



Université  
de Toulouse

# THÈSE

En vue de l'obtention du

## DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

**Délivré par :**

Institut National Polytechnique de Toulouse (INP Toulouse)

**Discipline ou spécialité :**

Agrosystèmes, Écosystèmes et Environnement

---

**Présentée et soutenue par :**

M. HUGO THIERRY

le lundi 23 novembre 2015

**Titre :**

ELABORATION D'UN MODELE SPATIALISE POUR FAVORISER LE  
CONTROLE BIOLOGIQUE DE RAVAGEURS DE CULTURES PAR  
GESTION DU PAYSAGE AGRICOLE

---

**Ecole doctorale :**

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

**Unité de recherche :**

Laboratoire Dynamique Forestière dans l'Espace Rural (DYNAFOR)

**Directeur(s) de Thèse :**

M. CLAUDE MONTEIL

MME AUDE VIALATTE

**Rapporteurs :**

M. PHILIPPE TIXIER, CIRAD CATIE

M. XAVIER FAUVERGUE, INRA PACA

**Membre(s) du jury :**

Mme DELPHINE LEENHARDT, INRA TOULOUSE, Président

M. CLAUDE MONTEIL, INP TOULOUSE, Membre

Mme AUDE VIALATTE, INP TOULOUSE, Membre

Mme PAULINE EZZANO, INRA NANTES, Membre

# REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier mes directeurs de thèse, Claude Monteil et Aude Vialatte, pour la confiance qu'ils m'ont accordée et leur soutien tout au long de ces trois années. Merci pour vos retours constructifs et nos discussions qui ont alimenté et enrichi ma réflexion scientifique. Je suis fier de ce que nous avons réussi à accomplir ensemble. Je remercie également l'ensemble des membres du comité de thèse pour m'avoir aidé à baliser mon travail et centrer mes objectifs. Merci également aux membres de mon jury pour m'avoir fait l'honneur d'évaluer ce travail et pour tous vos retours enrichissants durant ma soutenance.

Je remercie l'unité de recherche DYNAFOR et tous ses membres pour l'accueil et les moyens mis à disposition pour me permettre de vivre cette expérience dans les meilleures conditions. Un grand merci à l'ensemble des personnes que j'ai pu côtoyer au quotidien : David, Bruno, Mathieu, Annie ; et tout particulièrement aux doctorants et stagiaires avec qui j'ai passé des bons moments au bureau (et surtout en dehors !) : Pierrot, Romain, Anthony, Lucie, Mailys, Marco, Léa, Léo, Youen, Vincent, Adrien, Antoine, Théo et j'en oublie certainement ! Une grosse pensée surtout au plus cool des bretons, Pierrot. Merci pour ces deux années de partage de bureau : dans ces conditions le travail devient un véritable plaisir !

Un grand merci également à toute l'équipe du CSIRO de Brisbane en Australie, tout particulièrement Hazel Parry pour avoir accepté de m'accueillir pendant plus de trois mois au sein de leur équipe. This was truly a great experience for me and I will never be able to thank you guys enough !

Et enfin merci à mes amis, éparpillés un peu partout en France et ailleurs. Merci à mon compagnon de sorties Romain ! Et un grand grand merci à ma famille et tout particulièrement à ma Maman, merci de toujours croire en moi. Cette thèse est pour toi !



***« Most coders think debugging software is about fixing a mistake, but that's bullshit. Debugging's actually all about finding the bug, about understanding why the bug was there to begin with, about knowing that its existence was no accident. It came to you to deliver a message, like an unconscious bubble floating to the surface, popping with a revelation you've secretly known all along»***

**Mr Robot**



## SOMMAIRE

<b>Introduction</b> .....	7
1. Contexte général.....	7
2. Espèces modèles.....	15
3. La modélisation comme outil d'étude des processus agroécologiques.....	18
4. Questions de recherche et démarche générale.....	24
<b>Schéma Général</b> .....	26
<b>Matériel et méthodes</b> .....	27
1. Sites d'études.....	27
2. La démarche de modélisation.....	31
<b>Chapitre 1</b> : Du modèle populationnel à la représentation individu-centré : choix des échelles spatio-temporelles pour explorer les effets de la spatialisation.....	34
1. Introduction.....	35
2. From the Lotka-Volterra model to a spatialised population-driven individual-based model.....	36
3. Conclusion de chapitre.....	44
<b>Chapitre 2</b> : Une représentation spatio-temporelle des paysages agricoles : développement du modèle « Agricultural Landscape Simulator ».....	45
1. Introduction.....	46
2. Simulating spatially-explicit crop dynamics of agricultural landscapes: the ATLAS simulator.....	48
3. Conclusion du chapitre.....	91
<b>Chapitre 3</b> : Modélisation des dynamiques de population de <i>Rhopalosiphum padi</i> : développement du modèle « <i>Rhopalosiphum padi</i> spatialised population dynamics ».....	92
1. Introduction.....	93
2. A spatially-explicit model of interannual cereal aphid population dynamics: exploring the interactions between the landscape and pest densities.....	96
3. Conclusion du chapitre.....	130
<b>Discussion générale</b> :.....	133
1. La méthodologie de modélisation abordée.....	133
2. Modéliser et comprendre le fonctionnement des agroécosystème, dans l'optique de favoriser les services écosystémiques.....	137
3. Perspectives de recherche.....	142
<b>Références bibliographiques</b> .....	148
<b>Publications annexes</b> .....	162
1. Article 4 :.....	162
2. Article 5 :.....	173



# INTRODUCTION

## 1. Contexte général

### L'agriculture moderne et les changements de paradigmes de production

Au cours du 20<sup>ème</sup> siècle, l'agriculture s'est adaptée à la croissance constante de la population, notamment au travers de la mécanisation des pratiques et l'utilisation d'intrants chimiques afin d'augmenter le rendement de la production des ressources. Cependant, l'agriculture moderne doit non seulement répondre à une croissance constante des besoins de production face à l'augmentation de la population (Tilman et al., 2011) mais également limiter ses effets négatifs sur l'environnement, principalement liés aux produits phytosanitaires (Gill et al., 2012; Hernández et al., 2013). Ce changement de paradigme voit émerger une nouvelle démarche de réflexion scientifique : l'agroécologie. L'agroécologie vise à assurer une production pérenne des ressources en respectant les limites écologiques, économiques et sociales qui assurent la maintenance dans le temps de cette production (Gliessman, 1990; Schaller, 2013; Sorel, 2015). Elle est à la base d'un système global de gestion d'une agriculture multifonctionnelle et durable, qui valorise le fonctionnement des agroécosystèmes, optimise la production et minimise les intrants. Ainsi, un des objectifs majeurs de l'agroécologie est la réduction des niveaux d'intrants, sources de pollutions et de rejets de gaz à effet de serre. Pour cela, une nouvelle législation est mise en place pour imposer une réglementation de l'usage de ces intrants tel que le plan Ecophyto 2018 en France. L'objectif de ce plan mis en place en 2008 est de réduire de 50% l'utilisation des produits phytosanitaires à l'échéance 2018. Afin de répondre à ces initiatives, l'agroécologie doit faire évoluer les modes de production et de gestion des agroécosystèmes afin de trouver des solutions alternatives à l'utilisation de produits phytosanitaires. C'est dans cette optique que les services écosystémiques, qualifiés comme des bénéfices retirés par la société de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes (Costanza and Folke, 1997), se placent au centre de la réflexion permettant de repenser l'agriculture moderne en agriculture durable (Figure 1).

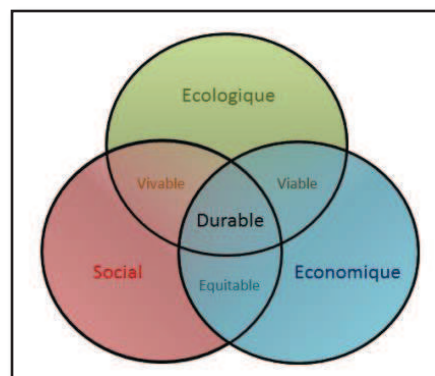


Figure 1 : Les trois piliers de l'agriculture durable : une agriculture économiquement viable, socialement équitable et écologiquement vivable (D'après Hecht et al., 2012).



## Favoriser les services écosystémiques pour une agriculture durable

Le terme de services écosystémiques est apparu dans les années 90 et a pris une grande importance dans le cadre international avec « l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire » en 2005. Ce rapport, commandé par l'ONU, classe ces services en 4 grandes catégories (Figure 2) : les services d'approvisionnement, les services de support, les services culturels, et les services de régulation. Les services d'approvisionnement regroupent l'ensemble des services de production de ressources telles que l'eau, la nourriture, et l'air respirable. Les services culturels regroupent les services jugés subjectifs des écosystèmes tels que les bénéfices spirituels, récréatifs et culturels. Les services de régulation concernent notamment la régulation des ravageurs de cultures et la pollinisation. Et enfin, les services de supports incluent l'ensemble des services permettant la réalisation des trois premiers à travers les cycles biogéochimiques comme ceux de l'azote ou de l'oxygène par exemple.

L'efficacité des services écosystémiques issus du fonctionnement des écosystèmes est en relation directe avec la biodiversité de ces mêmes écosystèmes (Loreau et al., 2001; Mooney et al., 2009; Naeem et al., 1994; Tilman et al., 1997, 1996). C'est lors du sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992 que la biodiversité a été officiellement définie et considérée comme un des enjeux essentiels du développement durable. La biodiversité peut être définie comme « la diversité des écosystèmes, des espèces et des gènes dans l'espace et dans le temps, ainsi que les interactions au sein et entre ces différents niveaux d'organisation ». Elle se considère donc à des échelles spatiales et temporelles imbriquées les unes dans les autres et est à la base des interactions et des processus écologiques au sein des écosystèmes. Elle soutient l'ensemble des services écosystémiques : on parle de biodiversité fonctionnelle (Hillebrand and Matthiessen, 2009). De part ce rôle, la gestion de cette biodiversité fonctionnelle est essentielle pour maintenir et/ou favoriser les services écosystémiques au sein des paysages.

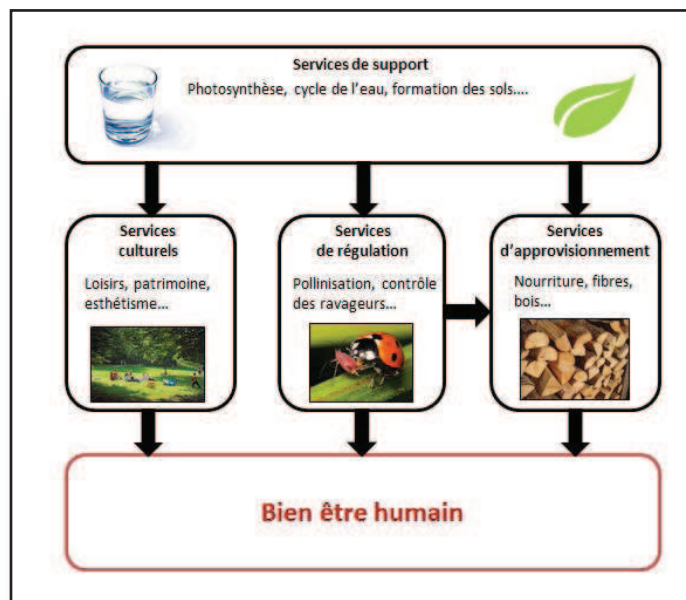


Figure 2 : Classification des services écosystémiques tel que définis par l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (2005).

## La problématique des ravageurs de cultures

En agriculture, une des problématiques majeures est la perte de rendement engendrée par des organismes qualifiés de « ravageurs de cultures ». Cette notion regroupe divers organismes (champignons, bactéries, virus, insectes, rongeurs...) qui peuvent provoquer, dans des conditions favorables, suffisamment de dégâts pour entraîner une perte de rendement. Ces dégâts peuvent être directs (prélèvements alimentaires) ou indirects (transmission de pathogènes). Ce sont souvent des épisodes de pullulation massive, souvent localisés dans le temps et l'espace, qui ont des effets significatifs sur le rendement au travers une accumulation des dégâts (Boote et al., 1993; Teng, 1988; Willocquet et al., 2008). Lorsqu'une population de ravageurs atteint ces seuils de pullulation, on parle alors d'infestation. Les pertes de récoltes à l'échelle mondiale liées aux infestations par les ravageurs sont de l'ordre de 30% pour l'ensemble de la production des grandes cultures (Birch et al., 2011). Ces infestations sont une des justifications de l'utilisation systématique de produits phytosanitaires, malgré leur caractère souvent sporadique dans le temps et l'espace. Par exemple, l'emploi d'insecticide contre les pucerons des céréales en Europe ne se justifie que dans moins d'une année sur 3 (Hansen, 2003; Larsson, 2005). Il est donc ainsi nécessaire, avec la volonté de réduction des intrants dans les systèmes agricoles, de développer de nouvelles méthodes de régulation des populations de ravageurs.

L'agroécologie puise certains de ses fondements dans la protection intégrée des cultures (« integrated pest management » aux Etats-Unis, « integrated crop protection » en Grande Bretagne), notion apparue en 1959 en parallèle de la création du groupe régional de l'Organisation Internationale de Lutte Biologique (OILB). Cette notion peut être définie comme « *un système de lutte contre les organismes nuisibles qui utilise un ensemble de méthodes satisfaisant les exigences à la fois économiques, écologiques et toxicologiques, en réservant la priorité à la mise en œuvre délibérée des éléments naturels de limitation et en respectant les seuils de tolérance* » (Bottrell, 1979; Ferron, 1999). Ainsi l'agroécologie porte ce concept à une échelle systémique : la lutte n'est plus considérée seulement à l'échelle de la parcelle mais à celle du système dans son ensemble. Cela implique la nécessité de comprendre le fonctionnement de ces systèmes, notamment les interactions entre le système physique et écologique, ainsi que les potentiels impacts des activités humaines.

Au sein de ces agroécosystèmes, les dynamiques d'infestation des ravageurs de cultures peuvent se découper en trois phases successives. La première phase est celle de la colonisation, durant laquelle quelques individus vont par le biais de processus de dispersion locale/migration longue distance, atteindre les parcelles sur lesquelles la culture hôte est disponible (Banks and Ekbom, 1999; Hasan and Cervancia, 1986; Parry, 2013). Cette phase repose essentiellement sur la capacité de dispersion des individus ainsi que la disponibilité spatio-temporelle de la ressource. La deuxième phase est celle de la croissance des populations au sein de la parcelle (Campbell and Mackauer, 1977; Longstaff, 1981). La plupart des insectes ravageurs de cultures possèdent un temps de génération court et emploient une stratégie évolutive dites stratégie reproductive (nommée « stratégie r », MacArthur and Wilson, 1967; Pianka, 1970). Cette stratégie permet aux populations de s'adapter aux habitats variables et perturbés en termes de disponibilité des ressources, au travers une production élevée de descendants avec de faibles chances de survie. La croissance des populations d'insectes ravageurs de cultures, organismes poïkilothermes, est essentiellement liée aux températures (Dean, 1974; Elliott and Kieckhefer, 1989; Zamani et al., 2006). Enfin, après la phase de croissance, on retrouve chez

certaines espèces une phase de décroissance des populations, souvent lié à l'épuisement de la ressource au sein de la parcelle (maturité, récolte ; Fye, 1972) ou à une colonisation de la parcelle par les prédateurs entraînant une régulation de la population de ravageurs (Birkhofer et al., 2008; Losey and Denno, 1998; Nelson et al., 2004).

Sur la base du fonctionnement des agroécosystèmes, un premier levier de gestion des ravageurs mobilise leurs interactions avec leurs hôtes végétaux. Par analogie avec les réseaux trophiques où la base correspond aux végétaux et les phytophages au niveau trophique supérieur, on l'appelle ici « régulation bottom-up ». La régulation se fait en limitant spatio-temporellement l'abondance des ressources nécessaires à la survie des ravageurs afin de limiter la taille des populations. Parmi les ravageurs on retrouve des espèces généralistes et des espèces spécialistes en termes d'exploitation des ressources alimentaires. Les espèces généralistes peuvent prospérer en se nourrissant potentiellement d'un grand nombre d'hôtes. Au contraire, les espèces spécialistes sont limitées à un nombre réduit d'hôtes. Il existe de nombreuses hypothèses de régulation des ravageurs par la gestion de la ressource (Finch and Collier, 2000; Prokopy, 2003). La théorie de la concentration de la ressource (Root, 1973) par exemple, suppose que les populations des ravageurs sont plus à même de se développer dans des parcelles de monocultures avec une forte densité de plantes hôtes. Cette théorie prévoit donc une réduction des capacités des herbivores, surtout des spécialistes, à découvrir et utiliser efficacement leurs plantes hôtes dans les milieux à forte diversité végétale. Une autre méthode de « régulation bottom-up » dans les agrosystèmes consiste à décaler les dates de semis des cultures afin de créer un décalage entre les périodes d'infestations et l'apparition de la ressource hôte (Wada et al., 2006). Enfin, l'utilisation de molécules chimiques ou naturelles afin de masquer l'odeur ou l'apparence visuelle des plantes ou encore repousser les ravageurs font également partie des méthodes de régulation bottom-up (Hassanali et al., 2008).

Une autre approche pour réguler les populations de ravageurs et qui s'intègre dans la logique de l'agroécologie est l'exploitation des ennemis naturels de ravageurs de cultures, que l'on nomme ici la régulation « top-down » (Tscharrntke et al., 2007). On peut définir un ennemi naturel d'un ravageur comme tout organisme qui participe à la réduction de la densité de population du dit ravageur par prédation, parasitisme, pathogénéité ou compétition (Van Driesche and Bellows Jr, 1996). Ainsi les ennemis naturels participent à la régulation des effectifs de ravageurs au sein des paysages : on parle également de lutte biologique. On peut définir les ennemis naturels comme tout organisme (prédateur, herbivore, parasitoïde ou pathogène) qui se nourrit d'un autre organisme et qui en réduit la taille de population. Ces populations participent à la régulation des effectifs de ravageurs des paysages : on parle ici de lutte biologique. En s'affranchissant des intrants liés à la lutte chimique, la lutte biologique limite les conséquences environnementales négatives dans un objectif de réduction des pertes de rendements (Bianchi et al., 2006; Naylor and Ehrlich, 1997; Östman et al., 2003).

Ainsi, dans l'optique de favoriser la régulation des populations de ravageurs, il est essentiel de considérer simultanément les approches « bottom-up » et « top-down » ( Figure 3 ; Verburg and Overmars, 2009). Pour cela, il faut comprendre les processus biologiques et écologiques influençant les dynamiques de population des organismes (ravageurs et leurs ennemis naturels) impliqués (Kremen, 2005; Luck et al., 2009). Une fois ces interactions identifiées et mieux connues, il sera alors possible de proposer et tester des scénarios de gestions du territoire (Busch, 2006; Etienne et al., 2003), soit structurels, soit dans les pratiques agricoles, afin d'identifier des potentiels leviers

d'actions dans le but d'augmenter en quantité et/ou en efficacité le service de régulation des populations de ravageurs. Cela passe donc tout d'abord par l'étude de la biologie et de l'écologie des populations de ravageurs en relation avec l'agroécosystème et son fonctionnement.

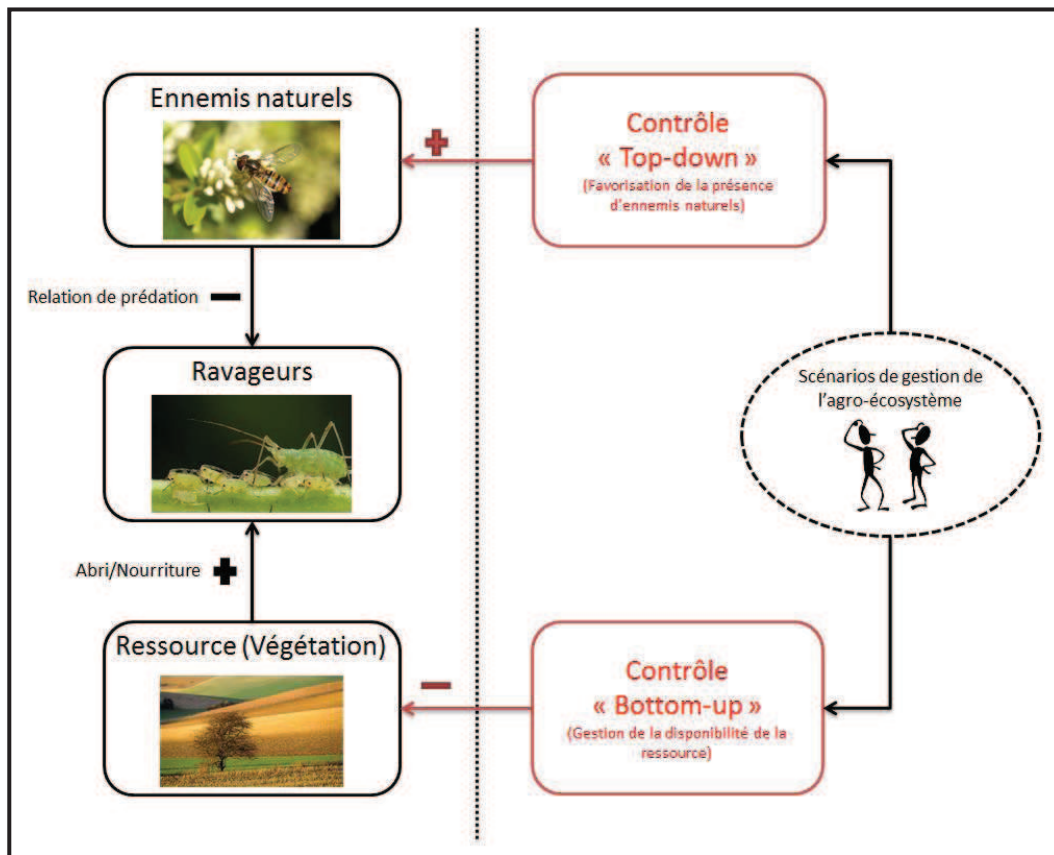


Figure 3 : Schéma du réseau trophique naturellement présent dans l'agroécosystème. Les ravageurs nécessitent des ressources pour assurer le développement de la population (effet positif) et subissent une pression de prédation de leurs ennemis naturels (effet négatif). Le rôle de l'agroécologie est de développer des scénarios de gestion permettant de favoriser la présence d'ennemis naturels (« Top-down ») ou limiter les ressources disponibles pour les ravageurs (« Bottom-up »).

### Les effets de l'hétérogénéité spatio-temporelle du paysage agricole sur les populations

La notion de « paysage » est définie comme un niveau d'organisation des systèmes écologiques, possédant une surface en général de quelques kilomètres, au sein duquel un assemblage d'écosystèmes interagissent (Burel and Baudry, 1999; Turner et al., 2001). Un paysage est composé de différents éléments structurels, que l'on nommera patchs, possédant des caractéristiques morphologiques (surface, géométrie) et des fonctions écologiques propres. Chacun de ces éléments paysagers peuvent héberger un habitat exploitable par différents organismes. Un habitat peut être défini comme un milieu offrant les ressources naturelles suffisantes pour permettre la viabilité d'un organisme ou d'un groupe d'organismes particuliers à long ou court terme (Hall et al., 1997). Ainsi, la caractérisation des habitats et donc des patchs d'un paysage ne peut être effectuée qu'en relation avec un organisme ou un groupe d'organismes de référence. La vision fonctionnelle du paysage en tant qu'assemblage d'habitats est espèce-dépendante et peut fortement varier suivant

les organismes considérés. Le paysage est ainsi visualisé comme un ensemble d'habitats séparés par ce que l'on appelle la matrice, représentant les éléments du paysage non exploités par l'organisme (Antongiovanni and Metzger, 2005; Gascon et al., 1999; Wilcove et al., 1986). La matrice influe tout de même sur la persistance des organismes au sein du paysage, notamment pour le déplacement des espèces en jouant le rôle de connectivité entre les habitats (Jauker et al., 2009; Ray et al., 2002; Ricketts, 2001).

Lorsque l'on caractérise la répartition des habitats au sein d'un paysage, il est important de s'intéresser à la structure spatiale de celui-ci. Cette description se fait sur la base de deux critères : la composition et la configuration. La composition se définit par la caractérisation de l'ensemble des patchs composant le paysage ainsi que leur quantités relatives. La configuration se qualifie par l'étude de la géométrie des patchs, de leur agencement les uns par rapport aux autres ainsi que leur connectivité (Fahrig et al., 2011; Turner et al., 2001). Ces caractéristiques du paysage vont non seulement définir la présence ou non de certaines espèces au sein de celui-ci mais également conditionner la réalisation de leurs fonctions écologiques. Par exemple, la composition et configuration du paysage en termes de lisières forestières va influencer la présence de syrphes aphidiphages dans les paysages agricoles, en facilitant leur hibernation (Arrignon et al., 2007). Les corridors écologiques sont un autre exemple de l'influence de la composition et de la configuration du paysage sur les dynamiques de population. On qualifie de corridor écologique un ou des éléments structurels du paysage permettant le déplacement des individus d'une espèce entre deux habitats. Dans la littérature, de nombreuses espèces, notamment de mammifères et d'insectes, sont dépendantes de la présence de corridors écologiques pour se maintenir au sein des écosystèmes (Bouwma et al., 2004; Doko et al., 2011; Liro and Szacki, 1994). Ainsi, en connaissant les différents rôles des éléments structurels du paysage vis-à-vis d'une espèce cible, il est possible d'établir une cartographie des habitats liée à cette espèce (Aspinall and Veitch, 1993; Bock et al., 2005). Cependant, ces informations spatiales sont souvent établies à un instant donné et un autre facteur essentiel doit être pris en compte en relation avec la compréhension des dynamiques de population : la variabilité temporelle des habitats.

Les patchs composant les paysages ne sont pas figés dans le temps. Tout d'abord, leur géométrie peut évoluer sous l'influence de différents facteurs (fragmentation anthropique, progression des lisières forestière ; Chaplin-Kramer et al., 2015; Hadley and Betts, 2012; Nagendra et al., 2004)). Ensuite, les caractéristiques écologiques (composition florale, phénologie, microclimat) au sein d'un patch peuvent elles-mêmes évoluer au cours du temps. La phénologie par exemple est cyclique dans le temps. La même espèce végétale ne va pas fournir les mêmes ressources au cours de ses différents stades de croissance (ex. floraison, fructification). Ainsi, il est non seulement important de caractériser la structure spatiale du paysage, mais il faut également considérer l'évolution temporelle de cette structure et des habitats au sein de patchs (Figure 4).

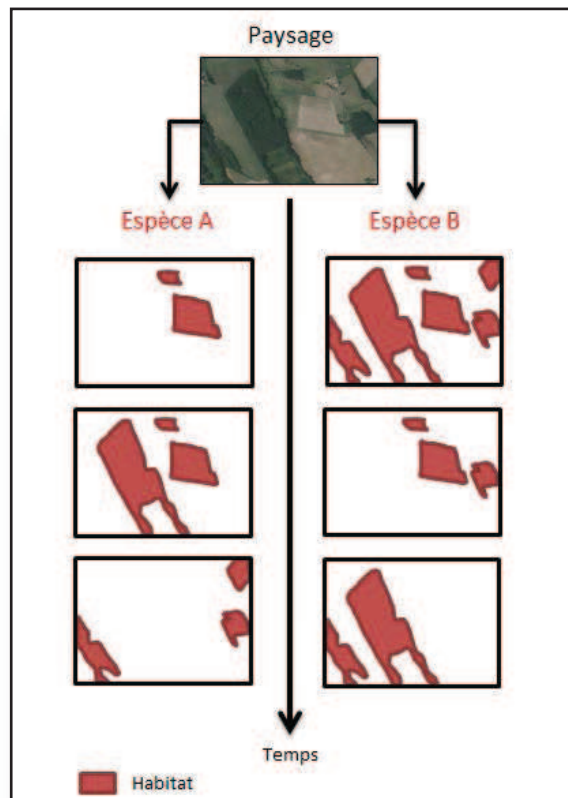


Figure 4 : Exemple théorique d'un paysage des Coteaux de Gascogne avec la représentation des habitats perçus par deux espèces distinctes au cours du temps. La perception spatiale des habitats est non-seulement différente à un instant donné mais évolue également au cours du temps.

Parmi les différents écosystèmes existants, les agroécosystèmes sont particulièrement dynamiques dans l'espace et le temps (Menalled et al., 2003; Östman, 2005; Tauber et al., 1993). Ces paysages sont découpés en patches de taille et d'utilisation très variées. En effet, les paysages agricoles sont structurés sous forme de mosaïques de parcelles cultivées entre lesquelles s'insèrent des éléments semi-naturels tels que prairies permanentes, les haies ou encore les zones boisées. Au sein de chaque parcelle, une culture spécifique est mise en place, avec un ensemble d'habitats qui lui est propre. Si globalement, la qualité des habitats peut être considérée comme homogène au sein d'une parcelle (de par l'homogénéité de la ressource) il existe des effets de bordures des parcelles liés à la présence d'éléments semi-naturels, offrant d'autres habitats à de nombreuses espèces (Bäckman and Tiainen, 2002; Holland and Fahrig, 2000; Meek et al., 2002). En lien avec la forte pression anthropique exercée par les agriculteurs et gestionnaires du paysage, la parcelle va offrir une qualité d'habitat qui varie temporellement à deux échelles différentes :

- La rotation des cultures annuelles, qui peut être définie comme la succession des couverts choisis par l'exploitant au cours du temps sur une parcelle. Cela mène à une variabilité interannuelle des couverts au sein de l'agroécosystème. Chacune des parcelles peut être gérée selon une rotation de culture différente et chaque rotation peut contenir un nombre de couverts différent.



- La phénologie des cultures annuelles et pérennes, qui peut être définie comme la succession des stades phénologiques des cultures (semis, épiaison, maturité), entraîne une variabilité intra-annuelle des couverts au sein de l'agroécosystème. Différents facteurs peuvent influencer les dates de semis d'une même culture sur des parcelles différentes (principalement liés au climat et aux décisions de l'exploitant ; (Shimono et al., 2012; Waha et al., 2013)). La croissance des cultures étant liée aux conditions climatiques, cela conduit à des décalages temporels entre les stades phénologiques d'une même culture au sein du paysage.

En complément des parcelles cultivées, les éléments semi-naturels tel que les bois, haies et prairies permanentes offrent des habitats plus stables et hétérogènes, de part une dynamique plus lente et moins de perturbations. Leur importance dans les services de régulation est connue pour de nombreuses espèces d'ennemis naturels pour lesquels ces habitats servent d'abri et/ou de réserve de nourriture (Chaplin-Kramer et al., 2011; Ouin et al., 2006). Ces travaux montrent que non seulement la proportion de ces éléments dans le paysage peut influencer l'efficacité du service de régulation mais leur distance respective aux parcelles cultivées peut également jouer un rôle (Bianchi et al., 2006; Chaplin-Kramer et al., 2011).

Beaucoup d'espèces exploitant les agroécosystèmes dépendent à la fois des parcelles cultivées et des éléments semi-naturels pour pouvoir réaliser leur cycle de vie (Keller and Häni, 2000). Ainsi, la présence spatio-temporelle de ces éléments peut jouer un rôle très important sur les dynamiques de ces populations (Landis et al., 2000; Médiène et al., 2011). Les ravageurs de cultures par exemple, exploitent les parcelles agricoles afin de se nourrir et de se reproduire et sont donc extrêmement liés à la présence de couverts spécifiques au cours de l'année. Ceci s'illustre bien avec les populations de pucerons des céréales (Vialatte et al., 2006). Ces pucerons se nourrissent principalement de blé et d'orge, présents seulement pendant une partie de l'année dans les agroécosystèmes. En l'absence de blé, les populations doivent trouver des ressources alternatives, qui peuvent être des cultures d'été telles que le sorgho et le maïs, ou des éléments semi-naturels tels que les prairies et bandes enherbées. Ainsi, tout changement en termes de quantité ou de présence d'un de ces habitats peut potentiellement entraîner de fortes perturbations sur les dynamiques de ces ravageurs. Dans le cadre de la régulation biologique des ravageurs, il a été démontré que de nombreux ennemis naturels dépendent eux aussi de la présence spatio-temporelle d'habitats spécifiques au cours du temps. Le syrphé *E. balteatus* par exemple, mobilise différents éléments semi-naturels au cours de l'année (Alignier et al., 2014; Sarthou et al., 2005) et est étroitement lié aux parcelles cultivées via les populations de pucerons des céréales sur lesquelles il pond ses œufs, afin d'offrir des ressources alimentaires à ses larves via la consommation de pucerons. Enfin, lorsque l'on s'intéresse à des systèmes étudiant à la fois ravageurs et ennemis naturels (Vinatier et al., 2012), certains éléments du paysage peuvent être des habitats essentiels pour chacune des espèces étudiées. C'est notamment le cas pour le méligèthe du colza (*Meligethes aeneus*), carabe ravageur, et certains de ses parasitoïdes, qui tous deux dépendent de la présence de patches forestiers au sein du paysage pour réaliser leur cycle de vie (hivernation pour le méligèthe, ressources florales pour les parasitoïdes ; Rusch et al., 2011). Ainsi, favoriser les patches forestiers du paysage est susceptible d'avoir des effets antagonistes sur la régulation des populations de ravageurs. C'est alors que des outils, tel que la modélisation et l'exploration de scénarios de gestion peuvent permettre de quantifier les potentiels effets de ce genre scénarios.

En résumé, les agroécosystèmes sont des paysages fortement dynamiques, à la fois au cours de l'année mais également d'une année sur l'autre. Les populations d'insectes exploitant ces milieux sont dépendantes de la présence spatio-temporelle de différents habitats à des moments clés pour réaliser leur cycle de vie. Les perturbations et modifications du milieu, liées aux pratiques agricoles, peuvent potentiellement avoir de forts impacts sur les dynamiques de ces populations. Il est donc nécessaire, lors de l'étude de ces systèmes, de considérer des échelles spatiales (agroécosystème) et temporelles (pluriannuel) larges afin de pouvoir étudier l'ensemble des interactions et processus influençant les relations entre le système et les dynamiques de population.

## 2. Espèces modèles

Dans le cadre de cette thèse, les modèles biologiques sur lesquels nous nous focalisons est *Rhopalosiphum padi*, puceron des céréales et ravageur cosmopolite pouvant entraîner de fortes pertes de rendement (Fabre et al., 2006), ainsi que un de ses ennemis naturels, le syrphe *Episyrphus balteatus*. Nous explicitons dans les paragraphes suivants le choix de ces deux espèces-modèles.

### Les pucerons des céréales, ravageurs de cultures

Les pucerons des céréales sont des arthropodes de l'ordre des hémiptères. Ils se nourrissent essentiellement de céréales à paille tel que le blé, l'orge, le maïs et le sorgho. Ces populations peuvent occasionner des dégâts importants notamment dans les régions tempérées. Ce sont des insectes piqueurs-suceurs qui se nourrissent de la sève phloémienne des plantes et déprécient la qualité des produits agricoles. Ils peuvent entraîner des pertes de rendement de l'ordre de 30% sur blé et 50% sur orge en France (Fabre et al., 2006). Ceci est principalement dû au fait que ces populations sont des vecteurs efficaces de différents virus, tel que la jaunisse naine de l'orge, et peuvent donc être à l'origine d'importantes épidémies virales au sein des paysages agricoles (Blackman and Eastop, 2000, 1994).

Une des caractéristiques les plus remarquables des pucerons est leur polymorphisme, donnant des cycles de vie souvent compliqués, où peuvent se succéder sur des plantes différentes des formes aptères et ailés, des individus sexués (mâles et femelles) et parthénogénétiques (femelles), des femelles vivipares (fondatrices) qui donnent naissance à des clones et des femelles ovipares qui pondent (Dixon and Kindlmann, 1998). Dans notre cas d'application, nous avons décidé de nous focaliser sur une espèce particulière : *Rhopalosiphum padi*. Ce choix s'est fait non seulement par le fait que c'est une espèce cosmopolite (Dixon, 1971) et un vecteur important de la jaunisse naine de l'orge qui est une des maladies provoquant le plus de pertes de rendement sur les céréales (Jiménez-Martínez et al., 2004) mais également par le fait que de nombreuses études ont permis de modéliser certains processus liés au cycle de vie de cette espèce (Dean, 1974; Elliott and Kieckhefer, 1989; Morgan, 2000).

*R. padi* est une espèce polyphage qui se nourrit sur une grande variété de poacées (Maïs, sorgho, blé et orge). Les populations nécessitent la présence de différents hôtes au cours de leur cycle de vie (Figure 5). Les populations se développent essentiellement sur les cultures et les herbes pérennes tout au long de l'année sous la forme de femelles parthénogénétiques pratiquant une reproduction



asexuée (Dixon, 1971). A l'automne, en réponse à des changements climatiques caractéristiques tels que la baisse de la durée du jour et la chute des températures (Lees, 1989), une partie de la population migre vers leur hôte primaire (*Prunus padus* en Europe, *Prunus pennsylvanica* et *Prunus virginiana* en Amérique du nord) sur lequel ils adoptent une reproduction sexuée et de l'oviposition pour anticiper les conditions hivernales défavorables (Leather and Dixon, 1981a). Dans des zones géographiques telles que la France et l'est de l'Australie, dans lesquelles *Prunus padus* est rare voire absent des paysages et où les hivers sont plutôt doux, la majorité des populations se développent de façon anholocyclique sur leur hôte secondaire (Simon et al., 1991; Winder et al., 2014), omettant la phase de production d'individus sexués sur l'hôte primaire. Au printemps, les populations ayant hiverné sur leur hôte primaire produisent des individus ailés qui se dispersent et colonisent les parcelles de blé et d'orge (Leather and Walters, 1984).

Le développement des individus et leur taux de reproduction sont essentiellement dépendant de la température (Asin and Pons, 2001; Dean, 1974; Elliott and Kieckhefer, 1989). Le taux de reproduction est également influencé par les différentes cultures et leur stade de développement (Kieckhefer and Gellner, 1988; Leather and Dixon, 1981b). Cependant, la proportion d'individus ailés produits est à la fois densité-dépendante et maximale lorsque la ressource est épuisée (Müller et al., 2001). Enfin, le comportement de vol des pucerons ailés, qui peuvent soit effectuer des migrations sur de longues distances (Feng et al., 2004; Tatchell et al., 1988), soit se disperser localement (Kennedy and Booth, 1963; Lombaert et al., 2006), est régi par des règles essentiellement climatiques (Hulle et al., 1994; Mann et al., 1995), bien que les facteurs déclenchant ces deux comportements sont toujours débattus au sein de la communauté scientifique (Kring, 1972; Parry, 2013).

### **Les ennemis naturels des pucerons des céréales**

Il existe toute une communauté d'ennemis naturels des pucerons des céréales (Schmidt et al., 2003). Certains groupes, tel que les larves et adultes de coccinelles (Coccinellidae ; Elliott et al., 2000; Skirvin et al., 1997), les larves de syrphes (Syrphidae ; Chambers and Adams, 1986; Raymond et al., 2014), les larves de cécidomyies (Cecidomyiidae ; Kuo-Sell, 1989) et les larves de chrysopes (Chrysopidae ; Lozzia et al., 1998) vivent dans les strates supérieures de la végétation et se nourrissent essentiellement de pucerons (Wratten and Powell, 1991). Les guêpes parasitoïdes (Hymenoptera : essentiellement Aphidiidae) occupent la même strate et sont spécialistes d'une ou plusieurs espèces de pucerons (Powell and Zhi-Li, 1983; Sigsgaard, 2002; Vollhardt et al., 2008). Il existe également des groupes qui effectuent une prédation au niveau du sol, tels que les araignées (Araneae ; Sunderland et al., 1986; Toft, 1995), les coléoptères carabiques (Carabidae ; Bilde and Toft, 1997; Collins et al., 2002) ou encore les staphylins (Staphylinidae ; Dennis et al., 1991). Cependant ces espèces sont souvent généralistes et incluent les pucerons dans leur régime (Symondson et al., 2002).

Divers travaux ont permis de constater la capacité de régulation des populations de pucerons des céréales par chacun de ces groupes séparément (Costamagna et al., 2007; Hågvar and Hofsvang, 1991) mais leur importance relative et les interactions entre groupes sont peu connues (Schmidt et al., 2003). Pour cela, les travaux doivent s'intéresser à l'étude de plusieurs groupes simultanément (Lang, 2003; Sih et al., 1998; Winder et al., 1994). Il est connu que ces groupes exploitent différents habitats au sein des agroécosystèmes (Dennis and Fry, 1992; Sotherton, 1984; Thomas et al., 1991)

et que leurs actions de régulation des ravageurs ne sont pas forcément synchronisées dans le temps mais sont plutôt complémentaires. La période de régulation des populations la plus importante se déroule au printemps, en lien avec les périodes d'infestations des pucerons des céréales (Dean, 1973 ; Östman et al., 2003). A cette période, les groupes de prédateurs intervenant au sol par exemple sont présents dans les premiers stades de croissances des cultures (Riechert and Lockley, 1984), les autres groupes arrivant principalement une fois les cultures suffisamment développées (Nilsson and Alford, 2003). Outre au printemps, les travaux de L.Raymond (2014) illustrent une régulation des populations par les syrphes à l'automne, qui pourrait avoir un impact significatif sur les dynamiques des pucerons au printemps suivant.

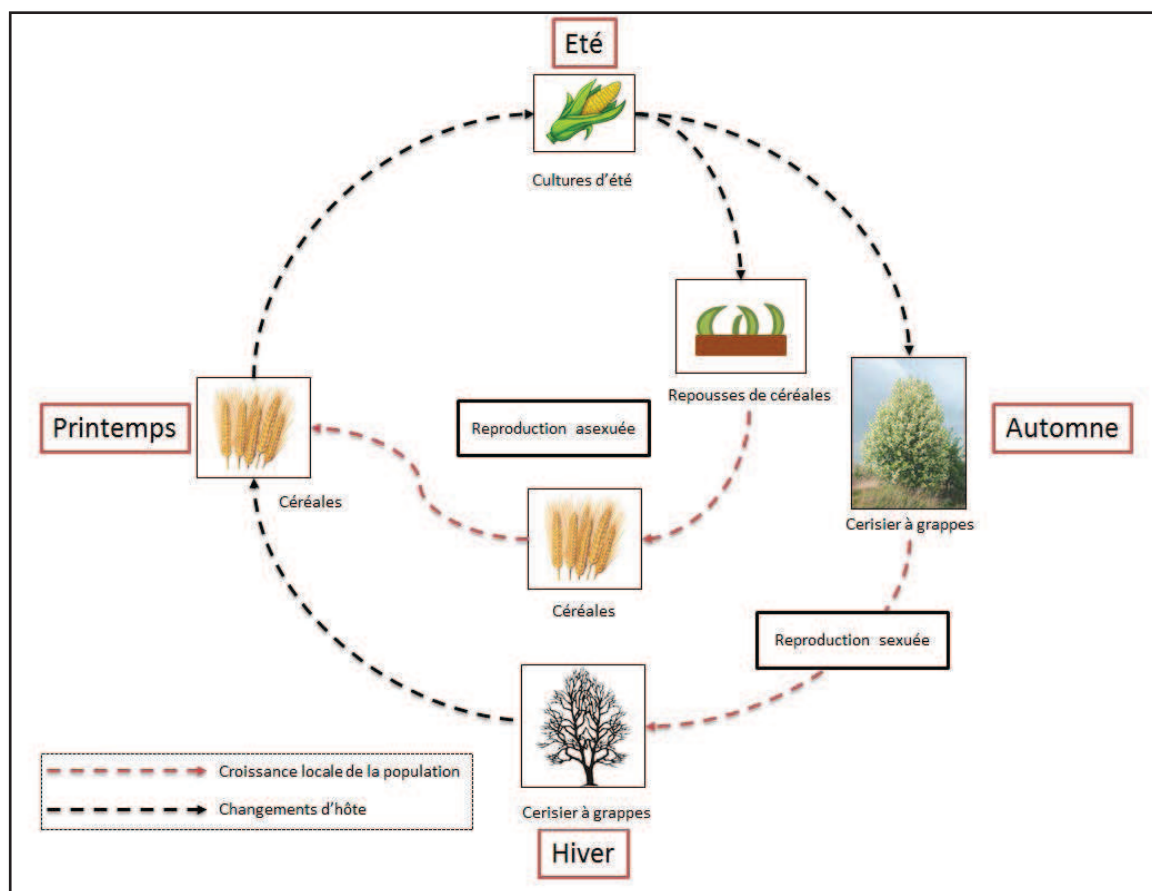


Figure 5 : Cycle de vie de *Rhopalosiphum padi*. Les populations se développent principalement sur les cultures. Les populations peuvent hiverner de deux façons différentes. Soit par une période de reproduction sexuée sur le cerisier à grappes, hôte primaire de cette espèce, soit par une reproduction asexuée sur les cultures, hôtes secondaires de cette espèce (D'après Dixon, 1971).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons choisi de nous focaliser sur le syrphes aphidiphage *Episyrphus balteatus*, en tant qu'ennemi naturel des populations de pucerons ravageurs (Tenhumberg, 1995; Tenhumberg and Poehling, 1995). Ce choix s'est fait sur trois principaux critères : (i) une espèce cosmopolite (Dib et al., 2011), (ii) une connaissance des dynamiques et des

processus biologiques de l'espèce (Alignier et al., 2014; Arrignon et al., 2007; Sarthou et al., 2005), et (iii) un rôle de contrôle des populations de pucerons des céréales reconnu (Ankersmit et al., 1986; Raymond et al., 2014). L'ensemble des choix de représentation et de modélisation, tels que le détail des éléments paysagers représentés, sont faits dans l'idée d'intégrer *E. balteatus* dans notre processus de modélisation. Cependant, malheureusement, ce modèle « Ennemi naturel » en lui-même n'a pu être développé au cours de ces trois années de thèse. Nous revenons dessus tout de même au sein de la discussion de ce manuscrit, afin de décrire comment nous envisageons l'intégration de ce modèle dans la suite de ces travaux.

### 3. La modélisation comme outil d'étude des processus agroécologiques

La modélisation possède un rôle-clé au sein de la recherche agroécologique. La récente note de consultation de la Direction de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) pour proposer les priorités scientifiques de l'Institut pour 2010-2014 (Guillou et al., 2010) place la modélisation « *au cœur des recherches relatives aux systèmes biologiques et écologiques, que celles-ci soient orientées vers leur compréhension ou vers leur ingénierie et leur pilotage* ». Au sein de cette réflexion ressortent trois priorités :

- « (i) *la généralisation de démarches cognitives couplant analyse, modélisation, observation et expérimentation,*
- (ii) *la reconnaissance de la complexité des systèmes biologiques et écologiques,*
- *aussi bien que (iii) le besoin de réduire les incertitudes liées au fonctionnement, au devenir, à la conception et au pilotage de ces systèmes* ».

Enfin, il est aussi mis en avant le « *défi, à la fois scientifique et culturel, portant sur l'interdisciplinarité, et sur l'articulation de compétences (i) biologiques ou écologiques, relatives aux objets et phénomènes étudiés, et (ii) méthodologiques, relevant des mathématiques appliquées, de l'informatique ou des sciences de l'ingénieur* ». Ce travail de thèse s'inscrit directement au sein de cette nécessité d'une approche pluridisciplinaire et tente de répondre aux défis qui en découlent.

Lorsque l'on aborde la notion de modélisation et des termes qui en découlent, il est d'abord important de poser les définitions de ces derniers afin de cadrer leur utilisation au sein de ce manuscrit.

Pour définir la notion de modèle, je m'appuie sur deux définitions extraites de la littérature :

- Représentation guidée par un but destinée à capturer l'essence d'un problème et d'explorer différentes solutions (Grimm, 1999) ;
- Construction abstraite qui permet de comprendre le fonctionnement d'un système de référence en répondant à une question qui le concerne (Treuil et al., 2008).

Les modèles est donc un outil introduisent un niveau d'abstraction lié au fait que tous les processus, entités et leurs interactions ne sont pas représentables, qui permet d'explorer un système relativement à des questions que l'on se pose à son sujet. De par ce fait, toute construction d'un modèle se fait d'abord par l'identification de son objectif, et ainsi par le choix des processus et

entités à représenter. Les objectifs peuvent être divers, depuis l'étude de processus spécifiques jusqu'à la construction d'un outil d'aide à la décision représentant des systèmes plus complexes.

### **Définition des systèmes complexes**

Pour définir la notion de système complexe, il faut d'abord considérer la notion de système en elle-même. Pour cela, je m'appuie sur trois définitions extraites de la littérature :

- Ensemble de parties (ou d'éléments) interconnectées par des relations fonctionnelles (Bertalanffy, 1968) ;
- Ensemble d'éléments en interactions dynamiques organisés en fonction d'un but (Rosnay, 1975) ;
- Représentation d'un phénomène actif perçu identifiable par ses projets dans un environnement actif, dans lequel il fonctionne et se transforme téléologiquement (Le Moigne, 1990).

Un système est donc un ensemble d'entités en interaction qui composent une structure et un fonctionnement cohérents et identifiables au sein d'un environnement, et qui évoluent dans le temps. Chacune de ces entités possède ses propres attributs et règles.

Enfin, concernant la notion de « complexité », malgré le fait que chaque individu à sa propre définition de ce qu'il considère « complexe » ou non, cette notion nous entoure au quotidien. Elle est abordée dans des domaines de recherche aussi variés que l'informatique (Papadimitriou, 2003), l'histoire (Changizi and Shimojo, 2005), l'art (Osborne and Farley, 1970) ou les mathématiques (Cook, 1971). Gérardin (1975) définit un système comme étant complexe « *s'il comporte des processeurs qui, sans être nécessairement nombreux, sont connectés aussi par des relations rétroactives (boucles de rétroaction)* ». C'est cette caractéristique qui sera retenue ici pour définir un système complexe : la présence d'au moins une relation de rétroaction, directe ou indirecte, entre composants du système.

A l'échelle du système, les interactions entre l'ensemble des entités et leurs règles vont donner naissance à des propriétés émergentes : on parle alors de concept d'émergence. Grimm and Railsback (2005) définissent le concept d'émergence de la façon suivante : « une propriété ou un comportement particulier du système est considéré comme émergent s'il n'est pas directement spécifié par les traits de l'individu ». Dans le cadre de la modélisation des systèmes complexes, cela correspond au comportement global du modèle, qui va découler des attributs et règles associées aux entités du modèle et des interactions entre ces dernières. De nombreux processus écologiques ont pu être compris grâce au concept d'émergence. Par exemple, le comportement de vol des oiseaux (Reynolds, 1987), les déplacements des bancs de poissons (Huth and Wissel, 1992) ou encore les processus de recherche de nourriture et de communication chez les fourmis (Deneubourg et al., 1989).

## Les principaux types de modèles et choix des échelles de représentation

Comme décrit précédemment, un modèle doit répondre à des objectifs. Il existe une multitude de types de modèles, ayant chacun des caractéristiques particulières. Avant de choisir quel type de modèle utiliser pour répondre à une problématique, il est essentiel de définir chacune des entités et des interactions qui nécessitent d'être représentés. Il est également nécessaire de déterminer à quelles échelles spatio-temporelles ces processus doivent être modélisés pour répondre de façon pertinente à la problématique. Prenons l'exemple de la représentation des processus de dispersion d'une espèce d'insecte qui se déplace seulement pendant quelques heures au sein de la journée. Si l'objectif est d'étudier la localisation des individus à chaque journée, le processus de dispersion ne sera représenté que comme une diffusion quotidienne, en plaçant les individus d'un point A à un point B. Mais si l'objectif est d'étudier les trajectoires de dispersion de ces individus, il est alors nécessaire de découper le processus de dispersion à une échelle temporelle et spatiale plus fine. Ce raisonnement s'applique également sur les choix de représentation spatiale, avec la nécessité d'une échelle pertinente de représentation en lien avec la problématique.

Un formalisme de modélisation très utilisé est celui des systèmes d'équations différentielles et des modèles statistiques. Cette représentation, très répandue dans l'étude des processus écologiques, avec pour exemple les équations prédateur-proie de Lotka-Volterra (Lotka, 1920; Volterra, 1926), n'est cependant pas toujours suffisante par elle-même pour l'étude des systèmes complexes puisque les entités individuelles et autonomes ne sont pas représentées (Boccaro, 2004). Dans le cas de l'étude des interactions entre les populations et des habitats au sein de l'agroécosystème, il est essentiel d'être capable de : (i) considérer chacune de ces entités de façon individuelle avec ses propres règles et (ii) spatialiser ces entités au sein du modèle afin de pouvoir modéliser les interactions entre celles-ci au sein de l'environnement. Ces besoins nous mènent alors vers la modélisation orientée-objet avec deux grandes catégories de modèles : les automates cellulaires et les modèles individu-centrés.

Les Automates cellulaires : un automate cellulaire est une représentation sous forme de grille (ou autre structure spatiale segmentée) (Codd, 2014; Toffoli and Margolus, 1987). Chaque élément de la grille représente des entités identiques qui peuvent prendre différents états finis dans le temps (dynamique) en fonction de règles de transition définies (Figure 6). Ces règles spécifient les conditions permettant le passage d'un état à un autre en fonction d'attributs liés directement à l'entité étudiée et/ou à ceux de son voisinage. L'ensemble de ces règles est cependant identique pour l'ensemble des entités. Les automates cellulaires présentent l'avantage de spatialiser le système à l'échelle définie à la fois par la grille (environnement) et à la cellule (unité spatiale). Un automate cellulaire peut être composé d'une superposition de grilles, chacune représentant un ensemble d'entités de même nature, exploitant des états et attributs différents d'un même système et pouvant interagir entre elles. De nombreux travaux illustrent l'intérêt des automates cellulaires pour reproduire avec réalisme des patrons spatiaux (Dispersion de la jaunisse naine de l'orge, Chaussalet et al., 2000 ; Dispersion d'espèces invasives, McArthur et al., 2013 ; Changements d'usage des sols, Wang, 2012). Cependant, une limite des automates cellulaires se retrouve dans le fait qu'il est impossible d'introduire des entités mobiles et des comportements individuels. C'est alors que les automates cellulaires peuvent être complétés ou remplacés par des modèles individu-centrés.

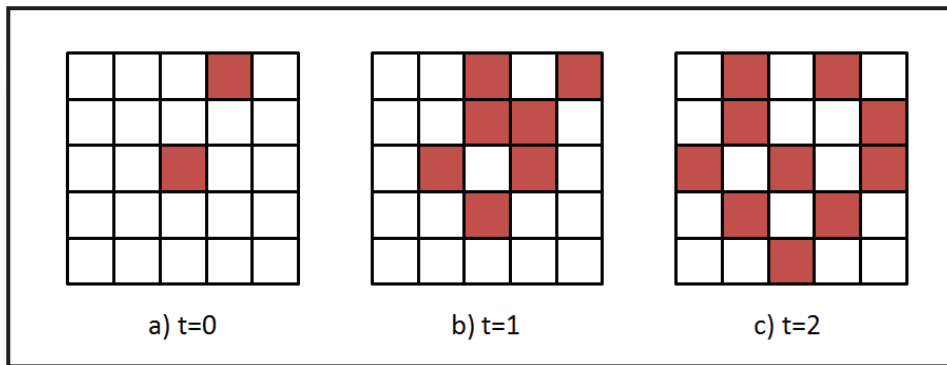


Figure 6 : Représentation d'un automate cellulaire sous forme d'une grille de 5x5 entités à trois pas de temps (a, b et c). Les entités peuvent avoir deux états (rouge = infectée, blanc = saine). Les règles conduisant les changements d'états d'un pas de temps à un autre sont : Une entité infectée devient saine au pas de temps suivant et les entités saines touchant une entité infectée le devienne au pas de temps suivant.

Les modèles individu-centrés : un modèle individu-centré (MIC) est composé d'agents (ou entités) indépendants, possédant chacun des attributs et un comportement propre (Huse et al., 2002). Ces agents interagissent entre eux et avec l'environnement dans lequel ils sont modélisés (Figure 7). Les MIC permettent de prendre en compte explicitement la variabilité individuelle des comportements. Outre la notion de MIC, on parle souvent également de systèmes multi-agents (SMA). Polhill et al (2008) distinguent ces deux termes en s'appuyant sur les définitions suivantes :

- Un modèle individu-centré est un « *modèle n'utilisant pas d'entité représentant un acteur humain interagissant directement avec un système écologique* (Grimm and Railsback, 2005) ;
- Un modèle multi-agent est un « *modèle prenant en compte des acteurs et décisions humains* (Gilbert and Troitzsch, 2005).

De par leur représentation des entités sous forme d'individus, la spatialisation du système se fait de manière continue et de façon beaucoup plus précise que les automates cellulaires, dont la granularité dépend de la taille de la cellule. Le fait de considéré chaque individu dans le système peut entrainer des complications (essentiellement informatiques) lorsque l'on étudie des populations ou des systèmes qui modélisent une quantité importante d'individus (Ishida et al., 2005). Ceci est le cas lorsque l'on s'intéresse à des populations d'insectes au sein d'agroécosystèmes, qui peuvent être constitués de populations s'élevant à plusieurs centaines de milliers d'individus sur des échelles spatiales réduites. Ces problématiques nécessitent souvent une agrégation des individus en « super-individus » regroupant des populations adoptant un comportement similaire (Parry and Evans, 2008; Scheffer et al., 1995).

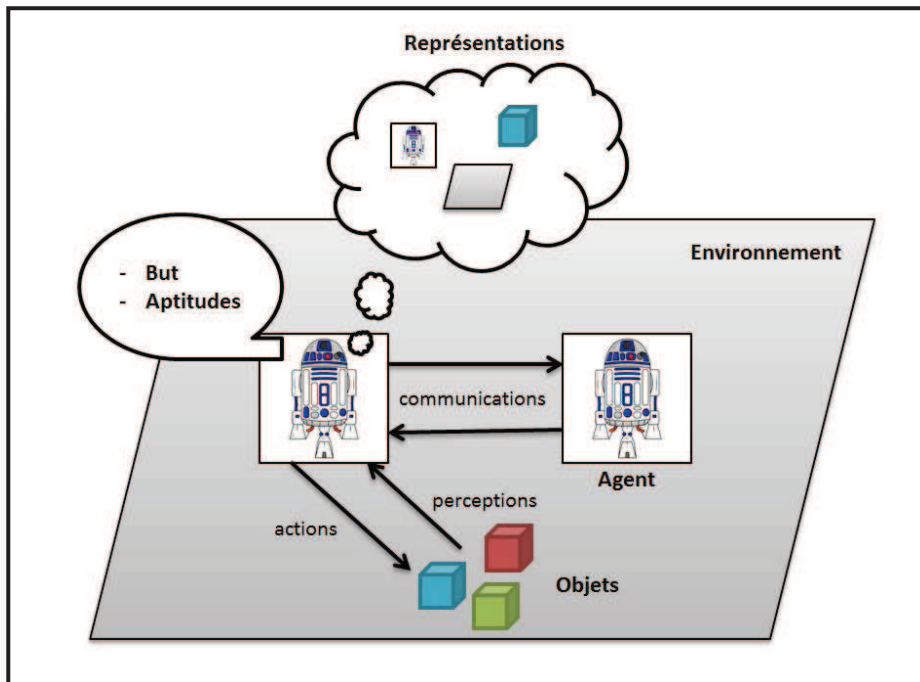


Figure 7 : Représentation imagée d'un agent en interaction avec son environnement et les autres agents (d'après Ferber and Perrot, 1995). Chaque agent possède une perception et une représentation de son environnement, des objets le composant et des autres agents. Il possède un but, qui est souvent lié à la problématique scientifique derrière la conception du modèle. Pour réaliser ce but, l'agent possède une ou plusieurs aptitudes (se déplacer, se nourrir, se cacher...).

Enfin, malgré la possibilité de distinguer différents types de modèles, dont la sélection se fait en relation avec l'échelle de représentation des processus souhaitée pour répondre à des objectifs particuliers, la modélisation de différentes entités et processus dans un modèle global nécessite souvent la combinaison de différentes approches (Castella et al., 2007; Gaube et al., 2009; Gjerdrum et al., 2001; Rebaudo and Dangles, 2013). Nous discuterons plus en détails ces notions et ces besoins dans le premier chapitre du manuscrit.

### **Validation des modèles**

Comme décrit dans la partie précédente, un modèle n'est qu'une représentation simplifiée de la réalité. Pour cela, aucun modèle ne peut se vanter d'être capable de prédire l'évolution d'un système avec exactitude (Chatfield, 2006). Cependant, il existe des méthodes de validation de modèles, qui permettent de s'assurer que les résultats produits se rapprochent le plus possible de ce qui pourrait se produire dans le système réel (Balci, 1994; Robinson, 1997; Sargent, 2005).

#### La validation statistique par les données

Le premier type de validation peut se faire par la mise à l'épreuve du modèle en comparaison avec des données de terrain (Kleijnen, 1999; Kleijnen, 1995). Les résultats produits sont statistiquement comparés à des données de terrain afin d'étudier sa capacité à représenter le système réel. Si le modèle construit a pour objectif d'être capable de reproduire un même processus dans différents systèmes, il est important d'effectuer la même démarche de validation dans plusieurs systèmes



contrastés afin de s'assurer que la véracité des résultats n'est pas purement environnement-dépendante. Cette méthode de validation est donc dépendante de la disponibilité de données, et peut s'avérer extrêmement difficile lors de la simulation à des grandes échelles spatio-temporelles (Wu and Hobbs, 2002).

#### La validation par reproduction de patrons observés in-situ

Dans le cas de systèmes complexes modélisant un nombre important d'entités et d'interactions, il est souvent difficile de valider les résultats par les données. Il faut se tourner alors vers la capacité du modèle à reproduire des patrons et observations non-utilisées dans le développement et le calibrage du modèle, mais qui s'avèrent valides. On parle alors de « Pattern-Oriented Modeling » (Grimm et al., 2005). Cette approche rejoint la notion d'émergence (Grimm and Railsback, 2005), où finalement le comportement global du système est comparé aux observations des patrons *in-situ* afin d'évaluer la capacité du modèle à reproduire le système réel. Ces critères de validation peuvent être subjectifs (l'utilisateur juge de la similarité des patrons observés) ou statistiques (lorsque le phénomène observé peut se quantifier).

#### Stochasticité et réplifications

Lorsqu'un modèle modélise des processus incluant de la stochasticité, il est nécessaire d'effectuer des réplifications afin de pouvoir explorer au maximum les effets de cette stochasticité sur les résultats finaux (Clark, 2003). La loi des grands nombres, initialement définie par Jacques Bernoulli vers 1690, exprime le fait que les caractéristiques d'un échantillon aléatoire de rapprochent d'autant plus des caractéristiques statistiques de la population que la taille du nombre de réplifications augmente. Il est cependant difficile de définir un seuil précis du nombre de simulations à réaliser pour s'assurer de la véracité des résultats du modèle puisque cela est dépendant du nombre de paramètres stochastiques et de leur gamme de valeurs possibles. La capacité de réplification d'un modèle est également informatiquement limitée par son temps de calcul, qui, dans le cadre de travaux contraints par le temps, rend les réplifications peut évidentes.

### **Apports de la modélisation pour l'étude de la régulation des ravageurs**

En écologie, l'utilisation de la modélisation et plus spécifiquement des modèles individus-centrés est de plus en plus commune depuis une vingtaine d'années (DeAngelis and Gross, 1992; Grimm and Railsback, 2013; Judson, 1994; Uchmański and Grimm, 1996). L'étude des ravageurs de cultures notamment fait appel à ce genre de méthodologies. Grâce à l'accessibilité de plus en plus facilitée aux données météorologiques quotidiennes et aux avancées concernant les connaissances des cycles de vies des ravageurs, de nombreux modèles permettent d'estimer et anticiper les pics de pullulation des ravageurs (ex. Ciss et al., 2014; Luo et al., 2013; Merrill et al., 2015). Ces modèles se placent souvent à l'échelle de la parcelle ou de l'exploitation et se basent essentiellement sur les données météorologiques (Fabre et al., 2010). La plupart des travaux de focalisent sur les périodes d'infestations au printemps et modélisent les comportements de colonisation/croissance des populations sur cette période (Ahn et al., 2012; Ekbom, 2010). Ces modèles apportent des éléments solides pour une prise de décision efficace de la gestion des ravageurs sur du court terme et de façon très localisée, correspondant aux modes d'organisation des systèmes de production actuel (un



agriculteur gérant un lot de parcelles dans une exploitation). Cependant, ils ne répondent pas totalement à la logique de l'agroécologie, puisqu'ils ne permettent pas l'élaboration d'une régulation systémique des ravageurs. Pour cela, il apparaît nécessaire de modéliser les processus écologiques qui se déroulent à des niveaux écologiques comme le paysage et sur des échelles de temps longues, même si ces niveaux ne coïncident pas directement aux échelles d'organisation humaine (Chaplin-Kramer et al., 2013).

