avant tout les variations de surfaces en céréales à paille qui compensent celles des surfaces en colza dues à la modification des rotations.

On remarque, pour la composition des cultures dans le paysage simple en rotations réelles, une diminution importante de la proportion de prairie lors de la quatrième année du cycle de rotation. (39 cellules de prairies en 2017, pour 150 en moyenne les autres années). Les autres cultures apparaissent en proportions relativement constantes pour toutes les années, pour le paysage simple et le paysage complexe.

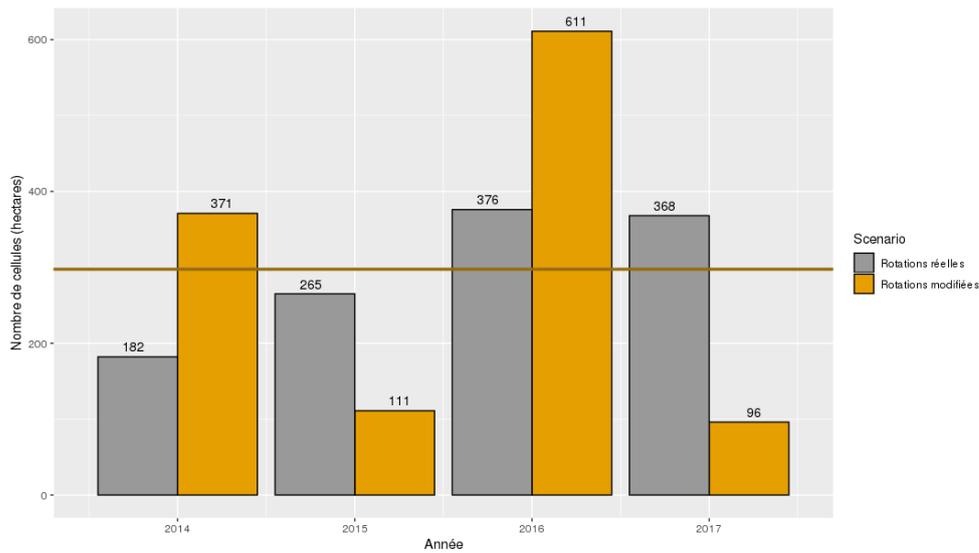


FIGURE 5.4 : Nombre de cellules cultivées en colza, pour les quatre années du cycle de rotation, pour le paysage complexe. On présente ici une comparaison des surfaces pour les rotations réelles (en gris) et pour les rotations modifiées pour respecter les contraintes d'éloignement du scénario (en jaune). Le chiffre affiché au-dessus de chaque barre correspond au nombre de cellules. Les lignes horizontales représentent les moyennes de cellules cultivées en colza sur les 4 ans du cycle de rotation, pour les deux scénarios. Les lignes sont ici superposées car les moyennes sont identiques (297,25 cellules pour les rotations réelles et pour les rotations modifiées)

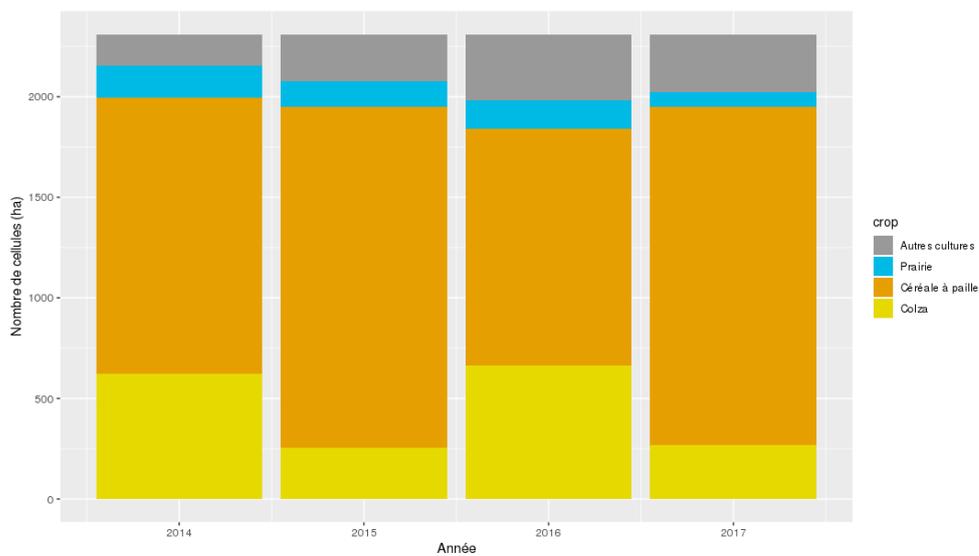


FIGURE 5.5 : Répartition des cultures sur les 4 années du cycle de rotation étudié, pour le paysage simple avec rotations modifiées

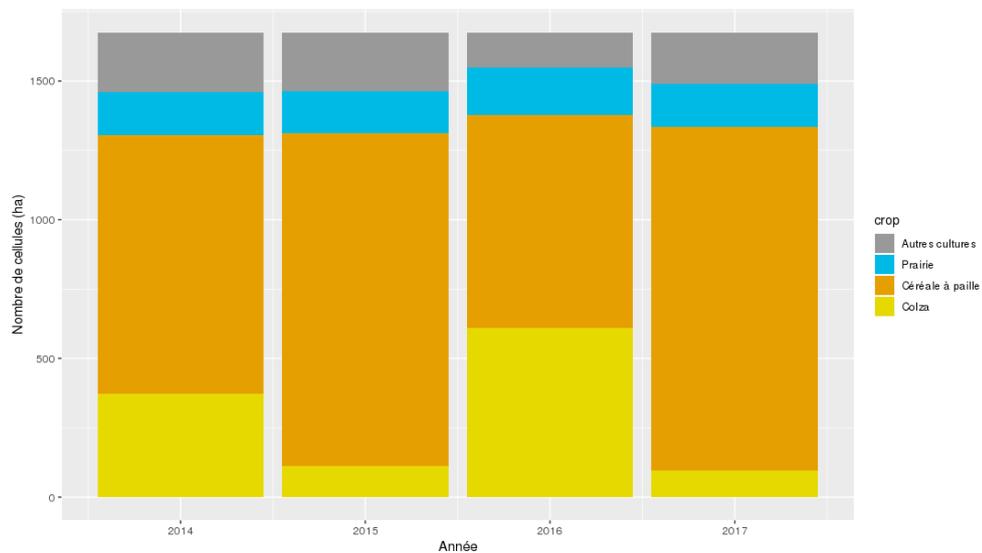


FIGURE 5.6 : Répartition des cultures sur les 4 années du cycle de rotation étudié, pour le paysage complexe avec rotations modifiées

### 5.3.3 Impact de la composition du paysage sur l'abondance en melligèthes et en parasitoïdes : comparaison des résultats de simulation de la situation actuelle au sein des deux paysages réels contrastés

L'évolution des populations de melligèthes et de parasitoïdes dans les cellules de colza chaque année suivant les rotations réelles met en évidence l'existence de deux périodes successives dans le paysage simple (Figure 5.7.A) : une première période d'établissement des populations d'insectes dans le paysage, avec une croissance régulière des populations de melligèthes et de parasitoïdes, de 2006 à 2010, suivie d'une chute de la population de melligèthes à partir de 2010, et d'une chute de la population de parasitoïdes, démarrant une année plus tard, à partir de 2011. Dans une seconde période, on peut observer une phase de fluctuation légère des populations, autour d'une moyenne plus basse que les pics d'abondance atteints respectivement en 2011 et 2012. Le nombre moyen d'individu par cellule de colza suit ce même patron (Figure 5.7.B).

Dans le paysage complexe, on note le même type de patron que pour le paysage simple, c'est-à-dire une première phase de croissance et de chute des populations, puis une stabilisation pour les dernières années de simulation (Figure 5.8). Cependant on remarque que malgré des données météorologiques identiques pour les simulations dans les deux paysages, le passage à la deuxième phase s'effectue plus tôt (en 2009 pour les melligèthes et en 2010 pour les parasitoïdes) dans le paysage complexe.

### 5.3.4 Effet du scénario d'éloignement des parcelles de colza des forêts sur les populations de melligèthes et de parasitoïdes pour les deux paysages contrastés

Dans la Figure 5.9, on peut observer l'évolution de l'abondance des populations de melligèthes adultes et de parasitoïdes adultes dans le paysage simple, avec rotations modifiées. On note une augmentation du nombre d'individus total de melligèthes sur toute la période de simulation. On observe égale-

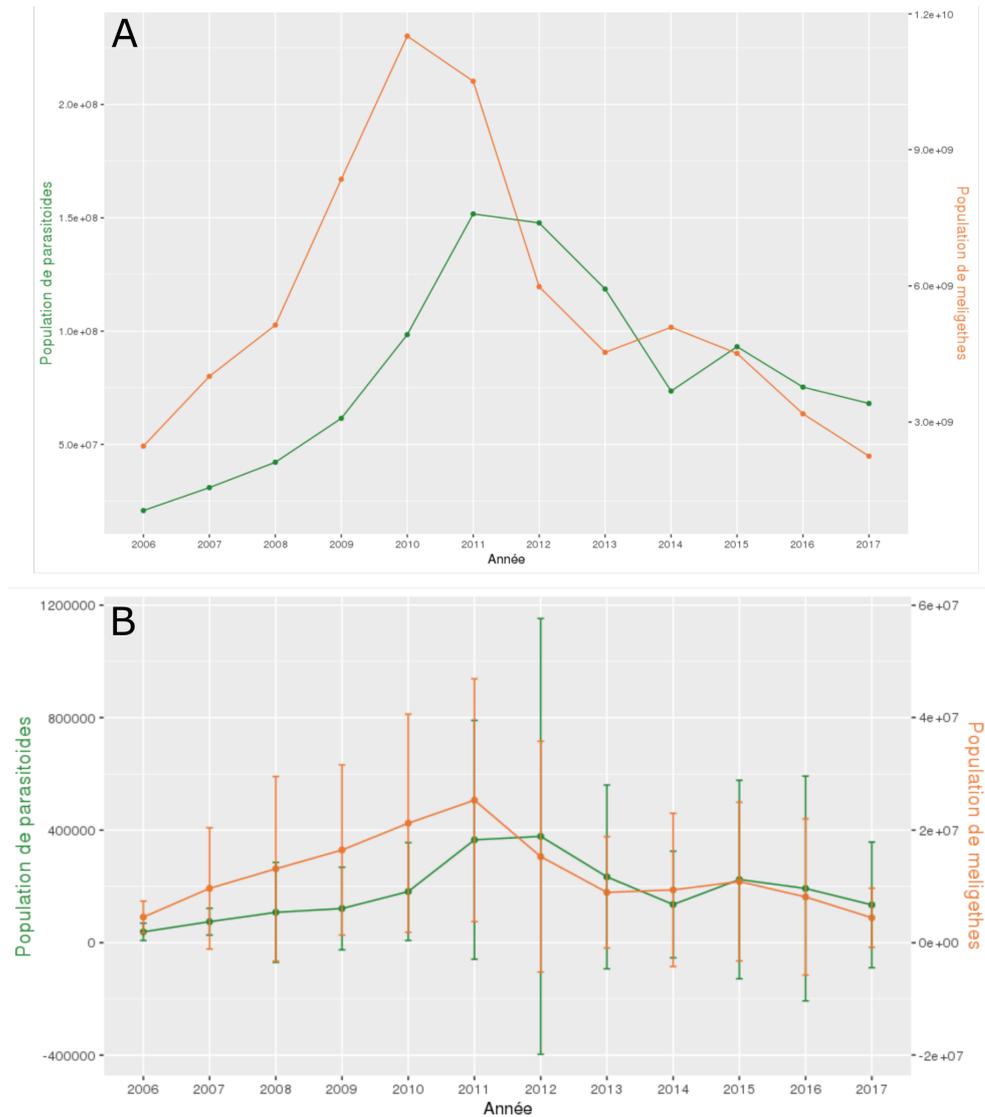


FIGURE 5.7 : A : Evolution sur les cellules de colza du nombre moyen d'individus méligèthes adultes et de parasitoïdes adultes au cours des années, dans le paysage simple en rotations réelles. Les barres d'erreur (écart-types) représentent la variabilité des abondances entre les cellules de colza. B : Evolution de la population totale de méligèthes adultes et de parasitoïdes adultes, dans le paysage simple, en rotation réelles. Les populations de parasitoïdes sont représentées en vert, et les populations de méligèthes en orange. Deux échelles différentes sont utilisées pour représenter les deux variables.

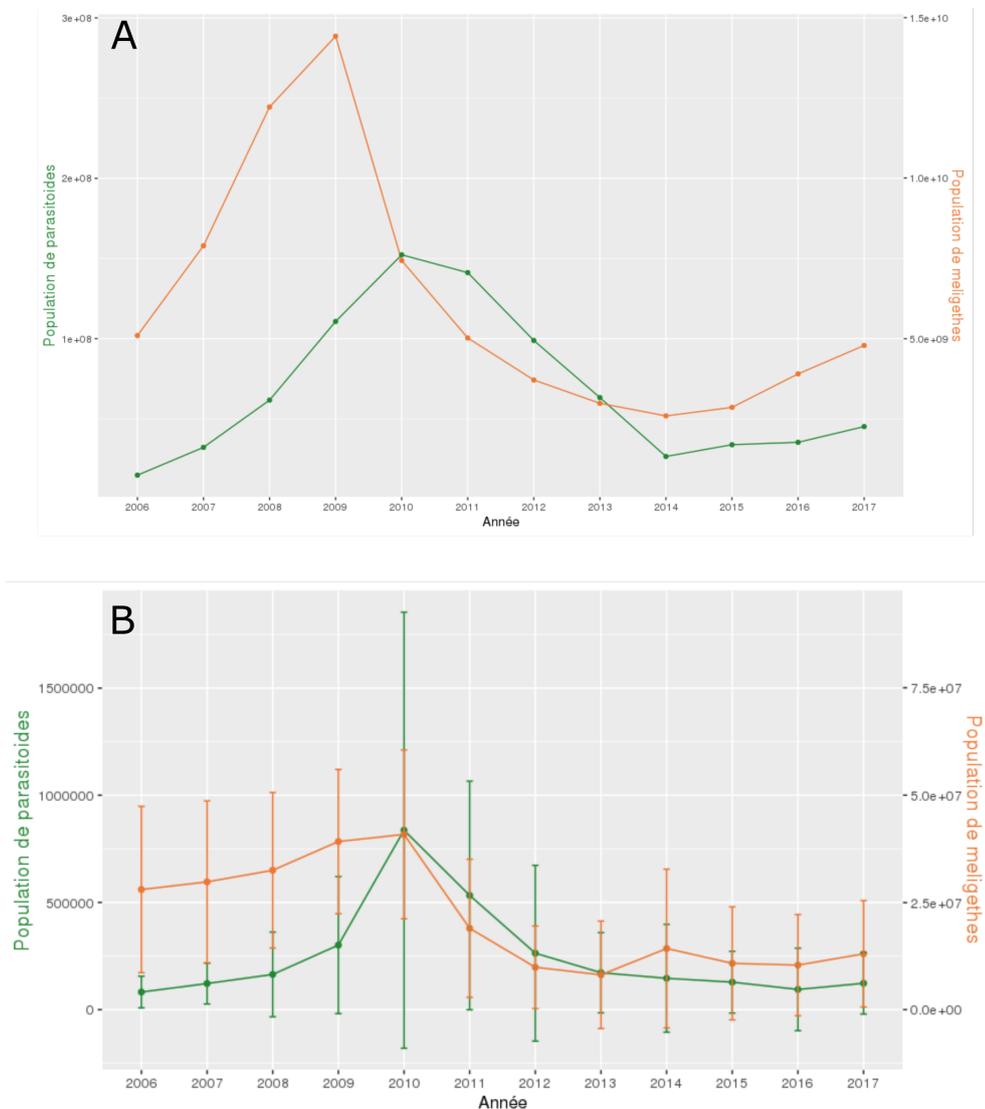


FIGURE 5.8 : A : Evolution sur les cellules de colza du nombre moyen d'individus mligèthes adultes et de parasitoïdes adultes au cours des années, dans le paysage complexe en rotations réelles. Les barres d'erreur (écart-types) représentent la variabilité des abondances entre les cellules de colza. B : Evolution de la population totale de mligèthes adultes et de parasitoïdes adultes, dans le paysage complexe, en rotation réelles. Les populations de parasitoïdes sont représentées en vert, et les populations de mligèthes en orange. Deux échelles différentes sont utilisées pour représenter les deux variables.

ment une augmentation globale de la population de parasitoïdes sur toute la période de simulation, ponctuée de pics d'abondance. On observe pour le nombre d'individus moyen de méligèthes par cellule de colza la présence d'un patron en « zig-zag » avec une alternance d'une année d'augmentation et d'une année de diminution du nombre moyen d'individus (Figure 5.9.B). Ce patron peut être attribué à l'alternance d'années avec une forte surface en colza, dans laquelle la population de méligèthes se répartit, et d'années avec des surfaces en colza très réduite, qui entraîne une concentration des individus dans un faible nombre de cellules de colza, et donc une augmentation du nombre moyen d'individu par cellule. On remarque ce même patron pour les parasitoïdes.

En revanche avec le déploiement du même scénario de gestion dans le paysage complexe, on remarque dès l'année 2009 un effondrement durable des populations de méligèthes et de parasitoïdes, que ce soit pour la population totale ou pour le nombre d'individu moyen par cellule de colza (Figure 5.10).

### 5.3.5 Effet de la structure du paysage et du scénario sur l'abondance de méligèthes aux stades larves dans les cellules de colza (niveau de parasitisme)

La Figure 5.11 illustre l'évolution des populations de méligèthes larves dans les cellules de colza, après application du processus de parasitisme, au cours des 12 années de simulation, pour toutes les combinaisons [paysage X scénario]. Elle permet de comparer la dynamique du méligèthes dans le paysage selon ces différentes combinaisons. On observe des tendances similaires à celles observées pour les populations de méligèthes adultes. Dans le cas du paysage simple en rotations réelles, on observe une première période de croissance de la population de méligèthes larve, avec un pic en 2010, suivi d'une deuxième période de chute de la population. On remarque que la diminution se poursuit jusqu'à la fin des 12 années de simulation. Pour le paysage simple en rotations modifiées, on observe un patron d'alternance entre augmentation et diminution de la population une année sur deux, mais une tendance générale à l'augmentation de la population de méligèthes larves. Pour le paysage complexe en rotations réelles, on observe une forte diminution de la population de méligèthes entre 2009 et 2011, puis une augmentation modérée au cours des 6 dernières années de simulation. Enfin, dans le cas du paysage complexe en rotations modifiées, on observe également une forte diminution de la population, qui se produit dès 2007. Les populations de méligèthes demeurent alors à un niveau très bas durant le reste de la simulation.

