



HAL
open science

Effets de la gestion des bandes enherbées sur le contrôle biologique des ravageurs de cultures : rôle de la diversité fonctionnelle des carabes (Coleoptera: Carabidae) et de la structure végétale

Abdelhak Rouabah

► To cite this version:

Abdelhak Rouabah. Effets de la gestion des bandes enherbées sur le contrôle biologique des ravageurs de cultures : rôle de la diversité fonctionnelle des carabes (Coleoptera: Carabidae) et de la structure végétale. Sciences agricoles. Université de Lorraine, 2015. Français. NNT: 2015LORR0048. tel-01751605

HAL Id: tel-01751605

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01751605v1>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



THÈSE

Pour obtenir le grade de docteur

Spécialité : Sciences Agronomiques

Délivré par

L'université de Lorraine

Présenté et soutenue publiquement par

Abdelhak ROUABAH

Le 19 Mars 2015

Effets de la gestion des bandes enherbées sur le contrôle biologique des ravageurs de cultures *Rôle de la diversité fonctionnelle des carabes (Coleoptera : Carabidae) et de la structure végétale*

Directeur de thèse : M. Sylvain Plantureux, Professeur, Université de Lorraine

Co-directeur de thèse : Mme Françoise LASSERRE-JOULIN, Maître de conférences, Université de Lorraine

Devant le jury composé de :

Mme Françoise BUREL, Directrice de recherche, CNRS	Rapporteur
M. Jean-Pierre SARTHOU, Maître de conférences, INP-ENSAT	Rapporteur
M. Bernard NICOLARDOT, Professeur, Agro Sup, Dijon	Examineur
Mme Muriel VALANTIN-MORISON, Chargée de recherche, INRA	Examinatrice
M. Sylvain Plantureux, Professeur, Université de Lorraine	Examineur
Mme Françoise LASSERRE-JOULIN, Maître de conférences, Université de Lorraine	Examinatrice

A
ma mère

**Effets de la gestion des bandes enherbées sur le contrôle
biologique des ravageurs de cultures**

*Rôle de la diversité fonctionnelle des carabes (Coleoptera : carabidae) et
de la structure végétale*

Abdelhak ROUABAH

Remerciements



La réalisation d'une recherche scientifique est loin d'être le fruit du travail d'une seule personne. Ainsi, je tiens à remercier de tout cœur toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à mon travail.

Merci en premier lieu à Françoise LASSERRE-JOULIN et Sylvain PLANTUREUX pour m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette thèse. Merci pour la confiance qu'ils ont témoigné vis-à-vis de mon travail et de ma gestion de ce projet de thèse depuis le début. Merci aussi pour avoir su m'encourager et me conseiller chaque fois quand il le fallait.

J'adresse mes vifs remerciements à Françoise BUREL et Jean-Pierre SARTHOU, qui ont accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Mes sincères remerciements sont également exprimés à Bernard NICOLARDOT et Muriel VALANTIN-MORISON d'avoir bien voulu examiner et évaluer mon travail.

J'exprime toute ma gratitude à Philippe JEANNERET, Sandrine PETIT et Françoise BUREL pour avoir accepté de faire partie du comité de pilotage de cette thèse. Merci pour leurs observations et leurs conseils constructifs.

Merci au Conseil Régional de Lorraine et au Département Environnement Agronomie de l'INRA, qui ont financé ma bourse de thèse. Merci au Ministère de l'Agriculture, et plus particulièrement les Programmes CASDAR « Les entomophages en grandes cultures » puis « Auximore », pour avoir financé une partie de mes expérimentations.

Toute ma gratitude va à Frédéric BOURGAUD directeur du laboratoire Agronomie et Environnement qui a répondu présent chaque fois qu'on a sollicité son aide. Mes sincères remerciements sont exprimés agréablement à tous les membres du laboratoire. Je tiens à remercier en particulier Claude GALLOIS, pour tout l'effort qu'il a fourni pour le montage des dispositifs et l'aide à l'expérimentation. Merci aussi à Béatrice SERRADJ- NOIRTIN pour son aide dans l'enregistrement des données ainsi que pour ses encouragements. Je remercie Christophe ROBIN pour son investissement dans l'organisation des ateliers de réflexives pour les thésards du laboratoire.

Je souhaite aussi remercier Catherine MIGNOLET directrice de l'unité INRA SAD-ASTER à Mirecourt, pour avoir accepté d'accueillir nos expérimentations ainsi que pour avoir contribué au financement de ma thèse sur les deux derniers mois.

Mes vifs remerciements sont adressés à David MARCOLET et Gilles ROUYER, techniciens à l'INRA de Mirecourt pour toute leur aide lors des mes expérimentations au laboratoire et sur le terrain.

Mes sincères remerciements sont exprimés aux agriculteurs du CIVAM, en particulier Stéphane Mainsan, pour leur accueil chaleureux et leur aide dans l'installation de notre dispositif expérimental.

Mes remerciements sont exprimés agréablement à Bernard AMIAUD pour sa disponibilité, ces précieux conseils et ses encouragements. Je tiens à remercier également Simon TAUGOURDEAU et Jean VILLERD pour leur aide et conseils dans l'analyse statistique des données.

J'adresse mes remerciements à mon collègue et amis Oussama BENSSACI enseignant chercheur à l'université de Batna en Algérie pour toute la documentation qu'il m'a fournie.

Merci également aux stagiaires que j'ai co-encadrés et qui m'ont apporté leur aide précieuse durant ce travail : Quentin BRUNET-DUNAND, Benjamin DIDIER et Jonathan FREY.

Je souhaite adresser mon amitié et ma sympathie à l'ensemble des doctorants du LAE et plus particulièrement aux collègues du bureau pour tous ces bon moments qu'on a passé ensemble, et surtout les débats qu'on a eu pendant ces années de thèse. Merci à Simon TOUGOURDEAU, Aline CHANSEAUME et à Frédéric PIERLOT.

Enfin, et bien entendu, un très grand merci à ma famille et mes amis pour leur soutien et encouragements dans les moments difficiles tout au long de ces années de thèse. Merci en particulier à mon épouse, je lui suis très reconnaissant pour sa patience et son soutien. Je sais à quel point j'ai de la chance de l'avoir.

Abdelhak ROUABAH

Table des matières

Introduction	1
Objectif, questions, hypothèses et démarche de recherche de la thèse	12
Chapitre1. Le contrôle biologique des ravageurs, un service écosystémique de la biodiversité. 17	17
1-Introduction	18
2. Diversité végétale et le service du contrôle biologique.....	18
2.1. Les effets « top-down » et « bottom up » de la diversité végétale sur les populations de ravageurs.....	20
3. Diversité des ennemis naturels et le service du contrôle biologique	23
3.1. Compatibilité entre conservation de la biodiversité en auxiliaires et contrôle biologique des ravageurs de cultures : les mécanismes écologiques en cause	23
3.1.1. La complémentarité de niches.....	26
3.1.2. L'effet de sélection ou d'échantillonnage « the sampling effect ».....	27
3.1.3. Les interférences négatives entre auxiliaires.....	27
3.1.4. La redondance fonctionnelle des auxiliaires et l'hypothèse de résilience	28
4. Evaluation du service du contrôle biologique rendu à l'agriculture par les auxiliaires.....	29
4.1. Evaluation dans des conditions naturelles.....	30
4.2. Evaluation dans des conditions semi-naturelles.....	31
4.2.1. Les dispositifs d'exclusion	31
4.2.2. L'utilisation des proies sentinelles	33
4.3. Evaluation dans des conditions contrôlées.....	33
4.3.1. L'utilisation d'outils moléculaires	34
5. La diversité fonctionnelle, une perspective dans l'évaluation du service du contrôle biologique	35
Chapitre 2. Effets de la diversité de taille des carabes sur leur efficacité de prédation.....	38
Abstract	40
1. Introduction	40

2. Materials and methods	42
2.1. Study system	42
2.2. Ground beetles assemblages	43
2.3. Feeding trials	44
2.4. Statistical analysis.....	45
3. Results.....	47
3.1. Best performing ground beetles	47
3.2. Functional diversity vs. functional identity effects	48
3.3. Species identity and additive effects among large ground beetles	48
3.4. Resource partitioning	49
4. Discussion.....	51
5. Conclusion	54
References	55
Chapitre 3. Réponse des carabes à la structure de la végétation des bandes enherbées.....	62
Abstract	64
1. Introduction	64
2. Materials and methods	67
2.1. Study site.....	67
2.2. Experimental design.....	67
2.3. Vegetation structure	68
2.4. Carabid sampling.....	69
2.5. Statistical analysis.....	70
3. Results.....	72
3.1. Vegetation.....	72
3.2. Carabids.....	72
3.2.1. Carabid responses to the management treatments.....	73

3.2.1.1. In the field margins	73
3.2.1.2. At the crop edge and in the crop area	76
3.2.2. Carabid assemblages and vegetation structure.....	76
3.2.3. Carabid distribution patterns	80
4. Discussion.....	81
5. Conclusion	85
References	87
Discussion générale	97
1. Retour sur les questions scientifiques de la thèse	97
2. Discussion sur les acquis scientifiques de la thèse	98
2.1. L'identité fonctionnelle et non pas la diversité détermine l'efficacité de prédation par les carabes	98
2.2. La biomasse, l'abondance et la composition spécifique, des composantes de la diversité à prendre en compte dans l'évaluation du service rendu	100
2.3. La redondance fonctionnelle, un facteur de résilience pour le service rendu	103
2.4. Importance des bandes enherbées comme habitat pour les carabes.....	104
2.5. Structure de la végétation et diversité fonctionnelle des carabes	105
2.6. Effet des espèces dominantes au sein des assemblages de carabes.....	107
2.7. La taille n'est pas la seule caractéristique fonctionnelle des carabes qui détermine leurs réponses à la structure de la végétation.....	109
3. Retour sur la démarche et les limites de la thèse	110
3.1. Expérimentations en conditions contrôlées et temps limité.....	110
3.2. La durée courte de l'étude et l'effet de la succession de la végétation	111
3.3. Nature du dispositif et taille des unités expérimentales	112
3.4. Appréciation de la diversité fonctionnelle par la méthode discrète et l'utilisation d'un seul trait.....	113
Conclusion générale et Perspectives.....	115
RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUES.....	119

Liste des Figures

- Figure 1.1** Services écosystémiques décrits dans le rapport du Millenium Ecosystem Assessment, (2005). **02**
- Figure 1.2** Effets potentiels de la végétation sur les niveaux supérieurs de la chaîne trophique et les conséquences sur la gestion des bioagresseurs de cultures (d'après Gurr et al., 2003). **21**
- Figure 1.3** Possible emergent effects of natural enemy diversity on the strength of herbivore suppression or the size of herbivore populations depending on whether the interaction among natural enemy species is positive (either by additive, synergistic, or positive sampling effect), neutral (either by minimal interaction or cancelling effects of positive and negative interactions), or antagonistic (via interference through intraguild predation, competition, disturbance, or negative sampling effect) depicted as linear, but which may be nonlinear (example of asymptotic additivity effect in green). (D'après Letourneau et al., 2009). **25**
- Figure 2.1** Prey suppression by the ground beetles in the nine assemblages tested. Highest prey suppression was always recorded in the case of assemblages with at least one large species (A3, A4, A5, A7, A8, and A9). See Table 2.1 for assemblages' species composition and size diversity. Prey suppression was calculated as the mean proportional mortality (arc sin transformed) across the five prey species. Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$). **47**
- Figure 2.2** Comparison of prey suppression among large ground beetle species. Comparisons were done for species pair **(a)** *C. auratus* vs. *P. melanarius*, **(b)** *C. auratus* vs. *A. parallelepipedus*, **(c)** *P. melanarius* vs. *A. parallelepipedus*, between assemblages in which the two species were absent (**Absent**), assemblages in which both species were present together (**both**), and assemblages in which the two species occurred separately (**CA** for *Carabus auratus*, **AP** for *Abax parallelepipedus*, and **PM** for *Ptersostichus melanarius*). Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$). **49**
- Figure 2.3** Consumption rates of the five prey species by ground beetles of the three size classes (small (A1), medium (A2), and large (A3) ground beetles). Ground beetles of the different size groups exhibited significantly different patterns of prey consumption. While adults of *Deroceras reticulatum* have never been attacked by small ground beetles, all of them were eaten by large ones. See Table 2.3 for statistical tests outcomes. Values are given as

mean \pm SE. Prey species are labeled as follows D.r.: adults of *Deroceras reticulatum*; T.m.: *Tenebrio molitor*; R.p.: *Rhopalosiphum padi*; D.r. Eggs: eggs of *Deroceras reticulatum*; H.a. Eggs: eggs of *Helix aspersa*. **50**

Figure 2.4 Contribution (%) of the five prey species to the observed differences in total prey suppression between small (A1), medium (A2) and large (A3) ground beetles. See Results for SIMPER results. Prey species are labeled as follows D.r.: adults of *Deroceras reticulatum*; T.m.: *Tenebrio molitor*; R.p.: *Rhopalosiphum padi*; D.r. Eggs: eggs of *Deroceras reticulatum*; H.a. Eggs: eggs of *Helix aspersa*. **51**

Figure 3.1 Field margin plots and the sampling positions for carabids and vegetation in the field. **68**

Figure 3.2 Rarefaction curves for pooled samples of the five management treatments within the field margin position. Management treatments are labelled as follows \diamond : Unmanaged; \blacktriangle : Stubble; \blacksquare : One cut; \square : Two cuts; *: Stubble and Cut. **73**

Figure 3.3 Effects of the five management treatments on the rarefied species richness (a) and total activity-density (b) of carabids within the field margins. Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$). Management treatments are labelled as follows **Un**: Unmanaged; **St**: Stubble; **1Ct**: One cut; **2Ct**: Two cuts; **St+Ct**: Stubble and Cut. **74**

Figure 3.4 Effects of the five management treatments on the activity-density of large (a), medium (b), and small (c) carabids within the field margins. Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$). Management treatments are labelled as follows **Un**: Unmanaged; **St**: Stubble; **1Ct**: One cut; **2Ct**: Two cuts; **St+Ct**: Stubble and Cut. **75**

Figure 3.5 Regression trees for the species number (a) and total activity-density (b) of carabids. For each tree, the two splits (nonterminal nodes) are labeled with a variable and its value that determines the split. The explanatory variables are plants functional diversity (Rao) and the sociability of grasses (SocG) for carabid species number; vegetation heterogeneity (HArch) and the percentage of bare ground (PbG) for total activity-density of carabids. Each of the nonterminal nodes and the three leaves (terminal nodes) is labeled with the mean species number or the mean activity-density of carabids and number of observations in the group. Tree of the carabid species number explains 31% of the total variance, and that of the total

activity-density explains 18%. The vertical depth of each split is proportional to the variance explained by the split. **77**

Figure 3.6 Regression trees for the activity-density of large (a), medium (b), and small (c) carabids. Each split (nonterminal nodes) is labeled with a variable and its value that determines the split. The explanatory variables are: vegetation heterogeneity (HArch) and the percentage of bare ground (PbG) for activity-density of large carabids; vegetation height (HHeigh) and vegetation heterogeneity (HArch) for medium-sized carabids; vegetation heterogeneity (HArch) and plants functional diversity (Rao) for small carabids. Each of the nonterminal nodes and leaves (terminal nodes) is labeled with the mean activity-density and number of observations in the group. The vertical depth of each split is proportional to the variation explained by the split. Large carabid tree explains 26% of the total variance, tree of the medium-sized carabid explains 37% of the total variance, and small carabid tree explains 29% of the total variance. **78**

Figure 3.7 Multivariate regression tree for carabids of the three size groups. Each split (nonterminal nodes) is labeled with a variable and its value that determines the split. The explanatory variables are vegetation heterogeneity (**H.Arch**) and the percentage of bare ground (**PbG**). Each of the nonterminal nodes and leaves (terminal nodes) is labeled with the deviance of the node and the number of observations in the group. The histograms show the activity-density distribution of the three size groups at the nodes. This Multivariate tree explains 20% of the total variance, and the vertical depth of each split is proportional to the variance explained by the split. **79**

Figure 4.1 Les hypothétiques relations entre les changements dans la diversité de taille des prédateurs et le contrôle « top-down » des proies. Les changements dans la diversité de taille des prédateurs peuvent influencer les populations des proies à la fois par le changement dans la taille moyenne et dans la distribution de taille des prédateurs. L'augmentation de la diversité de taille augmente le « per-capita » taux de recherche des prédateurs, qui augmentera le contrôle « top-down » des proies. L'augmentation de la diversité de taille est susceptible d'augmenter la partition de ressources et ainsi la complémentarité de niches (y compris les interactions positives indirectes) entre les prédateurs, qui devrait augmenter le contrôle « top-down » des proies. Par ailleurs, l'augmentation des différences en termes de taille entre les prédateurs peut également conduire à des interactions de concurrence entre les prédateurs (ex. la prédation intragilde), qui devraient réduire le contrôle « top-down » des proies (Rudolf, 2012). **99**

Figure 4.2 Un résumé schématique des changements dans les traits et les paramètres mesurés (Ex. richesse spécifique) des assemblages de carabes identifiés au cours des premiers stades de la succession végétale. Les flèches indiquent la direction des changements, allant du début à des stades avancés de la succession « de gauche à droite » (adaptée de Small et al., (2003)).

Liste des tableaux

- Tableau 1.1** Les études récentes qui ont examiné explicitement la relation entre la diversité des ennemis naturels et la suppression de proies. **19**
- Tableau 1.2** Les études récentes qui ont examiné explicitement la relation entre la diversité des ennemis naturels et la suppression de proies (Straub et al., 2008). **24**
- Tableau 2.1** Species composition, size diversity and abundance of the nine ground beetle assemblages created to test for ground beetles size diversity on prey suppression. Each assemblage was tested 5 times, and five ground beetle-free treatments were used as controls (n=50). **44**
- Tableau 2.2** Results of statistical analysis separating the effects of ground beetle functional diversity and identity on prey suppression. Data were analyzed by one-way analyses of variance (ANOVA) followed by orthogonal planned comparisons. The ANOVAs were conducted on proportional prey mortality (arc sin transformed). Each ANOVA and planned comparison compared between the pooled mean of prey suppression in all low functional diversity (monogroups) replicates (A1+A2+A3) and prey suppression in each one of the high functional diversity assemblages (A7, A8, A9). **48**
- Tableau 3.1** Effects of the field margin managements on the structural vegetation characteristics. Data were analyzed by analyses of variance (ANOVA). **72**
- Tableau 3.2** Effects of the field margin managements on the total carabid activity-density, activity-density of species grouped according to their size, and activity-density of dominant species. Data were analyzed by analyses of variance (ANOVA). Tests were performed for each distance position (field margin, crop edge, and crop area). **75**
- Tableau 3.3** Indicator value (IndVal) for each species in their preferred habitat. For each habitat, the species are listed in decreasing order of IndVal. Relative abundance is represented by the number of individuals of each species collected in its preferred habitat over the total number of individuals for that species. Occurrence in plots is represented by the number of plots in the preferred habitat in which the species was present on the total number of plots sampled for that habitat. **80**

Introduction

Introduction

L'intensification et la simplification des paysages agricoles induit une érosion de la biodiversité et par conséquent une perte des services écosystémiques

Depuis plus d'un demi-siècle, l'intensification de l'agriculture a entraîné des changements drastiques dans la structure et la composition des paysages agricoles en France et partout en Europe Occidentale (Robinson et Sutherland 2002 ; Burel et al., 2003 ; Michel et al., 2006). En effet, l'accroissement en taille des parcelles cultivées, le rétrécissement de leurs bordures (souvent jusqu'à leur disparition) et la promotion de la monoculture, ont abouti à une simplification et une forte réduction de la diversité de ces paysages. Ces derniers ne contiennent aujourd'hui que très peu de zones non cultivées. De tels changements dans l'utilisation des terres, combinés à l'application intensive des produits agrochimiques (pesticides et fertilisants), sont les principales causes de la forte réduction de la biodiversité dans ces paysages (Robinson et Sutherland 2002 ; Benton et al., 2003 ; Burel et al., 2003 ; Bengtsson et al., 2005). Cette perte de biodiversité dans les paysages agricoles est liée aux changements dans les réseaux trophiques induits par la modification des habitats naturels de nombreuses espèces, ou par des changements de la quantité et de la diversité des ressources de base de ces espèces (Ameixa et Kindlmann, 2008).