#### 4. Questions de recherche et démarche générale

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre de l'agroécologie et de la recherche de méthodes alternatives de régulation des ravageurs en utilisant la modélisation comme outil d'étude de ces phénomènes. Pour cela, nous focalisons nos travaux sur l'exploration des méthodes de régulation des ravageurs à la fois par la favorisation de leurs ennemis naturels (approche top-down) et par la gestion de la disponibilité des ressources au travers des pratiques agricoles (approche bottom-up). Pour être capable d'identifier les effets de scénarios de gestion du paysage sur ces deux approches, il est essentiel de se placer à l'échelle de l'agroécosystème et à une échelle temporelle pluriannuelle permettant d'illustrer les dynamiques de population dans leur ensemble. Ainsi, nous soulevons deux principales questions agroécologiques :

- (i) Quels sont les effets des différents paramètres paysagers influençant directement la disponibilité des cultures hôtes (rotations, composition du paysage, climat) sur les dynamiques du puceron *Rhopalosiphum padi* au cours du temps ?
- (ii) Dans le cadre de la transformation actuelle de l'agriculture, quels sont les conséquences potentielles de la modification de ces pratiques agricoles sur les dynamiques de ce ravageur ?

Ces problématiques agroécologiques soulèvent également des problématiques de modélisation pour répondre à ces enjeux :

- (iii) A quelles échelles spatio-temporelles doit-on représenter chacun des processus et entités considérées dans le modèle général de la thèse ?
- (iv) Quel type de modélisation choisir et selon quels critères pour étudier ces problématiques ?
- (v) Comment intégrer ces différents modèles, adaptés à chacun des processus pour obtenir un modèle général répondant aux objectifs ?

Pour répondre à ces enjeux, ce manuscrit est organisé en trois chapitres représentant la démarche logique suivie au cours de ces trois années de thèse.

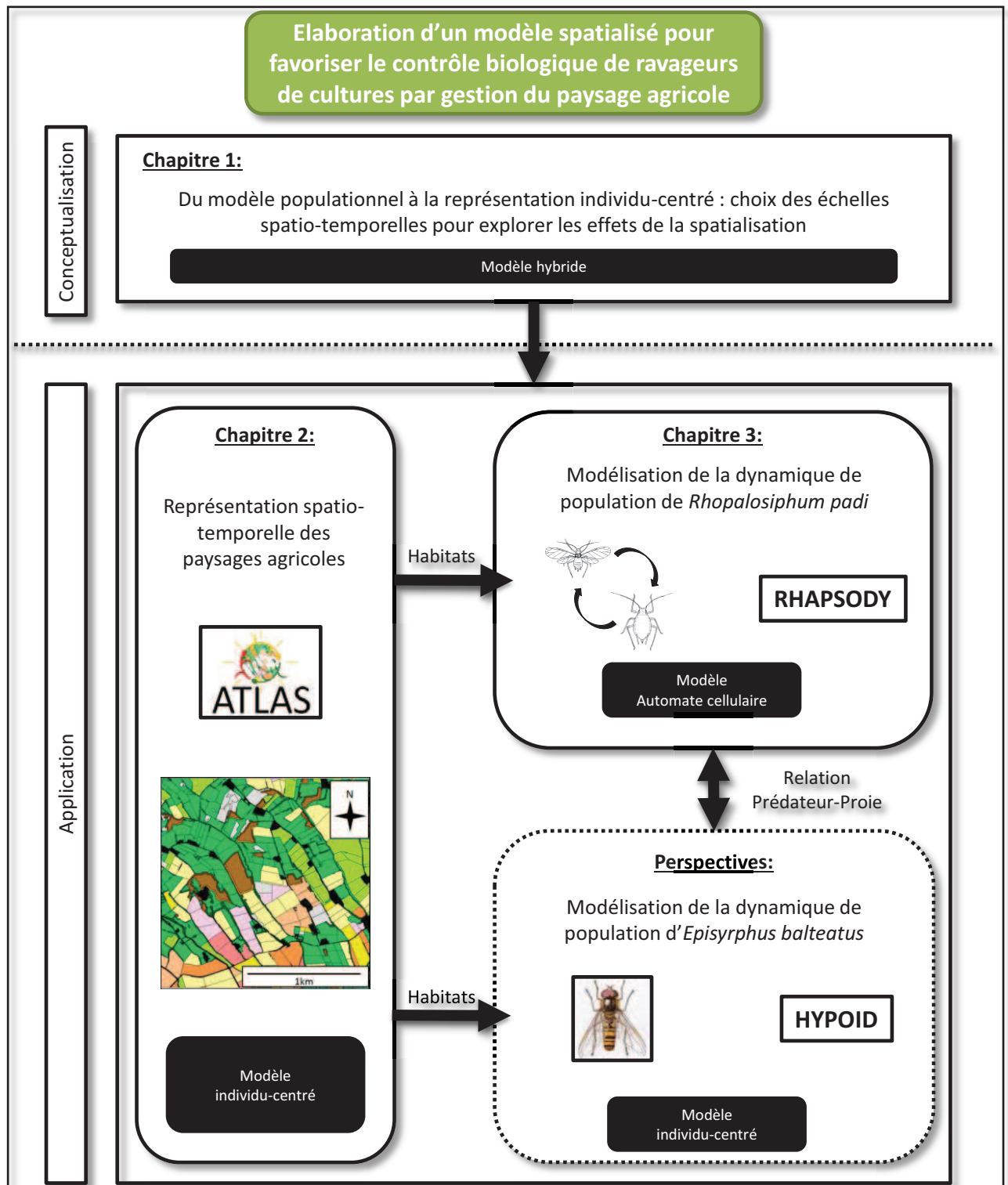
**Chapitre 1** – Le premier chapitre présente **la réflexion conduite pour le choix des échelles spatio-temporelles** utilisées au sein des modèles de la thèse au travers un exemple de modélisation des relations prédateur-proie (Lotka-Volterra). La plupart des modèles actuels font le choix d'une représentation soit à l'échelle de la population soit à l'échelle de l'individu pour représenter l'ensemble des processus du modèle. Dans la littérature, les modèles Lotka-Volterra individus-centrés ne reproduisent pas le même comportement que ceux calibrés à l'échelle de la population

sans le rajout de nouveaux paramètres complexifiant le modèle. Cette dichotomie rend difficile la comparaison entre modèles à échelles différentes et la spatialisation de l'ensemble des paramètres dans les MIC complexifie l'interprétation des effets de la spatialisation sur chacun des processus étudiés. Nous proposons une approche nouvelle, mêlant à la fois paramètres calibrés à l'échelle de la population et paramètres spatialisés et calibrés à l'échelle de l'individu, nommée « Population driven individual based approach ». Cette approche est la première permettant de retrouver le même comportement caractéristique du modèle populationnel de Lotka-Volterra, avec un minimum de paramètres et facilitant l'exploration de l'effet de la spatialisation sur chacun des paramètres individuellement. Nous détaillons également la nécessité d'explicitier les choix derrière la représentation de chacun des paramètres afin de faciliter la compréhension et comparaison de modèles s'intéressant aux mêmes processus.

**Chapitre 2** – Dans le deuxième chapitre, nous présentons la base de notre modèle général de la thèse : **la modélisation du paysage agricole et de ses caractéristiques spatio-temporelles**. Nous avons développé un simulateur, nommé ATLAS, se voulant générique et facilement utilisable, qui permet de reproduire divers paysages agricoles prenant en compte à la fois les rotations de cultures et leur phénologie. Programmé dans une plateforme multi-agent, ATLAS est compatible avec la simulation de toute dynamique de populations exploitant le paysage agricole et permet l'exploration des potentiels effets de scénarios de gestion du paysage agricole basé sur des modifications spatiales du paysage et/ou des pratiques agricoles. ATLAS reproduit fidèlement le paysage étudié à la fois en termes de surfaces attribuées chaque année aux différentes cultures mais également en termes de concentration/dispersion de ces dernières. Le modèle est appliqué et validé sur deux paysages très contrastés situés en France et en Australie.

**Chapitre 3** – Avec l'outil de simulation spatio-temporelle du paysage agricole ATLAS développé dans le chapitre précédent, nous présentons dans ce dernier chapitre **une étude des relations entre l'agroécosystème et les dynamiques de population du puceron ravageur de céréales, *Rhopalosiphum padi***. La dynamique de cette espèce est considérée sous la forme d'un automate cellulaire interagissant avec le modèle paysager. L'originalité de notre approche et de ce modèle repose sur l'intégration de l'ensemble des processus permettant de simuler l'intégralité de la dynamique de ces populations à large échelle spatiale (agroécosystème) et temporelle (pluriannuel). Le modèle permet ainsi l'étude de l'impact à la fois de la disponibilité et de la qualité des habitats, mais aussi des facteurs climatiques sur la densité des pucerons dans les parcelles des différentes cultures hôtes. Nous explorons également le potentiel effet des deux scénarios de modifications des pratiques agricoles à l'échelle du paysage sur les densités de *Rhopalosiphum padi*.

# schéma général



# matériel et méthodes

Le « matériel et méthodes » propre à chaque chapitre est décrit au sein des articles. Nous présentons ici les sites d'études utilisés au cours de la thèse ainsi que la réflexion générale de modélisation adoptée.

## 1. Sites d'études

Au cours de la thèse, deux agroécosystèmes relativement contrastés en termes de pratiques et de structure ont été étudiés pour explorer nos problématiques de recherche : un paysage extrait des Vallées et coteaux de Gascogne dans le sud-ouest de la France et un paysage extrait de la région de Bowenville dans l'état du Queensland en Australie. Nous présentons dans cette section les caractéristiques de ces deux paysages.

### Vallées et coteaux de Gascogne (VCG)

La première zone d'étude, nommée « Vallées et coteaux de Gascogne (VCG) », se situe dans le sud-ouest de la France, proche de la ville de Toulouse (Figure 8). Elle se trouve à l'intersection des départements de la Haute-Garonne, des Hautes-Pyrénées et du Gers (43°17' N, 0°54' E). Ce site fait partie du réseau « Long Term Ecological Research » (LTER) et fait l'objet de travaux interdisciplinaires depuis une trentaine d'années. Le climat de la région est tempéré sous influences méditerranéennes et océaniques, avec des étés chauds et secs et des hivers doux et humides. La température annuelle moyenne est de 11°C et la hauteur de précipitation annuelle moyenne est de 750mm. La topographie de la zone se compose de coteaux parallèles et de vallons au sein desquels coulent des cours d'eau. Le système agricole dominant dans cette région est la polyculture-élevage, qui mélange à la fois parcelles cultivées et prairies (permanentes et temporaires).

L'organisation spatiale des productions agricoles de cette zone est liée aux contraintes du milieu (Figure 9). Sur les coteaux en pente, on retrouve essentiellement des prairies. Les grandes cultures elles, sont préférentiellement situées dans les vallées, sur les terres drainées et irrigables les plus productives (Choisis et al., 2010, 2009). La zone VCG est également une zone très hétérogène en termes d'éléments paysagers, avec une mosaïque composée de petits bois privés (souvent inférieures à 20ha et recouvrant environ 15% de la surface de la zone d'étude), de prairies, de haies et de parcelles cultivées, entraînant une forte fragmentation du paysage.

C'est sur cette zone que nous focalisons la construction du modèle général de la thèse et sur laquelle nous explorons nos hypothèses.



Figure 8 : Carte de localisation et photo aérienne du site d'étude des Vallées et coteaux de Gascogne.

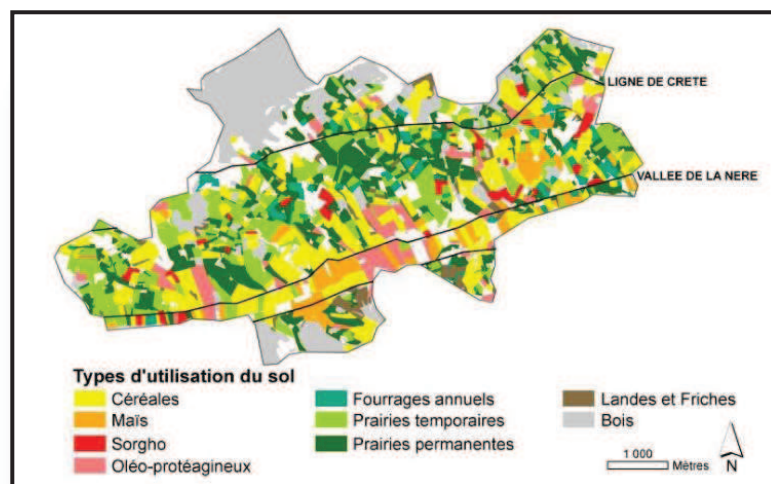


Figure 9 : Cartographie des principaux types d'utilisation du sol dans le paysage VCG en 2006 (Choisis et al., 2010).



## Bowenville (BWN)

Avec la mise en place du consortium Agreenium regroupant les principaux acteurs de la recherche et de la formation supérieure, cette thèse a été retenue pour obtenir la labellisation Agreenium. Cette labellisation, délivrée par l'EIR-A, propose aux doctorants un parcours d'excellence avec deux séminaires annuels et un séjour de trois mois dans un laboratoire à l'étranger. Au cours de ma thèse j'ai donc pu développer un partenariat avec l'équipe « Pest suppressive landscapes » du CSIRO située à Brisbane en Australie et au sein de laquelle j'ai pu passer trois mois et demi. Grâce à cette collaboration, j'ai pu avoir accès à des données permettant de valider mon modèle paysager sur un paysage australien situé dans la région de Bowenville dans le Queensland.

La zone de Bowenville se situe dans la partie subtropicale de l'état du Queensland ( $27^{\circ}17'39''$  S,  $151^{\circ}26'64''$  E ; Figure 10). Le climat de la région est tropical, avec des hivers doux et des étés très chauds et humides. La topographie de la zone est relativement plate. Les pratiques agricoles sur cette zone sont intensives, dominées par la production de sorgho. Les rotations de cultures sont très courtes, généralement composées d'une alternance entre une culture d'été et une culture d'hiver séparées par des périodes de friches. La zone est quasiment composée uniquement de parcelles agricoles, avec très peu d'éléments de végétation naturelles, qui se résument généralement à des haies ou des bandes enherbées près des cours d'eau.



Figure 10 : Carte de localisation et photo aérienne du site d'étude de Bowenville.

## Données spatiales disponibles pour ces sites

Afin de calibrer et valider le modèle paysager développé au cours de la thèse, il est nécessaire de disposer de données spatiales sur la composition et la configuration de ces paysages. Pour cela, nous avons eu accès à trois années de données sur le paysage VCG et de deux années sur le paysage BWN, représentant la structure (digitalisation sous forme de fichier SIG, Figure 11) et la composition du paysage (renseignements sur les couverts observés sur chaque élément paysagé au cours de l'année, leur placement dans l'espace et leur surface respective). Ce sont ces jeux de données qui nous permettent d'établir des valeurs de métriques (surfaces et concentration spatiale des cultures) de référence afin de valider les résultats produits par notre modèle paysager.

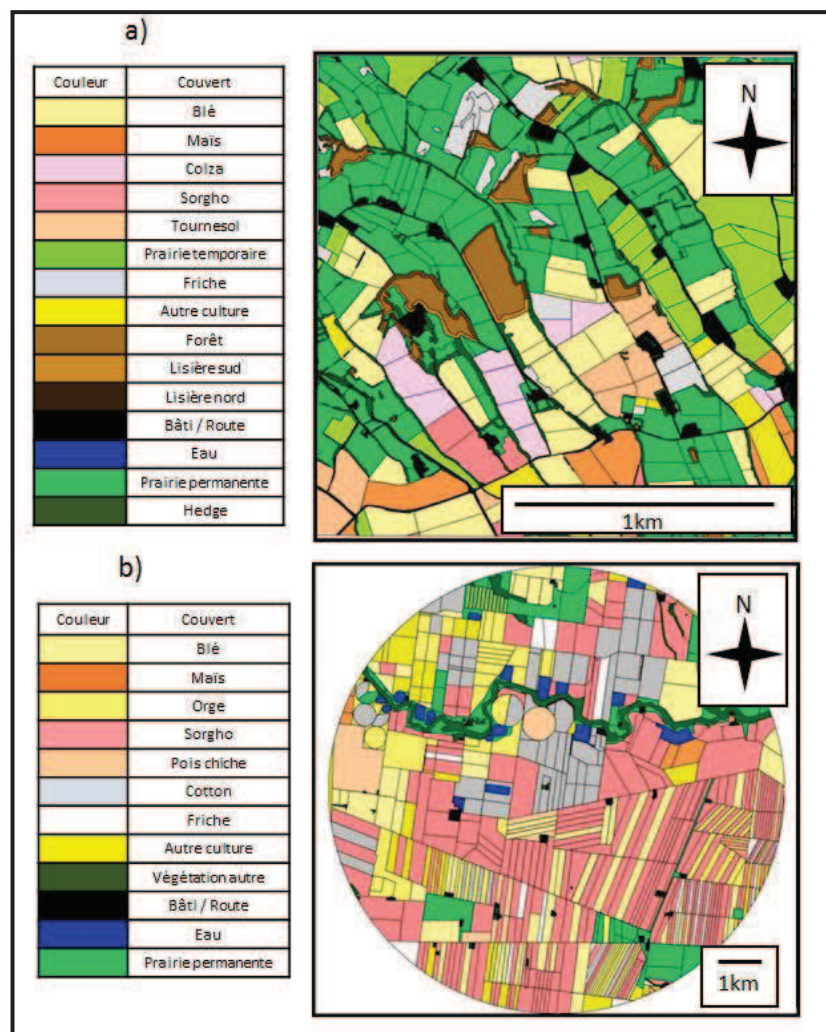


Figure 11 : Digitalisation (Fichier SIG) des deux agroécosystèmes utilisés comme sites d'étude au sein de la thèse : (a) Vallées et coteaux de Gascogne et (b) Bowenville. Ici, les couverts représentés sont ceux présents sur chaque patch du paysage au cours de l'année 2011 (VCG) et 2012 (BWN)

## 2. La démarche de modélisation

Notre objectif est d'étudier les interactions entre la dynamique spatio-temporelle de la disponibilité des habitats au sein du paysage et les dynamiques de R.padi afin d'identifier de potentiels leviers de régulation de ce ravageur au cours du temps. Pour répondre à cela, le modèle doit pouvoir intégrer un paysage dynamique dans l'espace et le temps, en couplage avec des dynamiques de population spatialisées. Divers modèles permettant de simuler les pratiques agricoles à l'échelle du paysage sont disponibles dans la littérature et sont détaillés au sein du chapitre 2 (Gaucherel et al., 2006; Holzworth et al., 2014; Topping et al., 2003). Cependant, aucun ne correspond aux besoins nécessaires pour répondre aux objectifs de la thèse. Cela est essentiellement lié au niveau d'abstraction de ces modèles, notamment en lien avec les pratiques agricoles et les processus modélisés, qui entraînent un besoin de données et de calibration important (Myung, 2000). Ceci conduit à des difficultés d'application de ces modèles à des agroécosystèmes différents de ceux dans lesquels ils ont été développés. Nous souhaitons développer un modèle facile d'utilisation et suffisamment générique pour être appliqué sur un grand nombre de paysages agricoles, tout en étant suffisamment rigoureux et parcimonieux pour être capable d'identifier les effets potentiels des pratiques agricoles sur les dynamiques de population.

Pour développer notre modèle, nous avons décidé d'utiliser une plateforme de programmation orientée-objet parmi la gamme de logiciels déjà disponibles. Pour effectuer ce choix, la plateforme doit être capable de répondre aux critères suivants :

- Spatialiser l'agroécosystème en intégrant facilement des données géographiques issues de fichiers SIG.
- Gérer des dynamiques de population d'insectes, avec des nombres d'individus assez importants, grâce à des fonctions permettant l'agrégation d'agents en « méta-agents ».

### Les plateformes de modélisation disponibles

Il existe un très grand nombre de plateformes permettant de la simulation orientée-objets (Bordini et al., 2005; Railsback et al., 2006). Reposant sur le même principe général de programmation, le langage orienté-objet, l'ensemble de ces plateformes peuvent être utilisées pour développer les modèles présentés au sein de la thèse. Cependant, chaque plateforme possède son langage et ses fonctions uniques qui rendent la programmation de certains modèles et objectifs plus ou moins faciles. Un premier travail de réflexion et de bibliographie a donc été nécessaire afin de réduire la liste à trois plateformes. Nous détaillons ici les caractéristiques de chacune de ces plateformes et les critères nous ayant poussé à choisir la plateforme de simulation GAMA.





Page web: <https://ccl.northwestern.edu/netlogo/>

Développée dans une optique d'enseignement de la modélisation, NetLogo (Tisue and Wilensky, 2004) se veut simple dans son utilisation et est sans doute la plateforme multi-agent la plus utilisée pour la modélisation en écologie. Sa grande popularité présente également l'avantage d'être associée à de nombreux forums d'entre-aide, très utile pour un utilisateur non-initié à ce type de modélisation. Cependant, la gestion du multi-échelle au sein de NetLogo est moins intuitive en comparaison à d'autres plateformes telles que GAMA. Cela est dû au langage simplifié et à certaines limitations faites pour rendre l'utilisation de la plateforme plus accessible (c'est-à-dire aucun typage des variables (réel, entier, string...)).



Page web: <http://cormas.cirad.fr/>

Développée par le CIRAD, la plateforme de simulation CORMAS (Bousquet et al., 1998) repose sur l'environnement VisualWorks et le langage SmallTalk. Cette plateforme est orientée vers la représentation des interactions entre les gestionnaires sur l'utilisation des ressources naturelles. Nous avons longtemps considéré cette plateforme pour développer nos modèles, puisqu'il existe déjà un modèle individu-centré d'hivernation des syrphes (« Hoverwinter », Arrignon et al., 2007), que nous souhaitions intégrer pour simuler les dynamiques de population de nos ennemis naturels.



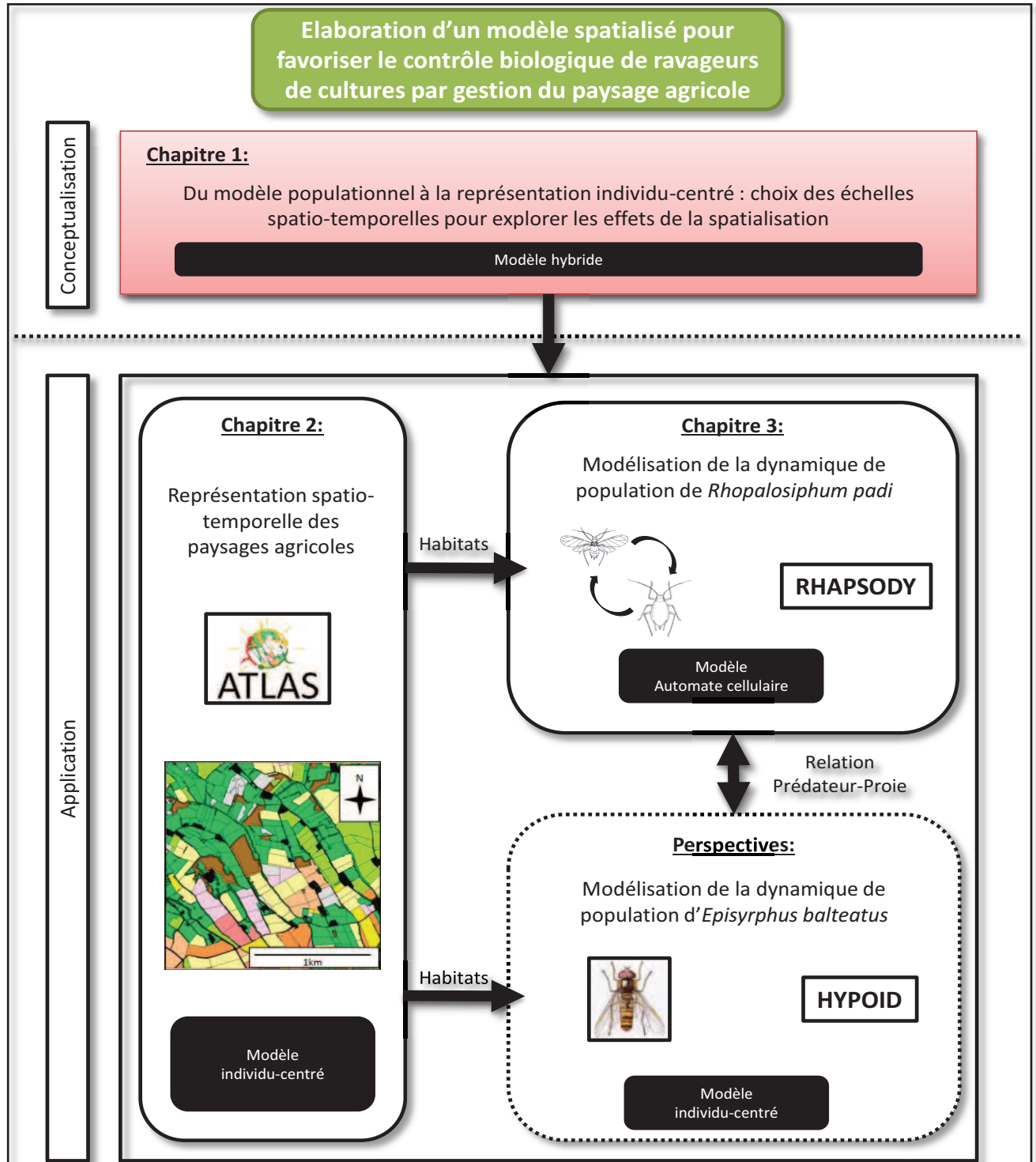
Page web: <https://code.google.com/p/gama-platform/>

Enfin, la plateforme que nous avons décidé d'utiliser pour le développement de nos modèles se nomme GAMA (Grignard et al., 2013). GAMA présente deux avantages intéressants pour répondre à nos problématiques (Taillandier et al., 2012). Premièrement, la plateforme permet d'importer et de gérer de façon intuitive des systèmes d'information géographique sous de fichiers shapefile, qui

peuvent ensuite être modifiés directement au travers de l'interface de modélisation. GAMA possède également une gamme de fonction prédéfinies permettant facilement de définir des règles d'agrégation et de désagrégation d'agents en méta-agents, possédant leurs propres attributs et actions. Un des autres critères ayant joué en la faveur de GAMA a été la collaboration avec Benoit Gaudou, développeur de la plateforme et actuellement maître de conférences à l'institut de recherche en informatique de Toulouse.

# CHAPITRE I :

## DU MODELE POPULATIONNEL A LA REPRESENTATION INDIVIDU-CENTRE : CHOIX DES ECHELLES SPATIO-TEMPORELLES POUR EXPLORER LES EFFETS DE LA SPATIALISATION.



## 1. Introduction

Lors du processus de conceptualisation d'un modèle, il est tout d'abord nécessaire d'identifier à quelles échelles spatio-temporelles et à quel niveau fonctionnel (population, individu) doivent être représentés les différents processus clés. Comme décrit dans l'introduction, il existe une multitude de types de modèles, allant de la représentation globale (modèles populationnels) à la représentation spatialement explicite d'individus (modèles individus centrés). Si l'ensemble de ces modèles peuvent être utilisés pour représenter un même phénomène, la pertinence de chaque approche est liée aux objectifs auquel le modèle doit répondre (niveau fonctionnel, échelle spatiale, échelle temporelle). L'exploration et la compréhension de nombreux phénomènes et processus sont souvent réalisées dans un premier temps via une approche de modélisation mathématique ou statistique à un niveau populationnel (modèles d'équations différentielles ; Aiello and Freedman, 1990; Kuang, 1993; Vial, 2011). Les modèles individu-centré permettent par la suite de se placer au niveau individuel afin d'explorer les effets de la spatialisation et de l'hétérogénéité individuelle sur ces processus.

Cependant, les travaux s'intéressant au passage d'un niveau populationnel à un niveau individuel pour modéliser un phénomène précis appliquent souvent cette transformation sur l'ensemble des processus et paramètres en une seule fois. Cette transition brutale rend difficile la compréhension de l'apport de la spatialisation et de l'individualisation de chaque processus et paramètre de façon indépendante, et complique la comparaison des résultats entre modèles calibrés à des niveaux fonctionnels différents (Myung, 2000).

C'est ainsi que dans ce premier chapitre, nous nous intéressons à un modèle considéré comme un « classique » en dynamiques de population : le modèle prédateur-proie de Lotka-Volterra (Lotka, 1920; Volterra, 1926). Ce modèle décrit l'évolution dans le temps d'une population de proie et d'une population de prédateur, l'une par rapport à l'autre, au travers d'un système à deux équations. L'hypothèse forte de ce modèle est que la rencontre proie-prédateur est densité-dépendante, se faisant uniquement au hasard. Le résultat caractéristique du modèle de Lotka-Volterra est l'équilibre dynamique des deux populations dans le temps (avec des valeurs de paramètres spécifiques à chaque système étudié). De nombreux travaux ont repris ce modèle sous une approche individu-centré, afin d'étudier les effets potentiels de la spatialisation sur les relations prédateurs-proies (Wilensky and Reisman, 2006; Wilson, 1998). Cependant, lorsque ces modèles individualisent et spatialisent les paramètres du système à deux équations différentielles, les résultats obtenus ne permettent pas de retrouver un équilibre dynamique des deux populations dans le temps. Pour parvenir à retrouver cette dynamique caractéristique, ces modèles individu-centré introduisent de nouveaux paramètres (c'est-à-dire un troisième niveau trophique par l'intermédiaire d'une ressource pour la proie ou une capacité de charge pour les proies), ce qui rend la comparaison avec le modèle « d'origine » difficile.

Nous proposons dans ce chapitre une approche hybride, que nous nommons « *population driven individual-based model* ». Nous spatialisons et considérons à au niveau de l'individu seulement les paramètres en lien direct avec la relation de prédation (mortalité des proies et naissance des prédateurs). Les autres paramètres sont calibrés au niveau de la population. Le modèle a été développé sur la plateforme de programmation Netlogo. Cette approche nous a permis de retrouver l'équilibre dynamique des deux populations dans un modèle spatialisé sans rajouter de paramètres

extérieurs à ceux décrits dans le modèle global de Lotka-Volterra. Nous avons ensuite exploré l'effet de la spatialisation et de l'hétérogénéité spatiale sur les dynamiques des deux populations en faisant varier la distance de prédation et introduisant des refuges pour les proies dans l'environnement.

Ce travail et les collaborations qui ont permis d'aboutir à cet article s'inscrivent dans le cadre du collectif **MAPS** (Modélisation appliquée aux phénomènes spatialisés).

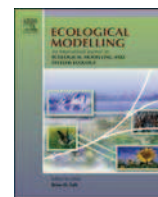
## **2. Article présenté :**

**Thierry, H.**, Sheeren, D., Marilleau, N., Corson, N., Amalric, M., & Monteil, C. (2015). From the Lotka–Volterra model to a spatialised population-driven individual-based model. *Ecological Modelling*, 306, 287-293.



Contents lists available at ScienceDirect

## Ecological Modelling

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ecolmodel](http://www.elsevier.com/locate/ecolmodel)

# From the Lotka–Volterra model to a spatialised population-driven individual-based model



Hugo Thierry<sup>a,\*</sup>, David Sheeren<sup>a</sup>, Nicolas Marilleau<sup>b</sup>, Nathalie Corson<sup>c</sup>,  
Marion Amalric<sup>d</sup>, Claude Monteil<sup>a</sup>

<sup>a</sup> University of Toulouse, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France

<sup>b</sup> UMI 209 UMMISCO IRD-UPMC, Bondy, France

<sup>c</sup> Laboratoire de Mathématiques Appliquées du Havre, University of Le Havre, France

<sup>d</sup> University of Tours, UMR CITERES CNRS, France

## ARTICLE INFO

### Article history:

Available online 6 October 2014

### Keywords:

Individual-based model  
Population-driven model  
Prey–predator interactions  
Refuge  
Spatiotemporal scales  
Population dynamics

## ABSTRACT

The modelling of predator–prey dynamics is of great importance in ecology. Models based on differential equations aim to understand the interactions between populations of prey and predators at population scale, but they are unable to handle spatial and individual behaviour heterogeneities (individual scale). In this study, a population-driven individual-based model is proposed that has been developed from the archetypal Lotka–Volterra model. The population scale was retained for processes with slower dynamics, such as reproduction for both species and the natural death of predators. The individual scale was only used for the predation process, defining local rules for individual movements of prey and predators (related to a perception distance of predators and the presence of shelters for prey in the spatial environment) and to locate births and deaths. This model was compared with the Lotka–Volterra model. Simulations were able to exhibit the overall classic periodic evolution of population sizes with local variations. The effects of spatial heterogeneity were then explored through a range of prey refuge densities. The model was implemented on the Netlogo platform. This work illustrates how both individual and population scales may be linked through methodological choices in order to focus on the impacts of spatialisation and take into account the effects of spatial and individual heterogeneities.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

The archetypal model developed by Lotka and Volterra with two differential equations (Lotka, 1920; Volterra, 1926) forms the basis for predator–prey modelling. It links the dynamics of prey and predators through four parameters characterising predation interaction and demography. This approach is fixed at population level, giving the evolution in both population sizes over time. The model shows how populations can coexist over time and how these parameters can impact this coexistence. The properties of this model and other derivate models have been widely studied (Takeuchi, 1996).

Over the past two decades, another approach has been developed—individual-based modelling—that takes spatialisation and individual heterogeneity into account by modelling systems at individual scale (Huston et al., 1988; Grimm, 1999). Individual-based modelling has the advantage of giving a bottom-up approach to the model, which can validate or test a top-down theoretical approach. In this approach, prey and predators are represented as individuals located in their ecosystem (Wilensky and Reisman, 2006; Wilson, 1998). Each individual is considered with its specific characteristics and is able to take decisions (feeding, movement etc.) through a set of rules or algorithms. The role of individual behaviour has been considered by most of the theoretical and empirical works on predator–prey systems (Harrison, 1979; Ruxton, 1995).

These individual-based predator–prey models have been used extensively to study the effects of landscape fragmentation on species dynamics (Cuddington and Yodzis, 2002; Baggio et al., 2010; Salau et al., 2012). These studies illustrate the importance of fragmentation on the stability of populations in predator–prey

\* Corresponding author. Tel.: +33 777306884.

E-mail addresses: [hugo.thierry@ensat.fr](mailto:hugo.thierry@ensat.fr) (H. Thierry), [david.sheeren@ensat.fr](mailto:david.sheeren@ensat.fr) (D. Sheeren), [nmarilleau@gmail.com](mailto:nmarilleau@gmail.com) (N. Marilleau), [nathalie.corson@gmail.com](mailto:nathalie.corson@gmail.com) (N. Corson), [marion.amalric@univ-tours.fr](mailto:marion.amalric@univ-tours.fr) (M. Amalric), [claudemonteil@ensat.fr](mailto:claudemonteil@ensat.fr) (C. Monteil).



dynamics. Another interesting issue in the understanding of prey–predator dynamics in relation to spatialisation is the use of some parts of the environment as refuges for the prey. This issue has been widely studied using a population approach (González-Olivares and Ramos-Jiliberto, 2003; Ylönen et al., 2003; Chen et al., 2010), but seldom studied using individual-based models (Droz and Pekalski, 2001; Trojan and Pekalski, 2003). The results highlighted by these studies are similar to the studies on fragmentation: adding refuges can increase the stability of the dynamics in prey–predator interactions.

All these studies show that both population-oriented and individual-based approaches can be considered when modelling population dynamics, but that these approaches are mutually exclusive. Most of the individual-based models reproducing predator–prey interactions share two characteristics that affect the understanding of their results. Firstly, authors tend to add processes or parameters in order to obtain coexisting populations through time, for example adding a food resource for the prey or limiting the number of individuals per patch (Wilensky and Reisman, 2006). Adding various parameters to individual-based models can have a significant impact on their dynamics and make it difficult to understand the influence of each of these parameters on the final results (Myung, 2000). It also makes it hard to compare the results with the initial population model of Lotka–Volterra which does not take these parameters into account. Secondly, authors tend to define all the parameters at the scale of the individual when building their individual-based models. In these cases, it is hard to understand fully the individualisation and spatialisation effects of each of the processes separately.

This paper presents a model using both approaches: the population approach for some processes (prey reproduction, predator mortality) and the individual-based approach for others (the interaction process of predation) in order to provide a better understanding of the effects of individualisation and spatialisation. To facilitate the comparison with the Lotka–Volterra population model, the fewest additional parameters were used. This was done in order to: (1) reproduce the characteristic behaviour of predator–prey population dynamics in the individual-based model and (2) study some effects of spatialisation and spatial heterogeneity on the global behaviour of the model called a population-driven individual-based model. This paper develops the calibration process between both approaches, which should be considered an essential step when developing more complex individual-based models including a larger number of parameters.

## 2. Methods

### 2.1. The reference model: Lotka–Volterra population-based model (PB Model)

The reference population-oriented approach being considered is the classical Lotka–Volterra model (Lotka, 1920; Volterra, 1926). This model, expressed by Eq. (1), is formalised by a system of two ordinary differential equations describing the variation in the number of prey ( $x$ ) and predators ( $y$ ) over time, taking into account four behaviours:

- the reproduction of prey, characterised by a global rate ( $a$ ),
- the mortality of prey by predation, characterised by a global rate ( $b$ ),
- the natural mortality of predators, characterised by a global rate ( $c$ ),
- the reproduction of predators, characterised by a global rate related to the predation process ( $d$ ).

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = a \times x(t) - b \times x(t) \times y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = -c \times y(t) + d \times x(t) \times y(t) \end{cases}$$

This model is based on the following assumptions: (1) in the absence of predators, the prey population increases exponentially, (2) in the absence of prey, the predator population decreases exponentially, (3) the death of prey is due to predation only, (4) the birth of predators is related to prey consumption only.

The characteristic dynamic of the Lotka–Volterra model is defined by the presence of lagged oscillations of the two population sizes over time (Fig. 1). The reference model was parameterised based on a deer–wolf model available as a tutorial in a modelling software. The parameter values used were:

$$a = 1.5; b = 0.05; c = 0.25; d = 3 \times 10^4$$

When the initial population sizes of predators ( $y_0$ ) and prey ( $x_0$ ) vary, the different trajectories of population sizes show concentric shapes around a specific point ( $x_e = c/d, y_e = a/b$ ), which corresponds to an equilibrium point of the population sizes (also called the fixed point, satisfying  $dx/dt = 0$  and  $dy/dt = 0$ ) (Fig. 2).

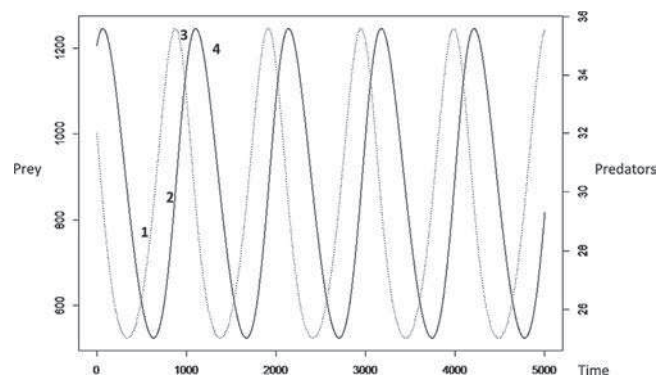
This population-oriented model was implemented on the Netlogo platform using a Runge Kutta 4 integration method (Butcher, 1987).

### 2.2. The population-driven individual-based model (PDIB model)

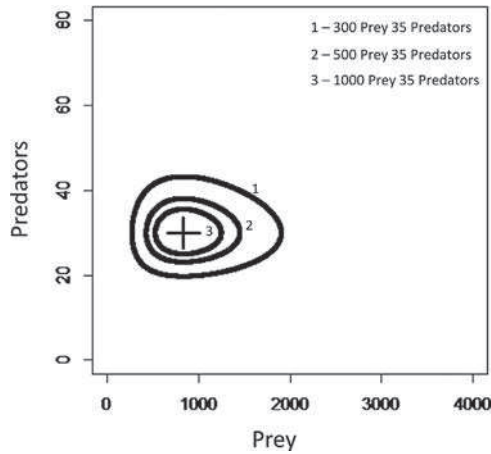
#### 2.2.1. Population-based and individual-based processes

The processes involved in the predator–prey model occur on different temporal scales. For populations of mammals, for example, processes such as reproduction and natural mortality have relatively slow dynamics (months, years etc.), related to a large spatial scale incorporating the entire population (Fig. 3). In contrast, the predation process occurs with a relatively high frequency (every few minutes or hours) over short distances. Therefore, only the predation interaction was chosen for consideration on an individual scale, leaving the other processes of reproduction and natural mortality calibrated at population scale.

Spatialising the predation interaction involves adding new processes: predator and prey movement and perception distances of the predators. In this PDIB model, prey and predators share the same movement pattern (Brownian movement with a turn angle of between  $-60$  and  $60^\circ$ ). A predator can detect prey within a buffer depending on the value of the perception distance. The basic time



**Fig. 1.** An example of the evolution of a population of prey (dotted line) and predators (full line) through time calculated using the Lotka–Volterra equations. When the size of the prey population increases (1), predation increases, leading to an increase of the size of the predator population with a decay (2). The consequence is a decrease of the number of prey (3), causing an increase in mortality of the predators (4).



**Fig. 2.** A phase cycle of the evolution of both prey and predator populations according to one another through time simulated with the population model. Each trajectory (1–3) is based on a different initial state. A continuous loop indicates that both populations evolve continuously over time with the same oscillation amplitude. Prey population size is represented on the abscissa axis and predator population size is represented on the ordinate axis. The cross represents the equilibrium point of the phase cycle (30 predators, 833 prey).

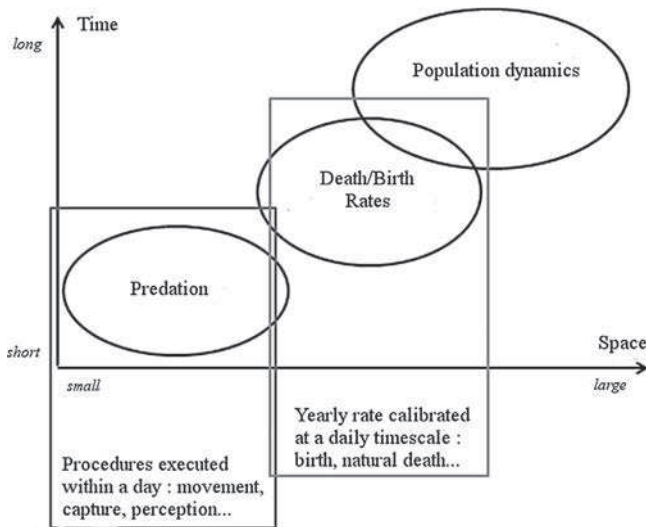
step of the PDIB model is the minute. Predation interaction can occur at each time step.

The other processes of reproduction and natural mortality are calculated at population scale at the same annual rate used in the PB model. However, these processes need to be spatialised in a certain way, since a choice needs to be made about where to create new individuals and which ones should die. These choices are made randomly in the model. Predator reproduction depends on the number of prey consumed. Prey mortality is only related to the predation interaction, with no natural death.

Appendix 1 contains a full description of the PDIB model according to the ODD protocol (Grimm et al., 2006). The PDIB model was implemented on the Netlogo platform.

2.2.2. Spatial heterogeneity exploration

The PDIB model deliberately features a limited number of parameters with the hypothesis of an homogeneous environment,



**Fig. 3.** Links between time and spatial granularities for the different biological processes considered in the predator-prey model.

as in the PB model, in order to facilitate comparisons with the PB model and understand the effects of spatialisation of individuals on the behaviour of population dynamics.

The individual-based approach, however, offers the ability to tackle the spatial heterogeneity of the environment. This PDIB model includes an example of heterogeneity of the environment through the potential presence of refuges for prey. Refuges are patches that inhibit the opportunity for predators to perceive the prey located there. Refuges are located randomly at the beginning of simulations with a parameterisable proportion.

2.3. Simulation experiment

Firstly, investigations were undertaken to see how the PDIB model behaved using this calibration approach in an homogeneous environment. The population-driven individual-based model was run using the values described in the ODD (see Appendix 1) for all the parameters except predation distance. For this parameter, several values (15 m, 20 m, 25 m, 30 m, 35 m, 40 m and 45 m) were each simulated and repeated 10 times in order to take stochasticity into account. For each run, 300,000 steps (208 days) were simulated and the evolution in the number of predators and preys evaluated at each step.

Secondly, the effects of spatial heterogeneity on population dynamics were explored by running simulations with different refuge densities and predation distances. The refuge density range was 0%, 5%, 15%, 30%, 50% and 70%, while the perception distance range was the same as in the previous stage. Ten repetitions were run for each pair of refuge density and perception distance values. All the other parameters kept their values constant for each simulation (see Appendix 1).

3. Results

3.1. Simulation of the PDIB model in an homogeneous environment

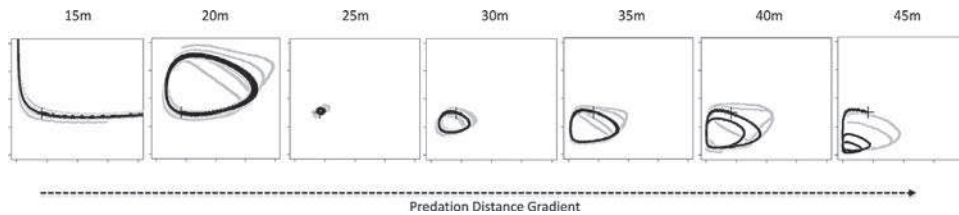
Fig. 4 plots the phase diagrams of predators and prey populations for seven values of predation distance. Populations were maintained over time with a cyclic variation of their sizes, as in the PB model. However, the locations of the centroid of the cycles varied according to predation distance and, consequently, the amplitude of the cycles in relation to the distance between the starting point and the centroid. With a predation distance of 25 m, the behaviour of the PDIB model was close to the same equilibrium state (represented by the cross) of the PB model.

The case of a predation distance of 45 m showed a possible extinction of the populations because the increase in amplitudes (and thus the divergence) caused the size of both populations to reach 0.

3.2. Simulation of the PDIB model in an heterogeneous environment

Fig. 5 plots the phase diagrams of predators and prey populations for different values of two parameters in the PDIB model: predation distance and refuge density. For each given value of refuge density, the amplitude of the phase trajectory was minimal for a specific value of the predation distance, depending on the refuge density: from close to 25 m for a 5% refuge density to close to 40 m for a 70% refuge density. This case corresponds to a behaviour close to the PB model since the initial state of the simulations was the equilibrium point of the PB model. The modification of the predation distance, as with the density of refuges, moved the centroid of the phase plan orbits. For a given predation distance, increasing the refuge density moved the centroid to the right (more prey) and to the top (more predators).





**Fig. 4.** Phase cycles produced by the PDIB model using the initial population sizes defined by the equilibrium point of the PB model (represented through the cross). Different values of predation distance were simulated and repeated 10 times, ranging from 15 to 45 m to explore the effects of spatialization on the behaviour of the population dynamics. Prey population size is represented on the abscissa axis (ranging from 0 to 4000) and predator population size is represented on the ordinate axis (ranging from 0 to 80). The black plot represents the mean values of the repetitions. The grey plots represent the addition (dashed line) and subtraction (solid line) of the standard deviation to the mean values. In some cases, multiple cycles may overlap, making dashed lines appearing as solid ones.

For a given refuge density, increasing the predation distance moved it to the left (fewer prey) and to the bottom (fewer predators).

A particular observation (not plotted in Fig. 5) was made when extending the duration of the simulation by 600,000 steps in two of the parameter values (predation distance of 40 m and density of refuges of 5%) to present a larger number of cycles. The amplitude of the cycles was non-monotonic: the amplitude of the third cycle was lower than that of the second cycle, but the amplitude increased again at the fourth cycle. Cycles with slightly different amplitudes can therefore follow each other, in relation to the stochastic aspect of the predation process.

#### 4. Discussion

The results of the simulations showed that this approach of mixing population-based and individual-based processes is able to reproduce the same behaviour with this study's PDIB model as with the standard Lotka–Volterra PB model, with some local fluctuations that do not affect its overall stability. Several papers have discussed how it is possible to obtain the same behaviour in both kinds of models (Bascompte et al., 1997; Wilson, 1996, 1998; Wilensky and Reisman, 2006). Wilson obtains coexistence over time of both prey and predator populations in his individual-based model by limiting to 1 the number of agents allowed in each cell of the landscape. This presumption is acceptable when working with small spatial patches, but not realistic on high spatial scales. Both Bascompte et al. and Wilensky and Reisman also obtain coexistence between both populations by adding a third trophic level: a grass resource for the prey which will tend to limit spatially the number of prey in the model by food competition. This makes sense from an ecological point of view, but adding this new level makes it difficult to focus on the effects just of predation interaction between prey and predators. This study's PDIB model is able to exhibit the same behaviours without an additional trophic level. Moreover, considering that the approximate centroid of the orbits in the phase diagrams was representative of the equilibrium point characteristic of a Lotka–Volterra PB model, the sensitivity analysis of the predation distance in an homogeneous environment (Fig. 4) showed that each value of the predation distance may be associated to a different Lotka–Volterra model since the centroid coordinates evolved from right to left and top to bottom when increasing predation distance.

In order to explore spatial heterogeneity, areas of refuge were added that may play an important role in predator–prey dynamics in natural ecosystems. Refuges involve two important features: the protection of prey by reducing predator success, and trade-offs affecting prey behaviour. The first idea is beneficial for prey and negatively affects predators. The second idea can be either positive

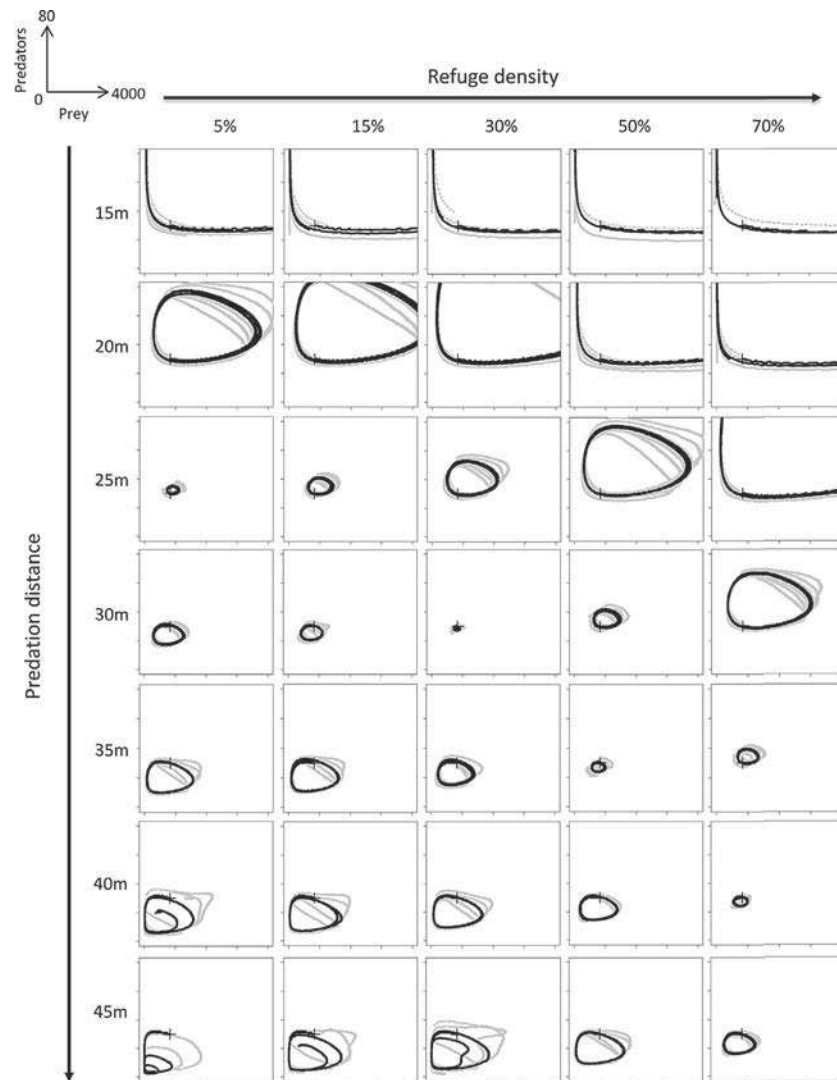
or negative for the prey population, depending on the resources available in these refuges for example. Refuges have mainly been studied by protecting a constant number or a constant proportion of prey without using spatialisation (Taylor, 1984).

Trojan and Pekalski (2003) built an individual-based model in order to test the effects of the location of refuges in a predator–prey model. They focused their model on wolves and rabbits, introducing rabbit holes as refuges for the prey. Their model represents the environment as a lattice composed of nodes where only one individual of each type can be present. It takes into account prey resources through grass availability. Their results show that increasing the density of refuges in the landscape decreases the density of both populations over time. High densities of refuges (80%) cause the extinction of predators. This model also illustrates that high density of refuges may lead to extinctions in relation to the shift of the centroid of orbits and, consequently, the possibility of higher fluctuations of both population sizes according to the number of prey and predators involved.

The crossed sensitivity analysis in a heterogeneous environment (predation distance and density of refuges) showed that both parameters influence the location of the centroid of orbits, i.e. an equilibrium zone for coexistence of both populations without strong amplitudes. Higher densities of refuges moved this zone towards the right and top, with greater sizes of populations, while higher predation distances moved it towards the left and bottom. These two observations reflected the same phenomenon: when increasing the efficiency of the predation process, either by increasing the predation distance or by decreasing the density of refuges, the equilibrium zone moved towards smaller sizes of both populations, increasing the risk of extinction (see the bottom left of Fig. 5).

This study's approach could be applied to other closely related ecological problems, such as fragmentation. Several studies have highlighted the fact that moderate fragmentation increases the chances of coexistence between predators and prey in comparison to highly fragmented or non-fragmented landscapes (Karsai and Kampis, 2011). This is mainly explained by the fact that fragmentation leads to local extinctions. These 'empty' areas arising from fragmentation are then re-colonised by prey and can be considered as refuges. Predators will also colonise these areas once there is enough prey to feed on (Baggio et al., 2010). Taking such conclusions into account can help understand the importance of corridors in landscapes and their role in population conservation (Hilty et al., 2006).

Of course, the results obtained in this study's PDIB model were closely associated with the particular calibration in which only the predation interaction was scaled at individual level. A comparison of results with other individual-based models is fairly difficult because of all the underlying presumptions behind the conception of these models. When studying the existing individual-based models focusing on prey–predator interactions cited in this paper,



**Fig. 5.** Phase cycles produced by the PDIB model for different values of predation distance and refuge density. Each couple of parameters was repeated 10 times. The cross represents the initial state of the simulations (equilibrium point of the PB model). Prey population size is represented on the abscissa axis and predator population size is represented on the ordinate axis. The black plot represents the main values produced. The grey plots represent the addition (dashed line) and subtraction (solid line) of the standard deviation to the mean values. In some cases, multiple cycles may overlap, making dashed lines appearing as solid ones.

very different parameterisation and presumptions were found behind what can be considered the core parameters of any predator–prey model: the birth and death of both type of agents. As regards prey individuals, birth is never directly linked to predation interaction. Individuals have reproduction probabilities. However, a proportion of prey deaths is always linked to predation. What varies the most from one model to another is how authors consider predator birth and death. Some models have fixed reproduction probabilities for predators (Wilensky and Reisman, 2006; Karsai and Kampis, 2011), but most of the models take prey consumption into account (Droz and Pekalski, 2001; Cuddington and Yodzis, 2002; Trojan and Pekalski, 2003; Baggio et al., 2010; Salau et al., 2012). Predator death is indirectly linked most of the time to predation interaction through an energy reserve (Droz and Pekalski, 2001; Cuddington and Yodzis, 2002; Trojan and Pekalski, 2003; Wilensky and Reisman, 2006; Karsai and Kampis, 2011), but some models use fixed death rates (Baggio et al., 2010; Salau et al., 2012). All individual models could benefit from greater explanations to allow a complete understanding of how each presumption might impact the final results of the model.

## 5. Conclusions

The population-driven individual-based (PDIB) model developed in this study illustrated that it is possible to handle both population-based and individual-based representations in the modelling of predator–prey population dynamics, while retaining an essential feature of the Lotka–Volterra population-based (PB) model: the periodic shifted evolution in the sizes of both populations. This PDIB model exhibited the same characteristic behaviours as the PB model, with local variations related to the stochasticity of some processes. These two models are not independent of one another: some of the PDIB model's parameters are the same as the PB model, such as the reproduction of prey and mortality of predators, while others result from the spatialisation of the interaction process of predation. However, this PDIB model succeeded in limiting the number of parameters used and enabled a focus on the effects of spatialising the predation interaction on population dynamics. This methodology can be applied to many models, as long as their authors can identify the key processes on which they wish to focus.

Other examples of individual-based predator–prey models show that the process of predation could be modelled in different ways. The scale on which each parameter is calibrated can vary according to many factors: particular ecological assumptions, particular interactions or processes studied *etc.* These particular choices should be taken into account when parameterising the models. Furthermore these models often spatialise a large number of parameters at once. This should be done in several steps in order to be able to understand the particular effects of spatialisation on each of these parameters individually. Adding complexity to the individual-based model increases difficulties when trying to compare it to the related population model.

Finally, it would also be interesting to apply this approach to more complex population models (Hanski et al., 1993; González-Olivares and Ramos-Jiliberto, 2003; Ma et al., 2009; Chen et al., 2010), the only limitation being the possibility of translating them to an individual-based approach. It could also be used to study other spatially explicit presumptions such as the effects of fragmentation.

### Acknowledgements

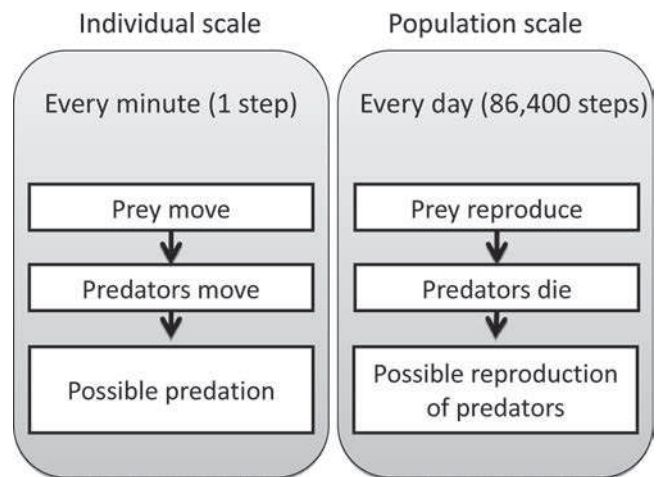
The authors would like to thank the MAPS network (multi-agent modelling of spatialised phenomena) and the RNSC (French national network of complex systems) for supporting this work.

### Appendix 1

The following ODD protocol (Grimm et al., 2006) presents all the details of this study's population-driven individual-based model.

#### Purpose

The population-driven individual-based predator–prey model is developed to illustrate how a process usually studied on the scale of a population can be modelled on an individual scale and still retain all its characteristics while limiting the number of parameters studied. In fact, the characteristic behaviour of the Lotka–Volterra model (population cyclicity) has been observed in previous individual-based models, but to do this, the authors have added several parameters (prey resources, limit on the number of prey *etc.*) that are not represented in the original model. In this model, only the parameters directly impacting the predation relationship are calibrated on an individual scale. The other parameters are calibrated at population cycle. This particular parameterisation allows the characteristic cyclic behaviour of the population model to



**Fig. 6.** Summary of the processes occurring in the model. Processes scaled at individual level are executed every time step (minute). Processes scaled at population level are executed every day (86,400 steps).

be observed, while focusing on the effects of spatialisation of the predation interaction by limiting the number of parameters introduced when constructing the model. This population-driven individual-based model is then used to explore spatialisation and environment heterogeneity. To do so the predation distance is varied and spatial refuges for the prey are added.

#### Entities, state variables and scales

The model is a two-dimensional, patch-based, individual-based model. Two populations are represented in the model: prey and predators. Population-driven processes, such as reproduction or natural mortality, occur once a day. Individual movement occurs every minute and can induce the predation of prey by a predator. Predators perceive their prey according to a predation distance (in metres).

The landscape is a  $200 \times 200$  torus grid. Each cell in the grid represents a patch. Patches can either represent refuges or grasslands. Each patch of the model corresponds to one hectare (total of 40,000 hectares) and one patch can contain several agents. Refuges offer a shelter for prey by inhibiting prey perception by the predators, therefore refuges do not apply to a fixed proportion or number of prey in this model, but to a fixed density of refuges through which individuals can pass at any time step. Prey or predators do not directly perceive refuges. Therefore prey do not

**Table 1**

Values of the different initial parameters in the study's individual-based model.

Parameter	Description	Value
Prey-born-rate	Prey birth rate	1.5/365 birth rate/day
Predator-born-rate	Ratio between the number of prey consumed ( $b$ ) and number of predators produced by reproduction ( $d$ ). Corresponds to the number of prey consumed needed in order to produce offspring.	0.006
Predator-die	Predator death rate	0.25/365 death rate/day
Init-prey-population	Number of initial prey	833
Init-predator-population	Number of initial predators	30
Predator-speed	Movement speed of predators	0.95 m/s
Prey-speed	Movement speed of prey	0.50 m/s

particularly seek shelter but can pass through them during their random movement. The proportion of refuges in the landscape (%) is defined by the refuge density parameter in the model, which can vary from 0 to 100% refuge patches. The refuge patches are randomly distributed throughout the landscape.

Each step of the simulation corresponds to one minute.

Process overview and scheduling

At each time-step (minute), the processes scaled at individual level occur Fig. 6. Prey and predators move, and prey can be consumed by predators if they are perceived by a predator (through predation distance). Each day in the simulation (86,400 steps), population-driven processes occur:

- prey can reproduce according to a probability of reproduction derived from the annual reproduction rate of the population model ( $a/365$ ) and, if so, a prey is randomly placed in the landscape
- predators can die according to a probability of natural death ( $c$ ), also derived from the population model
- predators can reproduce according to the number of prey consumed and the parameter ( $d$ ) representing at population scale the consumption of prey needed to give birth to one individual.

Design concepts

**Emergence:** Population dynamics (population size, fluctuations etc.) emerge from the behaviour of individuals through movement and predation in combination with the population-driven birth and death rates. The model also explores the effects of spatial heterogeneity on the population dynamics of the prey and predators through the proportion of refuges placed in the landscape.

**Interaction:** The interaction between individuals considered in this model is the predation interaction. It is represented through a perception form: when a predator detects a prey in an area around him, the predator moves to the prey and this prey is killed. The perception area is represented by a circle with a radius equal to the predation distance parameter value.

**Stochasticity:** During initialisation, refuge patches are distributed randomly across the landscape depending on the refuge density parameter, which represents the percentage of refuge cells in the environment. The individuals are also randomly distributed, as are the offspring of each population. This scheme is followed for reproduction because it is considered to be population driven, i.e. not considering each individual, but applying a birth rate to the whole population. The movement of individuals is also semi-random (see submodels) except when predators feed on prey and move to the location of the prey eaten.

Observation

The evolution of both prey and predator populations is monitored during the simulations. The evolution of population size over time is represented, but also the phase portrait of this evolution. In addition, the predation rate is followed.

Details

**Initialisation** The parameters are calibrated in order to obtain a coexistence over time of both populations when no refuges are available (homogeneous environment). The prey and predators are randomly placed upon the landscape. Table 1 illustrates the initial parameters and their value.

Submodels

Movement

Movement is semi-random, with individuals heading at a random angle in front of them of between  $-60$  and  $60^\circ$  at each time step. The speed of movement for a predator is 0.95 m/s and 0.50 for a prey.

Predation

Each prey perceived by a predator (through predation distance) is consumed and disappears from the environment at the next time step.