La Figure 5.12 résume les effets de la complexité du paysage et de l'application des contraintes sur les parcelles de colza sur l'abondance moyenne des méligèthes larves dans les cellules de colza, pour les 6 dernières années de simulation. On remarque que lorsque les rotations ne sont pas modifiées, l'abondance en méligèthes larve est beaucoup plus importante dans le paysage complexe que dans le paysage simple ( $2,6 \cdot 10^6$  individus en moyenne pour le paysage simple contre  $5,4 \cdot 10^6$  individus en moyenne pour le paysage complexe). En revanche lorsque l'on applique une modification des rotations l'abondance en méligèthes larve augmente dans le cas du paysage simple mais diminue fortement dans le cas du paysage complexe ( $5,6 \cdot 10^6$  individus en moyenne pour le paysage simple contre  $1,1 \cdot 10^5$  individus en moyenne pour le paysage complexe) (Figure 5.12).

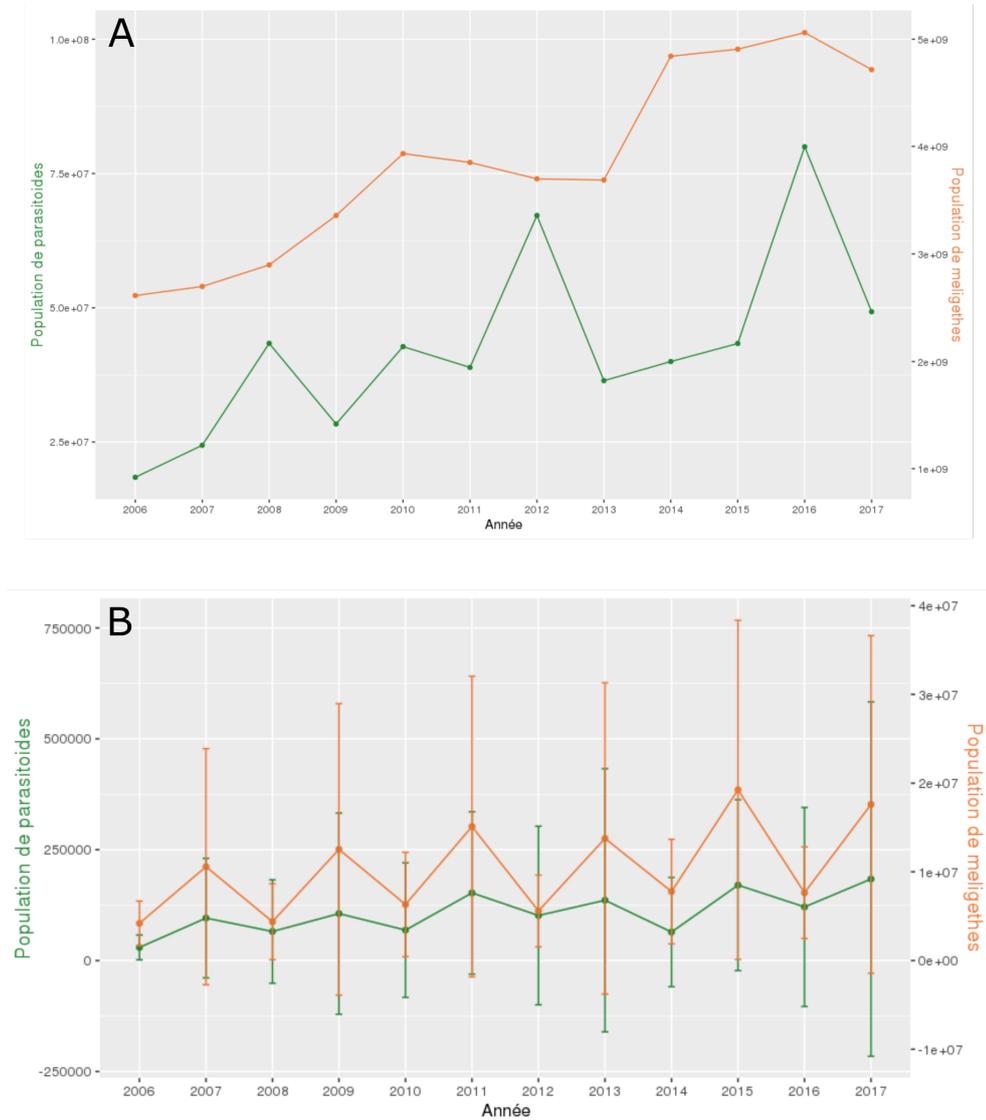


FIGURE 5.9 : A : Evolution sur les cellules de colza du nombre moyen d'individus méligèthes adultes et de parasitoïdes adultes au cours des années, dans le paysage simple en rotations modifiées. Les barres d'erreur (écart-types) représentent la variabilité des abondances entre les cellules de colza. B : Evolution de la population totale de méligèthes adultes et de parasitoïdes adultes, dans le paysage simple, en rotation modifiées. Les populations de parasitoïdes sont représentées en vert, et les populations de méligèthes en orange. Deux échelles différentes sont utilisées pour représenter les deux variables.

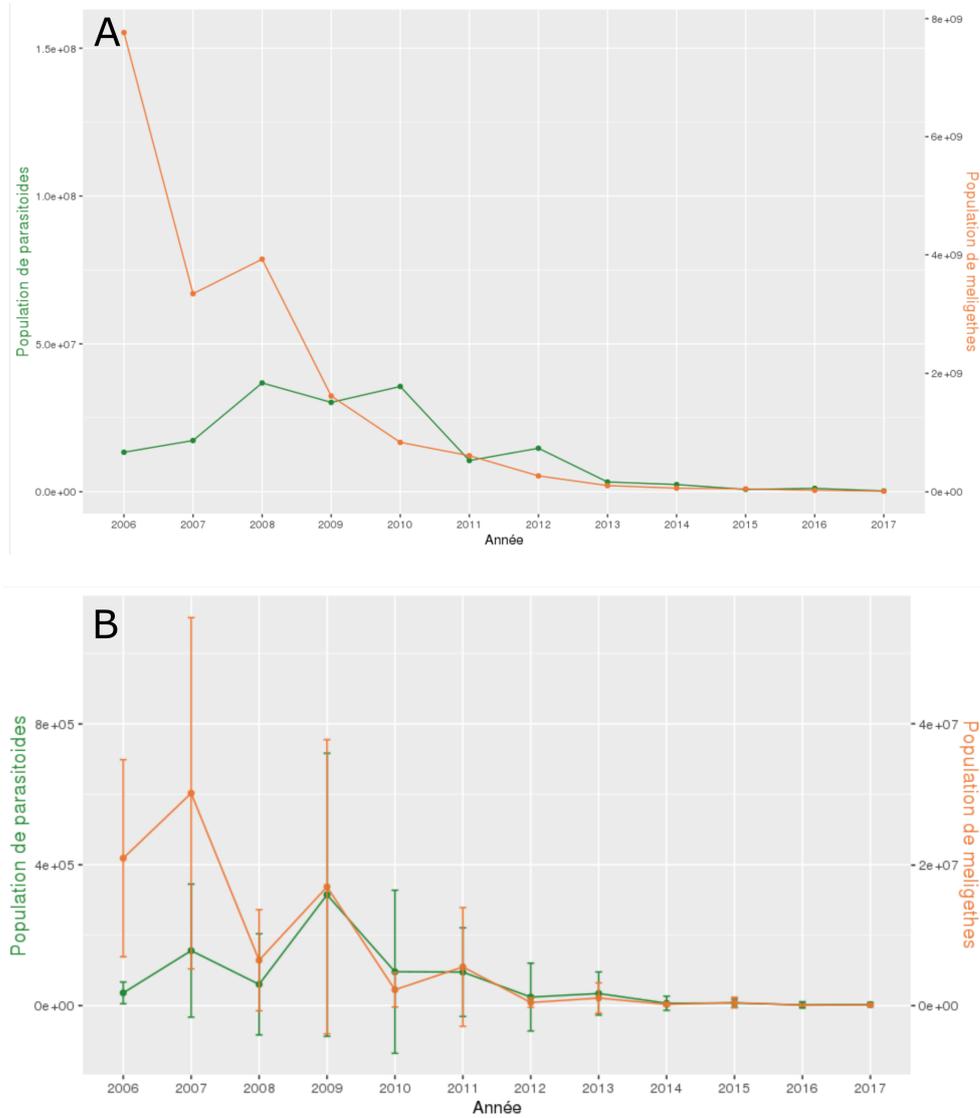


FIGURE 5.10 : A : Evolution sur les cellules de colza du nombre moyen d'individus méligèthes adultes et de parasitoïdes adultes au cours des années, dans le paysage complexe en rotations modifiées. Les barres d'erreur (écart-types) représentent la variabilité des abondances entre les cellules de colza. B : Evolution de la population totale de méligèthes adultes et de parasitoïdes adultes, dans le paysage complexe, en rotation modifiées. Les populations de parasitoïdes sont représentées en vert, et les populations de méligèthes en orange. Deux échelles différentes sont utilisées pour représenter les deux variables.

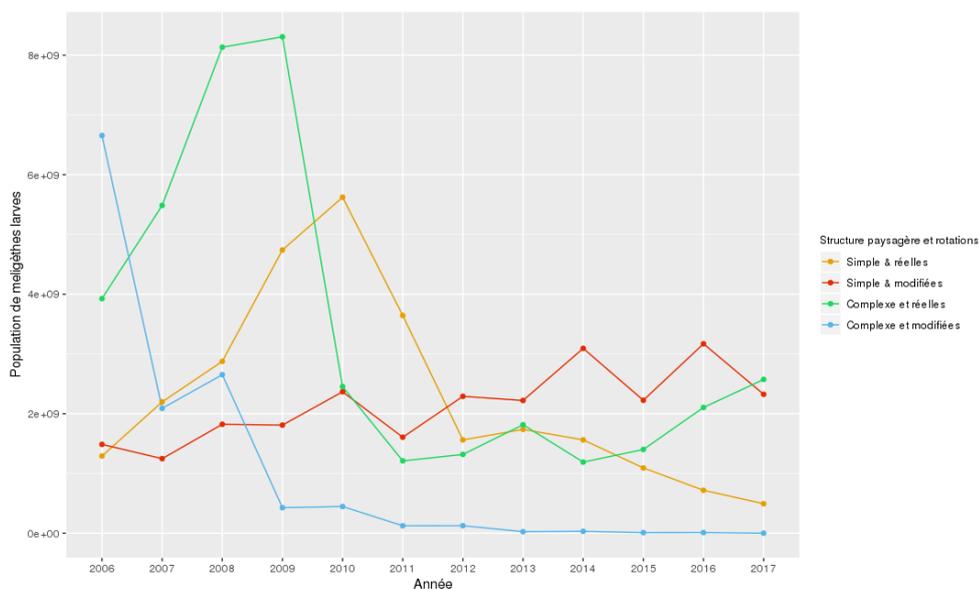


FIGURE 5.11 : Evolution du nombre total d'individus méligèthes larves dans le paysage, après parasitisme, au cours des 12 années de simulation et pour les 2 paysages contrastés et les 2 scénarios de rotation. La partie grisée représente les années de stabilisation des populations, non prises en compte dans la suite des analyses.

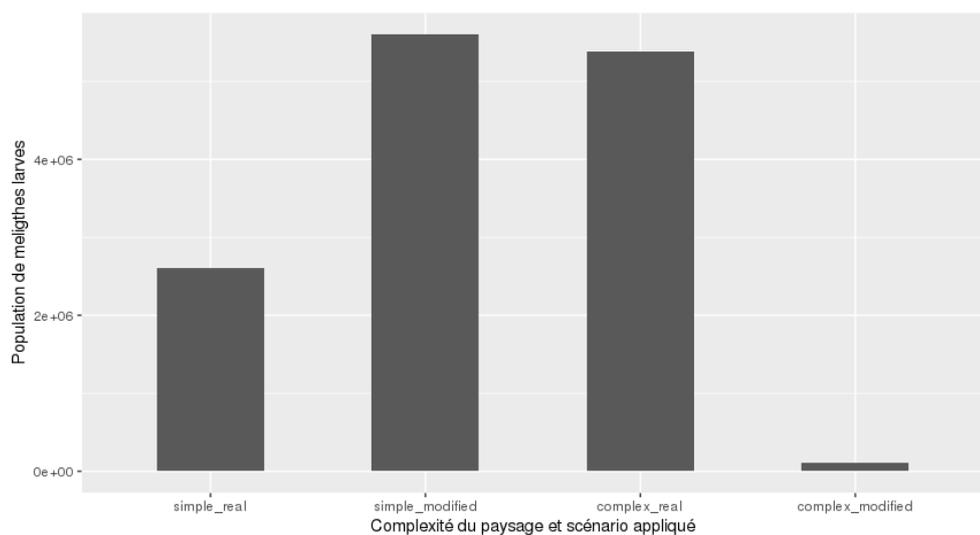


FIGURE 5.12 : Populations moyennes de larves méligèthes vivantes, après parasitisme, dans les cellules de colza, pour les 4 combinaisons possibles complexité du paysage X scénario, pour les années de 2012 à 2017.

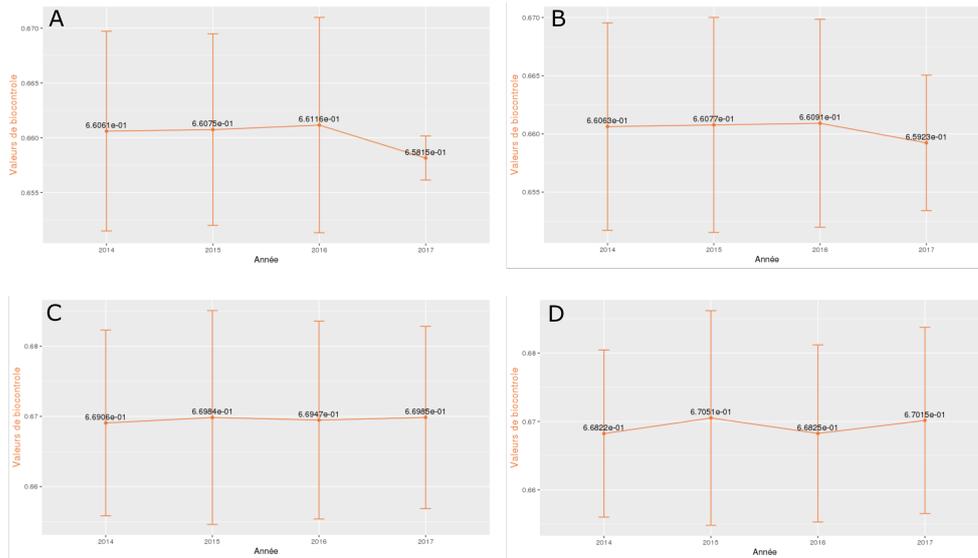


FIGURE 5.13 : Moyennes des valeurs de biocontrôle des pucerons observées dans les cellules de céréales à paille, sur les 4 années du cycle de rotation (de 2014 à 2017). A : paysage simple et rotations réelles; B : paysage simple et rotations modifiées; C : paysage complexe et rotations réelles; D : paysage complexe et rotations modifiées. La valeur de biocontrôle est un indicateur sans unité variant de 0 à 1.

### 5.3.6 Effet de la structure du paysage et du scénario sur le biocontrôle du puceron des céréales à paille

Les valeurs moyennes de biocontrôle des pucerons dans les céréales à paille, simulées par le modèle Jonsson et al., varient très peu entre années, paysages et scénarios. On peut noter l'exception de l'année 2017 pour le paysage simple en rotation réelles, pour laquelle la valeur de biocontrôle est relativement moins élevée, et avec un écart-type réduit par rapport aux autres années. Ceci peut s'expliquer par la quantité de cellules occupées par des prairies, beaucoup moins importante cette année-là dans ce paysage (39 cellules de prairies en 2017, pour 150 en moyenne les autres années). Ceci illustre l'importance de la prairie pour la valeur de biocontrôle dans le modèle de Jonsson et al.

## 5.4 DISCUSSION

En se basant sur le formalisme et le contenu de deux modèles existants, nous avons construit une plateforme de modélisation des effets de la structure du paysage et des rotations sur deux chaînes tri-trophiques. Ce travail démontre le potentiel de la modélisation pour explorer les relations entre chaînes tri-trophique au sein d'un même paysage et permet également d'identifier des voies d'exploration pour la mise au point d'un plan de gestion des rotations à l'échelle du paysage capable de fournir une régulation de différents bio-agresseurs.

#### 5.4.1 *Effet de la structure du paysage et des rotations sur les populations de méligèthes et de parasitoïdes*

Pour l'ensemble des combinaisons paysage x scénario, la stabilisation du modèle se fait au bout de 6 ans de simulation, lorsque l'on observe visuellement un changement de patron dans l'évolution des populations. On peut alors considérer que les populations sont stabilisées autour d'un équilibre dépendant de la capacité d'accueil des méligèthes et des parasitoïdes par le paysage. Aussi, l'analyse des résultats prend en compte uniquement les 6 dernières années de simulations.

On observe pour les simulations en rotations réelles une évolution des populations de méligèthes différentes selon la structure du paysage. Alors que la population de méligèthes larve se trouve au même niveau en 2012 dans les deux paysages, elle diminue régulièrement pour le paysage simple et augmente régulièrement pour le paysage complexe, les années suivantes, jusqu'à la fin de la simulation. On peut supposer que cette différence s'explique par la présence plus importante de forêts (408 cellules en paysage complexe contre 123 en paysage simple), qui héberge une population plus importante durant la période d'hivernation, et qui sont davantage accessibles depuis les parcelles de colza au moment de la dispersion. Ceci est en accord avec les travaux expérimentaux de RUSCH, BOMMARCO et al. (2013) qui soulignent également l'effet du pourcentage de forêt dans le paysage sur l'abondance des méligèthes. L'effet de la quantité de forêt surpasse, dans le cas de ces deux paysages, l'effet d'une présence plus importante de colza dans le paysage simple, d'autres travaux démontrant pourtant l'importance de celle-ci sur l'abondance des méligèthes (RIGGI et al., 2017).