Les changements liés à l'intensification de l'agriculture ont non seulement affecté la biodiversité dans les paysages agricoles mais aussi les services fournis naturellement par les agroécosystèmes (Thies et Tschardt, 1999 ; Östman et al., 2001, 2003). Ces services écosystémiques sont définis comme les bienfaits que l'homme tire, directement ou indirectement, du fonctionnement des écosystèmes et des espèces au sein de ces écosystèmes, qui participent au bien-être humain (Costanza et al., 1997 ; Millennium Ecosystem Assessment, 2005 ; Daily et al., 2009). Ces services sont classés selon le Millennium Ecosystem Assessment (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) en 4 grandes catégories (Fig. 1.1): des services d'approvisionnement, de support, de régulation et des services culturels. Les services **de support** ou **de soutien** sont les services nécessaires à la production des autres services et peuvent être illustrés par la formation des sols, la production primaire, l'air respirable, etc. Leurs effets sont indirects ou apparaissent sur le long terme. Les services **d'approvisionnement** sont les services correspondant aux produits, potentiellement commercialisables, obtenus à partir des écosystèmes (Nourriture, Eau potable, Fibres, etc). Les services **de régulation** sont les services permettant de modérer ou réguler les phénomènes naturels (pollinisation, régulation du climat, de l'érosion, des maladies et ravageurs, etc), et les services **culturels**, qui sont des bénéfices non-matériels, peuvent être illustrés par le loisir ou la valeur esthétique des écosystèmes.

Le contrôle biologique : un service écosystémique qui subit un fort impact négatif de la perte de biodiversité dans les paysages agricoles.

Le contrôle biologique « *Biological control* » est l'un des plus importants services écosystémiques associés à la biodiversité dans les paysages agricoles (Wilby et Thomas,

2002 ; Gurr et al., 2003 ; Fiedler *et al.*, 2008). Ce service de régulation (Costanza et al., 1997 ; Daily et al., 2009) implique l'utilisation d'organismes ennemis naturels (dits auxiliaires de cultures ; ex., les insectes prédateurs et parasitoïdes) d'autres organismes nuisibles aux plantes cultivées (dits ravageurs de cultures ; ex., les insectes phytophages), afin d'en réguler les populations et d'en réduire l'impact sur les cultures. Le contrôle biologique a été utilisé depuis des siècles. Les premiers enregistrements de la Chine ancienne (près de 300 après JC) indiquent que les agriculteurs ont utilisé les fourmis comme des ennemis naturels pour contrôler les populations d'acariens dans des orangeries (Huang et Yang, 1987). Selon des estimations, la valeur économique du service fourni par les ennemis naturels des insectes ravageurs de cultures à l'échelle mondiale, est supérieure à 450 Milliards de dollars américain annuellement (Costanza et al., 1997). L'estimation de ce service serait beaucoup plus élevée, si le contrôle des plantes adventices et des parasites attaquant le bétail avait été pris en compte (Crowder et Jabbour, 2014). En outre, plusieurs autres organismes comme les oiseaux, les chauves-souris, les champignons, les nématodes et les rongeurs sont considérés comme des ennemis naturels des insectes ravageurs et/ou des plantes adventices (Miller et Surlykke, 2001 ; Navntoft et al., 2009 ; Ramirez et Snyder, 2009 ; Williams et al., 2009 ; Jabbour et al., 2011). Ainsi, si le rôle de ces espèces avait été pris en compte, la valeur économique du contrôle biologique serait bien supérieure à 450 milliards de dollars américain annuellement.

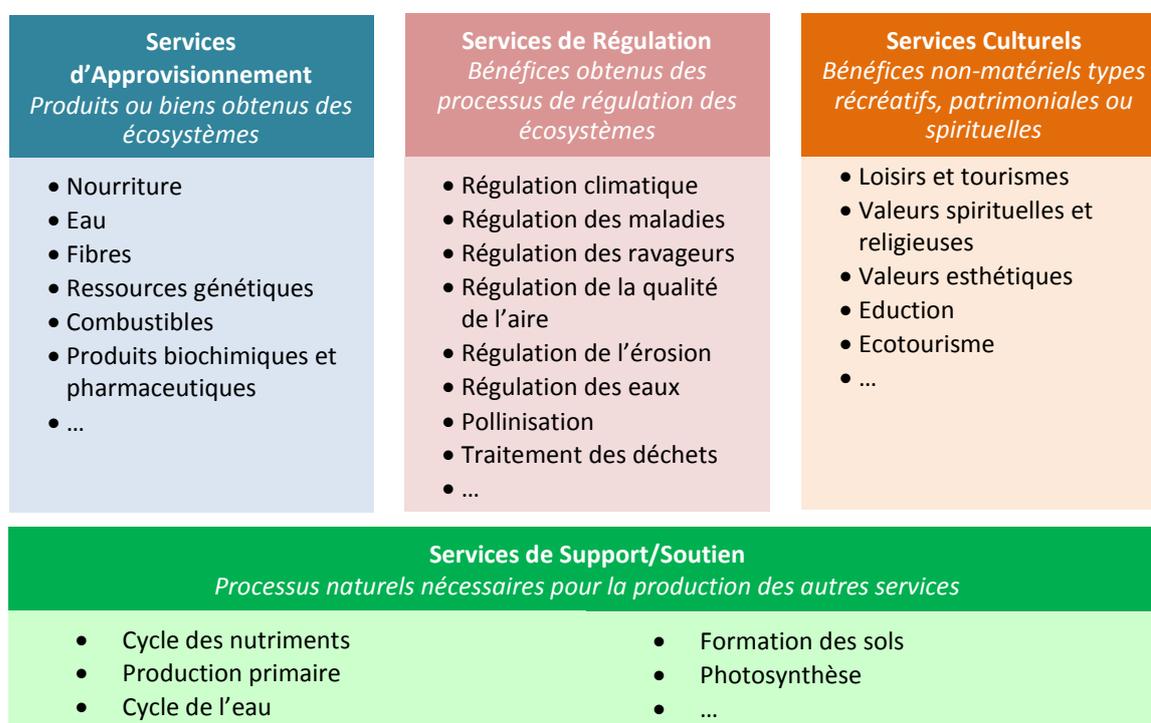


Fig. 1.1 Services écosystémiques décrits dans le rapport du Millenium Ecosystem Assessment, (2005).

Le contrôle biologique est aussi un service écosystémique qui subit un fort impact négatif de la diminution de la biodiversité dans les paysages agricoles car les ennemis naturels des ravageurs de cultures, en particulier les espèces prédatrices, sont souvent les plus fortement touchées par la perte d'habitats (Bruno et Cardinale, 2008). En effet, l'intensification des systèmes de production a tendance à faire régresser les populations des organismes auxiliaires de cultures (biodiversité dite bénéfique voire indispensable) d'une part, et d'autre part, à augmenter la pression des organismes nuisibles (biodiversité indésirable). Une méta-analyse récente, couvrant 66 études, a mis en évidence qu'à la fois la richesse spécifique et l'abondance des insectes prédateurs (ainsi que les oiseaux et les araignées) étaient significativement moins importantes dans des exploitations agricoles conventionnelles (ou intensives) par rapport à des exploitations biologiques. L'abondance des insectes ravageurs et d'autres insectes qui ne sont pas prédateurs était, par ailleurs, plus élevée dans les exploitations conventionnelles (Bengtsson et al., 2005). D'autres travaux de recherches (Bengtsson et al., 2005 ; Hole et al., 2005 ; Vanbergen et al., 2010 ; Crowder et al., 2012) ont montré des effets positifs similaires de l'agriculture biologique sur la richesse et l'abondance des auxiliaires de cultures. A chaque fois, ces résultats sont liés à une réduction de l'utilisation d'insecticides et / ou à une augmentation de la diversité des habitats dans les systèmes agricoles biologiques.

Associée à cette érosion de la diversité en ennemis naturels des ravageurs de cultures, la diminution de la variété au sein de l'espèce végétale cultivée (monoculture) dans ces agroécosystèmes devenus instables et sans défense naturelle, augmente la vulnérabilité des cultures aux attaques des insectes ravageurs et aux maladies (Coderre et Vincent, 1992 ; Plant et Freudenberger, 2005). La monoculture ouvre la voie à l'infestation par les ravageurs et les agents pathogènes en offrant une concentration de ressources et des conditions physiques uniformes (Altieri et Nicholls, 2005). C'est parce que les hybrides de maïs cultivés aux Etats-Unis avaient tous la même base génétique que l'helminthosporiose, maladie due à un champignon microscopique, s'est propagée et a détruit toute la production en 1970. Les pertes dues à cette épidémie se chiffèrent à 1 milliard de dollars américains (Thrupp, 1998).

La fragilisation des défenses naturelles des écosystèmes agricoles a mené à l'utilisation des pesticides à large spectre d'action pour lutter contre les invasions, devenues fréquentes, des ravageurs, adventices ou maladies (Benbrook, 2001). Ceci conduit souvent à plus de mortalité non ciblée des organismes auxiliaires de cultures, à plus de fragilité dans la défense naturelle des agroécosystèmes, et donc à plus de dépendance vis-à-vis de l'utilisation des pesticides (Van den Bosch, 1989). De plus, l'utilisation accrue des produits chimiques a favorisé l'apparition de résistance chez les ravageurs visés par ces pesticides (Ekström et Ekbohm, 2011). La résistance du puceron vert du pêcher (*Myzus persicae* Sulzer) aux insecticides organophosphorés (Devonshire et al., 1998 ; Silva et al., 2012), et l'accroissement rapide de la résistance aux fongicides MBC par le champignon *Pseudocercospora herpotrichoides*, agent causal du Piétin-verse chez le Blé (Lucas et al., 2015) en témoignent directement.

La prise de conscience de l'importance de la biodiversité, en particulier celle des auxiliaires de cultures, et des retombées négatives de l'utilisation intensive des produits chimiques sur la biodiversité, incite de plus en plus à mettre en place des systèmes de cultures plus économes en pesticides et plus respectueux de l'environnement, dans lesquels la préservation de la diversité des auxiliaires et par conséquent le contrôle biologique des ravageurs de cultures constituent un enjeu majeur. L'objectif est de maintenir les conséquences des attaques de ces ravageurs dans des limites économiquement acceptables avec un minimum d'impact sur l'équilibre biologique dans les paysages agricoles. A cet égard, la France et l'Union Européenne se sont engagées dans un processus de réduction de l'emploi de pesticides dans l'agriculture. Ainsi, en France, le plan ECOPHYTO mis en place en 2007 à la suite du Grenelle de l'environnement, vise à réduire l'utilisation des produits phytosanitaires tout en maintenant un niveau de production agricole élevé. Cette démarche française s'inscrit dans un contexte européen qui a conduit à l'adoption de la directive communautaire 2009/128/CE, le 21 octobre 2009 (Butault et al., 2010). Cette directive impose aux états membres d'adopter des plans d'action nationaux pour fixer leurs objectifs quantitatifs, leurs cibles, leurs mesures et leurs calendriers en vue de réduire les risques et les effets de l'utilisation des pesticides sur la santé humaine et l'environnement.

La lutte par conservation et gestion des habitats : une trame de fond des programmes de lutte contre les ravageurs des cultures

Associée à des méthodes de lutte culturales et biologiques, en passant par la sélection variétale, la lutte biologique par conservation et bonne gestion des habitats peut contribuer d'une manière essentielle à atteindre cet objectif. La lutte biologique par conservation se définit comme une pratique de modification de l'environnement ou des pratiques agricoles visant à protéger et favoriser les ennemis naturels des organismes ravageurs, afin de réduire l'impact de ces derniers sur les cultures. Elle consiste à « donner un coup de pouce » aux auxiliaires de cultures naturellement présents dans les agroécosystèmes, en leur fournissant les ressources dont ils ont besoin : hôtes et proies de substitution lorsque les parcelles cultivées en sont dépourvues, pollen et hydrates de carbone (nectar, miellat), sites refuges lors des opérations culturales, et sites d'estivation et d'hivernation (Landis et al., 2000). L'intérêt porté à la lutte biologique par conservation s'est beaucoup accru durant ces deux dernières décennies et le nombre de publications sur le sujet s'est accru de façon considérable (Landis et al., 2000). Aujourd'hui, il est généralement accepté que la lutte biologique conservatrice devrait être la trame de fond de tout programme de gestion des ravageurs des cultures, qu'elle soit biologique ou intégrée (Coll, 2009).

La conservation de la diversité des auxiliaires au sein du paysage agricole peut s'effectuer à des échelles plus ou moins grandes. Ainsi, l'importance du contexte paysager sur la dynamique des auxiliaires de culture est de plus en plus prise en compte (Millán de la Peña et al., 2003 ; Bianchi et al., 2006 ; Maisonhaute et al., 2010 ; Woodcock et al., 2010 ; Veres et al., 2011 ; Sarthou et al., 2014). Les revues de Bianchi et al. (2006), Tschardt et al., (2007) et de Veres et al. (2011) ainsi que les travaux de

Östman et al., (2001) et de Chaplin-Kramer et al., (2011) font ressortir que dans la plupart des situations, les paysages plus complexes, comportant davantage d'habitats semi-naturels, sont associés à une plus grande abondance et à une plus grande diversité d'ennemis naturels. La préservation des auxiliaires passe par l'adaptation des pratiques agricoles telles que le travail du sol, mais aussi le choix de produits phytopharmaceutiques ayant un profil écotoxicologique approprié. A l'échelle locale, la conservation de la diversité des auxiliaires passe essentiellement par la préservation et l'aménagement des habitats naturels et semi-naturels au sein des paysages agricoles. Les habitats semi-naturels, comme les forêts, les haies, les bordures de champs, les terres en jachère et les prés contiennent de nombreuses espèces d'arthropodes bénéfiques, puisqu'ils fournissent un environnement plus stable que les parcelles cultivées (Altieri et Nicholls 2004 ; Bianchi et al., 2006 ; Médiène et al., 2011 ; Rusch et al., 2010). Cette stabilité est due au fait que ces habitats sont plus complexes et qu'ils renferment une plus grande biodiversité que les cultures annuelles, fragilisées par plusieurs années de simplifications et de perturbations régulières (Altieri et Nicholls, 2004). La variété des ressources disponibles dans ces zones non cultivées permet le développement des arthropodes bénéfiques qui se déplacent ensuite vers les parcelles cultivées (Duelli et al., 1990 ; Tscharrntke et al., 2007). Il a en effet été démontré que la quantité et la qualité d'habitats non cultivés adjacents au champ peut affecter la régulation « top-down » des organismes nuisibles (Olson et Wäckers, 2007).

Les bandes enherbées, des habitats non cultivés refuges et sources d'auxiliaires des cultures

Dans de nombreuses zones agricoles en France et partout en Europe, les bandes enherbées constituent les principaux habitats semi-naturels sources d'auxiliaires de cultures. Leur implantation est, aujourd'hui, imposée par les Bonnes Conditions Agro-Environnementales (BCAE) et font partie des critères de conditionnalité des aides perçues dans le cadre de la politique agricole commune de l'Union Européen (PAC). Les avantages attendus de l'implantation de ces bandes enherbées sont (i) la protection des cours d'eau et l'amélioration de la qualité de l'eau et (ii) l'amélioration de l'habitat, par exemple en fournissant des sources de nourriture, couvert de nidification et un abri pour de nombreuses espèces de la faune sauvage (Ovenden et al., 1998 ; Ernoult et al., 2013). En outre, ces structures peuvent potentiellement servir de corridors écologiques dans les paysages agricoles (Ernoult et al., 2013), qui sont bénéfiques à la dispersion et à la circulation des espèces animales ou végétales (Clergeau et Désiré, 1999).

L'installation des bandes enherbées a été reconnue, depuis un certain temps, comme pratique importante pour le contrôle biologique des ravageurs de cultures dans les paysages agricoles. En effet, leur rôle en tant qu'habitat favorable au développement de plusieurs groupes d'arthropodes prédateurs et parasitoïdes (exemple, les carabes, les hyménoptères, les hémiptères, syrphes, araignées, ...) a été montré par plusieurs études (Thomas et Marshall, 1999 ; Sutherland et al., 2001 ; Collins et al., 2002 ; Denys et Tscharrntke, 2002 ; Marshall et Moonen, 2002 ; Woodcock et al., 2005, 2007a, 2008 ;

Marshall et al., 2006 ; Olson et Wäckers 2007 ; Holland et al., 2008 ; Smith et al., 2008 ; Haaland et al., 2011 ; Anderson et al., 2013).

Comment diversifier : quelle structure d'habitats semi-naturels pour quelle diversité d'auxiliaires ?

La réponse à cette question est primordiale pour le développement de la lutte par conservation. En effet, il ne s'agit pas de «diversifier pour diversifier» mais bien de mettre en place des stratégies de diversification optimales (Landis et al., 2000) en tenant compte des mécanismes écologiques qui déterminent les interactions entre les différentes espèces, et par conséquent leur impact collectif dans la régulation des populations de ravageurs. Il est également important de prendre en compte dans ces stratégies, la diversité des besoins biologiques des auxiliaires et la complexité structurale de leurs habitats.

Suivant le type d'interactions qui émergent des assemblages de prédateurs, la conservation de la diversité peut avoir un effet positif, ne pas avoir d'effet ou même impacter négativement la régulation des populations de ravageurs (Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Un effet positif de la conservation de la diversité sur le contrôle biologique des ravageurs peut résulter d'une complémentarité de niches entre les différentes espèces d'auxiliaires. Ce mécanisme implique une partition de ressources entre ces auxiliaires, c'est-à dire une exploitation de proies ou hôtes de différentes espèces, à différents stades de leur cycle de vie, ainsi que la recherche de ces proies ou d'hôtes dans différents microhabitats de l'agroécosystème, ou dans différentes périodes de la journée ou différentes saisons de l'année (Bruno et Cardinale, 2008 ; Letourneau et al., 2009). La complémentarité de niches conduit à une interaction additive ou synergique entre les auxiliaires, qui s'explique par le fait qu'une communauté diversifiée d'auxiliaires peut exercer un contrôle égal ou supérieur à la somme des effets isolés de chaque auxiliaire seul (Snyder et al., 2005). Bien que la théorie prédise une partition de ressources entre les auxiliaires de cultures, peu de données soutiennent que la complémentarité de niche augmente la suppression des ravageurs. Cela est peut être dû à la difficulté d'identifier les proies ou les hôtes préférentiels de ces auxiliaires, ou parce que de nombreuses études ont été menées dans les champs agricoles homogènes sans beaucoup de possibilité pour que la partition de ressources ne surgisse (Ives et al., 2005 ; Bruno et Cardinale, 2008).