## References

- Baggio, J.A., Salau, K., Janssen, M.A., Schoon, M.L., Bodin, Ö., 2010. Landscape connectivity and predator–prey population dynamics. *Landsc. Ecol.* 26, 33–45. doi:<http://dx.doi.org/10.1007/s10980-010-9493-y>.
- Bascompte, J., Solé, R.V., Martinez, N., 1997. Population cycles and spatial patterns in snowshoe hares: an individual-oriented simulation. *J. Theor. Biol.* 187, 213–222.
- Butcher, J.C., 1987. *The Numerical Analysis of Ordinary Differential Equations: Runge–Kutta and General Linear Methods*. Wiley-Interscience.
- Chen, L., Chen, F., Chen, L., 2010. Qualitative analysis of a predator–prey model with Holling type II functional response incorporating a constant prey refuge. *Nonlinear Anal. Real World Appl.* 11, 246–252.
- Cuddington, K., Yodzis, P., 2002. Predator–prey dynamics and movement in fractal environments. *Am. Nat.* 160, 119–134.
- Droz, M., Pekalski, A., 2001. Coexistence in a predator–prey system. *Phys. Rev. E* 63, 051909.
- González-Olivares, E., Ramos-Jiliberto, R., 2003. Dynamic consequences of prey refuges in a simple model system: more prey: fewer predators and enhanced stability. *Ecol. Modell.* 166, 135–146.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K., Huse, G., 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Modell.* 198, 115–126.
- Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecol. Modell.* 115, 129–148. doi:[http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(98)).
- Hanski, I., Turchin, P.K., Korpimäki, n.d.E., Henttonen, H., 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature* 364, 232–235.
- Harrison, G.W., 1979. Global stability of predator–prey interactions. *J. Math. Biol.* 8, 159–171.
- Hilty, J.A., Lidicker Jr., W.Z., Merenlender, A., 2006. *Corridor Ecology: the Science and Practice of Linking Landscapes for Biodiversity Conservation*. Island Press.
- Huston, M., DeAngelis, D., Post, W., 1988. New computer models unify ecological theory. *Bioscience* 682–691.
- Karsai, I., Kampis, G., 2011. Connected fragmented habitats facilitate stable coexistence dynamics. *Ecol. Modell.* 222, 447–455.
- Lotka, A.J., 1920. Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 6, 410.
- Ma, Z., Li, W., Zhao, Y., Wang, W., Zhang, H., Li, Z., 2009. Effects of prey refuges on a predator–prey model with a class of functional responses: the role of refuges. *J. Math. Biosci.* 218, 73–79.
- Myung, I.J., 2000. The importance of complexity in model selection. *J. Math. Psychol.* 44, 190–204.
- Ruxton, G.D., 1995. Short term refuge use and stability of predator–prey models. *Theor. Popul. Biol.* 47, 1–17.
- Salau, K., Schoon, M.L., Baggio, J.A., Janssen, M.A., 2012. Varying effects of connectivity and dispersal on interacting species dynamics. *Ecol. Modell.* 242, 81–91. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.028>.
- Takeuchi, Y., 1996. *Global Dynamical Properties of Lotka–Volterra Systems*. World Scientist.
- Taylor, R.J., 1984. *Predation*. Chapman and Hall, New York, pp. 163.
- Trojan, K., Pekalski, A., 2003. Dynamics of a predator–prey model in a habitat with cover. *Phys. Stat. Mech. Appl.* 330, 130–138.
- Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560.
- Wilensky, U., Reisman, K., 2006. Thinking like a wolf, a sheep, or a firefly: learning biology through constructing and testing computational theories—an embodied modeling approach. *Cognit. Instr.* 24, 171–209. doi:[http://dx.doi.org/10.1207/s1532690xci2402\\_1](http://dx.doi.org/10.1207/s1532690xci2402_1).
- Wilson, W.G., 1996. Lotka's game in predator–prey theory: linking populations to individuals. *Theor. Popul. Biol.* 50, 368–393.
- Wilson, W.G., 1998. Resolving discrepancies between deterministic population models and individual-based simulations. *Am. Nat.* 151, 116–134.
- Ylönen, H., Pech, R., Davis, S., 2003. Heterogeneous landscapes and the role of refuge on the population dynamics of a specialist predator and its prey. *Evol. Ecol.* 17, 349–369.



### 3. Conclusion de chapitre

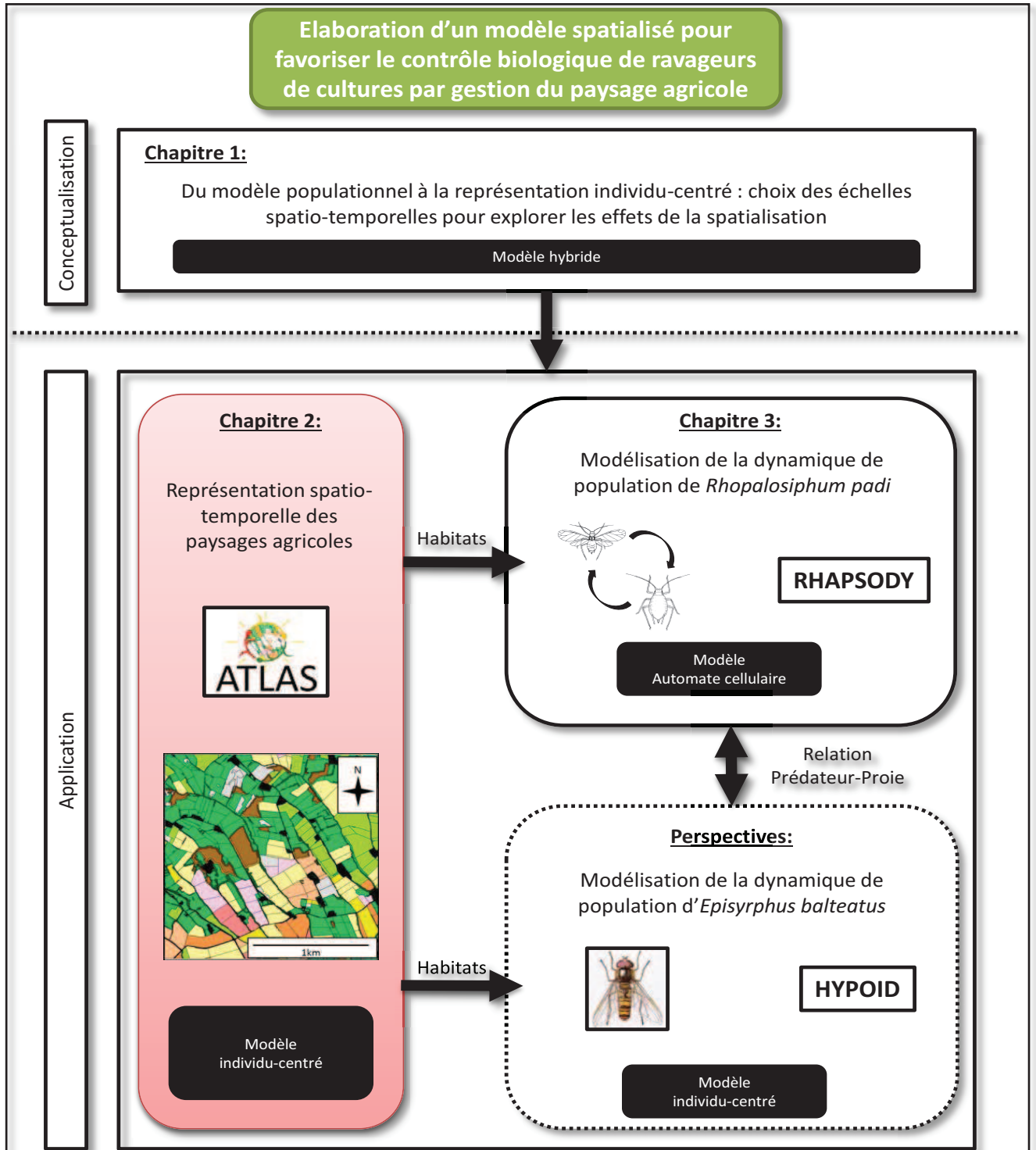
Avec cet article, nous proposons une nouvelle approche hybride, mélangeant paramètres calibrés au niveau de l'individu (paramètres clés du processus de prédation : mortalité de proies et naissance des prédateurs) et paramètres calibrés au niveau de la population. Avec ce modèle hybride, nous retrouvons dans un premier temps l'équilibre dynamique caractéristique du modèle de Lotka-Volterra tout en limitant le nombre de paramètres considérés. Cette approche hybride est facilement reproductible pour tout modèle spatialisé et à l'avantage de permettre de pouvoir facilement identifier et quantifier les effets de la spatialisation et de l'hétérogénéité individuelle de chaque paramètre sur le phénomène étudié. Dans notre cas, nous avons pu explorer les effets de la spatialisation en faisant varier à la fois la distance de prédation et le pourcentage de refuges pour les proies dans le paysage. L'évolution temporelle des deux populations est la plus stable à une distance de prédation de 30m et une densité de refuges de l'ordre de 30% au sein du paysage. Lorsque l'on s'éloigne de ces valeurs pour ces deux paramètres individuellement, la stabilité temporelle des populations diminue.

La relation prédateur-proie offre une illustration de la forte hétérogénéité de modélisation et de représentation d'un même phénomène au sein de la littérature. Un même processus ou paramètre peut être représenté à des échelles spatio-temporelles et à des niveaux fonctionnels différents (Baggio et al., 2010; Cuddington and Yodzis, 2002; Droz and Pękalski, 2001; Karsai and Kampis, 2011; Trojan and Pękalski, 2003). Les résultats en termes de stabilité des dynamiques de population diffèrent suivant ces modèles. Il est ainsi d'autant plus important de s'assurer que le niveau fonctionnel choisi et les échelles spatio-temporelles de représentation qui en découlent sont les plus pertinents pour répondre aux objectifs précis du modèle. Nous encourageons également les auteurs de ce genre de modèles à présenter clairement ces choix pour chaque paramètre et processus afin de rendre la comparaison de modèles plus facile.

Enfin, ce travail de réflexion sur le choix des niveaux fonctionnel de chaque processus, et ainsi des échelles spatio-temporelles de représentation des paramètres est important et se retrouve à chacune des étapes de conception du modèle général de la thèse. Nous présenterons ces choix pour chaque modèle de la thèse au début des chapitres suivants.

## CHAPITRE 2 :

### UNE REPRESENTATION SPATIO-TEMPORELLE DES PAYSAGES AGRICOLES : DEVELOPPEMENT DU MODELE « AGRICULTURAL LANDSCAPE SIMULATOR » (ATLAS)



## 1. Introduction

Après avoir mis en avant les besoins d'une réflexion sur le choix des niveaux fonctionnels des différents processus et des échelles spatiales de représentation des paramètres, nous présentons dans ce chapitre la réflexion et la conception du premier module du modèle de la thèse essentiel pour l'étude interactions entre le paysage agricole et les dynamiques de population: la simulation spatio-temporelle du paysage agricole.

Pour modéliser les dynamiques de population des ravageurs et leurs ennemis naturels, il est d'abord essentiel de modéliser le paysage dans lequel ils évoluent. Ces espèces dépendent de différents habitats au sein du paysage agricole pour pouvoir réaliser leur cycle de vie. Une des particularités des paysages agricoles est leur forte variabilité spatio-temporelle en termes de configuration et composition. Cette variabilité s'explique par la gestion anthropique des différentes entités spatiales (parcelles cultivées, forêts) par les agriculteurs et gestionnaires. Les parcelles cultivées sont un parfait exemple de cette variabilité, au travers notamment les rotations (succession des cultures sur une même parcelle) et la phénologie des cultures (l'ensemble des stades de croissance de la plante), qui entraînent des différences inter et intra-annuelles des proportions de chaque culture au sein du paysage agricole. Afin de pouvoir étudier les interactions entre le paysage (habitats) et les populations, il est donc essentiel d'obtenir une représentation réaliste de la disponibilité spatio-temporelle des habitats en considérant les différents processus provoquant cette variabilité caractéristique.

De nombreux modèles permettant la simulation spatio-temporelle des paysages agricoles sont déjà disponibles dans la littérature (Castellazzi et al., 2007; Gaucherel et al., 2006; Holzworth et al., 2014; Van Delden et al., 2010), cependant nous détaillons dans l'introduction de cet article pourquoi ces modèles ne correspondent pas à nos objectifs de modélisation. Nous présentons dans ce chapitre le modèle de simulation du paysage agricole que nous avons développé : **ATLAS** (Agricultural LandscApe Simulator).

Au sein d'ATLAS, nous focalisons principalement sur la disponibilité spatio-temporelle des cultures. Principale ressource des ravageurs, les cultures sont les couverts les plus variables au sein du paysage en lien avec les pratiques agricoles décrites précédemment. Ainsi, notre modèle présente deux objectifs fondamentaux liés à la disponibilité des cultures au sein du paysage : (i) associer à chaque rotation une surface afin d'obtenir des surfaces annuelles pour chaque culture respectant les surfaces observées in situ et (ii) distribuer chaque rotation au sein des parcelles du paysage afin de respecter la répartition spatiale observée in situ pour chaque culture (concentrée ou non). Ces objectifs sont réalisés, notamment grâce à l'utilisation d'un algorithme d'optimisation sous contraintes. Nous rendons ce script, développé sous R (Team, 2000), disponible pour les futurs utilisateurs d'ATLAS.

Afin de calibrer et valider notre modèle par rapport à nos objectifs de représentation de la disponibilité spatio-temporelle des cultures, nous l'avons appliqué aux deux paysages décrits dans le matériel et méthode, très contrastés en termes de structure, de composition et de pratiques agricoles. Nos critères de validation du modèle, en terme de capacité à reproduire de façon réaliste les paysages agricoles, reposent sur la surface moyenne annuelle attribuée à chaque culture, ainsi que sur la concentration spatiale des cultures (« clustering » des cultures dites généralement agrégées dans l'espace).



### Choix des échelles spatio-temporelles de représentation des paramètres

Pour répondre à nos objectifs de modélisation des dynamiques du paysage agricole, nous avons choisi la parcelle comme entité de représentation. En effet, le niveau de détail que nous souhaitons dans ATLAS est à la fois l'occupation du sol et la phénologie des cultures, que nous considérons homogène sur une même parcelle. Le paysage dans ATLAS est constitué de parcelles dites temporellement « statiques » (i.e. forêts, haies, routes) qui n'évoluent pas au cours de la simulation, et de parcelles dites « dynamiques » qui elles, évoluent au travers de changement d'occupation du sol (rotations) et/ou de stades phénologiques différents (phénologie). Le niveau de détail dans le choix de la taxonomie des parcelles en termes d'occupation du sol est laissé libre pour l'utilisateur. Par exemple, dans notre problématique, nous n'avons pas besoin de détailler les forêts en termes de composition. Cependant, pour d'autres problématiques, il peut être intéressant de différencier les forêts (chênaie, frênaie...). Ainsi, chaque parcelle du paysage est représentée en tant qu'individu, et les processus mobilisés dans ATLAS se déroulent à cette échelle, dans un modèle individu-centré.

Le pas de temps temporel est la journée. Ce choix se justifie essentiellement par les pratiques agricoles (date de semis, date de récolte) et par la phénologie des cultures qui évolue suivant des valeurs d'accumulation de degrés-jours.

## **2. Article présenté :**

**Thierry H.,** Vialatte A., Choisis J.P., Gaudou B., Parry H., Zullo A. & Monteil C. (Environmental Modelling and Software, **sous révision**). Simulating spatially-explicit crop dynamics of agricultural landscapes: the ATLAS simulator.

# Simulating spatially-explicit crop dynamics of agricultural landscapes: the ATLAS simulator

**Hugo Thierry<sup>a\*</sup>, Aude Vialatte<sup>a</sup>, Jean-Philippe Choisis<sup>b</sup>, Benoit Gaudou<sup>c</sup>, Hazel Parry<sup>d</sup>, Anthony Zullo<sup>a</sup> & Claude Monteil<sup>a</sup>**

<sup>a</sup> *University of Toulouse, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France*

<sup>b</sup> *INRA, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France*

<sup>c</sup> *University of Toulouse, UMR 5505 IRIT, F-31042 Toulouse, France*

<sup>d</sup> *CSIRO, EcoSciences Precinct, Dutton Park, 4102, Queensland, Australia*

\*corresponding author: [hugo.thierry@ensat.fr](mailto:hugo.thierry@ensat.fr), +33777306884

## HIGHLIGHTS

- We present a spatially-explicit crop phenology and rotation model called ATLAS.
- The model is intended to be linked with organism population dynamics.
- Two case studies are presented on contrasting landscapes.
- ATLAS reproduces realistic configuration and composition of studied landscapes.
- A wide range of landscape management scenarios can be explored using ATLAS.

## ABSTRACT

The spatially-explicit Agricultural Landscape Simulator (ATLAS) simulates realistic spatial-temporal crop availability at the landscape scale through crop rotations and crop phenology. Intended to be linked to organism population dynamics, the simulator is developed in a multi-agent platform. The model relies on initial GIS inputs for landscape composition and configuration. Users define typical rotations and crop phenology stages to be included, according to their objectives. In the study, we present two applications to contrasting landscapes, where ATLAS is capable of simulating accurate composition (crop area) and configuration (crop clustering) dynamics. ATLAS has potential applicability to a range of contrasting agricultural

landscapes. The benefits of such a simulator are the possibility to study the effects of various simulated management scenarios of crop spatio-temporal availability in relation to target organisms and/or specific ecological processes (e.g. pest, biological control), within a single model framework.

## KEYWORDS

- Multi-agent simulation
- Individual-based
- Land use
- Spatially-explicit
- Landscape dynamics
- Crop management

## Software availability

The ATLAS model is implemented in the GAMA modeling and simulation development environment which is freely-available for Windows, Mac OS X, and Linux operating systems (<https://code.google.com/p/gama-platform/>).

All desktop applications require the Java Runtime Environment.

Contact the corresponding author for information on the release date of the ATLAS module.

## 1. Introduction

Agroecosystems are characterized by high spatial and temporal instability, due to human management through agricultural practices such as crop rotations, and climatic conditions influencing crop phenology. Crop phenology can be defined as the study of the timing of cyclic recurring events (e.g. phenological stages) of the plant. This high spatio-temporal variability of crop covers within agricultural landscapes has an important impact on the habitat availability for animal organisms; indeed, many depend on various resources to fulfill their life cycles (e.g. Landis et al., 2000;

Médiène et al., 2011). In particular, biological control of pests by natural enemies is dependent on a range of habitat availability within the agricultural landscape, and can be highly impacted by changes in the crop cover as new crops are introduced (e.g. Vialatte et al., 2006; Altieri and Nicholls, 2004). For example, pests such as cereal aphids will rely on different crops as nutritional resources throughout the year (Vialatte et al., 2007). Hoverflies, which are natural enemies of cereal aphids, are strongly associated with pastures and forest elements as habitats within the landscape throughout the year (Alignier et al., 2014; Sarthou et al., 2005). Thus, better comprehension of the interactions between the agricultural landscape and these populations could lead to increase in the efficiency of biological control through landscape management.

Several models that simulate agricultural landscapes are already available. Models such as the Agricultural Production Systems sIMulator (APSIM; Holzworth et al., 2014) allow a highly detailed simulation of crop phenology through time, in a non-spatial context. Other agricultural landscape models such as LandSFACTS (Castellazzi et al., 2010, 2007), DYPAL (Gaucherel et al., 2006) or LUMOCAP (van Delden et al., 2010), are on the other hand spatially-explicit and focus on agricultural practices, with the goal to explore the effects of crop allocation from year to year across the landscape to help decision-makers assess potential impacts on the quality of agricultural landscapes through selected landscape indicators. These models are not intended to be linked to population dynamics and do not consider within-year crop dynamics such as planting dates or crop phenology. Others, such as the Animal, Landscape and Man Simulation System model (ALMASS; Topping et al., 2003), are developed to study the interactions between organism (e.g. pest, natural enemies) population dynamics and the agricultural landscape and thus consider crop management and phenology at a highly detailed level.

Many biological processes such as pollinator feeding (Dafni, 1992), mammal movement (Quin et al., 2000) or pest reproduction (Kieckhefer and Gellner, 1988) are effectively tied to specific crop stages and environmental conditions. Thus, being able to detail different crop phenological stages and their availability through space and time is essential. However, the simulation of highly detailed agricultural practices lead to the requirement for data for a large number of parameters (in the case of ALMASS this also includes farm management). This high number of parameters can make it

difficult to understand the influence of each parameter on the final results (Myung, 2000). Moreover, using such sophisticated freeware requires a high degree of programming skill to apply and interpret, limiting its accessibility to a large user base (Thorbeck et al., 2009) and limiting its application beyond the geographical region or systems for which it was developed. Some models focus on crop rotations within one field (CropSys; Caldwell and Hansen, 1993). Others focus on decision-driven crop rotations through time, with crop succession depending on several factors such as weather, farmer decisions and economics (Cabelguenne et al., 1990; Holzworth et al., 2014). But to our knowledge none focus on adapting typical crop rotations to the studied landscape to reproduce realistic mean areas assigned to each crop through time, as ATLAS does.

This paper presents the Agricultural Landscape Simulator (ATLAS) which is a freely available model, capable of producing a realistic spatialized representation of agricultural landscapes through time with the aim of being linked to organism population dynamics. In particular, ATLAS takes into account both landscape composition and configuration, which are known to be an important influence on population dynamics (Fahrig et al., 2011, 2015). This paper focuses just on how crop elements of the landscape are handled in ATLAS. The model was developed to explore a large range of scenarios through the modification of agricultural practices and landscape heterogeneity (i.e. composition and configuration), which can lead to identifying how landscape changes may impact on population dynamics of agriculturally beneficial and harmful organisms.

## 2 Methods

### 2.1 The ATLAS model

The Agricultural Landscape Simulator (ATLAS) is a new model, focusing on reproducing the general characteristic spatial-temporal patterns (composition, configuration crop availability) of agricultural landscapes in relation to organism population dynamics. We present the ATLAS model the using the ODD (Overview, Design concepts, Detail) protocol for describing individual and agent-based models defined by Grimm et al. (2010, 2006). The purpose of the model, how it is designed and all the concepts behind it are detailed in this section.

## 2.1.1 Overview

### 2.1.1.1 Purpose

The purpose of ATLAS is to simulate a dynamic agricultural landscape reproducing the same general pattern in terms of configuration, composition and crop availability throughout the year as the studied landscape. ATLAS simulates realistic crop spatial-temporal availability with detailed crop phenology and realistic crop rotations. It can be used to simulate a wide range of agricultural landscapes and can be interfaced with individual-based models developed for any organism that interacts with agricultural environments. This tool facilitates the spatial study of potential effects of landscape management scenarios on the interactions between landscapes and organism population dynamics. ATLAS also relies on a smaller number of parameters and inputs compared to other agricultural landscape models.

### 2.1.1.2 Entities, state variables, and scales

In the ATLAS model, the environment is defined by a **Landscape**, composed of „**Patch**“ agents (self-contained entities which represent real world objects). A patch is a spatial entity, simply a field, a forest patch, a hedgerow or another spatial entity of the landscape, and remains fixed in dimensions and location in space and time. Each patch is assigned a **Land use** (e.g. Corn, Forest, Hedgerow, Other...) which defines how the patch will behave throughout the simulation, and a **Land cover** (e.g. CoverWheat, CoverForest, CoverBareGround) which defines what cover is actually on the patch. Each land use can either be static or dynamic through time. Any land use can be defined in ATLAS, and the level of detail (e.g. Forest or Pine Forest and Oak Forest) can be represented, depending on the needs of the scientific question to be answered. A static land use will keep the same land cover throughout the simulation with no phenology considered (e.g. forest). On the other hand, dynamic land uses evolve through time either by detailed phenological stages (i.e. crop growth throughout the season) and/or by being part of a **crop rotation** (which is the practice of growing a series of dissimilar/different types of crops in the same area in sequential seasons). Land covers therefore represent the current cover of the patch and are assigned certain dynamic parameters (e.g. colour, height) which are

important for the visualization of the evolution of the landscape covers, but can also have a specific impact on ecological processes (e.g. potential effects of hedge height on insect movement, Lewis, 1969; Lewis and Dibley, 1970). **Crop rotations** are characterized by the user with a code name and a list of the succession of crops that occur in this rotation. A „crop rotation“ submodel is used in ATLAS to assign the user-defined crop rotations to field patches in the landscape based on several criteria (area, clustering) detailed in the submodel section. All the parameters included in ATLAS are described in the following table (Table 1).

When crop patches are assigned a rotation, the land uses assigned to the patch will change over time, following the sequence defined by the rotation. The crop land use class contains all the parameters that determine the crop phenology. For each crop, the phenology can be chosen to be very simple (only contain info on crop sowing and harvest dates) or more detailed if there is an important relationship between the study organism and the crop phenology. For example, if the crop’s stages have an impact on the population dynamics by providing resources to individuals (e.g. flowering crop stage in relation to pollinators), then the crop should be phenologically detailed if the research question is such that those dynamics should be taken into account. In this case, the crop has a specific Boolean value (“isPhenologicallyDetailed” = True) and further parameters are then needed (i.e. info on crop stages and growing degree day thresholds, see Table 1). Each patch growing a phenologically detailed annual crop contains a parameter that records the phenological state of the crop. Concerning detailed phenology, the current version of ATLAS only allows annual crops to be modelled (not perennial). Multiple crops within the year can be simulated in ATLAS.

The „clustered“ Land use parameter is used in the crop rotation attribution submodel. It is user-defined and will constrain rotation attribution. Rotations containing clustered crops will be assigned to patches adjacent to one another within the landscape. The clustered status of a crop (“isClustered” Boolean parameter) is defined from the data and agronomic expert. It reflects agronomical or environmental constraints found in the landscape (e.g. topography, distance to water) and is used to define if the crop needs to be spatially clustered or not.



Table 1: Overview of parameters which describe the landscape relationships and crop phenological development in the ATLAS model. Each patch is assigned a „land use“, a „land cover“ and when the patch is a field, a „crop rotation“. Example values/classes for each parameter of the model are provided.

Parameter	Description	Values
<b>Land use</b>		
<b>name</b>	Name of the land use	Wheat, Forest, Other...
<b>isDynamicThroughTime</b>	Defines if the land use needs to be dynamic through time in the model, either by being part of a rotation or being phenologically detailed.	True or False
<b>isPartOfRotation</b>	Defines if the land use is part of a crop rotation. This defines which patches need to be assigned a rotation at the initialization of the model.	True or False
<b>isPhenologicallyDetailed</b>	Defines if the land use should be detailed phenologically (see crop phenology submodel).	True or False
<b>isAnnual</b>	In the case of a detailed phenology, this defines which phenological submodel should be used. In the current version of ATLAS, only annual phenology is considered.	True or False
<b>isClustered</b>	Indicates if the crop should be clustered within the landscape.	True or False
<b>Phenology related land use parameters</b>		
<b>startSowingDate</b>	Date at which sowing commences for this cover in the studied agricultural landscape (Julian date)	318, 91, 257...
<b>maximumHarvestDate</b>	Last plausible date at which the crop land cover is generally harvested (Julian date)	196, 274, 256...
<b>baseTemperature</b>	The base growth temperature under which the organism stops its growth. This is taken into account when calculating the degree days.	0°C, 6°C...
<b>cropSowingDelay</b>	Defines the window (in days) from the startSowingDate during which a sowing date will be chosen for the field (see crop phenology submodel)	>= 0
<b>cropHarvestDelay</b>	Defines the window (in days) from when the crop becomes harvestable during which a harvest date will be chosen for the field (see crop phenology submodel)	>= 0
<b>phenologicalStages</b>	A list of all the phenological stages considered for a phenologically detailed crop.	Emergence, Boot,
<b>GDDThresholds</b>	Growing degree days thresholds for each phenological stage	120, 950, 1500...
<b>phenologicalHeights</b>	The height of each crop stage (meters) in the 3D representation of the landscape.	>= 0
<b>Crop Rotation</b>		
<b>name</b>	Short but meaningful name, characteristic of each rotation (for example, WhTeCo4 is a rotation of Wheat, Temporary Pasture and Corn on 4 years)	WhTeCo4
<b>succession</b>	List of each successive crop defining the crop rotation	Wheat, Wheat, Temporary Pasture, Corn
<b>referenceArea</b>	Area (in any given metric) that should be assigned to the rotation in the model (see rotations attribution submodel).	> 0
<b>Land cover</b>		
<b>name</b>	Name of the land cover	CoverWheat, CoverForest...
<b>colour</b>	Colour in rgb of the land cover in the model visualization	0:255;0:255;0:255
<b>baseHeight</b>	Height of the land cover (in meters) in the model visualization. This height is updated depending on the crop stage for crop land covers	>= 0
<b>Patch</b>		
<b>rotation</b>	The crop rotation assigned to the patch (if the initial land use is part of a rotation)	WheTem7, Cor1
<b>plannedLanduse</b>	The land use actually assigned to the patch	Wheat, Forest
<b>currentLandcover</b>	The current land cover available on the patch	CoverWheat
<b>actualSowingDate</b>	The delay in days between the startSowingDate of the crop and the actual date of sowing of the field	From 0 to cropSowingDelay
<b>actualHarvestDate</b>	The delay in days between when the crop becomes harvestable and the actual harvest date of the field	From 0 to cropHarvestDelay
<b>successionIndex</b>	At which stage (crop) of the rotation the patch is actually in	>= 1
<b>cropStage</b>	Stage of the current Land cover if it is a phenologically detailed crop	Sowed, Boot, Flowering...
<b>GDDCumulated</b>	Number of cumulated growing degree days of the phenologically detailed crop (see crop phenology submodel)	>= 0
<b>size</b>	Area of the patch in meters.	>= 0m

## **Spatial scale**

Any scale of agricultural landscape can be taken into account (shape and size).

## **Temporal scale**

Crop rotations and phenology (described in the ODD submodels section) are driven by a record of historical climate. These climatic conditions can be considered at any hourly time step depending on data availability and to facilitate modelling sub-daily processes when organisms are added to the landscape. For example, this can be necessary when organisms have specific flight periods or diurnal/nocturnal behaviors (Kring, 1972; Shimoda and Honda, 2013). Nevertheless, landscape dynamic processes such as crop phenology occur at a daily time step. The initial Julian day of the simulation and the number of simulated years can be chosen.

### **2.1.1.3 Process overview and scheduling**

At a daily time step, each crop field is updated according to crop rotations and crop phenology. Other “static” elements of the landscape do not evolve through time. The different steps to achieve the update of the fields are described in figure 1. Each field is assigned a land use (crop) that should be grown, defined by the crop rotation assigned to this field. Every day, the crop phenology submodel (see submodel section) evaluates if the crop is actually grown or not on the field, and if so, what phenological stage of the crop has been reached.

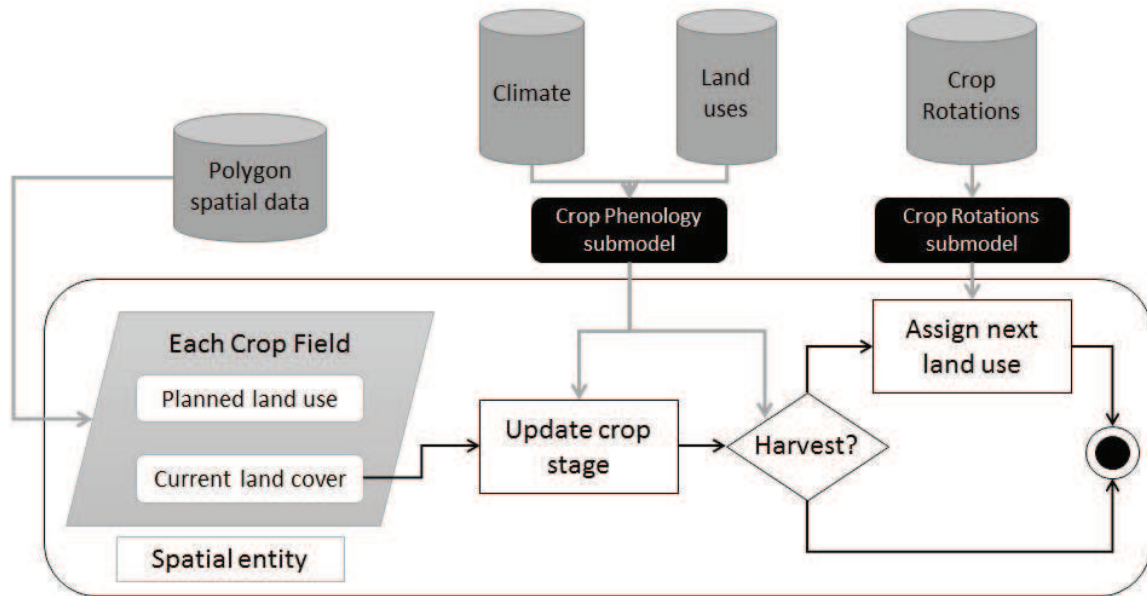


Figure 1: Model flow diagram for daily updating and evaluating the land covers of each field in the landscape, with the different input data and submodels represented.

## 2.1.2 Design Concepts

### *Basic principles*

The simulation is initialized and calibrated using reference areas (mean crop area and clustering) estimated at the landscape scale and based on a user-defined period of at least one year of data. The global pattern of the simulated landscape is intended to reflect the characteristics of the studied landscape during this period. Crop rotations should be defined in accordance with the agricultural practices observed over the same period. Because of the fact that ATLAS is driven by reference metrics estimated on a period of time, the user should be aware that exceptional events (e.g. major changes in agricultural practices such as crop introduction, or extreme climatic events such as droughts) within this period can influence the global pattern of the simulated landscape. Thus, in general we recommend focusing on periods without these events. On the other hand, ATLAS could be used as a tool with which to study the impact of such exceptional events or agricultural practices (transitions between two periods), as scenarios.

## ***Emergence***

Spatial-temporal crop phenology and availability emerges from the behaviour of each field within the landscape.

## ***Stochasticity***

Rotation assignation to each patch is partly random (see „assigning rotations“ submodel). In order to represent the variability farmers can face when sowing and harvesting their crops we also added stochasticity in the process (see „crop phenology“ submodel).

## ***Observation***

Graphical output of the model is available in 2D and 3D, showing the spatio-temporal dynamics of the landscape (Figure 2) using the user-defined parameters (such as name and height) for each land cover as well as the rotations simulated. All pre-defined model outputs are illustrated in appendix A. The choice of a 3D representation of the landscape in ATLAS facilitates communication of the structure of the landscape and allows us to link land cover heights to specific population dynamics (such as movement, Wratten et al., 2003).



Figure 2: 2D (a) and 3D (b) representation of the simulated landscape within the ATLAS model.

## **2.1.3 Details**

### **2.1.3.1 Initialization**

The landscape is initialized through the input of an ESRI GIS shapefile of the landscape for any given year with available land use data. Potential crops fields are identified in the model using the land use assigned in the shapefile. Each crop field is assigned a crop rotation and a random starting point within this rotation following a deterministic uniform law (see „assigning rotations“ submodel). Because of the difficulty of knowing the exact phenological stage of the crops at the initial simulation date, crops that are already assigned to be growing when the model is initialized follow the non-detailed phenology model (see „crop phenology“ submodel). Thus, ATLAS simulations start with a burn-in period for phenologically detailed crops already grown at the initialization that lasts until all initial crops are harvested.

### **2.1.3.2 Input Data**

Examples of how data should be input in the model can be found in appendix B.

### **2.1.3.3 Sub-models**

There are two sub-models in ATLAS: rotation attribution and crop phenology.

#### ***Rotation attribution***

- 1- Case 1: Rotations for each specific field are known

If the user wants to assign a specific rotation to each field, the rotation should be defined as an attribute of the field in the GIS shapefile of the landscape. ATLAS will automatically assign this rotation to the patch and define a random starting point within this rotation.

- 2- Case 2: Rotations for each field are not known

If the rotations of each field are not known, ATLAS will assign a rotation to each field according to user-defined rotation areas and clustering constraints defined in the following section.

Firstly, the mean area assigned to each crop in the studied landscape throughout the years of data is defined. These values are used by ATLAS as reference values, which we aim to reproduce by assigning specific areas to each rotation. The mean area assigned to each crop over the years of the simulation must be equal to the reference value as it is an essential criteria for the reproduction of the global pattern of the studied landscape.

The areas to assign to each rotation are calculated through an optimization under constraints method detailed in appendix D. To do so, we developed an algorithm that we implemented in the software R (R Core Team, 2014) which uses the “Least Squares with Equalities and Inequalities” method (Isei) from the `limSolve` package in R. The user needs to run the script in R, using the same input files (crop rotations and the reference area of each crop). An error threshold representing the percentage of error considered satisfactory between the simulated crop areas and the reference areas can be defined.

Secondly, crop clustering is evaluated, as some crops are spatially constrained in agricultural landscapes. Estimating the clustering criteria (clustered or non-clustered) of each crop can be done through the combination of a clustering indicator such as the Average Nearest Neighbor Index (ANN) (e.g. as available in ArcGIS) and agronomic knowledge on specific constraints applicable to crops (e.g. distance to water points or landscape topography).

Finally, rotations are assigned by the model to each field in the landscape. An initial field is selected for each rotation, with the criteria of having a land use contained in the crop rotation. The model then assigns each rotation (following the order defined in the crop rotation csv) to remaining fields until the area assigned corresponds to the user-defined rotation area with a user defined error threshold. If one of the crops is clustered in this rotation, it will assign the rotation to the nearest field from the initial patch that fulfills area conditions (the sum of all patches assigned does not exceed the area calculated + the error threshold defined). If none of the crops are clustered, random patches across the landscape are assigned. The user defined error threshold



represents the error acceptable in terms of area assigned to the rotation and is expressed as a percentage. Increasing this threshold can lead to increasing the difference between the simulated crop areas and the reference values, depending on the frequency of the crop within the rotation. Including this error threshold is necessary since a stochastic attribution of fields amongst the landscape does not always assign the exact area defined as an input. The last rotation is assigned to all the remaining fields. Increasing the error threshold facilitates crop clustering, allowing more assignation possibilities by widening the assignation conditions. Nevertheless, we encourage the users to use the smallest error threshold first, and increase it if not satisfied with the actual crop clustering observed.

When assigning rotations, ATLAS automatically identifies all possible starting points (initial land use and land cover) amongst the rotation’s chronology based on the user-chosen initial day of the simulation. For each patch where a rotation is assigned, a starting point is chosen amongst all the potential ones using a discrete uniform law (each starting the point has the same probability of attribution). In figure 3, which gives an example of four potential starting points (dashed lines) for a specific four year rotation started on September 14<sup>th</sup>, two potential starting points can be found for the same land use (sorghum). This occurs for land uses spanning more than a year.

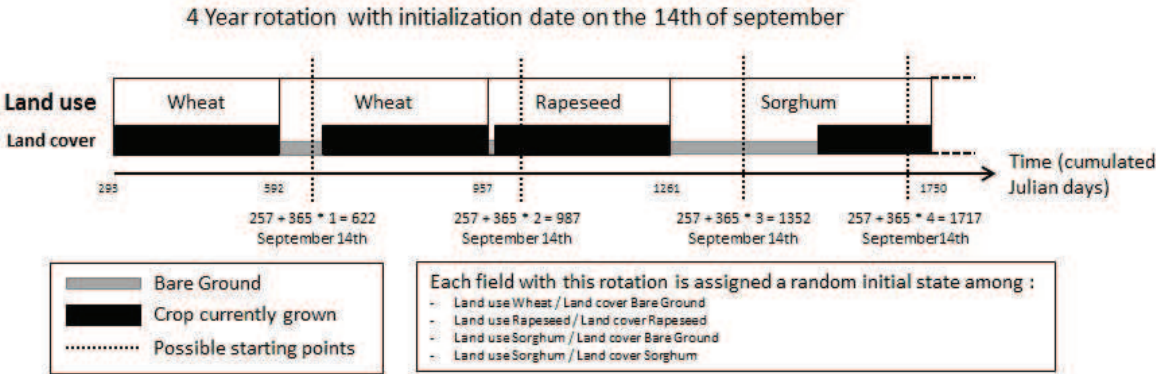


Figure 3: Example of the possible initialization states (dashed lines) amongst one rotation (Wheat, wheat, rapeseed, sorghum rotation) with a four year duration for a specific initial date (14<sup>th</sup> of September). Land uses indicate the actual crop to be grown on the field according to the sequence defined by the rotation and the land cover indicates the actual cover simulated on the field. Each field where this rotation is assigned will be initialized (assigned a land use and land cover) at one of the starting points randomly. In this example, four starting points amongst the rotation can be identified.



## ***Crop phenology***

### 1- Non-detailed crops

Non-detailed crops are not represented using phenological stages. The crop is simply present on the field between the (fixed) crop sowing and harvest dates.

### 2- Detailed crops

Crops with phenology that potentially influences the studied population dynamics need to be precisely modelled and are represented through detailed phenological stages. Figure 4 describes the different processes applied to a phenologically detailed crop field. For each resource crop, a sowing window is defined by the initial sowing date and a maximum sowing delay defined by the user. For each patch growing this crop, a random value drawn from a uniform distribution within this window is defined as the field sowing date. This represents the constraints farmers can face in determining an actual sowing date (machine availability, personal schedule...). Once the field sowing date is reached, the model checks if rain has fallen on that day. If so, the sowing is delayed to the next day and so on until no rain occurs.

Once the field is sown, the model calculates the number of degree-days cumulated each day ( $d$ ), taking into account base temperature of the crop:

$$Degree\ Days_d = \frac{T_{max}(d) + T_{min}(d)}{2} - T_{base}$$

With  $T_{max}$  and  $T_{min}$  representing daily maximum and minimum temperatures and  $T_{base}$  representing the base temperature of the crop.

When the growing degree-days threshold is reached for the next phenological stage, the crop enters this stage, starting with emergence of the crop. Any phenological stages can be defined but emergence and harvestable are the only two mandatory stages. As for the sowing date, a harvest window is defined for each crop through a maximum harvest delay value defined by the user. This also represents the constraints farmers can face when planning to harvest their crops. Each patch is assigned a field harvest delay value (days) randomly chosen between 0 and the

maximum harvest delay value. When the crop becomes harvestable, the field harvest date is defined by adding the delay value to the actual day the crop becomes harvestable. When the field harvest date is reached, the farmer will be able to harvest if no rain has fallen on the harvest day. If rain has fallen then, the harvest is delayed to the next day without rain. In case of cold years with high levels of precipitation, the maximum crop harvest date triggers the harvest of the crop, irrespective of its phenological stage and weather conditions.

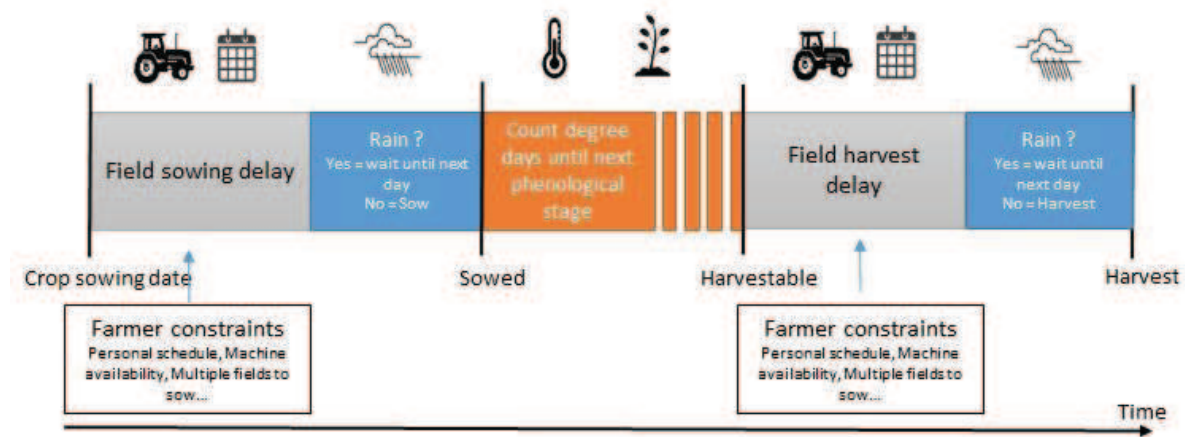


Figure 4: The different factors taken into account when simulating crop growth. Farmer constraints are represented as randomly chosen delays for sowing and harvest within a time window defined by the user. Rain influences the actual sowing and harvest dates. Crop growth is entirely driven by cumulated degree-days.

### 2.1.4 The GAMA Platform

The GAMA modeling and simulation development environment (Grignard et al., 2013) is the most suitable platform for the ATLAS model for the following reasons. Firstly, the GAML language used in GAMA facilitates object-based programming, necessary for the multi-agent modelling used to describe the behaviour of each field, and secondly it allows the user to readily develop agent-based simulations for organisms that link directly to ATLAS. Thirdly, GAMA easily handles GIS data through built-in functions (for example direct spatial modifications on the different elements composing a landscape in terms of shape, placement and attributes). It is

also possible to export the simulated landscape and any value of the simulation parameters describing the spatial entities as shapefiles at any moment in the simulation.

## 2.2 Application of ATLAS

### 2.2.1 Two landscapes intended to be linked to cereal aphid populations

ATLAS is a modeling framework ideal for simulating population dynamics and/or organism movement within the landscape. This enables exploration of the effects of landscape dynamics on organism survival and behavior. The choice of organism will determine which crops should be simulated with detailed phenologically. In this paper, both simulated landscapes are intended to be linked to cereal aphids (specifically *Rhopalosiphum Padi* sp.). This pest feeds on cereals such as wheat, barley, corn and sorghum, and can be influenced by different crop stages (mainly through different reproduction rates, Kieckhefer and Gellner, 1988). To fulfill their cycles, population also depend on crop overlapping (mainly summer/winter crops, Vialatte et al., 2007). Thus these four crops should be phenologically detailed in this study. Simulated crop stages were selected based on the requirements of cereal aphid populations.

### 2.2.2 Description of the landscapes

In order to calibrate, test and illustrate the mechanics behind ATLAS, we apply the model to two different agricultural landscapes. The first one, called “Vallées et Coteaux de Gascogne” (VCG) is a 620 hectares (2x2km<sup>2</sup>) area located in the temperate south west of France (43°16’22” N, 0°51’7” E). It is characterized by a high amount of native vegetation and long crop rotations mixing arable crops with pastures for mowing and livestock grazing. The second landscape called “Bowenville” (BWN) is a 15,000 hectares area (Circle with a diameter of 14km) located in sub-tropical Queensland, Australia (27°17’39” S, 151°26’31” E). It represents a much more intensive agricultural system, with very low quantities of

native vegetation and very short crop rotations, exclusively composed of arable annual crops.

The two landscapes are contrasting in terms of shape and size. Figure 5 shows the digitized landscapes used to initialize the model for both of the landscapes. VCG was initialized using 2011 field observations and BWN was initialized using 2012 field observations. VCG reference metrics were derived from three years of observations whereas BWN only had two years of available data. The mean reference areas of each crop for both landscapes can be found in appendix C (Table C.1).

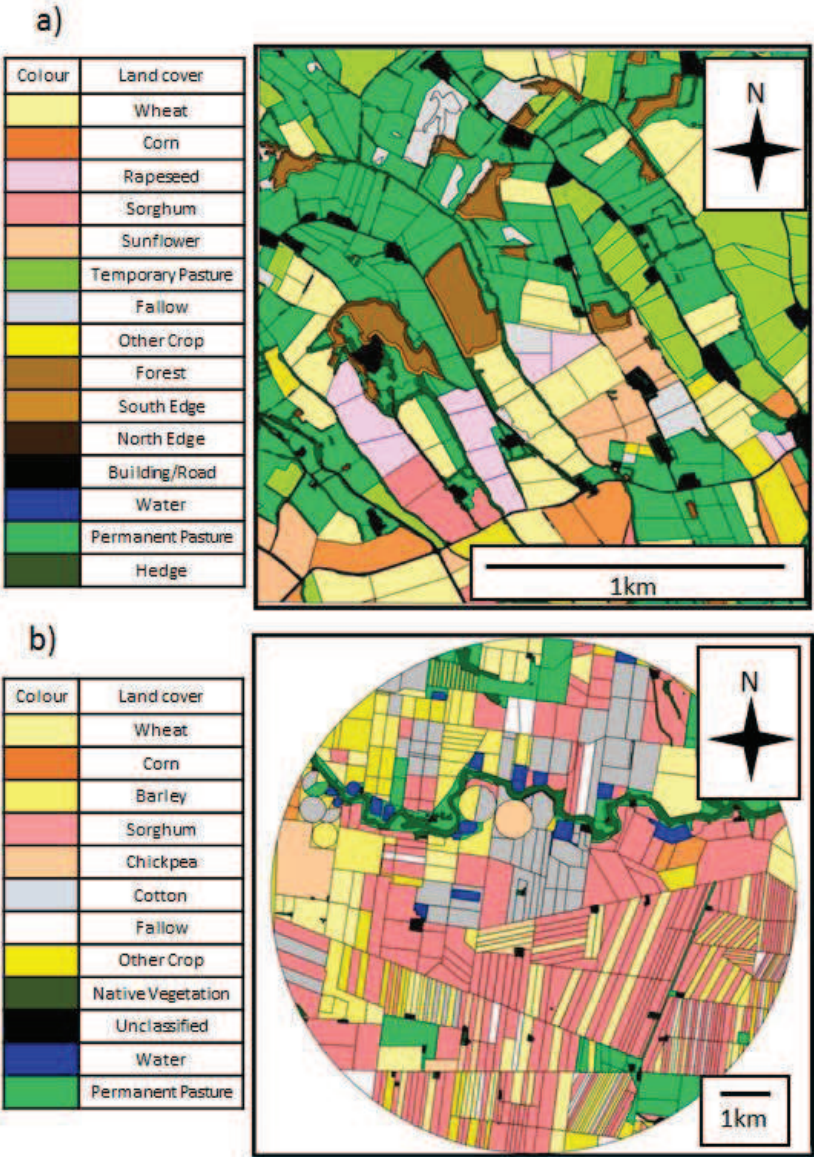


Figure 5: Digitized GIS shapefiles of both the VCG (a) and BWN (b) landscapes. The land uses represented are based on the field observations of the years 2011 (VCG) and 2012 (BWN).

Climate data was recorded using onsite weather stations for five years (2008 – 2012) for both landscapes.

The land uses used for both landscapes are detailed in Appendix C (Table C.2). Wheat, barley, sorghum and corn are modeled as possible resources for cereal aphid populations (`isPhenologicallyDetailed = True`) and thus go through detailed phenological crop stages (Appendix C, Table C.3). We limited the maximum delay in both sowing and harvesting to 15 days as we consider this 2 week period to reflect the time window within which these processes usually occur within a landscape. Growing degree-day thresholds for each crop may differ between both landscapes because of the use of different cultivars, mostly region specific. The clustering status of each crop was defined according to analysis of the data using the average nearest neighbor index and agronomic knowledge. The ANN values indicate sorghum as both clustered and dispersed in the data depending on the year considered (Clustering values described in the results section).

Crop rotations were defined in both landscapes through agronomic expert knowledge (Table 2). Agronomic knowledge from experts of the VCG area allowed us to determine that sorghum is usually clustered in the VCG landscape, due to spatial (water availability) and topographic constraints. Sowing and harvest dates for each crop differ a lot between the landscapes because of the different seasonality in the northern and southern hemispheres. VCG is characterized by a small number of rotations with a high number of successive covers, often integrating grazing into the rotation through temporary pastures. BWN, on the contrary, is a highly intensive landscape, composed of a high number of short rotations, mostly alternating between summer and winter crops from one year to another. The areas assigned to each rotation were defined using the methodology explained in the rotation attributions submodel.

Table 2: Crop rotations used to simulate both agricultural landscapes

Landscape	Rotation Name	Area assigned (m <sup>2</sup> )	Crop 1	Crop 2	Crop 3	Crop 4	Crop 5	Crop 6	Crop 7
<b>VCG</b>	WhRaSo4	261 026	Wheat	Wheat	Rapeseed	Sorghum			
	Cor1	221 112	Corn						
	WheRap3	175 989	Wheat	Wheat	Rapeseed				
	WheSun3	632 642	Wheat	Wheat	Sunflower				
	WhTeCo4	109 291	Wheat	Wheat	Tem. Pasture	Corn			
	WhTeSu4	334 462	Wheat	Tem. Pasture	Wheat	Sunflower			
	WheTem7	880 675	Wheat	Wheat	Tem. Pasture	Tem. Pasture	Tem. Pasture	Tem. Pasture	Temporary pasture
	Cor1	1 115 644	Corn						
	SorBar2	2 082 648	FallowWinter	Sorghum	FallowSummer	Barley			
	CotBar2	4 951 598	FallowWinter	Cotton	FallowSummer	Barley			
<b>BWN</b>	CotWhe2	1 547 471	FallowWinter	Cotton	FallowSummer	Wheat			
	SorWhe2	1 267 975	FallowWinter	Sorghum	FallowSummer	Wheat			
	Cot1	7 763 037	Cotton						
	CotChi2	4 732 454	FallowWinter	Cotton	FallowSummer	Chickpea			
	SorChi2	2 984 526	FallowWinter	Sorghum	FallowSummer	Chickpea			
	Bar1	9 922 483	Barley						
	Whe1	18 626 127	Wheat						
	SorCot2	19 201 742	Sorghum	Cotton					
	Sor1	52 329 133	Sorghum						

. Each rotation is characterized by a name, an area (defined by the user, see assigning rotations submodel) and each cover described in the order of appearance.



### 2.2.3 Simulation Planning

Each landscape is simulated 30 times on a 10 year simulation. The 10 years window was chosen since it allowed a the longest crop rotation to be simulated once, and others multiple times. The agricultural practices observed within a 10 year window are usually relatively stable and this period appears appropriate according to socio-economical and global changes. The first year of the simulation (year 0) is used to initialize the crop sequences and crop phenology submodels. The error thresholds that are used to estimate the area assigned to each rotation and that are also used when assigning rotations to the landscape are fixed at 3%. For validation purposes, the total area and the average nearest neighbor index were calculated each year for each crop. The daily area assigned to phenological stages of each crop was also collected during the simulations to explore phenology.

## 3 Results

The results section is divided into two sub-sections. Firstly, we present the validation of ATLAS to the two studied agro-ecosystems by considering the general pattern of the landscape in terms of area assigned to each crop per year and the capacity of the modeled clustering to replicate the studied landscapes. Secondly, we consider how crop phenology evolution through time and how sowing and harvest windows, defined by user-assigned delays, can influence the periods of availability of each crop through time.

### 3.1 Preservation of the composition and configuration parameters of the landscape through crop rotations

79 % (2844 out of 3600) of the simulated areas were within the range of area values observed in the two studied agro-ecosystems (Figure 6 and 7). Variability from one year to another and from one simulation to another occurred; nevertheless all mean simulated areas throughout all simulations remain within the range of values observed in the data. Only temporary pastures (VCG) and sorghum (BWN) seem to be consistently underestimated, with yearly means between 5 and 15% lower than the reference value. In the BWN landscape, the yearly area assigned to corn does



not vary as corn is simulated as a monoculture, thus grown in the same place year after year.

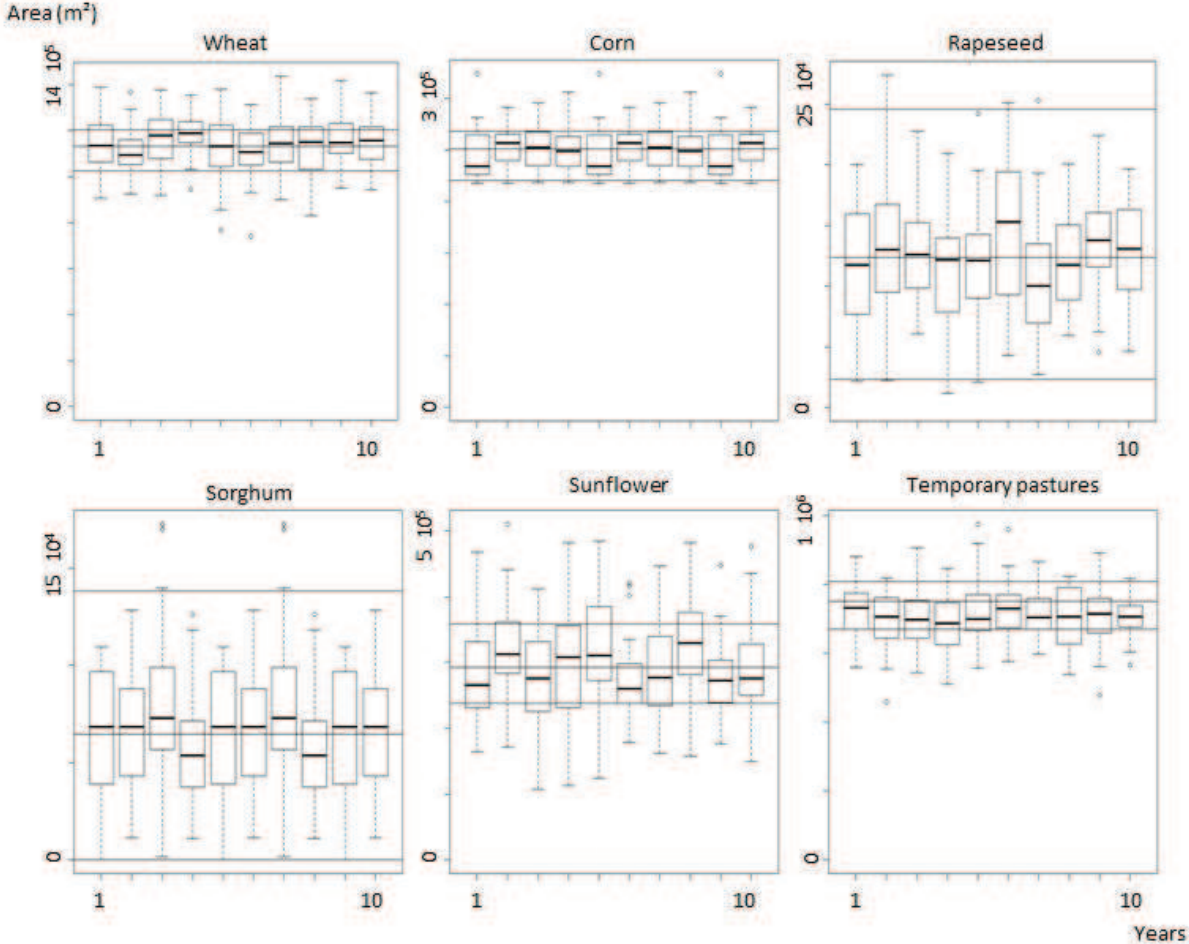


Figure 6: Boxplots of the yearly areas assigned to each crop cover in the VCG landscape throughout 30 simulations. The three black lines in each plot represent the minimum, maximum and mean areas observed in the VCG landscape.

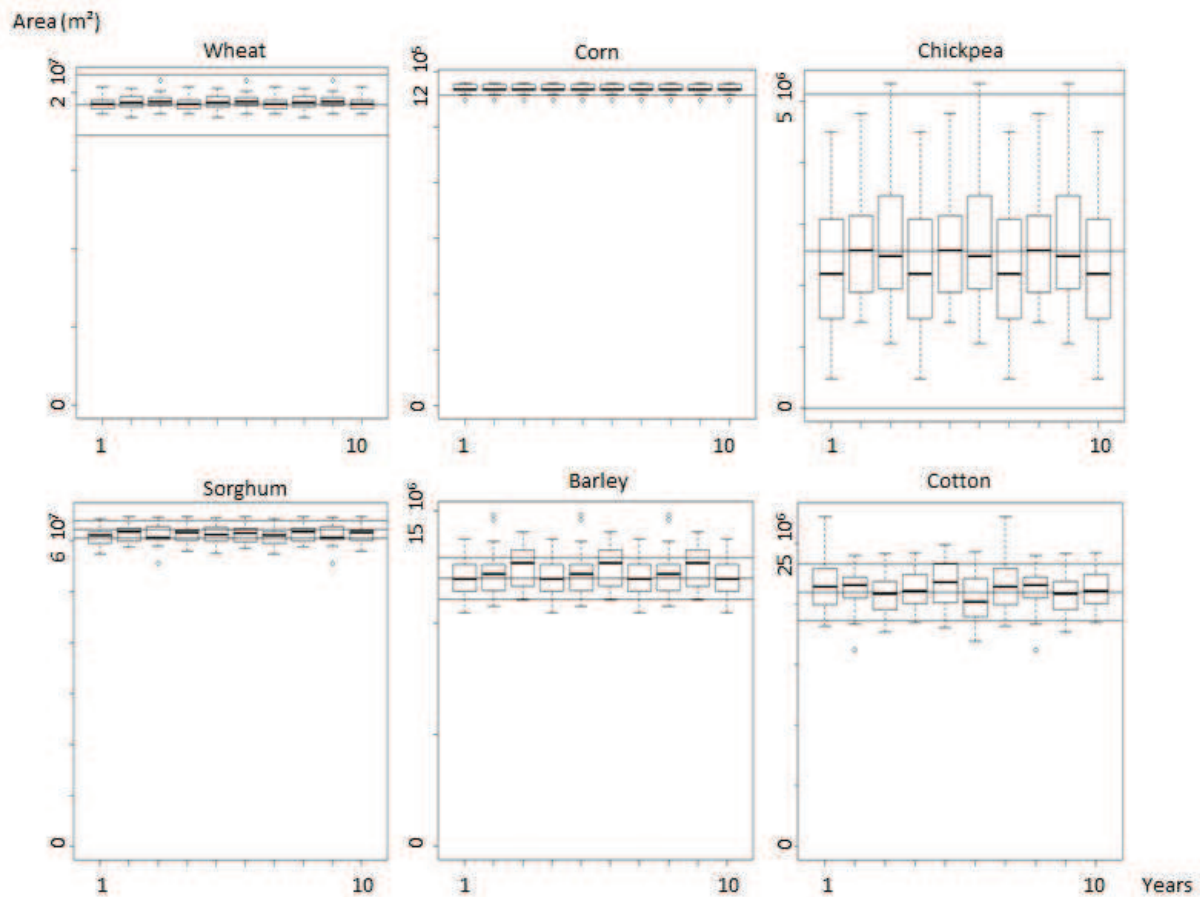


Figure 7: Boxplots of the yearly areas assigned to each crop cover in the BWN landscape throughout 30 simulations. The three black lines in each plot represent the minimum, maximum and mean areas observed in the BWN landscape.

In the BWN landscape, where all crops were parameterized as clustered crops, 100% of the ANN values indicated a satisfactory clustering of all these crops (Table 3; values < 2.58). In the VCG landscape, a 100% replication rate of clustering is not reproduced. Nevertheless, four crops out of the five that should be clustered are so in over 87% of the simulated years. Temporary pastures in the VCG landscape are the only exception. Considered as a clustered crop, they are efficiently clustered in the simulated landscape in only 25% of the years. This is explained by the high amount of non-crop elements fragmenting the landscape in this area and the fact temporary pastures are essentially represented in the last rotation that was assigned.

Table 3: Summary of the Average nearest neighbor values observed in the data and simulated

Landscape	Crop	Data ANN Values			isClustered	Simulated ANN Values (percentage in each category)			Mean simulated ANN
		2010	2011	2012		Clustered < -2.58	Random	Dispersed >2.58	
VCG	Wheat	-0.76	0.89	-1.83	False	1%	85%	14%	0,78
	Rapeseed	n.a	-0.28	-2.31	True	87%	13%	0%	-2,57
	Corn	-2.75	0.38	-4.10	True	97%	3%	0%	-3,48
	Temporary pasture	-2.58	-3.82	-4.15	True	25%	75%	0%	-0,89
	Sorghum	n.a	4.42	-2.82	True	87%	13%	0%	-2,30
	Sunflower	-2.08	-2.09	-2.30	True	90%	10%	0%	-2,71
BWN	Wheat	n.a	-4.83	-5.25	True	100%	0%	0%	-9,58
	Barley	n.a	-6.12	-8.12	True	100%	0%	0%	-8,20
	Sorghum	n.a	-7.17	-6.01	True	100%	0%	0%	-7,27
	Corn	n.a	-3.51	-3.51	True	100%	0%	0%	-3,40
	Chickpea	n.a	n.a	-2.72	True	100%	0%	0%	-3,99
	Cotton	n.a	-5.33	-7.25	True	100%	0%	0%	-5,82

The ANN values obtained through the data are listed in the table. The isClustered parameter defines how the crop was considered in ATLAS. The results of the 30 simulations are detailed in the simulated ANN values.

### 3.2 Effects of crop phenology and weather conditions on crop availability

The time frame in which fields are sown or harvested for all crops vary from one year to another, with a window of three weeks for sowing and up to three months for harvest (Figure 8). In the VCG landscape, 2010 (Year 2) corresponds to a specifically cold and wet year and leads to delayed crop emergence (two weeks later than the other years) and harvest of crops (up to one month later). In contrast, 2011 (year 3) was a relatively hot year, leading to earlier emergence and harvest of crops (10-30 days earlier in comparison with 2010). In the fourth and fifth years of the BWN landscape, sorghum had relatively large (from 80 to 96 days) delays compared to the other years before being harvested. These years correspond to meteorological years with cooler summers. On the other hand, harvest of winter crops such as barley and wheat were delayed in the first two years because of particularly cold and rainy winters, with harvest occurring up to three months later than the other years.