Lorsqu'on applique les rotations modifiées sur les parcelles du paysage simple, et contrairement à l'hypothèse sous tendant ce scénario, l'éloignement des parcelles de colza provoquent l'augmentation des populations de méligèthes. Ceci peut être dû à la quantité importante de colza à proximité des forêts les années de non-éloignement, qui contribuent à renforcer les populations. L'éloignement et la baisse de la surface en colza qui sont appliqués l'année suivante, sur une seule année, ne suffit pas à réduire la population de méligèthes. Autrement dit, ce scénario, dans ce paysage, ne permet pas de réduire significativement la capacité d'accueil du paysage pour le méligèthe. Il est également possible que la forte présence de colza les années de non-éloignement favorise la diffusion des méligèthes et leur distribution dans le paysage notamment à proximité des patches de forêt isolés, compensant ainsi la faible surface boisée présente dans ce paysage.

Dans le cas du paysage complexe, lorsqu'on applique les rotations modifiées, on observe une diminution importante de la population de méligèthes. C'est même dans cette combinaison (paysage complexe et rotations modifiées) que l'on observe la plus faible population de méligèthes dans le paysage. On peut supposer que cette chute est due à la réduction importante des surfaces en colza, les années d'éloignement. Elle est plus importante dans le cas de ce paysage, puisque la modification des rotations est plus contrainte par le nombre plus important de cellules de lisières de forêt. La surface cultivable éloignée des zones boisées est donc moins importante (42 parcelles et 260 cellules contre 113 parcelles et 722 cellules dans le paysage simple). Cela suggère que lors des années d'éloignement, les surfaces en colza passent

en dessous d'un seuil de disponibilité de la ressource pour les populations de méligèthes, ce qui correspond à une régulation bottom-up du ravageur. La remise en culture de colza en grande quantité l'année suivante n'est pas suffisante pour permettre un développement des populations d'insectes.

Il est à noter que la mise en œuvre d'un tel plan de gestion doit se faire avec prudence, notamment en cas de retour à un cycle de rotation plus classique, en effet les populations de parasitoïdes s'étant également effondrées, le retour à une surface importante et stable de culture de colza dans ce type de paysage comporterait un fort risque de pullulation des méligèthes les premières années.

Nous avons donc montré que la population de méligèthes, telle que prédite par le modèle Mosaic-Pest, est très sensible aux interactions entre deux déterminants paysagers, les lisières de forêts et les parcelles de colza, suivant leurs surfaces respectives et leur configuration relative (distance spatiale). En jouant sur la dynamique interannuelle de ces deux variables paysagères, il est possible de favoriser significativement la régulation, avant tout bottom-up, des méligèthes par la disponibilité des différents habitats nécessaires à son cycle biologique, mais dans certains contextes paysagers seulement.

Ces résultats, de par leur caractère original et inattendu, démontrent l'intérêt de l'expérimentation *in silico*. Ils ouvrent également des pistes d'exploration pour l'approfondissement de la compréhension du fonctionnement de la chaîne tri-trophique via l'utilisation du modèle Mosaic-Pest et notamment : (i) l'effet de la quantité de lisières de forêt sur la capacité du paysage à accueillir les méligèthes en période d'hivernation, (ii) l'effet de la surface en colza et sa dynamique temporelle sur la capacité du paysage à soutenir la population de méligèthes en période de reproduction et enfin, (iii) les effets de la configuration du paysage, et des variables sous-jacentes : la fragmentation des patches forestiers, la fragmentation des surface cultivées en colza, la disposition de ces deux types de patches l'un par rapport à l'autre (distance colza/forêt), et leur dynamique temporelle. La plateforme de modélisation construite au cours de ce travail est un support intéressant pour l'exploration de ces différentes questions, par expérimentation d'une gamme étendue de configurations du paysage, et de surfaces de forêt et de colza.

#### 5.4.2 *Effet de la structure du paysage sur les parasitoïdes*

Quels que soient la structure du paysage ou le scénario exploré, la dynamique de population des parasitoïdes semble suivre celle des méligèthes (analyse visuelle), dont ils dépendent fortement pour leur reproduction. Leurs mouvements de dispersion s'opérant uniquement entre parcelles de céréale à paille et parcelles de colza, il semblerait que ni la structure du paysage (complexe ou simple) ni la modification des rotations n'affectent suffisamment leur déplacement pour observer un effet sur leur population. On observe cependant un décalage temporel correspondant aux attendus théoriques des relations prédateurs-proies ou parasite-hôte de Lotka-Volterra : dans nos résultats, une année sépare les patrons de dynamique des méligèthes de ceux des parasitoïdes, la population de parasitoïdes à l'année  $n$  étant déterminée en grande partie par la population de méligèthes en année  $n-1$ .

Il serait intéressant d'évaluer si ce décalage temporel associé aux dynamiques parasitoïde-hôte peut être favorable à des risques de pullulation des méligèthes dans certaines structures et dynamiques paysagères, comme une variabilité interannuelle de la surface de colza plus élevée, ou un rapport surface de forêt sur surface de colza plus fort.

#### 5.4.3 *Effet de la structure du paysage et des rotations sur le biocontrôle du puceron des céréales*

Étonnamment, on observe très peu voire pas d'effet de la structure du paysage et des rotations sur les valeurs de biocontrôle du puceron des céréales, modélisées par Jonsson et al., alors que les auteurs ont pu observer des différences significatives dans leurs propres analyses. Cette faible sensibilité du modèle peut s'expliquer par le fait qu'il a été calibré à l'aide d'autres données géographiques. Il conviendrait donc d'effectuer une calibration et une validation de ce modèle à partir de nos propres données, sur le paysage étudié et avec une campagne d'échantillonnage des pucerons et de la guilda d'ennemis naturels naturel sur le terrain simulé ou un terrain agroécologiquement similaire.

On observe cependant visuellement une relative diminution de la valeur moyenne du biocontrôle du puceron des céréales dans le paysage simple en rotations réelles lors de la quatrième année du cycle de rotation. Celle-ci coïncide avec une baisse importante de la surface en prairie dans le paysage cette année-là. On peut donc supposer que le modèle de Jonsson et al., même sans calibration, reste tout de même sensible à la composition du paysage. Si le faible effet de la modification des rotations sur le biocontrôle des pucerons des céréales est confirmé après calibration et validation du modèle, ceci suggère qu'une gestion des paysages par modification des rotations pourrait être engagée sur la problématique du méligèthe du colza sans impacter significativement la situation des populations de pucerons des céréales à paille.

#### 5.4.4 *Une illustration du débat land sharing/land sparing*

Bien que le rôle précis des différentes caractéristiques du paysage reste à déterminer, notre approche illustre à quel point le grain de paysage sur lequel penser les assolements et le maintien/la réimplantation d'habitats semi-naturels influence la gestion des processus écologiques. C'est un enjeu actuel du débat de la gestion territoriale suivant une logique de *land sparing* (dédier de façon dichotomique des zones à la production agricole et d'autres au maintien de la biodiversité) ou de *land sharing* (développer des systèmes et paysages agricoles respectueux de la biodiversité) (GREEN et al., 2005). Par exemple, le double objectif de maintien de production de colza à l'échelle interannuelle et la régulation naturelle du méligèthe au sein d'un petit territoire semble possible c.-à-d. qu'une stratégie de *land sharing* est potentiellement applicable. Il faudrait explorer dans quelle mesure cette stratégie peut être développée à des échelles spatiales différentes allant de petits territoires à une grande région. La question de la taille de paysage (ou du territoire) minimale

nécessaire à l'efficacité de cette stratégie se pose alors. De futures analyses au travers de notre outil de modélisation pourraient aider à mieux la définir.

Notre démarche met en outre clairement en évidence l'importance de la prise en compte des aspects dynamiques de la gestion territoriale. Nous avons en effet vu que d'après le modèle Mosaic-Pest, pour permettre la réduction de la population de méligèthes, il est nécessaire d'abaisser significativement, même périodiquement, la quantité de surface de colza, et de placer les cultures de colza loin des lisières de forêt. Opérer une baisse moins importante des surfaces en colza, tout en maintenant les mêmes quantités sur plusieurs années (i.e. alterner avec des périodes de rattrapage) semble au contraire provoquer une augmentation de l'abondance des méligèthes. Un plan de gestion comprenant une modification des rotations de ce type devrait donc être très finement ajusté afin de ne pas provoquer l'effet inverse que celui attendu.

Enfin, notre démarche de scénarisation de la gestion paysagère, quoique pour le moment encore simpliste, implique la mise en place d'un système de coordination solide entre agriculteurs à l'échelle du territoire pour définir une distribution spatiale des cultures et des rotations chaque année, et maintenir une production de colza collective satisfaisante au fil des ans et entre territoires. Le déploiement de ce type de stratégie soulève donc des questions de gouvernance, et requiert une approche interdisciplinaire et transdisciplinaire dans laquelle l'outil de modélisation peut jouer des rôles essentiels : (i) aide à la compréhension du fonctionnement agroécologique du paysage, (ii) aide à la définition de stratégie collective de gestion (aide à la décision), et (iii) un support pour la concertation.

#### 5.4.5 *Problématiques de modélisation*

##### 5.4.5.1 *Choix des indicateurs*

Pour être opérationnelle, une démarche comme la nôtre requiert des indicateurs d'abondance et/ou de biocontrôle adaptés aux organismes et cultures cibles. Les pucerons des céréales provoquent des dégâts tout au long de leur présence sur la plante. Ces dégâts sont aussi proportionnels au nombre de pucerons par plant. Un indicateur traduisant à la fois l'abondance des pucerons et la durée de leur présence est donc nécessaire pour approcher les dommages. L'indicateur « pucerons-jour » utilisé dans le modèle de Jonsson et al. apparaît donc adapté pour mesurer son impact sur les cultures (KIECKHEFER, GELLNER et RIEDELL, 1995). En revanche, le méligèthe provoque des dégâts uniquement proportionnels à son abondance, puisque c'est la ponte dans le bouton floral qui provoque des dégâts sur les plants de colza : l'abondance des adultes prêts à pondre apparaît donc comme un bon indicateur. Le choix d'indicateurs adaptés à chaque bioagresseur est donc crucial puisqu'il permet de comparer les effets des bio-agresseurs en termes de dommages causés aux cultures, information d'intérêt pour les agriculteurs.

La prédiction des dommages à partir de l'abondance des bio-agresseurs n'est pas possible en l'état actuel du modèle Mosaic-Pest. C'est cependant une étape importante dans le développement du modèle puisqu'elle permettra d'évaluer le coût pour le rendement de différents plans de gestion. On peut en effet supposer que le fait d'imposer des années avec une forte réduction

de la surface en colza dans le paysage entraînera une forte concentration des populations de méligèthes sur les parcelles restantes. Le coût d'une augmentation des dégâts sur le colza pendant ces années est à mettre en balance avec les dégâts causés aux cultures de colza en l'absence de plan de gestion.

#### 5.4.5.2 *Calibration et validation*

Ces premières expérimentations *in silico* nous ont permis d'acquérir des connaissances sur le comportement des deux modèles, et sur la faisabilité de leur implémentation au sein d'une même plateforme de modélisation visant à simuler et analyser les interactions entre les deux chaînes tri-trophiques qu'ils représentent. Afin de pouvoir déduire du comportement de ces modèles des connaissances écologiques, il est maintenant indispensable de mener un travail de calibration et de validation, à l'aide de données spatialisées d'échantillonnage des populations, sur un même terrain pour les deux chaînes tri-trophiques. Ce travail est d'autant plus important que la plateforme de modélisation a le potentiel de fournir des chiffres-clés dans la conception de plans de gestion des bio-agresseurs de culture.

Il consiste en la comparaison des données d'abondance récoltées sur le terrain avec leur équivalent dans le paysage simulé, i.e. les abondances prédites par le modèle, dans la cellule correspondant géographiquement à la position du prélèvement sur le terrain. On peut comparer les valeurs prédites aux valeurs mesurées grâce à divers indicateurs statistiques, par exemple le RMSE (i.e. Root Mean Square Error), l'efficacité ou le biais.

La calibration du modèle s'effectue ensuite par recherche des valeurs de paramètres qui minimisent les RMSE obtenus (par exemple), à l'aide d'un premier jeu de donnée. La validation permet ensuite de confirmer la qualité de l'ajustement du modèle par calcul des RMSE sur un jeu de donnée indépendant de celui utilisé pour la calibration. La quantité de données nécessaire est donc relativement importante, surtout compte tenu du coût d'obtention de ce type de données. Il est par exemple nécessaire que l'ensemble de points d'échantillonnage soient représentatifs de la diversité de la région étudiée en matière de structure du paysage.

#### 5.4.6 *Conclusion*

La plateforme de modélisation que j'ai développé offre des perspectives intéressantes dans plusieurs domaines d'action. Une fois les modèles calibrés et validés elle permettrait de participer à la production de connaissances écologiques sur le fonctionnement de chacun des chaînes tri-trophiques modélisées mais également sur les interactions entre elles. Elle permet aussi d'explorer les interactions de ces services de régulation avec les objectifs de production agricole ainsi que la conservation et gestion des habitats semi-naturels et donc de la biodiversité. Enfin, elle fournit les bases pour le développement d'un outil d'expérimentation *in silico* pour la conception de plans de gestion des ravageurs de culture à l'échelle du paysage prenant en compte l'effet de la composition et de la configuration paysagère sur les populations d'insectes visés considérant les multiples déterminants de leurs dynamiques.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- ALMOHAMAD, Raki et al. (2008). "Discrimination of parasitized aphids by a hoverfly predator : Effects on larval performance, foraging, and oviposition behavior". In : *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128.1, p. 73-80. ISSN : 00138703. DOI : [10.1111/j.1570-7458.2007.00664.x](https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00664.x).
- AUBERTOT, Jean Noël et Marie Hélène ROBIN (2013). "Injury Profile SIMulator, a Qualitative Aggregative Modelling Framework to Predict Crop Injury Profile as a Function of Cropping Practices, and the Abiotic and Biotic Environment. I. Conceptual Bases". In : *PLoS ONE* 8.9. ISSN : 19326203. DOI : [10.1371/journal.pone.0073202](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073202).
- BARR, CJ (Colin) et al. (2005). *Hedgerow Management and Wildlife. A Review of Research on the Effects of Hedgerow Management and Adjacent Land Use on Biodiversity*.
- BOHANEK, Marko (2008). "DEXi : Program for Multi-Attribute Decision Making User's Manual". In : *Ljubljana, Slovenia : Institut Jozef Stefan*.
- BOTS, Pieter W G et Æ C Els Van DAALEN (2008). "Participatory Model Construction and Model Use in Natural Resource Management : a Framework for Reflection". In : p. 389-407. DOI : [10.1007/s11213-008-9108-6](https://doi.org/10.1007/s11213-008-9108-6).
- DELATTRE, Thomas, Blanche COLLARD et Claire LAVIGNE (2019). "Keep your enemies closer : enhancing biological control through individual movement rules to retain natural enemies inside the field". In : *Web Ecology* 19.1, p. 15-26.
- DURY, J et al. (2010). "Modelling the complexity of the cropping plan decision-making". In :
- EDMONDS, Bruce et Scott Moss (2005). "From KISS to KIDS – An 'Anti-simplistic' Modelling Approach". In : *Multi-Agent and Multi-Agent-Based Simulation*, p. 130-144. DOI : [10.1007/978-3-540-32243-6\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-540-32243-6_11). URL : [http://link.springer.com/10.1007/978-3-540-32243-6%7B%5C\\_%7D11](http://link.springer.com/10.1007/978-3-540-32243-6%7B%5C_%7D11).
- EVANS, Edward W. (2008). "Multitrophic interactions among plants, aphids, alternate prey and shared natural enemies - A review". In : *European Journal of Entomology* 105.3, p. 369-380. ISSN : 18028829. DOI : [10.14411/eje.2008.047](https://doi.org/10.14411/eje.2008.047).
- FORMAN, Richard T. T. et Jacques BAUDRY (nov. 1984). "Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology". In : *Environmental Management* 8.6, p. 495-510. ISSN : 0364-152X. DOI : [10.1007/BF01871575](https://doi.org/10.1007/BF01871575). URL : <http://link.springer.com/10.1007/BF01871575>.
- GREEN, Rhys E et al. (2005). "Farming and the fate of wild nature". In : *science* 307.5709, p. 550-555.
- GRIMM, Volker et al. (2010). "The ODD protocol : A review and first update". In : *Ecological Modelling* 221.23, p. 2760-2768. ISSN : 03043800. DOI : [10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019>.
- HOOVER, Julia K. et Jonathan A. NEWMAN (2004). "Tritrophic interactions in the context of climate change : A model of grasses, cereal Aphids and their parasitoids". In : *Global Change Biology* 10.7, p. 1197-1208. ISSN : 13541013. DOI : [10.1111/j.1529-8817.2003.00796.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00796.x).