La conservation de la diversité en auxiliaires peut améliorer le contrôle biologique des ravageurs à travers un effet échantillonnage « sampling effect » (Straub et Snyder, 2006 ; Loreau et Hector, 2001 ; Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Ce mécanisme correspond au fait que l'augmentation de la diversité des auxiliaires augmente la probabilité que des espèces clés, particulièrement efficaces, soient présentes dans la communauté. L'efficacité de ces espèces est due à leur abondance relativement importante, leur capacité de recherche et de capture de proies, leur fécondité élevée, leur longévité, ou encore leur potentiel concurrentiel (Letourneau et al., 2009). Par conséquent, la performance de la communauté d'auxiliaires en matière de contrôle

biologique peut être entraînée principalement par la présence de ces espèces les plus performantes. Bien sûr, le contraire peut aussi se produire c'est-à-dire la probabilité d'inclure un auxiliaire fortement perturbateur peut s'accroître en augmentant la diversité (Loreau et Hector, 2001). Ceci entraîne des interactions négatives entre les auxiliaires, la plus étudiée étant la prédation intra-guilde. Celle-ci est largement répandue dans les communautés de prédateurs et désigne le fait qu'un prédateur puisse se nourrir d'un autre prédateur, alors que ceux-ci ont pour cible une proie commune. La conservation de la diversité en prédateurs intra-guildes pourrait donc affecter négativement le contrôle biologique des ravageurs de cultures.

Prendre en compte ces interactions entre auxiliaires permet donc d'orienter la gestion des habitats de manière à maximiser les interactions positives entre auxiliaires. Par ailleurs, et afin d'atteindre cet objectif, il est également important de comprendre précisément par quels moyens ces habitats et leur gestion influencent la structure fonctionnelle des communautés d'auxiliaires.

Les modifications apportées à la structure de la végétation, première et principale forme structurale des bandes enherbées et autres habitats non cultivés, constituent un facteur clé à travers lequel la gestion de ces habitats peut jouer un rôle important dans la structuration des communautés d'auxiliaires (Morris, 2000 ; Woodcock et al., 2005 ; Woodcock et Pywell, 2010). Ainsi, comprendre les effets de la complexité structurale de la végétation sur les communautés d'auxiliaires pourrait être fondamental pour orienter la gestion des habitats dans le but de maintenir une stabilité dans leur fonction répressive contre les ravageurs (Butler et al., 2007 ; Tschardt et al., 2007). Des travaux de recherche ont déjà étudié l'impact des communautés végétales sur les performances d'invertébrés auxiliaires (voir Agrawal et al., 2006 ; Kagata et Ohgushi, 2006). Les résultats de ces recherches montrent que la réponse de ces derniers varie entre les groupes d'espèces (par exemple, les carabes et les araignées préfèrent les graminées alors que les hyménoptères parasitoïdes, les syrphes, les coccinellidae, ... sont attirés par les plantes à fleurs), et parfois au sein du même groupe entre espèces (Gobbi et Fontaneto, 2008). Cette variabilité de réponses des invertébrés est due à leurs besoins biologiques différents (Olson et Wäckers, 2007). Bien que ces études aient produit des résultats contradictoires concernant les réponses des individus ou des populations d'auxiliaires à la diversité de la végétation, elles s'accordent sur le rôle positif de cette diversité en matière de conservation de la diversité de ces auxiliaires. Une grande diversité végétale pourrait, en effet, offrir une diversité de niches pour l'alimentation, la reproduction et l'hivernation de ces auxiliaires (Denis et al., 1998 ; Morris, 2000 ; Woodcock et Pywell, 2010).

Contrairement à la diversité végétale, moins d'attention a été accordée à la relation entre la complexité structurale de la végétation et la structure des communautés d'auxiliaires (mais voir Dennis et al., 1998 ; Brose, 2003 ; Woodcock et al., 2005 ; Woodcock et al., 2007b ; Woodcock et Pywell, 2010). Un certain nombre de caractéristiques structurales de la végétation pourraient être cruciales dans la structuration des communautés d'arthropodes : l'architecture (Woodcock et al., 2005 ;

Woodcock et al., 2007b ; Woodcock et Pywell, 2010), l'hétérogénéité (Brose, 2003) et la hauteur (Dennis et al., 1998 ; Kruess et Tschardtke, 2002) de la végétation. Le pourcentage du sol nu a aussi été identifié comme facteur important, susceptible d'influencer la structure des communautés de carabes (Cameron et Leather, 2012). Par conséquent, les efforts de recherche devraient être élargis à cet effet de la complexité structurale de la végétation sur la structure fonctionnelle des communautés d'auxiliaires. Cela pourrait contribuer à identifier les facteurs d'habitat qui structurent les communautés d'auxiliaires et compléter les connaissances sur comment favoriser les interactions positives entre les auxiliaires de cultures, et ainsi optimiser le service du contrôle biologiques.

Aussi bien les interactions entre auxiliaires, que la variation de leurs réponses aux conditions d'habitats, peuvent être influencées par la variation des traits de vie des espèces et par conséquent leur diversité fonctionnelle. En effet, les études sur le lien biodiversité-fonctionnement écosystémique suggèrent que c'est la diversité fonctionnelle plutôt que la richesse spécifique qui détermine les processus écologiques, tels que la suppression des ravageurs (Schmitz, 2007, 2009 ; Bruno et Cardinale, 2008). Ainsi, selon Petchey et Gaston, (2002), les assemblages de prédateurs avec une grande diversité fonctionnelle présentent probablement un grand degré de complémentarité de traits associés à la capture et à la consommation de proie. Cette complémentarité pourrait augmenter l'efficacité d'auxiliaires et par conséquent le contrôle biologique des ravageurs (Straub et al., 2008 ; Woodcock et al., 2010).

La taille des auxiliaires est l'un des traits fonctionnels clés qui déterminent la nature d'interactions entre les espèces (Delclos et Rudolf, 2011; Rudolf, 2012) et, par conséquent, comment la diversité de ces auxiliaires peut affecter le contrôle biologique (Brose, 2010 ; Rudolf, 2012). Ce trait influence le choix de la taille, de la gamme et du taux de consommation des proies (Cohen et al., 1993). La taille détermine également la masse corporelle des espèces ainsi que la biomasse totale de la communauté (Woodward et al., 2010).

Selon Delclos et Rudolf, (2011) et Rudolf, (2012), la variation de la taille dans une communauté de prédateurs peut augmenter la suppression de ravageurs par l'augmentation de la taille moyenne au sein de la communauté, qui augmente le taux de recherche et de prédation par prédateur (Rudolf, 2012). La complémentarité de niches pourrait s'appliquer aux effets écologiques de la variation de la taille chez les prédateurs (Woodward et Hildrew, 2002 ; Rudolf, 2012). En effet, l'augmentation de la gamme de taille des prédateurs est susceptible d'augmenter la partition des ressources en termes de taille des proies (Woodward et Hildrew, 2002) et, par conséquent, d'améliorer le contrôle biologique par complémentarité des niches (Rudolf, 2012). La présence d'espèces de différentes tailles dans une communauté de prédateurs pourrait toutefois conduire à l'augmentation des interférences négatives entre ces prédateurs (par exemple, la prédation intra-guilde). Ces interactions antagonistes devraient diminuer l'efficacité de ces prédateurs à contrôler les populations de ravageurs (Delclos et Rudolf, 2011 ; Rudolf, 2012).

La taille de certains auxiliaires comme les carabes est souvent utilisée comme un indicateur de la qualité de l'habitat (Bommarco, 1998 ; Eyre et al., 2013). La distribution de ce trait au sein d'une communauté de carabes donne des indications sur les différents types de stress environnemental (McGeoch, 1998 ; Ribera et al., 2001). En règle générale, plus le niveau de perturbation est élevé, plus les petites espèces de carabes sont abondantes et moins on trouve des carabes de grande taille. Ces derniers sont plus abondants dans les habitats les moins perturbés (McGeoch, 1998 ; Ribera et al., 2001).

Conclusion : Il est aujourd'hui largement acquis que le développement de méthodes de lutte contre les ravageurs de cultures plus respectueuses de l'environnement dépend de la réduction de l'utilisation des pesticides et, par conséquent, de la mise en place de systèmes cultureux favorisant la biodiversité des auxiliaires de cultures.

Toutefois, l'augmentation simple de la diversité peut avoir, au lieu de son effet positif, des effets négatifs sur la régulation des populations des ravageurs. Cette divergence d'interactions entre diversité et contrôle biologique est déterminée par une multitude de mécanismes écologiques qui déterminent l'impact collectif des auxiliaires. Par conséquent, il est bien important de s'attarder sur ces mécanismes afin de développer des pratiques culturelles permettant une contribution optimale des auxiliaires des cultures. Il est également important de comprendre précisément par quels moyens la conservation et la gestion des habitats peut influencer la structure fonctionnelle des communautés de ces auxiliaires, étant donné la variété des besoins biologiques de ces derniers.

Enfin, se focaliser sur la diversité fonctionnelle plutôt que la richesse spécifique ou l'abondance des auxiliaires devrait augmenter notre capacité d'identifier la diversité optimale et d'améliorer les pratiques du contrôle biologique par conservation.

Les carabes : des prédateurs généralistes particulièrement efficaces dans le contrôle biologique des ravageurs de cultures

Les carabes (Carabidae : Coleoptera) constituent un groupe important d'insectes auxiliaires dont la conservation dans les paysages agricoles est ciblée par l'installation des bandes enherbées et des habitats semi-naturels en général. La famille des *Carabidae* est très diversifiée et compte plus de 40.000 espèces à travers le monde (Lövei et Sunderland, 1996), dont près de 2.700 espèces connues en Europe (Wachmann et al., 1995 cités par Kromp, 1999) et entre 900 et 1.000 en France (Opie, 2015). De distribution cosmopolite, les carabes se rencontrent dans tous les types d'habitats, agricoles ou autres (Kromp, 1999 ; Holland et Luff, 2000 ; Larochelle et Larivière, 2003). Certains carabes sont même bien adaptés aux habitats très ouverts et les plus fortement perturbés tels que les champs de céréales (Holland, 2002), et des espèces comme *Pterostichus melanrius*, *Poecilus cupreus*, ou encore *Harpalus affinis* peuvent être très nombreuses dans les parcelles agricoles (Fournier et Loreau, 1999 ; Thomas et al., 2001 ; Grandchamp et al., 2005).

Les carabes sont souvent classés en deux groupes en fonction de leur cycle de vie. On retrouve, d'une part, les « reproducteurs printaniers » qui hibernent ou entrent en diapause à l'état adulte, se reproduisent au printemps ou au début de l'été puis meurent dans la plupart du temps, d'autre part, les « reproducteurs automnaux » qui se reproduisent à l'automne puis les larves hibernent et deviennent adultes durant la saison estivale suivante (Hagen et al., 1999).

L'importance des carabes en tant qu'agents de contrôle biologique dans les écosystèmes agricoles ainsi que dans d'autres écosystèmes a souvent été la principale raison de les étudier. En effet, les carabes sont en général des prédateurs polyphages, et donc ennemis naturels de plusieurs ravageurs de cultures (Lövei et Sunderland, 1996 ; Kromp, 1999 ; Sunderland, 2002). Leur efficacité à limiter les populations de ces ravageurs a notamment été démontrée contre les limaces (Symondson, 1994 ; Mair et Port, 2001 ; McKemey et al., 2001 ; Oberholzer et Frank, 2003 ; Rouabah et al., 2014), les chenilles de papillon (Hondo et Morimoto, 1997), les pucerons (Collins et al., 2002 ; Madsen et al., 2004), autres coléoptères, notamment les taupins (Sauvage et Milou, 2008), mais aussi contre certaines mouches phytophages du genre *Delia* (Humphreys et Mowat, 1994). Bien que les Carabes soient souvent considérés comme des prédateurs polyphages, le régime alimentaire de l'ensemble de cette famille est très diversifié, et varie de la prédation stricte à la phytophagie relativement spécialisée. La prédation stricte se rencontre surtout parmi les représentants des genres : *Carabus*, *Calosoma*, *Cicindella*, *Notiophilus*, ... (Lindroth, 1992 ; Dajoz, 2002 ; Ribera et al., 2001 ; Sunderland, 2002). Les espèces appartenant aux genres *Agonum*, *Bembidion*, *Calathus*, *Pterostichus*,... présentent une polyphagie avec prédominance des animaux dans le régime alimentaire (Lindroth, 1992 ; Dajoz, 2002 ; Ribera et al., 2001 ; Sunderland, 2002), alors que Les *Amara*, *Harpalus*, *Badister*,... sont phytophages (granivores) prédominants (Lindroth, 1992 ; Dajoz, 2002 ; Ribera et al., 2001 ; Sunderland, 2002). Des travaux de recherches ont mis en avant ces carabes granivores comme régulateurs de mauvaises herbes (Holland, 2002 ; Gaines et Gratton, 2010). Certains *Zabrus*, autres carabes phytophages, sont en revanche considérés comme nuisibles aux céréales. C'est le cas en particulier de *Zabrus tenebrioides* Goeze, 1777 (Lindroth, 1992 ; Dajoz, 2002).

En général, les larves des carabes ont tendance à être plus restreints dans leur alimentation, et sont souvent plus carnivores que les adultes (Lövei et Sunderland, 1996), comme cela a été montré par exemple chez les larves de *P. melanarius* (Thomas et al, 2009). Les larves de certaines espèces du genre *Brachinus*, *Lebia* et *Peleciium* sont des ectoparasitoïdes d'autres insectes ou arthropodes (Saska et Honěk, 2004 ; Kotze et al., 2011).

Etant donné leur diversité spécifique, les carabes ont probablement aussi un niveau élevé de diversité des traits associés à la capture et la consommation des proies. En effet, et bien que superficiellement la plupart des espèces de carabes semblent avoir la même forme du corps, il y a des différences spécifiques et des particularités morphologiques de chaque espèce qui reflètent les exigences particulières pour sa niche (Loreau, 1983 ; Bauer et al, 1998 ; Kromp, 1999). Les carabes présentent des variations

importantes en ce qui concerne la taille de leur corps. Les plus grandes espèces (*Carabus*) sont près de 20 fois plus grandes que les plus petites (*Dyschirius*). Autant dire que ces espèces des extrêmes du gradient de taille ne partagent certainement pas les mêmes exigences écologiques et n'utilisent ni l'espace, ni les ressources disponibles de la même manière. En plus, il a été montré une relation entre la taille moyenne des carabes et celle de leurs proies (Loreau, 1983 ; Weather, 1988 cité par Dajoz, 2002 ; Lang et al., 1999). Cette diversité de taille peut conduire à une complémentarité dans l'utilisation des ressources.

Les assemblages de carabes en milieu agricole dépendent de plusieurs facteurs agissant à des échelles plus ou moins larges, pouvant aller des caractéristiques locales de l'habitat jusqu'à la structure du paysage. Les carabes sont connus pour être très sensibles à un ensemble de pratiques de gestion typique de l'agriculture intensive (Kromp, 1999 ; Holland et Luff, 2000 ; Aviron et al., 2005), comprenant en particulier, le travail du sol (Menalled et al., 2007 ; Nash et al., 2008), l'utilisation des pesticides (Epstein et al., 2001 ; Nash et al., 2008 ; Attwood et al., 2008), la nature et la quantité des fertilisants (Zhang et al., 1997 ; Söderström et al., 2001) et la rotation des cultures (Booij et Noorlander, 1992 ; Dauber et al., 2005). Le type de culture et le système de production influencent également les communautés de carabes dans les agroécosystèmes (Kromp, 1999 ; Bengtsson et al., 2005).

Le paysage, à travers son hétérogénéité, est un second paramètre régulant les communautés de coléoptères carabiques (Östman et al., 2001 ; Aviron et al., 2005 ; Schweiger et al., 2005 ; Tscharrntke et al., 2007 ; Maisonhaute et al., 2010 ; Woodcock et al., 2010). Plusieurs études ont ainsi mis en évidence l'effet positif l'hétérogénéité du paysage et la présence des habitats non cultivés sur les communautés de carabes (Purtauf et al., 2005a,b ; Werling et Gratton, 2008 ; Maisonhaute et al., 2010).

A l'échelle locale qui nous intéresse dans le cadre de cette thèse, la gestion et la structure (complexité structurale de la végétation) des habitats non cultivés en bordures de parcelles constitue un facteur important dans la structuration des communautés carabiques (Dennis et al., 1998 ; Brose, 2003 ; Woodcock et al., 2005 ; Griffiths et al., 2007 ; Woodcock et al., 2007a ; Woodcock et Pywell, 2010).

Objectif, questions, hypothèses et démarche de recherche de la thèse

Le travail de thèse présenté ici s'inscrit dans le deuxième axe du projet de recherche de l'équipe « Agriculture Durable - Laboratoire Agronomie-Environnement Nancy-Colmar » (encadré 01) et a comme objectif général de **Progresser sur les connaissances permettant de comprendre comment la gestion des bandes enherbées permet d'améliorer le service du contrôle biologique exercé par les carabes de différentes tailles sur les populations d'invertébrés ravageurs de cultures**. Il s'agit en particulier, d'examiner **(1)** les mécanismes écologiques qui déterminent la relation entre la diversité fonctionnelle (de taille) des carabes et le service du contrôle biologique qu'ils rendent à l'agriculture (i.e. Déterminer par quels mécanismes les changements de cette diversité affecte positivement le contrôle biologique), et **(2)** les effets de la gestion des bandes enherbées sur la structure (végétale) de ces habitats non cultivés, et par conséquent sur la structure fonctionnelle des communautés carabiques.

De cet objectif général se décline deux questions de recherche pour lesquelles nous avons émis des hypothèses :

- 1-Comment les changements dans la diversité de taille chez les carabes influencent la suppression des ravageurs invertébrés ? Concrètement il est question de montrer si l'augmentation de la diversité de taille chez les carabes augmente la suppression des proies par complémentarité de niches entre espèces de différentes tailles ou par effet d'échantillonnage « *sampling effect* » ?

Notre hypothèse pour cette première question de recherche est que l'augmentation de la diversité de la taille chez les carabes augmente leur efficacité de supprimer des proies par complémentarité de niches entre espèces de différentes tailles (effet additif entre petits, moyens et gros carabes).