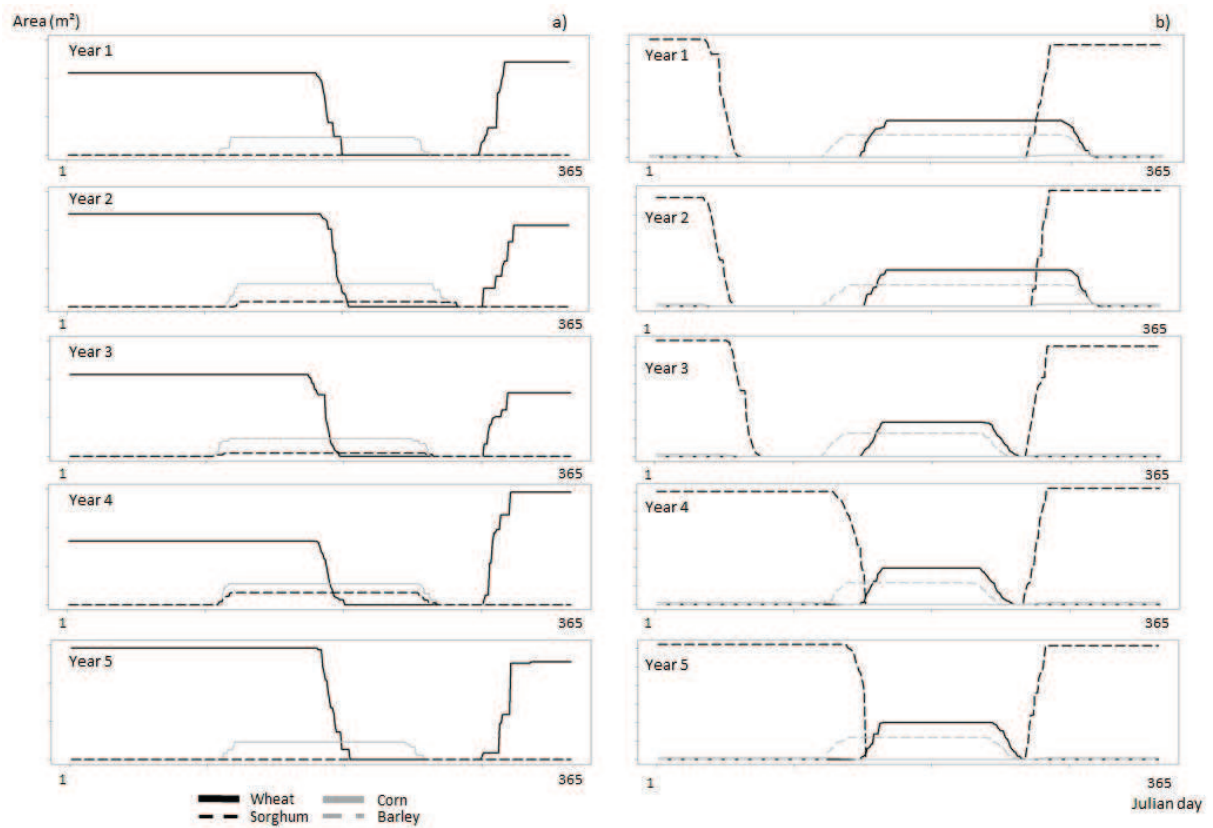


Figure 8: Areas assigned to phenologically detailed crops (wheat, barley, corn and sorghum) during the first five years of a randomly chosen simulation for the VCG landscape (a) and the BWN landscape (b). Each year represents different climate conditions defined by the data. For the VCG landscape, the second year (2010) is a particularly cold and wet year whereas the third year (2011) was the hottest and driest. In BWN, year one and two (2009 and 2010) had particularly cold winters. Year four and five (2012 and 2008) had colder summers than usual.

Table 4: Maximum windows and mean durations of sowing and harvest of crops amongst 30 independent simulations (10 years simulated in each simulation) within both landscapes.

Landscape	Crop	Mean proportion within all fields (%)	Maximum sowing window (Julian days)	Maximum harvest window (Julian days)	Mean sowing duration (days)	Mean harvest duration (days)	Mean overlapping period with...			
							Wheat	Barley	Corn	Sorghum
VCG	Wheat	43%	294 – 319	179 – 205	16	17.5		\	106	104
	Corn	10%	92 – 110	250 – 284	11	13	106	\	\	164
	Sorghum	2%	93 - 109	253 – 284	6.5	7	104	\	164	\
BWN	Wheat	16%	146 – 161	239 – 329	13	21.5		140	29	31
	Barley	10%	116 – 131	230 – 325	13.5	22.5	140		31	35
	Corn	1%	261 – 277	36 – 145	12.5	18	29	31		186
	Sorghum	53%	261 - 277	43 – 152	15	28	31	35	186	

The mean proportion of the crop amongst all fields throughout the simulations is described in the table. Maximum windows represent the minimum and maximum Julian days at which sowing and harvest occurred throughout the simulations. Overlapping periods are defined by the number of days both crop are simultaneously grown.

Phenological availability of the different resource crops simulated in both landscapes appears highly variable from one year to another (Table 4). The harvest windows of crops are wide with up to 109 days between the earliest observed harvest and the latest across simulations in the case of Sorghum.

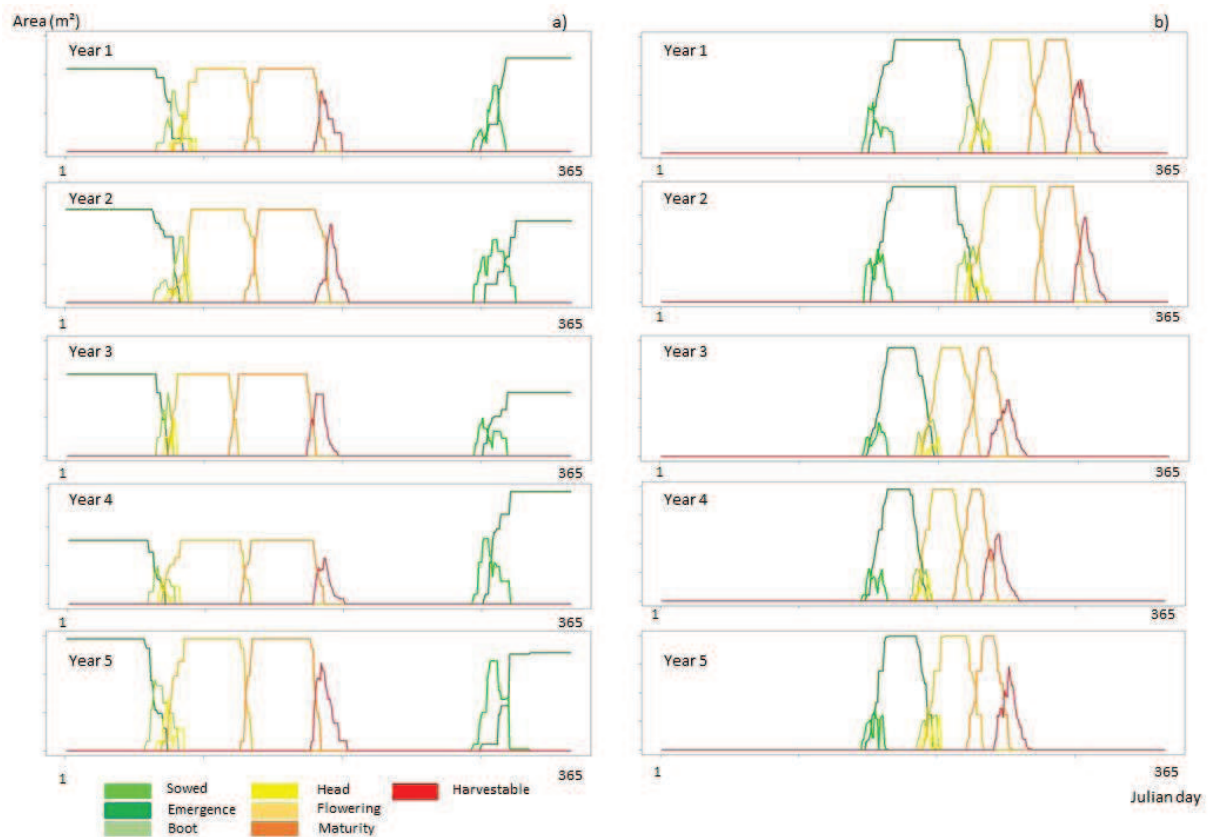


Figure 9: Area assigned to each wheat crop stage through time during 5 years of a randomly chosen simulation of the VCG landscape (a) and the BWN landscape (b).

Weather conditions impacted the phenological stages of crops (e.g. wheat; Figure 9). In the BWN landscape, periods of availability of crop stages can differ by up to two months depending on temperature and rainfall conditions. The VCG landscape is more homogeneous from one year to another with periods of availability for each crop stage varying for a maximum of two weeks.

#### 4 Discussion and Conclusion

The ATLAS model is capable of accurately simulating landscape composition and configuration parameters in two contrasting landscapes. In ATLAS, mean area assigned to each crop per year is directly derived from observed data, which is used to obtain reference values. The area to assign to each rotation is estimated using a constrained optimization method with the aim of assigning a mean area to each crop as close as possible to these reference values. Thus, in both case studies, the simulated mean area assigned to each crop per year is within the variance of the

reference values (Figures 6 and 7). Crop rotations, and especially the assignation of a random initial cover within the rotation to each patch, drive inter-annual and inter-simulation variability of crop areas each year. Nevertheless, 79% of the areas values simulated in ATLAS each year remain within the boundaries defined by the observed data values at the study sites.

Crop clustering is efficiently reproduced for all crops in the BWN landscape (Table 4). In the VCG landscape, temporary pastures were not sufficiently clustered, with only 25% of the simulated years reproducing a clustered pattern in the landscape. This is due to the rotation attribution process in ATLAS. Since an error threshold is used when assigning rotations to patches of the landscape, the last rotation considered in the attribution process can be more or less impacted depending on the error threshold defined by the user. Therefore, the user should be aware of this, and consider firstly assigning the rotations containing resource crops when setting the order of assignation of the rotations within the landscape.

ATLAS spatio-temporally simulates crop phenological stages which is a huge necessity when studying population dynamics of organisms that respond to and depend on specific stages. Cereal aphids, that drive the representation choices used in the case studies on resource crops and crop stages, have different reproduction rates depending on both the crop they feed on and its phenological stage (Kieckhefer and Gellner, 1988). Thus, being able to study how agricultural practices and climate can affect not only the availability of each of these crops and their stages through space and time but also periods where several crops overlap through time (leading to movement and colonization of pest within the landscape, Vialatte et al., 2007) can help better comprehend how organism populations will behave in such a landscape. This kind of approach has applicability to many biological cases such as rodent movement (Ouin et al., 2000; Rizkalla and Swihart, 2007), deer (McShea and Schwede, 1993), pollinator dynamics (Dafni, 1992) and even epidemiology simulations such as virus-related diseases (Fabre et al., 2005). The capacity to investigate the effects of management practices on populations associated with ecosystem services is the main challenge for the transition toward a more sustainable agriculture (Gaba et al., 2014). Changes in land management practices can impact differently several ecosystem services (Balbi et al., *in press.*; Bennett et



al., 2009). ATLAS is a novel tool that facilitates exploration of these relations and the evaluation of potential management changes and their effects on ecosystem services at the landscape scale.

Other than modifying agricultural practices, ATLAS also allows spatial manipulations of the landscape elements, being able to modify the configuration and composition of the landscape to test possible effects. Further research and development is currently conducted to allow ATLAS users to directly make these modifications in the software interface.

A constraint to the use of ATLAS is access to the necessary data for modelling a given landscape. This is a common limitation to many models in the scientific domain. Obtaining the GIS data through field survey and digitization is time consuming, costly and can be difficult. Nevertheless, the availability of GIS and weather data has been increasing throughout the past decade, with the introduction of online databases and sharing technologies (e.g. PostGIS, [www.postgis.net](http://www.postgis.net)). Several studies also aim to optimize automatic methods to extract landscape elements (Fauvel et al., 2014; Herrault et al., 2013; Sheeren et al., 2009) and could highly reduce the time necessary to digitize spatial data. Concerning the agricultural practice data, crop rotations and crop phenology are highly linked to the studied landscape and require farmer enquiries or agronomic expert advice. Future developments of ATLAS could lead to the possibility of using other crop phenology models such as APSIM (Holzworth et al., 2014) to drive crop phenology as an input in the model. Non-crop elements of the landscape also play an important role when considering organism population dynamics. One of the future extensions in ATLAS is taking into account phenology of perennial landscape elements and their potential effects in terms of habitats.

Finally, ATLAS is in its early days, and future development will answer to the future needs that will come from user feedback and further applications of the model. This model is currently being linked to cereal aphid dynamics and will give a first example on the possible interactions between ATLAS and population dynamics, including an exploration of the effects of landscape management on a crop damaging insect pest.

## Acknowledgements

Thanks to the land holders for their participation and the Australian Grains Research Development Corporation (GRDC) for funding (CSE00051) to collect the land use data in the Australian landscape (Bowenville, Queensland). Thanks to Andrew Hulthen (CSIRO) and Jamie Hopkinson (DAFFQld) for their work ground-truthing the Australian data and advice on crop rotations respectively. Thanks to Lindsay Bell and Jeda Palmer (CSIRO) for extensive comments on a previous version of this manuscript that greatly helped improve clarity. We also thank Mathieu Fauvel (DYNAFOR) for his advices on the crop rotation area calculation submodel.

## References

- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A., Ouin, A., 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biol. Control* 77, 76–82.
- Balbi, S., Prado, A. del, Gallejones, P., Geevan, C.P., Pardo, G., Pérez-Miñana, E., Manrique, R., Hernandez-Santiago, C., Villa, F., n.d. Modeling trade-offs among ecosystem services in agricultural production systems. *Environ. Model. Softw.* doi:10.1016/j.envsoft.2014.12.017
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecol. Lett.* 12, 1394–1404.
- Cabelguenne, M., Jones, C.A., Marty, J.R., Dyke, P.T., Williams, J.R., 1990. Calibration and validation of EPIC for crop rotations in southern France. *Agric. Syst.* 33, 153–171.
- Caldwell, R.M., Hansen, J.W., 1993. Simulation of multiple cropping systems with CropSys, in: *Systems Approaches for Agricultural Development*. Springer, pp. 397–412.
- Castellazzi, M.S., Matthews, J., Angevin, F., Sausse, C., Wood, G.A., Burgess, P.J., Brown, I., Conrad, K.F., Perry, J.N., 2010. Simulation scenarios of spatio-temporal arrangement of crops at the landscape scale. *Environ. Model. Softw.* 25, 1881–1889.
- Castellazzi, M.S., Matthews, J., Wood, G.A., Burgess, P.J., Conrad, K.F., Perry, J.N., 2007. LandSFACTS: Software for Spatio-temporal Allocation of Crops to Fields, in: *Proceedings of 5th Annual Conference of the European Federation of IT in Agriculture*, Glasgow, UK.
- Dafni, A., 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. IRL Press Ltd.
- Fabre, F., Plantegenest, M., Mieuzyet, L., Dedryver, C.A., Letierrier, J.-L., Jacquot, E., 2005. Effects of climate and land use on the occurrence of viruliferous aphids and the epidemiology of barley yellow dwarf disease. *Agric. Ecosyst. Environ.* 106, 49–55. doi:10.1016/j.agee.2004.07.004
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S., Tischendorf, L., 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 219–234.
- Fauvel, M., Planque, C., Sheeren, D., la Mura, M.D., Cokelaer, F., Chanussou, J., Talbot, H., 2014. Robust path opening versus path opening for the detection of hedgerows in rural landscapes, in: *Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS), 2014 IEEE International*. IEEE, pp. 4910–4913.
- Gaba, S., Lescouret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Navas, M.-L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., 2014. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agron. Sustain. Dev.* 1–17.
- Gauchere, C., Giboire, N., Viaud, V., Houet, T., Baudry, J., Burel, F., 2006. A domain-specific language for patchy landscape modelling: The Brittany agricultural mosaic as a case study. *Ecol. Model.* 194, 233–243.
- Grignard, A., Taillandier, P., Gaudou, B., Vo, D.A., Huynh, N.Q., Drogoul, A., 2013. GAMA 1.6: Advancing the art of complex agent-based modeling and simulation, in: *PRIMA 2013: Principles and Practice of Multi-Agent Systems*. Springer, pp. 117–131.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K., Huse, G., 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Model.* 198, 115–126.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The ODD protocol: a review and first update. *Ecol. Model.* 221, 2760–2768.
- Herrault, P.-A., Sheeren, D., Fauvel, M., Paegelow, M., 2013. Automatic Extraction of Forests from Historical Maps Based on Unsupervised Classification in the CIE Lab Color Space, in: *Vandenbroucke, D., Bucher, B., Crompvoets, J. (Eds.), Geographic Information Science at the*

- Heart of Europe, Lecture Notes in Geoinformation and Cartography. Springer International Publishing, pp. 95–112.
- Holzworth, D.P., Huth, N.I., Zurcher, E.J., Herrmann, N.I., McLean, G., Chenu, K., van Oosterom, E.J., Snow, V., Murphy, C., Moore, A.D., 2014. APSIM—evolution towards a new generation of agricultural systems simulation. *Environ. Model. Softw.* 62, 327–350.
- Kieckhefer, R.W., Gellner, J.L., 1988. Influence of plant growth stage on cereal aphid reproduction. *Crop Sci.* 28, 688–690.
- Kring, J.B., 1972. Flight behavior of aphids. *Annu. Rev. Entomol.* 17, 461–492.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Lewis, T., 1969. The distribution of flying insects near a low hedgerow. *J. Appl. Ecol.* 443–452.
- Lewis, T., Dibley, G.C., 1970. Air movement near windbreaks and a hypothesis of the mechanism of the accumulation of airborne insects. *Ann. Appl. Biol.* 66, 477–484.
- McShea, W.J., Schwede, G., 1993. Variable acorn crops: responses of white-tailed deer and other mast consumers. *J. Mammal.* 74, 999–1006.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., de Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 491–514.
- Myung, I.J., 2000. The importance of complexity in model selection. *J. Math. Psychol.* 44, 190–204.
- Ouin, A., Paillat, G., Butet, A., Burel, F., 2000. Spatial dynamics of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in an agricultural landscape under intensive use in the Mont Saint Michel Bay (France). *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 159–165.
- Rizkalla, C.E., Swihart, R.K., 2007. Explaining movement decisions of forest rodents in fragmented landscapes. *Biol. Conserv.* 140, 339–348.
- Sarthou, J., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B., 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Eur. J. Entomol.* 102, 539.
- Sheeren, D., Bastin, N., Ouin, A., Ladet, S., Balent, G., Lacombe, J.-P., 2009. Discriminating small wooded elements in rural landscape from aerial photography: a hybrid pixel/object-based analysis approach. *Int. J. Remote Sens.* 30, 4979–4990.
- Shimoda, M., Honda, K., 2013. Insect reactions to light and its applications to pest management. *Appl. Entomol. Zool.* 48, 413–421.
- Team, R.C., 2014. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2012. Open Access Available [Httpcran R-Proj. Org.](http://cran.r-project.org)
- Thorbek, P., Forbes, V.E., Heimbach, F., Hommen, U., Thulke, H.-H., van den Brink, P., Wogram, J., Grimm, V., 2009. Ecological models for regulatory risk assessments of pesticides: Developing a strategy for the future. CRC press.
- Topping, C.J., Hansen, T.S., Jensen, T.S., Jepsen, J.U., Nikolajsen, F., Odderskær, P., 2003. ALMaSS, an agent-based model for animals in temperate European landscapes. *Ecol. Model.* 167, 65–82.
- Van Delden, H., Stuczynski, T., Ciaian, P., Paracchini, M.L., Hurkens, J., Lopatka, A., Shi, Y., Prieto, O.G., Calvo, S., van Vliet, J., 2010. Integrated assessment of agricultural policies with dynamic land use change modelling. *Ecol. Model.* 221, 2153–2166.
- Vialatte, A., Plantegenest, M., Simon, J.-C., Dedryver, C.-A., 2007. Farm-scale assessment of movement patterns and colonization dynamics of the grain aphid in arable crops and hedgerows. *Agric. For. Entomol.* 9, 337–346.
- Vialatte, A., Simon, J.-C., Dedryver, C.-A., Fabre, F., Plantegenest, M., 2006. Tracing individual movements of aphids reveals preferential routes of population transfers in agroecosystems. *Ecol. Appl.* 16, 839–844.
- Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R., Tyljanakis, J.M., 2003. Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia* 134, 605–611.

Appendix A

ATLAS has pre-defined outputs when simulating any agricultural landscape. The area assigned to each rotation (Figure A.1), the current area assigned to the different crop stages of a crop (Figure A.2) and the total areas assigned to crops through time (Figure A.3) can be viewed in the different output tabs of the simulator. Other output statistics can be easily defined by the user according to their needs.

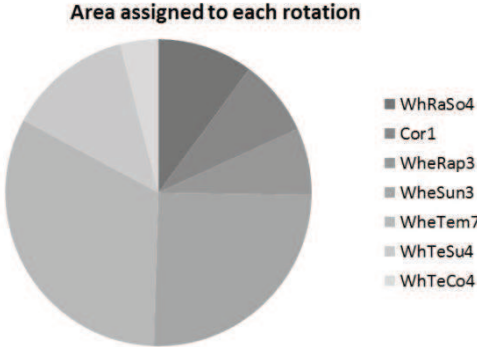


Figure A.1: Summary of the area assigned to each rotation within the simulated landscape

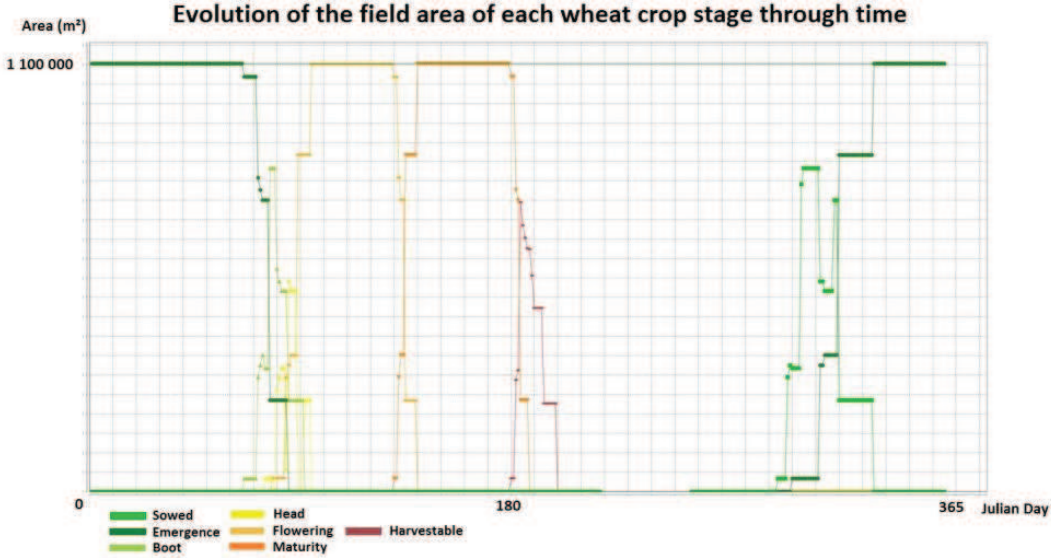


Figure A.2: Example of the evolution of the area assigned to each crop stage of wheat during year 1 of a VCG landscape simulation.

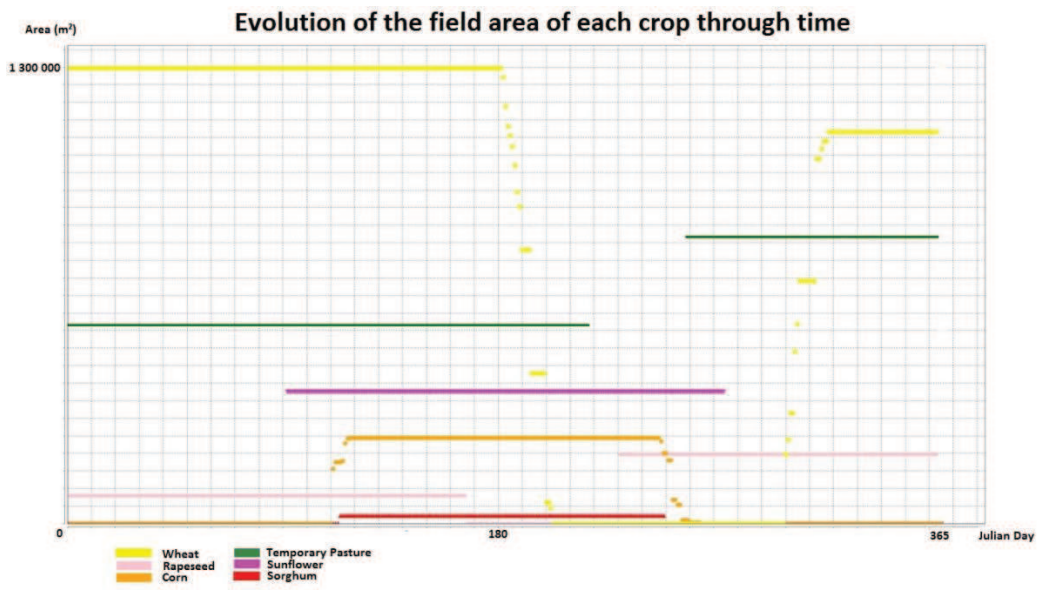


Figure A.3: Example of the evolution of the area assigned to each crop during year 1 of a VCG landscape simulation.

## Appendix B

This appendix describes the inputs needed in ATLAS.

### *Spatial data*

The user needs to input an ESRI GIS shapefile of the digitized landscape. Each patch must be assigned a land use observed from field data and the area of the polygon. An attribute may specify the rotation practiced on the field, if it is known.

### *Crop rotations*

Typical crop rotations are user-defined in a CSV file (Table B.1). Ideally these rotations would reflect actual agricultural practices for the period simulated. The area assigned to a given rotation is calculated by the user (see „Crop rotations“ submodel).

Table B.1: Example of how crop rotations should be defined in the csv file used as an input of ATLAS.

Rotation	Number of successive crops	Area to be assigned (m <sup>2</sup> )	Crop 1	Crop 2	Crop 3	Crop 4	Crop ....
<b>CeSoCo4</b>	4	125758	Cereals	Sorghum	Cereals	Corn	
<b>Cor1</b>	1	58410	Corn				

Rotations are characterized by a name, a number of successive crops, an area to be assigned defined by the user, and each crop in the order that they appear.

### *Climate*

ATLAS takes into account temperature and rainfall (Table B.2). ATLAS calculates the minimum, maximum and mean daily temperatures, used in the crop phenology submodel. Rain data (as a Boolean value, i.e. „has it rained today?“) is also necessary in relation to crop sowing and harvest (see crop phenology submodel).

If the number of years used as the input data is shorter than the number of years simulated, the model will automatically loop back to the first year of available data. The climate data files used in the model should always start at the day the simulation is initialized, which is defined by the user.



Table B.2: Example of how weather data should be defined in the csv file used as an input of ATLAS.

Day	T °C	Rain
15/09/2008	9.51	True
15/09/2008	21.22	True
15/09/2008	15.365	True
16/09/2008	9.62	True

### Land uses

Each land use represented in the landscape needs to be defined in the „Covers“ CSV file (Table B.3). The *isDynamicThroughTime* parameter (true or false) defines if the land use will evolve (either as part of a rotation and/or through detailed phenology) or remain static throughout the simulation respectively. The *isPartOfRotation* parameter defines if this land use is part of crop rotations and if so, all patches where this land use is assigned should be assigned a rotation. The *hasDetailedPhenology* parameter defines the level of detail considered for this land uses phenology (see „Crop phenology“ submodel). The parameters *startSowingDate* and *maximumHarvestDate* define the maximum time period within which the crop is usually grown. The *baseTemperature* represents the base temperature (in °C) of the crop, needed to calculate the growing degree days. And finally, the *isClustered* parameter (explained in more detail in the crop rotations submodel) defines if this crop is usually clustered or not in the studied landscape.

Table B.3: Example of the parameters characterizing each land use used in the simulation

name	abbreviation	isDynamicThroughTime	isPartOfRotation	isPhenologicallyDetailed	isAnnual	startSowingDate (Julian day)	maximumHarvestDate (Julian Day)	baseTemperature (°C)	isClustered
Sorghum	Sor	true	true	true	true	91	290	6	true
Corn	Cor	true	true	true	true	91	283	6	true

Each land use is characterized by a name and an abbreviation. `isDynamicThroughTime` indicates if this land use will be dynamic or not through time (either through land use changes or phenology). `isPartOfRotation` defines if the land use is part of a crop rotation. `isPhenologicallyDetailed` defines if it should be phenologically detailed through crop stages. `isAnnual` indicates which phenology submodel should be applied, knowing only annual phenology is available in the current version of ATLAS. The `isClustered` parameter is used in the crop rotation attribution submodel by defining which crops should be clustered within the landscape. Finally the `startSowingDate`,

`maximumHarvestDate` and `baseTemperature` are used in the crop phenology submodel

Table B.4: Example of how crop phenology of resource crops is defined in the CSV used as an input in ATLAS.

Crop	Max Sowing delay	Max Harvest delay	Stage 1	GDD Threshold 1	Resource status	Stage 3D height	Stage 2	GDD Threshold 2	Resource status	Stage 3D height
Sorghum	15	15	Emergence	120	true	0.1	Boot	936	true	0.5
Corn	15	15	Emergence	120	true	0.1	Boot	940	true	0.5

Each crop is defined by a maximum sowing and harvest delay. Then each crop stage is characterized within the table, through a name, a growing degree-days threshold at which the crop stage is reached, a resource status and a 3D height (in meters).

## *Crop Stages*

Essential parameters include phenological stage, growing degree-day threshold associated to the stage, if the phenological stage is a potential resource for the population dynamics (e.g. interactions between the flowering stage and pollinators), and the Z height value (Table B.4). The number of phenological stages that can be simulated is user-defined. Sowing and harvest delays can also be simulated (see „Crop phenology“ submodel).

## *Land covers*

Land covers are defined by a name, an abbreviation, an RGB colour and a baseHeight, which defines the height of the land cover in a 3D representation of the Landscape (Table B.5).

Table B.5: Example of how land covers are defined in the CSV used as an input in ATLAS.

<b>Name</b>	<b>Abbreviation</b>	<b>ColourR</b>	<b>ColourG</b>	<b>ColourB</b>	<b>Base Height</b>
<b>CoverSorghum</b>	Sor	255	137	137	10
<b>CoverCorn</b>	Cor	247	150	70	10

Each land cover is defined by a name, an abbreviation, an RGB colour code and a baseHeight used in the 3D representation of the landscape.

## Appendix C

Table C.1: Areas (km<sup>2</sup>) assigned to each crop within each year of data and the reference value (mean of all years) used to initialize ATLAS for both landscapes

Landscape	Crop	Area 2010 (km <sup>2</sup> )	Area 2011 (km <sup>2</sup> )	Area 2012 (km <sup>2</sup> )	Reference value (km <sup>2</sup> )
<b>VCG</b>	Wheat	1.206	1.164	1.025	1.132
	Rapeseed	0.024	0.101	0.246	0.126
	Corn	0.221	0.265	0.268	0.251
	Temporary pasture	0.809	0.777	0.671	0.752
	Sorghum	0	0.056	0.138	0.064
	Sunflower	0.280	0.359	0.238	0.292
<b>BWN</b>	Wheat	n.a	17.266	21.138	19.202
	Barley	n.a	11.061	12.913	11.987
	Sorghum	n.a	63.903	60.542	62.223
	Corn	n.a	1.116	1.116	1.116
	Chickpea	n.a	0	5.116	2.558
	Cotton	n.a	23.316	18.647	20.981

Table C.2.: Description of all the land uses used to simulate both landscapes in ATLAS.

Landscape	Name	Code	isDynamicThrough Time	isPartOf Rotation	isPhenologically Detailed	Is Annual	startSowing Date (Julian day)	maximumHarvest Date (Julian day)	Base Temperature (°C)	Is Clustered
VCG	Sorghum	Sor	True	True	True	True	91	290	6	True
	Corn	Cor	True	True	True	True	91	283	6	True
	Rapeseed	Rap	True	True	False	True	230	166	0	True
	Sunflower	Sun	True	True	False	True	91	274	0	True
	Temporary Pasture	Tem	True	True	False	True	258	217	0	True
	Wheat	Whe	True	True	True	True	293	227	0	False
	Fallow	Fal	False							
	Other Crop	Oth	False							
	Forest	For	False							
	South Edge	SEd	False							
	North Edge	NEd	False							
	Building Road	Bui	False							
	Water	Wat	False							
	Permanent Pasture	Per	False							
	Hedge	Hed	False							

Corn	Cor	True	True	True	True	260	151	6	True
Chickpea	Chi	True	True	False	True	166	364	0	True
Barley	Bar	True	True	True	True	115	334	0	True
Sorghum	Sor	True	True	True	True	260	151	6	True
Cotton	Cot	True	True	False	True	274	151	0	True
Wheat	Whe	True	True	True	True	145	335	0	True
FallowSummer	FaS	True	True	False	True	152	89	0	False
FallowWinter	FaW	True	True	False	True	1	212	0	False
Other Crop	Oth	False	False						
Native Vegetation	Nat	False	False						
Unclassified	Unc	False	False						
Permanent Pasture	Per	False	False						
Water	Wat	False	False						

Each land use is characterized by a name and an abbreviation code. `isDynamicThroughTime` indicates if this land use will be dynamic or not through time (either through land use changes or phenology). `isPartOfRotation` defines if the land use is part of a crop rotation. `isPhenologicallyDetailed` defines if the land use should be phenologically detailed through crop stages. `isAnnual` indicates which phenology submodel should be applied, knowing only annual phenology is available in the current version of ATLAS. The `isClustered` parameter is used in the crop rotation attribution submodel by defining which crops should be clustered within the landscape. Finally the `startSowingDate`, `maximumHarvestDate` and `baseTemperature` are used in the crop phenology submodel.

Table C.3: Description of each of the crop stages considered for the four resource crops considered in the simulations.

Landscape	VCG			BWN			
Crop	Sorghum	Corn	Wheat	Corn	Barely	Sorghum	Wheat
<b>Max Sowing Delay</b>	15	15	15	15	15	15	15
<b>Max Harvest Delay</b>	15	15	15	15	15	15	15
<b>Crop stage 1</b>	Emergence	Emergence	Emergence	Emergence	Emergence	Emergence	Emergence
<b>GDD Threshold</b>	120	120	80	120	120	120	80
<b>Resource status</b>	True	True	True	True	True	True	True
<b>Crop Stage 2</b>	Boot	Boot	Boot	Boot	Boot	Boot	Boot
<b>GDD Threshold</b>	936	940	855	940	810	936	855
<b>Resource status</b>	True	True	True	True	True	True	True
<b>Crop Stage 3</b>	Head	Head	Head	Head	Head	Head	Head
<b>GDD Threshold</b>	972	990	935	990	900	972	935
<b>Resource status</b>	True	True	True	True	True	True	True
<b>Crop Stage 4</b>	Flowering	Flowering	Flowering	Flowering	Flowering	Flowering	Flowering
<b>GDD Threshold</b>	1285	1200	970	1500	940	1485	970
<b>Resource status</b>	True	True	True	True	True	True	True
<b>Crop Stage 5</b>	Harvestable	Harvestable	Maturity	Harvestable	Maturity	Harvestable	Maturity
<b>GDD Threshold</b>	1961	1961	1670	2461	1650	2461	1670
<b>Resource status</b>	True	True	True	True	True	True	True
<b>Crop Stage6</b>			Harvestable		Harvestable		Harvestable
<b>GDD Threshold</b>			2670		2650		2170
<b>Resource status</b>			True		True		True

Each crop is defined by a maximum sowing and harvest delay. Then each crop stage is characterized within the table, through a name, a cumulated growing degree day threshold and a resource status. The growing degree-day thresholds for each crop stage vary among one crop in both landscapes since these values are cultivar specific. The resource status indicates if the phenological stage will be of importance when linked to the studied population dynamics.



## Appendix D

The following notations are used throughout this appendix:

$C_{\max}$ : number of possible crops

$R_{\max}$ : number of provided rotations

$A_c^{\text{Ref}}$ : reference area of crop  $c$  (mean of the yearly areas observed throughout the data)

$A_c^{\text{Sim}}$ : simulated area of crop  $c$

$P(c|r)$ : proportion of appearance of crop  $c$  within rotation  $r$

$P(c)_{\text{Ref}}$ : proportion of crop  $c$  among all crops within the landscape obtained from the data

$P(c)_{\text{Sim}}$ : proportion of crop  $c$  among all crops within the landscape simulated in ATLAS

Our aim is to calculate  $A_c^{\text{Sim}}$  for each crop as close as possible to the  $A_c^{\text{Ref}}$  values. For the following calculations, we rewrite the areas of each crop as proportions of the total crop allocated area (1 & 2).

$$P(c)_{\text{Ref}} = \frac{A_c^{\text{Ref}}}{\sum_{c=1}^{C_{\max}} A_c^{\text{Ref}}} \quad (1)$$

$$P(c)_{\text{Sim}} = \frac{A_c^{\text{Sim}}}{\sum_{c=1}^{C_{\max}} A_c^{\text{Sim}}} \quad (2)$$

Thus, this gives us the following least squares optimization criteria (3):

$$\min \left( \sum_{c=1}^{C_{\max}} P(c)_{\text{Sim}} - P(c)_{\text{Ref}} \right)^2 \quad (3)$$

$P(c)_{\text{Sim}}$  values are the variables in this system and can also be expressed using equation (4), with  $P(c,r)$  being the joint probability of having crop  $c$  and rotation  $r$  at the same time.

$$P(c)_{\text{Sim}} = \sum_{r=1}^{R_{\max}} P(c,r) \quad (4)$$

Using the Bayes formula, (4) can be rewritten :

$$P(c)_{\text{Sim}} = \sum_{r=1}^{R_{\text{max}}} P(c|r)P(r) \quad (5)$$

To solve the system,  $P(r)$  needs to be estimated using a method of optimization under two constraints (6).

$$\text{Constraints : } \begin{cases} \sum_{r=1}^{R_{\text{max}}} P(r) = 1 \\ P(r) \geq 0 \quad (\text{for } r \in \{1, \dots, R_{\text{max}}\}) \end{cases} \quad (6)$$

The optimization method used is the “Least Squares with Equalities and Inequalities” method (lsei) from the limSolve package in R.

The simulated error for each crop ( $\text{Err}_c$ ) is represented as the difference between  $A_c^{\text{Sim}}$  and  $A_c^{\text{Ref}}$  (7).

$$\text{Err}_c = |A_c^{\text{Sim}} - A_c^{\text{Ref}}| \quad (8)$$

The user is then able to define an error threshold ( $\text{Err}_{\text{User}}$ ), representing the maximum  $\text{Err}_c$  values that suite his needs for the simulation of the studied landscape (8).

$$0 \leq |\text{Err}_c| \leq \text{Err}_{\text{User}} \quad (8)$$

If the simulated values are acceptable, the area to assign to each rotation is calculated using  $P(r)$ . If no acceptable values are reached, the user should redefine the rotations containing the crops that do not manage to obtain satisfactory values.

### 3. Conclusion du chapitre

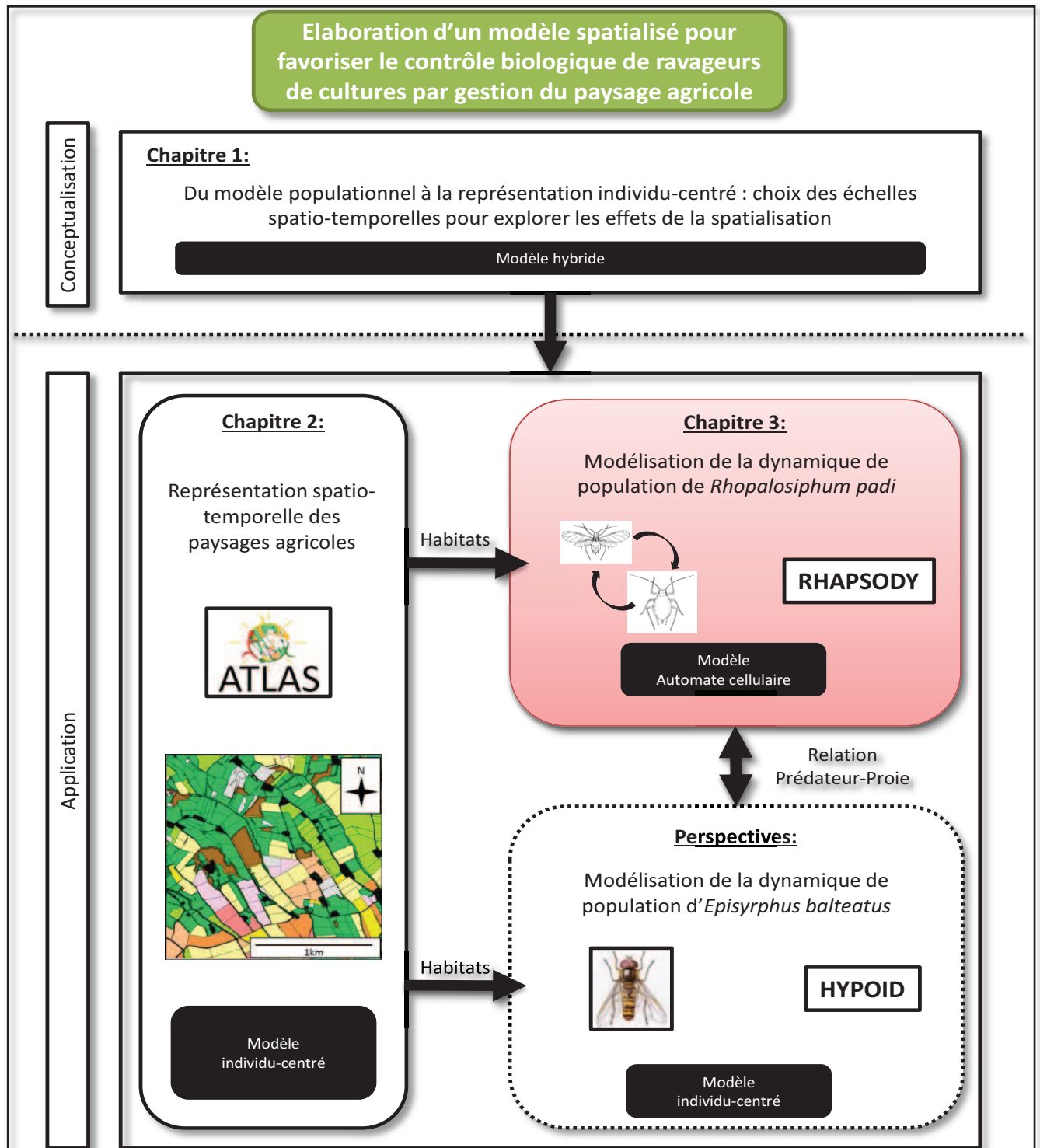
Avec ATLAS, nous avons développé un outil de simulation spatio-temporelle des paysages agricoles, applicable à des paysages agricoles contrastés. Les deux cas d'application illustrent la capacité du modèle, pourtant simple, à reproduire un paysage avec les mêmes caractéristiques de configuration et de composition que le paysage réel étudié. Les paysages simulés possèdent des surfaces annuelles de cultures et des indices de « clustering » conformes à nos données de validation. Cependant, ATLAS peut présenter certaines difficultés à agréger certaines cultures dans un paysage relativement fragmenté comme celui des Coteaux de Gascogne. Cela reste cependant exceptionnel et s'explique par le grand nombre de cultures généralement agrégées dans ce paysage.

Au cours du travail de développement d'ATLAS, nous avons pu identifier de futures améliorations de la plateforme, afin d'agrandir ses possibilités d'utilisation, au travers notamment de l'intégration de la phénologie des espèces végétales pérennes et d'outils de modification du paysage directement dans l'interface du modèle. Nous présenterons ces perspectives dans le dernier chapitre du manuscrit.

En conclusion de ce chapitre, les sorties de modèle, obtenues avec la plateforme GAMA, correspondent aux différentes caractéristiques en terme de composition, de stades de cultures et de localisation des différentes cultures. Nous obtenons une cartographie dynamique des habitats composant le paysage agricole, avec la possibilité de considérer un niveau de détail des éléments paysagers modélisés qui n'est pas figé à nos besoins immédiats (chapitre 3), et peut être adapté à différentes problématiques. ATLAS est une base solide pour la modélisation des dynamiques de population et l'étude des interactions entre ces dernières et le paysage modélisé.

# CHAPITRE 3 :

## MODELISATION DES DYNAMIQUES DE POPULATION DE RHOPALOSIPHUM PADI : DEVELOPPEMENT DU MODELE « RHOPALOSIPHUM PADI SPATIALISED POPULATION DYNAMICS » (RHAPSODY)



## 1. Introduction

Après avoir développé notre outil de simulation du paysage agricole, nous abordons dans ce chapitre le développement du modèle de dynamique de population du ravageur *Rhopalosiphum padi* nommé RHAPSODY (RHopAlosiphum Padi Spatialized pOpulation DYnamics). Parmi les différentes espèces de pucerons des céréales, nous avons choisi d'étudier *Rhopalosiphum padi*, en raison des différents travaux et études réalisées sur cette espèce décrivant les différents processus nécessaires pour pouvoir simuler leurs dynamiques (Dean, 1974; Dixon, 1971; Elliott and Kieckhefer, 1989). Il existe d'ailleurs des modèles spatialisés, sur des échelles temporelles courtes, qui reproduisent la dynamique de *R.padi* (Morgan, 2000; Parry et al., 2006).

Ces modèles focalisent généralement sur des processus précis sur des périodes de temps très courtes (i.e. les processus de colonisation des parcelles au printemps, (Ahn et al., 2012; Irvine, 2011; Nam and Choi, 2014). Ces approches viennent enrichir les connaissances sur le fonctionnement précis de ces processus à une échelle spatiale et temporelle fine. Cependant, la réalisation d'un cycle de développement des populations de ravageurs fait intervenir une multitude de processus (reproduction, développement, migration, colonisation). L'évolution de ces populations se fait sur une continuité temporelle, avec des effectifs à la journée, saison ou année qui vont dépendre de l'état de la population au pas temporel précédant (Möllmann et al., 2003; Tokeshi, 1995). Ainsi, afin de pouvoir comprendre l'évolution des dynamiques et identifier de potentielles stratégies agroécologiques de régulation de ces populations, il est nécessaire de considérer les différents processus (reproduction, développement, migration, colonisation) à une échelle temporelle large (pluriannuelle) (Dalgaard et al., 2003).

Pour parvenir à construire un modèle ayant cette ambition, nous avons représenté les différents processus intervenant dans la dynamique de *R. padi* en nous basant sur différents travaux présents dans la littérature. Nos choix de représentation de ces différents processus sont détaillés dans la partie description ODD (Grimm et al., 2010) du modèle au sein de l'article présenté dans ce chapitre. Concernant le processus d'immigration des pucerons au sein du paysage, nous nous sommes appuyés sur les données de piège à succion mises à disposition par le réseau AGRAPHID (Hullé, 1991). Le piège le plus proche de notre région géographique se situe à Montpellier, avec un comptage journalier de *R. padi* capturés entre 1997 et 2001. Afin de garder une cohérence au sein du modèle sur les données d'entrée, et du fait que la migration des pucerons des céréales est étroitement liée aux conditions climatiques, nous avons également utilisés les données météorologiques de Montpellier sur cette même échelle de temps.

Une des originalités de notre approche de modélisation est la prise en considération de la qualité en termes d'habitat des différentes cultures et de leur stade phénologique en relation avec les populations de *R. padi*. En effet, chaque culture, suivant son stade phénologique, ne va pas fournir la même qualité nutritionnelle aux populations des pucerons des céréales, affectant notamment la fécondité des individus (Kieckhefer & Gellner, 1988). Nous nous basons sur ces travaux afin d'estimer des taux de reproductions de *R. padi* correspondant à chaque culture et son stade.

Le modèle RHAPSODY est calibré et validé sur le paysage des coteaux de Gascogne. La validation se fait au travers la méthode de validation par pattern (« Pattern oriented modelling », Grimm et al., 2005) de la dynamique au cours de l'année et des saisons. Nous utilisons ensuite RHAPSODY pour

explorer les effets des conditions climatiques et de la disponibilité des différentes ressources au cours de l'année sur la densité de ravageurs au sein de l'agrosystème.

Afin de comprendre les interactions entre les paramètres du paysage (climat, composition) et les dynamiques de population de pucerons, nous effectuons des analyses statistiques GLM (generalized linear models). Ainsi, pour chaque saison, nous identifions les paramètres ayant les effets les plus significatifs sur les densités de pucerons à la fois au sein de chacune des cultures hôtes (l'ensemble des parcelles cultivant chaque culture hôte) et également au sein du paysage (le regroupement de la totalité des parcelles précédentes).

Deux scénarios probables de modifications des pratiques agronomiques au sein du paysage VCG sont ensuite explorés. Le premier scénario se base sur l'hypothèse d'un remplacement de la culture du maïs au profit du sorgho, moins exigeant en termes de besoins hydriques (Farré and Faci, 2006). Le deuxième scénario se base sur une réduction de l'élevage dans la région, avec la disparition des prairies temporaires au sein des rotations de culture (Ryschawy et al., 2013). Nous comparons ensuite les densités de pucerons au sein des trois scénarios pour chaque saison, à l'échelle de la culture et du paysage afin d'identifier les potentiels effets de ces hypothèses agronomiques sur les populations de *R.padi* dans le paysage des « Vallées et coteaux de Gascogne ».

#### **Choix des échelles spatio-temporelles de représentation des paramètres**

Dans notre première approche de la thèse et du modèle, nous souhaitions considérer les populations de puceron à l'échelle de l'individu. Si cela est théoriquement réalisable, cette approche a présenté très vite deux limites incontournables : considérer des millions d'individus dans le modèle conduit à un temps de calcul bien trop important pour pouvoir simuler le modèle sur plusieurs années, et la justification de l'utilisation de l'individu comme entité n'est possible que si chaque individu présente un comportement qui peut être différent. Or, les différents processus du modèle s'appliquent de la même façon à l'ensemble des individus.

Nous souhaitions tout de même conserver la localisation spatiale des populations au sein du paysage. Nous nous sommes donc tournés vers un modèle d'automate cellulaire, avec chaque cellule de la grille pouvant potentiellement représenter une population de pucerons. Ainsi l'entité spatiale de RHAPSODY est la cellule, d'une taille de 30m x 30m, qui peut potentiellement abriter une population de pucerons.

Pour le choix de l'échelle temporelle du modèle RHAPSODY, les processus se déroulent à l'échelle de la journée, en adéquation avec ATLAS. Le pas de temps horaire aurait pu se justifier en relation avec les mouvements des individus ailés, qui se déplacent à des moments précis de la journée (Parry, 2013). Cependant, dans RHAPSODY, seule la finalité du processus de dispersion nous intéresse, et donc seule la case d'arrivée nécessite d'être considérée. La dispersion est donc considérée à l'échelle de la journée.

L'article présenté dans ce chapitre est une première analyse des résultats issus du couplage ATLAS-RHAPSODY et est en cours de rédaction. D'autres analyses statistiques et résultats viendront enrichir à la réflexion et la discussion mais nous éclaireront aussi sur de possibles modifications du modèle RHAPSODY. Nous revenons sur ces aspects au sein de la discussion de thèse.



# A spatially-explicit model of interannual cereal aphid population dynamics: exploring the interactions between the landscape and pest densities

Hugo Thierry<sup>a,\*</sup>, Aude Vialatte<sup>a</sup>, Hazel Parry<sup>b</sup>, Claude Monteil<sup>a</sup>

<sup>a</sup> University of Toulouse, UMR DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France

<sup>b</sup> CSIRO, EcoSciences Precinct, Dutton Park, 4102, Queensland, Australia

\*corresponding author: [hugo.thierry@ensat.fr](mailto:hugo.thierry@ensat.fr), +33777306884

## 1. Introduction

With the aim of reducing the proportion of chemical inputs in agricultural landscapes (Pimentel et al., 1993; Poincelot, 2012), the needs to identify alternative methods for pest regulation are increasing. In relation to integrated pest management strategies (IPM, Dent and Elliott, 1995), better comprehension of how the agricultural landscape and pest population dynamics interact is necessary. Landscape composition and configuration have been shown to influence population dynamics in agroecosystems (Fahrig et al., 2015, 2011). This has been highly studied mostly during spring, most critical period at which pest populations colonize and cause damage to crops (Bianchi et al., 2006). Nevertheless, the habitat needs of these species evolve throughout the seasons. For example, cereal aphids, to be able to fulfill their life cycle, rely on several different hosts at specific periods of the year (winter crops or primary hosts such as the cherry tree for overwintering, summer crops in summer such as corn or sorghum; Vialatte et al., 2006). Crop habitats for these species can vary in terms of temporal availability but also in terms of quality. For example, reproduction rates of cereal aphids are not only crop-dependent but can also vary according to the crop stage (Kieckhefer and Gellener 1988). Thus to be able to identify key leverages in terms of agricultural practices and landscape management that could lead to better pest regulation, it is necessary to consider both spatial and temporal factors all along the year.

The approach of regulating pest populations through landscape and agricultural practices management is a bottom-up approach (Hunter and Price, 1992). The aim is to impact spatial-temporal availability of habitats (resource for pest) in order to regulate pest populations. Several bottom-up regulation methods are already identified in the literature. Root's concentration hypothesis (Root, 1973) predicts that specialist herbivorous insects should be more abundant in large patches of host plants since they are more likely to find and stay in those patches. Pest can also be affected by push-pull strategies (Cook et al., 2006) which consist in controlling pest localization through the use of natural chemical signals produced by specific plants. Pest can be "pushed" out of the fields and "pulled" in to the field margins depending on the attractiveness or repulsiveness of the used plants. The use of cover crops (Lundgren and Fergen, 2010) to attract beneficial insects or the placement of fallows as barriers for short-distance dispersers (Hooks and Fereres, 2006) are several other examples of such approaches.

The relations between the landscape and pest dynamics have been studied in spatially-explicit models, with some examples on cereal aphids (Morgan, 2000; Parry et al., 2004, 2006) and weevils (Vinatier et al., 2012). The dynamics of the pest represented in these models usually focus on one particular processes (i.e. dispersal) during a specific period of the year (mainly during spring colonization of crops). Other spatially-explicit models focus on the relationship between different landscape habitats and natural enemy dynamics, aiming in predicting spatial occurrence of these beneficial insects through time. For example, the Hoverwinter model (Arrignon et al., 2007) aims at reproducing the overwintering behavior of a hoverfly, *Episyrphus balteatus* in an agricultural landscape of the southwestern region of France, based on knowledge of the favoured habitats of this species in winter (Sarthou et al., 2005). These models give a better comprehension of the involved processes and often identify short-term efficient regulation methods at small scales (usually the field). Models taking into account both space and time at wider scales, representing the interactions between the landscape and the populations throughout their life cycle, could help us identify more sustainable regulation methods, allowing an efficient regulation of pest populations on both large spatial and temporal scales.

In this paper, we use a spatially-explicit modelling approach, through a cellular automaton, to represent the interannual spatial-temporal dynamics of a cereal aphid pest in relation to a dynamic agricultural landscape. The species we focus on is the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.), causing direct damages and being vector of the causative agents of the disease Barley Yellow Dwarf Virus. The agricultural landscape used in this study is located in the “Vallées et Coteaux de Gascogne” site located in the south-west of France and modeled using ATLAS (Thierry & al, in prep.). Our aim through this model is to better comprehend what environmental factors (climatic, agronomical) influence aphid densities throughout the seasons at both the crop type and landscape scale, and thus identify interesting leverages for pest regulation at a landscape level. In this paper, we first detail the model and analyze the relation between the landscape and the modeled population dynamics. We then present how our tool can be used to explore the potential effects of scenarios of plausible changes in agricultural practices in this region on *R. padi* dynamics through two plausible scenarios: (i) replacement of corn by sorghum in crop rotations (Farré and Faci, 2006) and (ii) reduction of stockbreeding illustrated by taking out temporary pastures of crop rotations (Ryschawy et al., 2013).

## 2. Material and Methods

In this section we present the different components of our model linking both the agricultural landscape and cereal aphid dynamics. All module presented are developed in the GAMA simulation platform (Grignard et al., 2013, <https://code.google.com/p/gama-platform/>).

### 2.1 The landscape model

To simulate the spatial-temporal evolution of the agricultural landscape, we used the ATLAS simulator (Thierry et al. , in prep) which represents the landscape as an individual-based model with each spatial patch considered as an entity. This tool allows to reproduce a realistic agricultural landscape in terms of configuration and composition, taking into account user defined crop rotations and crop phenological stages.

### 2.1.1 Vallées et coteaux de Gascogne

The studied agricultural landscape is a 2 km x 2 km landscape from the region of « Vallées et coteaux de Gascogne » (VCG). This site is part of the « Long Term Ecological Research » (LTER) network and is located in the south-west of France, near the city of Toulouse (43°17' N, 0°54' E). The climate is temperate, with oceanic and Mediterranean influences, including hot and dry summers and cold and humid winters. The landscape is composed of parallel hillsides and valleys in which water points can be found. The agricultural system is essentially composed of crop-livestock farming. The geographical distribution of the area in terms of fields and pastures is directly influenced by the topography, with pastures being along the hillsides, while crops are generally grown in the bottom of the valleys.

The details on the crop rotations and crop phenology used in the simulation of this landscape are detailed in the Thierry et al paper (in prep.) and can also be found in appendix 1. The only difference with the practices related in that paper is that we consider cereal regrowth in our landscape, as a habitat for aphids. Cereal volunteers are managed in the landscape. This is done through a maximum availability date at which the volunteers are removed from the field (15<sup>th</sup> of November). The weather data used in the simulations was collected from a weather station in Montpellier between 1997 and 2001, to fit available aphid immigration data detailed in the aphid model description.

### 2.1.2 Agronomic scenarios

In the paper we also explore two scenarios describing plausible changes in agricultural practices in the VCG landscape and explore their potential effects on cereal aphid dynamics.

In the first scenario, we explore the replacement of corn by sorghum in the landscape. These two summer crops have different impacts on aphid dynamics, especially upon the relationship between growth stages and reproduction rates. The replacement of corn by sorghum in the VCG landscape is plausible, in relation with the fact that summers are getting dryer by the years in the south-west part of France, leading to critical management of water availability for irrigation. Sorghum is much less demanding in terms of water needs than corn (Farré and Faci, 2006). The plausibility of this change in agricultural practices is tightly linked to our second scenario, exploring the reduction of livestock farming, since the use of corn in the southwestern part of France is mainly linked to this practice.

Therefore, in our second scenario, we explore the reduction of livestock farming in the area by taking out temporary pastures of crop rotations and thus of the landscape. This change has already been initiated in the early 2000's in this region. The main reasons of this change in agricultural practices are related to the intensity of work needed for livestock farming and the low financial benefits of it compared to crop farming (Ryschawy et al., 2013).

## 2.2 The aphid model

A detailed description of the model can be found in appendix B using the ODD (Overview, Design concepts, Detail) protocol for describing models defined by Grimm & al (2010). The aim of this model is to represent dynamics of *R. padi* throughout the year in relation to habitat quality and availability. Four potential hosts are included in the model through corn, sorghum, wheat and wheat volunteer.

Habitat quality is represented through different reproduction rates of aphid depending on the host and its growth stage, and also through carrying capacity which differs (crops vs volunteer). We do not consider pastures or other natural elements of the landscape as potential habitat in this model, in relation to evidence of habitat specialization in French agricultural landscapes (Gilabert et al., 2014). To model the population dynamics, different submodels are put together concerning development, reproduction, mortality and dispersal. Each of these is detailed in the ODD description. Populations are represented as a cellular automaton, with cells of 30 x 30 meters, each possibly containing an aphid population composed of adults and nymphs. We detail both immigration and climate data used in the model in Appendix A, as these are heavily related to the population dynamics analyzed in the results of the paper. Concerning temperatures, the coldest weather occurred during the year 2001. On the contrary the mildest winter occurred in 2000. During the rest of the year, temperatures are really similar from one year to another. 1999 is particular with several episodes of frost in February. To avoid population explosions due to favourable conditions (no pesticide interventions), we consider a daily natural enemy related mortality rate in our model in relation to daily mean temperature (see ODD, mortality submodel).

### 2.3 Simulation planning

Each of the three agricultural scenarios is simulated 10 times on a 10 year simulation. The 10 years window was chosen since it allowed the longest crop rotation to be simulated once and others multiple times. The agricultural practices observed within a 10 year window are usually relatively stable and this period appears appropriate according to socio-economical and global changes. Ten repetitions were simulated to minimize inter-simulation variability, obtain a wider view of the behavior of our model and conduct statistical analyses of our outputs.

### 2.4 Statistical analysis

We conducted the statistical analysis in two steps: (i) identification of the effects of both climatic and habitat availability parameters on simulated aphid density in the reference scenario, and (ii) comparison of aphid densities between the three scenarios. Correlations between the landscape variables were tested using Pearson correlation tests. The variables retained in our analyses were chosen so that no pair showed strong correlations ( $>|0.7|$ ). To take into account the temporal aspect of our model, we divided the year into four 3-months periods, representing seasonality throughout the year. Analyses were conducted for each of these seasons at two different spatial scales: the crop scale (i. e. mean simulated aphid densities within corn fields, wheat fields, sorghum fields...) and the landscape scale (i.e. simulated aphid densities within all fields growing habitat crops ...).

In order to explore the effects of both climatic and habitat availability parameters on simulated aphid densities, we performed generalized linear models (GLM) at both the crop and landscape scales. To explore the influence of seasonality of aphid densities, we conducted for each season two different GLMs, one taking into account the variables of the season, and another one taking into account the variables of the previous season. All the GLMs were additive models, using a quasi-Poisson error distribution and a log link function. To compare the effects of the three scenarios on aphid densities,

we also performed generalized linear models (GLM) at both the crop and landscape scales. We conducted Tukey tests as a post-hoc analysis to find which scenarios were significantly different from each other in terms of aphid densities. For all the GLMs in this paper, we verified the homogeneity of variances using the Bartlett test. In case of heteroskedasticity of variances, we re-estimated the coefficients using Huber/White estimators.

### 3. Results

We divide our results into two different sections. First, we explore the aphid model with our reference case study of the VCG landscape. In this section a statistical analysis is conducted to identify the different landscape parameters (climate and composition) having significant effects on simulated aphid densities throughout the seasons. Finally, the simulated aphid densities observed in the two agronomic scenarios are presented and compared with the reference scenario.

#### 3.1 Application to the VCG landscape

By coupling the aphid model with ATLAS, we explore the spatial temporal dynamics of aphids. Figure 1 illustrates an example of the aphid dynamics produced by the model, with mean aphid density per cell ( $30 \times 30\text{m}^2 = 900\text{m}^2$ ) represented through time (Julian days). Each line represents a field, and the different colors represent the land cover grown on that field. Since no data at this spatial and temporal scale is available on *R. padi* densities, we compared our dynamics to results obtained in the literature (Chiverton, 1987; Leather and Lehti, 1982). We to obtain the same general patterns of dynamics as those observed in these studies, based on pattern-oriented modelling (Grimm et al., 2005; Grimm and Railsback, 2012). In field dynamics do match observed patterns, with a period on colonization and settlement, followed by a strong population reduction (specifically in wheat fields) due to the intervention of natural enemies. Spring populations in wheat are desynchronized in time with observed patterns, with our aphid densities and patterns occurring around 30 days earlier than in the literature. This is related to the phenological stage changes in the cultivar of wheat chosen in the model, which matures at the end of May and to the use of weather data and aphid immigration from Montpellier, a generally warmer region of France (Joly et al., 2010). This encourages the use of a seasonal level to pursue the statistical analyses of the model outputs.

Table 1 summarizes the variables selected after verification of the correlation between all variables. Aphid immigration is highly correlated to weather conditions (especially the number of frost and rain events, Wellings et al., 1987). Because of the fact we are interested in evaluating the impact of aphid immigration on crop colonization in our model, we decided to focus on aphid immigration as an explanatory variable rather than frost and rain events. Rain is highly linked to sowing and harvest dates which are not significant at this time step and the frost effect on phenology and aphid dynamics is highly correlated to the cumulated degrees we consider. With the variables selected, we thus consider two groups corresponding to the climate and landscape composition.

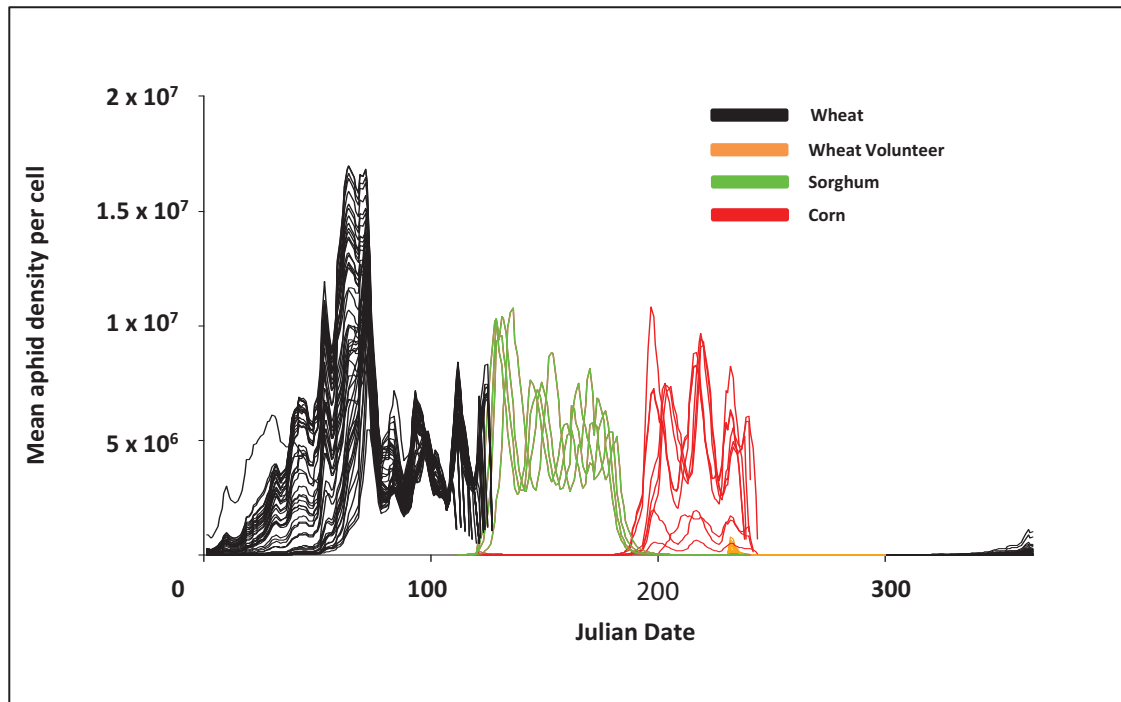


Figure 1: Example of the aphid dynamics over one year in one of the simulations of the aphid model. Each line represents the mean aphid density per cell for one patch. The different colors correspond to the different habitat crops.