- JONSSON, Mattias et al. (2014). "Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes". In : *Methods in Ecology and Evolution* 5.3, p. 243-252. DOI : [10.1111/2041-210X.12149](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12149).
- JUHEL, Amandine Suzanne et al. (2017). "Characterization of the pollen beetle , *Brassicoglyphus aeneus* , dispersal from woodlands to winter oilseed rape fields". In : p. 1-17. DOI : [10.1371/journal.pone.0183878](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183878).
- KIECKHEFER, Robert W, Jeffrey L GELLNER et Walter E RIEDELL (sept. 1995). "Evaluation of the Aphid-Day Standard as a Predictor of Yield Loss Caused by Cereal Aphids". In : *Agronomy Journal* 87.5, p. 785-788. ISSN : 0002-1962. DOI : [10.2134/agronj1995.00021962008700050001x](https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700050001x). URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2134/agronj1995.00021962008700050001x>.
- KOH, Insu, Helen I. ROWE et Jeffrey D. HOLLAND (2013). "Graph and circuit theory connectivity models of conservation biological control agents". In : *Ecological Applications* 23.7, p. 1554-1573. ISSN : 10510761. DOI : [10.1890/12-1595.1](https://doi.org/10.1890/12-1595.1).
- LEENHARDT, Delphine, Olivier THEROND et Catherine MIGNOLET (2012). "Quelle représentation des systèmes de culture pour la gestion de l'eau sur un grand territoire?" In : *Agronomie, Environnement & Sociétés* 2.2, p. 77-89. URL : <https://hal.inrae.fr/hal-02648041>.
- LUCAS, Éric (2005). "Intraguild predation among aphidophagous predators". In : *European Journal of Entomology* 102.3, p. 351-364. ISSN : 18028829. DOI : [10.14411/eje.2005.052](https://doi.org/10.14411/eje.2005.052).
- NEWMAN, J A (2003). "How predictable are aphid population responses to elevated CO<sub>2</sub>?" In : 1999, p. 556-566.
- NEWMAN, Jonathan A (2004). "Climate change and cereal aphids : the relative effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on aphid population dynamics". In : *Global Change Biology* 10.1, p. 5-15.
- (2006). "Using the output from global circulation models to predict changes in the distribution and abundance of cereal aphids in Canada : A mechanistic modeling approach". In : *Global Change Biology* 12.9, p. 1634-1642. ISSN : 13541013. DOI : [10.1111/j.1365-2486.2006.01192.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01192.x).
- RIGGI, Laura G et al. (2017). "Pollen beetle mortality is increased by ground-dwelling generalist predators but not landscape complexity". In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 250, p. 133-142.
- RUSCH, Adrien, Riccardo BOMMARCO et al. (2013). "Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale". In : *Journal of Applied Ecology* 50.2, p. 345-354. ISSN : 00218901. DOI : [10.1111/1365-2664.12055](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12055).
- RUSCH, Adrien, Muriel VALANTIN-MORISON et al. (2012). "Local and landscape determinants of pollen beetle abundance in overwintering habitats". In : p. 37-47. DOI : [10.1111/j.1461-9563.2011.00547.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00547.x).
- SALLIOU, Nicolas et al. (2019). "First use of participatory Bayesian modeling to study habitat management at multiple scales for biological pest control". In : *Agronomy for Sustainable Development* 39.1, p. 7. ISSN : 1774-0746. DOI : [10.1007/s13593-018-0553-z](https://doi.org/10.1007/s13593-018-0553-z). URL : <https://link.springer.com/article/10.1007%7B%5C%7D2Fs13593-018-0553-z%7B%5C%7Daboutcontent>.
- TAILLANDIER, Patrick, Benoit GAUDOU et al. (2019). "Building, composing and experimenting complex spatial models with the GAMA platform". In : *GeoInformatica* 23.2, p. 299-322.

- TAILLANDIER, Patrick, Olivier THEROND et Benoit GAUDOU (2012). "A new BDI agent architecture based on the belief theory. Application to the modelling of cropping plan decision-making". In : *International Environmental Modelling and Software Society (iEMSs)*. URL : <https://hal-univ-tlse2.archives-ouvertes.fr/hal-00714325/>.
- TIXIER, P. et al. (2013). *Modelling interaction networks for enhanced ecosystem services in agroecosystems*. T. 49, p. 437. ISBN : 9780124200029. DOI : [10.1016/B978-0-12-420002-9.00007-X](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00007-X).
- TIXIER, Philippe et al. (2013). "Food web-based simulation for agroecology". In : *Agronomy for sustainable development* 33.4, p. 663-670.
- ULBER, Bernd et al. (2010). "Parasitoids of oilseed rape pests in Europe : key species for conservation biocontrol". In : *Biocontrol-based integrated management of oilseed rape pests*. Springer, p. 45-76.
- VAN VALEN, L. (1973). "A new evolutionary law." In : *Evolution Theory*.
- VIALATTE, Aude, Cecile BARNAUD et al. (2019). "A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes". In : 4, p. 1653-1673. DOI : [10.1007/s10980-019-00829-4](https://doi.org/10.1007/s10980-019-00829-4).
- VIALATTE, Aude, Noëlline TSAFACK et al. (2017). "Landscape potential for pollen provisioning for beneficial insects favours biological control in crop fields". In : *Landscape Ecology* 32.3, p. 465-480. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-016-0481-8](https://doi.org/10.1007/s10980-016-0481-8).
- VINATIER, Fabrice, Marie GOSME et Muriel VALANTIN-MORISON (2012). "A tool for testing integrated pest management strategies on a tritrophic system involving pollen beetle, its parasitoid and oilseed rape at the landscape scale". In : *Landscape Ecology* 27.10, p. 1421-1433. ISSN : 09212973. DOI : [10.1007/s10980-012-9795-3](https://doi.org/10.1007/s10980-012-9795-3).
- ZURELL, Damaris et al. (2010). "The virtual ecologist approach : simulating data and observers". In : November 2009, p. 622-635. DOI : [10.1111/j.1600-0706.2009.18284.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18284.x).



Quatrième partie

**DISCUSSION**



## BILAN DES APPORTS DE LA THÈSE

---

La recherche sur le CBC fait actuellement face à un enjeu majeur : produire des connaissances sur les relations entre structure du paysage et contrôle biologique qui soient actionnables par les acteurs impliqués et plus particulièrement les agriculteurs. Il s'agirait ici de répondre à la question suivante :

Quelles modifications de la structure du paysage pour favoriser le CBC ? (KLEIJN et al., 2020 ; MARTIN et al., 2019) .

Au-delà des enjeux de modélisation, je montre dans le premier chapitre de cette thèse que les connaissances ayant permis de démontrer l'existence du lien entre paysage et CBC ne sont pas suffisantes pour mettre en forme une stratégie précise de régulation des ravageurs de culture par gestion du paysage. J'y mets également en doute la possibilité de mettre en place une stratégie universelle bénéfique à toutes les cultures du fait des possibles interactions entre chaînes tri-trophiques. Nous avons donc décidé, dans le deuxième et troisième chapitre de cette thèse, d'explorer le potentiel représenté par le couplage de modèles dédiés à des chaînes tri-trophiques spécifiques. Je démontre la possibilité technique et l'intérêt scientifique de combiner ces modèles pour analyser les synergies et antagonismes potentiels entre ces services de régulation. Cette approche est une alternative à la démarche de modélisation basée sur les modèles de réseaux trophiques structurels (TIXIER et al., 2013).

Dans cette section, je reviendrai dans un premier temps sur les apports méthodologiques introduit par les travaux réalisés au cours de cette thèse. Dans un deuxième temps je mentionnerai les aspects restant à développer pour parvenir à une compréhension plus fine des effets du paysage et des pratiques agricoles sur les organismes impliqués dans le CBC. Enfin, j'énoncerai des éléments de perspective intéressants pour la valorisation de ce travail de thèse.

### 6.1 APPORTS MÉTHODOLOGIQUES DE LA THÈSE

#### 6.1.1 *Développement d'une méthode originale d'analyse de la littérature scientifique*

Le travail effectué dans cette thèse a permis le développement d'une nouvelle méthode d'analyse de la littérature. Elle se situe à mi-chemin entre les revues de littérature classique, purement qualitatives, qui résument et mettent en perspective les résultats obtenus dans les études expérimentales en reprenant les interprétations de leurs auteurs, et les méta-analyses<sup>1</sup>, qui reprennent les analyses statistiques des études expérimentales sans en adopter l'interprétation faite par les auteurs, et sans prendre en compte de façon fine le choix des indicateurs utilisés.

<sup>1</sup> Les méta-analyses utilisent une méthode de conversion des résultats statistiques pour en tirer une taille d'effet. La taille d'effet traduit la force de la relation entre deux variables. Les tailles d'effet n'expriment pas la probabilité d'existence de la relation, elle est donc à ce titre complémentaire d'autres statistiques comme la p-value d'un test statistique.

La construction d'une ontologie ([section A.5](#)) a été fondamentale pour expliciter la variabilité de ces indicateurs. Elle permet d'élucider toute ambiguïté occasionnée par le choix des noms des indicateurs, en remontant jusqu'à la méthode de mesure utilisée sur le terrain par les expérimentateurs. Son utilité est validée par la très grande diversité d'indicateurs que nous avons pu enregistrer lors de notre analyse de la littérature. Cette ontologie représente une ressource intéressante pour les expérimentateurs en écologie du paysage. Elle peut contribuer à la normalisation des indicateurs utilisés pour décrire le niveau de délivrance du CBC ainsi que la structure du paysage et la gestion des pratiques agricoles.

Alors que les méta-analyses se concentrent sur l'objectif d'établir une tendance générale à partir de multiples études expérimentales, notre protocole permet d'illustrer l'étendue de l'information disponible sur un sujet à un grain plus fin. Cette méthode apporte un éclairage différent et complémentaire aux autres méthodes de revue de la littérature ([section A.17](#)).

Nous démontrons également son intérêt comme travail préparatoire vers une démarche de modélisation. Cette méthode nous a en effet permis d'identifier les trous de connaissances dans les relations étudiées, et de déterminer un angle de modélisation adapté à la fois à la nature du système étudié, et à l'état des connaissances disponibles sur celui-ci.

La construction d'un modèle conceptuel nous a permis de rassembler les concepts et les entités mobilisés dans la littérature au sein d'un cadre d'analyse unifié. La superposition des indicateurs listés lors de la construction de l'ontologie avec le modèle conceptuel permet de mettre en regard l'état des connaissances expérimentales vis-à-vis d'une vision théorique du système. Elle permet d'identifier, par la disparité dans le nombre d'indicateurs attribués à chacune des entités du modèle conceptuel, les trous de connaissance (illustrée par l'absence ou le faible nombre d'indicateurs décrivant l'entité) et la dispersion de ces connaissances (voir la [Figure 3.2](#)).

#### 6.1.2 Définition d'un cadre de modélisation

Dans le [chapitre 4](#) de cette thèse nous avons présenté le travail préliminaire nécessaire au développement d'un modèle de simulation de la régulation d'un bio-agresseur insecte en fonction de la structure du paysage pour deux types de culture : le colza et les céréales à paille. Après une revue des modèles existants sur le sujet, nous présentons une description du formalisme de modélisation et des processus écologiques simulés via l'utilisation d'un même protocole pour les deux modèles choisis (GRIMM et al., 2010). Cette description nous permet de mettre en valeur les différences dans les formalismes utilisés par les deux modèles, et de s'assurer de la possibilité technique d'implémenter ceux-ci au sein d'une même plateforme de modélisation.

Enfin, nous avons réalisé une étude a priori des interactions possibles entre les deux modèles en fonction de leur structure, afin de démontrer l'intérêt de modéliser deux chaînes tri-trophiques au sein d'une même plateforme pour en observer les interactions. Cette démarche constitue un exercice utile pour formuler les attendus en matière de résultats de simulation du modèle. La comparaison de ces résultats attendus avec les résultats obtenus ([chapitre 5](#)) nous permet de distinguer les points d'émergence du modèle, et donc d'évaluer la plus-value de l'utilisation de la simulation informatique.

## 6.2 BILAN DES ASPECTS À DÉVELOPPER POUR UNE MEILLEURE COMPRÉHENSION DES EFFETS DU PAYSAGE SUR LE CBC

### 6.2.1 *Prise en compte des interactions entre variables dans la littérature sur le CBC*

Lors de notre analyse de la littérature ([chapitre 3](#)), nous avons relevé les résultats mentionnés dans les études expérimentales qui traitaient de l'effet d'un facteur sur les relations entre deux autres facteurs : c'est-à-dire des cas de figure où la valeur d'un indicateur C modifie le sens ou l'intensité de la relation entre un indicateur A et un indicateur B. Cependant ce cas de figure étant rarement étudié, et n'étant jamais analysé pour les mêmes indicateurs, il a été impossible de tirer des conclusions plus générales à partir de ces données. C'est pourtant un aspect important, qui pourrait contribuer à expliquer la forte variabilité du sens ou de l'intensité des relations entre descripteurs du paysage et du biocontrôle. Notre travail de modélisation ([chapitre 5](#)) nous a d'ailleurs permis d'illustrer l'importance de ce type de relations : on observe l'existence d'une forte interaction entre la présence de forêts et la quantité/dynamique du colza dans le paysage, l'effet du scénario de modification des rotations (indicateur A) sur la population de méligèthes (indicateur B) étant différent en fonction de la quantité de forêt dans le paysage (indicateur C). Les résultats obtenus sont donc totalement différents selon la combinaison de ces critères.

Lors de l'analyse de données expérimentales, le recours à l'utilisation des SEM (structural equation modeling) permettrait d'explorer statistiquement le rôle des interactions entre indicateurs dans la prédiction du niveau de biocontrôle (Voir par exemple : JONSSON et al., 2015). Les Fuzzy Cognitive Maps, qui recourent à la logique floue pour intégrer les interactions de variables au sein d'un système complexe au travers d'évaluations formulées par des experts, représentent également une solution intéressante afin de prendre en compte la nature multi-factorielle de la délivrance du service de CBC (Voir par exemple : PACILLY et al., 2016).

### 6.2.2 *Prise en compte des relations non linéaires dans la littérature sur le CBC*

Lors de notre revue de littérature nous avons été principalement confrontés à des analyses proposant d'établir des relations linéaires entre descripteurs du paysage et biocontrôle (mais voir MITCHELL, BENNETT et GONZALEZ, 2014). Pour cette raison, nous avons développé notre méthodologie d'analyse de la littérature en fonction de ce type de relation. Notre méthode d'analyse, en enregistrant les résultats obtenus dans les études expérimentales sous seulement trois modalités (relation négative, positive ou non significative) ne permet donc pas d'intégrer les résultats lorsque la relation entre deux indicateurs n'est pas linéaire.

Il s'agit pourtant d'un point important pour la mise au point d'actions de gestion. En effet, dans un contexte où il existe des tensions spatiales fortes, et où les choix d'assolement ont des conséquences économiques importantes, la mise en place d'un plan de gestion favorisant le CBC doit être pensée avec un objectif d'optimisation de l'espace. Si par exemple la relation entre la présence d'un habitat semi-naturel H et la présence d'un ennemi naturel E est en forme de ligne brisée (c'est-à-dire, par exemple lorsque la relation

est positive quand l'habitat H est présent en faible quantité, puis nulle ou négative quand l'habitat H est présent en grande quantité), l'implantation d'un patch d'habitat H ne sera bénéfique à l'ennemi naturel E qu'en fonction de la quantité d'habitat H déjà présente. Les efforts consentis en temps de travail et en surface occupée par l'habitat ne sont récompensés qu'en fonction du contexte (ici la structure préexistante du paysage) dans lesquelles les mesures sont envisagées.

La prise en compte des relations non linéaires entre indicateurs est donc un chantier majeur pour le développement de plans de gestions efficaces et adaptés à leur contexte d'application.

### 6.2.3 *Vers une description fonctionnelle des habitats*

Nous avons relevé dans la littérature un grand nombre de classifications différentes des couverts végétaux. Comme précisé dans le [chapitre 3](#), presque à chaque étude expérimentale analysée correspond une nouvelle classification des couverts végétaux. Fahrig et collaborateurs évoquent en 2011 la nécessité de décrire l'hétérogénéité du paysage et des habitats qui le compose en fonction des ressources qu'ils délivrent aux organismes (FAHRIG et al., 2011). Un paysage complexe et supportant la biodiversité est donc un paysage dans lequel on retrouve toutes les fonctions couvrant les besoins des organismes (hétérogénéité compositionnelle) selon une répartition spatiale et temporelle qui leur permet d'y accéder quand nécessaire (hétérogénéité configurationnelle). L'hétérogénéité fonctionnelle du paysage se rapporte aussi à l'hétérogénéité des pratiques agricoles entre les différentes parcelles qui composent la mosaïque paysagère (VASSEUR et al., 2013), puisque certaines pratiques agricoles affectent les fonctions délivrées par les habitats.

Cette recommandation, bien que très discutée dans la communauté scientifique (l'article de Fahrig et collaborateur a été cité plus de 1000 fois au moment de la rédaction de ce manuscrit), ne s'est pas souvent traduite par une application dans les études expérimentales. Peu d'études parmi celles analysées dans le [chapitre 3](#) proposent une classification des habitats purement fonctionnelle, bien que certaines justifient le choix de certaines variables explicatives en fonction des ressources fournies par le paysage aux organismes visés (mais voir VIALATTE et al., 2017). Ce manque de caractérisation fonctionnelle du paysage peut être dû au coût de détermination des fonctions délivrées par chaque habitat à chaque espèce, qui doivent être constatées en amont sur le terrain. La détection et la cartographie de ces habitats et de leur caractéristiques dans les paysages dans lesquels on souhaite expérimenter peut aussi se révéler difficile et/coûteuse.

On peut cependant supposer que l'hétérogénéité des couverts, exprimée selon une classification « classique » est souvent statistiquement corrélée avec l'hétérogénéité fonctionnelle. Les conséquences sur les connaissances établies par des modèles statistiques peuvent donc être limitées. Ceci peut expliquer le fait que de nombreuses études et méta-analyses parviennent à établir un lien statistique entre hétérogénéité du paysage et CBC sans utiliser une description fonctionnelle des habitats (CHAPLIN-KRAMER et al., 2011; DUARTE et al., 2018; VERES et al., 2013).

Dans le cas de modèles mécanistes en revanche, le manque de précision dans la caractérisation des habitats peut avoir des conséquences importantes

sur la qualité des prédictions. Si par exemple on cherche à modéliser le processus d'hivernation des méligèthes, le fait de ne pas connaître tous les habitats capables de constituer un refuge pour l'hivernation peut entraîner une sous-estimation importante de la population de méligèthes que le paysage est capable de supporter. Plus le formalisme de modélisation adopté se rapproche des processus écologiques en jeu, plus les conséquences du manque de précision dans la caractérisation des fonctions des habitats sont importantes. La description des habitats selon leur propriétés fonctionnelles apparaît donc comme un enjeu de taille dans le cadre du développement du recours aux outils de modélisation pour la prédiction du niveau de CBC.

Dans le [chapitre 3](#), nous avons discuté de l'intérêt d'analyser les effets du paysage sur le CBC par le biais des chaînes tri-trophiques en raison de l'importance du contexte dans ces relations, et d'axer le choix des descripteurs du paysage par rapport aux fonctions nécessaires aux organismes, et donc à la capacité de chaque habitat rencontré à remplir ces fonctions. Cette stratégie est facilitée par le fait que les organismes visés sont moins nombreux (uniquement le bio-agresseur et son ennemi naturel), que dans une approche plus globale. La méthodologie que nous proposons dans notre travail, qui inclut la construction d'une ontologie permettant de décrire en détail les indicateurs de paysage utilisés, et le relevé du mode de classification des habitats permet de répondre à ces problématiques.

#### 6.2.4 *Diversité des approches de modélisation des agro-écosystèmes*

Au cours de ce travail nous avons particulièrement développé et discuté de l'intérêt de l'approche sous forme de chaîne tri-trophique pour traiter des relations entre paysage et CBC. Certains travaux mettent cependant en avant les limites de cette approche.