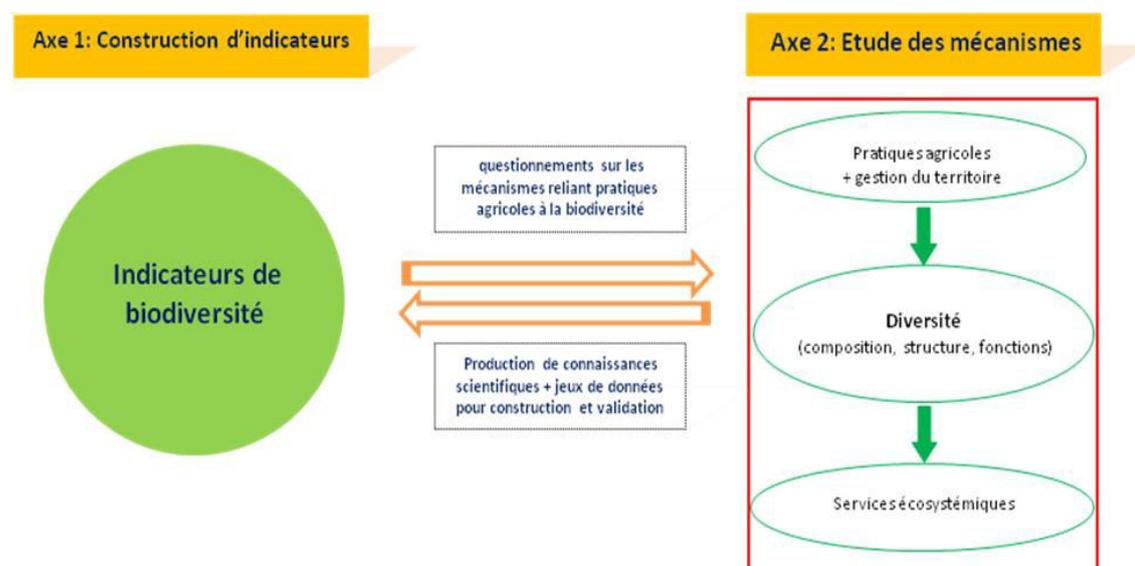
- 2-Comment la gestion des bandes enherbées influence cette diversité de taille chez les carabes, à travers le changement de la structure de la végétation de ces habitats non cultivés ? Les effets de plusieurs pratiques de gestion des bandes enherbées ont été bien étudiés. Notre but n'est pas de réitérer ces réponses, mais plutôt, d'étudier comment la modification structurale de la végétation pourrait servir d'indicateur de l'influence des pratiques de gestion sur la structure des communautés carabiques.

Trois hypothèses ont été émises pour cette deuxième question de recherche

- (i) la gestion des bandes enherbées augmente la diversité et la densité des carabes à travers l'augmentation de l'hétérogénéité du couvert végétal.*
- (ii) Contrairement à la fauche qui homogénéise la végétation, le travail du sol favorise la remontée des graines, enrichit la diversité fonctionnelle qui augmente l'hétérogénéité du couvert végétal et donc la diversité et la densité des carabes.*
- (iii) la réponse des carabes à la structure de la végétation varie en fonction de la taille des espèces.*

Encadré 1.1 Projet de recherche de l'équipe « Agriculture Durable - Laboratoire Agronomie-Environnement Nancy-Colmar »

L'équipe « agriculture durable » du Laboratoire Agronomie-Environnement Nancy-Colmar conduit des recherches ayant pour objectif de construire des indicateurs qui évaluent les effets des pratiques agricoles et de la gestion des paysages sur différents services écosystémiques de la biodiversité, dont le contrôle biologique des ravageurs de cultures (mais également la pollinisation, la fertilité des sols et la valeur fourragère et patrimoniale des prairies). Le projet de recherche de cette équipe est organisé autour de deux axes, un axe consacré à la construction proprement dite des indicateurs et un second dédié à l'étude des mécanismes et processus liés aux différents services écosystémiques.



Le choix des indicateurs développés dans le premier axe oriente les travaux du second axe sur l'acquisition de connaissances sur les mécanismes. Le travail d'évaluation des indicateurs et notamment de leur qualité prédictive, qui constitue une étape indispensable de la démarche de construction des indicateurs (Bockstaller et al., 2008), amène à mettre en évidence certaines limites et améliorations souhaitables. Il peut donc générer de nouveaux questionnements scientifiques sur les processus mal pris en compte par la première version de l'indicateur à renvoyer au second axe. En retour, les travaux du second axe nourrissent ceux du premier en fournissant des éclairages sur certains mécanismes et des jeux de données pour la construction et la validation des indicateurs.

Pour répondre à nos questions de recherche, nous avons suivi la démarche expérimentale suivante.

Ainsi, la première question a été abordée par la mise en place d'une expérimentation en conditions contrôlées pour comparer l'efficacité de prédation entre des assemblages de carabes qui ont différents niveaux de diversité de taille : faible, moyen et élevé. Ces assemblages de carabes ont été créés en utilisant une approche de groupes fonctionnels. La comparaison de l'efficacité de prédation entre ces assemblages a été faite dans des microcosmes sur un assemblage de proies, composée d'adultes et œufs de *Deroceras reticulatum* (la Petite limace grise ou Louche), de larves de *Tenebrio molitor* (le ténébrion meunier), des œufs de l'escargot *Helix aspersa* et enfin de larves du puceron des céréales *Rhopalosiphum padi*. La variation de la composition spécifique des assemblages créés a été utilisée pour vérifier s'il y avait effet additif entre les différentes espèces concernant la suppression de proies. Cette première expérimentation a été réalisée dans la ferme expérimentale de l'INRA de Mirecourt.

Pour répondre à notre deuxième question de recherche, un dispositif expérimental a été mis en place dans une exploitation agricole du CIVAM Oasis (Centre d'Initiatives pour Valoriser l'Agriculture et le Milieu rural) dans la plaine céréalière de Champagne crayeuse en Champagne-Ardenne. Ce dispositif a permis de mettre en lien des caractéristiques structurales (hétérogénéité, composition, hauteur, ...) du couvert végétal des bandes enherbées avec la diversité de taille chez les carabes. Ainsi, cinq modes de gestion (une fauche, deux fauches, un déchaumage superficiel, un déchaumage superficiel suivi d'une fauche et un témoin) ont été appliqués à des bandes enherbées dans le but de créer des traitements qui sont différents par leur structure de la végétation. Une approche d'arbre de régression a été utilisée pour identifier et hiérarchiser les composantes structurales de la végétation de ces bandes enherbées selon l'importance de leurs effets sur la structure fonctionnelle de communautés carabiques. La distribution des carabes entre bandes enherbées et parcelle a été examinée.

Organisation générale du manuscrit

La rédaction de notre manuscrit de thèse est séparée en Quatre chapitres :

Le premier chapitre intitulé « la biodiversité et le service du contrôle biologique de ravageurs » est une revue bibliographique sur le rôle que jouent la biodiversité (végétale et celle des auxiliaires) au sein des paysages agricoles, dans la régulation des populations des ravageurs de cultures. Nous évoquerons, d'abord le rôle de la diversité végétale. Nous présenterons ensuite les divergences de compatibilité entre contrôle biologique des ravageurs et diversité de l'entomofaune auxiliaire des cultures. Nous ferons, enfin, un tour d'horizon des approches utilisées pour évaluer ce service du contrôle biologique rendu par cette entomofaune auxiliaire et nous présenterons, les avantages et les inconvénients à prendre en considération dans les futures études sur le rôle que jouent les auxiliaires dans la régulation des populations de ravageurs.

Le deuxième chapitre présenté sous forme d'un article scientifique intitulé « *Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression* » et

publié en 2014 dans le journal *Ecological entomology*, présentera les résultats de la première expérimentation de notre recherche. Cette partie traite du lien entre la diversité fonctionnelle (de taille) des carabes et leur efficacité de prédation. Dans ce chapitre nous aborderons les différents types de mécanismes et d'interactions qui peuvent émerger des assemblages de carabes et qui déterminent leur efficacité de prédation. Ainsi, sont abordés, la complémentarité de niches, le *sampling effect*, la redondance fonctionnelle et la prédation intra-gilde. Les résultats de cette partie sont discutés dans un contexte d'effet de ces interactions sur le service de contrôle biologique rendu par les carabes.

Le troisième chapitre est présenté également sous forme d'un article scientifique intitulé « *Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins* » et publié en 2015 dans le journal *Agriculture, Ecosystems & Environment*. Ce chapitre présentera les résultats de notre deuxième expérimentation qui porte sur les effets de la gestion et de la complexité structurale de la végétation des bandes enherbées sur la diversité de taille chez les carabes. Ce chapitre identifiera les composantes structurales de la végétation de ces bandes enherbées selon l'importance de leurs effets sur la structure fonctionnelle de communautés carabiques. Y sont discutés le rôle des bandes enherbées en tant qu'habitat de refuge pour les carabes ainsi que la diversité et la contradiction des réponses à la structure de végétation par les carabes de différentes tailles.

Le quatrième chapitre sera consacré à une discussion générale des résultats obtenus dans les deux parties de notre travail, avant de préciser ses limites et de conclure sur ses perspectives.

CHAPITRE 1

Le contrôle biologique des ravageurs, un service écosystémique de la biodiversité

Chapitre 1. Le contrôle biologique des ravageurs, un service écosystémique de la biodiversité

L'objectif de ce chapitre est de faire un état des connaissances acquises sur le rôle de la biodiversité (végétale et celle de l'entomofaune auxiliaire de cultures) au sein des paysages agricoles, dans le contrôle biologique des ravageurs de cultures. Nous avons mis en évidence la complexité de la relation entre la diversité des auxiliaires et leur capacité collective à contrôler les populations des ravageurs de cultures, celle-ci varie du positif au négatif. Nous avons également décrit les mécanismes écologiques qui, en théorie, déterminent les interactions entre les différentes espèces auxiliaires, et par conséquent le type de relation entre leur diversité et leur capacité collective à contrôler les populations de ravageurs. Nous avons ensuite fait un tour d'horizon des approches expérimentales utilisées pour évaluer le service du contrôle biologique rendu par les auxiliaires de cultures, en présentant leurs avantages et inconvénients.

Le contrôle biologique des ravageurs, un service écosystémique de la biodiversité

1-Introduction

Le contrôle biologique « *Biological control* » des ravageurs de cultures est l'un des plus importants services écosystémiques délivrés par la biodiversité (Wilby et Thomas, 2002 ; Gurr et al., 2003 ; Fiedler et al., 2008). Ce service évalué à plus de 450 milliards de dollars américain annuellement à l'échelle mondiale (Costanza et al., 1997), repose sur la fonction de régulation d'organismes (plantes, animaux ou protistes) nuisibles aux cultures par d'autres organismes vivants (prédateurs, parasitoïdes et pathogènes) utiles à l'agriculture (Altieri et Nicholls, 1999 ; Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Le contrôle biologique s'effectue aussi bien dans des écosystèmes naturels qu'anthropisés (agroécosystèmes). Au niveau de ces derniers, la plupart des arthropodes ravageurs (95%, 100 000 espèces) sont naturellement contrôlés, contre seulement 5 000 espèces qui sont contrôlées par l'ensemble des méthodes de lutttes actuellement employées (van Lenteren, 2008).

Le rôle de la diversité biologique dans la gestion des ravageurs a été rapporté par un grand nombre d'auteurs (Andow, 1991 ; Gurr et al., 2003 ; Simon et al., 2010). Il a été montré, par exemple, qu'une diversité de plantes pouvait améliorer la gestion des ravageurs dans les systèmes agricoles modernes (Andow, 1991). De plus, le fait d'avoir une diversité d'auxiliaires de cultures est également important pour contrôler les ravageurs (Wilby et Thomas, 2002 ; Cardinale et al., 2003 ; Letourneau et al. 2009). Plusieurs autres auteurs (Cardinale et al., 2003 ; Chang et Snyder, 2004 ; Kristin et al., 2005 ; Snyder et al., 2006 ; Straub et al., 2008) ont établi le lien entre diversité biologique dans les agroécosystèmes et le contrôle biologique des ravageurs de cultures. Ils suggèrent ainsi, qu'un écosystème agricole stable dans lequel ces ravageurs seraient contrôlés doit comporter une certaine diversité végétale et d'auxiliaires.

2. Diversité végétale et le service du contrôle biologique

La littérature fournit, depuis déjà plusieurs années, des dizaines d'exemples d'expérimentations où on a démontré que la diversification des systèmes de cultures conduit à réduire les populations de ravageurs (Tableau 1.1). Ainsi, comme cela a été démontré avec la mouche du chou *Delia brassicae* (Ryan et al., 1980), les plantes hôtes des ravageurs en polyculture hébergeraient moins de phytophages car ces derniers auraient d'avantage de difficultés à les localiser et les quitteraient plus rapidement. Une review de 150 études a montré que les agroécosystèmes diversifiés, à l'opposé de ceux conduits en monoculture, présentent dans 62% des cas une faible densité de ravageurs (Risch et al., 1983). En utilisant une méta-analyse similaire, portant sur 21 études, Tonhasca et Byrne, (1994) ont constaté que la densité des insectes ravageurs était significativement plus faible dans les cultures diversifiées que dans les monocultures, cela dans près de 60% des comparaisons. Plus récemment, Medeiros et al., (2009) ont pu démontrer que la culture de la tomate en association avec le coriandre (*Coriandrum sativum* L.) et le galinsoga à petites fleurs (*Galinsoga parviflora* Cav.) s'accompagne d'une réduction de l'abondance d'un important ravageur de cette culture, *Tuta absoluta* (Meyr)

d'une part, et d'une augmentation de la diversité et de l'abondance des arthropodes auxiliaires d'autre part. De même, Hummel et al., 2009b rapportent que les pontes de *Delia spp.* (Diptera: Anthomyiidae) sont moins importantes dans les mélanges Colza-blé.

Tableau 1.1 Exemples d'études montrant un effet positif de l'augmentation de la diversité végétale sur la réduction de l'abondance des populations de ravageurs.

Ravageurs	Système	Critère de réponse	Référence
la mouche du chou <i>Delia brassicae</i>	Communautés de plantes cultivées	Ponte	Ryan et al., (1980)
la Coccinelle du haricot <i>Epilachna varivestis</i>	Communautés de plantes cultivées	Densité	Andow, (1990)
l'altise des crucifères <i>Phyllotreta cruciferae</i>	Association brocoli et espèces de Vicia	Densité	Garcia et Altieri, (1992)
Huit espèces de ravageurs	Plusieurs espèces de <i>Brasica</i> et un trèfle	Abondance	Finch et Kienegger, (1997)
Une Cercope <i>Clastoptera xanthocephala</i>	Communautés de plantes expérimentales	Abondance	Wilsey et Polley, (2002)
Une communauté d'insectes formant de galles	Forêt tropicale naturelle	Abondance de galles et richesse	Cuevas-Reyes et al., (2003)
Neuf espèces De ravageurs	Communautés de plantes expérimentales	Charge de ravageur	Otway et al., (2005)
Une communauté de ravageurs	Forêt tropicale naturelle	Phytophagie	Massey et al., (2006)
Une communauté de ravageurs	Prairies extensives	Phytophagie	Unsicker et al., (2006)
Une communauté de ravageurs	Forêt boréale	Abondance et phytophagie	Vehviläinen et al., (2006)
Fourmi herbivore <i>Atta cephalotes</i>	Système agroforestier et café	Phytophagie	Varón et al., (2007)
La mineuse de tomate <i>Tuta absoluta</i>	Tomate, Coriandre et Galinsoga à petites fleurs	Densité	Medeiros et al., (2009)

La relation négative entre diversité végétale et accroissement des populations de ravageurs s'étend souvent pour inclure les écosystèmes forestiers, dans lesquels l'invasion par les insectes ravageurs est nettement plus grande dans les peuplements monospécifiques, en comparaison avec les plurispécifiques (Speight et Wylie, 2001). Dans une méta-analyse examinant 54 études qui représentent une part significative des expérimentations publiés sur le sujet, Jactel et al., (2005), étaient capable de démontrer que les espèces d'arbres se développant dans des peuplements plurispécifiques souffraient moins des dommages causés par les ravageurs, ou étaient moins colonisés par ces derniers, cela contrairement aux peuplements purs. La seule exception concerne les insectes ravageurs polyphages ; Ces insectes peuvent coloniser d'abord des espèces

hôtes favorables au développement de leurs populations avant de migrer sur d'autres espèces moins favorables, selon le « processus de contamination ». D'après ces auteurs, trois principaux mécanismes écologiques sont à prendre en compte pour expliquer la réduction des dommages dans les peuplements mélangés : l'accessibilité réduite aux arbres hôtes par les ravageurs, un plus grand impact des ennemis naturels et l'acquisition d'une résistance aux ravageurs par les espèces d'arbres sensibles.

Le rôle positif que joue la diversification des systèmes de cultures dans la réduction des populations de toutes ou quelques espèces de ravageurs est illustré dans plusieurs autres études (Russell, 1989 ; Landis et al., 2000 ; Hooks et Johnson, 2003 ; Aquilino et al., 2005 ; Jactel et al., 2005 ; Björkman et al., 2007 ; Scherber et al., 2010 ; Haddad et al., 2011). Plus encore, selon certains de ces auteurs, la diversification ciblée des écosystèmes agricoles est de plus en plus utilisée, avec succès, pour lutter contre les ravageurs en réduisant la concentration de plantes hôtes ou en fournissant des caractéristiques de l'habitat qui permettent d'améliorer l'action des auxiliaires. Les quelques exemples où cette diversification n'avait pas un net effet positif sur le contrôle biologique des ravageurs demeurent des cas isolés (Harmon et al., 2003 ; Hummel et al., 2009a, 2009b, 2010).

2.1. Les effets « top-down » et « bottom up » de la diversité végétale sur les populations de ravageurs

L'effet de la diversité végétale sur les populations de ravageurs repose sur les différentes relations multi-trophiques (plante-ravageur-ennemis naturels) au sein des agroécosystèmes (Fig. 1.2). Ces interactions plus ou moins complexes (Gurr et al., 2003 ; Scherber et al., 2010 ; Haddad et al., 2011) ont comme base commune le végétal, en population ou en communauté, qui, par ses diverses propriétés, générera des réactions relativement déterminées, directes et indirectes, sur les communautés d'arthropodes, i.e. sur les niveaux trophiques supérieurs et entre niveaux trophiques supérieurs, voire au sein d'une même guildes trophique.

- L'effet « bottom up »

La diversité végétale permet de contrôler directement (effet « bottom-up ») les populations des ravageurs tout d'abord, à travers l'hypothèse de concentration des ressources (Root, 1973 cité par Andow, 1991). Selon cette hypothèse, les ravageurs ont davantage de difficultés à localiser leurs plantes hôtes et les quittent plus rapidement (balance émigration/immigration modifiée) lorsque celles-ci sont en situation de polyculture. Cette hypothèse prédit, ainsi, une relation négative entre la diversité végétale et le niveau de phytophagie par les ravageurs, indépendamment de toute interaction avec leurs ennemis naturels. Plusieurs mécanismes sont probablement responsables de la difficulté à localiser la plante hôte par les ravageurs en situation de polyculture (Andow, 1991). Ces mécanismes sont liés à la complexité structurale et chimique qui caractérise les assemblages des espèces végétales dans ces systèmes. Ainsi, la diversité des stimuli olfactifs et visuels perçus par les phytophages dans une polyculture, peut masquer ceux que les ravageurs spécialisés utilisent pour localiser leur plante hôte, provoquant alors

un ralentissement dans l'installation de ces derniers, voire leur départ (Andow, 1991). La qualité de la plante hôte, inévitablement modifiée en situation de polyculture, est un autre facteur qui peut gêner l'installation des ravageurs dans un système de culture diversifié. Andow et Risch, (1985), ont démontré qu'en situation de polyculture, les feuilles larges et moins sénescentes de la citrouille hébergent moins de pucerons. Ces ravageurs, étant attirés par les feuilles vieillissantes, étaient de ce fait plus abondants en situation de monoculture. D'autres facteurs, liés au microclimat créé par la diversification végétale dans les systèmes plurispécifiques, peuvent également être défavorables à l'installation des ravageurs (Andow, 1991 ; Simon et al., 2010). A l'opposé des exigences des ravageurs, les systèmes diversifiés offrent en général, un microclimat tamponné, avec d'avantage d'ombre, une réduction de la vitesse de vent et des températures clémentes (Andow, 1991).