Table 1: List of the explanatory variables used in the statistical analyses of the model, selected after exploring the correlations between all landscape variables of the model. The unit considered, the mean, standard deviation, minimum and maximum values are listed.

Variable Group	Explanatory Variable	Unit	Mean $\pm$ SD	Min	Max
Climate	Cumulated Degrees	$^{\circ}\text{C}$ cumulated throughout the season	1350 $\pm$ 489	769	2066
Climate	Total Aphids Immigrating	Total aphids captured in suction traps throughout the season	187 $\pm$ 206	11	810
Landscape composition	Area Wheat	Maximum square meters assigned to the crop within the season	936 772 $\pm$ 442 410	0	1 545 083
Landscape composition	Area Volunteer	Maximum square meters assigned to the crop within the season	497 365 $\pm$ 529 834	0	1 545 083
Landscape composition	Area Corn	Maximum square meters assigned to the crop within the season	126 014 $\pm$ 127 095	0	325 277
Landscape composition	Area Sorghum	Maximum square meters assigned to the crop within the season	31 856 $\pm$ 46 437	0	203 377

Concerning aphid densities in wheat during winter, the total number of aphids immigrating and the cumulated degrees of the season are the variables with the highest effect (Table 2). In both winter and spring, these variables have a negative effect on aphid density. This is explained by the fact that

high aphid immigration is often linked to favourable weather conditions, which are a condition for the enabling of natural enemy related mortality rate in our model. This mortality occurs when five consecutive days have daily mean temperatures over 10°C (in relation to natural enemy activity, based here on hoverfly characteristics, Arrignon et al., 2007). These conditions are usually reached at the end of winter, start of spring. Thus what appears to be a negative effect of both cumulated degree days and aphid immigration translates an early appearance in the season of simulated natural enemy predation pressure, limiting aphid densities in these crops. Densities in wheat volunteer are highly related to the number of aphids immigrating and the area assigned to this crop. No variables were sufficiently significant to better understand simulated aphid densities in corn in both seasons where the crop appears. Finally, simulated aphid densities in sorghum in both spring and summer were significantly related to the area assigned to the crop.

When considering the variables of the previous season (Table 3) no variables had highly significant effects on aphid densities in corn and wheat volunteer. Aphid densities in sorghum in summer were highly related to the area assigned to the sorghum crop in the previous season. For wheat, we found the same negative effect of aphid immigration, indirectly related to the predation pressure, in both winter and spring. In autumn, the area assigned to wheat volunteer and the cumulated degrees during summer have a significant negative effect on aphid densities while both the area assigned to wheat and the number of immigrants have a positive effect.

When considering aphid densities at the landscape scale (Table 4.a), no variables had a highly significant effect in summer. We find the same relation in winter with the wheat densities since it is the only crop available at this season. Spring densities are highly related to the area assigned to sorghum, in parallel to the negative effect of predation, indirectly linked to the aphid immigration variable. In winter, both climatic variables have the highest significant effect on aphid densities. The area assigned to wheat volunteer has, on the contrary, a negative effect.

When considering the effects of variables from the previous season (Table 4.b), we find the same indirect negative effect of predation pressure in both winter and spring. The area assigned to volunteer wheat and the cumulated degrees in summer have a significant effect on aphid densities in autumn.

### 3.2 Application to the agronomical scenarios

First, we present the daily areas (mean, min and max) assigned to each crop of interest within the three scenarios (Figure 2). In the pasture scenario, the mean area assigned to wheat and wheat volunteer throughout the seasons is 50% higher than in the other two scenarios. In the sorghum scenario, corn is no longer present in the landscape and the mean area assigned to sorghum throughout the year is 200% higher than in the other two scenarios.

Figure 3 and table 5 summarize and compare the yearly aphid dynamics (aphids per square meter) within each of the three scenarios at both the crop and landscape levels. Aphid densities are significantly lower in wheat volunteer in the pasture scenario compared to the other two. No significant differences are found for aphid densities in wheat at any season between all three scenarios. Sorghum on the other hand shows significantly higher densities in the sorghum scenario. Corn, only present in the reference and pasture scenario, has slightly higher densities ( $p < 0.05$ ) in the pasture scenario in spring.



Table 2: Summary of generalized linear models (GLMs) for the mean aphid density per square meter in each habitat crop throughout the seasons in relation to the explanatory variables values of the current season. For each explanatory variable, the coefficient value  $\pm$  standard deviation (SD) and its level of significance (p-value) are given.

Crop	Wheat				Wheat Volunteer				Corn				Sorghum					
	Season	Winter	Spring	Autumn	Summer	Autumn	Spring	Summer	Spring	Summer	Spring	Summer	Spring	Summer				
Explanatory Variable	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p				
Intercept	<b>23.61 <math>\pm</math> 0.4127</b>	***	<b>23.75 <math>\pm</math> 1.945</b>	***	1.992 $\pm$ 1.118	.	2.765 $\pm$ 1.541	.	1.795 $\pm$ 1.043	.	5.237 $\pm$ 6.520	ns	<b>17.32 <math>\pm</math> 5.896</b>	**	<b>16.13 <math>\pm</math> 3.168</b>	***	12.38 $\pm$ 6.726	.
Cumulated Degrees	<b>-5.034e-03 <math>\pm</math> 5.192e-04</b>	***	<b>-2.669e-03 <math>\pm</math> 1.248e-03</b>	*	<b>1.219e-02 <math>\pm</math> 9.081e-04</b>	***	1.106e-03 $\pm$ 6.320e-04	ns	1.086e-03 $\pm$ 8.200e-04	ns	6.606e-03 $\pm$ 4.196e-03	ns	3.900e-04 $\pm$ 2.801e-03	ns	2.257e-03 $\pm$ 2.045e-03	ns	3.013e-03 $\pm$ 3.172e-03	ns
Total Aphids Immigrating	-9.000e-04 $\pm$ 4.612e-04	.	<b>-1.159e-03 <math>\pm</math> 1.366e-04</b>	***	<b>1.829e-02 <math>\pm</math> 1.936e-03</b>	***	2.923e-03 $\pm$ 1.112e-03	.	5.969e-03 $\pm$ 1.929e-03	**	6.733e-04 $\pm$ 4.292e-04	ns	1.475e-03 $\pm$ 1.265e-03	ns	-1.049e-05 $\pm$ 2.133e-04	ns	2.024e-03 $\pm$ 1.378e-03	ns
Area Wheat	2.136e-07 $\pm$ 9.059e-08	*	1.551e-07 $\pm$ 1.530e-07	ns	<b>8.655e-07 <math>\pm</math> 3.400e-07</b>	*	5.122e-07 $\pm$ 2.857e-07	ns	4.409e-07 $\pm$ 3.650e-07	ns	<b>-1.000e-06 <math>\pm</math> 4.796e-07</b>	*	-7.156e-07 $\pm$ 6.269e-07	ns	-3.121e-07 $\pm$ 2.468e-07	ns	-1.209e-07 $\pm$ 6.880e-07	ns
Area Volunteer	-	-	-	-	<b>-1.056e-06 <math>\pm</math> 3.251e-07</b>	**	<b>2.123e-06 <math>\pm</math> 5.324e-07</b>	*	<b>1.451e-06 <math>\pm</math> 3.645e-07</b>	***	-	-	1.716e-07 $\pm$ 3.597e-07	ns	-	-	-5.936e-07 $\pm$ 4.107e-07	ns
Area Corn	-	-	-1.115e-08 $\pm$ 1.247e-06	ns	-	-	6.450e-07 $\pm$ 4.124e-07	ns	-	-	-7.274e-06 $\pm$ 4.108e-06	.	1.690e-06 $\pm$ 2.807e-06	ns	-1.213e-06 $\pm$ 1.926e-06	ns	3.654e-07 $\pm$ 3.077e-06	ns
Area Sorghum	-	-	-4.569e-07 $\pm$ 6.020e-07	ns	-	-	<b>5.553e-06 <math>\pm</math> 1.689e-06</b>	*	-	-	2.471e-06 $\pm$ 1.923e-06	ns	-8.207e-07 $\pm$ 1.407e-06	ns	<b>4.995e-06 <math>\pm</math> 9.021e-07</b>	***	<b>5.062e-06 <math>\pm</math> 1.443e-06</b>	***
Pseudo R <sup>2</sup>	0.66		0.44		0.83		0.24		0.27		0.13		0.03		0.36		0.21	

ns = not significant

. p < 0.1

\* p < 0.05

\*\* p < 0.01

\*\*\* p < 0.001

Table 3: Summary of generalized linear models (GLMs) for the mean aphid density per square meter in each habitat crop throughout the seasons in relation to the explanatory variables values of the previous season. For each explanatory variable, the coefficient value  $\pm$  standard deviation (SD) and its level of significance (p-value) are given.

Crop Season Explanatory Variable	Wheat			Wheat Volunteer			Corn			Sorghum		
	Winter	Spring	Autumn	Summer	Autumn	Spring	Summer	Spring	Summer	Spring	Summer	p
Intercept	20.84 $\pm$ 0.4297	24.82 $\pm$ 0.4352	56.05 $\pm$ 4.747	2.166 $\pm$ 5.322	1.981 $\pm$ 6.666	12.51 $\pm$ 2.350	14.62 $\pm$ 4.226	21.98 $\pm$ 1.233	34.43 $\pm$ 4.621	***	***	***
Cumulated Degrees	-5.776e-04 $\pm$ 3.253e-04	6.839e-03 $\pm$ 5.503e-04	-1.961e-02 $\pm$ 2.317e-03	7.345e-04 $\pm$ 2.223e-03	9.336e-04 $\pm$ 3.163e-03	1.804e-03 $\pm$ 2.938e-03	2.553e-03 $\pm$ 2.712e-03	2.643e-03 $\pm$ 1.532e-03	-1.021e-02 $\pm$ 3.005e-03	.	ns	**
Total Aphids	-3.043e-03 $\pm$ 7.618e-04	-1.485e-03 $\pm$ 5.040e-04	1.146e-02 $\pm$ 1.362e-03	1.666e-03 $\pm$ 1.528e-03	1.369e-03 $\pm$ 1.405e-03	2.347e-03 $\pm$ 2.274e-03	-1.350e-04 $\pm$ 2.894e-04	3.109e-03 $\pm$ 1.233e-03	-2.307e-04 $\pm$ 3.007e-04	***	ns	ns
Immigrating	3.001e-07 $\pm$ 1.601e-07	2.604e-08 $\pm$ 9.418e-08	1.245e-06 $\pm$ 5.771e-07	-	4.961e-08 $\pm$ 6.895e-07	-9.477e-07 $\pm$ 5.043e-07	2.402e-08 $\pm$ 3.272e-07	-5.499e-07 $\pm$ 2.587e-07	-5.573e-07 $\pm$ 3.562e-07	.	ns	ns
Area Wheat	1.880e-07 $\pm$ 1.392e-07	-	-1.340e-06 $\pm$ 3.475e-07	6.276e-07 $\pm$ 3.654e-07	5.634e-07 $\pm$ 4.199e-07	-	-	-	-	ns	-	-
Area Corn	-	-	3.280e-07 $\pm$ 2.028e-06	2.549e-06 $\pm$ 2.682e-06	1.516e-06 $\pm$ 3.032e-06	-	8.813e-07 $\pm$ 2.717e-06	-	9.463e-07 $\pm$ 2.888e-06	ns	ns	ns
Area Sorghum	-	-	-2.268e-07 $\pm$ 1.001e-06	5.357e-06 $\pm$ 1.266e-06	3.045e-06 $\pm$ 1.501e-06	-	-1.164e-06 $\pm$ 1.349e-06	-	5.360e-06 $\pm$ 1.356e-06	ns	ns	***
Pseudo R <sup>2</sup>	0.21	0.76	0.86	0.06	0.11	0.09	0.02	0.12	0.27			

ns = not significant

. p < 0.1

\* p < 0.05

\*\* p < 0.01

\*\*\* p < 0.001

Table 4: Summary of generalized linear models (GLMs) for the mean aphid density per square meter in the landscape throughout the seasons in relation to the explanatory variables values of (a) the current season and (b) the previous season. For each explanatory variable, the coefficient value  $\pm$  standard deviation (SD) and its level of significance (p-value) are given.

a)

Explanatory Variable	Winter		Spring		Summer		Autumn	
	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p
Intercept	<b>23.60 <math>\pm</math> 0.4138</b>	***	<b>19.33 <math>\pm</math> 1.899</b>	***	<b>15.79 <math>\pm</math> 4.230</b>	***	1.417 $\pm$ 1.331	ns
Cumulated Degrees	<b>-5.018e-03 <math>\pm</math> 5.204e-04</b>	***	-1.097e-04 $\pm$ 1.220e-03	ns	1.279e-03 $\pm$ 2.006e-03	ns	<b>1.293e-02 <math>\pm</math> 1.086e-03</b>	***
Total Aphids Immigrating	-8.913e-04 $\pm$ 4.634e-04	.	<b>-5.429e-04 <math>\pm</math> 1.285e-04</b>	***	1.726e-03 $\pm$ 9.005e-04	.	<b>1.207e-02 <math>\pm</math> 2.062e-03</b>	***
Area Wheat	<b>2.121e-07 <math>\pm</math> 9.087e-08</b>	*	-1.040e-07 $\pm$ 1.476e-07	ns	-4.615e-07 $\pm$ 4.468e-07	ns	<b>9.662e-07 <math>\pm</math> 3.990e-07</b>	*
Area Volunteer	-	-	-	-	-1.339e-07 $\pm$ 2.592e-07	ns	<b>-1.224e-06 <math>\pm</math> 3.718e-07</b>	**
Area Corn	-	-	-3.838e-07 $\pm$ 1.173e-06	ns	6.203e-07 $\pm$ 1.994e-06	ns	-	-
Area Sorghum	-	-	<b>2.659e-06 <math>\pm</math> 5.544e-07</b>	***	1.697e-06 $\pm$ 9.689e-07	.	-	-
Pseudo R <sup>2</sup>	0.66		0.4		0.09		0.78	

b)

Explanatory Variable	Winter		Spring		Summer		Autumn	
	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p
Intercept	<b>20.83 <math>\pm</math> 0.429</b>	***	<b>22.69 <math>\pm</math> 0.689</b>	***	<b>22.68 <math>\pm</math> 3.064</b>	***	<b>46.46 <math>\pm</math> 6.120</b>	***
Cumulated Degrees	-5.720e-04 $\pm$ 3.244e-04	.	<b>-4.339e-03 <math>\pm</math> 8.675e-04</b>	***	-2.522e-03 $\pm$ 1.971e-03	ns	<b>-1.510e-02 <math>\pm</math> 2.974e-03</b>	***
Total Aphids Immigrating	<b>-3.043e-03 <math>\pm</math> 7.622e-04</b>	***	1.307e-03 $\pm$ 7.387e-04	.	-2.108e-04 $\pm$ 2.048e-04	ns	<b>1.267e-02 <math>\pm</math> 1.833e-03</b>	***
Area Wheat	-2.997e-07 $\pm$ 1.602e-07	.	-2.914e-07 $\pm$ 1.489e-07	.	-2.118e-07 $\pm$ 2.359e-07	ns	4.614e-07 $\pm$ 7.729e-07	ns
Area Volunteer	1.880e-07 $\pm$ 1.393e-07	ns	-	-	-	-	<b>-1.274e-06 <math>\pm</math> 4.533e-07</b>	**
Area Corn	-	-	-	-	2.876e-07 $\pm$ 1.949e-06	ns	-2.953e-07 $\pm$ 2.724e-06	ns
Area Sorghum	-	-	-	-	1.527e-06 $\pm$ 9.384e-07	ns	-2.542e-08 $\pm$ 1.327e-06	ns
Pseudo R <sup>2</sup>	0.21		0.26		0.07		0.78	

ns = not significant

. p < 0.1

\* p < 0.05

\*\* p < 0.01

\*\*\* p < 0.001

Table 5: Summary of generalized linear models (GLMs) for the mean aphid density per square meter in the landscape throughout the seasons in relation to the explanatory variables values of (a) the current season and (b) the previous season. For each explanatory variable, the coefficient value  $\pm$  standard deviation (SD) and its level of significance (p-value) are given.

Crop	Season	GLM Results		Tukey Results					
		F-statistic	p	S-R		S-P		R-P	
				Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p	Coefficient $\pm$ SD	p
Wheat	Winter	0.0967	ns	-	-	-	-	-	-
	Spring	0.1314	ns	-	-	-	-	-	-
	Autumn	0.7193	ns	-	-	-	-	-	-
Wheat Volunteer	Summer	<b>48.682</b>	<b>***</b>	0.032 $\pm$ 0.055	ns	<b>0.573 <math>\pm</math> 0.065</b>	<b>***</b>	<b>0.540 <math>\pm</math> 0.065</b>	<b>***</b>
	Autumn	<b>18.098</b>	<b>***</b>	-0.090 $\pm$ 0.081	ns	<b>0.428 <math>\pm</math> 0.093</b>	<b>***</b>	<b>0.518 <math>\pm</math> 0.092</b>	<b>***</b>
Corn	Spring	4.160	*	-	-	-	-	<b>-0.339 <math>\pm</math> 0.167</b>	*
	Summer	2.397	ns	-	-	-	-	-	-
Sorghum	Spring	<b>33.696</b>	<b>***</b>	<b>0.418 <math>\pm</math> 0.056</b>	<b>***</b>	<b>0.346 <math>\pm</math> 0.055</b>	<b>***</b>	-0.072 $\pm$ 0.061	ns
	Summer	<b>7.6921</b>	<b>***</b>	<b>0.285 <math>\pm</math> 0.076</b>	<b>***</b>	<b>0.197 <math>\pm</math> 0.074</b>	*	-0.087 $\pm$ 0.080	ns
Landscape	Winter	0.0967	ns	-	-	-	-	-	-
	Spring	<b>65.903</b>	<b>***</b>	<b>0.646 <math>\pm</math> 0.063</b>	<b>***</b>	<b>0.618 <math>\pm</math> 0.062</b>	<b>***</b>	-0.028 $\pm$ 0.066	ns
	Summer	1.403	ns	-	-	-	-	-	-
	Autumn	0.5225	ns	-	-	-	-	-	-

ns = not significant

. p < 0.1

\* p < 0.05

\*\* p < 0.01

\*\*\* p < 0.001

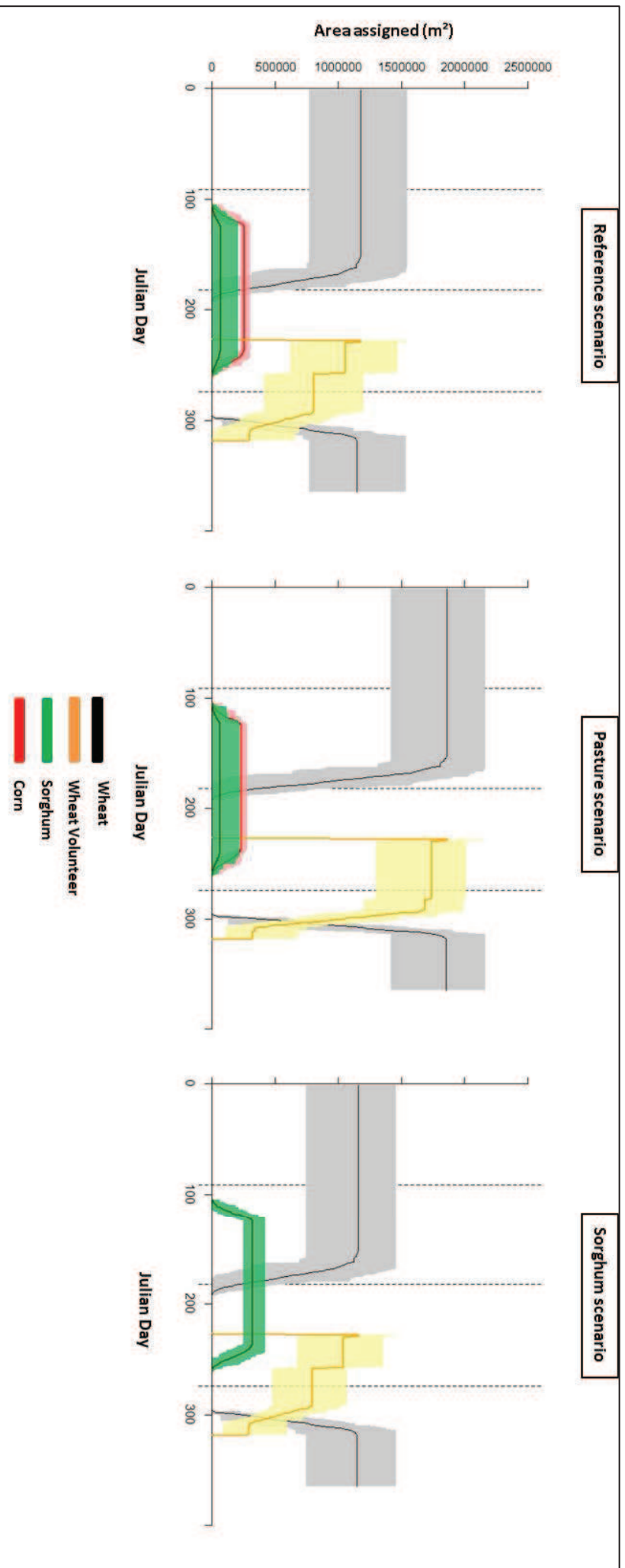


Figure 2: Areas (Mean, minimum and maximum in square meters) assigned to each habitat crop throughout the year in all three scenarios. Dotted lines indicate the delimitations of each of the four seasons.

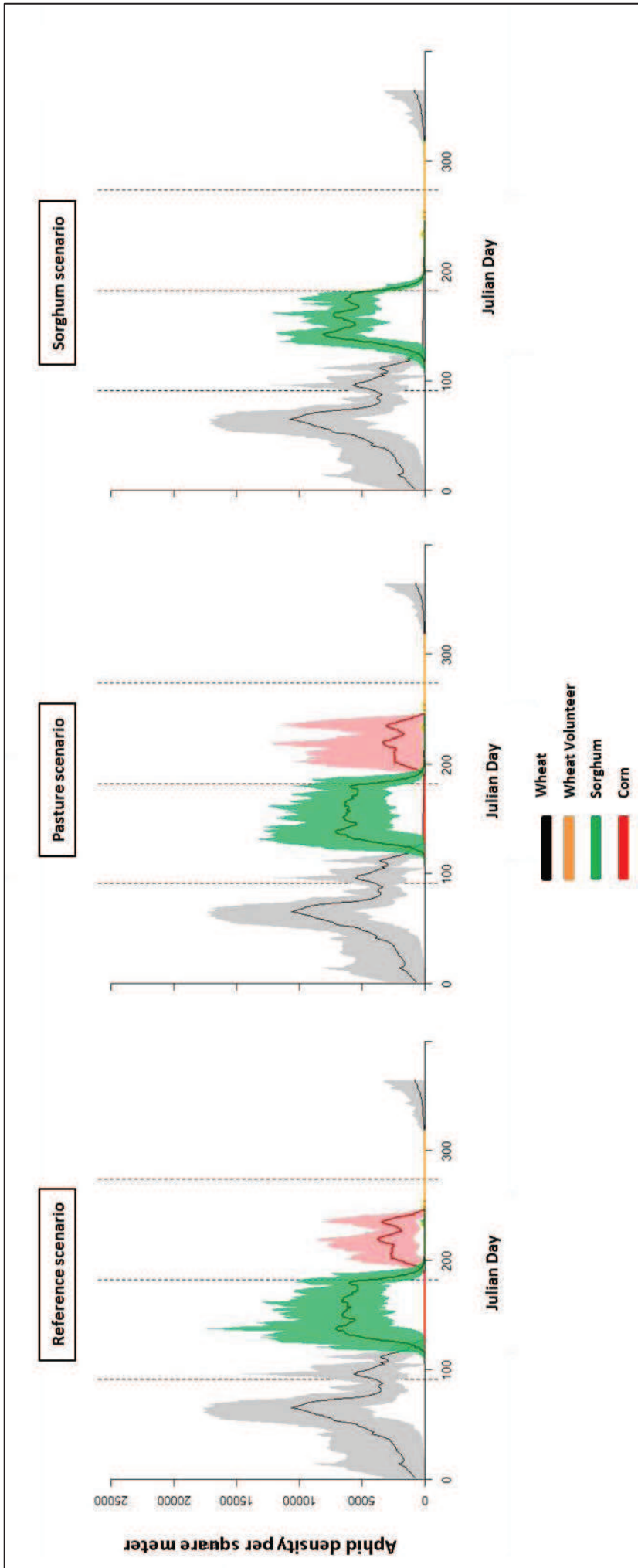


Figure 3: Aphid densities (Mean, minimum and maximum individuals per square meter) within each habitat crop throughout the year in all three scenarios. Dotted lines indicate the delimitations of each of the four seasons.

## 4 Discussion

By combining the ATLAS model with our aphid model, we are able to simulate pluriannual aphid dynamics in relation to the spatial-temporal variability of the agricultural landscape. In its final version, the spatially-explicit model may produce significant insights into understanding seasonal aphid densities in each habitat crop in relation to landscape parameters. It is important to consider when analyzing the results of our model, the simulated landscape is relatively favourable for aphids, we no pesticide treatments regulating populations within fields and only natural mortality first considered. To avoid quick explosions in numbers of the simulated aphid populations, we introduced a natural enemy predation rate, which occurs in favourable climatic conditions.

Our approach and the statistical analyses of the outputs produced enlighten the influence of landscape parameters on aphid densities in each habitat crop and for each season. The effects of weather or landscape composition on aphid densities vary for each crop and season. These results give a better understanding on the main drivers of aphid populations. This could help identify interesting leverages in bottom-up approaches to regulate cereal aphid populations. Furthermore, with the possibility to use ATLAS as a scenario exploring tool, we were able to compare aphid densities between different agronomic scenarios and illustrate potential consequences of these on pest population levels throughout the landscape.

### 4.1 Simulating pluriannual aphid dynamics and understanding the effects of landscape parameters

When considering the aphid dynamics throughout the year in our model, a clear temporal discrepancy between aphid dynamics within sorghum and corn is noticeable (Figure 1). Aphid populations tend to develop in sorghum in spring and reach very low levels in summer, while the opposite occurs in corn. This is due to the reproduction rates used in the model depending on the growth stage of each crop, where sorghum is highly favourable in its early stages and the opposite applies for corn. We find the same patterns within the literature, where sorghum infestations usually occur as soon as the crop emerges (Chantereau et al., 2013) whereas corn infestations occur at the flowering stages (Brown et al., 1984). Even though further *in situ* observations are needed, this dis-synchrony between simulated aphid densities in sorghum and in corn is confirmed by these studies.

Aphid densities in wheat fields in winter and spring are significantly negatively influenced by temperature and aphid immigration (Table 2). This seems at first contrary to results observed in the literature (Legrand et al., 2004; Zhou et al., 1995). In fact, these results are indirectly caused by the high correlation of temperature with both aphid immigration and the natural enemy predation rate in the model. This predation rate is temperature dependent and favourable conditions for this rate usually occur at the end of winter and start of spring. High values of the cumulated degrees induce lower aphid densities in our simulations, due to an early appearance of natural enemy related mortality within these seasons. The opposite effect of temperature and aphid immigration is observed in wheat fields in winter, when temperatures are not high enough to enable this mortality.



During summer, aphid densities are relatively stable and no landscape parameter has a significant effect on these. When focusing on autumn, a season particularly sensitive to aphid infestations within wheat (Pike and Schaffner, 1985), we observe a significant effect of the number of aphids immigrating into the landscape on aphid densities within wheat. In relation to *R. padi* dynamics, autumn is the season during which a part of the population will produce sexual winged aphids. These individuals migrate to their primary host (*Prunus padus*) where they will produce their offspring by oviposition in order to anticipate unfavourable winter weather conditions (Leather and Dixon, 1981). These individuals will fly during the autumn season and thus can be trapped by suction traps and counted in the data. This can lead to inflated counts when estimating the number of immigrants if the sexual morphs are not differentiated. Nevertheless, recent work from Dedryver and al (2010) illustrate the efficiency of this suction trap data to predict field colonization in autumn, highlighting the importance of aphid immigration during this critical season. Within our results (Table 2), wheat colonization in autumn is essentially due to aphid immigration from external sources. This hypothesis should be evaluated, by gathering precise data on the proportion of sexual aphids caught in suction traps in autumn in our region. In more temperate areas, such as Brittany in France, the main source of aphids colonizing wheat in autumn is corn (Vialatte et al., 2006). In our case study region, there is no overlap between summer and winter crops, and such transfers are impossible. On the other hand, wheat volunteer is known as an alternative source of aphid colonizers (Hawkes and Jones, 2005; Simon et al., 1991). In our model, this transfer between wheat volunteers and wheat fields is not significant in the results. In fact, the aphid populations colonizing wheat volunteers remain with a low level of individuals in comparison to other crops and are managed through a maximum availability date set to be on the 15<sup>th</sup> of November. Exploring this transfer in more details could be done by not considering this management date and running the model with no long distance immigration.

Landscape composition parameters have a highly significant effect in the case of sorghum and wheat volunteer densities. The area assigned to these crops positively influences aphid densities within them. This could be explained in relation to Roots concentration hypothesis (Grez and Gonzalez, 1995; Root, 1973), where the more a resource is present within the landscape, the higher the chances the herbivores will find it and populations develop within the field. This is only occurring in sorghum and wheat volunteer, both of which are favourable habitats during seasons where local dispersal is favoured (spring and autumn). Hambäck and Englund (2005) have highlighted the importance of considering dispersal and immigration as one of the key drivers of the resource concentration hypothesis. Thus, the higher the area assigned to these crops, the higher the chances of local dispersers colonizing these fields. Another interesting result is the fact weather and landscape composition show little to no significant effect on aphid densities in summer. This is probably explained by the stability of both weather conditions and areas assigned to crops throughout the years in summer, with only an effect of high temperatures on aphid populations through mortality (Asin and Pons, 2001; El Din, 1976; Ma et al., 2004).

When considering the potential effects of previous season, only aphid densities in wheat in spring and autumn showed significant results. Higher densities at these seasons essentially rely on favourable weather conditions in the previous season. Finally, when considering aphid densities at the landscape scale, autumn densities seem driven by wheat densities, with the same explanatory variables having the most significant effects. Winter and spring densities show an influence of the indirect variable of natural enemy mortality. Sorghum area has a highly significant effect on the

overall aphid densities within the landscape in spring. No significant effects can be observed for summer densities.

#### **4.2 Studying the potential effects of the selected agronomic scenarios**

In spring, the sorghum scenario has significantly higher aphid densities within the landscape (Table 5 and Figure 3), due to a higher area assigned to sorghum (+200% compared to the other scenarios, Figure 2) and higher densities within these fields. This illustrates the concentration hypothesis illustrated in the reference scenario. Exchanges between crops at that period do not seem to have a specific effect since aphid densities in other crops available in spring are not significantly different from the other scenarios. Nevertheless, these higher densities in sorghum could be problematic, as these fields could potentially act as local reservoirs for aphid dispersal and recolonization in other crops after pesticide treatments for example.

Aphid densities are significantly lower in wheat volunteer in the pasture scenario (Table 5 and Figure 3). Taking out the temporary pastures from crop rotations increases the area assigned to wheat within the landscape each year and thus to wheat volunteer (+50% compared to the other scenarios, Figure 2). This effect is opposed to what we observed in the reference scenario, where the higher the area affect to wheat volunteer the more important aphid densities within those fields, in relation to the concentration hypothesis. Here, the opposite occurs, where aphid densities are lower in the scenario with the highest area assigned to wheat volunteer. This could be explained in relation with the theory of concentration/dilution exposed by Tscharrntke et al. (2012). They state that increasing the surface of a resource can lead to increasing the density of a specialist herbivore until a threshold is reached at which a dilution effect occurs, translating the impossibility for the population to forage the whole area available. This hypothesis was illustrated on coffee pollinating bees (Veddeler et al., 2006) where increasing the concentration of flowers at a field scale leads to a concentration effect of bee densities, while doing the same at the landscape scale leads to a dilution effect. Thus, further exploration is necessary, focusing on wheat volunteer areas and aphid densities, to acquire more knowledge on this hypothesis and identify a possible threshold.

## **5 Conclusion**

This primary work is the first to take into account pluriannual spatial-temporal dynamics of both the agricultural landscape and cereal aphid population dynamics. We were able to point out potential effects of both climate and landscape composition parameters on aphid densities in the different habitat crops throughout the seasons. Landscape composition had significant effects for aphid densities only in sorghum and wheat volunteers. Nevertheless, these effects occur in spring and autumn, which are key seasons when it comes to aphid colonization and crop damage (Dean, 1973; Morgan, 2000; Thackray et al., 2009). We also highlighted an interesting dis-synchrony between aphid dynamics within sorghum and corn. Our aphid model, coupled with the ATLAS landscape simulator shows interesting potential for the exploration of possible effects of agronomic scenarios on pest dynamics within the landscape. With these observations, we can potentially increase our knowledge on the interactions between the spatio-temporal dynamics of the agricultural landscape

and population dynamics in order to identify to most efficient management scenarios to regulate pest populations. Nevertheless, further validation, calibration and exploration of the model and observed hypothesis are needed.

### **Acknowledgements**

We would like to thank the AGRAPHID network for their data on aphid monitoring. We would also like to thank Benoît Persyn from INRA (Avignon) and Météo France for the weather station data.

## References

- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.-P., Balent, G., Monteil, C., 2007. Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecol. Model.* 205, 423–436.
- Asin, L., Pons, X., 2001. Effect of high temperature on the growth and reproduction of corn aphids (Homoptera: Aphididae) and implications for their population dynamics on the northeastern Iberian peninsula. *Environ. Entomol.* 30, 1127–1134.
- Barlow, N., Dixon, A.F.G., 1980. Simulation of lime aphid population dynamics. Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- Bianchi, F.J.J., Booij, C.J., Tscharrntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1715–1727. doi:10.1098/rspb.2006.3530
- Broadbent, L., 1949. Factors affecting the activity of alatae of the aphids *Myzus persicae* (Sulzer) and *Brevicoryne brassicae* (L.). *Ann. Appl. Biol.* 36, 40–62.
- Brown, J.K., Wyatt, S.D., Hazelwood, D., 1984. Irrigated corn as a source of barley yellow dwarf virus and vector in eastern Washington. *Phytopathology* 74, 46–49.
- Chantereau, J., Cruz, J.-F., Ratnadass, A., Trouche, G., 2013. Le sorgho. Éditions Quae.
- Chiverton, P., 1987. Predation of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) by polyphagous predatory arthropods during the aphids' pre-peak period in spring barley. *Ann. Appl. Biol.* 111, 257–269.
- Cook, S.M., Khan, Z.R., Pickett, J.A., 2006. The use of push-pull strategies in integrated pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 375.
- Dean, B.G., 1973. Aphid colonization of spring cereals. *Ann. Appl. Biol.* 75, 183–193.
- Dean, G.J., 1974. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.)(Hem., Aphididae). *Bull. Entomol. Res.* 63, 401–409.
- Dent, D., Elliott, N.C., 1995. Integrated pest management. Springer Science & Business Media.
- El Din, N.S., 1976. Effects of temperature on the aphid, *Myzus persicae* (Sulz.), with special reference to critically low and high temperature. *Z. Für Angew. Entomol.* 80, 7–14.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., 1989. Effects of constant and fluctuating temperatures on immature development and age-specific life tables of *Rhopalosiphum padi* (L.)(Homoptera: Aphididae). *Can. Entomol.* 121, 131–140.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S., Tischendorf, L., 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 219–234.
- Farré, I., Faci, J.M., 2006. Comparative response of maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) to deficit irrigation in a Mediterranean environment. *Agric. Water Manag.* 83, 135–143.
- Gilabert, A., Simon, J.-C., Dedryver, C.-A., Plantegenest, M., 2014. Do ecological niches differ between sexual and asexual lineages of an aphid species? *Evol. Ecol.* 28, 1095–1104.
- Grez, A.A., Gonzalez, R.H., 1995. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. *Oecologia* 103, 471–474.
- Grignard, A., Taillandier, P., Gaudou, B., Vo, D.A., Huynh, N.Q., Drogoul, A., 2013. GAMA 1.6: Advancing the art of complex agent-based modeling and simulation, in: PRIMA 2013: Principles and Practice of Multi-Agent Systems. Springer, pp. 117–131.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The ODD protocol: a review and first update. *Ecol. Model.* 221, 2760–2768.

- Grimm, V., Railsback, S.F., 2012. Pattern-oriented modelling: a “multi-scope” for predictive systems ecology. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367, 298–310.
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., DeAngelis, D.L., 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *science* 310, 987–991.
- Haine, E., 1955. Aphid take-off in controlled wind speeds. *Nature* 175, 474–475.
- Hambäck, P.A., Englund, G., 2005. Patch area, population density and the scaling of migration rates: the resource concentration hypothesis revisited. *Ecol. Lett.* 8, 1057–1065.
- Hawkes, J.R., Jones, R.A.C., 2005. Incidence and distribution of Barley yellow dwarf virus and Cereal yellow dwarf virus in over-summering grasses in a Mediterranean-type environment. *Crop Pasture Sci.* 56, 257–270.
- Hooks, C.R., Fereres, A., 2006. Protecting crops from non-persistently aphid-transmitted viruses: a review on the use of barrier plants as a management tool. *Virus Res.* 120, 1–16.
- Hunter, M.D., Price, P.W., 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 723–732.
- Irwin, M.E., Kampmeier, G.E., Weisser, W.W., 2007. 7 Aphid Movement: Process and Consequences. *Aphids Crop Pests* 153.
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailles, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeog. Eur. J. Geogr.*
- Kennedy, J.S., Booth, C.O., 1963. Free flight of aphids in the laboratory. *J. Exp. Biol.* 40, 67–85.
- Kieckhefer, R.W., Gellner, J.L., 1988. Influence of plant growth stage on cereal aphid reproduction. *Crop Sci.* 28, 688–690.
- Leather, S.R., Dixon, A.F.G., 1981. Growth, survival and reproduction of the bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*, on its primary host. *Ann. Appl. Biol.* 99, 115–118.
- Leather, S.R., Lehti, J.P., 1982. Field studies on the factors affecting the population dynamics of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*(L.) in Finland. *Ann. Agric. Fenn.* 21, 20–31.
- Leather, S.R., Walters, K.F.A., 1984. Spring migration of cereal aphids. *Z. Für Angew. Entomol.* 97, 431–437.
- Legrand, M.A., Colinet, H., Vernon, P., Hance, T., 2004. Autumn, winter and spring dynamics of aphid *Sitobion avenae* and parasitoid *Aphidius rhopalosiphii* interactions. *Ann. Appl. Biol.* 145, 139–144.
- Levin, D.M., Irwin, M.E., 1995. Barley yellow dwarf luteovirus effects on tethered flight duration, wingbeat frequency, and age of maiden flight in *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.* 24, 306–312.
- Liquido, N.J., Irwin, M.E., 1986. Longevity, fecundity, change in degree of gravidity and lipid content with adult age, and lipid utilisation during tethered flight of alates of the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Ann. Appl. Biol.* 108, 449–459.
- Lundgren, J.G., Fergen, J.K., 2010. The effects of a winter cover crop on *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) populations and beneficial arthropod communities in no-till maize. *Environ. Entomol.* 39, 1816–1828.
- Ma, C.-S., Hau, B., Poehling, H.-M., 2004. Effects of pattern and timing of high temperature exposure on reproduction of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum*. *Entomol. Exp. Appl.* 110, 65–71.
- Morgan, D., 2000. Population dynamics of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.), during the autumn and winter: a modelling approach. *Agric. For. Entomol.* 2, 297–304.
- Nemecek, T., Fischlin, A., Derron, J., Roth, O., 1993. Distance and direction of trivial flights of aphids in a potato field. *Bull. Entomol. Res.*
- Parry, H., Evans, A.J., Morgan, D., 2004. Aphid population dynamics in agricultural landscapes: an agent-based simulation model, in: *Proceedings of the Second Biennial Meeting of the International Environmental Modelling and Software Society, Osnabrück, Germany, iEMSs.*

- Parry, H.R., Evans, A.J., Morgan, D., 2006. Aphid population response to agricultural landscape change: A spatially explicit, individual-based model. *Ecol. Model.* 199, 451–463. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.01.006
- Pike, K.S., Schaffner, R.L., 1985. Development of Autumn Populations of Cereal Aphids., *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae) and Their Effects on Winter Wheat in Washington State. *J. Econ. Entomol.* 78, 676–680.
- Pimentel, D., McLaughlin, L., Zepp, A., Lakitan, B., Kraus, T., Kleinman, P., Vancini, F., Roach, W.J., Graap, E., Keeton, W.S., 1993. Environmental and economic effects of reducing pesticide use in agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 46, 273–288.
- Poincelot, R., 2012. *Toward a more sustainable agriculture.* Springer Science & Business Media.
- Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43, 95–124. doi:10.2307/1942161
- Ryschawy, J., Choisis, N., Choisis, J.P., Gibon, A., 2013. Paths to last in mixed crop–livestock farming: lessons from an assessment of farm trajectories of change. *animal* 7, 673–681.
- Sarthou, J., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B., 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Eur. J. Entomol.* 102, 539.
- Simon, J.C., Blackman, R.L., Le Gallic, J.F., 1991. Local variability in the life cycle of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in western France. *Bull. Entomol. Res.* 81, 315–322.
- Taylor, L.R., Palmer, J.M.P., 1972. Aerial sampling. *Aphid Technol.* 189–234.
- Thackray, D.J., Diggle, A.J., Jones, R.A.C., 2009. BYDV PREDICTOR: a simulation model to predict aphid arrival, epidemics of Barley yellow dwarf virus and yield losses in wheat crops in a Mediterranean-type environment. *Plant Pathol.* 58, 186–202.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
- Veddeler, D., Klein, A.-M., Tscharntke, T., 2006. Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos* 112, 594–601.
- Vialatte, A., Simon, J.-C., Dedryver, C.-A., Fabre, F., Plantegenest, M., 2006. Tracing individual movements of aphids reveals preferential routes of population transfers in agroecosystems. *Ecol. Appl.* 16, 839–844.
- Vinatier, F., Lescouret, F., Duyck, P.-F., Tixier, P., 2012. From IBM to IPM: Using individual-based models to design the spatial arrangement of traps and crops in integrated pest management strategies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 146, 52–59. doi:10.1016/j.agee.2011.10.005
- Walters, K.F.A., Dixon, A.F.G., 1984. The effect of temperature and wind on the flight activity of cereal aphids. *Ann. Appl. Biol.* 104, 17–26.
- Watt, A.D., 1979. The effect of cereal growth stages on the reproductive activity of *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. *Ann. Appl. Biol.* 91, 147–157.
- Wellings, P.W., Dixon, A.F.G., Barbosa, P., Schultz, J.C., 1987. The role of weather and natural enemies in determining aphid outbreaks. *Insect Outbreaks* 313–346.
- Wiktelius, S., 1981. Studies on aphid migration with special reference to the bird cherry oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) [long range migration, flight periodicity, temperature thresholds, host finding].
- Williams, C.T., 1980. Low temperature mortality of cereal aphids. *Bull. SROP* 3, 63–66.
- Wratten, S.D., 1977. Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. *Ann. Appl. Biol.* 85, 319–331.
- Zhao, Z.-H., Hui, C., He, D.-H., Ge, F., 2013. Effects of position within wheat field and adjacent habitats on the density and diversity of cereal aphids and their natural enemies. *Biocontrol* 58, 765–776.
- Zhou, X., HARRINGTON, R., WOIWOD, I.P., PERRY, J.N., BALE, J.S., CLARK, S.J., 1995. Effects of temperature on aphid phenology. *Glob. Change Biol.* 1, 303–313.

## Appendix A: Weather and immigration data used in the aphid model simulations

Table 1: Different weather characteristics of each of the years of weather data from the Montpellier weather station used in the model.

Year	Number of days with rain	Number of days with winds over 11km/h	Number of frost days
1997	92	12	32
1998	73	10	53
1999	81	22	51
2000	94	7	34
2001	109	11	37



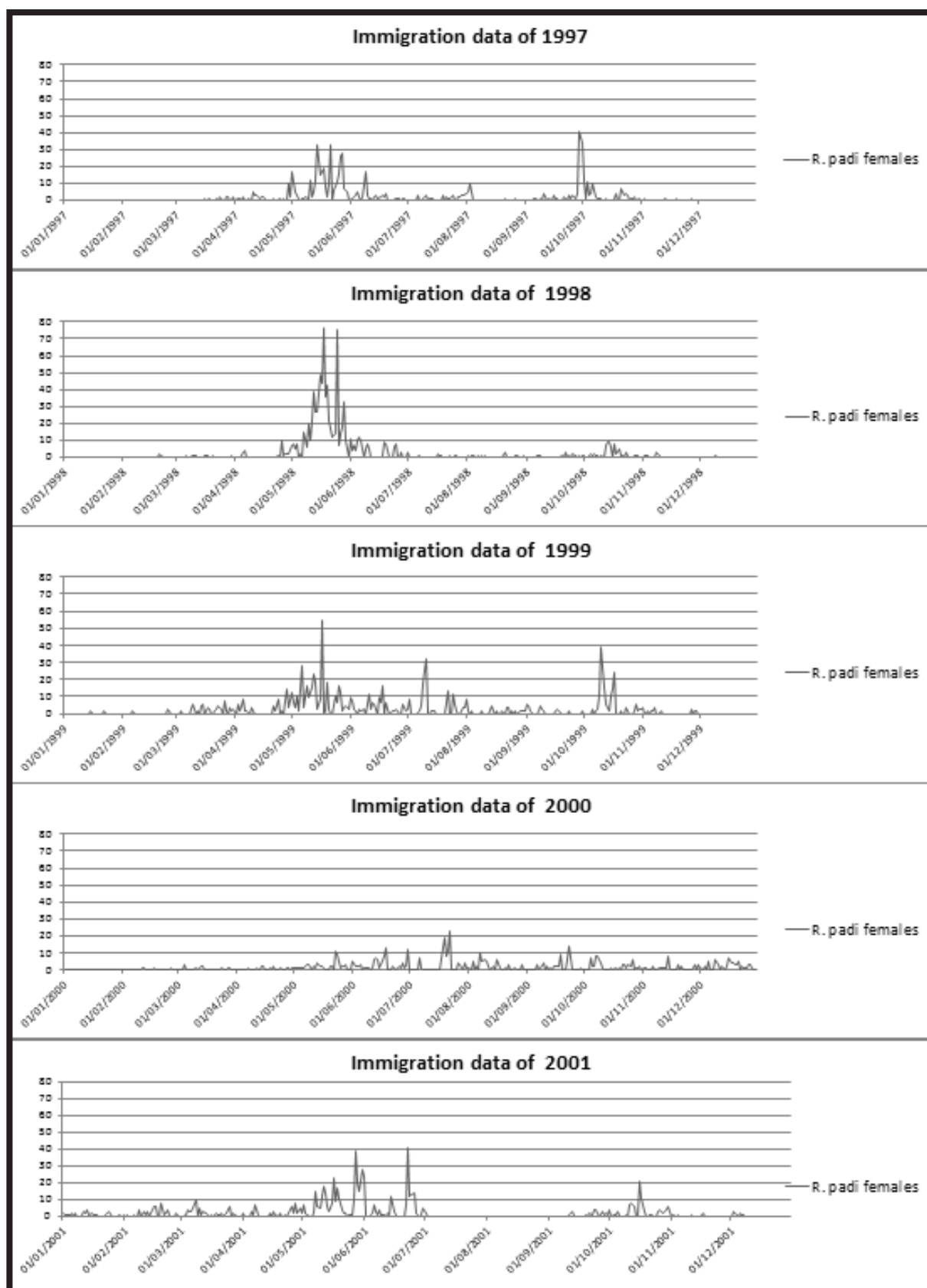


Figure A1: Suction trap data used to calculate the number of daily immigrants in the model. The data was collected in Montpellier between 1997 and 2001 and counts females *R.padi* captured in the AGRAPHID network trap.

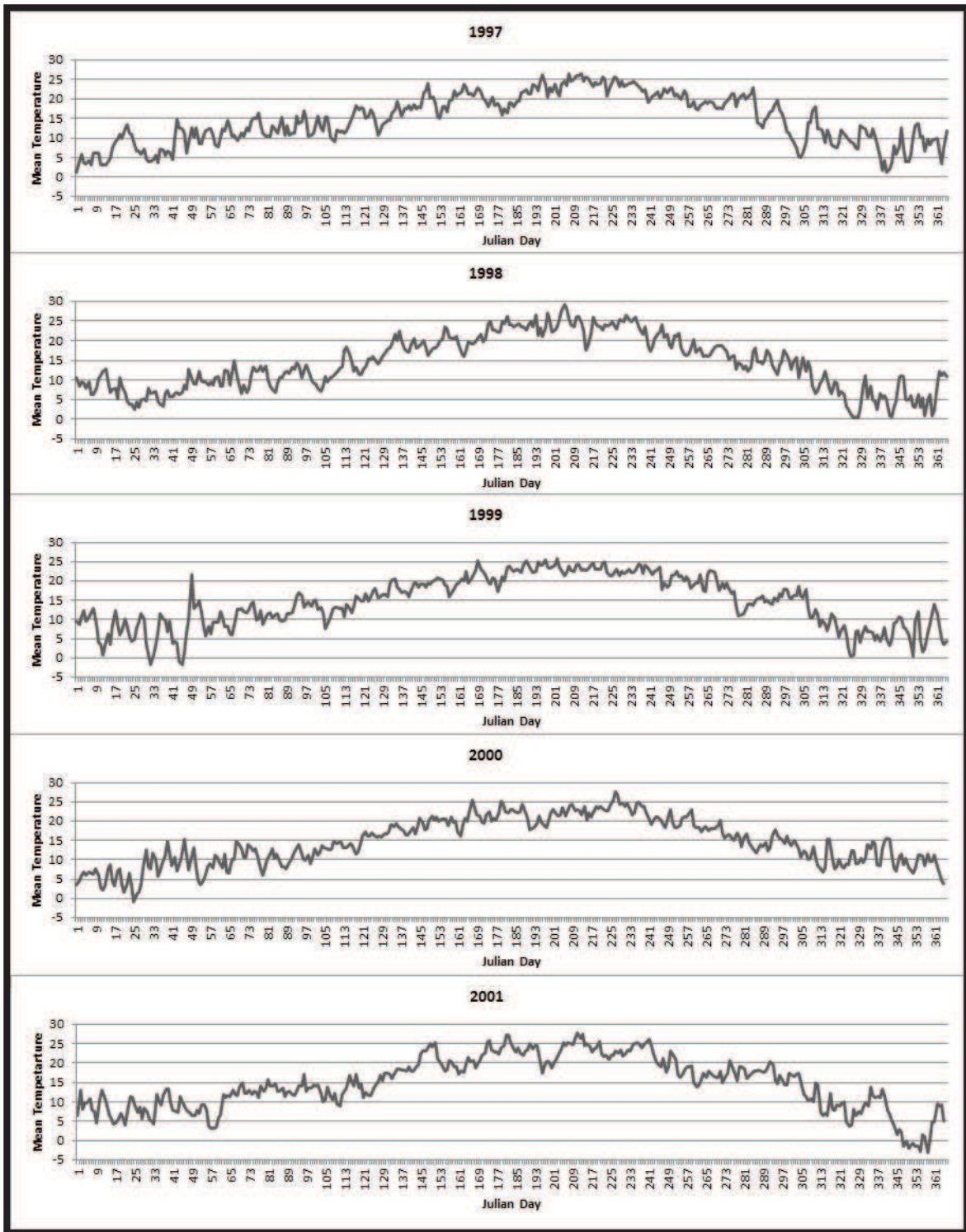


Figure A3: Mean daily temperatures observed at the Montpellier weather station during the five years of data used in the model.

## B1. Purpose

The purpose of this model is to simulate the spatial-temporal population dynamics of the pest *Rhopalosiphum padi*, in relation to the dynamics of the agricultural landscape. Habitat availability (crop rotations) and quality (crop phenology) vary through time and thus influence pest dynamics. With such a model, we explore the possible effects of these agricultural practices and weather conditions on the pest in order to identify key processes allowing to favour a bottom-up regulation of the later. We also use the same approach to explore two potential scenarios in terms of plausible changes in agricultural practices.

### B1.1 Entities, state variables, and scales

The environment is defined by the ATLAS model, simulating the agricultural landscape and its properties. The aphid model is composed of a grid of 30 x 30 meter cells. Each cell is related to the landscape patch with the highest overlapping area, meaning it will share the same environmental properties as this patch (land use, phenology...). Cells can have two different states, defined if either it contains or not a population of aphids. When a cell is colonized by aphids, it acquires the following state variables (Table B1).

Table B1: State variables of each cell of the cellular automaton where aphids are present

Variable	Definition
<b>aphidPopulation</b>	Total number of aphids within the cell
<b>numberApNymphs</b>	Number of apterous nymphs within the cell
<b>numberAlNymphs</b>	Number of alatae nymphs within the cell
<b>numberAdults</b>	Number of adults within the cell
<b>producedWingedAdults</b>	Number of winged aphids within the cell ready to disperse

Thus within a cell, newborn nymphs can either be apterous and produce adults that will remain in the cell, or alatae and produce adults that will disperse. How this is simulated in the model is detailed in the submodel section.

### Spatial scale

As stated previously, the aphid model is represented through a grid with cells of 30 x 30 meters. This scale of 30 meters is chosen because of the good compromise between acute spatialization of the population while limiting the number of entities (cells) considered in the model (reducing simulation time). The 30 x 30 scale also limits the possible deformation of the landscape when converting a vectorized landscape into a grid with only 4 % error between the area allocated to fields in the vector representation of the landscape compared to the grid representation.

### Temporal scale

The processes considered in the model, guiding aphid dynamics occur at a daily time step and are detailed in the following section.

#### B1.2 Process overview and scheduling

Both the landscape (through ATLAS) and the aphid model are updated at a daily time step (Figure B1). Depending on whether or not aphids are currently present in the cell, the processes occurring at the time step vary for each cell. Cells that already have an aphid population will go through development of the population (age stages), reproduction, mortality and dispersal (at the local scale or migration). Once all cells are updated, immigration is simulated in the model, with aphids arriving amongst habitat cells in the landscape. Each of these processes is done in synchrony for all the cells before moving to the following process.

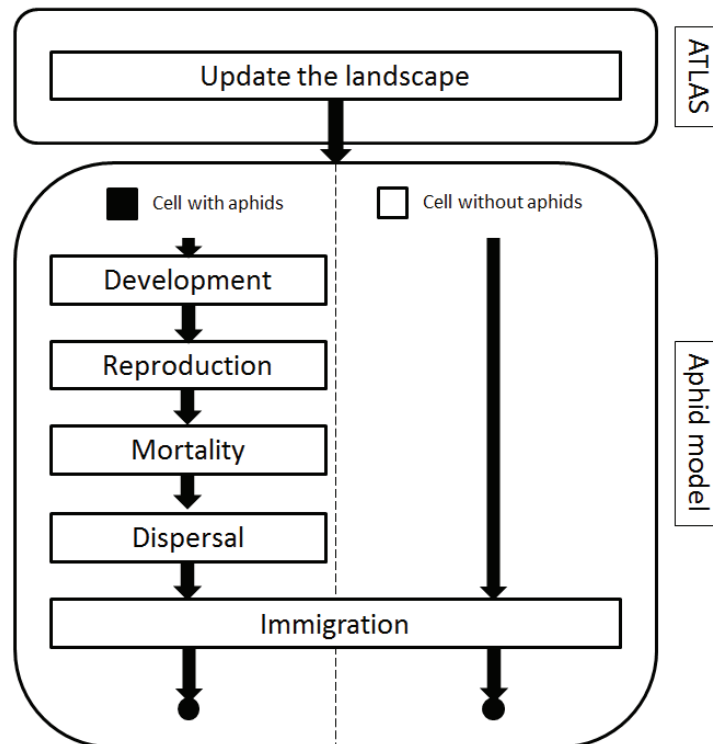


Figure B1: Flow chart of the processes occurring at a daily time step in the model. First the landscape is updated using the ATLAS model. Then, aphid populations are updated amongst each cell.

## **B2. Design Concepts**

### *Basic principles*

The aim of the model is to obtain a spatialized dynamic of the aphids throughout the year in relation to habitat availability and quality. Habitat quality in this model is considered through the reproduction capacity of the aphids depending on which crop they are using as a habitat and its phenological stage. This is detailed in the reproduction submodel described later on. The basic population dynamics of the aphids, such as development, mortality and dispersal are adapted from previous studies either from lab experiments or previously developed individual-based models. The novelty in this model is to put together these different processes to represent the interannual dynamics within the landscape. This will allow to better comprehend how the different components of the environment (landscape composition, configuration and climate) influence the population dynamics through time.

### *Emergence*

The key observation obtained with this model is being able to follow aphid density at three different scales: landscape scale, patch scale and cell scale. The population dynamics through time emerge through both the spatial configuration and composition at one moment in time, but also how this evolves throughout the seasons and years. With these results, potential leverages to reduce aphid density in agricultural landscape can emerge.

### *Interactions*

Each cell of the aphid model interacts with the landscape patches simulated in ATLAS. This means that each cell is assigned a reference patch (the one that shares the most area with the cell) and will thus take its environmental attributes when simulating population dynamics (land cover, phenological stage).

### *Stochasticity*

In the aphid model, all rates such as development and reproduction are partly stochastic through binomials applied to the number of individuals involved by the process.

### *Observation*

In the model, we observe aphid density in each cell. This allows to view the results at three different scales: the cell, the field and the landscape. Daily densities and data on weather and field attributes are outputted every day.

## **B3. Details**

### *Initialization*

The model is initialized on the 15<sup>th</sup> of September. We start with no aphids in the landscape and the first ones arrive through migration.

### *Input data*

The landscape is simulated using the ATLAS model and is directly connected with the aphid model to feed landscape attributes to each cell. . We use 5 years of daily aphid suction trap data (1997-2001), given by the AGRAPHID network, from Montpellier, which is the closest trap to the study. To better comprehend the relation between climate and aphid density, we chose to use weather data of the same 5 years in the same region of Montpellier in the model.

### *Submodels*

#### Development

Aphid dynamics are characterized by a number of apterous nymphs, alate nymphs and adults. The model is based on several parameters defined by Morgan (2000). Winged aphids are not represented in the cells but are taken into account as potential colonizers of the landscape through local dispersal.

Stage of development of aphids is represented as a development value ranging from 0.0 to 2.0. Nymphs become adults after reaching a development of 1.0. The average daily development achieved by an aphid is calculated using Simpson's rule (Barlow and Dixon, 1980) and the development rates at maximum, minimum and mean temperatures. Nymphs and adults have different daily development rates. The base temperature for *R.Padi* is 5.8°C (Elliott and Kieckhefer, 1989). Therefore we considered development rate to be equal to 0 for temperatures fewer than 5.8°C. Asin & Pons (2001) illustrated an upper threshold of 30°C at which *R.Padi* development rates are close to 0.

Since individuals are not considered in our model, we make the hypothesis that the nymphs and adults are equally distributed among their possible development stages. We use the development rates to estimate the number of nymphs becoming adults per day and the number of adults dying for senescence (development value > 2.0). For this each nymph or adult has a probability of moving to the next development stage (adult or death) with the probability defined by the daily development. Binomial laws are applied in the model to calculate the number of individuals moving from one stage to another.

#### **Simpson's rule**

$$DEV = \frac{(DEV_{max} + DEV_{min} + DEV_{mean})}{3}$$

Where DEV is the daily development, and  $DEV_{max}$ ,  $DEV_{min}$  and  $DEV_{mean}$  are the development rates at the daily maximum, minimum and mean temperature (Dean, 1974; Morgan, 2000; Williams, 1980).

### **Apterous Nymfs development rate**

$$NYAPDEV = -0.015 + \frac{0.291}{1 + e^{-0.138*(TEMP-16.911)}}$$

Where NYAPDEV is the development rate of apterous nymphs and TEMP is either daily maximum, minimum or mean temperature (Dean, 1974; Morgan, 2000; Williams, 1980)

### **Alate Nymfs development rate**

$$NYALDEV = \frac{NYAPDEV}{1.5}$$

Where NYALDEV is the development rate of alate nymphs and NYAPDEV is the development rate of apterous nymphs (Dean, 1974; Morgan, 2000; Williams, 1980)

### **Adult development rate**

$$ADDEV = 0.0193 + 0.0039 * TEMP$$

Where ADDEV is the development rate of adults per day and TEMP is either the daily maximum, minimum or mean temperature (Dean, 1973, 1974; Morgan, 2000). We consider alate adults (used in dispersal) and apterous adults to have the same development rate.

### Reproduction

We assume reproduction within a cell is the same among all adults (parthenogenetic females, different rates between apterous and winged adults are not considered). Reproduction rates are dependent of both temperature and crop growth stage (Dean, 1974; Kieckhefer and Gellner, 1988; Leather and Walters, 1984; Wratten, 1977). First we take into account a daily reproduction rate driven by temperature (FECU) (Morgan, 2000). We also consider metabolic thresholds where reproduction ceases at temperatures over 30°C (Asin and Pons, 2001) and under 5.8°C (Elliott and Kieckhefer, 1989).

The effects of growth stage (Table B2 and B3) were derived from Kieckhefer & Gellner (1988) who studied the growth rate of cereal aphids on four different hosts (Wheat, Barley, Maize and Sorghum). They calculated the mean reproduction of adults at different plant growth stages. We quantified the different effects of plant growth stages in order to obtain a daily reproduction rate (REPR) for our model. Since, the reproduction rates were based on measurements from Dean (1974) on barley, we consider barley reproduction rates as our reference. Volunteer cereals were considered as Wheat seedlings in this model in terms of crop stage effect.



Table B2. Mean of total aphid reproduction on four host species at different plant growth stages

Crop / Stage	Seedling	Boot	Head	Flower	LSD
Wheat	22.0	25.0	37.0	41.0	8.0
Barley	31	23	28	25	NS
Maize*	1.1	5.2	6.0		0.4
Sorghum*	7.0	4.8	1.4		0.6

\*Values presented are transformed using square root (aphid reproduction +0.5). All table entries are means of 10 replicates at each growth stage, four adult per replicate. Boot stage = growth stage preceding tassel emergence, head = ear formation. LSD = the least significant difference value (P=0.05) calculated for studies showing a significant growth stage effect.

Table B3. Influence of different growth stages of four host species on the reproduction rate of *R. padi*.

Crop / Stage	Seedling	Boot	Head	Flower
Wheat	0.71	1.09	1.32	1.64
Barley	1	1	1	1
Maize	0.04	1.18	1.29	
Sorghum	1.58	1	0.07	

#### Number of nymphs laid per day per adult depending on temperature and growth stage

$$FECU = -0.036 + \frac{5.825}{1 + e^{-0.139*(TEMP-12.03)}}$$

Where FECU is the number of nymphs laid per day per adult and TEMP is either daily maximum, minimum or mean temperature. FECU follows Simpson's rule like the development rates.

$$REPR = FECU_{Simp} * GSRR$$

Where REPR is the number of new born individuals per day per aphid,  $FECU_{Simp}$  is the mean number of aphids produced per adult after applying the Simpson's rule and GSRR is the influence of growth stage of the actual host on the number of individuals actually produced.