Certains auteurs avancent que le comportement d'un réseau trophique ne peut se résumer à la somme du comportement des chaînes trophiques qui le compose (COHEN et al., 2009). Ils démontrent l'émergence de propriétés des réseaux trophiques non déductibles uniquement à partir des propriétés des chaînes trophiques considérées à un niveau structurel inférieur. Selon ce raisonnement, en ne considérant qu'une partie du réseau trophique présent dans le système, on néglige donc une partie des déterminants du CBC. Comme nous l'avons vu dans les parties précédentes, cette approche constitue néanmoins une alternative intéressante pour diminuer l'ambiguïté liée à l'utilisation de relations statistiques en faisant abstraction du contexte et des espèces en jeu, en proposant cependant une approche moins généraliste [Figure 6.1](#).

L'approche par réseau trophique complet est une des alternatives explorées par la littérature scientifique (BOHAN et al., 2013; TIXIER et al., 2013). Elle implique la prise en compte des interactions trophiques à l'échelle de la communauté, et non pas seulement entre une plante cultivée, un bioagresseur visé et un ou plusieurs ennemis naturels, et offre donc un cadre adapté pour étudier l'influence des autres interactions trophiques ayant un effet indirect sur le CBC, comme la prédation par les ennemis naturels de proies alternatives, la prédation intraguerde ou l'hyperparasitisme. Cette approche présente aussi l'avantage de prendre en compte de façon directe l'influence des habitats semi-naturels via la diversité végétale observée, en explicitant le

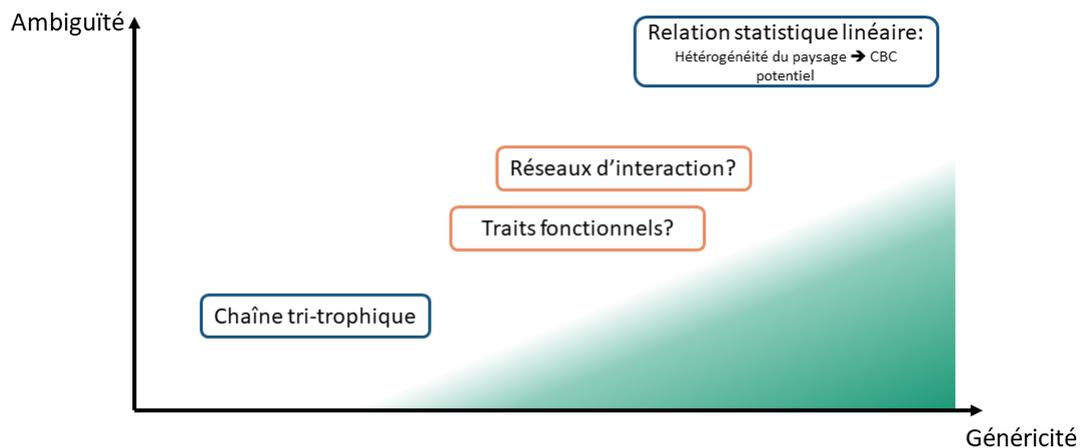


FIGURE 6.1 : Les différentes approches utilisées pour analyser les effets du paysage sur le CBC peuvent se disposer sur deux gradients : l'ambiguïté des patrons qui sont générés à l'aide de ces approches (i.e. le manque d'uniformité dans le sens des réponses) et leur généricité (i.e. l'étendue des contextes et des espèces pour lesquels ils s'appliquent). L'approche idéale maximiserait la généricité des patrons générés et minimiserait leur ambiguïté (zone signalée en vert sur la figure). Les approches adoptées par les méta-analyses classiques, qui mobilisent des outils statistiques pour établir une relation linéaire entre paysage et CBC, génèrent des patrons génériques mais ambigus. L'approche par chaîne tri-trophique que nous proposons permet de diminuer l'ambiguïté, au détriment de la généricité. De nouvelles approches restent à évaluer (en orange sur la figure).

rôle des espèces végétales dans le réseau trophique. La présence de plantes fournissant des ressources en nectar, par exemple, favorisent l'abondance et la survie des parasitoïdes, et favorise ainsi la régulation de leurs bio-agresseurs hôtes (GILLESPIE, GURR et WRATTEN, 2016). En revanche des outils restent encore à développer pour prendre en compte les interactions non comprises dans les réseaux trophiques, comme les effets des pratiques ou des facteurs abiotiques sur les organismes du réseau (TIXIER et al., 2013).

Une autre approche mise en avant dans la littérature récente émerge de l'écologie fonctionnelle, et consiste à se concentrer sur la diversité et l'abondance non pas des espèces mais des fonctions écologiques qu'elles remplissent dans les agro-écosystèmes. Elle se base sur la collecte des traits fonctionnels des espèces pour expliquer le comportement du système étudié. Certains de ces traits sont susceptibles d'affecter directement le niveau de CBC (PEROVIĆ et al., 2018). Cette approche est utilisée notamment pour concevoir des modèles explicatifs qui relient la présence d'individus présentant certains traits fonctionnels et/ou la diversité de ces traits fonctionnels, avec le niveau de régulation des bio-agresseurs constaté expérimentalement (par exemple : GAGIC et al., 2015 ; MARTIN et al., 2019). A notre connaissance il existe peu de publications faisant état de modèles de prédiction du niveau de CBC se basant sur la diversité fonctionnelle des organismes, cependant l'état des connaissances sur le sujet et les avantages que présentent cette approche laissent présumer de l'intérêt de développer de tels modèles.

Une nouvelle approche apparentée à l'approche fonctionnelle fait également l'objet de travaux tout récent et cherche à pallier à la dépendance au contexte des relations entre paysage et CBC (ALEXANDRIDIS et al., 2020). Elle

propose d'étudier les effets du paysage regroupant les organismes selon des « archétypes ». Ces archétypes sont déterminés en fonction des traits fonctionnels des organismes et de connaissances empiriques d'experts, portant sur le type de dispersion, le régime alimentaire, ou les modes d'hivernation des organismes. Cette approche pourrait permettre de réduire les incertitudes quant à la réponse des communautés au paysage par l'explicitation des effets du contexte sur ces relations. Elle reste encore à développer, mais pourrait s'intégrer au sein d'une démarche de modélisation similaire à la nôtre, par exemple en considérant des archétypes à la place d'espèces.

Il existe donc de multiples formalismes permettant de représenter les organismes et les communautés en jeu dans la délivrance du CBC. Le choix de formalisme doit être orienté par l'agro-écosystème étudié et l'objectif du modèle. On peut envisager de les utiliser en combinaison, à l'image de l'approche par archétype qui mobilise l'écologie fonctionnelle et les données expertes. On peut également envisager que la modélisation sous un type de formalisme puisse nourrir d'autres modèles exprimés dans des formalismes différents. La modélisation par chaînes tri-trophique par exemple, peut être utilisée pour acquérir des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes et aider par la construction d'un modèle simplifié reproduisant un comportement similaire à celui du modèle complet. Celui-ci pourra ainsi être intégré à des projets de modélisation considérant les communautés à des échelles plus larges.



Nous avons illustré dans la [Partie iii](#) l'intérêt de la modélisation pour appréhender le comportement des chaînes tri-trophiques dans différentes configurations du paysage, et avec différents scénarios de gestion des rotations. Cet exemple représente une possibilité parmi de multiples de mobiliser les méthodes de modélisation existantes afin de générer de nouvelles connaissances sur le fonctionnement des socio-écosystèmes. Nous avons vu précédemment qu'il existait d'autres formalismes permettant de représenter les organismes jouant un rôle dans CBC, mais il existe également de nombreux formalismes de modélisation permettant de gérer la dimension spatiale des agro-écosystèmes.

Nous avons adopté dans notre modèle une représentation de l'espace en raster, mais nous avons relevé lors du [chapitre 4](#) l'existence et l'utilisation d'autres représentations de l'espace. KOH, ROWE et HOLLAND (2013) utilisent des réseaux pour représenter les différents habitats (nœuds du réseau) et les trajets empruntés par les organismes entre ces habitats (liens entre les nœuds). On peut aussi imaginer représenter le paysage à partir de données SIG. La plateforme GAMA par exemple, est capable de prendre en compte ce format de données géographiques. Ces différentes approches peuvent être envisagées pour représenter le paysage de manière plus réaliste dans notre modèle, et en particulier pour prendre en compte les patches d'habitat semi-naturel de petite taille, qui peuvent disparaître lors de la transformation en raster des données géographiques mais peuvent jouer un rôle majeur dans les dynamiques de population des organismes visés.

Enfin une des perspectives majeures de notre travail est la combinaison de ce modèle simulant des processus écologiques avec d'autres modèles explicitant d'autres déterminants du CBC. On peut envisager de mobiliser un modèle de simulation des rotations plus réaliste que celui utilisé dans ce travail, afin de prendre en compte les contraintes s'exerçant sur le choix des assolements lors de la conception de scénarios de gestion, à l'image des travaux de BAREILLE, BOUSSARD et THENAIL (2020).

La perception des acteurs, et les contraintes techniques et économiques qui guident leurs choix a un impact majeur sur leurs décisions quant à l'implantation d'aménagements favorables au CBC. L'utilisation d'un modèle multi-agents reproduisant le comportement des agriculteurs, prenant en compte leur perception et leur processus décisionnel peut être un apport majeur pour tenter d'articuler les problématiques de mise en place des aménagements et des pratiques agro-écologiques et les réalités des processus écologiques. Cette approche est notamment développée dans la plateforme de modélisation MAELIA (THEROND et al., 2014).

Enfin, nous avons vu dans le [chapitre 5](#) que la mise en place d'un plan de gestion ayant pour objectif la régulation d'un bio-agresseur peut entrer en conflit avec la régulation d'autres bio-agresseurs, mais aussi avec la gestion d'autres services écosystémiques ou objectifs de conservation. La combinaison du modèle construit dans cette thèse avec des modèles simulant d'autres

fonctions des agro-écosystèmes peut se révéler un outil intéressant pour parvenir à une gestion intégrée de multiples services au sein d'un même paysage. On peut envisager par exemple de coupler ce modèle de CBC à un modèle estimant le niveau de pollinisation dans le paysage. Le colza étant une plante entomophile, il pourrait être intéressant d'évaluer l'impact de notre scénario, qui prévoit de fortes variations inter-annuelles de la présence de colza, sur la communauté de pollinisateurs présents dans le paysage, et sur le niveau de pollinisation délivré.

## CONCLUSION

---

Cette thèse nous a permis de faire un premier pas vers la conception d'un modèle de prédiction du biocontrôle à partir de la structure du paysage et des pratiques agricoles. Nous avons dans un premier temps examiné les connaissances disponibles sur cette question grâce à une analyse fine de la littérature. Cette analyse a soulevé des points importants sur la structure des connaissances sur la relation entre paysage et contrôle biologique. Nous avons pu illustrer la dispersion de l'information provoquée par l'utilisation d'un très grand nombre d'indicateurs différents. Nous avons également pu montrer l'intérêt d'approches différentes, et notamment par chaînes tri-trophiques. Dans la deuxième et troisième partie de cette thèse nous avons exploré les opportunités et contraintes liées à la conception de modèles spatialement explicites basés sur la simulation du fonctionnement de chaînes tri-trophiques dans des paysages artificiels. Nous avons démontré qu'il était possible de développer sur une même plateforme deux modèles centrés sur deux chaînes tri-trophiques différentes, afin d'explorer leurs interactions. Nous avons également pu tester notre modèle en le soumettant à un scénario de modification des rotations, et démontrer ainsi son intérêt pour mettre au point et analyser des plans de gestion du paysage destinés à limiter l'effet des ravageurs de culture.

Cette thèse a permis de mettre en valeur le caractère complexe de l'élaboration du service écosystémique de régulation des ravageurs. Elle a permis d'illustrer la complexité des processus à l'œuvre dans les agro-écosystèmes et la multitude des aspects écologiques mais aussi sociétaux en jeu. Ce travail met en avant la difficulté à modéliser de manière exhaustive les processus ayant lieu dans un paysage agricole, dont il est difficile d'isoler les composantes individuelles, et où il est impossible de maîtriser toutes les variables. Nous avançons donc qu'il est nécessaire, pour continuer à produire de la connaissance sur ces processus, de mettre en avant le cadre d'analyse adopté, les choix opérés dans l'angle d'analyse et le choix des objets représentés pour modéliser le système. Ce travail de thèse a permis de dégager de nombreuses pistes restant encore à explorer pour mieux comprendre le lien entre paysage et contrôle biologique par conservation.



## BIBLIOGRAPHIE

---

- ALEXANDRIDIS, N. et al. (2020). "Reducing ecological complexity using the archetype approach—an application to natural pest control." In : *bioRxiv*.
- BAREILLE, Francois, Hugues BOUSSARD et Claudine THENAIL (2020). "Productive ecosystem services and collective management : Lessons from a realistic landscape model". In : *Ecological Economics* 169, September 2018, p. 106482. ISSN : 0921-8009. DOI : [10.1016/j.ecolecon.2019.106482](https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2019.106482). URL : <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2019.106482>.
- BOHAN, David A et al. (2013). "Networking Agroecology". In : *Advances in Ecological Research*. November 2013, p. 1-67. ISBN : 9780124200029. DOI : [10.1016/B978-0-12-420002-9.00001-9](https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780124200029000019). URL : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780124200029000019>.
- CHAPLIN-KRAMER, Rebecca et al. (2011). "A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity". In : *Ecology Letters* 14,9, p. 922-932. ISSN : 1461023X. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01642.x).
- COHEN, Joel E. et al. (2009). "Food webs are more than the sum of their trophic parts". In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106,52, p. 22335-22340. ISSN : 00278424. DOI : [10.1073/pnas.0910582106](https://doi.org/10.1073/pnas.0910582106).
- DUARTE, Gabriela Teixeira et al. (2018). "The effects of landscape patterns on ecosystem services : meta-analyses of landscape services". In : *Landscape Ecology* 33,8, p. 1247-1257. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-018-0673-5](https://doi.org/10.1007/s10980-018-0673-5). URL : <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0673-5>.
- FAHRIG, Lenore et al. (2011). "Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes". In : *Ecology Letters* 14,2, p. 101-112. ISSN : 18196608. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x).
- GAGIC, Vesna et al. (2015). "Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices". In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 282,1801. ISSN : 14712954. DOI : [10.1098/rspb.2014.2620](https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2620).
- GILLESPIE, Mark A.K., Geoff M. GURR et Steve D. WRATTEN (2016). "Beyond nectar provision : The other resource requirements of parasitoid biological control agents". In : *Entomologia Experimentalis et Applicata* 159,2, p. 207-221. ISSN : 15707458. DOI : [10.1111/eea.12424](https://doi.org/10.1111/eea.12424).
- GRIMM, Volker et al. (2010). "The ODD protocol : A review and first update". In : *Ecological Modelling* 221,23, p. 2760-2768. ISSN : 03043800. DOI : [10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019>.
- JONSSON, Mattias et al. (2015). "Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity". In : *Journal of Applied Ecology* 52,5, p. 1274-1282. ISSN : 13652664. DOI : [10.1111/1365-2664.12489](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12489).
- KLEIJN, D. et al. (2020). *Integrating biodiversity conservation in wider landscape management : Necessity, implementation and evaluation*.
- KOH, Insu, Helen I. ROWE et Jeffrey D. HOLLAND (2013). "Graph and circuit theory connectivity models of conservation biological control agents". In :

- Ecological Applications* 23.7, p. 1554-1573. ISSN : 10510761. DOI : [10.1890/12-1595.1](https://doi.org/10.1890/12-1595.1).
- MARTIN, Emily A. et al. (2019). "The interplay of landscape composition and configuration : new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe". In : *Ecology Letters* 22.7, p. 1082-1094. DOI : [10.1111/ele.13265](https://doi.org/10.1111/ele.13265).
- MITCHELL, Matthew G E, Elena M. BENNETT et Andrew GONZALEZ (2014). "Forest fragments modulate the provision of multiple ecosystem services". In : *Journal of Applied Ecology* 51.4, p. 909-918. ISSN : 13652664. DOI : [10.1111/1365-2664.12241](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12241).
- PACILLY, Francine C.A. et al. (2016). "Analysing potato late blight control as a social-ecological system using fuzzy cognitive mapping". In : *Agronomy for Sustainable Development* 36.2. ISSN : 17730155. DOI : [10.1007/s13593-016-0370-1](https://doi.org/10.1007/s13593-016-0370-1). URL : <http://dx.doi.org/10.1007/s13593-016-0370-1>.
- PEROVIĆ, David J. et al. (2018). "Managing biological control services through multi-trophic trait interactions : review and guidelines for implementation at local and landscape scales". In : *Biological Reviews* 93.1, p. 306-321. ISSN : 1469185X. DOI : [10.1111/brv.12346](https://doi.org/10.1111/brv.12346).
- THEROND, O. et al. (2014). "Integrated modelling of social-ecological systems : The MAELIA high-resolution multi-agent platform to deal with water scarcity problems." In : *International Environmental Modelling and Software Society*.
- TIXIER, P. et al. (2013). *Modelling interaction networks for enhanced ecosystem services in agroecosystems*. T. 49, p. 437. ISBN : 9780124200029. DOI : [10.1016/B978-0-12-420002-9.00007-X](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00007-X).
- VASSEUR, Chloé et al. (2013). "The cropping systems mosaic : How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations?" In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, p. 3-14. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2012.08.013](https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.08.013). arXiv : [arXiv:1011.1669v3](https://arxiv.org/abs/1011.1669v3).
- VERES, Andrea et al. (2013). "Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review". In : *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, p. 110-117. ISSN : 01678809. DOI : [10.1016/j.agee.2011.05.027](https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027). URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2011.05.027>.
- VIALATTE, Aude et al. (2017). "Landscape potential for pollen provisioning for beneficial insects favours biological control in crop fields". In : *Landscape Ecology* 32.3, p. 465-480. ISSN : 15729761. DOI : [10.1007/s10980-016-0481-8](https://doi.org/10.1007/s10980-016-0481-8).