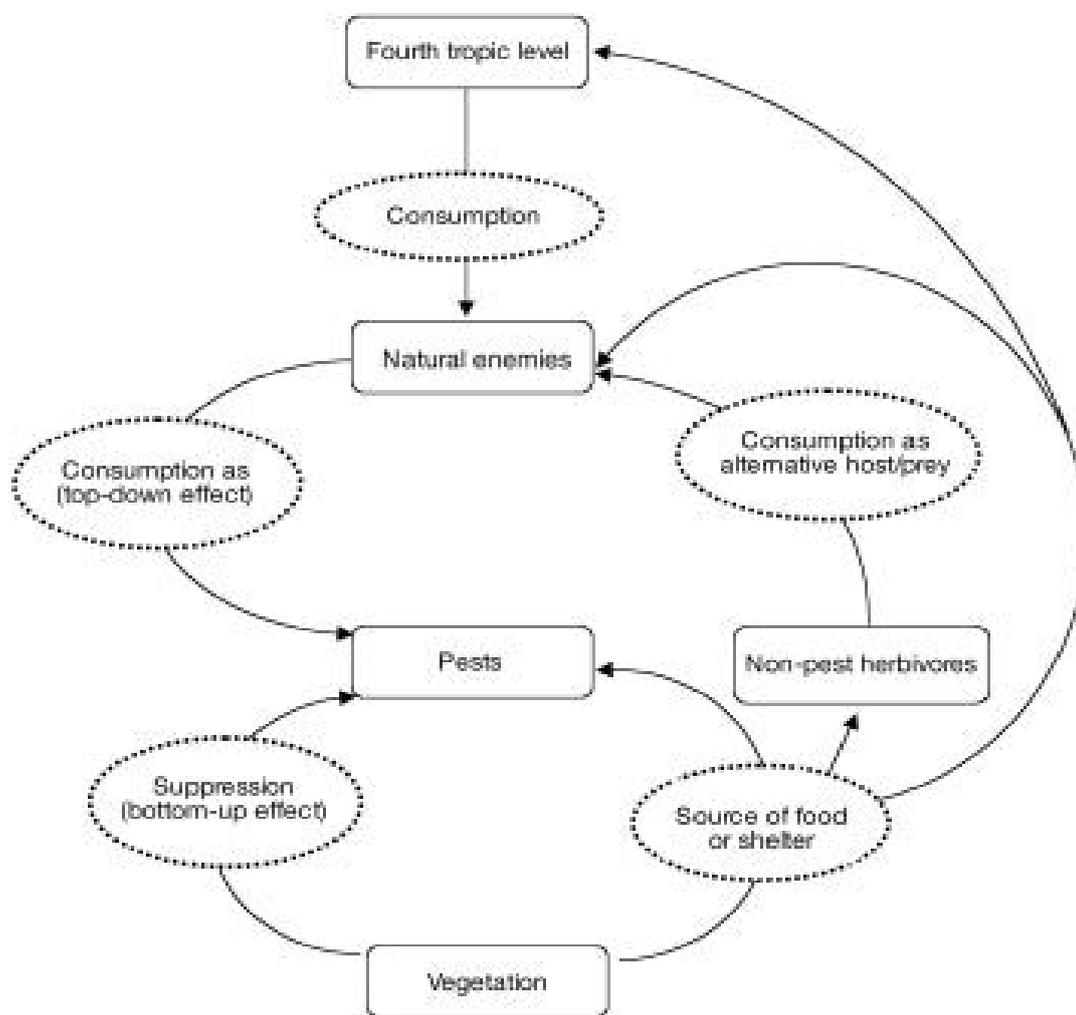


Fig. 1.2 Effets potentiels de la végétation sur les niveaux supérieurs de la chaîne trophique et les conséquences sur la gestion des ravageurs de cultures (d'après Gurr et al., 2003).

- **L'effet « top down »**

En plus des effets directs, la diversité végétale permet de contrôler indirectement les populations des ravageurs par l'augmentation de la diversité de leurs ennemis naturels (effet « top down »). En effet, les systèmes en polycultures devraient permettre l'installation de populations diversifiées d'auxiliaires, cela en procurant tout au long de l'année et en abondance des proies et des hôtes de substitution, une succession de ressources nutritionnelles (pollen et hydrates de carbone), ainsi que des sites de refuge (Le Coeur et al., 2002 ; Marshall et Moonen, 2002). Ces systèmes sont en général plus stables et peu perturbés par les pesticides (Vandermeer 1995 ; Altieri et Nicholls, 1999). En revanche, les systèmes monospécifiques sont des environnements dans lesquels il est difficile d'induire un effet bénéfique des ennemis naturels, car ces systèmes sont pauvres en ressources dont les auxiliaires ont besoin (Altieri et Nicholls, 1999). Par conséquent, ces systèmes sont instables et plus sensibles aux infestations par les insectes ravageurs et aux maladies. Dans leur étude sur l'effet de la diversification des systèmes de cultures et du régime de fertilisation sur l'abondance du puceron cendré du chou *Brevicoryne brassicae* (L.) ainsi que son taux de parasitisme par *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) dans la culture de chou, Ponti et al., (2007) ont démontré que les populations de *D. rapae* étaient plus importantes en présence de cultures intercalaires, mais que cela variait avec la culture associée (moutarde/sarrasin) et la saison (été/automne). Sur le même constat, Medeiros et al., (2009) ont révélé que la diminution, déjà précédemment évoquée, des densités de *Tuta absoluta* en culture de la tomate en association avec le coriandre et le galinsoga à petites fleurs s'accompagnait également d'une augmentation de l'abondance et de la diversité des quelques groupes de prédateurs (araignées, coccinelles et fourmis) de cette mineuse de la tomate. De même, plusieurs études (Cárcamo et Spence, 1994 ; Booij et al., 1997 ; Kromp, 1999 ; O'rourke et al., 2008) semblent confirmer l'hypothèse du *top down* pour expliquer la forte présence des carabes dans les systèmes de cultures diversifiés. Ces systèmes génèrent des conditions (humidité et ombre) favorables à l'installation et au développement de plusieurs espèces de ce groupe de prédateurs (Lövei et Sunderland, 1996). Néanmoins, d'autres études, notamment celle menée par Butts et al., (2003) n'ont constaté aucun effet positif de la diversification des systèmes de cultures sur les carabes. Ce constat est soutenu par les résultats de Scherber et al., (2010) et Haddad et al., (2011) qui, sur la base d'une longue série de travaux conduits sur des interactions multitrophiques complexes, ont pu démontrer que les effets de la diversité végétale sont généralement réduits le long des cascades trophiques. Ainsi, toujours selon ces auteurs, la diversité végétale a de forts effets *bottom up* sur les réseaux multitrophiques, avec des effets particulièrement forts sur les niveaux trophiques inférieurs, contrairement aux niveaux supérieurs.

Enfin, la diversité végétale peut également affecter positivement et d'une manière indirecte le contrôle biologique des ravageurs, en limitant les interférences négatives entre ennemis naturels (i.e. la prédation intragilde) (Finke et Denno, 2002 ; Philpott et Armbrrecht, 2006). En effet, selon Finke et Denno, (2002), les agroécosystèmes diversifiés fournissent aux prédateurs des refuges qui leur permettent d'éviter la prédation

intragilde et de renforcer, ainsi, leur capacité collective de contrôler les populations des ravageurs.

3. Diversité des ennemis naturels et le service du contrôle biologique

En plus des facteurs pathogéniques, abiotiques et ceux liés aux plantes, les organismes prédateurs et parasitoïdes représentent la cause principale de mortalité des arthropodes ravageurs de cultures, au moins durant leurs premiers stades de développement, (Hawkins et al., 1997). En effet, 50% des arthropodes ravageurs sur terre sont éliminés par leurs ennemis naturels (Waage, 1991). Par conséquent, et afin d'assurer un contrôle naturel des ravageurs, il est important de maintenir en abondance leurs ennemis naturels dans les écosystèmes agricoles. Cependant, augmenter le nombre d'espèces demeure plus important qu'augmenter l'abondance, si l'on s'intéresse à la résilience écologique du système après une quelconque perturbation soudaine (Duelli et Obrist, 1998). En effet, plus il y a d'espèces de prédateurs ou de parasitoïdes dans un écosystème donné, plus il y a de probabilités que ce dernier retrouve un équilibre après un brusque changement environnemental (Walker, 1992). De ce fait, le contrôle naturel des ravageurs serait moins affecté par des perturbations si l'on retrouve une grande diversité d'ennemis naturels dans l'agroécosystème.

Plusieurs études ont mis en évidence le rôle capital de la diversité des ennemis naturels dans la suppression des arthropodes ravageurs (Aquilino et al., 2005 ; Straub, 2006 ; Snyder et al., 2006 ; Casula et al., 2006 ; Wilby et al., 2005 ; Finke et Snyder 2008 ; Snyder et al., 2008 ; Straub et Snyder, 2008 ; Letourneau et al., 2009), et par conséquent, son effet positif sur l'amélioration des rendements de cultures (Cardinale et al., 2003). Trois récentes méta-analyses (Stiling et Cornelissen, 2005; Cardinale et al., 2006 ; Letourneau et al., 2009) sur des études expérimentales, ont constaté que l'accroissement de la diversité des organismes auxiliaires de cultures se traduit, en général, par une meilleure suppression des ravageurs de ces cultures. Pourtant, malgré l'appui numérique et le soutien théorique apportés par toutes ces recherches, un certain nombre d'études ont révélé que la promotion de la diversité des auxiliaires de cultures peut ne pas avoir d'effet, voire un effet négatif sur la suppression des arthropodes, et que ces effets peuvent même réduire le rendement des cultures (Tableau 1.2 ; voir aussi Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009 ; Tylianakis et Romo, 2010).

3.1. Compatibilité entre conservation de la biodiversité en auxiliaires et contrôle biologique des ravageurs de cultures : les mécanismes écologiques en cause

Dans une optique de déterminer dans quelles conditions la conservation de la biodiversité et le contrôle biologique sont deux objectifs compatibles (Straub et al., 2008), de plus en plus d'études essayent de comprendre comment les assemblages d'ennemis naturels influencent la fonction du contrôle biologique, en déterminant comment les interactions positives ou négatives entre les espèces peuvent déterminer leur efficacité collective à contrôler les populations de ravageurs. Parmi ces études, une grande majorité a mis l'accent sur l'importance des traits de prédateurs qui promeuvent la complémentarité de niches, ou par contre ceux qui provoquent une prédation intragilde.

D'autres ont essayé d'examiner les traits des proies ou de leur habitat, qui les rendent plus ou moins sensibles aux effets de leurs ennemis naturels (Prasad et Snyder, 2004 ; Prasad et Snyder, 2006a ; Tylianakis et Romo, 2010).

Tableau 1.2 Les études récentes qui ont examiné explicitement la relation entre la diversité des ennemis naturels et la suppression de proies (Straub et al., 2008).

Relation entre biodiversité et suppression de proies	Type d'études	Système	Référence
Relation négative	Expérimentale	Araignées et punaise attaquant une cicadelle sur la spartine	Finke et Denno, (2004)
	Expérimentale	Araignées, une punaise et une coccinelle attaquant une cicadelle sur la spartine	Finke et Denno, (2005)
	Expérimentale	Punaises, une chrysope et une coccinelle attaquant des pucerons sur pomme de terre	Straub, (2006)
	Théorique Théorique	NA NA	Ives et al., (2005) Casula et al., (2006)
Aucune relation	Expérimentale	Araignées attaquant une sauterelle sur des graminées	Sokol-Hessner et Schmitz, (2002)
	Expérimentale	Araignées et punaise attaquant une cicadelle sur la spartine	Finke et Denno, (2005)
	Expérimentale	Araignée, punaise, coccinelle et criquet attaquant une cicadelle sur riz	Wilby et al., (2005)
	Expérimentale	Punaises, une chrysope et une coccinelle attaquant le Doryphore sur pomme de terre	Straub, (2006)
	Expérimentale	Punaises, coccinelle, carabe et Parasitoïdes attaquant des pucerons sur pomme de terre	Straub et Snyder, (2006)
	Observation	Parasitoïdes et Hyperparasitoïdes attaquant des larves d'hyménoptère sur graminées	Rodriguez et Hawkins, (2000)
	Observation	Parasitoïdes et Hyperparasitoïdes attaquant des larves d'hyménoptère sur graminées	Montoya et al., (2003)
	Observation	Différents agents de contrôle biologique attaquant différents ravageurs	Denoth et al., (2002)
	Observation, Théorique	Différents ennemis naturels attaquant différents ravageurs exoptérygotes sur riz	Wilby et Thomas, (2002)
	Théorique Théorique	NA NA	Ives et al., (2005) Casula et al., (2006)
Relation positive	Expérimentale	Punaises, coccinelle et Parasitoïde attaquant des pucerons sur luzerne	Cardinale et al., (2003)
	Expérimentale	Punaises, coccinelles attaquant un puceron de luzerne, de trèfle et de fève	Aquilino et al., (2005)
	Expérimentale	Araignée, punaise, coccinelle et criquet attaquant une chenille sur riz	Wilby et al., (2005)
	Expérimentale	Punaise, coccinelles et Parasitoïde attaquant un puceron sur pomme de terre et chou	Straub, (2006)
	Expérimentale	Punaise, coccinelles et Parasitoïde attaquant un puceron sur pomme de terre et chou	Snyder et al., (2006)
	Observation, Théorique	Différents ennemis naturels attaquant différents ravageurs endoptérygotes sur riz	Wilby et Thomas, (2002)
	Théorique Théorique	NA NA	Ives et al., (2005) Casula et al., (2006)

Deux revues bibliographiques récentes (Letourneau et al., 2009 ; Straub et al, 2008), ont donné un aperçu général sur les différentes interactions qui peuvent émerger d'un assemblage d'espèces prédatrices et parasitoïdes et qui, par conséquent, déterminent la nature de la relation entre conservation de la diversité des ennemis naturels et le contrôle biologique. Celle-ci pouvant varier du positif au négatif (Fig. 1.3). Selon Straub et al., (2008), la conservation de la diversité d'ennemis naturels peut présenter un effet positif, neutre, voire négatif sur le contrôle biologique des ravageurs. De tels effets contradictoires peuvent résulter respectivement soit d'une complémentarité de niches entre les auxiliaires, soit d'une redondance fonctionnelle ou sinon, d'interférences négatives telle que la prédation intra-guille (Straub et al, 2008 ; Letourneau et al., 2009).

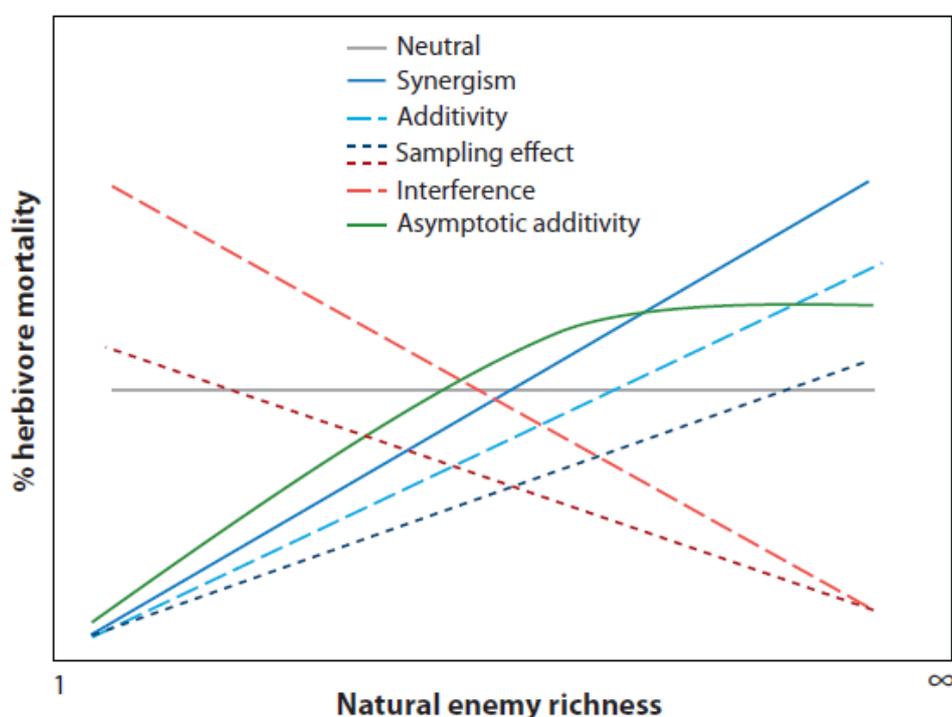


Fig. 1.3 Les possibles effets émergeant de la diversité en ennemis naturels sur l'intensité de suppression, ou sur la taille des populations, d'herbivores, selon si l'interaction entre les espèces d'ennemis naturels est positive (soit par un effet additif, synergétique, ou d'échantillonnage positif), neutre (soit par un minimum d'interactions ou par la suppression d'effets positifs et négatifs) ou antagoniste (via l'interférence par la prédation intraguille, la compétition, la perturbation, ou l'effet d'échantillonnage). L'interaction est représentée comme linéaire mais elle peut être non linéaire (exemple de l'effet additif asymptotique en vert). (Letourneau et al., 2009).

3.1.1. La complémentarité de niches

La complémentarité de niches surgit lorsque la suppression des ravageurs par l'action combinée de plusieurs espèces auxiliaires est égale (effet additif suite à une partition des ressources) ou supérieur (effet synergétique impliquant la facilitation entre espèces) à la somme des suppressions causées par chaque espèce considérée séparément (Loreau et Hector, 2001 ; Hooper et al., 2005 ; Snyder et al., 2005). Cette complémentarité de niches est assurée par des espèces prédatrices et parasitoïdes s'attaquant à plusieurs sous populations de proies et hôtes car leurs traits fonctionnels déterminant où, quand et comment s'attaquer, sont différents. La complémentarité de niches sera, ainsi, assurée par des espèces occupant différents micro-habitats (Schmitz, 2007 ; Straub et al., 2008 ; Tylianakis et Romo, 2010). Ces auxiliaires ont moins de chance de rencontrer et interférer avec d'autres espèces utilisant les mêmes ressources, cela à l'opposé des espèces utilisant le même micro-habitat (Finke et Denno, 2002 ; Schmitz, 2007). Les différences interspécifiques concernant la préférence de proies, peuvent conduire à une complémentarité de niches entre les espèces auxiliaires et à un contrôle biologique des populations de ravageurs plus efficace (Wilby et al., 2005). L'exemple le plus évident de la préférence de proies, concerne les auxiliaires s'attaquant à des proies ou hôtes appartenant à différentes espèces. Par ailleurs, les auxiliaires peuvent aussi manifester des préférences pour différents individus de la même espèce (i.e. différents stades larvaires ou morphes). Losey et al., (1997) ont montré que *Coccinella septempunctata* est capable d'exploiter davantage d'individus rouges du puceron du pois *Acyrtosiphon pisum* comparés aux individus verts, car ces derniers sont moins visibles sur leurs plantes hôtes. Par contre, et pour des raisons inconnues, *Aphidius ervi* parasitoïde de ce puceron, est attiré seulement par les individus verts. Ainsi, ces deux ennemis naturels, fonctionnent de façon complémentaire. Par conséquent, on peut prédire que les deux espèces sont nécessaires pour contrôler efficacement les populations du puceron du pois présentant un dimorphisme de couleur.