All the nymphs produced are not just apterous morphs. A variable proportion of these nymphs will become alate adults and disperse. Thus the number of winged aphids produced will directly impact the total local number of aphids but also the colonization of the other fields in the landscape. The proportion of winged aphids produced (ALPR) is firstly dependent of the density of aphids in the actual cell. We adapted the equation from Morgan (2000) to fit our carrying capacities of 5000 (crops) and 2000 (Volunteers cereals) aphids/m<sup>2</sup> (When this density is reached, the proportion of alate nymphs produced is equal to 1). When crops become mature, resource availability for aphids becomes critical and affects alate production (Watt, 1979). Thus the proportion of alates produced when crops reach maturity is parameterized as 1.0 in our model (100% of the nymphs produced have an alate morph).

$$ALPR_{Crops} = \frac{0.002 + 0.991}{1 + \exp(-0.076 * (\frac{D}{35000} - 67.416))}$$

Where  $ALPR_{Crops}$  is the proportion of winged aphids nymphs produced amongst the total number of nymphs produced in cereal fields and D is the number of aphids within the cell.

$$ALPR_{Volunteers} = \frac{0.002 + 0.991}{1 + \exp(-0.076 * (\frac{D}{13000} - 67.416))}$$

Where  $ALPR_{Volunteers}$  is the proportion of winged aphids nymphs produced amongst the total number of nymphs produced in volunteer cereals and D is the number of aphids within the cell.

$$ALNYBORN = NBAD * REPR * ALPR$$

Where ALNYBORN is the number of alate nymphs born per day, NBAD is the number of adults in the cell, REPR is the reproduction rate and ALPR is the proportion of alate nymphs born.

$$APNYBORN = NBAD * REPR - ALNYBORN$$

Where APNYBORN is the number of apterous nymphs born per day.

#### Carrying capacity

In order to represent the effects of crowding and limitation of the resource, we introduce in our model carrying capacities limiting the amount of aphids per cell. The carrying capacity for crops is the same and equal to 5000 aphids/m<sup>2</sup>. Volunteer cereals, which we consider of poorer resource value (lower development and nutrient richness compared to cultivated crops, scarce throughout the fields) have a carrying capacity of 2000 aphids/m (Thackray et al., 2009).

#### Mortality

As stated before, adults die from senescence once they reach a development stage of over 2.0. A daily mortality rate is also taken into account in the model (adapted from Dean, 1974; Morgan, 2000). This rate is increased with temperatures below 2.8°C (DDB). The base temperature of *R.Padi* is taken into account when calculating the daily degrees affecting the population.

$$MORT = 1 - (0.9511 - 0.0173 * DDB)$$

Where MORT is the daily mortality rate and DDB is the number of degree days below 2.8°C experienced by the aphids each day.

$$DD = \left( \frac{TEMP_{min} + TEMP_{max}}{2} - 5.8 \right)$$

Where DD is the number of day-degrees affecting *R.padi* per day. 5.8 represents the base temperature for this organism. We also take into account extreme temperatures. Using Simpson's rule to calculate an average daily temperature, we consider the daily mortality of aphids to be equal to 0.5 for temperature values over 30°C (Asin and Pons, 2001) and below -4°C (Williams, 1980).

#### *Unfavorable conditions*

For aphid colonies developed on unfavorable habitat (because of harvest of the crop), they are able to survive three consecutive days on the patch. The mortality rate increases each day with 1/3 of the population dying the first day, 2/3 the second and 3/3 the third day.

#### *Adding a global mortality pressure representing natural enemies and pathogens*

In the model, we do not directly consider these factors, thus populations without these main causes of mortality, tend to quickly explode. This never occurs in natural landscapes. In our model we include a mortality rate, in link to these predation pressures and pathogens, which occurs when there is five consecutive days with mean temperature above 10°C. This threshold was chosen in relation to predator activity, with a specific value linked to hoverfly predation (Arrignon et al., 2007). We decided to define this mortality in this way, assuming abundance of the mortality factors is correlated to temperature conditions.

#### Dispersal

Dispersal is taken into account in two ways in the model. Individuals can either have a long distance migration behavior or a local dispersal behavior. Each cell can produce a certain number of winged aphids per day (proportion of alate nymphs becoming adults).

In our case we consider the migration behavior to be a long distance dispersal (several kilometers) through a wind guided passive flight in the air column. Local dispersal in our model is represented as a short scale dispersal not influenced by wind conditions (we consider individuals to be below the wind influence boundary level).

New alatae adults will tend to attempt a migration flight as soon as possible (Irwin et al., 2007) and we consider a four day window for this to happen (Broadbent, 1949; Levin and Irwin, 1995; Liquido and Irwin, 1986). If the conditions are favorable within this window, alatae adults migrate and thus disappear from the model. An aphid will be able to migrate when wind speed is under 11 km/h (Haine, 1955). Low temperature thresholds also condition migration behavior, but these temperatures vary between seasons (Table B4, Wiktelius, 1981). No high temperature thresholds have been observed, individuals still take off at temperatures over 30C (Walters and Dixon, 1984).

Table B4: Minimum temperatures at which alatae take off during each season of the year, as referenced by Wiktelius (1981).

Season	Min Temperature
Autumn	9°C
Winter	9°C
Spring	16°C
Summer	13°C

If the conditions are not favorable during four consecutive days, the alatae aphids will switch to a local dispersal behavior. To represent local dispersal flights, we based our submodel on the works of Nemecek et al. (1993). The authors studied the appetitive flights of potato aphids. 386 individual flights were monitored and the travelled distance was recorded. The authors fitted a Weibull distribution with the parameters  $\alpha=0.657$  and  $\beta=9.61$  on the distribution of flight distances. Kennedy & Booth (1963) showed appetitive flight behavior was composed of an average of 7 individual flights. We thus needed to obtain an estimated distribution of the total distance travelled throughout those 7 individual flights in order to model local dispersal. For this we built a simple individual-based model representing aphid appetitive flight. An individual aphid is placed in the middle of a 2km x 2km landscape. This individual flies 7 consecutive times in the landscape. Each flight can occur in any direction (we assume individuals are free of their movement for each flight). The distance of each flight is drawn in the weibull distribution estimated by Nemecek & al (1993). After seven flights we measure the distance of the aphid's location in comparison with initial position before the first flight. This was repeated 10000 times and we obtained the distribution of appetitive flight distance (Figure B2 ; distribution gamma with shape = 1.7557131458 and rate = 0.0348763828).

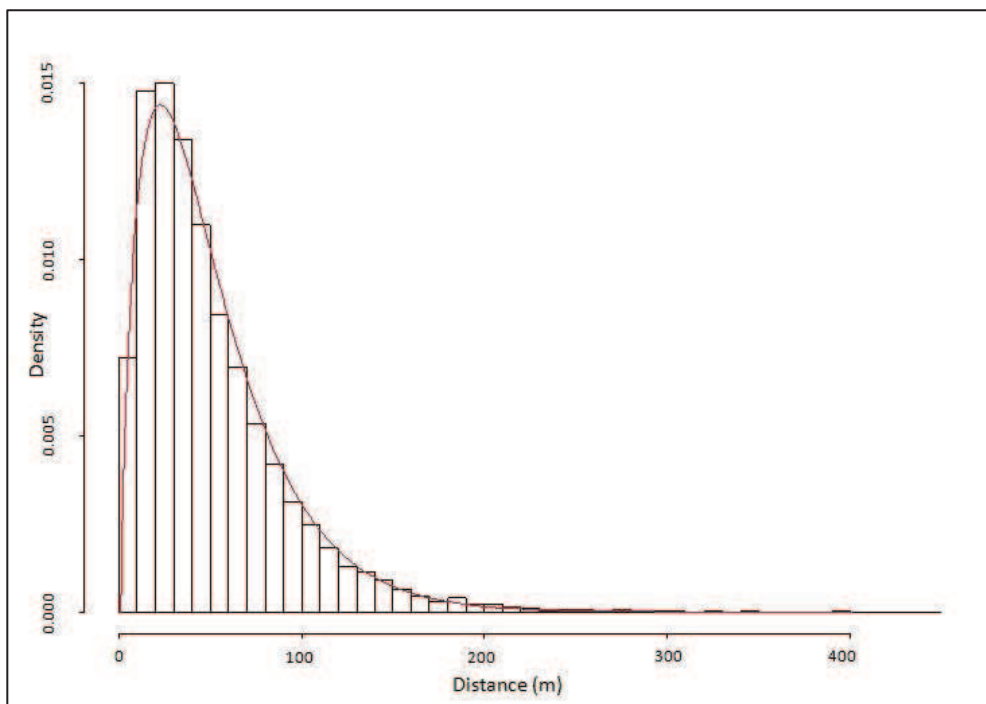


Figure B2: The gamma distribution obtained throughout our simulations representing flight distance probability (distribution gamma with shape = 1.7557131458 and rate = 0.0348763828).

When alate aphids adopt a local dispersal behavior in the model, we consider they directly accomplish their appetitive flights consecutively within the day. Thus we sample a distance travelled in the previous gamma distribution. The aphid is then placed within a randomly chosen cell located at the defined distance from the initial population cell. Since individuals can land and retake off, we consider 100% of the local dispersers successfully land on a resource crop. Thus if no crop is available at the chosen dispersal distance, this distance is reduced until the aphid finds a suitable field.

For computing reasons, dispersers are clustered into dispersal distance groups. We consider the maximum dispersal distance to be 225 meters (chosen from our distribution). To disperse individuals, we divided to possible travel distance into eight concentric circles, which allows to define the potential arriving cells in each of these (Figure B3). Then aphids are dispersed from each cell to other cells in the landscape using a moving window.

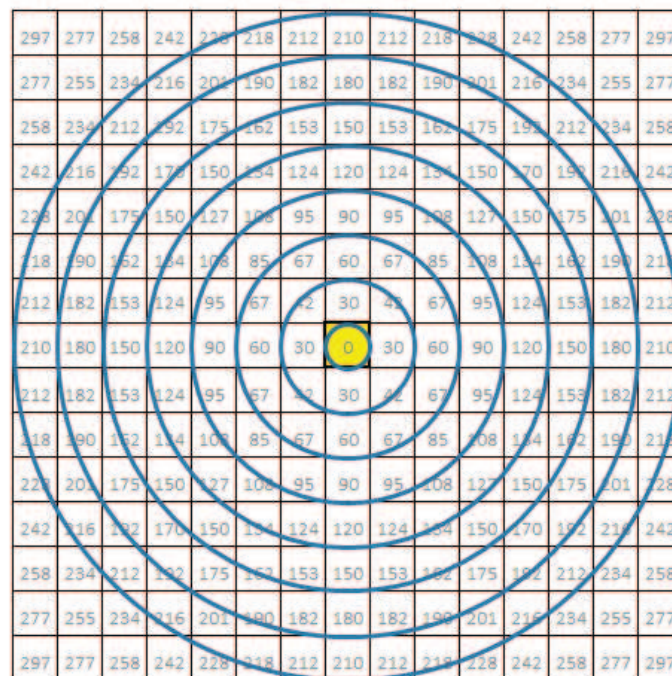


Figure B3: The highlighted cell is the cell from which aphids take off. Each concentric circle represents a group of dispersal. All potential arriving cells of a group dispersing in one of these circles are those with their center inside the circle. The probability of landing in a circle is defined from the previous gamma distribution.

### Immigration

In order to estimate the number of immigrants per day in the landscape, we used count data of 12m suction traps of the AGRAPHID network placed in the south of France (Montpellier). *R.padi* females were captured and identified everyday between 1997 and 2001.

To estimate the number of effective colonizers from suction data, we use the relationship developed by Taylor and Palmer (1972) which considers that for 1 aphid caught in a suction trap, 237 colonize 1

hectare of crops. Thus, using suction data each day, we estimate the total number of immigrants, considering the number of resource crop cells available in the landscape. Immigrants are always placed in habitat cells (favorable crops). Fields margins are favored with a landing rate 10 times higher than center cells, in relation to border effects (Zhao et al., 2013).

### 3. Conclusion du chapitre

En couplant RHAPSODY et ATLAS, nous simulons les dynamiques pluriannuelles à la fois du paysage agricole et des populations de *R. padi*. Dans leur ensemble, les dynamiques produites par nos modèles se veulent réalistes qualitativement, avec une phase de colonisation des parcelles, suivie d'une croissance exponentielle des populations, avant une intervention d'une pression de prédation réduisant puis stabilisant les dynamiques (Chiverton, 1987; Leather and Lehti, 1982). On retrouve cependant un décalage entre notre modèle et les dynamiques observées dans ces articles cités, avec une période d'infestation des parcelles de blé qui se retrouve environ un mois plus tôt dans notre modèle. Ceci est sans doute à mettre en lien avec les choix de valeurs de degrés cumulés nécessaires pour passer d'un stade à un autre au sein de la culture de blé, mais également à l'utilisation des données climatiques de Montpellier, ville située dans une zone à forte influence méditerranéenne, avec des températures en moyenne plus élevées que dans la région sud-ouest (Joly et al., 2010). Ces informations soulignent un potentiel besoin de réajustement des paramètres phénologiques pour de prochaines simulations. Par la suite, nous avons choisi d'effectuer nos premières analyses à l'échelle de la saison, afin de minimiser l'effet de ce décalage sur nos analyses.

Un des premiers résultats intéressants en observant la dynamique de pucerons produites au cours du temps est la désynchronisation entre les dynamiques au sein du sorgho et celles au sein du maïs. En effet, les densités maximales de pucerons au sein du sorgho se produisent au printemps, alors qu'elle se produit à l'été au sein du maïs. Cela est la résultante des taux de fécondités appliqués dans le modèle. Ces taux sont plus élevés dans les premiers stades phénologiques du sorgho et dans les derniers stades phénologiques du maïs. Dans la littérature, la colonisation et l'infestation du sorgho se fait dès la levée et les premiers stades (Chantereau et al., 2013), alors que les pics d'infestations de *R. padi* sur maïs se font lors de la période de floraison de la culture (Brown et al., 1984). Ces travaux viennent renforcer nos observations sur la désynchronisation des dynamiques de pucerons au sein de ces deux cultures.

Les résultats des GLMs illustrent un effet important et attendu des variables climatiques et de la pression de prédation sur les densités de pucerons au sein du blé à l'hiver et au printemps. A l'été, les densités sont relativement stables et aucun paramètre du paysage n'a d'effet significatif sur ces dernières. Lorsque l'on s'intéresse à l'automne, période particulièrement sensible aux infestations par les pucerons des céréales sur le blé (Pike and Schaffner, 1985), on observe un effet significatif du nombre de pucerons immigrants au sein du paysage sur les densités de *R. padi* dans cette culture. L'automne correspond à la saison durant laquelle une partie des populations vont produire des individus ailés sexués, qui vont migrer sur l'hôte primaire (*Prunus padus*) où ils vont produire une descendance par oviposition pour anticiper les conditions hivernales défavorables (Leather and Dixon, 1981a). Cette production d'ailés, qui vont migrer vers leur hôte primaire, sont également capturés dans les pièges à suction. Cela peut avoir une influence sur les données de piégeage en l'absence d'une différenciation entre plus pucerons sexués et asexués capturés. Cependant, les travaux de Dedryver et al. (2010) illustrent l'efficacité de prédiction des infestations de pucerons à l'automne en se basant sur les données de piégeages, ce qui renforce l'important de la migration longue distance à cette période ci sur les densités de pucerons au sein du blé. Au sein de notre modèle, la colonisation automnale du blé se fait donc essentiellement par immigration depuis des sources extérieures, hypothèse qui se doit d'être évaluée, notamment à travers une étude des proportions de sexués capturés parmi les vols à l'automne. Dans des régions agricoles avec des



conditions climatiques plus tempérées tel que la Bretagne, la source principale de pucerons dans le blé à l'automne est le maïs (Vialatte et al., 2006). Dans les Vallées et coteaux de Gascogne, ce chevauchement temporel entre cultures d'été et d'hiver à l'automne n'a pas lieu et ainsi ce flux de colonisation non plus. Cependant, les repousses de céréales telles que les repousses de blé considérées dans notre modèle sont reconnues comme source des colonisateurs du blé à l'automne (Hawkes and Jones, 2005; Simon et al., 1991). Dans notre modèle, ce flux ne ressort pas comme significatif. En effet, les populations se développant au sein des repousses restent faibles et nous prenons en compte une gestion au travers une date de labour des parcelles couvertes de repousses au 15 novembre. Ces résultats sont liés à nos décisions lors de la conceptualisation du modèle. L'exploration de la migration entre repousses et blé à l'automne peut être approfondie en retirant cette gestion, ou en focalisant sur la dispersion locale en retirant toute immigration depuis l'extérieure.

Lorsque l'on s'intéresse aux paramètres liés à la composition du paysage, seuls la surface attribuée au sorgho et aux repousses de blé présentent un effet significatif sur les densités de pucerons au sein des parcelles où ces cultures sont présentes. L'augmentation des densités de pucerons avec l'augmentation de la surface attribuée à ces habitats rejoint l'hypothèse de la concentration de la ressource de Root (Grez and Gonzalez, 1995; Root, 1973) : l'augmentation de la surface attribuée à la ressource augmente sa probabilité d'être colonisée par un herbivore spécialiste. Cet effet intéressant s'observe au sein des deux saisons où la dispersion locale est la plus importante. Hambäck and Englund (2005) illustrent dans leurs travaux l'importance des échelles de dispersion sur l'hypothèse de la concentration de la ressource, qui s'observe surtout lorsque les individus ne peuvent se déplacer qu'à une échelle réduite. Ainsi, en augmentant la surface attribuée à ces ressources, on augmente les chances pour un puceron dispersant localement d'atterrir dans ces parcelles.

En comparant les densités de pucerons entre les différents scénarios, nous avons observé un effet positif du remplacement du maïs par le sorgho sur la densité de pucerons au sein des parcelles de sorgho au printemps. Cela rejoint l'hypothèse de concentration de la ressource évoquée précédemment. Cependant, cela n'affecte pas les densités observées dans les autres cultures à la même saison. Cela soulève tout de même un risque, avec la possibilité pour ces parcelles de sorgho d'être des réservoirs de populations, permettant la recolonisation de parcelles voisines en cas de traitement phytosanitaire par exemple. Enfin, la surface attribuée au blé et aux repousses au sein de ce scénario est environ 50% plus grande que dans les deux autres cas d'étude. Cette augmentation importante entraîne des densités de pucerons au sein de parcelles de repousses de céréales significativement inférieures à celles observées dans les deux autres scénarios. Cet effet s'oppose aux observations faites sur le paysage référence, indiquant un effet de concentration de la ressource en augmentant la surface de repousses des céréales au sein du paysage. Une possible explication de ce phénomène peut s'appuyer sur la théorie de concentration/dilution proposée par Tscharntke et al. (2012). Une augmentation de la surface de disponibilité d'une ressource peut entraîner une augmentation des densités de l'herbivore spécialiste jusqu'à un certain seuil à partir duquel un effet de dilution apparaît, traduisant l'impossibilité pour la population d'herbivores d'exploiter l'ensemble de la surface disponible. Ces hypothèses ont été illustrés notamment sur les abeilles pollinisatrices du café (Veddeler et al., 2006) où l'effet d'une augmentation de la ressource florale produit un effet de concentration lorsqu'elle se produit à l'échelle de la parcelle et un effet de dilution lorsqu'elle se produit à l'échelle du paysage. Il serait ainsi intéressant de pouvoir approfondir ce phénomène

observé sur les repousses de céréales afin de déterminer ce seuil qui provoque un inversement de l'effet produit par une augmentation de la ressource disponible sur les densités de pucerons.

En conclusion, notre méthodologie apporte des résultats intéressants, en identifiant des effets significatifs des conditions climatiques et de la composition du paysage sur les densités de pucerons au cours des saisons. Ces résultats, après exploration, peuvent enrichir nos connaissances sur des potentiels leviers de régulation des populations de pucerons, par une approche « bottom-up » en jouant sur la composition du paysage et ainsi sur la disponibilité spatio-temporelle des habitats afin de réduire les densités de pucerons au sein du paysage. Nos résultats apportent également des éléments nouveaux, tel que la désynchronisation des pics de pullulation des pucerons au sein du sorgho et du maïs, nécessitant d'autres études afin de pouvoir estimer la validité de ces résultats.

Une fois la mise au point de Rhapsody terminée, son couplage avec ATLAS présentera un bon potentiel pour évaluer et comparer des scénarios de gestion du paysage (au travers ici de l'assolement des cultures) afin d'identifier les effets de ces derniers sur les densités de pucerons au cours du temps à l'échelle des cultures mais également à l'échelle du paysage.

Enfin, l'article présenté ici est une analyse globale des résultats de notre modèle, à l'échelle de la saison, afin d'obtenir des premiers éléments de réponses sur les interactions entre le paysage et les dynamiques de population. Il est essentiel de pousser ces analyses plus loin, en considérant des échelles de temps plus fines, afin de pouvoir étudier les effets d'autres paramètres se déroulant à des pas de temps plus fins tel que l'effet de la date de semis et de récolte.

## **DISCUSSION gÉNÉRALE :**

Au cours de cette thèse, nous avons étudié les interactions entre la dynamique de population du ravageur de culture *Rhopalosiphum padi* et la dynamique spatio-temporelle des paysages agricoles au travers la construction et l'utilisation de modèles spatialisés. Notre approche pluridisciplinaire, intégrant à la fois la modélisation biologique, l'agroécologie et la dynamique de population, nous a permis de mieux comprendre les facteurs influençant les abondances saisonnières des pucerons au sein du paysage, ainsi que les potentiels effets de deux scénarios de changement des pratiques agricoles au sein d'un agrosystème du sud-ouest de la France. Dans cette dernière partie de la thèse, nous discutons les principaux résultats de la thèse sous trois parties. Tout d'abord, nous dressons un bilan critique de notre démarche de modélisation ainsi que des outils développés. Ensuite, en nous basant sur nos résultats agroécologiques obtenus sur les interactions entre la variabilité spatio-temporelle du paysage agricole et les dynamiques de *R. padi*, nous discutons comment notre approche et ces résultats peuvent participer à enrichir nos connaissances sur la régulation des ravageurs au sein des paysages agricoles. Enfin, des perspectives de recherche issues de ce travail sont proposées.

### **1. La méthodologie de modélisation abordée**

#### **Choix des niveaux d'organisation et des échelles spatio-temporelles**

La première étape de ce travail de thèse a été de s'intéresser aux effets du choix des niveaux et des échelles de représentations des processus et des paramètres dans un modèle. Le premier chapitre, avec un cas d'étude portant sur le modèle prédateur-proie de Lotka-Volterra (Lotka, 1920; Volterra, 1926) illustre la diversité de ces choix dans les modèles de la littérature. Les basculements de l'échelle populationnelle à l'échelle individuelle et du non-spatialisé au spatialisé sont souvent effectués sur l'intégralité des paramètres considérés (Cuddington and Yodzis, 2000, 2002; Rikvold and Sevim, 2007). Cela entraîne des difficultés à la fois dans la comparaison des modèles mais également dans l'interprétation des effets de l'individualisation et/ou de la spatialisation de chacun des paramètres sur le comportement global du modèle (Wilson, 1998). L'approche que nous proposons, mêlant les niveaux populationnel et individuel avec des représentations spatialisée et non-spatialisée, est un choix alternatif réduisant les difficultés énoncées précédemment. Nous parvenons à reproduire le comportement caractéristique de maintien des populations dans le temps tout en réduisant le nombre de paramètres considérés. Ainsi, nous pouvons explorer les effets de la spatialisation de la relation prédateur-proie (au travers d'un pourcentage d'abris et d'une distance de prédation) sur la dynamique des deux populations en interaction.

Avec cette approche, nous mettons en avant la nécessité d'une réflexion sur le choix des niveaux d'organisation et des échelles spatio-temporelles de représentation de chacun des processus lors de la démarche de conceptualisation, avec pour objectif d'obtenir le modèle qui répond de la façon la plus pertinente à la problématique considérée. Les travaux de Cabeza et al. (2010) illustrent, au travers un exemple sur une espèce de papillons modélisée à trois échelles spatiales différentes, que des modèles calibrés à différentes échelles peuvent tous répondre à une problématique de

conservation de cette espèce, mais ne fournissent pas les mêmes éléments de réponse. Les modèles calibrés à des échelles spatiales larges sont souvent simplifiés, avec peu de données disponibles et permettent dans cet exemple, une identification des zones à risque d'extinction. A des échelles spatiales plus réduites, l'estimation des risques d'extinction peuvent être faits à l'échelle de la population, en contrepartie d'une complexification des processus modélisés et d'un besoin plus important de données. Il existe un débat au sein de la communauté de modélisateurs (Benton, 2012; Evans et al., 2013; Roelvink and Walstra, 2004) opposant les modèles simples aux modèles complexes (même si la frontière entre ces deux définitions est floue). Les modèles simples sont souvent considérés comme étant les plus généralisables au détriment d'un pouvoir de prédiction fiable sur l'évolution du système. Ces modèles permettent plutôt d'identifier des leviers intéressants en termes d'interactions entre processus (effet d'un paramètre sur le comportement du modèle). Au contraire, les modèles dits complexes sont souvent plus difficilement généralisables à d'autres cas d'études mais possèdent un meilleur pouvoir de prédiction en considérant un nombre plus important de processus et de paramètres : ils se rapprochent plus d'une représentation fidèle du système.

Dans notre travail de thèse, nous plaçons les modèles présentés à la frontière entre ces deux définitions : nous souhaitons développer des modèles suffisamment simples pour leur généralité tout en modélisant les processus aux échelles les plus pertinentes pour satisfaire nos problématiques.

### **Description et communication des modèles**

Cette réflexion autour du choix des niveaux d'organisation et des échelles spatio-temporelles soulève une autre problématique liée à la description et à la communication des modèles (Grimm and Railsback, 2012). Dans le premier chapitre nous mettons en avant la possibilité de modéliser un même phénomène ou processus d'une multitude de façons différentes, chacune pertinente pour une problématique donnée. Cependant ces choix entraînent des problèmes de comparaison des résultats. Pour cela, nous encourageons les auteurs à expliciter ces choix de façon claire pour faciliter la reproductibilité et la communication des modèles. La reproductibilité des résultats (et donc dans notre domaine, des modèles les ayant produit) est considérée comme un standard scientifique (Jasny et al., 2011). Ce critère ne garantit pas forcément une qualité des résultats (Peng, 2011), mais la reproduction d'un modèle facilite la vérification et l'évaluation de ce dernier (Wilensky and Rand, 2007).

Il existe pour cela une proposition de structure des descriptions de modèles nommée ODD (Overview, Design concepts, and Details ; Grimm et al., 2010). Ce concept, avec une hiérarchisation précise de la description des différents éléments composant le modèle, a été utilisé pour décrire et communiquer les modèles conçus au cours de la thèse. Cette nomenclature est facilement appropriable et permet de rapidement cerner les points clés du modèle, rendant plus facile pour tout modélisateur la possibilité de reproduire le modèle dans son intégralité.

Enfin, la visualisation et la spatialisation des modèles est un élément important pour la communication avec les acteurs et gestionnaire du système (Cheng et al., 2008; Dangles et al., 2010). Les modèles développés au cours de la thèse ont des objectifs avant tout fondamentaux, à destination des chercheurs. Cependant, la possibilité de modéliser fidèlement la structure des

paysages d'étude dans ATLAS permet d'envisager l'utilisation des modèles ATLAS et Rhapsody dans des objectifs de communication et de simulation participative (Construction de modèles multi-agents mêlant agents autonomes et agents contrôlés par des humains afin d'explorer les stratégies et les comportements de ces derniers). Nous reviendrons sur ces possibilités au sein des perspectives de la thèse.

### **Un simulateur de la variabilité spatio-temporelle des paysages agricoles**

En marge de répondre à nos problématique agroécologiques, ce travail de thèse a permis la construction de modèles qui ne se limitent pas à notre cas d'étude. Le simulateur de paysages agricoles (ATLAS) a été conçu avec pour objectif de pouvoir relier les dynamiques spatio-temporelles du paysage agricole à des dynamiques de population d'organismes utilisant différents habitats au cours de leur cycle biologique ou des saisons. D'autres modèles de simulation du paysage agricoles existent dans la littérature (Gaucherel et al., 2006; Parker et al., 2003; Topping et al., 2003) mais ne répondent pas à nos besoins de part soit des objectifs scientifiques différents (absence de phénologie, choix de couverts limités) soit des objectifs agronomiques plus complexes (ALMASS, pratiques très détaillées). Nous souhaitons un outil simple d'utilisation et applicable sur une vaste gamme de paysages agricoles, tout en maintenant une parcimonie suffisante pour s'assurer de répondre à nos objectifs agroécologiques. ATLAS répond à ces besoins, en reproduisant le comportement global en termes de surface et de concentration de chaque culture du paysage référence.

Pour cela, nous avons fait le choix de modéliser le paysage en utilisant une approche individu-centré. L'entité considérée est un découpage en patchs possédant comme caractéristique une occupation du sol spécifique. Il existe une dichotomie entre les patchs dits « dynamiques » (évolution de l'usage des sols et/ou des couverts) et « statiques » (pas d'évolution au cours de la simulation). L'approche individu-centré présente en effet l'avantage d'avoir une meilleure résolution spatiale qu'une modélisation en automate cellulaire, en préservant les vecteurs définis dans les fichiers SIG, et permet aussi de définir des règles de comportement spécifiques aux différentes entités spatiales présentes (parcelles agricoles, cultures détaillées phénologiquement, entités statiques). Les deux paysages agricoles étudiés au cours de cette thèse, de par leur fort contraste en termes de structuration et de pratiques, ont permis une première validation de la généralité de notre simulateur, qui reste toutefois à confirmer sur un plus large panel de paysages agricoles. ATLAS a permis de reproduire des surfaces comprises dans la gamme définie par les valeurs références dans 79% des années simulées. La concentration spatiale des cultures a elle été fidèlement reproduite dans l'intégralité des simulations du paysage BWN et seules les prairies temporaires étaient sous-concentrées dans l'espace dans le paysage VCG (25% des simulations reproduisant un indice de concentration satisfaisant).

Considérer les pratiques agricoles de manière simplifiée, avec la prise en compte d'une période de semis, de la phénologie et d'une période de récolte permet d'identifier de potentiels effets de la variabilité de la disponibilité spatio-temporelle des habitats sur la dynamique des pucerons. ATLAS est surtout, dans cette situation, un outil révélateur de leviers d'intérêts. Il est ensuite possible d'utiliser des modèles agronomiques plus complexes, tel que APSIM (Holzworth et al., 2014), afin

d'identifier plus en détail quelles pratiques spécifiques (fertilisation, technique de semis...) peuvent entraîner le même schéma de disponibilité spatio-temporelle des cultures. Cela permet ensuite de faire plus facilement le lien entre causes (pratiques détaillées) et conséquences (effets sur les populations).

### **Modélisation des dynamiques de *Rhopalosiphum padi***

Le modèle RHAPSODY est un des premiers modèles de dynamique de population spatialisé représentant les processus essentiels à la réalisation de l'intégralité du cycle de développement d'un ravageur sur plusieurs années. La difficulté de cette approche de modélisation réside dans le choix de représentation de chacun des processus (mortalité, dispersion, reproduction). Il existe de nombreuses façons de considérer ces derniers. Le choix de l'automate cellulaire est justifié par le besoin de spatialiser la localisation des populations de pucerons sans considérer individuellement les millions d'individus qui possèdent le même comportement. Les choix de représentation de chacun des processus, décrits dans le chapitre 3, ont été faits dans l'optique de vérifier nos hypothèses agroécologiques (l'influence du climat et de la disponibilité des habitats). Ainsi l'ensemble des processus intégrés dans la dynamique des pucerons sont liés à des paramètres de climat ou d'habitat. Les taux de développements sont densité-dépendants et influencés par la température. La reproduction est également influencée par la température mais également par la culture sur laquelle la population se développe et son stade phénologique. Les processus de dispersion sont dépendent de la température mais également de la vitesse du vent. Enfin seule la mortalité est influencée par un processus extérieur à ces deux hypothèses puisqu'un taux de mortalité lié aux ennemis naturels est introduit dans notre modèle afin d'éviter des explosions bien trop importantes de nos populations de ravageurs. L'ensemble de ces choix nous permet d'étudier efficacement l'influence à la fois du climat et de la disponibilité des habitats sur la dynamique de *R.padi*.

Au contraire d'ATLAS, obtenir des données de validation des populations sur ces échelles spatiales et temporelles s'avère difficile de par la nécessité de temps, d'argent et de moyens humains. Pour valider RHAPSODY, nous avons utilisé une validation « Pattern-oriented » (Grimm et al., 2005) qui vise à reproduire un comportement global biologique connu non-utilisés dans le développement du modèle. Ainsi, on se base surtout de la validation qualitative du comportement des populations de pucerons au cours de l'année.

### **Assemblage des modèles dans un but d'évaluation des conséquences de scénarios de gestion sur les pullulations de pucerons**

L'assemblage des deux modèles (ATLAS et RHAPSODY) donne naissance à un outil permettant d'étudier les interactions entre facteurs abiotiques (climat, pratiques) et dynamique de population de pucerons. La structure du modèle ATLAS permet d'explorer une multitude de scénarios de gestion du paysage de par la modification des données d'entrée. Cela peut se traduire par la modification de la composition et de la configuration du paysage (modification des données SIG), par la modification des rotations de culture, de la phénologie ou encore du climat.

De par la nécessité de faire des choix de niveau d'abstraction et l'impossibilité de modéliser l'intégralité des processus évalués *in-situ*, notre modèle n'est pas un outil de prédiction quantitative des densités de populations en réponse à des changements possibles de pratiques agricoles. Cependant, en comparant les résultats produits lors de l'étude de scénarios spécifiques avec les résultats obtenus avec les données de référence, il est possible de dégager des tendances probables quant aux potentiels effets de ces changements sur les populations de ravageurs. Ces prédictions « théoriques » peuvent ensuite être testées, si possible, par des expérimentations sur le terrain.

En conclusion, les modèles décrits au cours de ce travail sont un outil intéressant pour répondre aux problématiques étudiant les interactions entre l'évolution spatio-temporelle des agroécosystèmes et des dynamiques de population. Leur structure et assemblage répond au besoin naissant de pouvoir explorer les effets potentiels de scénarios de gestion sur les dynamiques de population, en s'appuyant sur nos connaissances des différents processus impliqués.

## **2. Modéliser et comprendre le fonctionnement des agroécosystème, dans l'optique de favoriser les services écosystémiques**

### **Comprendre les interactions entre la variabilité spatio-temporelle du paysage et les dynamiques de *R. padi***

Lorsque l'on s'intéresse aujourd'hui aux problématiques de régulation des ravageurs et, à une échelle plus large, aux services écosystémiques, beaucoup de travaux se focalisent à des échelles spatiales et temporelles fines. Ces travaux produisent des connaissances sur le fonctionnement de processus précis, tel que les processus de colonisation (Boiteau et al., 2008; Gross, 1980), l'exploitation des habitats par les populations (Barclay, 1982; Prokopy, 1994) et les effets du climat sur la mortalité et la reproduction des espèces (Asin and Pons, 2001; Zhou and Carter, 1992). Dans le cadre de problématiques d'infestation des pucerons des céréales, la régulation actuellement se fait par lutte chimique (Whitfield et al., 2014) effectuée à l'échelle de la parcelle lors des périodes à risque (printemps, automne). Le problème avec ce genre d'approche (outre l'emploi de produits phytosanitaires) est son aspect curatif plutôt que préventif. Ces interventions ne permettent pas d'envisager une gestion de la problématique liée aux ravageurs à long terme. Ainsi, c'est en approfondissant nos connaissances sur chaque processus intervenant au cours de leur cycle de développement ainsi que chaque habitat et élément du paysage qui influence ces processus que nous serons capables d'identifier des leviers permettant une prévention efficace et à long terme de ces périodes d'infestations. Notre modèle s'inscrit comme un outil intéressant pour parvenir à ce résultat.

Les résultats présentés dans le chapitre 3 illustrent un rôle des différentes cultures et des différentes saisons sur une dynamique pluriannuelle de ces ravageurs. Pour mieux mettre en lumière ces résultats, il est essentiel d'avoir suffisamment de connaissances sur les cycles biologiques des pucerons des céréales, et plus particulièrement de *R. padi* dans notre cas. Lorsque l'on s'intéresse au printemps, période à laquelle les pullulations sont les plus importantes (Dean, 1973), on identifie un



effet de la composition du paysage sur les densités de pucerons au sein de celui-ci. En effet, un effet de concentration (Grez and Gonzalez, 1995; Root, 1973) apparaît au sein des parcelles de sorgho, avec une densité de pucerons qui augmente en relation avec la surface attribuée à cette culture. Le sorgho pourrait ainsi être une source de colonisateurs pour l'ensemble des parcelles voisines. En ne focalisant qu'à l'échelle de la culture, une gestion des ravageurs dans les parcelles de blé au printemps pourrait s'avérer inefficace, du fait de potentiels flux de colonisateurs provenant du sorgho. Ce résultat, une fois approfondie, est un exemple de la nécessité d'adopter une gestion intégrée du paysage agricole, en focalisant sur des échelles spatiales plus larges pour prévenir les risques de pullulation.

Nos travaux illustrent également un autre facteur important à considérer lorsque l'on s'intéresse à des problématiques de gestion des agroécosystèmes : leur localisation géographique et les caractéristiques qui en découlent. En effet, pour une même problématique, ici des infestations de *R. padi* au sein des cultures, les dynamiques et interactions observées dans notre cas d'étude diffèrent de ce observés dans d'autres régions tel que la Bretagne. Si on se focalise sur la colonisation des parcelles de blé à l'automne, les pucerons colonisateurs dans les paysages agricoles bretons sont essentiellement issus du maïs (Vialatte et al., 2006). Dans notre région d'étude, ce chevauchement temporel entre les cultures d'été et d'hiver à l'automne n'existe pas, rendant impossible ce flux de populations. Les colonisateurs dans notre modèle sont essentiellement issues de migrations longues distances. Une application de notre modèle est d'ailleurs prévue afin de tenter de comprendre ces différences et cerner les paramètres du paysage influençant les dynamiques de pucerons en Bretagne à cette période. De manière générale, l'application d'un modèle sur un système spécifique apporte des connaissances sur les processus et leur fonctionnement. Cependant, l'exploration d'une vaste gamme de systèmes et de situation permettra d'identifier à la fois les caractéristiques communes et la variabilité liée aux spécificités de chaque système, afin de pouvoir construire des stratégies de gestion intégrée des paysages les plus efficaces et adaptées.

Ces différents résultats et les caractéristiques de notre approche permettent donc de mettre en avant des premières pistes afin de pouvoir identifier des méthodes de régulation des populations de pucerons au travers une approche « bottom-up », en jouant sur les caractéristiques du paysage, notamment en termes de composition, pour réduire les densités de population. De manière générale, notre approche permet donc de produire une vision pluriannuelle des dynamiques de population, et de découper celles-ci à des échelles spatiales (cultures) et temporelles (saison) plus fines afin de caractériser les paramètres du paysage les plus influents à ces échelles. Ce besoin de considérer une continuité temporelle des dynamiques de population est encore peu abordé au sein de la littérature, qui a tendance à se focaliser à des échelles plus fines. Cependant, différents travaux, essentiellement en épidémiologie, souligne ce besoin naissant (Estrada-Carmona et al., 2014; Riley et al., 2015).

### **Intégration d'une régulation « top-down » des ravageurs par les ennemis naturels**

Pour éviter d'avoir des explosions des populations bien trop importantes dans notre modèle, nous avons choisi d'introduire une mortalité liée aux ennemis naturels. Cependant, l'effet de cette mortalité ressort dans les résultats du chapitre 3, avons un effet significatif sur les densités de pucerons au cours du temps et dans différentes cultures. Dans l'optique de considérer d'autre

entités du système, impliqués dans la régulation des populations de ravageurs, il serait intéressant de considérer les ennemis naturels comme un modèle propre, calqué sur RHAPSODY, afin de pouvoir observer (i) les dynamiques de ces populations en lien avec le paysage et (ii) leur potentiel effet sur les densités de pucerons. Pour cela, nous avons envisagé l'intégration d'un module « ennemis naturels » au sein de notre modèle, en se basant sur différents travaux axés sur l'étude de réseaux tri-trophiques (Kaplan and Lewis, 2015; Vinatier et al., 2012). Nos pistes d'intégration de conception et d'intégration de ce module sont détaillées dans la section « perspectives » de cette discussion.

En effet, les résultats obtenus dans notre chapitre 3 illustrent essentiellement des effets des paramètres climatiques sur les densités au sein des parcelles du ravageur *R. padi*. Seules les populations au sein des repousses et du sorgho semblent être influencées par la composition du paysage. Cette même approche, cette fois employée pour étudier les interactions entre les caractéristiques du paysage (climat, composition) et les dynamiques de population d'ennemis naturels pourrait permettre d'illustrer les conclusions obtenues par Chaplin-Kramer et al. (2011). Les auteurs ont réalisé une méta-analyse des travaux étudiant les effets du paysage (composition, complexité) sur les ravageurs et leurs ennemis naturels. Les ennemis naturels réagissent de façon bien plus significative à ces paramètres du paysage dans l'ensemble des études analysées en comparaison des populations de ravageurs. Les ennemis naturels généralistes répondent positivement à une augmentation de la complexité à toutes les échelles spatiales, alors que les spécialistes ne sont affectés que par une complexité sur des échelles plus fines. Nous pouvons supposer que l'application de notre méthodologie pour la modélisation des dynamiques d'ennemis naturels permettra de mettre en avant ces effets de la composition et complexité du paysage aux différentes échelles spatiales.

### **Considérer les différentes échelles spatio-temporelles dans les problématiques agroécologiques**

Lorsque l'on s'intéresse au cycle de développement des espèces, il est possible d'observer des processus se déroulant à différentes échelles spatio-temporelles. La prédation par exemple, est un processus qui se déroule à des échelles fines, de l'ordre de la seconde et de quelques mètres, alors que des processus de migrations peuvent s'observer à l'échelle de plusieurs journées et du kilomètre. De ces processus émergent des patrons, des dynamiques qui peuvent s'observer aux différents niveaux d'organisation de l'espèce (individu, population, métapopulation). Ces dynamiques, en lien avec la variabilité spatio-temporelle du paysage, impliquent un besoin de pouvoir considérer ces différentes échelles au sein d'un même modèle. Au sein de notre approche, nous nous basons sur notre cas d'étude pour souligner et renforcer ces besoins.

#### Echelles spatiales : de la cellule au paysage

Au sein de notre modèle, les dynamiques de population sont représentées sous forme d'un automate cellulaire. Dans l'analyse de nos résultats préliminaires, nous avons fait le choix de focaliser nos résultats à l'échelle de la parcelle. Chacune des échelles spatiales (cellule, parcelle, culture, paysage) apportent des connaissances différentes sur nos problématiques agroécologiques

(Bissonette, 2012). A l'échelle de la cellule, on retrouve l'ensemble des processus essentiels au cycle de développement des populations (développement, reproduction, mortalité). La spatialisation si fine des populations prend son sens lorsque l'on s'intéresse à des processus tel que la prédation à l'échelle de l'individu, avec un besoin d'avoir un contact physique entre le prédateur et sa proie (Chapitre 1). On retrouve ensuite des échelles spatiales plus larges, tel que la parcelle qui possèdent la particularité d'être ici considérée comme un habitat homogène. Cette échelle est la plus considérée dans les moyens de lutte actuels contre les ravageurs, avec des interventions qui se font par les gestionnaires (utilisation de produits phytosanitaires, Lamichhane et al., 2015). Nos résultats du chapitre 3, en lien avec les potentiels de dispersion de populations de *R. padi*, illustrent que des gestions à l'échelle de la parcelle ou de la culture ne peuvent pas être une solution efficace dans le temps. Cependant, notre vision d'ensemble, à l'échelle du paysage permet de cibler les parcelles et cultures à risque au cours du temps, éléments essentiels pour réaliser une gestion intégrée du paysage, maximisant les bénéfices pour l'ensemble des gestionnaires.

#### Echelles temporelles : de la journée à la décennie

Dans le chapitre 3, présentant les résultats préliminaires obtenus avec notre modèle, nous considérons les effets du paysage à l'échelle de la saison. Cependant, nos choix derrière la calibration de nos modèles nous permet de suivre l'évolution du paysage et des populations à l'échelle de la journée. Chaque échelle temporelle nous apporte des connaissances complémentaires sur les interactions entre le paysage et les populations et nos résultats ainsi que notre approche nous conforte dans la nécessité de considérer simultanément l'ensemble de ces échelles. A l'échelle de la journée, on observe surtout des mécanismes physiques, effectués par les individus, afin de répondre à certains de leurs besoins. Cela peut être l'observation d'un vol de dispersion (Kring, 1972) ou encore d'un comportement de butinage (Rands, 2014). C'est à cette échelle que nous avons calibré l'ensemble des processus à la fois paysagers et de dynamiques de population. Ces mêmes processus, combinés les uns aux autres, vont créer à l'échelle du mois ou de la saison, des comportements caractéristiques qui font ressortir des patrons à l'échelle du groupe d'individu ou de la population. La colonisation printanière des parcelles de blé (Dean, 1973) ou encore le comportement d'hivernation des populations de syrphes (Arrignon et al., 2007) en sont des exemples. Dans notre cas d'application, une échelle de l'ordre de la semaine permettrait d'approfondir l'effet des pratiques agricoles sur nos populations en permettant d'étudier l'effet de processus tel que la date de semis et de récolte, qui perdent leur pouvoir explicatif à l'échelle de la saison. Plus on se place à des échelles temporelles larges, plus il sera possible de considérer les effets de la variabilité temporelle des caractéristiques du paysage sur les populations. A l'échelle de la saison par exemple, on peut observer l'effet caractéristique des fluctuations du climat au cours de l'année. Chez la plupart des espèces, on retrouve cette notion de saisonnalité dans leur cycle de développement, avec notamment des saisons pour la reproduction, des comportements de migration et des comportements d'hivernation. Enfin l'échelle pluriannuelle balaye généralement l'ensemble des processus composant le cycle de développement d'une espèce (à l'échelle de la population ou de la métapopulation). Cette échelle permet de prendre en compte la continuité temporelle des populations ainsi que l'hétérogénéité interannuelle qui peut découler des caractéristiques du paysage (climat, rotations de cultures dans les paysages agricoles, phénologie) afin d'évaluer la stabilité du système. Cette étape est essentielle dans une le contexte d'une réflexion agroécologique, qui vise à trouver des leviers de gestions permettant une efficacité maximale au cours du temps.

Dans notre cas d'étude, nous avons soulevé des pistes intéressantes pour la régulation des pucerons à l'échelle de la saison. Notre prochaine étape est d'affiner notre échelle temporelle afin de mettre en avant de possibles effets de processus liés aux pratiques agricoles tels que la date de semis et de récolte dont certains effets sont déjà connus (Liangliang et al., 2013; Szafirowska, 2012), qui viendront enrichir notre réflexion dans l'optique de pouvoir établir une gestion efficace de ces populations.

### **Des populations aux dynamiques différentes**

Avec ces approches, nous sommes capables d'approfondir nos connaissances sur les interactions entre les différents éléments du paysage et les populations aux différentes échelles. Cependant, souvent, un même élément peut avoir des effets qui diffèrent suivant les populations considérées. Les lisères forestières par exemple sont des habitats essentiels pour différents ennemis naturels tel que les syrphes, prédateurs de pucerons des céréales (Alignier et al., 2014; Sarthou et al., 2005). Si on se focalise seulement sur une problématique de régulation de ces ravageurs, on peut supposer qu'il sera bénéfique d'avoir une surface importante de lisères au sein du paysage. Cependant, ce même élément du paysage s'avère être essentiel pour d'autres populations de ravageurs (Kautz et al., 2013) et une surface importante des lisières pourrait s'avérer problématique en augmentant ces populations de ravageurs. Ainsi, en considérant ces populations de façon simultanées au sein de modèle, il sera ainsi possible d'évaluer les effets de cette augmentation de surface et ainsi quantifier le trade-off entre les bénéfices apportés par la favorisation de l'ennemi naturel considéré et les coûts liés à la favorisation du ravageur.

Pour conclure cette section, les agroécosystèmes sont des systèmes complexes, composés d'un grand nombre d'entités biotiques et abiotiques. Ces entités interagissent au travers de processus se déroulant à des échelles spatio-temporelles diverses. Les éléments des paysages sont des habitats pour de multiples espèces, qui peuvent être des acteurs avec des effets bénéfiques ou néfastes sur différents services écosystémiques. Les leviers pour favoriser les services écosystémiques reposent essentiellement sur une combinaison de gestions « au bon endroit et au bon moment », i.e. modifier les caractéristiques du paysage à des échelles spatio-temporelles précises pour influencer les processus ciblés, tout en sachant que la favorisation d'un service au sein du paysage peut entraîner un antagonisme sur un autre service présent. Pour pouvoir comprendre le système, afin de pouvoir considérer une gestion agroécologique efficace des différents services qu'il produit, il est essentiel d'approfondir nos connaissances sur l'ensemble de ces processus et de les considérer, ensemble, dans des modèles le permettant (Maes et al., 2012; Nelson et al., 2009; Rodríguez et al., 2006; Tixier et al., 2013). Les travaux présentés dans cette thèse sont un premier pas vers ceci, en mettant en avant une approche et des modèles innovants pour mettre en lumière les différentes interactions.

### **Explorer et anticiper l'effet de la gestion du paysage sous forme de scénarios**

L'autre avantage de notre approche est sa capacité à étudier un système fictif, anticipant de possibles changements de l'agroécosystème tels que des changements de configuration, de composition et de pratiques agricoles, au travers l'exploration de scénarios. Cette approche, couplée

aux connaissances produites par les études réalisées à des échelles plus fines, permet d'anticiper et d'explorer de potentiels effets de ces changements sur les populations évoluant dans ces systèmes (Vinatier et al., 2009). Cette capacité de prédiction, même si ces résultats ne sont que de l'ordre de l'hypothèse sans exploration plus poussée, s'avère aujourd'hui très importante comme outil de réflexion pour le devenir des agroécosystèmes. D'une manière générale, l'exploration de scénarios n'est non seulement une source d'enrichissement des connaissances scientifiques, mais présente également des intérêts économiques et de prévention des risques non négligeables. Les travaux de Macfadyen et al. (2012) décrivent la favorisation des services écosystémiques dans les projets de gestion actuels comme étant essentiellement dépendants de facteurs économiques et d'un besoin de bénéfices au dépend de la biodiversité. L'utilisation d'ATLAS comme outil de concertation pourrait donner une place importante au maintien de la biodiversité au sein de la réflexion, en illustrant aux différents gestionnaires l'effet de scénarios de gestions sur les services écosystémiques. Nous revenons sur cette perspective dans la section finale de la discussion.

### 3. Perspectives de recherche

#### Explorer d'autres scénarios en utilisant ATLAS et RHAPSODY

Au cours de ce travail de thèse, deux scénarios de changements des pratiques agricoles au sein de l'agrosystème ont été utilisés pour estimer leurs potentiels effets sur les dynamiques du ravageur *R. padi*. De par sa structure, ATLAS permet d'envisager l'exploration d'une multitude d'autres scénarios agronomiques via la modification des données d'entrées. Nous listons ici différents scénarios qui nous paraissent être les plus intéressants concernant la régulation des ravageurs.

- Il est possible d'explorer les effets de la modification des proportions de chacune des cultures au sein du paysage (en ajustant la composition et la proportion des rotations de cultures). Il est également possible d'explorer, tel que nous l'avons fait avec le scénario basé sur le sorgho, l'ajout ou le retrait de cultures spécifiques. Les cultures utilisées au sein de agroécosystèmes sont dépendantes de facteurs climatiques et économiques qui par leur évolution peuvent entraîner des changements de pratiques (Baumhardt et al., 2006; Kelly et al., 1996). Ces scénarios visent à explorer les différences de qualité (phénologie, ressource) et de disponibilité d'habitats (temporelle et spatiale) liés à ces changements afin d'anticiper leurs potentiels effets sur les populations de ravageurs.
- Autre variabilité intéressante à étudier est les différences en terme de phénologie, notamment en besoin de degrés jours cumulés pour chaque stade, de différents cultivars d'une même culture. Cela peut entraîner des décalages dans les périodes de disponibilités d'un même stade de culture à l'échelle du paysage, influençant différemment les taux de reproductions des pucerons.
- Toujours en lien avec la phénologie des cultures, les périodes de semis et de récolte maximale peuvent être modifiées dans les données d'entrée. Ainsi il est possible d'explorer

les effets de décalages plus ou moins importants ou encore de la synchronisation des semis à une même date sur la dynamique de population.

- Autre aspect que nous n'avons pu aborder consiste à s'intéresser à la configuration spatiale du paysage et son effet sur les dynamiques de population. Il est possible de modifier spatialement la répartition des différents éléments du paysage et leur proportion en modifiant les données SIG d'entrée. Ainsi, il serait possible de tester différentes associations de configuration et de composition.
- Enfin, une des données importantes influençant les différents processus du modèle est la donnée climatique (température, vent, pluie). Il serait donc intéressant de remobiliser des modèles de réchauffement global afin d'explorer leur potentiels effets à la fois sur la disponibilité des cultures mais également sur les dynamiques de population.

### **De futures extensions pour le modèle ATLAS**

ATLAS est une plateforme nouvelle mais prometteuse pour l'étude des interactions entre paysage et dynamiques de population. Plusieurs améliorations de la plateforme, avec l'ajout de certains modules sont envisagés afin d'élargir les possibilités d'application. Une première extension est la possibilité de considérer la phénologie des entités végétales pérennes (forêt, vigne, prairies) au sein du modèle. En effet, la première version d'ATLAS ne permet de prendre en compte que les espèces dites annuelles, avec une date de semis et de récolte. Les espèces pérennes elles, peuvent répéter plusieurs fois certains de leurs stades phénologiques au cours de leur cycle de vie (qui peut s'étendre sur de longues temporalités, notamment pour les espèces arborées). Ces éléments paysagers sont des habitats potentiels pour la plupart des espèces exploitant les agroécosystèmes (Ravageurs de la vigne, Thiéry, 2008; Walton and Pringle, 2004 ; Divers ennemis naturels , Alignier et al., 2014; Landis et al., 2000).

Une autre extension envisagée est la facilitation de l'utilisation de l'outil ATLAS en rendant possible la modification des données spatiales directement au travers l'interface du simulateur. En association avec les développeurs de la plateforme GAMA, nous envisageons de pouvoir intégrer un outil permettant de changer à la fois la nature des éléments spatiaux composant le paysage d'entrée, mais également leur structure et leur placement, afin de rendre l'exploration de scénarios plus ergonomique, sans avoir à retourner dans les données géomatiques pour effectuer ces modifications.

Enfin, si le projet ATLAS est porté plus loin au cours de ma carrière ou au sein du laboratoire, il est envisagé de créer une bibliothèque de dynamiques de différentes espèces développées au cours de différents travaux. Cela permettrait aux utilisateurs de disposer de modules déjà préconstruits avec les dynamiques de bases de ces espèces afin d'en tester les possibles interactions avec leurs paysages d'étude.

## **Intégrer le modèle HYPOID**

Le modèle HYPOID (Hoverfly POPulation Dynamics) est sans doute la perspective de recherche la plus importante de cette thèse. Nos premiers objectifs étaient de pouvoir associer au sein d'un même modèle la variabilité spatio-temporelle du paysage avec les dynamiques d'un ravageur et d'un de ses ennemis naturels. Suite aux travaux au sein du laboratoire de Florent Arrignon (2007) et de Lucie Raymond (2014), notre intérêt s'est porté vers une espèce de syrphe aphidiphage : *Episyrphus balteatus*. Au cours de sa thèse, Florent Arrignon a développé un modèle individu-centré modélisant les stratégies d'hivernation locale des syrphes à l'échelle du paysage. Ce premier module est une base importante pour le développement d'un modèle prenant en compte les dynamiques pluriannuelles de cette espèce. Nous souhaitons compléter ce module, avec un autre modèle prenant en compte la dynamique des syrphes sur le reste de l'année en modifiant le comportement observé en hiver (alternance entre survie au froid au travers la recherche d'abris et recherche de nourriture) par celui observé le reste de l'année (alternance entre recherche de nourriture et recherche de pucerons pour pondre). *E. balteatus* dépend essentiellement des ressources florales pour son alimentation et de la présence de lisières forestières pour survivre aux hivers (Hondelmann and Poehling, 2007). En intégrant ce modèle à ATLAS et RHAPSODY, il est envisageable d'explorer les interactions entre ces trois entités et les potentiels effets de scénarios de gestion du paysage sur la régulation des pucerons à la fois par une approche « bottom-up » liée à la disponibilité des habitats et « top-down » liée à la pression de prédation exercée par les syrphes.

Une autre piste d'introduction des ennemis naturels au sein de notre étude s'appuie sur les travaux de Jonsson et collaborateurs (Jonsson et al., 2014). Leurs travaux visent à réaliser une cartographie sous forme de grille de la pression de prédation d'une communauté d'ennemis naturels à l'échelle de l'agroécosystème. La pression de prédation est calculée en fonction de la composition et de la configuration des différents éléments spatiaux. Pour cela, ils se basent sur différentes études ayant mis en évidence les relations entre présence d'ennemis naturels et éléments du paysage (i.e. coléoptères – prairies (Purtauf et al 2005) ; araignées – patchs non agricoles (Schmidt Tschardtke 2005). Leur cas d'étude se focalise sur le printemps, période d'invasion et de pullulation des pucerons des céréales. Cependant, divers travaux, notamment sur les syrphes (Alignier et al., 2014; Sarthou et al., 2005) illustrent que les besoins en habitats de ces espèces et ainsi leur répartition spatiale au sein du territoire, varie au cours du temps (plus particulièrement des saisons). Ainsi, en prenant en compte cette temporalité en complément de leur modèle initial, et en le combinant avec nos modèles ATLAS et RHAPSODY, nous serions capables de cartographier la pression de prédation à l'échelle de l'agroécosystème au cours du temps et ainsi étudier l'effet de celle-ci sur nos populations de pucerons à une échelle spatiale fine.

## **Une démarche méthodologique applicable à d'autres modèles biologiques**

Notre approche générale de la thèse, de conceptualisation et de construction d'un modèle prenant en compte à la fois le paysage et une dynamique de population, peut être applicable à une multitude d'autres cas d'études. Il existe un grand nombre de ravageurs de cultures au sein des agroécosystèmes faisant l'objet de nombreuses études (Tableau 1).



Ravageur	Famille	Culture hôte	Référence
<i>Sitobion avenae</i>	Aphididae	Céréales	De Barro et al., 1995
<i>Metopolophium dirhodum</i>	Aphididae	Céréales	Zhou and Carter, 1992
<i>Ostrinia nubilalis</i>	Crambidae	Maïs	Hudon et al., 1989
<i>Meligethes aeneus</i>	Nitidulidae	Colza	Vinatier et al., 2012
<i>Cnephasia pumicana</i>	Tortricidae	Céréales	Kontev and Chambon, 1975
<i>Helicoverpa armigera</i>	Noctuidae	Maïs / Coton	Tsafack et al., 2013

Tableau 1 : Exemple de ravageurs des cultures connus au sein des agroécosystèmes.

Il est envisageable d'utiliser notre approche sur ces espèces pour mieux comprendre leurs interactions avec le paysage et les scénarios de gestions. Il serait également intéressant d'introduire des notions de compétition entre ravageurs au sein de l'agroécosystème en modélisant différentes espèces simultanément.

Outre la focalisation que nous avons eue sur la régulation des ravageurs, d'autres travaux pourraient bénéficier de notre approche. L'étude des services de pollinisation pourrait être abordée en considérant la phénologie de floraison au sein des différentes entités spatiales du paysage (Steffan-Dewenter et al., 2002; Westphal et al., 2003). D'autres études s'intéressent au déplacement de différents mammifères au sein des agroécosystèmes, en fonction des couverts disponibles, notamment chez les cervidés (Brinkman et al., 2005), rongeurs (Fitzgibbon, 1997; Ouin et al., 2000) et porcs sauvages (Gaines et al., 2005).

Pour résumer, notre base méthodologique, ainsi que ATLAS et RHAPSODY, peuvent servir de base d'approche pour l'étude des interactions entre paysage et populations. Les critères nécessaires à cette application sont, outre la disponibilité de données, une connaissance suffisante des processus composant les dynamiques de la population et l'identification des processus liés au paysages qui peuvent impacter ces dynamiques. ATLAS s'adapte ensuite à ces besoins au travers le découpage des éléments spatiaux en lien avec la problématique et l'attribution de paramètres à ces éléments représentant leur effet potentiel sur les populations.

### **Des modèles nécessitant une puissance de calcul importante**

En terme de simulation de modèle spatialisés et individus-centrés, le temps nécessaire à la résolution des processus s'accroît plus le nombre d'entités les effectuant sont importantes. Ainsi, lorsque l'objectif est de modéliser des insectes à l'échelle de l'agroécosystème, les temps de simulation peuvent être relativement importants. Dans notre cas, une simulation de dix années successives dure une vingtaine d'heures. Ce genre de contraintes peut rendre difficile la réplication d'un grand nombre de simulations. Cependant, avec l'évolution constante de la puissance des ordinateurs ainsi que la mise à disposition grandissante de serveurs et de grilles de calculs (Foster et al., 2008), la de modélisation de systèmes avec une complexité, une échelle spatiale et un nombre d'entités grandissants sont également en constante progression.

### **La simulation participative : une perspective d'application**

Enfin, ces problématiques agroécologiques sont souvent abordées du point de vue scientifique et théorique. On s'intéresse à la compréhension des interactions entre les entités et aux conséquences de certains scénarios de gestion sur le système, mais peu de travaux explorent la faisabilité de ces conclusions. Dans le cas de la régulation des ravageurs, un défi proche est donc d'étudier l'adéquation entre les hypothèses agroécologiques de gestion et la faisabilité technico-économique par les agriculteurs de ces dernières. Pour répondre à cela, il existe des pratiques tel que la gestion concertée (Démarche visant à arrêter des décisions en associant les acteurs concernées, et notamment les utilisateurs, sur un problème lié à la gestion d'une ou d'un ensemble de ressources) qui s'intègre de plus en plus dans les politiques de développement territorial actuelles. La gestion concertée des paysages agricoles est une notion récente et naissante, qui vise à optimiser l'exploitation du territoire en mêlant les différents niveaux d'organisation de nos systèmes de production (Lansing and Miller, 2005). C'est au sein de ces structures que les corps de la science peuvent et se doivent de participer à la réflexion et à la communication des résultats et des hypothèses agroécologiques, tout en considérant les besoins, les perspectives et les motivations des autres acteurs. C'est alors que peut intervenir la simulation participative comme outil de concertation et d'échange (Cacciaguerra and Roffilli, 2005; Ramanath and Gilbert, 2004). Cette méthodologie de modélisation consiste à co-construire une représentation du système d'étude avec la participation des différents acteurs et gestionnaires afin d'aboutir à une représentation rendant compte des différents points de vue. ATLAS, de par sa généricité et sa capacité de représenter les paysages à différentes échelles est pour nous un simulateur intéressant pour des projets de simulation participative.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ahn, J.J., Yang, C.Y., Jung, C., 2012. Model of *Grapholita molesta* spring emergence in pear orchards based on statistical information criteria. *J. Asia-Pac. Entomol.* 15, 589–593.
- Aiello, W.G., Freedman, H.I., 1990. A time-delay model of single-species growth with stage structure. *Math. Biosci.* 101, 139–153.
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A., Ouin, A., 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biol. Control* 77, 76–82.
- Ankersmit, G.W., Dijkman, H., Keuning, N.J., Mertens, H., Sins, A., Tacoma, H.M., 1986. *Episyrphus balteatus* as a predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. *Entomol. Exp. Appl.* 42, 271–277.
- Antongiovanni, M., Metzger, J.P., 2005. Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biol. Conserv.* 122, 441–451.
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.-P., Balent, G., Monteil, C., 2007. Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecol. Model.* 205, 423–436.
- Asin, L., Pons, X., 2001. Effect of high temperature on the growth and reproduction of corn aphids (Homoptera: Aphididae) and implications for their population dynamics on the northeastern Iberian peninsula. *Environ. Entomol.* 30, 1127–1134.
- Aspinall, R., Veitch, N., 1993. Habitat mapping from satellite imagery and wildlife survey data using a Bayesian modeling procedure in a GIS. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 59, 537–543.
- Bäckman, J.-P.C., Tiainen, J., 2002. Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebees (Hymenoptera: *Bombus* and *Psithyrus*). *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 53–68.
- Baggio, J.A., Salau, K., Janssen, M.A., Schoon, M.L., Bodin, Ö., 2010. Landscape connectivity and predator–prey population dynamics. *Landsc. Ecol.* 26, 33–45.
- Balci, O., 1994. Principles of simulation model validation, verification, and testing.
- Banks, J.E., Ekbom, B., 1999. Modelling herbivore movement and colonization: pest management potential of intercropping and trap cropping. *Agric. For. Entomol.* 1, 165–170.
- Barclay, H.J., 1982. Models for pest control using predator release, habitat management and pesticide release in combination. *J. Appl. Ecol.* 337–348.
- Baumhardt, R.L., Anderson, R.L., Peterson, G.A., Unger, P.W., Payne, W.A., 2006. Crop choices and rotation principles. *Dryland Agric.* 113–139.
- Benton, T.G., 2012. Individual variation and population dynamics: lessons from a simple system. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367, 200–210.
- Bertalanffy, L. von, 1968. *General system theory: Foundations, development, applications.* Braziller. New York.
- Bianchi, F.J.J., Booij, C.J., Tschardtke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1715–1727. doi:10.1098/rspb.2006.3530
- Bilde, T., Toft, S., 1997. Consumption by carabid beetles of three cereal aphid species relative to other prey types. *Entomophaga* 42, 21–32.
- Birch, A.N.E., Begg, G.S., Squire, G.R., 2011. How agro-ecological research helps to address food security issues under new IPM and pesticide reduction policies for global crop production systems. *J. Exp. Bot.* 62, 3251–3261.
- Birkhofer, K., Gavish-Regev, E., Endlweber, K., Lubin, Y.D., Von Berg, K., Wise, D.H., Scheu, S., 2008. Cursorial spiders retard initial aphid population growth at low densities in winter wheat. *Bull. Entomol. Res.* 98, 249–255.
- Bissonette, J.A., 2012. *Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale.* Springer Science & Business Media.