Cinquième partie

APPENDIX



APPENDIX

---

## A.1 WEB OF SCIENCE REQUEST

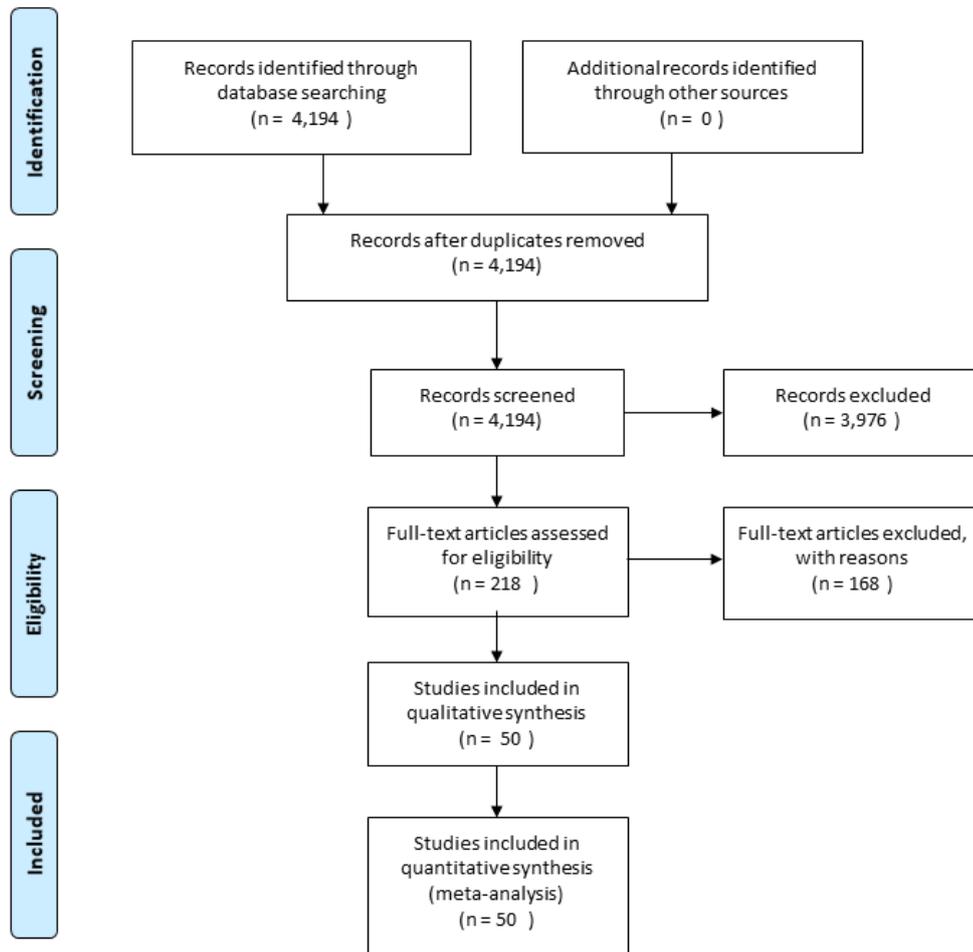
Both requests used in Web of Science to select individual studies :

- CHAPLIN-KRAMER et al., 2011 : 'landscape AND [agr\* OR crop] AND [enem\* OR predat\* OR parasit\* OR pest OR biological control]'
- VERES et al., 2013 : 'landscape AND agri\* AND taxa\_list'

List of taxa used in the Web of Science Request (*ibid.*), from ATTWOOD et al., 2008 :

- Acari, Araneae, arthropod, Blattodea, Byrrhidae, Carabidae, Chilopoda, Coccinellidae, Coleoptera, Collembola, Colydiidae, Cucujidae, Dermaptera, Diplopoda, Elateridae, Hemiptera, Histeridae, Homoptera, Isopoda, Isoptera, Mantodea, Neuroptera, Opiliones, Orthoptera, Phasmida, Pseudoscorpiones, Scarabaeidae, Scolytidae, Scorpionidae, Staphylinidae, Symphyla, Tenebrionidae, Thysanoptera, Thysanura

A.2 PRISMA 2009 FLOW DIAGRAM APPLIED TO THE ANALYSIS OF THE INFLUENCE OF LANDSCAPE STRUCTURE ON CONSERVATION BIOLOGICAL CONTROL



From: Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, Altman DG, The PRISMA Group (2009). Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement. PLoS Med 6(7): e1000097. doi:10.1371/journal.pmed1000097

For more information, visit [www.prisma-statement.org](http://www.prisma-statement.org).

FIGURE A.1 : Selection process of individual studies, following the PRISMA protocol (MOHER et al., 2009)

### A.3 REASONS FOR THE EXCLUSION OF INDIVIDUAL STUDIES FROM OUR ANALYSIS

We excluded studies in which the sampling location did not enable prediction of the level of biocontrol in the center of the field. For instance, 29 studies used measurements made at the edge of the field, in the margin or in semi-natural structures. We also excluded studies when the authors' definition of predictors (landscape, local environment and agricultural practices) diverged too far from generally accepted definitions ( $n = 12$ ). For instance, one study simulated "landscape heterogeneity" by manipulating a cover of  $16 \times 16$  square cells each  $1\text{m}^2$ , whereas the commonly used definition of the landscape in others studies was a buffer around sampling area with a radius ranging from 250 m to 6,000 m. As our goal was to clarify the individual effect of landscape features on CBC, we also excluded 19 studies that used the PCA axis as a proxy of landscape heterogeneity. The same applied to studies in which the measured responses were descriptors, if the community was able to deliver CBC but not direct indicators of CBC level (e.g. in-depth studies of a specific community, studies exploring trophic networks, spillover, spatial use of landscape by organisms, etc.) ( $n = 28$ ). Lastly, we eliminated studies that used statistical methods that didn't allow to disentangle separate measurements ( $n = 11$ ). As a result of this selection, 50 studies were retained for analysis. Complete list of publications considered for analysis ( $n = 218$ ) and reason for exclusion (if excluded) can be found in the dataset, issued through Dataverse INRAE (RATSIMBA, 2020), in the file detailing the corpus ("ratsimba-et-al\_2020\_corpus.xls"). "Direct indicator of CBC" means indicator describing the natural enemy community (abundance and/or species richness), the pest community (abundance and/or species richness), CBC level (e.g. predation rate), crop damage or yield (see [Tableau A.1](#)).

Exclusion criteria	Criteria number	Details	Number of studies
Accessibility	1	Published article and its supplementary material did not provide enough information to be analyzed (after contacting the authors).	9
Scope	2	Crop studied, climate, or cropping system did not match our scope.	51
Statistical modeling method	3	Method used for statistical analysis performed in the study didn't allow to disentangle separate measurements.	11
Redundancy	4	Study used a dataset already used in another study of our corpus.	4
Review	5	Study was a review or a meta-analysis.	2
Sample size	6	Protocol of the study does not includes any replicates.	1
Sampling area	7.1	All sampling was done outside the field core (e.g. at the edge of field, in the margin of the field, or in a semi-natural area).	19
	7.2	Sampling was partially done outside the field core and the data was pooled with the rest of the samplings during data processing or analysis (e.g. nested ANOVA with edge and center of the field as main groups).	10
Description of the landscape / nature of the predictors used	8.1	Authors' definition of landscape was different from the one we chose (i.e. buffer with diameter ranging from 500 m to 20,000 m from the sampling area).	4
	8.2	Study described landscape complexity by comparing pairs of fields embedded in "simple" landscape and "complex" landscape. The categories were qualitatively described using multiple landscape features (composition and configuration, soil characteristics). Same applied to studies using PCA axis grouping multiple landscape indicators.	19
	8.3	Protocol of the study included cover manipulation representing unrealistic conditions (e.g. small patches of crops in the same field, surrounded by different types of margins).	5
	8.4	Study used qualitative aggregated descriptors of local environment or agricultural practices as predictors of CBC.	2
	8.5	Study used a radically different land use classification than other individual studies.	1
Measured response was not a direct indicator of the level of biocontrol in the field	9.1	Studies examining trophic networks, spatiotemporal association or the community structure of pest and/or natural enemies.	13
	9.2	Studies examining dispersal, spillover or landscape use by a specific group of species or taxa.	8
	9.3	Studies examining the distance decay of the effects of semi-natural structures.	1
	9.4	Studies examining the efficacy of biocontrol without considering external predictors (landscape, local environment or agricultural practices), or using predictors very specific to the context of the study.	6

TABLE A.1 : Exclusion criteria for the selection of individual studies

#### A.4 DATASET

The list of analyzed studies, the ontology and the measurement database are available at the following DOI (issued by Dataverse INRAE, <https://data.inrae.fr/>, RATSIMBA, 2020) :

<https://doi.org/10.15454/JCUJDZ>

#### A.5 EXTRACT OF THE ONTOLOGY OF INDICATORS

To develop this ontology, during the reading of each study, we investigated every indicator that was used by the authors as a variable, and compared it to similar indicators found in previously read studies. If there was no equivalent indicator already present in the ontology, it was registered under a generic name as a new entry (see “indicator\_database” column). If the indicator was equivalent to another indicator already described in the ontology, it was registered under the same generic name. We considered that indicators were equivalent if they described the same entity (e.g. active natural enemies), the same property (e.g. abundance), and were measured using a similar protocol. For example, indicators measuring abundance of passive natural enemies (i.e. number of individuals per tiller, per m<sup>2</sup>, or per net sweep) were all recorded as “nbr\_individuals\_ne” whereas indicators measuring abundance of active natural enemies (i.e. number of individuals caught in a pitfall trap) were recorded as “activity\_density\_ne”. The complete ontology can be found online in the dataset issued through Dataverse INRAE (<https://doi.org/10.15454/JCUJDZ>) in the dedicated file (“ratsimba-et-al\_2020\_ontology.xls”). Hereafter is presented an extract of the ontology (details for every column can be found in the legend below the table) (see [section A.5](#)).

code	indicator	name	modalities	units	scale	shape	description	indicator	data-	property	data-	entity	data-
	base	paper						base	base	base	base	base	base
clough spider	2005	percentage non-crop		% in a buffer	500	circle	"Supposed to represent the amount and diversity of perennial habitats"	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
drapela spider	2008	proportion of non-crop area		% in a buffer	250, 500, 750, 1000, 1250, 1500, 1750, 2000	circle	Missing information	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
kriz effects	2006	% farmland	unfarmed	% in a buffer (pasture + CRP/-Meadows)	500	circle	% of the area covered; CRP = USDA Conservation Reserve Program lands = Land enrolled in the CRP is planted to grasses, but is not grazed, mowed, or burned.	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
schmidt differential	2005	non crop		% in a buffer	1500	circle	non-crop habitats comprised mainly forest (21%, predominantly deciduous), grassland (13%, mainly hay meadows) and urban (6%, including gardens).	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
purtauf response	2005	landscape simplification	sim-	% in a buffer	750	circle	Calculation of the parameter "non-crop (%)" was based on land-use maps derived either from intensive field inspections or GIS-supported supported stereoscopic analysis of black and white aerial photographs (scale : approx. 1 :10,000).	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
purtauf response	2005	non-crop (%)		% in a buffer	750	circle	Calculation of the parameter 'non-crop (%)' was based on land-use maps derived either from intensive field inspections or GIS-supported supported stereoscopic analysis of black and white aerial photographs (scale : approx. 1 :10,000). Non-crop = fallows, grasslands, hedges and a few forest remnants	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
mitchell agricultural	2014	Landscape complexity	com-	MI	500, 750, 1000, 1500, 2000, 3000, 4000, 5000	circle	Missing Information	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
marrec spatiotemporal	2017	% semi-natural		% in a buffer	95, 135, 190, 265, 375, 530, 750 and 1060 m	circle	Land cover class 'semi-natural' included forest patches, hedgerows, tree lines, field margins and grasslands. ARCGIS 9.3 was used for landscape analyses of regional land use maps, verified and ameliorated with aerial photographs to increase class discrimination accuracy.	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
riggi pollen	2017	SN (%)		% in a buffer	500, 1000	circle	The landscape characterization was obtained from the Integrated Administrative and Control System (IACS) database and interpreted with MATLAB R2012b. The land use was measured in a circular sector around each field of 500 m and 1000 m radius. Proportion of semi-natural habitat (= "SN" in this publication) (including pasture, ley, grasslands and forest)	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
fusser effects	2017	landscape		% in a buffer (semi-natural habitat)	1000	circle	The wheat fields were located in six regions of different landscape composition, expressed as the percentage of SNH (semi-natural habitat) in 1 km radius (ranging from 5 to 50% SNH). The amount of SNH in the landscapes was digitized from aerial photographs (QGIS 2.6., google earth, accessed on April 2013) and ground-truthed by field inspection.	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	
dainese complementary	2017	% non crop habitat	habi-	% in a buffer	1000	circle	We determined the proportion of non-crop habitats (all uncultivated and perennial habitats such as forests and grasslands) in 1 km radius around each field using data from the 'Bayerische Landesanstalt für Landwirtschaft (LfL)' (Freising, Germany) in the software ArcMap (ESRI 2011. ArcGIS Desktop : Release 10. Redlands, CA, USA : Environmental System Research Institute, USA).	%noncrop		crop_noncrop_ratio		landscape	

TABLE A.2 : We recorded a unique code for every study (code), the name given to the indicator in the publication (indicator\_name\_paper), the unit/modalities under which the indicator is expressed (modalities\_units), the scale at which the indicator was measured i.e. the radius of the buffer (scale), the shape of the buffer used if applicable (shape), a description of the protocol used to measure the indicator extracted from the publication (description), the name given to the indicator in the ontology (indicator\_database), the property described by the indicator (property\_database) and the entity described by the indicator (entity\_database).

## A.6 STRUCTURE OF THE AGGREGATION TREES

To develop aggregation trees we aggregated indicators used in reviewed studies ([Tableau A.3](#) and [Tableau A.4](#), first column) into a more general concept of a higher aggregation level, successively for four nested aggregation levels. An aggregation tree was developed for each entity ([Tableau A.3](#) and [Tableau A.4](#), last column) of the conceptual model (Figure 2). Aggregation trees of indicators regarding agricultural practices, biological control potential (cb), biological control disservice potential (cbd), focal field, local pest population (loc\_p), landscape, proximal habitat (prox\_habitat), landscape-scaled natural enemy population (lds\_ne), local natural enemy population (loc\_ne) and production can be found in [Tableau A.3](#). Aggregation trees of indicators regarding landscape, proximal habitat, landscape-scale natural enemy population, local natural enemy population and production can be found in [Tableau A.4](#).

Level 0 (no aggregation; indicators)	Level 1 (properties)	Level 2	Level 3	Level 4	Entity
organic	organic_vs_conventionnal	organic_vs_conventionnal	organic_vs_conventionnal	organic_vs_conventionnal	agricultural_practices
irrigation	irrigation_intensity				
nbr_harvests	harvest_frequency				
weed_control_freq	tillage_intensity				
tillage					
nbr_spring_tillage_4y					
nbr_spring_tillage					
nbr_winter_tillage					
nitrogen_quant	fertilization_intensity	conventionnal_intensity	conventionnal_intensity	conventionnal_intensity	
nitrogen_quant_4year					
nitrogen_quant_4year_wheat					
phosphorous_quant					
potassium_quant					
protection_freq	pesticide_intensity				
pesticide_app					
herbicide_index					
parasitism_rate	cb_level	cb_level	cb_level	cb_level	cb
predation_rate					
regulation					
mortality_p	cb_potential	cb_potential	cb_potential	cb_potential	cbd
ne_p_ratio					
predation_rate_benef	cbd_level	cbd_level	cbd_level	cbd_level	
plant_density	cover_density				focal_field
sowing_density					
plant_height	cover_composition				
alfalfa_coverage					
legume_coverage					
weed_abundance	weed_abundance	nitrogen_status	cover_structure	cover_structure	
crop_nitrogen_status	nitrogen_status				
cover_age	long_term_cover_diversity	crop_diversity			
ley_rotation_hist					
length_rotation					
shannon_field_5year					
shannon_field					short_term_diversity
field_size	field_size	field_size	field_size	field_size	
perim_field					
pta_ratio					
%clay_soil	soil_structure	soil_structure	soil_structure	soil_structure	
ph_soil					
soil_qual_index					
%org_matter					
pop_growth_p	loc_abundance_p	loc_abundance_p	loc_abundance_p	loc_abundance_p	loc_p
nbr_div_p					
abundance_index_p					
nbr_div_p_new					
species_rich_p					
shannon_p	loc_diversity_p	loc_diversity_p	loc_diversity_p	loc_diversity_p	
body_size_community	loc_fitness_p	loc_fitness_p	loc_fitness_p	loc_fitness_p	
aggregation_p	loc_distribution_p	loc_distribution_p	loc_distribution_p	loc_distribution_p	

TABLE A.3 : Aggregation trees of indicators regarding agricultural practices, biological control potential (cb), biological control disservice potential (cbd), focal field, local pest population (loc\_p), landscape, proximal habitat (prox\_habitat), landscape-scaled natural enemy population (lds\_ne), local natural enemy population (loc\_ne) and production.