Plusieurs études (Loreau, 1983 ; weather, 1988 cité par Dajoz, 2002 ; Lang et al., 1999) confirment l'existence d'une relation entre la taille moyenne des carabes et celle de leur proies. Ainsi, à l'opposé d'une communauté de carabes homogène, une communauté avec une diversité de taille peut présenter une complémentarité de niches en ce qui concerne la suppression des ravageurs. En plus de la spécificité concernant la préférence de proies, la complémentarité de niches peut être également liée à la densité des proies disponibles. En effet, la complémentarité de niches peut se produire si certaines espèces fonctionnent efficacement à des faibles densités de proies et hôtes, tandis que d'autres le sont à de fortes densités de ces mêmes proies et/ou hôtes (Pareja et al., 2008 ; Tylianakis et Romo, 2010). Ceci est vrai, bien que la relation entre la diversité des auxiliaires et leur capacité à contrôler les populations des ravageurs, devienne plus nettement positive avec l'augmentation de la densité de leurs proies et hôtes (i.e. une forte densité de proies permet, en effet, de limiter les interférences négatives entre les auxiliaires ; Pareja et al., (2008) et Tylianakis et Romo, (2010)). Toutefois, certains groupes d'auxiliaires peuvent partager la population de proies et/ou d'hôtes en se spécialisant dans des sous

populations présentant soit de faibles ou grandes densités, qui sont séparés dans l'espace et/ou le temps (Straub et al., 2008). Les ennemis naturels généralistes (peu efficaces en situation de forte densité de ravageurs car ne pouvant pas répondre numériquement à une forte infestation par ces derniers) et spécialistes (jugés inefficaces à faible densité des ravageurs, mais très efficaces à forte densité, à cause de leur fort potentiel numérique) peuvent être de bons candidats pour ces différents rôles fonctionnels (Ives et al., 2005).

La complémentarité de niches implique également les différences phénologiques des espèces auxiliaires (Roy et al., 2005 ; Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Ce trait implique l'exploitation des proies et/ou hôtes à des moments différents de la saison (Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Enfin, le processus de recherche et de capture de proies est également déterminant pour assurer une complémentarité fonctionnelle par les auxiliaires. L'effet de ce trait comportemental est synergétique et permet, ainsi, une facilitation entre espèces (Sokol-Hessner et Schmitz, 2002 ; Schmitz, 2007). Cette dernière, se produit lorsque le mode de recherche de proie par une espèce facilite sa capture par d'autres espèces (Wilby et al., 2005 ; Schmitz, 2007 ; Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009).

3.1.2. L'effet de sélection ou d'échantillonnage « the sampling effect »

La sélection écologique menant à la dominance d'une ou quelques espèces à traits particuliers (Loreau, 2000 ; Loreau et Hector, 2001) est un autre mécanisme par lequel la diversité des auxiliaires influe sur le service du contrôle biologique des ravageurs. Cette sélection peut conduire à ce qu'on a appelé l'effet échantillonnage « *the sampling effect* », dans lequel l'apparition de/des espèces auxiliaires les plus compétitives est positivement corrélée à la richesse spécifique de la communauté (Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Cette/ces espèce(s) dominante(s) peut (vent) permettre d'assurer un maximum de mortalité sur les populations de ravageurs (probablement à cause de leur abondance relativement plus grande, leur capacité de recherche, leur fécondité élevée, la longévité de leur vie, ou encore leur potentiel concurrentiel). Par conséquent, c'est la présence ou l'absence de cette/ces espèce(s) auxiliaire(s) dominante(s) qui est cruciale pour assurer la suppression des ravageurs. "L'effet échantillonnage" ne fait pas partie explicitement de la complémentarité de niches, et ne requiert aucune de ses règles, mais aboutit, en général, à un contrôle biologique des ravageurs similaire (Letourneau et al., 2009). En revanche, des effets négatifs de la sélection naturelle sont, bien évidemment, possibles (Fig. 1.3 ; voir aussi Loreau, 2000 ; Loreau et Hector, 2001). Ces effets apparaissent lorsque la probabilité d'inclure une espèce auxiliaire perturbatrice (i.e. s'attaquant à d'autres espèces auxiliaires) augmente avec la richesse spécifique. Cela conduit, ainsi, à une relation négative entre la diversité des ennemis naturels et le contrôle biologique des ravageurs.

3.1.3. Les interférences négatives entre auxiliaires

Les interférences négatives se réfèrent à des interactions entre les espèces d'auxiliaires, telles que la prédation intragilde, le cannibalisme, la compétition,

l'hyperparasitisme et le comportement d'évitement (ex : par réduction d'activité). Ces interférences négatives se produisent lorsqu'une espèce auxiliaire perturbe la capacité d'une autre à capturer et à consommer des proies (Straub et al., 2008). Cela libère les populations de ravageurs de la pression exercée par les prédateurs et/ou parasitoïdes (Rosenheim et al. 1999 ; Perez-Lachaud et al., 2004) et conduit, éventuellement, à une faible suppression des ravageurs suite à l'augmentation de la diversité de leurs ennemis naturels (Finke et Denno, 2005 ; Rosenheim 2007, Schmitz 2007). Halaj et al., (1997) ont montré une réduction de l'efficacité de prédation par des araignées, due à leurs interférences avec des fourmis. Les mêmes résultats ont été obtenus par Prasad et Snyder, (2006a), qui ont montré qu'en présence de *Pterostichus melanarius* (Carabidae : Coléoptera), l'activité d'une guildes de petites espèces de carabes et de staphylinins était réduite, ce qui a affecté négativement la prédation sur les œufs de *Delia spp.* Pell et al., (2008) rapportent que la coccinelle exotique *Harmonia axyridis* interfère avec d'autres prédateurs par cannibalisme, et avec des espèces parasitoïdes en se nourrissant sur des œufs de ravageurs parasités (prédation intragilde par coïncidence). En revanche, les interférences négatives entre espèces auxiliaires peuvent, parfois, ne pas avoir d'effets sur le service rendu par ces auxiliaires. Ainsi, dans son étude sur les interactions entre les araignées (lycosidae et lynphiidae) et les carabes, Lang, (2003) a montré que la présence de ces derniers avaient un effet négatif sur l'abondance des lycosides (probablement par prédation intragilde, ou en induisant une réduction de l'activité de ces araignées) mais pas sur celle des linyphiides. Toutefois, l'effet de l'augmentation de la diversité de ces prédateurs était positif, résultant en des taux de prédation élevés sur les pucerons. De même, l'augmentation de la diversité de ces prédateurs n'avait pas d'effets sur les taux de parasitisme sur les pucerons.

La force des interférences intraguildes à déterminer l'effet collectif des auxiliaires sur la régulation des populations de ravageurs est fortement dépendante du contexte. Par exemple, il a été montré que l'effet de telles interférences entre l'araignée *Pardosa littoralis* et la punaise *Tytthus vagus* sur la suppression d'une proie commune, la cicadelle *Prokelisia dolus*, varie avec la complexité de l'habitat (Finke et Denno, 2002). Dans une végétation complexe où *T. vagus* trouvent refuge pour échapper à la prédation par *P. littoralis*, la suppression exercée par ces deux prédateurs sur la cicadelle était plus importante que dans une végétation à structure simple. Les effets des interférences intraguildes varient aussi avec la taille, la morphologie, la mobilité et la densité relative des organismes auxiliaires, ainsi que par leur spécificité alimentaire, les densités de proies et par le type d'interférence elle-même (Lucas et al., 1998 ; Hindayana et al., 2001 ; Lucas, 2005 ; Fréchette et al., 2006 ; Pell et al., 2008). Ces effets varient, enfin, avec le mode de recherche des proies (Schmitz, 2007).

3.1.4. La redondance fonctionnelle des auxiliaires et l'hypothèse de résilience

Les auxiliaires peuvent avoir un effet redondant. La redondance fonctionnelle, ou l'absence de complémentarité entre les espèces d'auxiliaires, indique que ces espèces partagent les traits qui déterminent comment, où et quand elles s'attaquent à leurs proies. En conséquence, ces espèces auxiliaires partagent la même niche alimentaire et

peuvent être placées dans un seul groupe fonctionnel (Casula et al., 2006 ; Sokol-Hessner et Schmitz, (2002). La perte en diversité d'auxiliaires fonctionnellement redondants n'a en théorie pas d'effet sur le service du contrôle biologique des ravageurs (Philpott, 2013). Cependant, augmenter la diversité de ces espèces augmente le risque de compétition interspécifique mais n'affecte pas le service contrôle biologique rendu (Straub et al., 2008). Plusieurs auteurs, travaillant sur divers exemples d'interactions ravageurs-enemis naturels, sont arrivés à la même conclusion : Sokol-Hessner et Schmitz, (2002) sur des araignées attaquant des criquets, Rodriguez et Hawkins, (2000) sur des parasitoïdes de chalcidiens phytophages et Chang, (1996) et Straub et Snyder, (2006) sur un pool d'espèces aphidiphages attaquant des pucerons.

La redondance fonctionnelle implique un effet neutre de la conservation de la diversité sur le contrôle biologique, mais elle devrait, selon l'hypothèse de résilience « *the insurance hypothesis* », réduire la variabilité fonctionnelle des ces auxiliaires (Yachi et Loreau, 1999). Cette hypothèse stipule que plus il y a d'espèces, plus la probabilité de maintenir des effets positifs et réguliers sur le fonctionnement de l'écosystème sera forte face aux aléas associés à la variabilité environnementale. Ainsi, Peralata et al., (2014) ont montré que la redondance fonctionnelle chez des espèces de parasitoïdes spécialistes s'attaquant à la même espèce d'hôte conduit à une réduction de la variabilité temporelle dans le taux de parasitisme. De même, Gerisch, (2014) a trouvé des indications sur le fait que la redondance fonctionnelle est un mécanisme essentiel pour la stabilisation de la diversité fonctionnelle des carabes face à des perturbations régulières.

La complexité des interactions qui déterminent l'efficacité collective des auxiliaires dans la régulation des populations de ravageurs, dépend d'autres facteurs liés à la structure des communautés des ces auxiliaires, en particulier l'identité et l'abondance relative des espèces, ainsi que la composition spécifique des communautés (Straub et al., 2008).

4. Evaluation du service du contrôle biologique rendu à l'agriculture par les auxiliaires

L'attention que l'on a portée, depuis plusieurs années, à l'étude de la relation entre la biodiversité et le contrôle biologique des ravageurs de cultures a fortement stimulé l'intérêt manifesté pour l'évaluation de ce service écosystémique, très utile à l'agriculture et indispensable pour la préservation de l'environnement. En effet, le nombre d'études qui cherchent à évaluer le service du contrôle biologique d'une ou de plusieurs espèces phytophages, assuré par une ou plusieurs espèces auxiliaires, n'a cessé de s'accroître (Chiverton 1986 ; Hance et Renier, 1987 ; Lang et al., 1999 ; Bohan et al., 2000 ; Collins et al., 2002 ; Sokol-Hessner et Schmitz, 2002 ; Symondson, 2002 ; Wilby et Thomas, 2002 ; Cardinale et al., 2003 ; Schmidt et al., 2003 ; Finke et Denno, 2005 ; Straub et Snyder, 2006 ; Snyder et al., 2006 ; Olson et Wäckers, 2007 ; Holland et al., 2008 ; Hatteland et al., 2010a ; Rusch et al., 2013 ; Sarthou et al., 2014). Ces études ont utilisé, pour cela, différentes approches expérimentales, qu'elles soient dans des conditions naturelles (par comparaison des effectifs de ravageurs et des taux de mortalité

de ces derniers selon l'importance de la diversité de leurs ennemis naturels, ou encore par l'utilisation de la diversité spécifique des auxiliaires comme variables indicatrices), dans des conditions semi-naturelles, par manipulation de la diversité des auxiliaires et/ou utilisation de proies sentinelles ou encore dans des conditions contrôlées, où on a essayé de mesurer le niveau effectif de prédation/parasitisme exercé par les auxiliaires sur leurs proies/hôtes.

4.1. Evaluation dans des conditions naturelles

L'évaluation du service du contrôle biologique demeure jusqu'à aujourd'hui une tâche très difficile à cause, notamment, de l'absence de méthodes ou techniques efficaces pour quantifier l'impact direct des auxiliaires sur une population de ravageurs. Toutefois, plusieurs auteurs ont essayé d'apprécier ce service directement en plein champ, d'abord, par des études où on a simplement comparé les effectifs de ravageurs selon la diversité de leurs ennemis naturels (Tenhumberg et Poehling, 1995 ; Müller et al., 1999 ; Bohan et al., 2000 ; Östman et al., 2001 ; Sigsgaard, 2002 ; Koss et al., 2005 ; Hambäck et al., 2007 ; Olson et Wäckers, 2007 ; Smith et al., 2008 ; Al Hassan et al., 2012 ; Sarthou et al., 2014). Cette approche fournit peu d'informations sur le nombre de proies ou hôtes maîtrisés dans une unité de temps, d'autant plus qu'elle ne permet pas d'affirmer une action directe par le ou les auxiliaires sur les populations des ravageurs, étant donné que d'autres facteurs peuvent également influencer les densités de populations des ravageurs et de leurs ennemis naturels (Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009 ; Tylianakis et Romo, 2010). En d'autres termes, une corrélation significative entre les populations des auxiliaires d'une part et celles des ravageurs d'autre part, ne permet pas forcément de séparer la cause de l'effet.

L'évaluation du service du contrôle biologique par simple échantillonnage des populations d'auxiliaires, a souvent été réalisée selon différentes combinaisons de variables paysagères ou pratiques de gestion agricole, qui affectent indirectement la richesse de ces auxiliaires (ex. la gestion des structures agro-écologiques, l'application des pesticides,...). L'effet des aménagements en bordures de champs sur le service rendu par les auxiliaires a particulièrement été étudié (Alhmedi et al., 2007 ; Olson et Wäckers, 2007 ; Al Hassan et al., 2012). Alhmedi et al., (2007) ont évalué la diversité et l'abondance des pucerons et de leurs ennemis naturels dans des champs de blé, de colza et de pois en relation avec la présence d'habitats semi-naturels tels que des parcelles d'orties implantées en bordure de champs. De leur côté, Al Hassan et al., (2012) ont étudié l'effet de la présence des bandes enherbées dans deux types de paysage (fermé et ouvert) sur l'abondance de deux espèces de pucerons (*Sitobion avenae* et *Metopolophium dirhodum*) ainsi que sur la densité des carabes prédateurs. Enfin, Sarthou et al., (2014) ont comparé la structure des communautés de plusieurs groupes d'auxiliaires (Araignées, Carabes, Coccinelles, Syrphes, Névroptères, Punaises, Staphylins et Parasitoïdes) dans différents types d'habitats semi-naturels. Ces auteurs ont également essayé d'identifier la part des effets locaux et paysagers sur les populations de ces auxiliaires.

4.2. Evaluation dans des conditions semi-naturelles

4.2.1. Les dispositifs d'exclusion

Afin d'évaluer l'efficacité réelle des organismes auxiliaires (prédateurs et parasitoïdes) dans la régulation des populations de ravageurs et afin de s'approcher le plus possible du service rendu par ces auxiliaires, d'autres études ont été conçues pour fournir une évaluation quantitative de l'action des auxiliaires sur les populations de ravageurs. En effet, plusieurs autres auteurs (Chiverton, 1986 ; Holland et Thomas, 1997 ; Lang et al., 1999 ; Collins et al., 2002 ; Schmidt et al., 2003 ; Holland et al., 2008 ; Rusch et al., 2013) ont utilisé, pour mesurer la pression exercée sur les ravageurs des cultures par leurs ennemis naturels, des dispositifs d'exclusion pour ces derniers. Ces dispositifs permettent de comparer les taux de mortalités des ravageurs (taux de prédation/parasitisme) en présence et en absence de leurs ennemis naturels grâce à l'emploi de cages, de plaques en plastique ou d'autres procédés d'exclusion. En effet, en privant localement les auxiliaires de l'accès à la culture et donc aux ravageurs, les auteurs cherchent à estimer l'apport de ceux-ci en terme de contrôle biologique ; la zone où ils sont exclus servant de référence. Le procédé d'exclusion de ces auxiliaires est choisi en discriminant les prédateurs et parasitoïdes auxiliaires selon leur mode de déplacement. On distingue, en particulier, les cages en filet pour l'exclusion des auxiliaires volants (Holland et al., 2008), les barrières d'exclusion pour empêcher l'accès aux épigés (Collins et al., 2002), ou les deux au même temps si on s'intéresse au service rendu par l'ensemble des auxiliaires (Holland et al., 2008). Ainsi, pour mesurer le taux de prédation des carabes sur le puceron des épis de céréales *Sitobion avenae* (Homoptera : Aphididae), Collins et al., (2002) ont utilisé des expérimentations d'enclos. Ces derniers consistent en des zones d'exclusion aux carabes créées en utilisant des plaques en plastique de 30 cm de hauteur et enfoncées sur 5cm dans le sol. La densité de la population aphidienne à l'intérieur de ces enclos a été ensuite corrélée à celle des carabes, et comparée à celle des zones témoins. De leur côté, Furlong et al., (2004), ont montré à l'aide de cages d'exclusion, que la teigne des crucifères *Plutella xylostella* accusait une mortalité maximale sous l'effet de ses ennemis naturels. Grâce à un dispositif qui leur a permis d'exclure les prédateurs épigés seuls, les prédateurs volants seuls et à la fois les prédateurs épigés et volants, Holland et al. (2008) ont pu démontrer que les prédateurs volants seuls sont aussi efficaces que l'ensemble des prédateurs dans le contrôle des pucerons de l'épi.

Avantages des dispositifs d'exclusion : Le principal avantage de la méthode d'exclusion est qu'elle permet, dans des conditions de terrain, une évaluation quantitative de la prédation et du parasitisme par une ou plusieurs espèces de prédateurs/parasitoïdes sur une ou plusieurs espèces de ravageurs. Elle fournit, ainsi, des valeurs quantitatives valorisables pour les modèles, les indicateurs ou autres outils d'évaluation, de prédiction et d'aide à la décision.