- Blackman, R.L., Eastop, V.F., 2000. *Aphids on the World's crops: An identification guide*. 466 p. Wiley, Chichester, UK.
- Blackman, R.L., Eastop, V.F., 1994. *Aphids on the World's trees: an identification and information guide*. Cab International.
- Boccaro, N., 2004. *Modeling complex systems*. Springer Verlag.
- Bock, M., Xofis, P., Mitchley, J., Rossner, G., Wissen, M., 2005. Object-oriented methods for habitat mapping at multiple scales—Case studies from Northern Germany and Wye Downs, UK. *J. Nat. Conserv.* 13, 75–89.
- Boiteau, G., Picka, J.D., Watmough, J., 2008. Potato field colonization by low-density populations of Colorado potato beetle as a function of crop rotation distance. *J. Econ. Entomol.* 101, 1575–1583.
- Boote, K.J., Batchelor, W.D., Jones, J.W., Pinnschmidt, H., Bourgeois, G., 1993. Pest damage relations at the field level, in: *Systems Approaches for Agricultural Development*. Springer, pp. 277–296.
- Bordini, R.H., Dastani, M., Dix, J., Seghrouchni, A.E.F., 2005. *Multi-Agent Programming*. Springer.
- Bottrell, D.R., 1979. *Integrated pest management*. *Integr. Pest Manag.*
- Bousquet, F., Bakam, I., Proton, H., Le Page, C., 1998. Cormas: Common-pool resources and multi-agent systems, in: *Tasks and Methods in Applied Artificial Intelligence*. Springer, pp. 826–837.
- Bouwma, I.M., Foppen, R.P.B., Van Opstal, A., 2004. Ecological corridors on a European scale: a typology and identification of target species, in: *Ecological Networks and Greenways; Concept, Design, Implementation*. Cambridge University Press, pp. 94–106.
- Brinkman, T.J., Deperno, C.S., Jenks, J.A., Haroldson, B.S., Osborn, R.G., 2005. Movement of female white-tailed deer: effects of climate and intensive row-crop agriculture. *J. Wildl. Manag.* 69, 1099–1111.
- Brown, J.K., Wyatt, S.D., Hazelwood, D., 1984. Irrigated corn as a source of barley yellow dwarf virus and vector in eastern Washington. *Phytopathology* 74, 46–49.
- Burel, F., Baudry, J., 1999. *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*.
- Busch, G., 2006. Future European agricultural landscapes—What can we learn from existing quantitative land use scenario studies? *Agric. Ecosyst. Environ.* 114, 121–140.
- Cabeza, M., Arponen, A., Jäätelä, L., Kujala, H., Van Teeffelen, A., Hanski, I., 2010. Conservation planning with insects at three different spatial scales. *Ecography* 33, 54–63.
- Cacciaguerra, S., Roffilli, M., 2005. Agent-based participatory simulation activities for the emergence of complex social behaviours. *Proc. Soc. Inspired Comput.*
- Campbell, A., Mackauer, M., 1977. Reproduction and population growth of the pea aphid (Homoptera: Aphididae) under laboratory and field conditions. *Can. Entomol.* 109, 277–284.
- Castella, J.-C., Kam, S.P., Quang, D.D., Verburg, P.H., Hoanh, C.T., 2007. Combining top-down and bottom-up modelling approaches of land use/cover change to support public policies: Application to sustainable management of natural resources in northern Vietnam. *Land Use Policy* 24, 531–545.
- Castellazzi, M.S., Matthews, J., Wood, G.A., Burgess, P.J., Conrad, K.F., Perry, J.N., 2007. LandSFACTS: Software for Spatio-temporal Allocation of Crops to Fields, in: *Proceedings of 5th Annual Conference of the European Federation of IT in Agriculture*, Glasgow, UK.
- Chambers, R.J., Adams, T.H.L., 1986. Quantification of the impact of hoverflies (Diptera: Syrphidae) on cereal aphids in winter wheat: an analysis of field populations. *J. Appl. Ecol.* 895–904.
- Changizi, M.A., Shimojo, S., 2005. Character complexity and redundancy in writing systems over human history. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 272, 267–275.
- Chantereau, J., Cruz, J.-F., Ratnadass, A., Trouche, G., 2013. *Le sorgho*. Éditions Quae.
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N.J., Kremen, C., 2013. Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 181, 206–212.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* 14, 922–932.

- Chaplin-Kramer, R., Sharp, R.P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., i Canals, L.M., Eichelberger, B.A., Ramler, I., Mueller, C., 2015. Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7402–7407.
- Chatfield, C., 2006. Model uncertainty. *Encycl. Environmetrics*.
- Chaussalet, T.J., Mann, J.A., Perry, J.N., Francos-Rodriguez, J.C., 2000. A nearest neighbour approach to the simulation of spread of barley yellow dwarf virus. *Comput. Electron. Agric.* 28, 51–65.
- Cheng, D., Claessens, M., Gascoigne, T., Metcalfe, J., Schiele, B., Shi, S., 2008. Communicating science in social contexts. *New Models New Pract. Berl.* 2008.
- Chiverton, P., 1987. Predation of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) by polyphagous predatory arthropods during the aphids' pre-peak period in spring barley. *Ann. Appl. Biol.* 111, 257–269.
- Choisis, J.P., Faggion, C.-L., Gibon, A., 2009. Relations entre systèmes de production et organisation spatiale des exploitations agricoles dans les Coteaux de Gascogne., in: *La Journée Recherche 2009. 2009-06-25, Auzeville Tolosan, FRA.*
- Choisis, J.-P., Sourdril, A., Deconchat, M., Balent, G., Gibon, A., 2010. Comprendre la dynamique régionale des exploitations de polyculture élevage pour accompagner le développement rural dans les Coteaux de Gascogne. *Cah. Agric.* 19, 97–103.
- Ciss, M., Parisey, N., Moreau, F., Dedryver, C.-A., Pierre, J.-S., 2014. A spatiotemporal model for predicting grain aphid population dynamics and optimizing insecticide sprays at the scale of continental France. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 21, 4819–4827.
- Clark, J.S., 2003. Uncertainty in Ecological Inference and Forecasting 1. *Ecology* 84, 1349–1350.
- Codd, E.F., 2014. *Cellular automata*. Academic Press.
- Collins, K.L., Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93, 337–350.
- Cook, S.A., 1971. The complexity of theorem-proving procedures, in: *Proceedings of the Third Annual ACM Symposium on Theory of Computing*. ACM, pp. 151–158.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A., Difonzo, C.D., 2007. Suppression of soybean aphid by generalist predators results in a trophic cascade in soybeans. *Ecol. Appl.* 17, 441–451.
- Costanza, R., Folke, C., 1997. Valuing ecosystem services with efficiency, fairness, and sustainability as goals. *Nature's Serv. Soc. Depend. Nat. Ecosyst. Isl. Press Wash. DC* 49–70.
- Cuddington, K.M., Yodzis, P., 2000. Diffusion-limited predator–prey dynamics in Euclidean environments: an allometric individual-based model. *Theor. Popul. Biol.* 58, 259–278.
- Cuddington, K., Yodzis, P., 2002. Predator-Prey Dynamics and Movement in Fractal Environments. *Am. Nat.* 160, 119–134.
- Dalgaard, T., Hutchings, N.J., Porter, J.R., 2003. Agroecology, scaling and interdisciplinarity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 100, 39–51.
- Dangles, O., Carpio, F.C., Villares, M., Yumisaca, F., Liger, B., Rebaudo, F., Silvain, J.-F., 2010. Community-based participatory research helps farmers and scientists to manage invasive pests in the Ecuadorian Andes. *Ambio* 39, 325–335.
- Dean, B.G., 1973. Aphid colonization of spring cereals. *Ann. Appl. Biol.* 75, 183–193.
- DeAngelis, D.L., Gross, L.J., 1992. Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. *Chapman & Hall*.
- Dean, G.J., 1974. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.)(Hem., Aphididae). *Bull. Entomol. Res.* 63, 401–409.
- De Barro, P.J., Sherratt, T.N., David, O., Maclean, N., 1995. An investigation of the differential performance of clones of the aphid *Sitobion avenae* on two host species. *Oecologia* 104, 379–385.
- Dedryver, C.-A., Hullé, M., Rivot, E., Plantegenest, M., Fabre, F., 2010. Prévoir les pucerons: un modèle et des pièges: Un modèle prévoyant les infestations de pucerons à partir de données de piégeage relance l'intérêt du réseau Agraphid. *Phytoma- Déf. Végétaux* 50–54.

- Deneubourg, J.-L., Goss, S., Franks, N., Pasteels, J.M., 1989. The blind leading the blind: modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J. Insect Behav.* 2, 719–725.
- Dennis, P., Fry, G.L., 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agric. Ecosyst. Environ.* 40, 95–115.
- Dennis, P., Wratten, S.D., Sotherton, N.W., 1991. Mycophagy as a factor limiting predation of aphids (Hemiptera: Aphididae) by staphylinid beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in cereals. *Bull. Entomol. Res.* 81, 25–31.
- Dib, H., Jamont, M., Sauphanor, B., Capowiez, Y., 2011. Predation potency and intraguild interactions between generalist (*Forficula auricularia*) and specialist (*Episyrphus balteatus*) predators of the rosy apple aphid (*Dysaphis plantaginea*). *Biol. Control* 59, 90–97.
- Dixon, A.F.G., 1971. The life-cycle and host preferences of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Ann. Appl. Biol.* 68, 135–147.
- Dixon, A.F.G., Kindlmann, P., 1998. Population dynamics of aphids, in: *Insect Populations In Theory and in Practice*. Springer, pp. 207–230.
- Doko, T., Fukui, H., Kooiman, A., Toxopeus, A.G., Ichinose, T., Chen, W., Skidmore, A.K., 2011. Identifying habitat patches and potential ecological corridors for remnant Asiatic black bear (*Ursus thibetanus japonicus*) populations in Japan. *Ecol. Model.* 222, 748–761.
- Droz, M., Pękalski, A., 2001. Coexistence in a predator-prey system. *Phys. Rev. E* 63, 051909.
- Ekbom, B., 2010. Pests and their enemies in spring oilseed rape in Europe and challenges to integrated pest management, in: *Biocontrol-Based Integrated Management of Oilseed Rape Pests*. Springer, pp. 151–165.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., 1989. Effects of constant and fluctuating temperatures on immature development and age-specific life tables of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae). *Can. Entomol.* 121, 131–140.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Beck, D.A., 2000. Adult coccinellid activity and predation on aphids in spring cereals. *Biol. Control* 17, 218–226.
- Estrada-Carmona, N., Hart, A.K., DeClerck, F.A.J., Harvey, C.A., Milder, J.C., 2014. Integrated landscape management for agriculture, rural livelihoods, and ecosystem conservation: An assessment of experience from Latin America and the Caribbean. *Landsc. Urban Plan.* 129, 1–11. doi:10.1016/j.landurbplan.2014.05.001
- Etienne, M., Le Page, C., Cohen, M., 2003. A step-by-step approach to building land management scenarios based on multiple viewpoints on multi-agent system simulations. *J. Artif. Soc. Soc. Simul.* 6, 2.
- Evans, M.R., Grimm, V., Johst, K., Knuuttila, T., de Langhe, R., Lessells, C.M., Merz, M., O'Malley, M.A., Orzack, S.H., Weisberg, M., 2013. Do simple models lead to generality in ecology? *Trends Ecol. Evol.* 28, 578–583.
- Fabre, F., Dedryver, C.-A., Plantegenest, M., Hullé, M., Rivot, E., 2010. Hierarchical Bayesian Modelling of plant colonisation by winged aphids: Inferring dispersal processes by linking aerial and field count data. *Ecol. Model.* 221, 1770–1778. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.04.006
- Fabre, F., Pierre, J.S., Dedryver, C.A., Plantegenest, M., 2006. Barley yellow dwarf disease risk assessment based on Bayesian modelling of aphid population dynamics. *Ecol. Model.* 193, 457–466. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.08.021
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
- Farré, I., Faci, J.M., 2006. Comparative response of maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) to deficit irrigation in a Mediterranean environment. *Agric. Water Manag.* 83, 135–143.
- Feng, M.-G., Chen, C., Chen, B., 2004. Wide dispersal of aphid-pathogenic Entomophthorales among aphids relies upon migratory alates. *Environ. Microbiol.* 6, 510–516.



- Ferber, J., Perrot, J.-F., 1995. Les systèmes multi-agents: vers une intelligence collective. InterEditions.
- Ferron, P., 1999. Protection intégrée des cultures: évolution du concept et de son application. FRAVAL SILVY C Lutte Biol. II INRA Ed. Paris 19–28.
- Finch, S., Collier, R.H., 2000. Host-plant selection by insects—a theory based on “appropriate/inappropriate landings” by pest insects of cruciferous plants. *Entomol. Exp. Appl.* 96, 91–102.
- Fitzgibbon, C.D., 1997. Small mammals in farm woodlands: the effects of habitat, isolation and surrounding land-use patterns. *J. Appl. Ecol.* 530–539.
- Foster, I., Zhao, Y., Raicu, I., Lu, S., 2008. Cloud computing and grid computing 360-degree compared, in: *Grid Computing Environments Workshop, 2008. GCE’08. Ieee*, pp. 1–10.
- Fye, R.E., 1972. The interchange of insect parasites and predators between crops. *PANS Pest Artic. News Summ.* 18, 143–146.
- Gaines, K.F., Porter, D.E., Punshon, T., Lehr Brisbin Jr, I., 2005. A spatially explicit model of the wild hog for ecological risk assessment activities at the Department of Energy’s Savannah River Site. *Hum. Ecol. Risk Assess.* 11, 567–589.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr, R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M., Borges, S., 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biol. Conserv.* 91, 223–229.
- Gaube, V., Kaiser, C., Wildenberg, M., Adensam, H., Fleissner, P., Kobler, J., Lutz, J., Schaumberger, A., Schaumberger, J., Smetschka, B., 2009. Combining agent-based and stock-flow modelling approaches in a participative analysis of the integrated land system in Reichraming, Austria. *Landsc. Ecol.* 24, 1149–1165.
- Gaucherel, C., Giboire, N., Viaud, V., Houet, T., Baudry, J., Burel, F., 2006. A domain-specific language for patchy landscape modelling: The Brittany agricultural mosaic as a case study. *Ecol. Model.* 194, 233–243.
- Gérardin, L., 1975. La théorie des systèmes. Paris Mimeogr. S 197.
- Gilbert, N., Troitzsch, K., 2005. Simulation for the social scientist. McGraw-Hill Education (UK).
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E., 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual-and colony-level traits in bees. *Nature* 491, 105–108.
- Gjerdrum, J., Shah, N., Papageorgiou, L.G., 2001. A combined optimization and agent-based approach to supply chain modelling and performance assessment. *Prod. Plan. Control* 12, 81–88.
- Gliessman, S.R., 1990. Agroecology: researching the ecological basis for sustainable agriculture. Springer.
- Grez, A.A., Gonzalez, R.H., 1995. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. *Oecologia* 103, 471–474.
- Grignard, A., Taillandier, P., Gaudou, B., Vo, D.A., Huynh, N.Q., Drogoul, A., 2013. GAMA 1.6: Advancing the art of complex agent-based modeling and simulation, in: *PRIMA 2013: Principles and Practice of Multi-Agent Systems*. Springer, pp. 117–131.
- Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecol. Model.* 115, 129–148. doi:10.1016/S0304-3800(98)00188-4
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The ODD protocol: a review and first update. *Ecol. Model.* 221, 2760–2768.
- Grimm, V., Railsback, S.F., 2013. Individual-based modeling and ecology. Princeton university press.
- Grimm, V., Railsback, S.F., 2012. Designing, formulating, and communicating agent-based models, in: *Agent-Based Models of Geographical Systems*. Springer, pp. 361–377.
- Grimm, V., Railsback, S.F., 2005. Individual-based Modeling and Ecology:(Princeton Series in Theoretical and Computational Biology).
- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.-H., Weiner, J., Wiegand, T., DeAngelis, D.L., 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *science* 310, 987–991.

- Gross, K.L., 1980. Colonization by *Verbascum thapsus* (mullein) of an old-field in Michigan: experiments on the effects of vegetation. *J. Ecol.* 919–927.
- Guillou, M., Riba, G., Houllier, F., Eddi, M., Lerverve, X., Guyomard, H., Soussana, J.-F., Chemineau, P., 2010. Document d'orientation Inra 2010-2020: une science pour l'impact.
- Hadley, A.S., Betts, M.G., 2012. The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biol. Rev.* 87, 526–544.
- Hågvar, E.B., Hofsvang, T., 1991. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae): biology, host selection and use in biological control. *Biocontrol News Inf.* 12, 13–42.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L., 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildl. Soc. Bull.* 173–182.
- Hambäck, P.A., Englund, G., 2005. Patch area, population density and the scaling of migration rates: the resource concentration hypothesis revisited. *Ecol. Lett.* 8, 1057–1065.
- Hansen, L.M., 2003. Kornbladlus i vinterhvede-et beslutningsstøttesystem. *Grøn Viden-Markbrug* 280.
- Hasan, N., Cervancia, C.R., 1986. Insect pest colonization and succession in wheat, *Triticum aestivum* L. *Philipp. Entomol.* 6, 581–587.
- Hassanali, A., Herren, H., Khan, Z.R., Pickett, J.A., Woodcock, C.M., 2008. Integrated pest management: the push–pull approach for controlling insect pests and weeds of cereals, and its potential for other agricultural systems including animal husbandry. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 611–621.
- Hawkes, J.R., Jones, R.A.C., 2005. Incidence and distribution of Barley yellow dwarf virus and Cereal yellow dwarf virus in over-summering grasses in a Mediterranean-type environment. *Crop Pasture Sci.* 56, 257–270.
- Hecht, A.D., Fiksel, J., Fulton, S.C., Yosie, T.F., Hawkins, N.C., Leuenberger, H., Golden, J., Lovejoy, T.E., 2012. Creating the future we want. *Sustain Sci Pr. Policy* 8, 62–75.
- Hernández, A.F., Parrón, T., Tsatsakis, A.M., Requena, M., Alarcón, R., López-Guarnido, O., 2013. Toxic effects of pesticide mixtures at a molecular level: their relevance to human health. *Toxicology* 307, 136–145.
- Hillebrand, H., Matthiessen, B., 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol. Lett.* 12, 1405–1419.
- Holland, J., Fahrig, L., 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 115–122.
- Holzworth, D.P., Huth, N.I., Zurcher, E.J., Herrmann, N.I., McLean, G., Chenu, K., van Oosterom, E.J., Snow, V., Murphy, C., Moore, A.D., 2014. APSIM—evolution towards a new generation of agricultural systems simulation. *Environ. Model. Softw.* 62, 327–350.
- Hondelmann, P., Poehling, H.-M., 2007. Diapause and overwintering of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 124, 189–200.
- Hudon, M., LeRoux, E.J., Harcourt, D.G., 1989. Seventy years of European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) research in North America. *Biol. Popul. Dyn. Invertebr. Crop Pests* editor Gordon E Russell.
- Hullé, M., 1991. Agraphid, un réseau de surveillance des populations de pucerons: base de données associée et domaines d'application. *Ann ANPP* 2, 103–113.
- Hulle, M., Coquio, S., Laperche, V., 1994. Patterns in flight phenology of a migrant cereal aphid species. *J. Appl. Ecol.* 49–58.
- Huse, G., Giske, J., Salvanes, A.G.V., 2002. Individual-Based Models. *Handb. Fish Biol. Fish.* Vol. 2 Fish. 228–248.
- Huth, A., Wissel, C., 1992. The simulation of the movement of fish schools. *J. Theor. Biol.* 156, 365–385.
- Irvine, P.M., 2011. Using a logistic phenology model with improved degree-day accumulators to forecast emergence of pest grasshoppers. University of Lethbridge.

- Ishida, T., Gasser, L., Nakashima, H., 2005. *Massively Multi-Agent Systems I: First International Workshop, MMAS 2004, Kyoto, Japan, December 10-11, 2004, Revised Selected and Invited Papers*. Springer.
- Jasny, B.R., Chin, G., Chong, L., Vignieri, S., 2011. Data replication & reproducibility. *Science* 334, 6060.
- Jauker, F., Diekoetter, T., Schwarzbach, F., Wolters, V., 2009. Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landsc. Ecol.* 24, 547–555.
- Jiménez-Martínez, E.S., Bosque-Pérez, N.A., Berger, P.H., Zemetra, R.S., 2004. Life history of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae), on transgenic and untransformed wheat challenged with Barley yellow dwarf virus. *J. Econ. Entomol.* 97, 203–212.
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeog. Eur. J. Geogr.*
- Jonsson, M., Bommarco, R., Ekbom, B., Smith, H.G., Bengtsson, J., Caballero-Lopez, B., Winqvist, C., Olsson, O., 2014. Ecological production functions for biological control services in agricultural landscapes. *Methods Ecol. Evol.* 5, 243–252.
- Judson, O.P., 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends Ecol. Evol.* 9, 9–14.
- Kaplan, I., Lewis, D., 2015. What happens when crops are turned on? Simulating constitutive volatiles for tritrophic pest suppression across an agricultural landscape. *Pest Manag. Sci.* 71, 139–150.
- Karsai, I., Kamps, G., 2011. Connected fragmented habitats facilitate stable coexistence dynamics. *Ecol. Model.* 222, 447–455.
- Kautz, M., Schopf, R., Ohser, J., 2013. The “sun-effect”: Microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations. *Eur. J. For. Res.* 132, 453–465.
- Keller, S., Häni, F., 2000. Ansprüche von Nützlingen und Schädlingen an den Lebensraum. Streifenförmige Ökol. Ausgleichsflächen Kult. Ackerkrautstreifen Buntbrache Feldränder Verl. Agrar. Bern 199–217.
- Kelly, T.C., Lu, Y., Teasdale, J., 1996. Economic-environmental tradeoffs among alternative crop rotations. *Agric. Ecosyst. Environ.* 60, 17–28.
- Kennedy, J.S., Booth, C.O., 1963. Free flight of aphids in the laboratory. *J. Exp. Biol.* 40, 67–85.
- Kieckhefer, R.W., Gellner, J.L., 1988. Influence of plant growth stage on cereal aphid reproduction. *Crop Sci.* 28, 688–690.
- Kleijnen, J.P.C., 1999. Validation of models: statistical techniques and data availability, in: *Simulation Conference Proceedings, 1999 Winter*. IEEE, pp. 647–654.
- Kleijnen, J.P., 1995. Verification and validation of simulation models. *Eur. J. Oper. Res.* 82, 145–162.
- Kontev, C.A., Chambon, J.P., 1975. Cereal leaf roller-*Cnephasia pasiuana* Hb.-*pumicana* Zell. (Lep. Tortricidae)-a new dangerous pest of cereals in France and Bulgaria., in: *VIII International Plant Protection Congress, Moscow, 1975. Reports and Informations. Section II. Progress in the Study of Biology of Pest Organisms and the Development of Forecast Methods*. pp. 186–195.
- Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecol. Lett.* 8, 468–479.
- Kring, J.B., 1972. Flight behavior of aphids. *Annu. Rev. Entomol.* 17, 461–492.
- Kuang, Y., 1993. *Delay differential equations: with applications in population dynamics*. Academic Press.
- Kuo-Sell, von H., 1989. Cereal aphids as prey species for mass rearing of *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Dipt., Cecidomyiidae) in the biological control of *Myzus persicae* (Sulz.) in greenhouses. *J. Appl. Entomol.* 107, 58–64.
- Lamichhane, J.R., Arendse, W., Dachbrodt-Saaydeh, S., Kudsk, P., Roman, J.C., van Bijsterveldt-Gels, J.E., Wick, M., Messéan, A., 2015. Challenges and opportunities for integrated pest management in Europe: A telling example of minor uses. *Crop Prot.* 74, 42–47.

- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Lang, A., 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134, 144–153.
- Lansing, J.S., Miller, J.H., 2005. Cooperation, games, and ecological feedback: some insights from Bali. *Curr. Anthropol.* 46, 328–334.
- Larsson, H., 2005. A crop loss model and economic thresholds for the grain aphid, *Sitobion avenae* (F.), in winter wheat in southern Sweden. *Crop Prot.* 24, 397–405.
- Leather, S.R., Dixon, A.F.G., 1981a. Growth, survival and reproduction of the bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*, on its primary host. *Ann. Appl. Biol.* 99, 115–118.
- Leather, S.R., Dixon, A.F.G., 1981b. The effect of cereal growth stage and feeding site on the reproductive activity of the bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Ann. Appl. Biol.* 97, 135–141.
- Leather, S.R., Lehti, J.P., 1982. Field studies on the factors affecting the population dynamics of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*(L.) in Finland. *Ann Agric Fenn* 21, 20–31.
- Leather, S.R., Walters, K.F.A., 1984. Spring migration of cereal aphids. *Z. Für Angew. Entomol.* 97, 431–437.
- Lees, A.D., 1989. The photoperiodic responses and phenology of an English strain of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Ecol. Entomol.* 14, 69–78.
- Le Moigne, J.-L., 1990. *La modélisation des systèmes complexes*. Paris Bordas Dunot 1990 1.
- Liangliang, Y., Tai, G., Junjie, D., Xin, G., Xiaohe, Y., Haihong, Z., Xiuzhi, L., Chenggui, L., Jianyou, Z., 2013. The Prevention and Control Measures of Soybean Seedling about Herbal Pest Damage under Delayed Sowing.
- Liro, A., Szacki, J., 1994. Movements of small mammals along two ecological corridors in suburban Warsaw. *Pol. Ecol. Stud.* 3.
- Lombaert, E., Boll, R., Lapchin, L., 2006. Dispersal strategies of phytophagous insects at a local scale: adaptive potential of aphids in an agricultural environment. *BMC Evol. Biol.* 6, 75.
- Longstaff, B.C., 1981. The manipulation of the population growth of a pest species: an analytical approach. *J. Appl. Ecol.* 727–736.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science* 294, 804–808.
- Losey, J.E., Denno, R.F., 1998. Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79, 2143–2152.
- Lotka, A.J., 1920. Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 6, 410.
- Lozzia, G.C., Furlanis, C., Manachini, B., Rigamonti, I.E., 1998. Effects of Bt corn on *Rhopalosiphum padi* L.(Rhynchota Aphididae) and on its predator *Chrysoperla carnea* Stephen (Neuroptera Chrysopidae). *Boll. Zool. Agrar. E Bachic.* 30, 153–164.
- Luck, G.W., Harrington, R., Harrison, P.A., Kremen, C., Berry, P.M., Bugter, R., Dawson, T.P., De Bello, F., Díaz, S., Feld, C.K., 2009. Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *Bioscience* 59, 223–235.
- Luo, J., Huang, W., Yuan, L., Zhao, C., Du, S., Zhang, J., Zhao, J., 2013. Evaluation of spectral indices and continuous wavelet analysis to quantify aphid infestation in wheat. *Precis. Agric.* 14, 151–161.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Macfadyen, S., Cunningham, S.A., Costamagna, A.C., Schellhorn, N.A., 2012. Managing ecosystem services and biodiversity conservation in agricultural landscapes: are the solutions the same? *J. Appl. Ecol.* 49, 690–694.
- Maes, J., Paracchini, M.L., Zulian, G., Dunbar, M.B., Alkemade, R., 2012. Synergies and trade-offs between ecosystem service supply, biodiversity, and habitat conservation status in Europe. *Biol. Conserv.* 155, 1–12.

- Mann, J.A., Tatchell, G.M., Dupuch, M.J., Harrington, R., Clark, S.J., McCartney, H.A., 1995. Movement of apterous *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) in response to leaf disturbances caused by wind and rain. *Ann. Appl. Biol.* 126, 417–427.
- McArthur, L., Dunn, J., Schreider, S., 2013. Modelling the spread and growth of *Caulerpa taxifolia* in closed waterways in southern Australia using cellular automata, in: 20th International Congress on Modelling and Simulation. The Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand Inc, pp. 427–433.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., de Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 491–514.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., Nowakowski, M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biol. Conserv.* 106, 259–271.
- Menalled, F.D., Costamagna, A.C., Marino, P.C., Landis, D.A., 2003. Temporal variation in the response of parasitoids to agricultural landscape structure. *Agric. Ecosyst. Environ.* 96, 29–35.
- Merrill, S.C., Holtzer, T.O., Peairs, F.B., Lester, P.J., 2015. Validating spatiotemporal predictions of an important pest of small grains. *Pest Manag. Sci.* 71, 131–138.
- Möllmann, C., Köster, F.W., Kornilovs, G., Sidrevics, L., 2003. Interannual variability in population dynamics of calanoid copepods in the Central Baltic Sea, in: ICES Marine Science Symposia. unknown, pp. 220–230.
- Mooney, H., Larigauderie, A., Cesario, M., Elmquist, T., Hoegh-Guldberg, O., Lavorel, S., Mace, G.M., Palmer, M., Scholes, R., Yahara, T., 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 1, 46–54.
- Morgan, D., 2000. Population dynamics of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.), during the autumn and winter: a modelling approach. *Agric. For. Entomol.* 2, 297–304.
- Müller, C.B., Williams, I.S., Hardie, J., 2001. The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecol. Entomol.* 26, 330–340.
- Myung, I.J., 2000. The importance of complexity in model selection. *J. Math. Psychol.* 44, 190–204.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734–737.
- Nagendra, H., Munroe, D.K., Southworth, J., 2004. From pattern to process: landscape fragmentation and the analysis of land use/land cover change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 101, 111–115.
- Nam, Y., Choi, W.I., 2014. An Empirical Predictive Model for the Spring Emergence of *Thecodiplosis japonensis* (Diptera: Cecidomyiidae): Model Construction and Validation on the Basis of 25 Years of Field Observation Data. *J. Econ. Entomol.* 107, 1136–1141.
- Naylor, R., Ehrlich, P.R., 1997. Natural pest control services and agriculture. *Nat. Serv. Soc. Depend. Nat. Ecosyst.* 151–174.
- Nelson, E.H., Matthews, C.E., Rosenheim, J.A., 2004. Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology* 85, 1853–1858.
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11.
- Nilsson, C., Alford, D.V., 2003. Parasitoids of pollen beetles. *Biocontrol Oilseed Rape Pests* 73–85.
- Osborne, J.W., Farley, F.H., 1970. The relationship between aesthetic preference and visual complexity in abstract art. *Psychon. Sci.* 19, 69–70.
- Östman, Ö., 2005. Asynchronous temporal variation among sites in condition of two carabid species. *Ecol. Entomol.* 30, 63–69.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2003. Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecol. Econ.* 45, 149–158.



- Ouin, A., Paillat, G., Butet, A., Burel, F., 2000. Spatial dynamics of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in an agricultural landscape under intensive use in the Mont Saint Michel Bay (France). *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 159–165.
- Ouin, A., Sarthou, J.-P., Bouyjou, B., Deconchat, M., Lacombe, J.-P., Monteil, C., 2006. The species-area relationship in the hoverfly (Diptera, Syrphidae) communities of forest fragments in southern France. *Ecography* 29, 183–190.
- Papadimitriou, C.H., 2003. Computational complexity. John Wiley and Sons Ltd.
- Parker, D.C., Manson, S.M., Janssen, M.A., Hoffmann, M.J., Deadman, P., 2003. Multi-agent systems for the simulation of land-use and land-cover change: a review. *Ann. Assoc. Am. Geogr.* 93, 314–337.
- Parry, H.R., 2013. Cereal aphid movement: general principles and simulation modelling. *Mov. Ecol.* 1, 14.
- Parry, H.R., Evans, A.J., 2008. A comparative analysis of parallel processing and super-individual methods for improving the computational performance of a large individual-based model. *Ecol. Model.* 214, 141–152. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.02.002
- Parry, H.R., Evans, A.J., Morgan, D., 2006. Aphid population response to agricultural landscape change: A spatially explicit, individual-based model. *Ecol. Model.* 199, 451–463. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.01.006
- Peng, R.D., 2011. Reproducible research in computational science. *Sci. N. Y. Ny* 334, 1226.
- Pianka, E.R., 1970. On r-and K-selection. *Am. Nat.* 592–597.
- Pike, K.S., Schaffner, R.L., 1985. Development of Autumn Populations of Cereal Aphids., *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae) and Their Effects on Winter Wheat in Washington State. *J. Econ. Entomol.* 78, 676–680.
- Polhill, J.G., Parker, D., Brown, D., Grimm, V., 2008. Using the ODD protocol for describing three agent-based social simulation models of land-use change. *J. Artif. Soc. Soc. Simul.* 11, 3.
- Powell, W., ZHI-LI, Z., 1983. The reactions of two cereal aphid parasitoids, *Aphidius uzbekistanicus* and *A. ervi* to host aphids and their food-plants. *Physiol. Entomol.* 8, 439–443.
- Prokopy, R.J., 2003. Two decades of bottom-up, ecologically based pest management in a small commercial apple orchard in Massachusetts. *Agric. Ecosyst. Environ.* 94, 299–309.
- Prokopy, R.J., 1994. Integration in orchard pest and habitat management: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 50, 1–10.
- Railsback, S.F., Lytinen, S.L., Jackson, S.K., 2006. Agent-based simulation platforms: Review and development recommendations. *Simulation* 82, 609–623.
- Ramanath, A.M., Gilbert, N., 2004. The design of participatory agent-based social simulations. *J. Artif. Soc. Soc. Simul.* 7.
- Rands, S.A., 2014. Landscape fragmentation and pollinator movement within agricultural environments: a modelling framework for exploring foraging and movement ecology. *PeerJ* 2, e269.
- Raymond, L., Sarthou, J.-P., Plantegenest, M., Gauffre, B., Ladet, S., Vialatte, A., 2014. Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn. *Agric. Ecosyst. Environ.* 185, 99–105.
- Ray, N., Lehmann, A., Joly, P., 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodivers. Conserv.* 11, 2143–2165.
- Rebaudo, F., Dangles, O., 2013. An agent-based modeling framework for integrated pest management dissemination programs. *Environ. Model. Softw.* 45, 141–149.
- Reynolds, C.W., 1987. Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model, in: *ACM Siggraph Computer Graphics*. ACM, pp. 25–34.
- Ricketts, T.H., 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *Am. Nat.* 158, 87–99.
- Riechert, S.E., Lockley, T., 1984. Spiders as biological control agents. *Annu. Rev. Entomol.* 29, 299–320.

- Rikvold, P.A., Sevim, V., 2007. Individual-based predator-prey model for biological coevolution: Fluctuations, stability, and community structure. *Phys. Rev. E* 75, 051920.
- Riley, S., Eames, K., Isham, V., Mollison, D., Trapman, P., 2015. Five challenges for spatial epidemic models. *Epidemics* 10, 68–71.
- Robinson, S., 1997. Simulation model verification and validation: increasing the users' confidence, in: *Proceedings of the 29th Conference on Winter Simulation*. IEEE Computer Society, pp. 53–59.
- Rodríguez, J.P., Beard, T.D., Bennett, E.M., Cumming, G.S., Cork, S.J., Agard, J., Dobson, A.P., Peterson, G.D., 2006. Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecol. Soc.* 11, 28.
- Roelvink, J.A., Walstra, D.-J., 2004. Keeping it simple by using complex models. *Adv. Hydro-Sci. Eng.* 6, 1–11.
- Root, R.B., 1973. Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43, 95–124. doi:10.2307/1942161
- Rosnay, J., 1975. *Le Macroscopie, vers une vision globale*, Collection Points.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Roger-Estrade, J., 2011. Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landsc. Ecol.* 26, 473–486.
- Ryschawy, J., Choisis, N., Choisis, J.P., Gibon, A., 2013. Paths to last in mixed crop–livestock farming: lessons from an assessment of farm trajectories of change. *animal* 7, 673–681.
- Sargent, R.G., 2005. Verification and validation of simulation models, in: *Proceedings of the 37th Conference on Winter Simulation*. winter simulation conference, pp. 130–143.
- Sarthou, J., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B., 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Eur. J. Entomol.* 102, 539.
- Schaller, N., 2013. *L'agroécologie: des définitions variées, des principes communs'*. Anal. Publ. Cent. D'études Prospect. Ministère L'Agriculture L'Agroalimentaire For.
- Scheffer, M., Baveco, J.M., DeAngelis, D.L., Rose, K.A., Van Nes, E.H., 1995. Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. *Ecol. Model.* 80, 161–170.
- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., Tschardtke, T., 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 1905–1909.
- Shimono, H., Miyazaki, H., Shinjo, H., Kanno, H., Sakurai, T., 2012. Do Zambian Smallholders Choose the Optimal Sowing Date for High Maize Productivity? *Trop. Agric. Dev.* 56, 62–70.
- Sigsgaard, L., 2002. A survey of aphids and aphid parasitoids in cereal fields in Denmark, and the parasitoids' role in biological control. *J. Appl. Entomol.* 126, 101–107.
- Sih, A., Englund, G., Wooster, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.* 13, 350–355.
- Simon, J.C., Blackman, R.L., Le Gallic, J.F., 1991. Local variability in the life cycle of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in western France. *Bull. Entomol. Res.* 81, 315–322.
- Skirvin, D.J., Perry, J.N., Harrington, R., 1997. The effect of climate change on an aphid–coccinellid interaction. *Glob. Change Biol.* 3, 1–11.
- Sorel, B.R., 2015. *L'agroécologie-Cours Théorique: Une agriculture biologique artisanale et autonome*. BoD-Books on Demand.
- Sotherton, N.W., 1984. The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Ann. Appl. Biol.* 105, 423–429.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschardtke, T., 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83, 1421–1432.
- Sunderland, K.D., Fraser, A.M., Dixon, A.F.G., 1986. Field and laboratory studies on money spiders (Linyphiidae) as predators of cereal aphids. *J. Appl. Ecol.* 433–447.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? 1. *Annu. Rev. Entomol.* 47, 561–594.



- Szafirowska, A., 2012. The role of cultivars and sowing date in control of broad bean weevil (*Bruchus rufimanus* Boh.) in organic cultivation. *Veg. Crops Res. Bull.* 77, 29–36.
- Taillandier, P., Vo, D.-A., Amouroux, E., Drogoul, A., 2012. GAMA: a simulation platform that integrates geographical information data, agent-based modeling and multi-scale control, in: *Principles and Practice of Multi-Agent Systems*. Springer, pp. 242–258.
- Tatchell, G.M., Plumb, R.T., Carter, N., 1988. Migration of alate morphs of the bird cherry aphid (*Rhopalosiphum padi*) and implications for the epidemiology of barley yellow dwarf virus. *Ann. Appl. Biol.* 112, 1–11.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A., Kim, K.C., McPheron, B.A., 1993. Adaptations to temporal variation in habitats: categorizing, predicting, and influencing their evolution in agroecosystems. *Evol. Insect Pests Patterns Var.* Wiley N. Y. 103–127.
- Team, R.C., 2000. R Language Definition. Available from CRAN sites.
- Teng, P.S., 1988. Pests and pest-loss models. *Agrotechnology Transf.* 8, 5–10.
- Tenhumberg, B., 1995. Estimating predatory efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in cereal fields. *Environ. Entomol.* 24, 687–691.
- Tenhumberg, B., Poehling, H.-M., 1995. Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 52, 39–43.
- Thiéry, D., 2008. Les tordeuses nuisibles à la vigne. Féret Publ. Bordx. Fr.
- Thomas, M.B., Wratten, S.D., Sotherton, N.W., 1991. Creation of 'island' habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and emigration. *J. Appl. Ecol.* 906–917.
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B.L., 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 20260–20264.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300–1302.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718–720.
- Tissue, S., Wilensky, U., 2004. Netlogo: A simple environment for modeling complexity, in: *International Conference on Complex Systems*. pp. 16–21.
- Tixier, P., Peyrard, N., Aubertot, J.-N., Gaba, S., Radoszycki, J., Caron-Lormier, G., Vinatier, F., Mollot, G., Sabbadin, R., 2013. Modelling interaction networks for enhanced ecosystem services in agroecosystems. *Adv Ecol Res* 49, 437–480.
- Toffoli, T., Margolus, N., 1987. Cellular automata machines: a new environment for modeling. MIT press.
- Toft, S., 1995. Value of the aphid *Rhopalosiphum padi* as food for cereal spiders. *J. Appl. Ecol.* 552–560.
- Tokeshi, M., 1995. Life cycles and population dynamics, in: *The Chironomidae*. Springer, pp. 225–268.
- Topping, C.J., Hansen, T.S., Jensen, T.S., Jepsen, J.U., Nikolajsen, F., Odderskær, P., 2003. ALMaSS, an agent-based model for animals in temperate European landscapes. *Ecol. Model.* 167, 65–82.
- Treuil, J.-P., Drogoul, A., Zucker, J.-D., 2008. Modélisation et simulation à base d'agents: exemples commentés, outils informatiques et questions théoriques. Dunod.
- Trojan, K., Pękaliski, A., 2003. Dynamics of a predator–prey model in a habitat with cover. *Phys. Stat. Mech. Its Appl.* 330, 130–138.
- Tsafack, N., Menozzi, P., Brevault, T., Soti, V., Deconchat, M., Ouin, A., 2013. Effects of landscape context and agricultural practices on the abundance of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* in cotton fields: A case study in northern Benin. *Int. J. Pest Manag.* 59, 294–302.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., van Nouhuys, S., Vidal, S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Control* 43, 294–309.

- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O’neill, R.V., 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer Science & Business Media.
- Uchmański, J., Grimm, V., 1996. Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends Ecol. Evol.* 11, 437–441.
- Van Delden, H., Stuczynski, T., Ciaian, P., Paracchini, M.L., Hurkens, J., Lopatka, A., Shi, Y., Prieto, O.G., Calvo, S., van Vliet, J., 2010. Integrated assessment of agricultural policies with dynamic land use change modelling. *Ecol. Model.* 221, 2153–2166.
- Van Driesche, R.G., Bellows Jr, T.S., 1996. Biology of arthropod parasitoids and predators, in: *Biological Control*. Springer, pp. 309–336.
- Veddeler, D., Klein, A.-M., Tscharntke, T., 2006. Contrasting responses of bee communities to coffee flowering at different spatial scales. *Oikos* 112, 594–601.
- Verburg, P.H., Overmars, K.P., 2009. Combining top-down and bottom-up dynamics in land use modeling: exploring the future of abandoned farmlands in Europe with the Dyna-CLUE model. *Landsc. Ecol.* 24, 1167–1181.
- Vialatte, A., Simon, J.-C., Dedryver, C.-A., Fabre, F., Plantegenest, M., 2006. Tracing individual movements of aphids reveals preferential routes of population transfers in agroecosystems. *Ecol. Appl.* 16, 839–844.
- Vial, G., 2011. *Le système proie-prédateur de Volterra-Lotka*. Mars.
- Vinatier, F., Gosme, M., Valantin-Morison, M., 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. *Landsc. Ecol.* 27, 1421–1433. doi:10.1007/s10980-012-9795-3
- Vinatier, F., Tixier, P., Le Page, C., Duyck, P.-F., Lescourret, F., 2009. COSMOS, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of *Cosmopolites sordidus* in banana fields. *Ecol. Model.* 220, 2244–2254. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.06.023
- Vollhardt, I.M., Tscharntke, T., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J., Thies, C., 2008. Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 126, 289–292.
- Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560.
- Wada, T., Endo, N., Takahashi, M., 2006. Reducing seed damage by soybean bugs by growing small-seeded soybeans and delaying sowing time. *Crop Prot.* 25, 726–731.
- Waha, K., Müller, C., Bondeau, A., Dietrich, J.P., Kurukulasuriya, P., Heinke, J., Lotze-Campen, H., 2013. Adaptation to climate change through the choice of cropping system and sowing date in sub-Saharan Africa. *Glob. Environ. Change* 23, 130–143.
- Walton, V.M., Pringle, K.L., 2004. Vine mealybug, *Planococcus ficus* (Signoret)(Hemiptera: Pseudococcidae), a key pest in South African vineyards. A review. *Afr J Enol Vitic* 25, 54–62.
- Wang, F., 2012. *A Cellular Automata Model to Simulate Land-use Changes at Fine Spatial Resolution*.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2003. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecol. Lett.* 6, 961–965.
- Whitfield, A.E., Rotenberg, D., German, T.L., 2014. Plant pest destruction goes viral. *Nat. Biotechnol.* 32, 65–66.
- Wilcove, D.S., McLellan, C.H., Dobson, A.P., 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conserv. Biol.* 6, 237–256.
- Wilensky, U., Rand, W., 2007. Making models match: Replicating an agent-based model. *J. Artif. Soc. Soc. Simul.* 10, 2.
- Wilensky, U., Reisman, K., 2006. Thinking Like a Wolf, a Sheep, or a Firefly: Learning Biology Through Constructing and Testing Computational Theories—An Embodied Modeling Approach. *Cogn. Instr.* 24, 171–209. doi:10.1207/s1532690xci2402\_1
- Willcoquet, L., Aubertot, J.N., Lebard, S., Robert, C., Lannou, C., Savary, S., 2008. Simulating multiple pest damage in varying winter wheat production situations. *Field Crops Res.* 107, 12–28.

- Wilson, W.G., 1998. Resolving Discrepancies between Deterministic Population Models and Individual-Based Simulations. *Am. Nat.* 151, 116–134. doi:10.1086/286106
- Winder, L., Alexander, C.J., Woolley, C., Perry, J.N., Holland, J.M., 2014. Cereal Aphid Colony Turnover and Persistence in Winter Wheat.
- Winder, L., Hirst, D.J., Carter, N., Wratten, S.D., Sopp, P.I., 1994. Estimating predation of the grain aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators. *J. Appl. Ecol.* 1–12.
- Wratten, S.D., Powell, W., 1991. Cereal aphids and their natural enemies. *Ecol. Temp. Cereal Fields* 233–257.
- Wu, J., Hobbs, R., 2002. Key issues and research priorities in landscape ecology: an idiosyncratic synthesis. *Landsc. Ecol.* 17, 355–365.
- Zamani, A.A., Talebi, A.A., Fathipour, Y., Baniamiri, V., 2006. Effect of temperature on biology and population growth parameters of *Aphis gossypii* Glover (Hom., Aphididae) on greenhouse cucumber. *J. Appl. Entomol.* 130, 453–460.
- Zhou, X., Carter, N., 1992. Effects of temperature, feeding position and crop growth stage on the population dynamics of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). *Ann. Appl. Biol.* 121, 27–37.

# **PUBLICATIONS ANNEXES**

## **1. Article 4 :**

Cet article présente les premiers stades du modèle ATLAS, présenté à la conférence iEMSs en juin 2014.

**Thierry H., Vialatte A., Choisis J.P., Gaudou B. & Monteil C., 2014. Managing agricultural landscapes for favouring ecosystem services provided by biodiversity: a spatially explicit model of crop rotations in the GAMA simulation platform.** In: Ames, D.P., Quinn, N.W.T., Rizzoli, A.E. (Eds.), Proceedings of the 7th International Congress on Environmental Modelling and Software, June 15-19, San Diego, California, USA. ISBN: 978-88-9035-744-2

# Managing agricultural landscapes for favouring ecosystem services provided by biodiversity: a spatially explicit model of crop rotations in the GAMA simulation platform.

**H. Thierry<sup>a</sup>, A. Vialatte<sup>a</sup>, J.-P. Choisis<sup>b</sup>, B. Gaudou<sup>c</sup> and C. Monteil<sup>a</sup>**

<sup>a</sup> University of Toulouse, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France.

<sup>b</sup> INRA, UMR 1201 DYNAFOR, F-31326 Castanet Tolosan, France.

<sup>c</sup> University of Toulouse, UMR 5505 IRIT, F-31042 Toulouse, France.

*Hugo.thierry@ensat.fr*

**Abstract:** The need to reduce the use of chemical inputs in agricultural ecosystems requires studying integrated ecological processes and developing new tools helping to manage them. In particular, designing landscape management strategies is a new way to improve the efficiency of services provided by biodiversity as biological control or pollination. Individual-based models are useful to better understand how pests and predatory or pollinator insects interact with agricultural landscapes and to study the potential effects of habitat management strategies. We developed an individual-based model simulating the dynamics of an agricultural landscape from GIS data, taking into account crop rotations and crop phenology which have an important impact on the life cycles of populations of insects. The spatiotemporal stochasticity is simulated using typical land-cover rotations applied by farmers and crop phenology directly set by the user according to his needs. Spatiotemporal patterns are calculated from an initial real agricultural landscape and plausible land-cover rotations. We used the Gama simulation platform which has strong built-in functions for spatial data treatment and aggregated population dynamics. The landscape model was applied to a case-study located in a long term social ecological research site in southwestern France. We describe the characteristics of the model and present some outputs in terms of visualization, spatio-temporal crop dynamics and possible uses in relation with ecological studies. This model is built to be applicable to any agricultural landscape and to be linked to almost any population dynamics.

**Keywords:** Agricultural landscapes, Spatially explicit models, Crop rotations, Crop phenology, GIS.

## 1 INTRODUCTION

In the current environmental, climatic and socio-economic context, agroecosystems are facing major changes in their production and management. With the necessity to reduce the chemical inputs, farmers will be slowly heading towards a more sustainable type of agriculture. Favouring ecosystem services provided by biodiversity appears as a way to achieve this goal. Agroecology, that we can define as the science of managing natural agricultural resources by using all available knowledge on the functioning of ecosystems, is gradually taking into account the global change of agricultural practices at large spatio-temporal scales (Aubertot et al., 2005).

Agroecosystems, especially in Europe, are characterized by a high spatial and temporal heterogeneity, linked to agricultural practices causing large and recurrent disturbances to habitats with certain stochasticity. Crop rotations and allocations change the composition of the landscape from one year to another. This could have an important impact on animal organisms such as insects which need particular conditions to fulfill their life cycles (Landis et al., 2000; Médiène et al., 2011). It may then alter the supply and distribution of ecosystem services (Tschamtké et al., 2012).

If it is widely admitted that landscape heterogeneity has an important impact on population dynamics, but predicting the effects of spatialization and turn-over of the different components of the landscape remains a challenge. Besides, as ecosystem services provided by insects are strongly linked to their spatiotemporal distribution in landscapes, it is also important to consider spatial location of individuals at particular periods of time. "Being at the right spot at the right time" to provide the expected service is often linked to individual behaviour. This is particularly true in biological control studies, where the predator population needs to be

able to affect the prey population at a crucial date (Altieri and Nicholls, 2004; Tenhumberg and Poehling, 1995). Considering individual movements in a spatially explicit landscape appears then as an adequate approach to test various management scenarios and their consequences on ecosystem services.

Individual based models allow to take into account both spatialization and individual behavior. Several models representing agricultural landscapes with spatial and temporal variations already exist (Gaucherel et al., 2006; Parker et al., 2003). These models take into account crop rotations but crop phenology is a missing factor although it is essential to consider when regarding ecosystem services as pest control (crops are often sensitive to pest presence at particular development stages) or pollination (by definition linked to flowering stages of crops).

In this paper, we present a landscape model capable of:

- Reproducing a real landscape based on GIS data in order to be a generic tool grasped by a large public while permitting testing realistic landscape management scenarios on specific areas
- Being the support of agent-based models in order to study population dynamics
- Taking into account both crop rotations and crop phenology for considering the ecosystem services of pest biological control

Present version of the model did not integrate population dynamics.

## **2 METHODS**

### **2.1 Choice of the agricultural landscape**

In order to calibrate and test our model, we considered a landscape from the south west of France (43°16'22" N, 0°51'7" E) included in the Long Term Ecological Research site "Vallées et Coteaux de Gascogne" with GIS, agronomic and insect population data bases. In this area, data (number of individuals throughout the year) is available for cereal aphids and hoverflies, which are the biological models under study. The area is dominated by mixed crop-livestock farming systems. These agricultural landscapes tend to mix successions through years of pastures for mowing and livestock grazing and several cash crops on a same field. The specific order of cover succession on fields is what we call "crop rotation".

### **2.2 Links between our model and population dynamics**

As stated previously, the aim of this model is to serve as a virtual landscape linked to population dynamics. In our case, we intend to link the agricultural landscape with cereal aphids and hoverflies. Cereal aphids are pests with a life cycle closely linked to crop phenology (in our case cereals, sorghum and corn). Hoverflies are natural enemies of aphids and provide an ecosystemic service by predated aphid pest. Previous works (Arrignon et al., 2007) have shown the importance of forest edges on hoverfly population dynamics. Better understanding how crop phenology and landscape elements can both influence population dynamics could give us clues on how to increase this ecosystemic service by favouring predator-prey interactions.

Our model is built in a multi-agent platform (detailed below) and has the advantage to let the user implement population dynamics through an agent simulation. Currently, aphids and hoverflies have not been implemented yet in the model. Several agent based models already exist for these species and could be implemented in our platform (Arrignon et al., 2007; Parry et al., 2006). Linking agent simulation with our landscape dynamic can help to address many ecological questions on interactions between landscapes and population dynamics. Level of pest biological control will be evaluated by the pest population abundances at particular crop phenological stages and compared to agronomic thresholds.

### **2.3 The GAMA platform**

We implemented our model in an already existing platform called GAMA (Grignard et al., 2013) for two main reasons. Firstly, GAMA allows to easily handle GIS data through intuitive functions. One of the principal outcomes of this model is to be able to directly test the effects of spatial modifications on the landscape and this is allowed easily through the GAMA interface. It is also possible to export results as ArcGIS shape-files. Secondly, our model is intended to be linked to population dynamics and to test their interactions with spatial elements. GAMA allows to handle the aggregation of individuals into a super-agent (an agent with a higher abstraction level) which can interact with other agents (of super-agents) of the model. This is needed when working on insect populations due to the high population sizes (Parry and Evans, 2008). In addition, GAMA allows modellers to describe aggregated agents with formalisms dedicated to dynamic systems.



## 2.4 The agricultural landscape model

One of the important aims of our model is to be able to generate agricultural landscapes of any types. For this reason, our model is built in a way that allows the user to describe the specificities of the agricultural landscape he chose. For each step described, the input data can be modified to fit different agricultural landscapes.

The agricultural landscape is thus automatically updated according to crop rotations and crop phenology through time. We describe here the different processes involved in our model and how the user can integrate his data in the simulation.

### 2.4.1 Spatial and temporal scales

Spatial and temporal scales can easily be defined in our model. This choice is related to the ecological question behind the use of the model. In our case, we chose a 2 km by 2 km landscape and a time step of two hours. We chose this time step because aphid populations can migrate during this time period, but the model allows the user to choose any time step with the only rule that it must be a divider of 24. The aim of our model is to study insect population dynamics and these scales fit these kinds of simulations (Arrignon et al., 2007; Parry et al., 2006). The simulation starts at the 258<sup>th</sup> day of the year (which corresponds to the 15<sup>th</sup> of September) in relation with main crop sowing.

### 2.4.2 Integration of GIS Data

Spatial data is needed to initialize our agricultural landscape. We digitized all the spatial components of the landscape and assigned a cover information for each of them (Figure 1). Fields were characterized by the main crop grown on each of them between 2011 and 2012. The level of detail required in the characterization of each spatial element depends directly on the needs of the user, but it is essential to obtain a fully digitized landscape. Table 1 shows the different spatial entities taken into account in our example.










### 2.4.3 Crop rotations

Crop rotations may be implemented through different methods (Schönhart et al., 2011; Sorel et al., 2010). We do not include follow-up crops in our first version of crop rotations model to test a simple one. Nevertheless, they could be easily implemented too. We defined 9 typical crop rotations with an agronomist (Table 2). Each rotation is represented by a code and defined by its total duration and the annual succession of covers.








If complete data on the rotations of each field is available (i.e. which rotation is assigned and in what year of the rotation is the field currently in), the model can directly take them into account from the shapefile when creating the simulated landscape.

Table 1: The spatial entities digitized in our model represented by their code and their color in our virtual representation. (a) Agricultural fields and (b) fixed elements structuring the landscape.

(a)

CODE	NAME	COLOR
Cer	Cereals	
Cor	Corn	
Leg	Legume	
Rap	Rapeseed	
Sor	Sorghum	
Sun	Sunflower	
Tem	Temporary pasture	
Fal	Fallow	
Oth	Other crop	

(b)

CODE	NAME	COLOR
For	Forest	
SEd	South edge	
NEd	North edge	
Bui	Building/Road	
Wat	Water	
Per	Permanent pasture	
Hed	Hedge	



In many cases, this type of information is not available. The model is then able to assign rotations itself. This method relies on the hypothesis that none of the rotations is favored over another one. In order to assign a rotation to each field, the model calculates the probabilities of attribution of each rotation depending on the current cover of the field defined in the previous step. We use the Least Common Multiple of the duration of all rotations to obtain a table where each rotation is repeated a whole number of times and with this same total duration (for more details on how rotations are assigned, see Appendix A). The probability of attribution of each rotation for a particular cover (Table 3) is then calculated using the following formula (1):

$$P_x = \frac{N_x}{N_{tot}} \quad (1)$$

Table 2: List of the selected rotations represented by a code and defined by their duration and the succession of covers.

CODE	DURATION	CULT1	CULT2	CULT3	CULT4	CULT5	CULT6	CULT7	CULT8
CerTem7	7 years	Cer	Cer	Tem	Tem	Tem	Tem	Tem	
CeTeCo4	4 years	Cer	Cer	Tem	Cor				
CerRap3	3 years	Cer	Cer	Rap					
CeSoRa4	4 years	Cer	Cer	Sor	Rap				
CerSun3	3 years	Cer	Cer	Sun					
CeTeSu4	4 years	Cer	Tem	Cer	Sun				
CerLeg8	8 years	Cer	Cer	Cer	Leg	Leg	Leg	Leg	Leg
CerLeg6	6 years	Cer	Cer	Leg	Leg	Leg	Leg		
Cor1	1 year	Cor							

Cer: cereals; Cor: corn; Leg: Legume; Rap: rapeseed; Sor: sorghum; Tem: temporary pasture.

Where  $P_x$  is the attribution probability of rotation  $x$  for a particular cover,  $N_x$  the number of times the cover appears in rotation  $x$  on the total duration and  $N_{tot}$  the number of times the cover appears in all rotation on the total duration. The model then assigns a rotation to each field according to the cover and the attribution probabilities. Once a year, the cover of the year for each field will be assigned according to the rotation applied to this particular field.

Table 3: Matrix of the attribution probabilities of each rotation depending on the initial cover

Rotation \ Culture	Cer	Cor	Leg	Rap	Sor	Sun	Tem
CerTem7	7%						58%
CeTeCo4	13%	20%					21%
CerRap3	17%			57%			
CeSoRa4	13%			43%	100%		
CerSun3	17%					57%	
CeTeSu4	13%					43%	21%
CerLeg8	11%		48%				
CerLeg6	9%		52%				
Cor1		80%					

Cer: cereals; Cor: corn; Leg: Legume; Rap: rapeseed; Sor: sorghum; Tem: temporary pasture.

#### 2.4.4 Crop phenology

As stated before, crop phenology is an important factor when modeling population dynamics of animals that have their life cycle directly linked to crop availability. In our example, we focus on aphid populations

associated to cereals, sorghum and corn. Crop phenology is updated at a daily time step. To determine when the crop becomes available, the user needs to input a date on which farmers can start sowing the crop and the number of degree-days needed for this crop to become available (phenological state) for the studied population and harvested (Table 4). From this date, each field that will grow the crop on this year is assigned a delay value from 1 to 15 days. This delay covers the constraints the farmer can face determining the date he will actually be able to sow his field (machine availability, personal schedule...). Once the delay value reached, the model checks if it is a rainy day. If so, the sowing is delayed to the next day and so on until the weather conditions allow sowing. Once the field is sowed, the model calculates the number of degree-days cumulated each day. Once the value needed for the crop to become available is reached, the model updates the cover of the field. The same method is used for harvesting. Once the crop is harvested, the crop to be grown for the following year is automatically updated according to the assigned rotation of the field. Crops that are not of interest for aphid populations are based on a date to date method for sowing and harvesting.

Table 4: Date on which the sowing of the crop starts and number of degree-days needed for it to become available

Crop	Date on which the sowing starts	Degree-days needed to become available for aphids	Degree-days needed to be harvested
Cereals	November 1 <sup>st</sup>	150	1600
Corn	April 1 <sup>st</sup>	80	1800
Sorghum	April 1 <sup>st</sup>	80	1800

#### 2.4.5 Climatic parameters

Weather conditions are used for biological purposes. Temperature and wind conditions are automatically updated at each time step according to data collected from a weather station in our landscape. It is possible to easily add this type of data in the form of csv tables.

### 3 RESULTS AND DISCUSSION

Figure 1 shows the landscape representation provided by the model beside a satellite image of the real landscape. . We are currently gathering data on the distribution of crop covers in the LTER landscape each year in order to compare and validate our simulated landscape with the real one.



Figure 1: Satellite image (2010) and simulated landscape (based on the 2012 land-cover) (see Table 1 for color codes). The simulated landscape is 2km x 2km. The satellite image is an IGN orthophotograph (BDortho®) with a spatial resolution of 0.5m.

The most relevant result is the spatial structure of our landscape over the course of the year. Figure 2 shows how the crop covers evolve, illustrating heterogeneity of agricultural landscapes in terms of crop availability. Insect populations that rely on specific crops to fulfill their life cycle can face each year a totally different scenario in terms of location, date of availability and amount of resources in the landscape

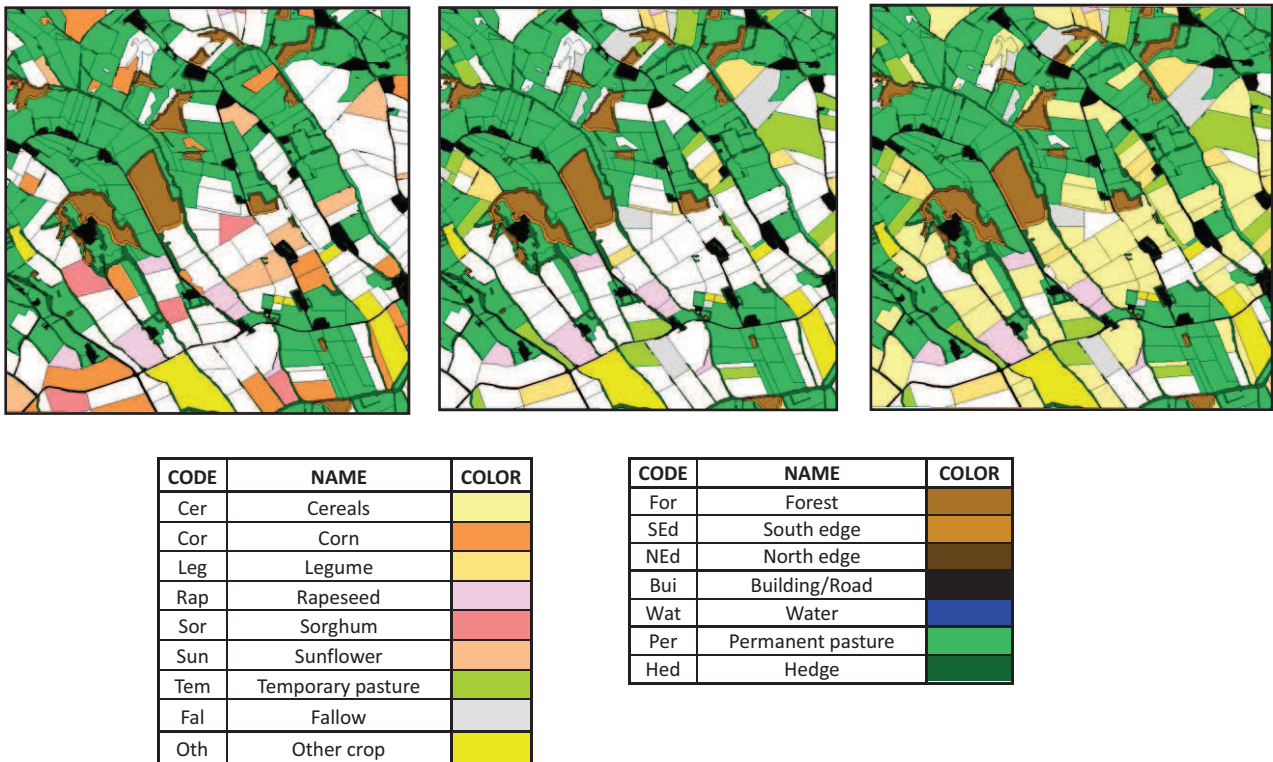


Figure 2: Evolution over time of a part of the virtual landscape (from left to right: 1<sup>st</sup> day, 100<sup>th</sup> day and 150<sup>th</sup> day of simulation).