Level 0 (no aggregation; indicators)	Level 1 (properties)	Level 2	Level 3	Level 4	Entity
water_presence					
urban_presence	non-habitat	non-habitat			
road_presence					
lds_pollen_index					
lds_pollen_index_over_selected	pollen_resource	pollen_resource			
lds_pollen_index_under_selected					
%grassystrip					
length_road-side_strip	margin_strips	margin_strips			
%wood					
%shrubland					
dist_nearest_wood					
connect_wood	areal_wood				
wood_presence		wood	alternative_habitat_availability		
length_wood_edges					
length_wood_crop_edges					
%hedge					
length_hedge	linear_wood				
%fallow					
dist_nearest_fallow	fallow				
%grassland					
%CRP					
connect_grassland	grassland	meadow		landscape_composition	
length_grassy_crop_edges					
%pasture	pasture				
crop_isolation					
mean_dist_other_fields	host_crop_isolation				
%alfalfa	alfalfa_n				
%osr	osr_n				
nbr_osr_fields_ids	osr_n	host_plant_n			landscape
%cereals					
connect_cereals	cereal_n		host_crop_availability		
%wheat					
%corn					
connect_corn	corn_n				
%cereals_n-1	cereal_n-1				
%ct_osr_n-1		host_plant_n-1			
%osr_n-1	osr_n-1				
prox_index_osr_n-1					
mean_pta_farm					
mean_field_size_ids	field_size_ids	field_size_ids			
length_edges			landscape_fragmentation		
length_wood_grassy_edges					
fractal_dim_ids	interface	interface			
clumpiness					
shannon_ids_5year					
shannon_ids_5year_sd	temporal_diversity	temporal_diversity			landscape_complexity
succession_rate					
crop_change					
shannon_farm	spatial_diversity	spatial_diversity	landscape_heterogeneity		
shannon_ids					
winter_vs_spring_crop_ratio					
%spring_crops_n-1	winter_spring_ratio	winter_spring_ratio			
%spring_crops					
length_winter_spring_edges					
%oncrop					
%crop	crop_noncrop_ratio	crop_noncrop_ratio	crop_noncrop_ratio		
%crop_category					
margin_presence	margin_abundance				
edge_width					
species_rich_plant		margin_structure	margin_structure	margin_structure	
adj_fallow_vs_field					
adj_grassland_vs_field	margin_diversity				
adj_efa					
border_type					
grassland_presence	prox_grassland_presence				
hedge_presence					
nbr_trees	prox_wood_presence				prox_habitat
nbr_shrubs					
wildflower_strip_vs_grass_strip		margin_composition	margin_composition	margin_composition	
sown_flower_presence	prox_flower_presence				
flower_cover					
spontaneous_veg_strip_vs_grass					
%corn_edges					
crop_presence	prox_host_presence				
similar_taxa_cover					
species_rich_ne_ids	lds_diversity_ne	lds_diversity_ne	lds_diversity_ne	lds_diversity_ne	lds_ne
species_rich_ne	loc_species_rich_ne				
rare_species_rich_ne					
shannon_ne	loc_diversity_ne	loc_diversity_ne	loc_diversity_ne	loc_diversity_ne	
pielou_ne	loc_evenness_ne				
intra-annual_species_turnover	loc_temp_diversity_ne				loc_ne
activity_density_ne					
nbr_indiv_ne	loc_abundance_ne	loc_abundance_ne	loc_abundance_ne	loc_abundance_ne	
prevalence_ne					
fitness_ne	loc_fitness_ne	loc_fitness_ne	loc_fitness_ne	loc_fitness_ne	
fecundity_ne					
yield	yield	yield	yield	yield	production
tkm					
crop_damage	crop_damage	crop_damage	crop_damage	crop_damage	

TABLE A.4 : Aggregation trees of indicators regarding landscape, proximal habitat, landscape-scale natural enemy population (lds\_ne), local natural enemy population (loc\_ne) and production

A.7 DIFFERENCES IN THE PROPORTION OF SIGNIFICANT MEASUREMENTS BETWEEN BUFFER SIZES.

Differences in the proportion of significant measurements (over total number of measurements) between buffer sizes were evaluated. The statistics and p-value for pairwise Pearson's chi-squared test between buffer size ranges, with Bonferroni correction of the p-value are displayed in [Tableau A.5](#).

	]95 m ;375 m]	]375 m ;750 m]	]750 m ;1250 m]	]1250 m ;1750 m]
]375 m ;750 m]	Chi <sup>2</sup> = 2.332 p-value = 1	NA	NA	NA
]750 m ;1250 m]	Chi <sup>2</sup> = 0.827 p-value = 1	Chi <sup>2</sup> = 0.324 p-value = 1	NA	NA
]1250 m ;1750 m]	Chi <sup>2</sup> = 0 p-value = 1	Chi <sup>2</sup> = 1.262 p-value = 1	Chi <sup>2</sup> = 0.414 p-value = 1	NA
]1750 m ;20000 m]	Chi <sup>2</sup> = 0.588 p-value = 1	Chi <sup>2</sup> = 5.221 p-value = 1	Chi <sup>2</sup> = 2.991 p-value = 1	Chi <sup>2</sup> = 0.458 p-value = 1

TABLE A.5 : The measurements were grouped in buffer size ranges (]95 m ;375 m], ]375 m ;750 m], ]750 m ;1250 m], ]1250 m ;1750 m] and ]1750 m ;20000 m]). The difference in proportion of significant measurements over total number of measurements in the buffer size range were tested between all pairs of ranges. Results of the pairwise Pearson's chi-squared tests (statistic value and p-value) for all the pairs is presented in the table.

A.8 NETWORK NESTEDNESS AT EVERY LEVEL OF AGGREGATION, COMPARED TO RANDOMLY GENERATED NULL NETWORKS (1,000 NULL NETWORKS USING THE "NULLMODEL" FUNCTION FROM THE BIPARTITE R PACKAGE, "R2D" METHOD).

	Level 0 (No aggregation)	Level 1	Level 2	Level 3	Level 4
t	36.796	41.727	15.847	-25.689	-21.163
p-value	<2.2e-16	<2.2e-16	<2.2e-16	<2.2e-16	<2.2e-16
Mean nestedness (for 1000 null models)	7.599206	11.65256	9.822172	11.22758	7.593881
Observed nestedness	6.602073	9.348405	8.802367	14.3597	9.742925

TABLE A.6 : Student's T-Test results comparing observed nestedness of the indicators network to the mean nestedness of null networks. 1,000 null networks were randomly generated for every level of aggregation.

A.9 BARPLOT ILLUSTRATING THE NUMBER OF MEASUREMENTS PER RELATIONSHIP WHEN AGGREGATING INDICATORS (LEVEL 1).

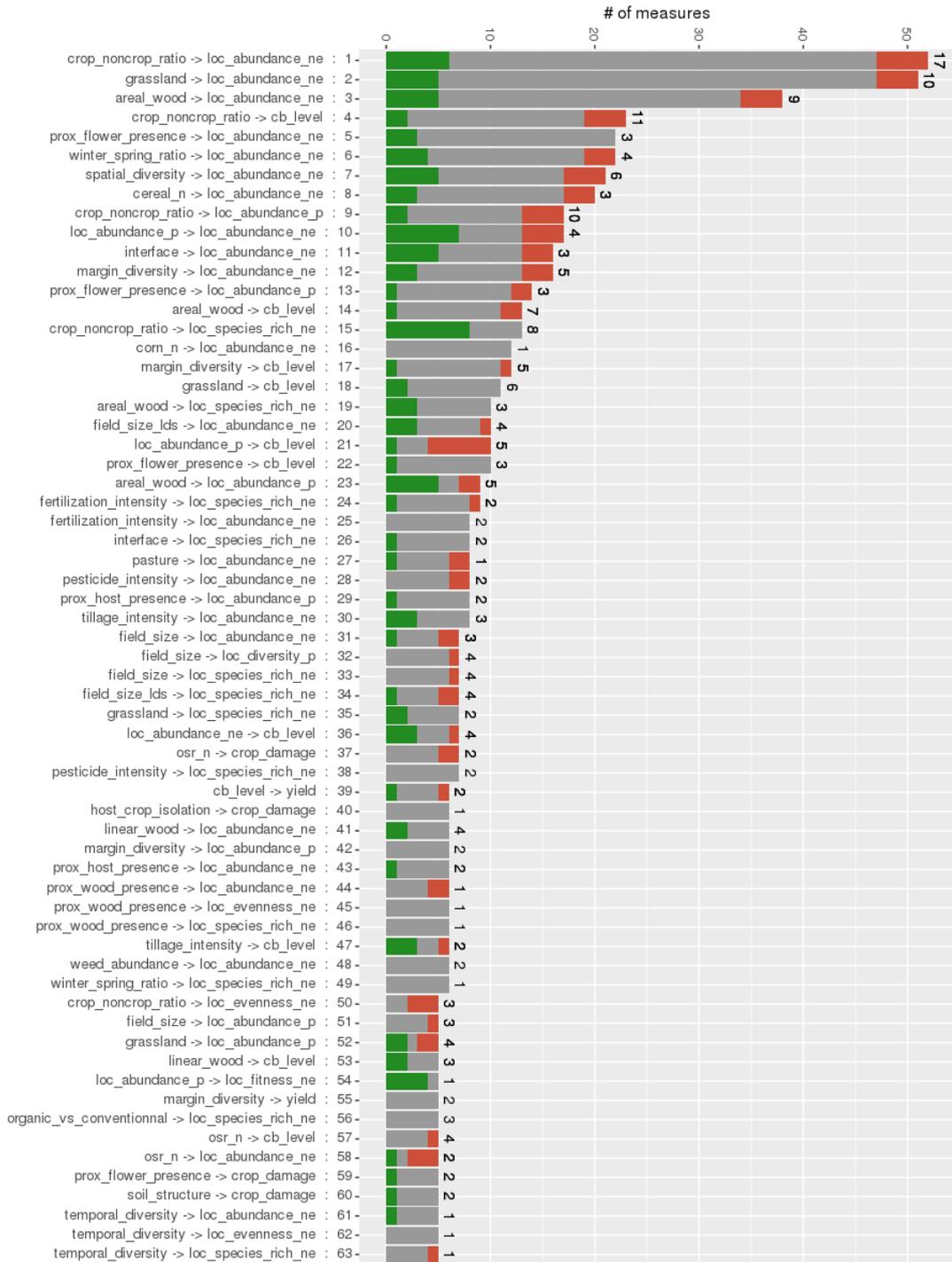


FIGURE A.2 : Number of measurements per relationship. Indicator were aggregated at level 1. Significant positive values are in green, significant negative values are in red, and non-significant values are in grey. Only relationships with 5 or more measurements are shown. The number of studies per relationship is indicated above bars. Name of the relationship and relationship No. are indicated on the x axis. ne : natural enemies ; p : pests ; nbr\_indiv : abundance ; species\_rich : species richness.

A.10 BARPLOT ILLUSTRATING THE NUMBER OF MEASUREMENTS PER RELATIONSHIP WHEN AGGREGATING INDICATORS (LEVEL 2).

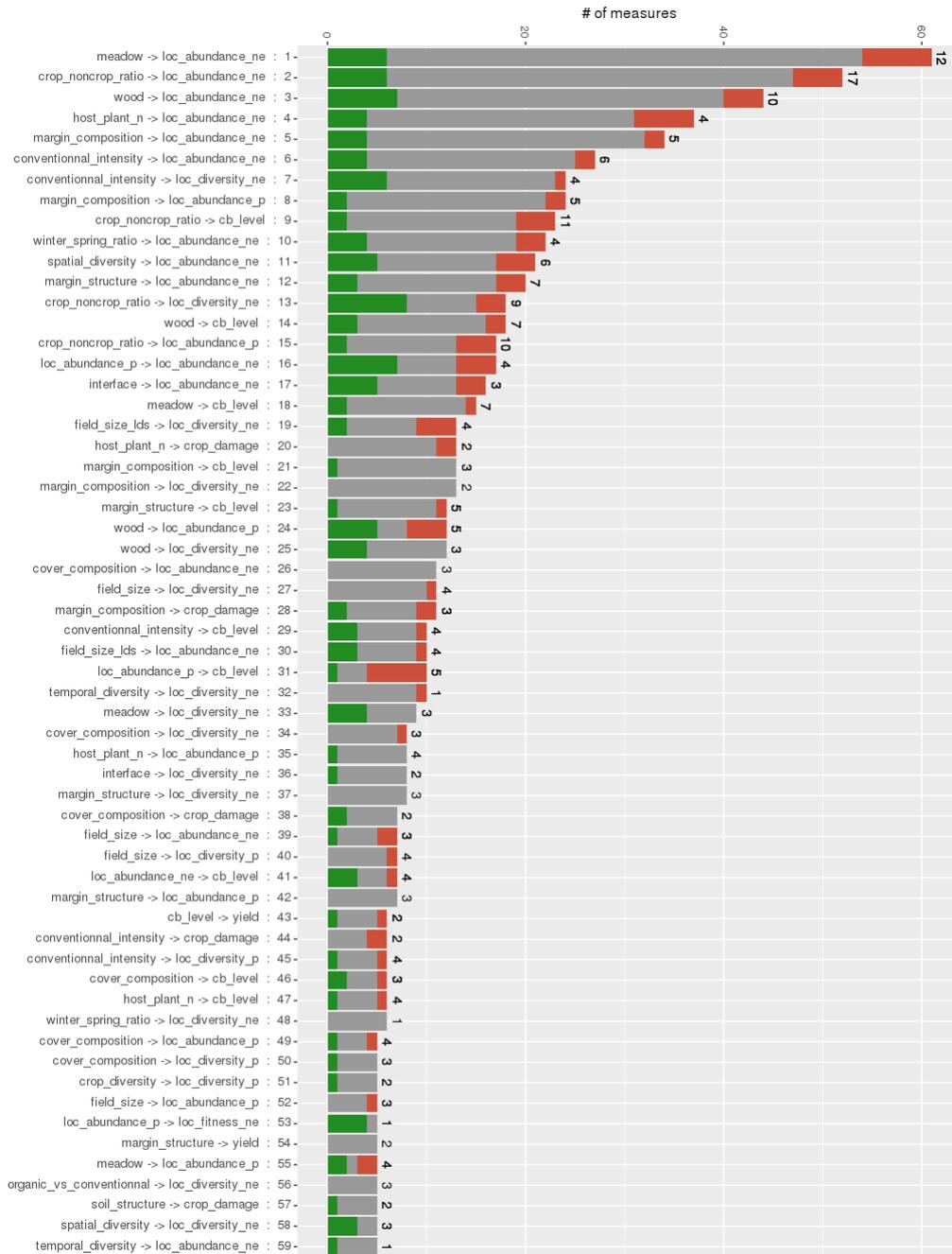


FIGURE A.3 : Number of measurements per relationship. Indicator were aggregated at level 2. Significant positive values are in green, significant negative values are in red, and non-significant values are in grey. Only relationships with 5 or more measurements are shown. The number of studies per relationship is indicated above bars. Name of the relationship and relationship No. are indicated on the x axis. ne : natural enemies ; p : pests ; nbr\_indiv : abundance ; species\_rich : species richness.

A.11 BARPLOT ILLUSTRATING THE NUMBER OF MEASUREMENTS PER RELATIONSHIP WHEN AGGREGATING INDICATORS (LEVEL 3).

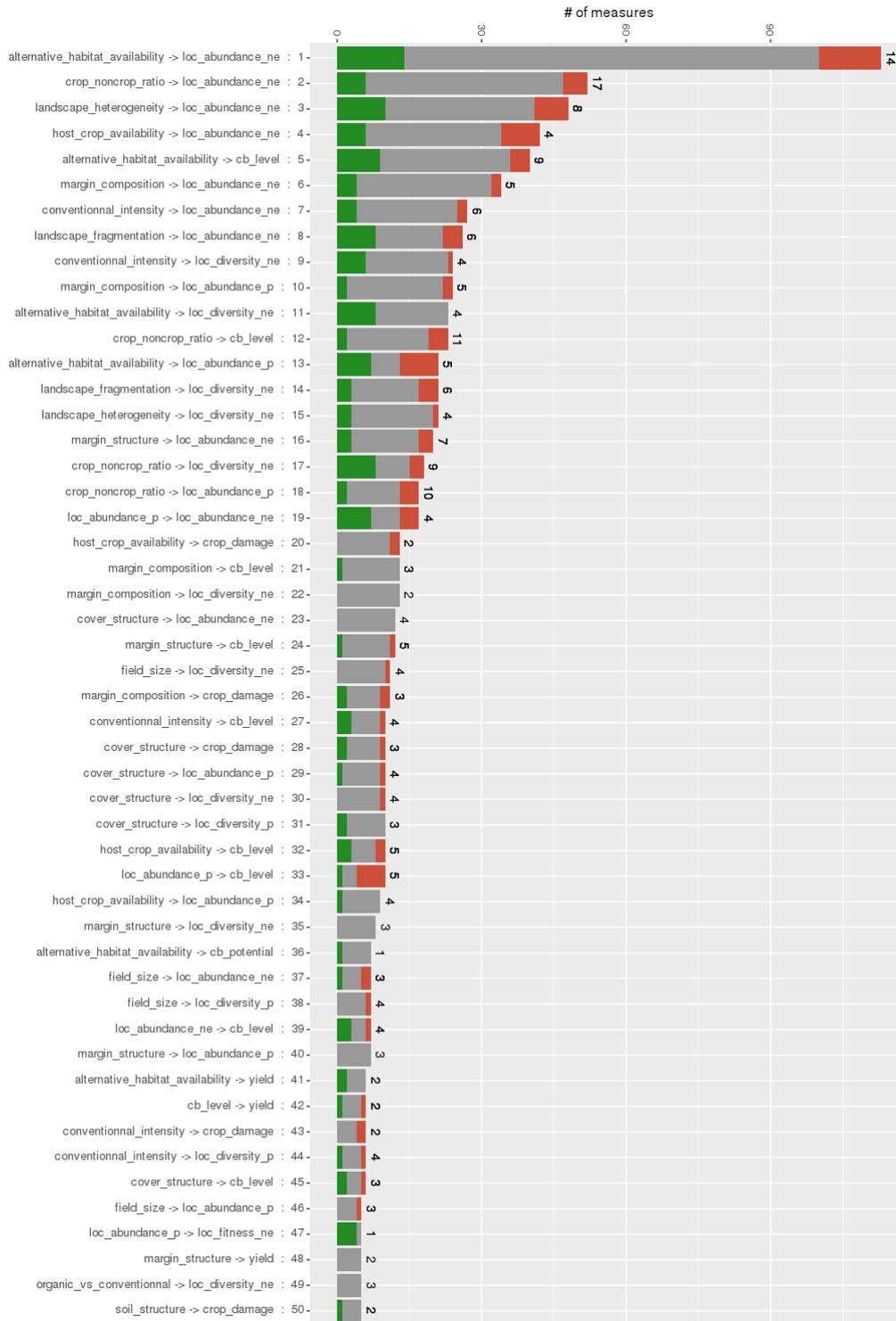


FIGURE A.4 : Number of measurements per relationship. Indicator were aggregated at level 3. Significant positive values are in green, significant negative values are in red, and non-significant values are in grey. Only relationships with 5 or more measurements are shown. The number of studies per relationship is indicated above bars. Name of the relationship and relationship No. are indicated on the x axis. ne : natural enemies ; p : pests ; nbr\_indiv : abundance ; species\_rich : species richness.

A.12 BARPLOT ILLUSTRATING THE NUMBER OF MEASUREMENTS PER RELATIONSHIP WHEN AGGREGATING INDICATORS (LEVEL 4).