Au delà de la simple suppression expérimentale des auxiliaires par rapport aux témoins, ce qui permet d'estimer l'apport de ceux-ci en terme de contrôle biologique,

l'utilisation de dispositifs d'exclusion permet également l'appréciation du service rendu en manipulant la structure (diversité et abondance) des communautés d'auxiliaires et par conséquent, la détermination de la contribution de chacune des espèces ennemis naturels seule et en combinaison dans ce service. En effet, l'utilisation de cages d'exclusion en plein champ a pour avantage de permettre l'introduction de ravageurs et/ou auxiliaires en nombre souhaité, qu'ils aient été préalablement piégés ou élevés au laboratoire. En utilisant la même approche pour quantifier le service rendu par trois espèces d'araignées, Sokol-Hessner et Schmitz, (2002) ont démontré que le taux de mortalité infligé à une espèce de sauterelle par chacune des espèces seule, ou par l'ensemble des espèces était le même. Grâce à l'utilisation de cette approche, plusieurs interactions possibles entre espèces auxiliaires ont été identifiées (voir Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Ces interactions peuvent être synergétiques ou additives suite à une utilisation partagée de ressources ou une complémentarité dans les comportements de recherche de proies (facilitation !!!). Elles peuvent être également antagonistes à cause, notamment, de la prédation intra-gilde. Ainsi, Snyder et al., (2008) ont avancé l'hypothèse de partage des ressources pour expliquer l'effet positif de la diversité des auxiliaires sur le taux de suppression des pucerons par une communauté d'auxiliaires composée de trois espèces prédatrices et un parasitoïde qui ont différents mode de chasse. Prasad et Snyder, (2006a) ont, quand à eux, démontré qu'en présence de *Pterostichus melanarius* (Carabidae : Coléoptera), l'activité d'une guildes de petites espèces de carabes était réduite, ce qui a affecté négativement leur potentiel prédateur. En utilisant la même approche, Straub, (2006) a essayé de déterminer le facteur responsable de l'efficacité des auxiliaires : est-ce l'abondance de ces derniers, la richesse spécifique au sein de leurs communautés, l'identité des espèces qui constituent ces communautés, ou alors une combinaison de tout ces facteurs ? Straub et Snyder, (2006) ont démontré qu'en raison des fortes variations interspécifiques concernant les taux de consommation par individus, l'identité des espèces était plus déterminante que l'abondance et la richesse spécifique pour expliquer le lien entre diversité des auxiliaires et intensité de prédation. En utilisant cette approche semi-naturelle, la diversité spécifique est généralement simplifiée et restreinte à seulement deux, trois ou quatre espèces de prédateurs, appartenant à une ou deux guildes.

Limites des dispositifs d'exclusion : L'utilisation de ces enceintes d'exclusion est susceptible de créer un microclimat et donc de modifier le comportement de la faune étudiée. Le confinement dans des cages ou barrières impose, notamment, une différence de luminosité et de température entre l'intérieur du dispositif et le reste de la parcelle, autant de biais susceptibles de générer des variations dans le comportement des ravageurs et auxiliaires. Par ailleurs, la création d'un microclimat peut introduire un biais supplémentaire en favorisant l'apparition de maladies fongiques, chez les pucerons par exemple (Chambers 1983). En raison de la difficulté méthodologique à laquelle l'installation de ces dispositifs est soumise, ces approches expérimentales nécessitent un investissement en temps et en matériel important. De plus, en conditions naturelles les choses sont beaucoup plus compliquées, ce qui permet rarement de conclure définitivement (Sokol-Hessner et Schmitz, 2002). En plus du microclimat créé, le

confinement des auxiliaires dans des cages peut rendre facile la localisation des proies/hôtes par les auxiliaires et, ainsi, à une surestimation du taux de mortalité.

4.2.2. L'utilisation des proies sentinelles

Parmi les autres approches semi-naturelles, l'utilisation de proies sentinelles permet de maîtriser l'importance des populations de ravageurs et ainsi de quantifier l'action auxiliaire (prédation ou parasitisme) sur ces dernières (Collins et al., 2002 ; Chang et Snyder, 2004 ; Olson et Wäckers, 2007 ; Rouabah, 2009). Cette approche concerne essentiellement les insectes ravageurs à développement holométabole dont les stades œufs et nymphes sont immobiles, ce qui rend leur utilisation pour l'estimation d'un taux de prédation ou de parasitisme en plein champ, relativement facile. Cette approche consiste, en général, à déposer en plein champ, un nombre déterminé d'œufs, qu'on laisse pour une durée de temps déterminée, après laquelle, le nombre d'œufs manquants, consommés ou détruits est déterminé (Ex. Chang et Snyder, 2004). L'exposition de proies sentinelles à la prédation et/ou parasitisme est souvent effectuée en veillant à ne pas rendre ces proies plus (ou moins) attractives que celles présentes naturellement. La mise en œuvre de ce type d'expérimentation nécessite ainsi de veiller à la couleur du support et à la manière dont celui-ci est exposé sur la plante. Ces expérimentations nécessitent, également, de s'inspirer de la position et de l'arrangement naturel (présentés individuellement ou en groupe) de ces proies (œufs). Un certain nombre d'études ont utilisé des pucerons, introduits en plein champs par l'utilisation de pots infestés aux laboratoires (Lilley et al., 1997 ; Langer, 2001). Bien que l'utilisation de proies sentinelles puisse fournir des données importantes pour la prise de décision dans le contrôle biologique, ces données sont généralement attribuées à un ensemble de prédateurs et non à une espèce spécifique de prédateur. Par ailleurs, et étant donné que les larves sont, en grande partie, responsables des dégâts causés par les insectes holométaboles, il est important de développer des moyens qui rendent possible la quantification de la prédation sur ces larves dans des conditions de terrain. Ces formes étant mobiles, leur utilisation en tant que proies sentinelles est très difficile.

4.3. Evaluation dans des conditions contrôlées

Beaucoup d'études sur l'évaluation du service rendu par l'entomofaune auxiliaire de cultures ont été effectuées dans des conditions expérimentales de laboratoire (Mair et Port, 2001 ; McKemey et al., 2001 ; Oberholzer et Frank, 2003 ; Madsen et al., 2004 ; Hatteland et al., 2010a). Ces études ont permis d'approcher de façon quantitative le niveau de prédation exercée, dans une unité de temps, par plusieurs types de prédateurs étudiés. A l'instar des études réalisées dans des cages in vivo, les études aux laboratoires ont également permis de fournir des informations importantes sur les différentes interactions prédateur-proie (ex. la prédation intragilde entre *P.melanarius* et des espèces de petite taille ; Prasad et Snyder, (2006a)). Ces études sont généralement mises au point de façon à ce qu'elles permettent d'étudier plusieurs comportements biologiques d'auxiliaires, à savoir leur préférence de proies, leur comportement d'alimentation, leur comportement de recherche de proies, ainsi que les différentes formes d'interférence

entre eux. L'inconvénient majeur de ces études en conditions de laboratoire, est qu'elles ne permettent pas une évaluation réaliste du service rendu qui peut survenir dans une situation de terrain. En effet, ces études sont généralement menées dans des microcosmes, en général des boîtes de Pétri de 9 et 18mm de diamètre ou encore de petites cages, avec un grand nombre de proies et généralement dans des conditions expérimentales optimales ce qui induit une surestimation du service rendu.

4.3.1. L'utilisation d'outils moléculaires

De nouveaux outils qui permettent l'analyse du contenu stomacal de certains groupes de prédateurs polyphages, notamment les carabes, ont été développés afin d'aider à évaluer le service rendu par ces auxiliaires. Ainsi, Hance et Tries, (1984) ; Hance et Renier, (1987) ; Lukasiewicz, (1996) ; Bacher et al., (1999) ; Bohan et al., (2000) ; Symondson et al., (2000) ; Mckenney et al., (2003) ont utilisé l'analyse immuno-enzymatique (ELISA, *Enzyme-linked immunosorbent assay*) pour vérifier la prédation par différentes espèces de carabes sur différents types de proies, principalement des limaces et des pucerons. L'utilisation du test ELISA permet de qualifier par analyse des protéines (reconnaissance anticorps-antigène) le type de proies ingérées par le prédateur. La précision de cette technique dépend de plusieurs facteurs, notamment la température, la taille de la proie, le temps écoulé depuis l'ingestion de cette dernière, la résistance de la protéine cible à la digestion et enfin de l'espèce prédatrice (Hoogendoorn et Heimpel, 2001). D'autres études plus récentes (Zaidi et al., 1999 ; Chen et al., 2000 ; Hoogendorn et Heimpel, 2001 ; Symondson, 2002 ; Hatteland et al., 2010b) ont utilisé des techniques de biologie moléculaire (PCR) afin de déterminer la présence ou l'absence de la prédation chez certains groupes d'espèces prédatrices. Grâce à la détection de marqueurs moléculaires spécifiques des proies dans le tube digestif des prédateurs potentiels, cette technique permet d'identifier avec une meilleure précision les espèces effectivement consommées. L'avantage majeur de ces outils est qu'ils permettent de confirmer des observations effectuées *in vivo*, concernant les relations trophiques ainsi que sur la dynamiques des interactions prédateurs-proies (Hoogendorn et Heimpel, 2001). Ainsi, dans leur étude sur l'impact de la prédation par *Ptèrostichus melanarius* sur les populations de *Deroceras reticulatum* (Müller) et l'effet de la taille de ce dernier sur l'interaction prédateur-proie, Mckenney et al., (2003) ont pu démontrer, en utilisant le test ELISA, que la prédation sur ce ravageur augmente avec la densité de ses populations, résultat qu'ils ont obtenu par des expérimentations dans des conditions semi-naturelles. En revanche, même si l'utilisation de la biologie moléculaire laisse envisager, grâce à des techniques de PCR quantitative (differential length amplification quantitative PCR « dla-qPCR »), une possibilité de quantification du nombre de proies ingérées (Troedsson et al., 2009), l'analyse du contenu stomacal ne permet pour le moment qu'une détermination de la présence ou l'absence d'une prédation. Ce n'est encore pas possible de déterminer les quantités de proies ingérées, une donnée essentielle à intégrer dans le processus liés à la gestion des ravageurs. Par ailleurs, à cause des phénomènes de prédation intra-guildes, l'utilisation d'outils moléculaire peut amener à de faux résultats ou à une surestimation de la prédation. En effet, une espèce

détectée dans le tube digestif d'un prédateur n'est peut être pas une proie pour ce dernier, mais celle d'une autre espèce prédatrice qui est, elle-même, proie du premier.

5. La diversité fonctionnelle, une perspective dans l'évaluation du service du contrôle biologique

Il est évident que chacune des méthodes utilisées pour l'évaluation du service rendu, présente des avantages et des inconvénients à prendre en considération dans les études sur le rôle que jouent les auxiliaires dans la régulation des populations de ravageurs. De plus, aucune de ces méthodes ne permet actuellement de mesurer avec précision et dans des conditions naturelles de champs, ce service écosystémique. Cette difficulté est surtout liée à la complexité des interactions entre les différentes composantes de la biodiversité, notamment entre auxiliaires. En effet, ces derniers peuvent présenter un synergisme dans leurs relations ou, au contraire, interférer négativement entre eux. Cette mixture d'interactions entre auxiliaires a permis à plusieurs auteurs de conclure qu'en plus de son effet positif, la diversité des auxiliaires peut, parfois, ne pas affecter ou affecter négativement le contrôle biologique des ravageurs. De telles divergences de compatibilité entre contrôle biologique des ravageurs de culture et diversité de l'entomofaune auxiliaires, ajoutées aux différentes difficultés méthodologiques auxquelles la quantification du service rendu par les auxiliaires est soumise *in vivo*, invitent à imaginer d'autres moyens pour aborder le service du contrôle biologique.

Dans cette optique, l'utilisation de la diversité fonctionnelle, qui représente l'étendue et la valeur associées aux traits des espèces/organismes qui influencent la fonctionnalité d'un écosystème » (Tilman, 2001), comme une mesure alternative pour évaluer la capacité des communautés d'auxiliaires à contrôler les ravageurs des cultures, est une approche importante, passionnante et très prometteuse à explorer. En effet, selon Petchey et Gaston, (2002), les assemblages de prédateurs avec une grande diversité fonctionnelle ont probablement un grand degré de complémentarité de traits associés à la capture et à la consommation de proie. Ainsi, cette complémentarité pourrait augmenter l'efficacité d'auxiliaires et par conséquent le contrôle des ravageurs (Straub et al., 2008 ; Woodcock et al., 2010).

Bien que, l'étude des traits fonctionnels en entomologie soit dans son stade embryonnaire, et cela contrairement au monde des végétaux, des études récentes (Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009 ; Tylianakis et Romo, 2010) ont fait des progrès importants vers la compréhension de l'interaction entre la biodiversité fonctionnelle et le contrôle biologique des ravageurs. Ainsi, plusieurs traits fonctionnels favorisant la prédation intragilde, la redondance fonctionnelle et la complémentarité de niches ont été identifiés. Néanmoins, les conclusions de certaines études (Bell et al., 2008) montrent que l'approche des groupes fonctionnels en entomologie peut ne pas livrer ce que la logique prévoirait. Selon Bell et al., (2008), bien qu'une simplification du rôle fonctionnel des insectes et araignées puisse être facilement établie, ces derniers ont souvent des rôles multiples et leurs traits fonctionnels deviennent quelque peu confus

sous l'influence du multi-trophisme. Continuer à focaliser sur les traits fonctionnels des ennemis naturels, en particulier des traits s'exprimant à une échelle spatio-temporelle large, devraient augmenter notre capacité d'identifier la diversité utile et promettent de nouveaux moyens pour aborder le service rendu par les auxiliaires, et à terme pour évaluer et améliorer les pratiques du contrôle biologique par conservation.

CHAPITRE 2

**Effets de la diversité de taille des carabes sur
leur efficacité de prédation**

Chapitre 2. Effets de la diversité de taille des carabes sur leur efficacité de prédation

Ce chapitre répond à notre premier objectif de recherche, qui est de comprendre comment l'augmentation de la diversité de taille chez les carabes influence la suppression des ravageurs invertébrés ? Comme nous l'avons déjà vu dans le premier chapitre, la théorie décrit deux principaux mécanismes (la complémentarité de niches et l'effet échantillonnage) par les quels, le changement de la diversité des auxiliaires de culture peut augmenter la suppression des ravageurs de cultures. Ainsi, il est question dans ce chapitre de déterminer par quel mécanisme, le changement de la diversité de taille au sein d'une communauté de carabes augmente la suppression des proies par l'un ou l'autre mécanisme suscités.

Pour répondre à cette première question, une expérimentation en conditions contrôlées a été mise en place à la ferme expérimentale de l'INRA de Mirecourt. Cette expérimentation a consisté à comparer l'efficacité de prédation entre des assemblages de carabes qui présentent différents niveaux de diversité de taille : faible, moyen et élevé. Ces assemblages ont été créés en utilisant une approche de groupes fonctionnels. Pour cela, neuf espèces de carabes, récupérées au sein des parcelles de l'INRA de Mirecourt, ont été utilisées pour la constitution de ces assemblages. La comparaison de l'efficacité de prédation entre ces assemblages a été faite dans des microcosmes (boîtes en plastique mesurant 90 cm de longueur, 40 cm de largeur et 18 cm de hauteur) sur un assemblage de proies, composée d'adultes et œufs de *Deroceras reticulatum* (la Petite limace grise), de larves de *Tenebrio molitor* (le ténébrion meunier), d'œufs de l'escargot *Helix aspersa* et enfin de larves du puceron des céréales *Rhopalosiphum padi*. La variation de la composition spécifique des assemblages créés a été utilisée pour vérifier s'il y avait un effet additif entre les différentes espèces concernant la suppression de proies.

Les résultats de ce chapitre ont fait l'objet d'un article scientifique publié en 2014 dans le volume 39 du journal *Ecological Entomology*. Cet article s'intitule « *Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression* ».

Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression

Abdelhak Rouabah^{1,2}, Françoise Lasserre-Joulin^{1,2}, Bernard Amiaud^{3,4} and Sylvain Plantureux^{1,2}

1. Université de Lorraine, UMR 1121 Agronomie et Environnement, 2, avenue de la Forêt de Haye, TSA 40602, 54518 Vandœuvre-lès-Nancy CEDEX, France
2. INRA, UMR 1121 Agronomie et Environnement, 2, avenue de la Forêt de Haye, TSA 40602, 54518 Vandœuvre-lès-Nancy CEDEX, France
3. Université de Lorraine, UMR 1137 Écologie et Écophysiologie Forestière, Campus des Aiguillettes, Faculté des Sciences et Techniques, 54506 Vandœuvre-lès-Nancy Cedex, France
4. INRA, UMR 1137 Écologie et Écophysiologie Forestière, Campus des Aiguillettes, Faculté des Sciences et Techniques, 54506 Vandœuvre-lès-Nancy Cedex, France

Corresponding author

Abdelhak Rouabah, Université de Lorraine, UMR 1121 Agronomie et Environnement, 2, avenue de la Forêt de Haye, TSA 40602, 54518 Vandœuvre CEDEX, France.

Telephone : + 33 (0) 3 83 59 58 19

Fax : + 33 (0) 3 83 59 57 99

E-mail : abdelhak.rouabah@univ-lorraine.fr

Abstract

1. Determining how multiple predators provide better prey suppression is a key step towards developing conservation biological control strategies. While numerous studies have demonstrated that diverse predator assemblages can be more effective in controlling pest populations, others have shown that it is the presence or absence of competitively superior species that is critical to pest biological control (i.e., selection effect).
2. The present study investigated how increasing ground beetle body size diversity increases prey suppression. We conducted a mesocosm experiment to compare invertebrate prey suppression between nine created ground beetle assemblages. Size diversity of these assemblages was manipulated according to three diversity levels: low, medium, and high diversity.
3. Partitioning of the diversity effects revealed that increasing the ground beetle size diversity had no effect on the strength of prey suppression. The absence of an effect of ground beetle size diversity may be because of the absence of resource partitioning among different-sized ground beetles. The amount and range of prey consumed increased with increasing ground beetle body size. Thus, prey suppression was strongly strengthened by the presence of large ground beetles in the assemblages.
4. Our results suggest that for biological pest control, Agri-managers should emphasize practices that promote the presence of large carabids. This is not only because promoting the presence of large carabids could be at least as effective as conserving a diverse ground beetle community, but also because large ground beetles are more vulnerable to environmental disturbances and to predation than ground beetles of the other size classes.

Key words: Carabidae, biological pest control, body size diversity, functional diversity, sampling effect, niche complementarity, redundancy

1. Introduction

From a conservation biological control perspective, the attention of agroecologists has increasingly focused on the relationship between arthropod predator diversity and pest suppression. Numerous studies have provided consistent evidence that arthropod predators can effectively suppress populations of crop pests (Symondson *et al.*, 2002; Snyder *et al.*, 2005). However, the understanding of how and whether pest regulation is enhanced by changes in predator diversity remains limited (Straub *et al.*, 2008).

Theory suggests that there are a variety of mechanisms by which changes in predator diversity could enhance prey suppression (Sih *et al.*, 1998; Ives *et al.*, 2005) and strengthen the top-down biological pest control. The sampling (Huston, 1997), or positive

selection (Loreau, 2000) effect refers to the probability that a diverse predator community will include key species with unusually high consumption rates. Therefore, the performance of the predator community with regard to prey suppression may be driven primarily by whether these best-performing species are present. Changes in predator diversity can enhance prey suppression also through complementary resource use (Tilman *et al.*, 1997; Loreau, 2000). Different predator species often consume different prey species (Duffy, 2002) or different life-history stages of a single prey species (Wilby *et al.*, 2005). Such complementarity in resource use suggests that the effect of predators is additive if the prey mortality that results from the combined action of different species is equal to the summed mortality caused by each predator species on its own (Snyder *et al.*, 2005).

In addition to its positive effect on prey suppression enhancement, changes in predator diversity sometimes leads to increasing intraguild predation among predator species, which reduces their collective effect on prey suppression (Straub *et al.*, 2008; Letourneau *et al.*, 2009). The effects of changes in predator diversity on prey suppression could also be neutral. This occurs when multiple predators have “redundant” or “compensatory” effects, i.e., their combined effects are the average of the corresponding single-species effect (Sokol-Hessner & Schmitz, 2002; Schmitz, 2007). Thus, the removal of one species is compensated by increases in the prey consumption by another species (Navarrete & Menge, 1996; Otto *et al.*, 2008). This effect is encompassed in the insurance hypothesis (Tilman, 1996), which states that redundancy stabilizes the aggregate predation rates in the face of environmental changes (Wellnitz & Poff, 2001).