Another interest of using the GAMA platform is the possibility to have a 3D visualization of the landscape. Although we do not currently use these outputs for simulation, it can play an important role both to analyze movement of individuals or populations in space and to help understanding of the model and communication with users. In fact, it allows actors to easily picture the different spatial components of the landscape. It also can be an important support when combining population dynamics with wind-induced movements for example. Spatial elements such as hedges or woods can create wind breaking effects and influence wind conditions in the landscape (Bowden and Dean, 1977; Epila, 1988; Lewis, 1969). Crop heights can also be specified according to their growth since it can also have an impact on insect populations. For example, different species of bees tend to forage on different heights of crops (Hoehn et al., 2008; Sjödin et al., 2008).

The validation of the model shall include the comparison between the evolution of crop covers (total area of each crop) throughout the years with data collected on the field.

As this model is intended to be linked to population dynamics, the studied species will evolve directly on the virtual landscape, being influenced by the patches and their covers. The landscape generated illustrates the heterogeneity of agricultural landscapes. The period during which this crop is available depends highly on human factors (simulated through the factors that can influence the date of sowing) and weather conditions (rain, temperature). Thus, changes in the periods of availability of crops as well as crop mosaic throughout the landscape can highly impact population dynamics through facilitation or limitation of dispersal and colonization processes. Studying these changes with our model could lead to a better understanding of how both elements interact. Of course, crops are not the only element that can influence population dynamics. Hedges and forests can influence hoverfly populations too. We are therefore currently developing our model in order to be able to modify the quantity and location of these structural elements in the landscape to test their influence on hoverfly populations and thus on predator-prey interactions.

Taking account these elements together could lead to better understanding how agricultural landscapes influence population dynamics and give us hints on how to improve related ecosystemic services by favoring particular populations through landscape managing.

## 4 CONCLUSION

With our model we manage to simulate a virtual agricultural landscape with crop rotation and crop phenology dynamics. It is applicable to any agricultural landscape by simply changing the input data. The time step, weather conditions, rotations and covers are defined by the user according to his needs. Adding population dynamics requires knowledge of the multi-agent platform and of agent-based modeling.

The ecological model based on aphid and hoverfly populations will be used as a applied example on how population dynamics can be implemented.

Spatial and temporal scales have to be chosen according to the ecological question behind the use of the model. One of the main interests of the model is to take into account crop phenology which plays an important role when linking landscape effects to population dynamics that directly depend on crops as food or shelter. Developing our model directly in an IBM platform allows to easily connect to individual based simulations with the generated landscape.

The model is reliable but can still be highly improved in terms of integration of agricultural practices. Even if typical crop rotations can be identified, farmers and advisers often face many factors that induce a lot of variability in their choices. Modelling the effects of weather, soil or economic conditions could highly upgrade the realism of our agricultural landscape by improving crop choices through time. Data on the farming practices (pesticides, ploughing...) could also be added for each field. Further research will be dedicated to testing the interactions between our virtually generated landscapes and insect population dynamics.

## REFERENCES

- Altieri, M., Nicholls, C., 2004. Biodiversity and pest management in agroecosystems. CRC Press.
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.-P., Balent, G., Monteil, C., 2007. Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecol. Model.* 205, 423–436.
- Aubertot, J., Barbier, J., Carpentier, A., Gril, J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I., Voltz, M., 2005. Pesticides, agriculture et environnement : Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. Synthèse de rapport d'expertise.
- Bowden, J., Dean, G.J.W., 1977. The distribution of flying insects in and near a tall hedgerow. *J. Appl. Ecol.* 343–354.
- Epila, J.S.O., 1988. Wind, crop pests and agroforest design. *Agric. Syst.* 26, 99–110.
- Gaucherel, C., Giboire, N., Viaud, V., Houet, T., Baudry, J., Burel, F., 2006. A domain-specific language for patchy landscape modelling: The Brittany agricultural mosaic as a case study. *Ecol. Model.* 194, 233–243.
- Grignard, A., Taillandier, P., Gaudou, B., Vo, D.A., Huynh, N.Q., Drogoul, A., 2013. GAMA 1.6: Advancing the art of complex agent-based modeling and simulation, in: *PRIMA 2013: Principles and Practice of Multi-Agent Systems*. Springer, pp. 117–131.
- Hoehn, P., Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I., 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 2283–2291.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Lewis, T., 1969. The distribution of flying insects near a low hedgerow. *J. Appl. Ecol.* 443–452.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., de Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 491–514.
- Parker, D.C., Manson, S.M., Janssen, M.A., Hoffmann, M.J., Deadman, P., 2003. Multi-Agent Systems for the Simulation of Land-Use and Land-Cover Change: A Review. *Ann. Assoc. Am. Geogr.* 93, 314–337. doi:10.1111/1467-8306.9302004



- Parry, H.R., Evans, A.J., 2008. A comparative analysis of parallel processing and super-individual methods for improving the computational performance of a large individual-based model. *Ecol. Model.* 214, 141–152. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.02.002
- Parry, H.R., Evans, A.J., Morgan, D., 2006. Aphid population response to agricultural landscape change: A spatially explicit, individual-based model. *Ecol. Model.* 199, 451–463. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.01.006
- Schönhart, M., Schmid, E., Schneider, U.A., 2011. CropRota–A crop rotation model to support integrated land use assessments. *Eur. J. Agron.* 34, 263–277.
- Sjödín, N.E., Bengtsson, J., Ekbom, B., 2008. The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. *J. Appl. Ecol.* 45, 763–772.
- Sorel, L., Viaud, V., Durand, P., Walter, C., 2010. Modeling spatio-temporal crop allocation patterns by a stochastic decision tree method, considering agronomic driving factors. *Agric. Syst.* 103, 647–655.
- Tenhumberg, B., Poehling, H.-M., 1995. Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 52, 39–43.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87, 661–685.

Appendix A. Details on how rotations are assigned to the patches.

First the model is based on a table summarizing the different rotations.

CODE	DURATION	CULT1	CULT2	CULT3	CULT4	CULT5	CULT6	CULT7	CULT8
CerTem7	7 years	Cer	Cer	Tem	Tem	Tem	Tem	Tem	
CeTeCo4	4 years	Cer	Cer	Tem	Cor				
CerRap3	3 years	Cer	Cer	Rap					
CeSoRa4	4 years	Cer	Cer	Sor	Rap				
CerSun3	3 years	Cer	Cer	Sun					
CeTeSu4	4 years	Cer	Tem	Cer	Sun				
CerLeg8	8 years	Cer	Cer	Cer	Leg	Leg	Leg	Leg	Leg
CerLeg6	6 years	Cer	Cer	Leg	Leg	Leg	Leg		
Cor1	1 year	Cor							

We then calculate the number of times each cover appears for every rotation.

Cer	Cor	Leg	Rap	Sor	Sun	Tem	TOTAL
2						5	7
2	1					1	4
2			1				3
2			1	1			4
2					1		3
2					1	1	4
3		5					8
2		4					6
	1						1

The least common multiple of the rotation durations is then calculated. In our case it is 168. This means we need to repeat each rotation during 168 years to obtain a table where each of them is repeated an entire number of times. With this number, we calculate how many times each cover appears during these 168 years for each rotation.

Cer	Cor	Leg	Rap	Sor	Sun	Tem	TOTAL
48						120	168
84	42					42	168
112			56				168
84			42	42			168
112					56		168
84					42	42	168
63		105					168
56		112					168
	168						168

Finally, we calculate the probability of attribution of a rotation for each cover by simply dividing the number of times the cover appears in the specific rotation by the number of times it appears in all rotations combined.


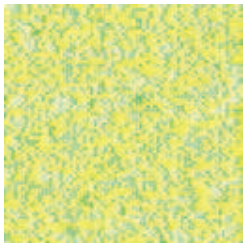
<b>Rotation \ Cover</b>	<b>Cer</b>	<b>Cor</b>	<b>Leg</b>	<b>Rap</b>	<b>Sor</b>	<b>Sun</b>	<b>Tem</b>
CerTem7	7%						59%
CeTeCo4	12%	17%					21%
CerRap3	16%			57%			
CeSoRa4	12%			43%	100%		
CerSun3	16%					57%	
CeTeSu4	12%					43%	21%
CerLeg8	9%		48%				
CerLeg6	8%		52%				
Cor1		67%					



## 2. Article 5 :

Suite à l'école thématique MAPS 5 (Modélisation appliquée aux phénomènes spatialisés), j'ai pu, au travers un travail collectif, contribuer à la publication d'un recueil de fiches pédagogiques nommé « Modélisation multi-Agents appliquée aux Phénomènes Spatialisés ». Dans cet article nous présentons un modèle spatialisant la compétition en agriculture organique et biologique, en fonction de critères de satisfactions, économiques et de voisinage à l'échelle de la France.

Abrami, G., Amalric, M., Amblard, F., Anselme, B., Banos, A., Beck, E., ... & Vannier, C. (2014). **Modélisation multi-Agents appliquée aux Phénomènes Spatialisés.**

<b>Fiche pédagogique</b>  <b>Collectif MAPS</b>  	<b>Modèle Sisbio</b>  	Mai 2014
		MAPS 5
		<a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>

**Domaine d'application :** Géographie, écologie

**Spécificité pédagogique :** Les apports d'un automate cellulaire au territoire

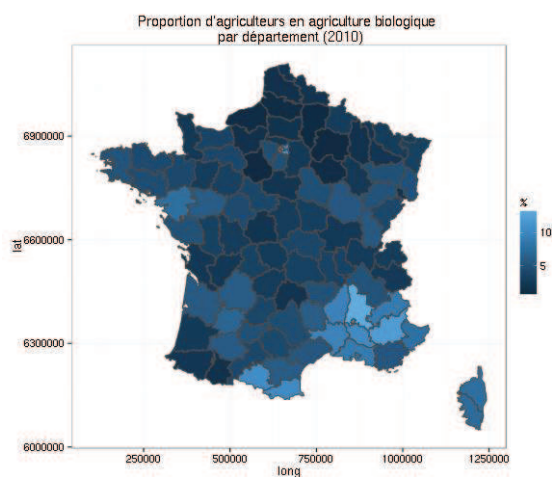
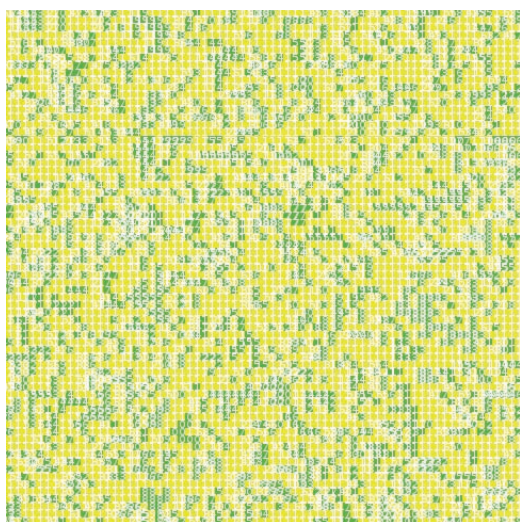
**Niveau du public visé :** Débutant


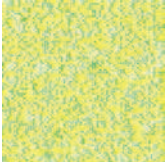
**Nom du modèle correspondant :** m6BS-GV-cali

**.Version NetLogo nécessaire :** 5.0.5

**Auteurs :** Etienne Delay (GEOLAB, Limoges), Romain Reulier (LETG, Caen), Aurélie Gaudieux, Hugo Thierry (UMR DYNAFOR, Toulouse), Marion Amalric (UMR Citeres, Tours), Marta Debolini, Arnaud Banos (Géographie-Citées, Paris)


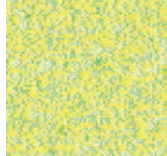
## Modèle Sisbio



<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

## TABLE DES MATIERES

<b>A. DEFINITION DU MODELE.....</b>	<b>3</b>
<b>B. CONTEXTUALISATION DU MODELE .....</b>	<b>3</b>
<b>C. FONCTIONNEMENT DU MODELE.....</b>	<b>6</b>
Vue d'ensemble.....	6
Processus et ordonnancement .....	8
Détails .....	10
<b>D. EXPLORATION DU MODELE.....</b>	<b>11</b>
Manipulation du modèle.....	11
Exploration de l'espace des paramètres .....	16
<b>E. CONCLUSION.....</b>	<b>20</b>
<b>F. BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>20</b>

<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 <hr/> MAPS 5 <hr/> <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

Dans cette fiche, nous proposons d'utiliser un automate cellulaire pour appréhender les logiques d'évolutions spatiales de structures agricoles antagonistes : agriculture conventionnelle et agriculture biologique. À partir d'une conceptualisation élémentaire de l'espace (une cellule représentant une parcelle agricole), le modèle permet de simuler le comportement d'agents (les agriculteurs qui possèdent les parcelles) en fonction de règles de voisinage très simples : l'agriculture biologique tend à augmenter le « capital sympathie » des agents mais offre une rentabilité faible, et inversement.


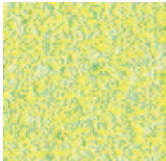
## A. Définition du modèle

Le modèle SISBIO s'inspire des premiers automates cellulaires (le jeu de la vie de J.H. Conway) et plus récemment des travaux de S. Wolfram (2002). Il s'agit de modéliser le comportement d'agents (agriculteurs) aux pratiques agricoles opposées (conventionnelles et biologiques). Une fonction d'utilité régit le comportement des agents. Cette fonction d'utilité, inspirée de celle développée par Cobb-Douglas (1928), s'appuie sur deux variables dites « sociale » et « économique ». La variable sociale correspond à un « capital sympathie » que renvoie l'agriculture biologique. Respectueux des hommes et de l'environnement, les agriculteurs biologiques possèdent donc une forte valeur de sociabilité. La variable économique correspond à un critère financier qui avantage les agriculteurs conventionnels. En effet, à grands renforts d'intrants, cette agriculture permet de maintenir de très hauts niveaux de productivité et donc de rentabilité.

En fonction de l'évolution de cette fonction d'utilité, certains agriculteurs changent de systèmes agricoles (passage du bio vers le conventionnel, notamment), et l'environnement de simulation se transforme. Ces changements impulsent des dynamiques spatiales qu'il est ensuite possible d'analyser.

## B. Contextualisation du modèle

L'histoire contemporaine des évolutions agricoles s'est traduite principalement par un processus de moto-mécanisation (Kahn, 2012) qui a conduit à un exode rural important et l'emploi accru de produits de synthèse dans les itinéraires de culture. Aujourd'hui, selon l'INSEE, le monde rural représente 70% de la superficie de la France. Leurs paysages sont largement tributaires des activités agricoles qui y sont menées, et sont une composante forte de

<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

l'attractivité de ces territoires, mais également la source de nouveaux conflits. Le monde agricole doit faire face à une attitude ambivalente des différentes instances de gestionnaire du territoire, avec « d'un côté la volonté de maintenir une agriculture exportatrice en grande culture à des prix de plus en plus bas [...], et la volonté de définir un développement intégré basé sur la multifonctionnalité de l'agriculture et la mise en place de stratégies de développement "horizontale", territorialisées ("développement rural, second pilier de la PAC") » (Pierre; 2007).

Dans ce contexte, la simulation multi-agents spatialisée est une voie intéressante pour analyser l'impact des évolutions agricoles actuelles sur les paysages agricoles (Herzfeld et Jongeneel, 2012 ; Valbuena et al., 2010). Cette approche a connu un fort développement à partir des années 1990, et beaucoup d'applications ont été réalisées dans les domaines agronomiques et environnementalistes à la frontière entre la géographie, les sciences sociales et l'informatique. Cela a conduit, par exemple, à explorer les effets des politiques agricoles sur la structure du paysage (Brady et al., 2012 ; Nainggolan et al., 2012), à comprendre comment l'expansion urbaine peut affecter les environnements naturels et agricoles (Guzy et al., 2008) ou encore à prendre en compte les relations sociales entre les acteurs qui agissent dans le même territoire (Poix et Michelin, 2000).

Le développement de ces méthodes dans les sciences agronomiques vient en parallèle avec la prise de conscience que l'agriculteur, par ses décisions individuelles de gestion, agit plus ou moins directement sur les territoires qu'il occupe. En agissant au niveau de sa structure agricole, il contribue à définir l'ensemble du territoire dans lequel il s'inscrit, sur la base de ce qui a été définie comme « agronomie du territoire » (Benoit et al., 2013).

Dans le cadre de la dernière édition de l'école thématique du réseau pluridisciplinaire MAPS – Modélisation Multi-Agents appliqués aux Phénomènes Spatialisés (MAPS5), nous nous sommes intéressés aux questions opposant l'agriculture conventionnelle à l'agriculture biologique et plus particulièrement aux interactions entre ces deux types de gestion agricole dans un environnement commun. Plusieurs cas d'études récents ont montré que la présence contemporaine entre ces deux types peut montrer des cas de compétition ou d'influence mutuelle. De Wit et Verhoog (2007) parlent de « *conventionalization of organic agriculture* » afin de décrire le phénomène d'intensification de l'agriculture biologique pour répondre à la concurrence d'une agriculture conventionnelle de plus en plus forte sur le marché dans la production de produits agroalimentaires de qualité.


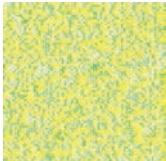
<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

En s'appuyant sur la modélisation par automate cellulaire, nous souhaitons appréhender l'évolution spatiale d'un territoire agricole sur lequel cohabitent ces deux types de gestion.

Nous avons basé notre exploration sur un modèle informatique distribué de type automate cellulaire (Neumann et Burks, 1966). L'intérêt des automates cellulaires est qu'il n'y a pas de contrôle au niveau *macro*. Dans cette approche, les comportements sont implémentés au niveau cellulaire pour produire des formes au niveau *macro* (Epstein et Axtell, 1996). L'approche utilisée prend en compte l'individualisme des agents et l'influence de leur voisinage, tout en gardant une grande simplicité et en restant basée sur des règles de transitions d'état. Le modèle présenté est largement inspiré du modèle de ségrégation proposé par Schelling en 1971.

Nous positionnons notre modélisation sur un territoire virtuel (le *compu Terrarium* de J.-M. Epstein et R. Axtell (Epstein, 1996)), afin d'explorer théoriquement les configurations sociales et leurs retombées spatiales. Le formalisme que nous avons utilisé au niveau cellulaire ne cherche pas à reproduire la réalité : nous ne cherchons pas à démontrer des hypothèses mécanistes, mais plutôt la « plausibilité de principe » (Varenne, 2011) de telles configurations, et les possibilités qu'elles offrent dans une démarche prospective, visant à identifier et explorer les devenirs possibles de cette réalité.



<b>Collectif MAPS</b>  	<b>Modèle Sisbio</b>  	Mars 2014  MAPS 5  <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

## C. Fonctionnement du modèle

Le modèle SISBIO a été développé sous la plateforme de programmation Netlogo (Wilensky 1999). Les analyses de sensibilité ont, quant à elles, été effectuées à l'aide du logiciel R (<http://www.R-project.org>). Le modèle est décrit dans les sections suivantes selon le protocole Overview Design concept and Details (ODD) (Grimm et al., 2006).

### Vue d'ensemble

#### Entités et variables d'états


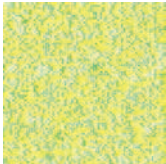
Deux types d'entités composent le modèle : l'agriculteur et la parcelle agricole.

L'agriculteur est un agent (appelé tortue dans Netlogo). Chaque agent possède une parcelle qui représente son exploitation et avec laquelle il est en interaction.

La parcelle agricole est l'entité spatiale à laquelle sont affectées plusieurs variables (cf Tableau).

Variable	Description	Paramètre dans SISBIO
<b>Type d'agriculture</b>	Pratique agricole actuellement en place, Jaune = Type conventionnel Vert = Type biologique	Type-agriculture = « BIO » ou « Conventionnel »
<b>Taux de voisins différents</b>	Taux de voisins ayant un type d'agriculture différent (qui peut affecter le rendement et la pression sociale). Se fait dans un voisinage de Conway.	Diffpropvoisin Allant de 0 – 1
<b>Rendement</b>	Représente le bénéfice financier de l'exploitation. Le rendement dépend de la pratique agricole. Le rendement des parcelles bio est affecté par les voisins conventionnels (contaminations). Dans cette première version, un rendement maximal (soit 1) est affecté aux exploitations conventionnelles. Pour les exploitations biologiques, est retranchée à	Rendement (0 – 1) Rendement-Conventionnel = 1 Rendement-bio = 1 - Diffpropvoisin



<b>Collectif MAPS</b>  	<b>Modèle Sisbio</b>  	Mars 2014
		MAPS 5
		<a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>


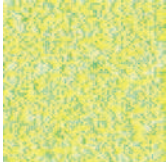
	1 une valeur correspondant au pourcentage de voisins pratiquant une agriculture conventionnelle (le rendement étant affecté par la présence des polluants utilisés chez les voisins conventionnels).	
<b>Pression sociale</b>	Représente la pression sociale engendrée par les voisins ayant une pratique agricole différente (est égale à 1 si tous les voisins ont le même type d'agriculture, et égale à 0 si aucun n'a la même agriculture).	Social (0 – 1) Social = 1 - Diffpropvoisin
<b>Politiques Publiques</b>	Il est possible d'ajouter l'intervention des politiques publiques qui vont injecter de l'argent pour chaque exploitation bio en prélevant une taxe à l'ensemble des agriculteurs conventionnels. Influence le calcul final du rendement.	Politiquespubliques-value singletaxes

### Échelles spatiales et temporelles

Dans cette première version de SISBIO, une itération correspond à une année. L'environnement de simulation est composé d'un ensemble de parcelles, chaque patch correspond à une parcelle gérée par un agriculteur. Dans l'exemple utilisé au cours de cette présentation, l'environnement de simulation comprend 68 x 68 patchs soit 4 624 parcelles et autant d'agriculteurs.

### Organisation du modèle

La règle principale qui régit le modèle est que chaque cellule peut passer d'une pratique agricole à une autre si le niveau de satisfaction de l'agriculteur passe en dessous d'un seuil défini. Ce niveau de satisfaction repose sur une fonction d'utilité, ou de satisfaction mêlant rendement (calibré sur des données réelles) et pression du voisinage. Dans SISBIO, la fonction d'utilité est dérivée de la fonction de Cobb-Douglas<sup>3</sup> (1928).

<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 <hr/> MAPS 5 <hr/> <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

## Processus et ordonnancement

### Concept d'élaboration

La dynamique globale du modèle est présentée dans le diagramme d'activité (cf. Figure 1).

Au cours d'une itération, chaque agriculteur réalise trois calculs aboutissant à la valeur d'utilité ( $U$ ), celle-ci est comparée à la valeur du seuil. Si  $U$  est inférieure à la valeur du seuil alors l'agriculteur change de pratique agricole. Chacun de ces calculs, appliqués dans le voisinage immédiat de l'agent d'après un voisinage de Moore (c'est-à-dire qu'il prend en compte le voisinage des 8 cellules adjacentes), est détaillé ci-dessous.

1. Calcul de  $Vn$  : rapport du nombre de patches différents ( $Vd$ ) sur 8 ( $V$ ).  
 $Vn$  : taux de voisins différents, valeur comprise entre 0 et 1 ;  
 $Vd$  : patches dont le système agricole en place est différent du patch appelant ;  
 $V$  : nombre total de voisins.
2. Calcul de  $S$  : soustraction de  $Vn$  à  $I(So)$  afin d'obtenir la valeur de sociabilité ( $S$ ).  
 $S$  : pression sociale engendrée par les patches voisins ayant une pratique agricole différente, valeur comprise entre 0 et 1,  
 $So$  : 1 par défaut, soit la valeur de satisfaction maximale.
3. En fonction du type d'agriculture du patch appelant, le dernier calcul diffère :
  - a. Si agriculture conventionnelle :

Par défaut, la valeur de  $R = Rd = 1$ , soit la valeur de rendement maximal. Calcul de  $Uconv$  :


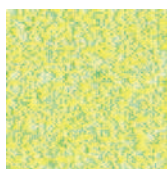
$$(\alpha * R) + (\beta * S)$$

- b. Si agriculture biologique :

Calcul de  $R$  : soustraction de  $Vn$  à  $Rd$ .  $R$  = bénéfice financier de l'agriculteur ;  $Rd = 1$  soit la valeur par défaut. Calcul de  $Ubio$  :

$$(\beta * R) + (\alpha * S)$$

$$\text{Avec } 0 < \alpha < 1; 0 < \beta < 1; \alpha + \beta = 1$$

<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 MAPS 5 <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

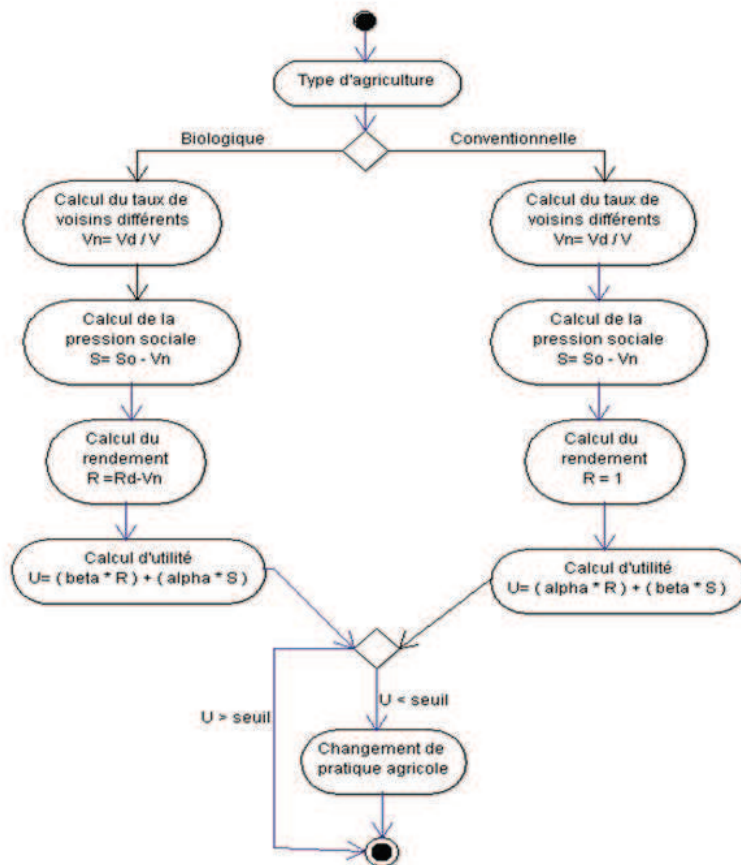



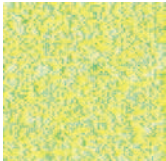
Figure 1. Diagramme d'activité du processus de choix d'une agriculture

## Émergence

Une structuration spatiale de l'espace émerge dans certaines conditions entraînant de la ségrégation entre les deux pratiques. Suivant les scénarios, on peut retrouver des équilibres stables ou dynamiques, ou alors une disparition totale d'une des deux pratiques.

## Adaptation

L'objectif des agriculteurs est de pouvoir répondre à un critère de satisfaction qui dépend du rendement et de la pression sociale. Pour cela, ils adoptent la pratique qui leur permet d'avoir la meilleure satisfaction en fonction de leur voisinage.

<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 <hr/> MAPS 5 <hr/> <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

## Perception et Interaction

Les agriculteurs ont connaissance des pratiques agricoles dans un voisinage de Moore.

## Observation

Il est possible de visualiser la répartition des différentes pratiques agricoles dans l'espace, l'indice de fragmentation du paysage et l'évolution de la satisfaction des agriculteurs.

## Détails

### Initialisation

À l'initialisation du modèle, il est possible de définir :

- la proportion d'exploitations conventionnelles au sein du paysage (0 – 100%)
- le seuil de satisfaction en dessous duquel les agriculteurs changeront de pratique sur leur exploitation (0 – 1)
- les coefficients alpha et bêta de la fonction d'utilité (décrite dans les sous-modèles, 0 – 1)
- l'aide des politiques publiques ajoutée au rendement de chaque exploitation bio (0 – 0.2)

### Variables de forçage

Le rendement des exploitations a été calibré sur des données réelles (issues de documents de la chambre d'agriculture de Franche-Comté pour l'aide à la reconversion en agriculture biologique), ramenées en pourcentages. Une exploitation bio aura en moyenne un rendement 20% inférieur à celui d'une exploitation conventionnelle. Un rendement de départ de 1 est affecté aux exploitations conventionnelles et de 0.8 aux exploitations bio (ces valeurs pouvant ensuite être modifiées sous l'effet des contaminations possibles par le voisinage ni des politiques publiques).

### Sous-modèles

Le modèle d'automate cellulaire repose sur une fonction d'utilité pondérée entre 0 et 1 combinant à la fois un aspect financier (le rendement) et un aspect social (la pression

<b>Collectif MAPS</b>  	<b>Modèle Sisbio</b>  	Mars 2014
		MAPS 5
		<a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>

engendrée par les voisins pratiquant une agriculture différente). Cette fonction permet de calculer un indice de satisfaction qui déterminera si l'agriculteur décide ou non de changer de pratique sur son exploitation. La fonction d'utilité est légèrement différente pour une exploitation bio ou une exploitation conventionnelle (cf. processus et ordonnancement).

## D. Exploration du modèle

### Manipulation du modèle

Dans un premier temps, le modélisateur choisit les conditions initiales de la simulation, ce qui revient à choisir (cf. Figure 2) :

- La proportion d'exploitations conventionnelles (1)
- Les coefficients alpha et bêta (2)
- Le seuil de satisfaction des agriculteurs (3)
- Le niveau des aides publiques (4)

Les noms des variables sont précédés d'un *i*. Cela afin d'identifier les variables de l'interface (avec le *i*) des variables dans le code, qui portent le même nom, le *i* en moins.

Dans cette partie, nous explorons les effets des différents paramètres initiaux.

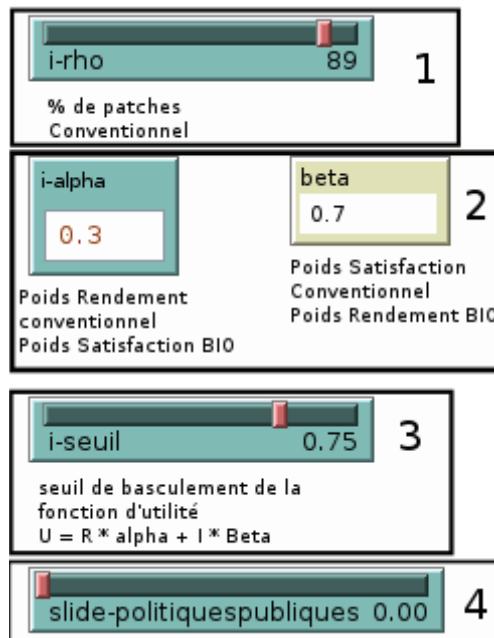
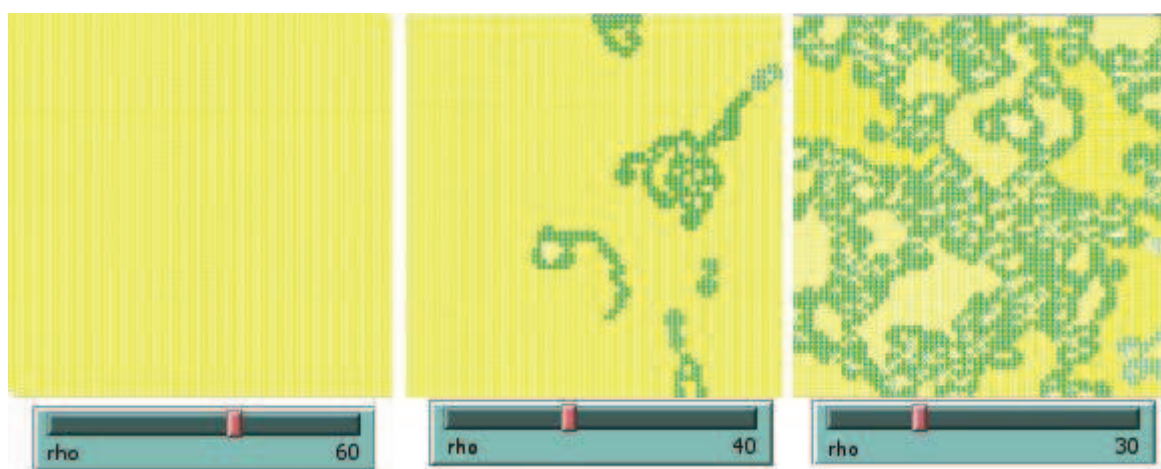


Figure 2. Espace de paramétrage Netlogo

Il est tout d'abord possible de jouer sur la proportion au sein du paysage des deux types d'exploitations (bio et conventionnelle). Le slider *rho* a le rôle de spécifier le pourcentage d'agriculteurs en agriculture conventionnelle à l'initialisation. L'état initial en termes de

<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014
		MAPS 5
		<a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>

proportions peut avoir un impact sur la dynamique de coexistence du modèle. Le conventionnel (avec le paramétrage initial) tend à exclure les exploitations biologiques. Avec une proportion initiale de plus de 60% d'exploitations conventionnelles, les exploitations biologiques tendent à disparaître (Figure 3). Plus cette proportion initiale diminue, plus les exploitations biologiques se maintiennent en nombre dans notre paysage.



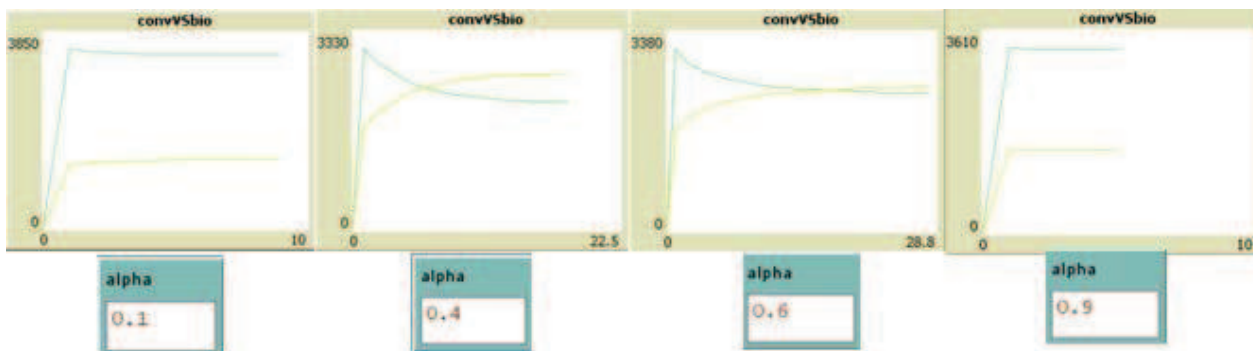
**Figure 3.** Implication de la modification de la proportion d'agriculteur en agriculture conventionnelle ( $\rho$ ) sur les dynamiques spatiales (avec  $i\text{-seuil} = 0.3$ ,  $\alpha = 0.4$ , et  $\text{politique publique} = 0$ )

Les coefficients  $\alpha$  et  $\beta$  (Cf. Figure 2) sont directement liés ( $\alpha = 1 - \beta$ ). Ces coefficients pondèrent les effets du rendement et de la pression sociale pour chacune des pratiques (voir équations).

À des valeurs extrêmes de  $\alpha$  (0,1 et 0,9), on privilégie l'impact d'un des deux facteurs (rendement ou pression sociale). Dans notre simulation, ces valeurs conduisent à un équilibre entre les deux pratiques, qui s'installe très rapidement et favorise essentiellement les exploitations conventionnelles. À des valeurs intermédiaires, la proportion bio/conventionnelle est plus élevée.



<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 MAPS 5 <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--



**Figure 4.** Influence de l'évolution de  $\alpha$  sur les proportions de chaque type d'agriculture


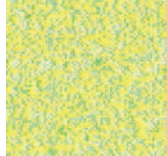
Le seuil de satisfaction influence le changement de pratique sur une exploitation. Plus on augmente le seuil, plus nous retrouvons d'insatisfaits dans notre paysage, augmentant le nombre de changements de pratiques à chaque pas de temps. Avec un seuil de 0,2 (selon nos paramètres initiaux), peu d'exploitations se trouvent en dessous du niveau de satisfaction : il y a donc un très bas niveau de changements de pratiques. Plus on augmente ce seuil, plus les exploitations biologiques tendent à disparaître rapidement (cela indique que la satisfaction des producteurs bios moins importante que celle des producteurs conventionnels). À partir d'un seuil de 0,85, la plupart des exploitations se retrouvent en dessous de ce critère, créant un équilibre dynamique dans le temps où les exploitations basculent d'une pratique à une autre à chaque pas de temps.

Enfin, le niveau des aides publiques influence directement le rendement des exploitations biologiques. En augmentant cet apport, on favorise la présence d'exploitations biologiques, allant même jusqu'à exclure les exploitations conventionnelles pour une aide supérieure à 0,18.

Nous avons intégré, en plus des indicateurs de proportion d'agriculture conventionnelle et d'agriculture bio (Cf. Figure 3), deux autres indicateurs qui permettent de suivre l'évolution du modèle.

Le premier est un indice de fragmentation de la population agricole (FraG). Il compte le nombre de *cluster* présents dans l'espace. Le calcul est en partie basé sur les chiffres que vous pouvez observer dans la vue du modèle. Ce dernier permet d'identifier et de dénombrer les différents clusters. Ainsi, il est possible de suivre au cours du temps les phénomènes d'homogénéisation ou de fractionnement qui peuvent apparaître.



<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

Le second indicateur est basé sur l'indice de Shannon. Le principe est de qualifier si l'ajout d'une information (basculement d'un type d'agriculture à l'autre) détermine un point de vue informationnel sur le système. Si l'indice de Shannon augmente, cela signifie qu'il y a création de diversité tandis que s'il baisse, apparaît un phénomène d'uniformisation de l'environnement agricole vers l'une ou l'autre des pratiques.

Ces deux indicateurs permettent donc d'observer le système sous différents angles. S'ils sont intéressants pour observer globalement le comportement du système, ils ne sont pas d'une grande aide au moment où nous souhaitons confronter le modèle au monde réel.

SISBIO est construit en plaçant la parcelle comme entité individuelle de base, mais il est nécessaire de savoir sur quelle gamme de paramètres lancer les analyses de sensibilité. Pour cela un premier travail statistique à différentes échelles a été effectué. Pour le niveau départemental, nous avons trouvé un certain nombre d'informations sur le portail [data.gouv.fr](http://data.gouv.fr)<sup>1</sup>. Nous avons également utilisé la base de données géographique GEOFLA<sup>2</sup> de l'IGN.

Au niveau national, ce sont des données de l'INSEE<sup>3</sup> qui ont été utilisées. L'intégralité de ces données est sous « licence ouverte » version 1.08.

En utilisant ces données, nous avons cherché à connaître comment se répartissait l'adhésion à l'agriculture biologique sur le territoire Français. Le traitement a été réalisé à l'aide du logiciel de statistique R (Team, 2005) et aux paquets `rgdal` (Keitt et al., 2011) et `ggplot2` (Wickham, 2009).


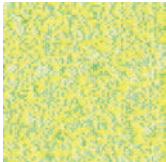
Nous avons travaillé sur l'année 2010 car il s'agit de la seule année commune à tous les jeux de données avec lesquels nous travaillons, ce qui pose un problème de validation des résultats difficilement surmontable à l'heure actuelle.

La carte de France présentée en Figure 5 permet d'observer que les départements du Sud-Est sont plus « favorables » à l'agriculture biologique, et abritent une population agricole en Bio

<sup>1</sup> <http://www.data.gouv.fr/fr/dataset/agriculture-biologique-2008-2011-productions-vegetales-surfaces-par-departement-30378864> (visité le 25 mars 2014)

<sup>2</sup> <http://professionnels.ign.fr/geofla> (visité le 25 mars 2014)

<sup>3</sup> L'institut National de Statistique et des Etudes économique, est un gros producteur de données. Nous avons utilisé les données suivantes : [http://www.insee.fr/fr/publications-et-services/default.asp?page=dossiers\\_web/dev\\_durable/sau\\_agri\\_bio.htm](http://www.insee.fr/fr/publications-et-services/default.asp?page=dossiers_web/dev_durable/sau_agri_bio.htm) (visité le 25 mars 2014)

<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 MAPS 5 <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

plus importante. On peut également constater que la proportion d'agriculteurs bios par département en France varie de 0,8% dans la Marne, à 13,47% dans la Drome. À partir de ces faits, nous sommes en mesure de définir la gamme des paramètres à étudier lors de l'analyse de sensibilité du modèle. Cela permet de tester ses capacités à représenter (ou non) le réel. L'analyse de sensibilité a été effectuée sur la plate-forme « *OpenMole* » (Reuillon et al., 2013) sur le cluster de calcul de l'université de Limoges.

Il s'agit de tester toutes les initialisations du modèle entre 86 et 100% de producteurs en agriculture conventionnelle, sur 30 itérations (une itération est ici équivalente à une année). Une nouvelle ventilation des résultats par département peut permettre une représentation des conditions de cohabitation de ces deux types d'agriculture.

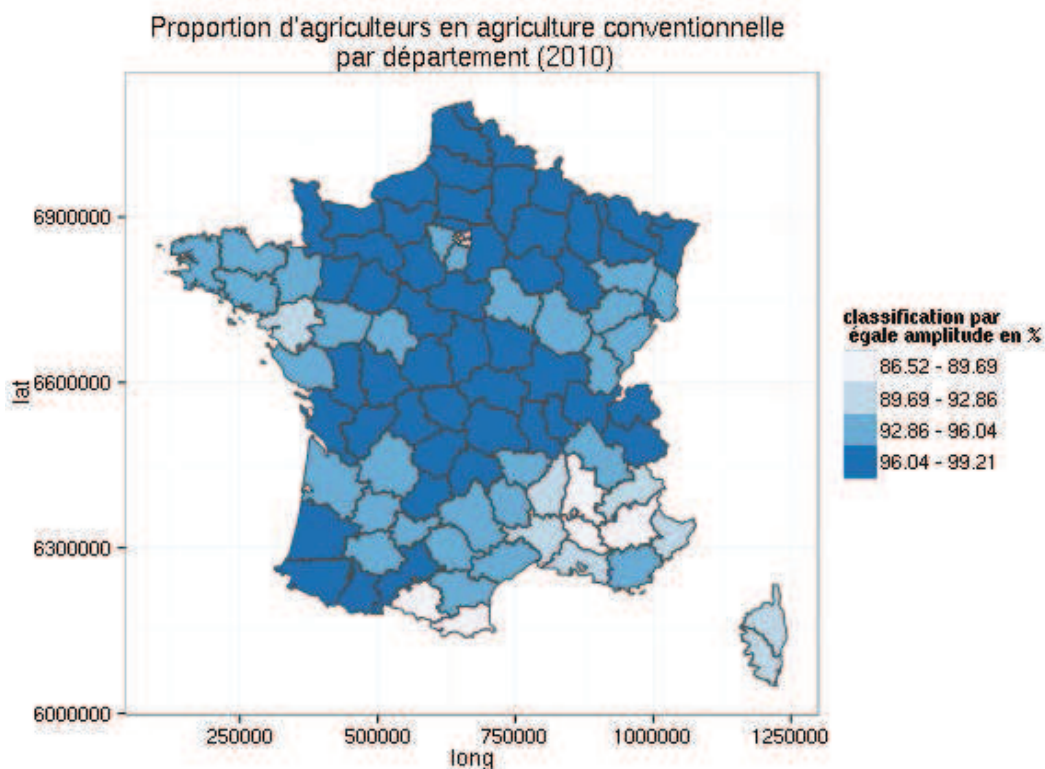

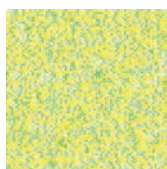


Figure 5. Carte de la proportion d'agriculteurs en agriculture conventionnelle d'après l'INSEE en France en 2010

<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 MAPS 5 <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

## Exploration de l'espace des paramètres

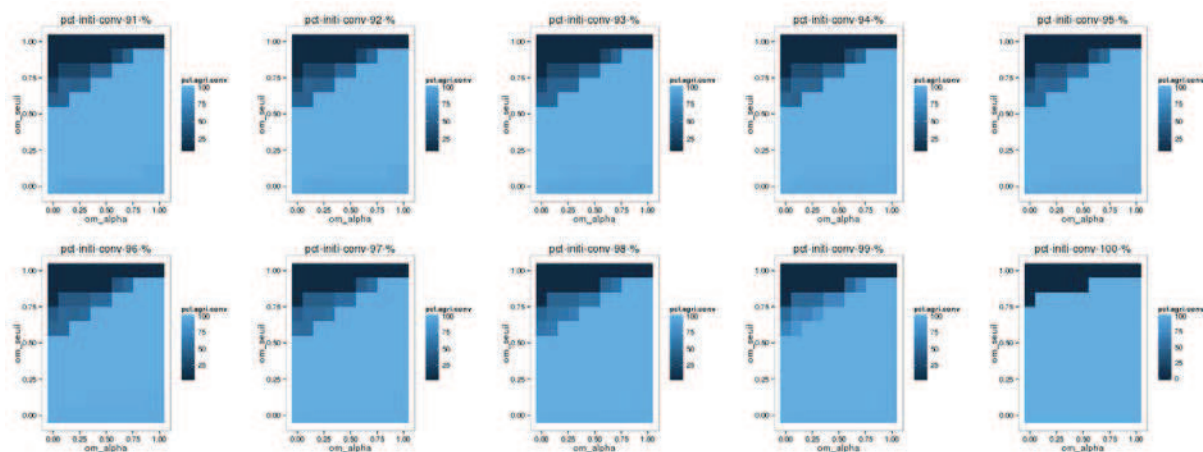
### Une agriculture sans aides

Nous avons exploré l'espace des paramètres pour des proportions d'agriculteurs en agriculture conventionnelle variant de 86,5 à 100% ( $\rho$  dans l'interface graphique) et les faisons varier sur toute leur gamme ainsi que tous les autres paramètres.

La Figure 6 permet de représenter, sur une partie de l'espace des paramètres, le comportement du modèle.

On constate que si  $\alpha$  est élevé, cela signifie que l'économie a un poids plus important que la partie sociale du travail de l'agriculteur. Sans surprise, on constate que cela favorise l'agriculture conventionnelle.

Si le seuil de la fonction d'utilité est élevé, cela veut dire que l'on augmente l'intolérance des agriculteurs à leur propre condition, et à leur voisin. De manière générale, l'agriculture biologique est favorisée dans les valeurs basses d' $\alpha$ .



**Figure 6.** Évolution de la proportion d'agriculteurs en sortie de simulation en fonction du paramétrage

À partir de ces faits, nous sommes capables d'identifier le résultat de chaque paramétrisation et de connaître la proportion d'agriculteurs conventionnels. Pour étudier cette information

<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

spatialement, il est possible de renseigner pour chaque département la proportion d'agriculteurs en conventionnelle en fin de simulation à partir des données calculées pour réaliser la Figure 5.

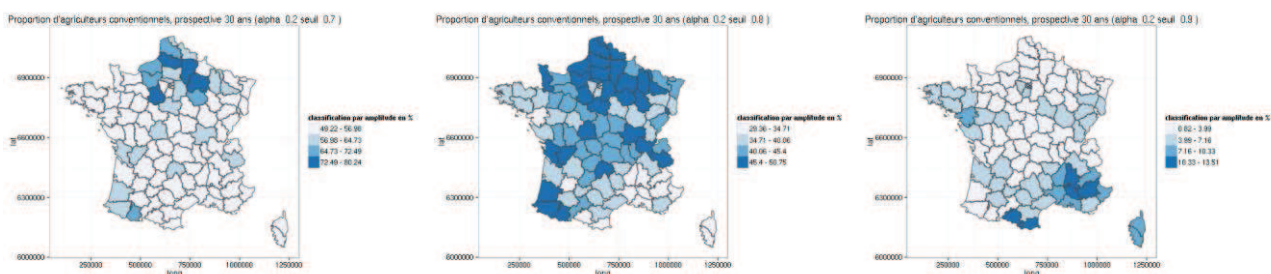
Sur la Figure 7, il est possible de représenter spatialement en France le type de comportement modélisé par l'automate. On retrouve la tendance à basculer vers l'agriculture biologique quand le seuil s'approche de 1, ce qui signifie que les cellules deviennent intolérantes aux autres. Cette intolérance joue le rôle de la pression sociale qui s'exerce sur les agriculteurs et a pour effet de faire pencher le modèle vers une exclusivité donnée à l'agriculture biologique.

Les valeurs de seuil élevé vont stimuler les départements en agriculture biologique. De plus, il est intéressant de noter que pour une valeur de seuil de 0,9, les départements qui sont les plus concernés par l'agriculture biologique (Figure 5) se retrouvent, lorsque l'on se lance dans la prospective, dans la catégorie des départements les plus concernés par l'agriculture conventionnelle (Cf. Figure 7).

On peut alors se demander s'il n'existe pas des dynamiques individuelles qui joueraient à contre-courant. Si la réalité a l'air figé dans les cartes, au niveau des automates elle ne l'est pas ; et il peut exister une dynamique.


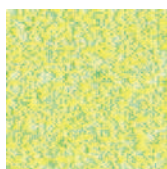
Les cas représentés sur ces cartes mettent en jeu des  $\alpha$  faibles (0,2), ce qui traduit une situation les ambitions sociales ont plus de poids que les considérations économiques.

Ces situations permettent de mettre en place des zones « grises » (les zones intermédiaires de la Figure 6) où le monde ne bascule pas d'un côté ou de l'autre de cette opposition.



**Figure 7.** Cartes des proportions d'agriculteurs conventionnels suivant les paramètres initiaux

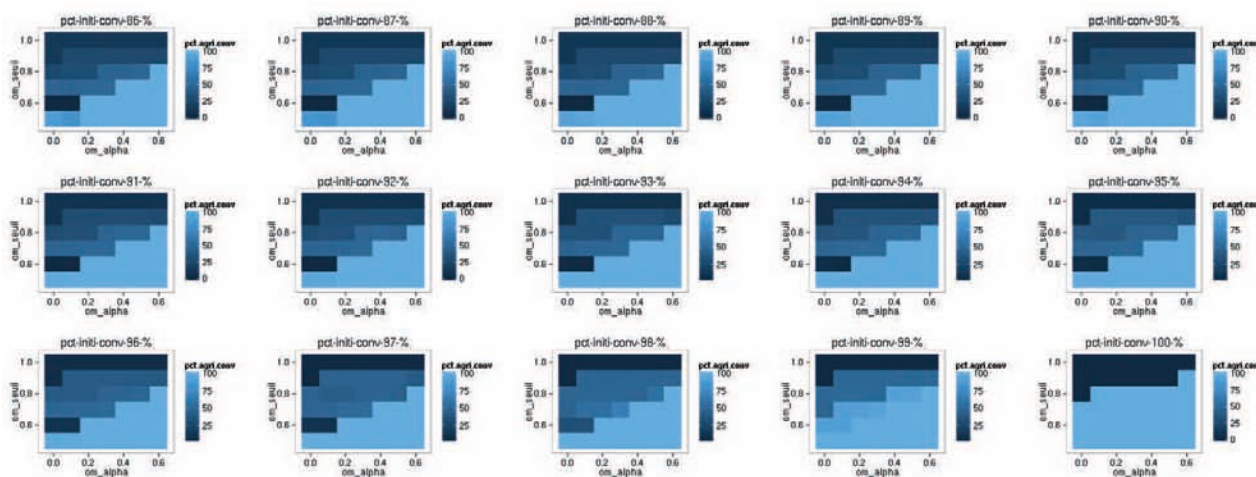


<b>Collectif MAPS</b> 	<b>Modèle Sisbio</b> 	Mars 2014 MAPS 5 <a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>
--	---	--

## Une aide à l'agriculture biologique

Nous avons également souhaité étudier l'impact de l'introduction des aides à l'agriculture biologique comme nous l'évoquions à l'initialisation du modèle. On constate sans surprise que l'agriculture biologique est favorisée dans la mesure où la fracture économique entre les deux types d'agriculture est réduite.


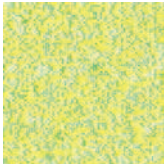
Nous avons travaillé sur un modèle où les agriculteurs biologiques sont aidés à hauteur de 10%. Dans ce cas de figure (Cf. Figure 8), on observe que la valeur de seuil à laquelle la cohabitation est possible se déplace vers le bas. Ce qui signifie que l'on a besoin de moins d'intolérance pour maintenir les deux types d'agriculture.



**Figure 8.** Espace des paramètres en situation d'aide pour l'agriculture biologique

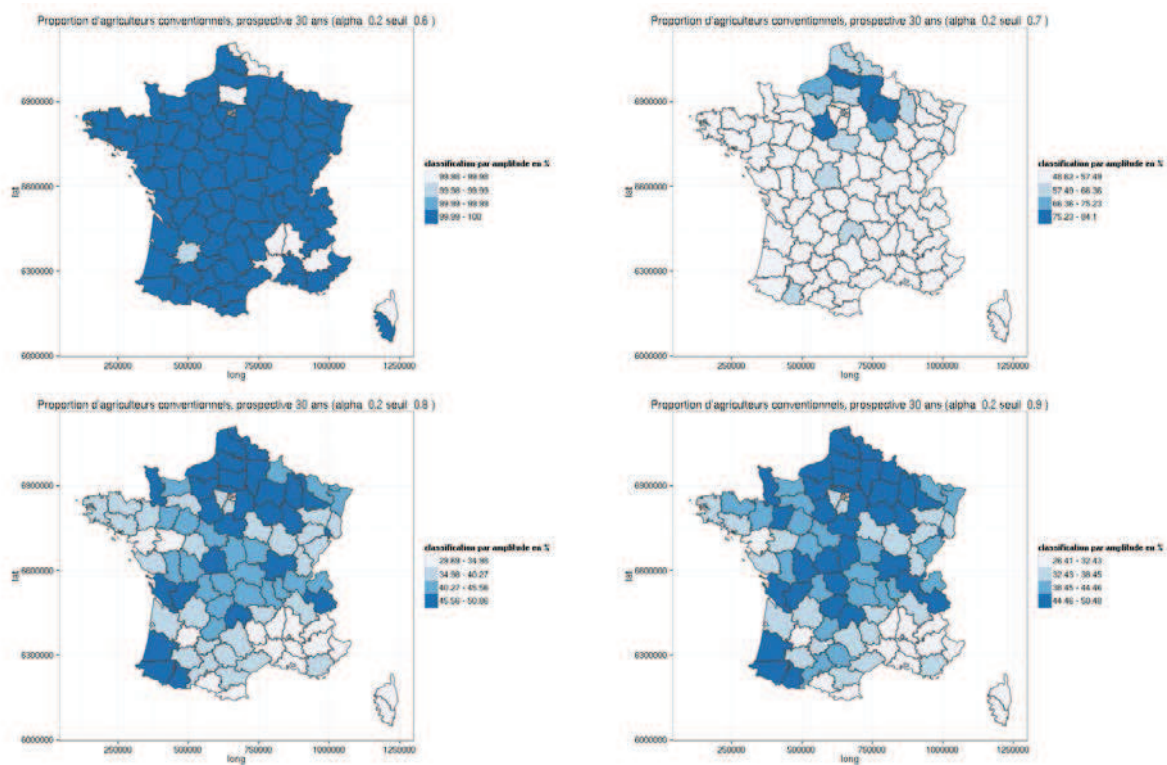
Cela peut traduire aussi bien une situation où l'agriculture bio devient « grand public », et arrive à se démarquer de l'agriculture conventionnelle (en valorisant mieux ses productions ou en diminuant ses coûts de production), qu'une situation où elle est favorisée par des aides extérieures.

Si l'on s'intéresse ensuite aux données spatialisées (Cf. Figure 9), on constate que d'un point de vue spatial, le changement attendu n'est pas aussi tranché que ce que laissait imaginer les graphiques de la Figure 7. S'il y a des variations, elles sont très minimales à l'échelle des départements dans les situations avec et sans aides.


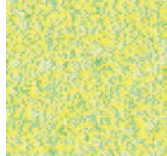
<b>Collectif MAPS</b>  	<b>Modèle Sisbio</b>  	Mars 2014
		MAPS 5
		<a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a>

La différence notable apparaît pour la valeur de seuil 0,9 où l'aide permet de stabiliser les départements déjà largement concernés par l'agriculture biologique.

Le changement de comportement engendré par l'aide (identifiable dans l'espace des paramètres de la Figure 8) permet de poursuivre ce genre d'expérimentation en définissant l'ensemble des paramètres issus du monde réel, dans l'objectif de différencier les dynamiques territoriales en fonction des politiques publiques en place localement.



**Figure 9.** Cartes des proportions d'agriculteurs conventionnels suivant les paramètres initiaux avec une aide de 0,1

<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

## E. Conclusion

Le modèle SISBIO tel qu'il vient d'être présenté, porte un premier intérêt, celui de permettre à l'apprenant de découvrir la simulation par automate cellulaire. Dans un deuxième temps, l'utilisation d'une fonction d'utilité comme base des règles de transitions des cellules permet d'appréhender l'intérêt de la formalisation en modélisation.

Le passage de l'automate cellulaire (agéographique) à la projection des résultats sur des espaces territoriaux connus, est un dans une autre mesure l'un des intérêts du modèle SISBIO. En effet, en partant d'un modèle basé sur une formalisation simple des interactions, le modèle permet l'approche prospective (Godet, 2004) du devenir de l'agriculture sur les territoires. L'observateur est alors engagé dans une phase de constructions de scénarios prospectifs

## F. Bibliographie

Benoît, M., Rizzo, D., Marraccini, E., Moonen, A. C., Galli, M., Lardon, S., ... Bonari, E. (2012). Landscape agronomy: a new field for addressing agricultural landscape dynamics. *Landscape Ecology*, 27(10), 1385–1394.

Brady, M., Sahrbacher, C., Kellermann, K., & Happe, K. (2012). An agent-based approach to modeling impacts of agricultural policy on land use, biodiversity and ecosystem services. *Landscape Ecology*, 27(9), 1363–1381.


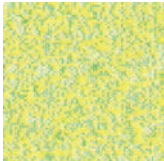
Cobb, C. W., & Douglas, P. H. (1928). A theory of production. *The American Economic Review*, 139–165.

De Wit, J., & Verhoog, H. (2007). Organic values and the conventionalization of organic agriculture. *NJAS-Wageningen Journal of Life Sciences*, 54(4), 449–462.

Epstein, J. M. (1996). *Growing artificial societies: social science from the bottom up*. Brookings Institution Press.

Godet, M. (2004). *Manuel de prospective stratégique (T. 1: Une indiscipline intellectuelle, T. 2: L'art et la méthode)*. Paris, Dunod.



<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J., & Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol: a review and first update. *Ecological Modelling*, 221(23), 2760–2768.

Guzy, M. R., Smith, C. L., Bolte, J. P., Hulse, D. W., & Gregory, S. V. (2008). Policy research using agent-based modeling to assess future impacts of urban expansion into farmlands and forests. *Ecology and Society*, 13(1), 37.

Herzfeld, T., & Jongeneel, R. (2012). Why do farmers behave as they do? Understanding compliance with rural, agricultural, and food attribute standards. *Land Use Policy*, 29(1), 250–260.

Kahn, S. (2012). Le progrès scientifique est-il compatible avec l'agriculture durable? France Culture - Planète Terre. Retrieved from <http://www.franceculture.fr/emission-planete-terre-le-progres-scientifique-est-il-compatible-avec-l%E2%80%99agriculture-durable-2012-12->

Keitt, T. H., Bivand, R., Pebesma, E., & Rowlingson, B. (2011). rgdal: bindings for the Geospatial Data Abstraction Library. *R Package Version 0.7-1*, URL <http://CRAN.R-Project.Org/package=Rgdal>.

Nainggolan, D., Termansen, M., Fleskens, L., Hubacek, K., Reed, M. S., de Vente, J., & Boix-Fayos, C. (2012). What does the future hold for semi-arid Mediterranean agro-ecosystems?—Exploring cellular automata and agent-based trajectories of future land-use change. *Applied Geography*, 35(1), 474–490.

Neumann, J. von, & Burks, A. W. (1966). Theory of self-reproducing automata.

Pierre, G. (2007). Agriculture et développement local sur les plateaux du sud-est du bassin parisien : Comment diversifier les modèles? *Agriculteurs et Territoires : Entre Productivisme et Exigences Territoriales*, pp. 63–79. Rennes.

Poix, C., & Michelin, Y. (2000). Simulation paysagère: un modèle multi-agents pour prendre en compte les relations sociales. *Cybergeog: European Journal of Geography*.

Reuillon, R., Leclaire, M., & Rey-Coyrehourcq, S. (2013). OpenMOLE, a workflow engine specifically tailored for the distributed exploration of simulation models. *Future Generation Computer Systems*, 29(8), 1981–1990. doi:10.1016/j.future.2013.05.003

<p><b>Collectif MAPS</b></p> 	<p><b>Modèle Sisbio</b></p> 	<p>Mars 2014</p> <hr/> <p>MAPS 5</p> <hr/> <p><a href="http://maps.hypotheses.org">http://maps.hypotheses.org</a></p>
--	---	---

Schelling, T. C. (1971). Dynamic models of segregation†. *Journal of Mathematical Sociology*, 1(2), 143–186.

Team, Rd. C. (2014). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*.

Valbuena, D., Verburg, P. H., Veldkamp, A., Bregt, A. K., & Ligtenberg, A. (2010). Effects of farmers' decisions on the landscape structure of a Dutch rural region: An agent-based approach. *Landscape and Urban Planning*, 97(2), 98–110.

Varenne, F. (2011). *Modéliser le social-Méthodes fondatrices et évolutions récentes: Méthodes fondatrices et évolutions récentes*. Dunod.

Wickham, H. (2009). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer.

Wilensky, U. (1999). {NetLogo}.

Wolfram, S. (2002). *A new kind of science* (Vol. 5). Wolfram media Champaign.

## Résumé

La gestion agroécologique durable des paysages agricoles constitue un très fort enjeu social, écologique et économique. Favoriser les différents services écosystémiques que fournissent ces systèmes complexes, caractérisés par une forte variabilité spatio-temporelle liée aux activités anthropiques, est désormais crucial. Le travail développé dans cette thèse s'est focalisé sur les services de régulation des populations de ravageurs, en développant des modèles spatialisés destinés à identifier les interactions entre paysage et populations dans l'optique d'une gestion intégrée du paysage agricole. L'approche conceptuelle utilisée s'est appuyée sur une réflexion sur les choix de niveaux d'organisation et d'échelles spatio-temporelles pertinentes qui a conduit au développement de deux modèles imbriqués : un simulateur de paysages agricoles (ATLAS) reproduisant la variabilité spatio-temporelle des habitats et un automate cellulaire décrivant les dynamiques pluriannuelles d'un puceron des céréales : *Rhopalosiphum padi*. Une analyse statistique des résultats a permis d'identifier l'effet des différents paramètres du paysage (composition et climat) sur les densités de pucerons à différentes échelles spatiales au cours des saisons. Ont également été évalués les effets potentiels de différents scénarios de gestion plausibles au sein du paysage agricole étudié. Parmi nos résultats, nous identifions que le remplacement du maïs par le sorgho dans le sud-ouest de la France pourrait conduire à une augmentation des densités de *R.padi* au sein du paysage au printemps, période particulièrement sensible aux infestations. Nous replaçons ce travail dans le cadre plus large de la favorisation des services écosystémiques et apportons des premiers éléments de réflexion pour une gestion durable du paysage agricole.

## Abstract

Sustainable management of agricultural landscapes is a strong social, ecological and economic challenge. Favouring the different ecosystem services provided by these complex systems, characterized by a strong spatio-temporal variability linked to human activity, is by now crucial. The work developed in this thesis has focused on pest population regulation services, by developing spatialized models in order to identify the interactions between the landscape and populations in the context of an integrated management of the agricultural landscape. The conceptual approach we used is based on careful selection of the levels of organization and spatio-temporal scales which lead to the development of two embedded models: an agricultural landscape simulator (ATLAS) reproducing the spatial-temporal variability of habitats and a cellular automaton describing the pluriannual dynamics of a cereal aphid: *Rhopalosiphum padi*. A statistical analysis of the results highlighted the effects of different landscape parameters (composition and climate) on aphid densities at different spatial scales throughout the seasons. The potential effects of plausible management scenarios were also evaluated. Amongst our results, we identify the replacement of corn by sorghum in the south-western part of France to potentially lead to higher aphid densities within the landscape in spring, which is a season specifically sensible to infestations. We replace this work in the larger context of favouring ecosystem services and propose new ideas for a sustainable management of agricultural landscapes.