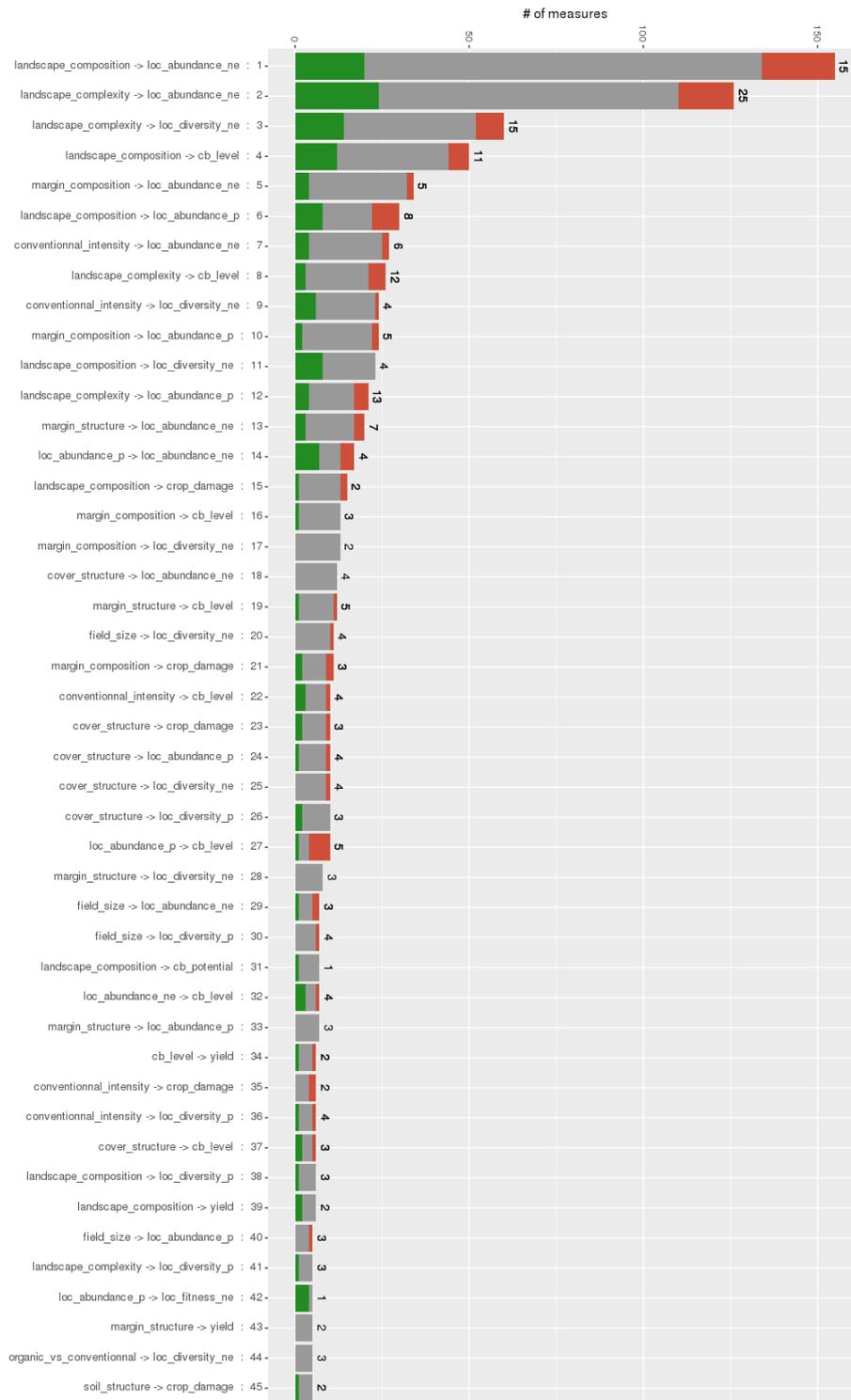


FIGURE A.5 : Number of measurements per relationship. Indicator were aggregated at level 4. Significant positive values are in green, significant negative values are in red, and non-significant values are in grey. Only relationships with 5 or more measurements are shown. The number of studies per relationship is indicated above bars. Name of the relationship and relationship No. are indicated on the x axis. ne : natural enemies ; p : pests ; nbr\_indiv : abundance ; species\_rich : species richness.



A.14 NUMBER OF SIGNIFICANT POSITIVE, SIGNIFICANT NEGATIVE OR NON-SIGNIFICANT MEASURES PER RELATIONSHIP, FOR THE WHEAT / APHID / APHID'S NATURAL ENEMIES TROPHIC CHAIN

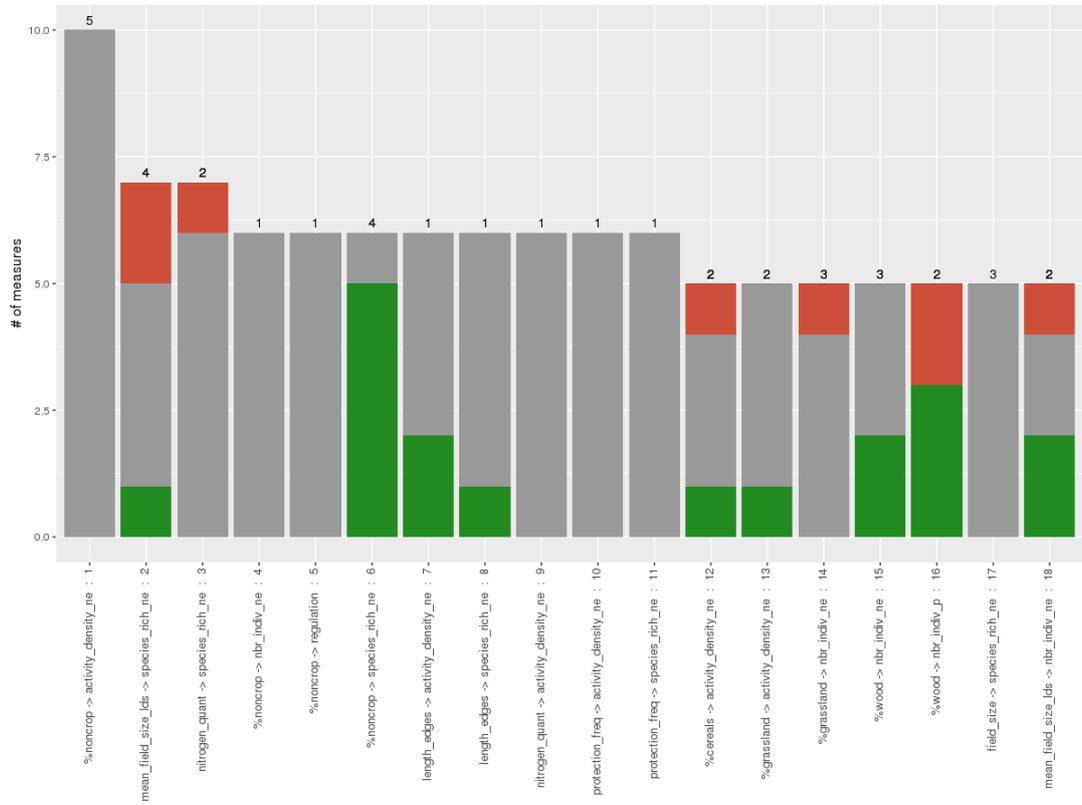


FIGURE A.7 : Number of measurements per relationship. Significant positive values are in green, significant negative values are in red, and non-significant values are in grey. Only relationships with 5 or more measurements are shown. The number of studies per relationship is indicated above bars. Name of the relationship and relationship No. are indicated on the x axis. ne : natural enemies; p : pests; nbr\_indiv : abundance; species\_rich : species richness.

A.15 INDICATOR NETWORK FOR THE OILSEED RAPE / POLLEN BEETLE / POLLEN BEETLE'S NATURAL ENEMIES

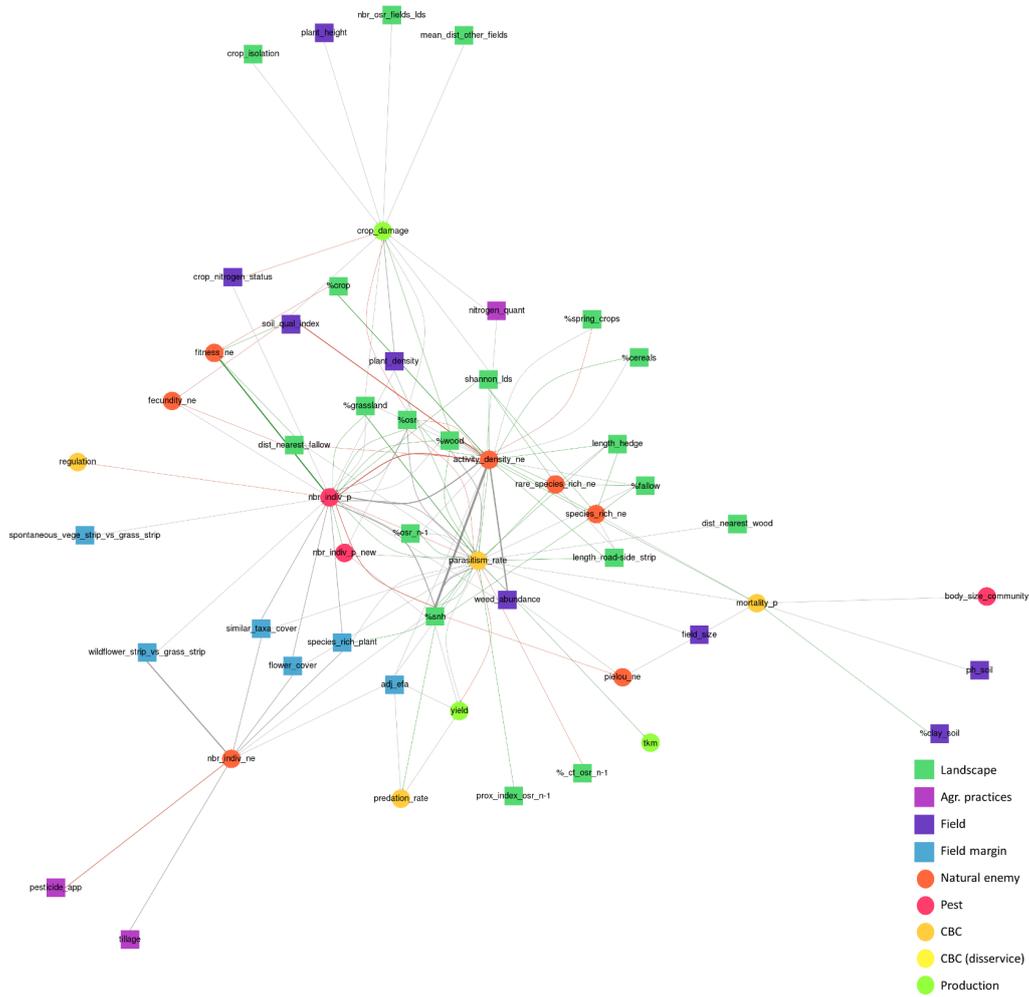


FIGURE A.8 : Bi-partite network of predictor and response indicators (nodes) and the relationships between them (edges), for the studies focusing on the oilseed rape/pollen beetle/ pollen beetle's natural enemies tri-trophic chain. Grey edges are non-significant values, green edges are significant positive values and red edges are significant negative values. The thickness of edges represents the number of measurements. Square nodes represent predictor indicators, and circular nodes represent response indicators..

A.16 NUMBER OF SIGNIFICANT POSITIVE, SIGNIFICANT NEGATIVE OR NON-SIGNIFICANT MEASURES PER RELATIONSHIP, FOR THE OIL-SEED RAPE / POLLEN BEETLE / POLLEN BEETLE'S NATURAL ENEMIES TROPHIC CHAIN

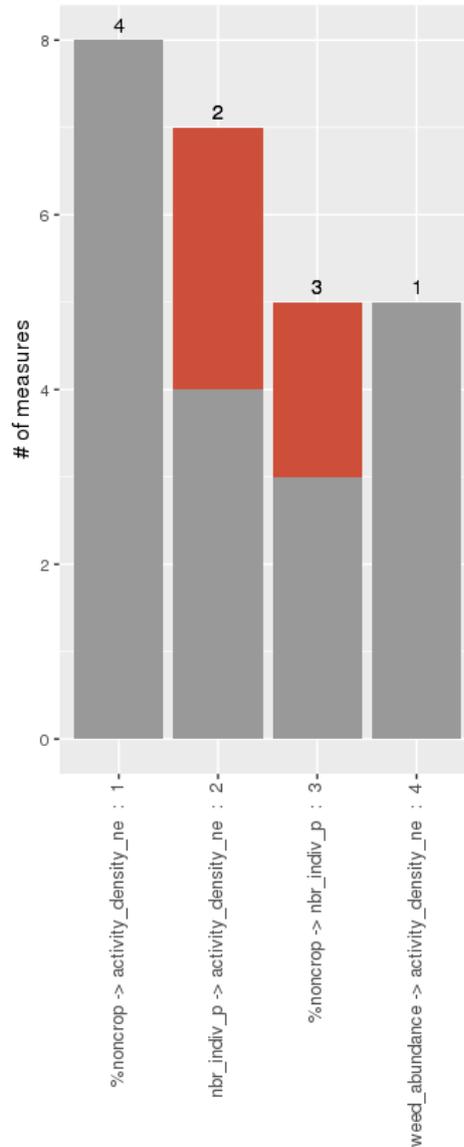


FIGURE A.9 : Number of measurements per relationship. Significant positive values are in green, significant negative values are in red, and non-significant values are in grey. Only relationships with 5 or more measurements are shown. The number of studies per relationship is indicated above bars. Name of the relationship and relationship No. are indicated on the x axis. ne : natural enemies; p : pests; nbr\_incliv : abundance; species\_rich : species richness.





## RÉSUMÉ

---

Le contrôle biologique par conservation (CBC), comme moyen de réguler les bio-agresseurs des cultures en favorisant les populations de leurs ennemis naturels par la gestion des habitats au sein des agroécosystèmes, fait l'objet de nombreuses publications depuis plus de deux décennies : l'influence de la complexité du paysage sur la présence des ennemis naturels et le taux de prédation/parasitisme des bio-agresseurs est ainsi largement admise. Toutefois, ces effets apparaissent instables et contexte-dépendants. Cette thèse, financée par la Région Occitanie ainsi que le métaprogramme Ecoserv d'INRAE et co-encadrée par les laboratoires Dynafor et LAE, a pour objectif la mobilisation de ces connaissances dans le but d'aider à concevoir un modèle d'exploration des relations entre paysage, systèmes de culture et contrôle biologique en grandes cultures en vue d'établir des recommandations à destination des acteurs concernés.

Dans un premier temps une revue de la littérature portant sur les déterminants paysagers du CBC en grandes cultures de milieu tempéré a été menée. Cette revue a été réalisée en utilisant une méthode originale d'analyse fine des indicateurs utilisés pour décrire le CBC et ses déterminants paysagers supposés. Ce travail met en avant la très grande diversité des indicateurs utilisés, à la fois dans leur définition, leur protocole de mesure et dans les échelles auxquelles ils sont mesurés. Nous avons pu illustrer la dispersion de l'information qu'engendre cette diversité, et identifier les trous de connaissances encore présents dans la littérature. Ce premier travail nous permet aussi de montrer que la chaîne tri-trophique (culture, bio-agresseur, ennemi naturel) est une unité pertinente pour étudier le CBC.

Dans un deuxième temps, nous avons initié un travail de modélisation portant sur deux chaînes tri-trophiques se côtoyant dans les paysages agricoles tempérés : (i) le blé, les pucerons des céréales et leurs ennemis naturels et (ii) le colza, le méligèthe (*Meligethes aeneus* F.) et son parasitoïde (*Tersilochus heterocerus*). Pour cela, deux modèles pré-existants (Mosaic-Pest de Vinatier et al. 2012 et le modèle de Jonsson et al., 2014) ont été implémentés au sein d'une même plateforme de modélisation multi-agents (GAMA). Un scénario de gestion des rotations visant à altérer la dynamique de population des méligèthes est construit et testé sur ces deux modèles. Son efficacité sur la régulation des deux bio-agresseurs, dans deux paysages de structure contrastée ainsi que ses contraintes sur la gestion des assolements sont testées et discutées.

Les résultats de cette thèse soulignent (i) les limites quant à l'hypothèse d'existence de processus généraux de régulation au moyen du CBC communs à tous les bio-agresseurs principaux des grandes cultures de milieu tempéré, et (ii) le potentiel de la modélisation comme outil de questionnement et de mobilisation des connaissances disponibles dans la littérature pour contribuer au développement de méthodes de gestion agroécologiques des bio-agresseurs des cultures au travers des services de contrôle biologique.

**MOTS-CLÉS :** Service écosystémique, Modélisation, Hétérogénéité du paysage, Régulation biologique, Revue bibliographique



## ABSTRACT

---

Conservation biological control, as a way of regulating pests in crops by promoting natural enemies populations through habitat management within agroecosystems, has been the subject of numerous publications for more than two decades: the influence of landscape complexity on the presence of natural enemies and on the predation/parasitism rate of pests is thus widely accepted. However, these effects appear unstable and context-dependent. This thesis, funded by the Occitanie Region and the INRAE Ecoserv meta-program and co-supervised by the Dynafor and LAE laboratories, aims to mobilise this knowledge in order to help design a model exploring the relationships between landscape, cropping systems and biological control in field crops in order to propose recommendations for stakeholders.

First, a review of the literature on the landscape determinants of biological control in temperate field crops was conducted. This review was carried out using an original methodology based on a detailed analysis of the indicators used to describe biological control and its supposed landscape determinants. This work highlights the great diversity of the indicators used, both in their definition, their measurement protocol and the scales on which they are measured. We have been able to illustrate the dispersion of information that this diversity generates, and to identify the gaps in knowledge remaining in the literature. This preliminary work also enables us to show that the tri-trophic chain (crop, pest, natural enemy) is a relevant unit for studying conservation biological control, compared to a more global approach integrating all the guilds of bio-aggressors and natural enemies.

Secondly, we have initiated a modelling project involving two tri-trophic chains that coexist in temperate agricultural landscapes: (i) wheat, cereal aphids and their natural enemies, and (ii) rapeseed, pollen beetle (*Meligethes aeneus* F.) and its parasitoid (*Tersilochus heterocerus*). For this purpose, the modelling potential of implementing two pre-existing models (Mosaic-Pest of Vinatier et al. 2012 and the model of Jonsson et al., 2014) within the same multi-agent modelling platform (GAMA). A rotation management scenario aimed at altering the population dynamics of pollen beetle is built and tested on these two models. Its effect on the regulation of the two pests in two landscapes with contrasting structures and its constraints on crop rotation management are tested and discussed.

The results of this thesis underline (i) the limits to the hypothesis of the existence of general regulation processes by means of CBC common to all the main pests of field crops in temperate environments, and (ii) the potential of modelling as a tool for questioning and mobilising the knowledge available in the literature in order to contribute to the development of agroecological management methods of pests through biological control services.

**KEYWORDS :** Ecosystem service, Modelling, Landscape heterogeneity, Biological regulation, Bibliographic review