Despite the growing number of studies investigating how changes in predator diversity could enhance prey suppression, little has been done to examine the effects of variation in predator traits (functional diversity) that mediate such mechanisms. Previous research on the effects of predator diversity on prey suppression have focused almost exclusively on predator species richness, whereas biodiversity-ecosystem function studies suggests that functional diversity rather than richness *per se* drives ecological processes, such as prey suppression (Schmitz, 2007, 2009; Bruno & Cardinale, 2008). Predator body size is considered to be a key functional trait determining the strength and type of species interactions (Delclos & Rudolf, 2011; Rudolf, 2012) and, therefore, how predator diversity affects prey suppression (Brose, 2010; Rudolf, 2012). This attribute influences the habitat choice, prey size, range of prey and consumption rate of the predator (Cohen *et al.*, 1993). Predator size also determines the individual body mass and the biomass of a population as a whole (Woodward *et al.*, 2010).

Predator size variation can enhance prey suppression through an increase in the average body size that increases the *per capita* consumption rates of predators (Rudolf, 2012). Mechanisms such as complementary resource use could apply similarly to the ecological effects of body size variation among predator species (Woodward & Hildrew, 2002; Rudolf, 2012). Indeed, increasing the size range of predators has the potential to increase resource partitioning in terms of prey size (Woodward & Hildrew, 2002) and,

therefore, enhance prey suppression through niche complementarity (Rudolf, 2012). The presence of different-sized species within a predator population could, however, lead to increasing the negative interferences between the predators (e.g., intraguild predation). These antagonistic interactions should decrease the strength of top-down prey control (Delclos & Rudolf, 2011; Rudolf, 2012).

Given their cosmopolitan distribution, their polyphagy, and their taxonomic and functional diversity, ground beetles are especially suitable organisms for both ecological and entomological studies. Ground beetles are an important component of the ground-dwelling fauna of most of the world's terrestrial environments. They are predators of many invertebrate pests in agricultural ecosystems, such as aphids (Schmidt et al., 2004) and slugs (Mair & Port, 2001; Oberholzer & Frank, 2003). Thus, they may be potential biological control agents. With more than 40,000 described species, ground beetles are likely to have greater levels of diversity in traits associated with prey capture and consumption. Although superficially most ground beetle species seem to have a similar body shape, there are species-specific differences and the morphological particularities of each species reflect the special demands of its niche (Loreau, 1983; Bauer *et al.*, 1998; Kromp, 1999). Ground beetles show considerable variation in their size. This trait diversity may lead to complementary resource use.

The objective of the present study was to determine how changes in the body size diversity of ground beetles influence prey suppression. To accomplish this objective and using a functional group approach, we have created ground beetle assemblages according to three levels of size diversity: low, medium, and high. Three species groups of different size (large, medium, and small) were used as units of diversity in creating assemblages. Comparing prey suppression between the created assemblages enabled us to test whether increasing the ground beetles' body size diversity enhance prey suppression through a complementary resource use or through a sampling effect of the best performing size group of species. In addition, we used the variation in the species composition of the created assemblages to test if there is (or not) an additive effect among species of the best performing size group.

2. Materials and methods

2.1. Study system

This study was conducted at the INRA's Mirecourt Experimental Station in the northeastern France (48°29'48"N, 6°12'13"E). The choice of ground beetle species used in the study was based on a species list established during previous sampling of the site (unpublished data). From this list, we classified the most common species into three size groups: small species (less than 9 mm), medium species (9.1-13 mm) and large species (over 13.1 mm). Nine species (three from each group) were chosen to minimize the possibility that species identity effects would be responsible for the differences between the functional diversity levels. Small species selected were: *Anchomenus dorsalis* (6.8mm), *Agonum muelleri* (8.1mm), *Brachinus sclopeta* (6.3mm); medium ones were

Poecilus cupreus (12.1mm), *Nebria salina* (11.9mm), *Limodromus assimilis* (11.0mm); and large species were *Carabus auratus* (23.5mm), *Abax parallelepipedus* (18.6mm), *Pterostichus melanarius* (15.7mm). Individuals of these selected species were collected using dry pitfall traps. They were also hand caught and collected from underneath pieces of wood and cement that had been laid out in the fields to serve as hiding places for these animals during inactive periods. Ground beetle species caught were kept separate in plastic boxes (28 x 14 x 8 cm) filled with 2 cm of damp potting soil. They were fed apple slices. New individuals of all of the nine species were continuously trapped and added to the colonies to replace the ones that died and to ensure that healthy insects were available for the feeding trials. All of the experimental individuals of the nine species were assumed to be of a typical size, with the average body sizes cited by Hurka (1996). To prevent repeated measure data, each individual was used only once. The ground beetles were starved for 24 hours prior to the experiment in boxes containing moistened cotton.

To allow for resource complementarity in terms of size, a mixture of four different-sized invertebrate prey species were used. The prey species included two insects; the cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) and larvae of the yellow mealworm beetle *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), and two gastropods; adults and eggs of the grey field slug *Deroceras reticulatum* (Pulmonata: Limacidae) and eggs of the land snail *Helix aspersa* Müller (Pulmonata: Helicidae). The aphids were collected from a colony maintained in culture on barley plants in a growth chamber (25°C and 14L:10D photoperiod). The larvae of the yellow mealworm beetle and the adult slugs were provided respectively, by *Animal Farming* and *Arbitech*; two societies specialize in the breeding and commercialization of insects and other animals in France. The mealworm beetle larvae were kept in groups in plastic boxes and fed bran until they were required for the feeding trials. Before use in the experiments, the slugs were placed in sealed plastic boxes for egg production. Each box contained moist soil, and holes were made in the lid to allow air circulation. Slugs were fed leaves of two clover species (*Taraxacum officinale* L. and *Trifolium pratense* L.). The boxes were placed in a rearing chamber at 20°C (12L:12D photoperiod) and were examined twice per week. Laid eggs were transferred to Petri dishes filled with moist soil and were placed in a cold room at 4°C to delay hatching. The eggs of *H. aspersa* were provided by a snail farmer and stored at 4°C until required for the experiment.

2.2. Ground beetles assemblages

Ground beetle assemblages were created using a functional group approach, where the three size groups of ground beetles were treated as units of functional diversity. Thus, from the pool of the nine selected species, we have generated all possible combinations in order to create assemblages with the same species richness (three species in each combination) but different levels of functional diversity: low (including mono-group assemblages = all of the ground beetles belong to only one size group), medium (including bi-group assemblages = ground beetles were from two size groups), and high (including tri-group assemblages = ground beetles were added from three size

groups). From the 84 possible combinations obtained, we chose to test three assemblages for each level of diversity (nine in total “A1 to A9”; Table 1), so that each selected species was present at least once in each level of diversity (Table 2.1). All of the assemblages received a total of nine ground beetles (three individuals of each species present in the assemblage). Keeping the total abundance of individuals constant isolates the effect of increasing the diversity from that of increasing the total predator abundance (Straub & Snyder, 2006).

This substitutive experimental design (which holds the total abundance of predators constant across the levels of diversity) enabled us to separate the effect of functional identity from that of functional diversity and detect both transgressive and non-transgressive overyielding (Loreau, 1998; Bruno et al., 2006). Non-transgressive overyielding occurs when the performance of the highly diverse assemblages exceeds that of the average low-functional-diversity (monogroup) assemblages. Transgressive overyielding occurs when the performance of the highly diverse assemblages exceeds that of the best-performing monogroup assemblage (see Fridley, 2001). All of the assemblages were replicated five times, and five ground beetle-free treatments were used as controls (n=50).

Table 2.1 Species composition, size diversity and abundance of the nine ground beetle assemblages created to test for ground beetles size diversity on prey suppression. Each assemblage was tested 5 times, and five ground beetle-free treatments were used as controls (n=50).

Assemblages	size diversity	Species composition	Beetles number			
			Small	medium	large	Total
A0 (control)	0	No beetle	0	0	0	0
A1	1	<i>A.M.</i> + <i>A.D.</i> + <i>B.S.</i>	9	0	0	9
A2	1	<i>P.C.</i> + <i>N.S.</i> + <i>L.A.</i>	0	9	0	9
A3	1	<i>P.M.</i> + <i>C.A.</i> + <i>A.P.</i>	0	0	9	9
A4	2	<i>N.S.</i> + <i>L.A.</i> + <i>A.P.</i>	0	6	3	9
A5	2	<i>C.A.</i> + <i>P.M.</i> + <i>A.M.</i>	3	0	6	9
A6	2	<i>B.S.</i> + <i>A.D.</i> + <i>P.C.</i>	6	3	0	9
A7	3	<i>B.S.</i> + <i>P.C.</i> + <i>P.M.</i>	3	3	3	9
A8	3	<i>A.M.</i> + <i>L.A.</i> + <i>A.P.</i>	3	3	3	9
A9	3	<i>A.D.</i> + <i>N.S.</i> + <i>C.A.</i>	3	3	3	9

A.D. = *Anchomenus dorsalis*, *B.S.* = *Brachinus sclopeta*, *A.M.* = *Agonum muelleri*, *P.C.* = *Poecilus cupreus*, *N.S.* = *Nebria salina*, *L.A.* = *Limodromus assimilis*, *P.M.* = *Pterostichus melanarius*, *A.P.* = *Abax parallelepipedus*, *C.A.* = *Carabus auratus*

2.3. Feeding trials

Plastic mesocosms (90 cm long, 40 cm wide and 18 cm deep) that were filled with 3 cm of damp potting soil were used to compare prey suppression between the nine created assemblages. To prevent the slugs from climbing out, the inner rim of each mesocosm was painted with Fluon™, a slick material that prevents animals from climbing over barriers (Symondson, 1993). Mesocosms were placed in a controlled environment in a

room with a 14L:10D light cycle and a temperature of $20\pm 2^{\circ}\text{C}$. Two hours before starting the experiment, a mixed prey community including 5 adults and 20 eggs of *D. reticulatum*, 10 larvae of *T. molitor*, 10 eggs of *H. aspersa* and 40 wingless *R. padi* was added to each mesocosm. Aphids were transferred to the mesocosms onto four 10-15 cm tall barley plants (each plant had been previously infested with 10 mixed 2nd and 3rd instar aphids). Early instar aphids were used to prevent their multiplication during the experiment. Eggs of *D. reticulatum* and *H. aspersa* were placed separately in clusters and covered with vegetation to prevent their desiccation and to mimic as closely as possible the way that eggs are found in the field. Adults of *D. reticulatum* were released on fresh *Trifolium pratense* leaves placed in the center of each mesocosm as a food source for the slugs. Mesocosms' centers were watered to maintain adequate moisture conditions for slug activity. Ground beetles of each assemblage were released in the mesocosms at the start of the experiment and left undisturbed for 24 h. At the end of this period, the number of remaining prey was counted, and the mesocosms were hand-searched until all of the ground beetles or their remains were recovered. Prey suppression was calculated as the mean proportional mortality across the five prey species. Eggs presented evidence of severe attacks (i.e. egg completely or partially emptied, eggs with chorion broken open) but was not completely eaten, were considered as killed. Aphids were counted by carefully hand-searching the plants.

2.4. Statistical analysis

Because there was very little mortality in the ground beetle-free mesocosms (only three aphids were not found), the results of the control treatment were not included in any of the statistical analyses. All of the statistical analyses were conducted on proportional prey mortality (arcsine transformed).

We used a one-way analyses of variance ANOVA including the nine assemblages (A1 to A9) to test for differences in prey consumption among these assemblages as well as to see for the best performing group among small (A1), medium (A2), and large (A3) ground beetles,

To distinguish the effects of ground beetles functional diversity vs. ground beetles functional identity on total prey suppression, we performed three separate one-way (ANOVA) followed by planned comparisons. Each ANOVA included all of the three assemblages with low functional diversity (mono-group assemblages; A1+A2+A3) and one of the three assemblages with high functional diversity (tri-group assemblages; A7, A8, A9). d.f.=4 for each ANOVA. After each ANOVA, a planned comparison was done to compare between prey suppression in the highly diverse assemblages and prey suppression of the pooled assemblages with low functional diversity. This allowed us to test for functional diversity effect and for the non-transgressive overyielding (Fridley, 2001). The residual SS in each comparison is then attributable to the differences among mono-group assemblages, and constitutes a test of the functional identity effect (Bruno *et al.*, 2005; Duffy *et al.*, 2005). Transgressive overyielding, which identifies the effects of

diversity that could not result from the dominance of any one of the size group, was also tested using planned comparisons between each one of the three assemblages with high functional diversity (A7, A8, A9) and the best performing assemblage of low functional diversity.

Using the opportunity offered by our experimental design (i.e., the presence of three different species for each size group, and the variation in the species composition of the nine assemblages) we tested for species identity and additive effects among the three large ground beetle species. Test of these effects was done for species pairs (i.e. *C. auratus* vs. *A. parallelepipedus*, *C. auratus* vs. *P. melanarius* and *P. melanarius* vs. *A. parallelepipedus*). For this, three separate one-way ANOVAs were performed to compare prey suppression between the following treatments: (1) assemblages in which the two species were absent, (2) assemblages in which only species *A* was present, (3) assemblages in which only species *B* was present, and (4) assemblages in which both species *A* and *B* were present. Differences in prey suppression between assemblages in which the two species occurred separately were interpreted as indirect evidence for a species identity effect of either one or the other species. A significant increase of prey suppression in the assemblages in which both species were present compared to the assemblages in which the two species occurred separately was interpreted as a result of an additive effect among these two species. In contrast, a similarity in prey suppression between assemblages in which both species were present and assemblages in which the two species occurred separately (treatments 2 and 3) was interpreted as an outcome of a redundant effect of the two species.

Resource partitioning among **(a)** the three size groups of ground beetles (i.e., differences in the composition and relative abundances of prey types consumed between small (A1), medium (A2), and large (A3) ground beetles) and **(b)** all nine ground beetle assemblages was tested using a permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA) (Anderson, 2001). For this, Bray-Curtis dissimilarity was used as a distance measure, and 4999 unrestricted permutations of the raw data were performed (Anderson, 2005).

Similarity percentage (SIMPER) analysis was used to determine which prey species contributed the most to the observed differences in total prey suppression between small (A1), medium (A2), and large (A3) ground beetles.

ANOVAs and planned comparisons were performed using R software 2.15.2 (R Development Core Team 2012). The permutational multivariate analyses were conducted using PERMANOVA 1.6 (Anderson, 2005). SIMPER was conducted using PAST (Hammer *et al.*, 2001).

3. Results

At the end of the experiment, all of the prey from the ground beetle-free mesocosms were recovered (except three aphids), confirming that all of the prey losses were because of the ground beetles' consumption rather than other causes of mortality or escape. Additionally, no ground beetles died during the experiment. This indicates that there was no intraguild predation.

3.1. Best performing ground beetles

Mean prey suppression significantly differed across the nine assemblages ($F_{8,36} = 26.019$, $P < 0.001$). The highest mortality of prey was always recorded in the assemblages with at least one large species (Fig. 2.1). Mean total prey suppression was also significantly different among the 3 monogroup assemblages (A1 to A3). Large ground beetles (A3) had greater total prey suppression than medium and small ones and, thereby, were the best performing group of species. The effect of medium (A2) and small (A1) species on prey suppression however, was not significantly different (Fig. 2.1).

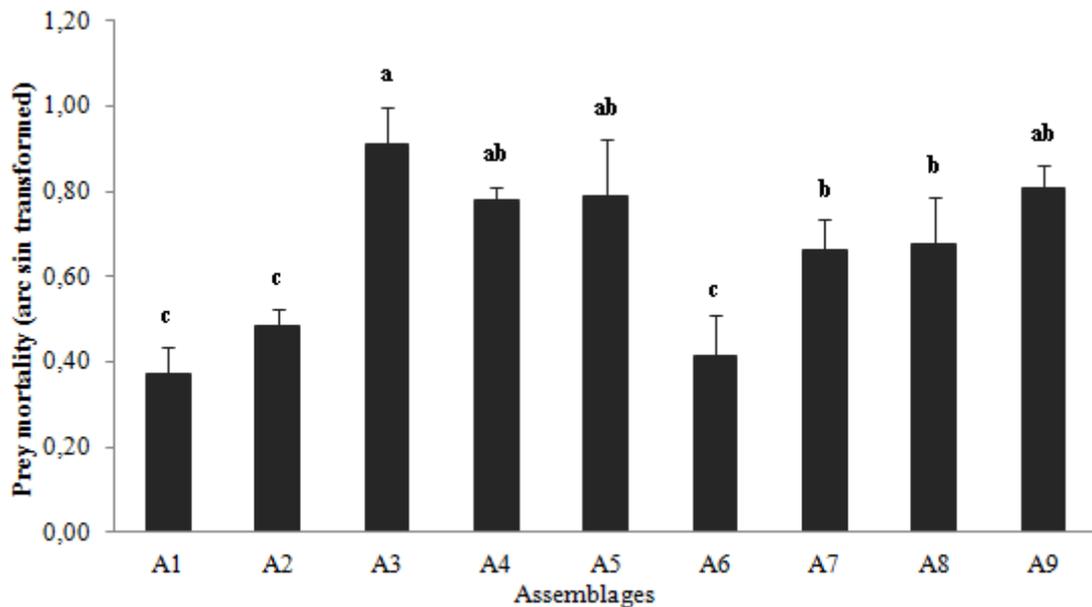


Fig. 2.1 Prey suppression by the ground beetles in the nine assemblages tested. Highest prey suppression was always recorded in the case of assemblages with at least one large species (A3, A4, A5, A7, A8, and A9). See Table 2.1 for assemblages' species composition and size diversity. Prey suppression was calculated as the mean proportional mortality (arc sin transformed) across the five prey species. Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

3.2. Functional diversity vs. functional identity effects

Although the ground beetles did exert significant prey mortality, increasing their functional diversity had no effect on the strength of prey suppression. Indeed, planned comparisons between the average prey suppression in the assemblages with low functional diversity (A1+A2+A3) and that in each one of the highly diverse assemblages (A7, A8, A9) showed no significant effect of ground beetle functional diversity compared to their functional identity (Table 2.2). Planned comparisons testing for transgressive overyielding showed that prey suppression in the highly diverse assemblages (A7, A8, A9) was never significantly greater than in the assemblage with only large species (A3) (Table 2.2). Thus, there was no evidence for transgressive overyielding. However, the effects of increasing ground beetle functional diversity can be explained by a sampling effect for larger species. Indeed, greatest suppression of prey was always recorded in the assemblages with at least one large species (Fig. 2.1).

Table 2.2 Results of statistical analysis separating the effects of ground beetle functional diversity and identity on prey suppression. Data were analyzed by one-way analyses of variance (ANOVA) followed by orthogonal planned comparisons. The ANOVAs were conducted on proportional prey mortality (arc sin transformed). Each ANOVA and planned comparison compared between the pooled mean of prey suppression in all low functional diversity (monogroups) replicates (A1+A2+A3) and prey suppression in each one of the high functional diversity assemblages (A7, A8, A9).

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	P
<i>monogroups vs. C7</i>					
Community	19	0.9113	0.2825	56.684	<0.001***
Diversity (non transgressive overyielding)	1	0.0203	0.0203	0.4106	0.5297
Identity	18	0.8910	0.0495	10.106	<0.01**
transgressive overyielding	1	0.1550	0.1550	3.69	0.0707
<i>monogroups vs. C8</i>					
Community	19	0.9473	0.2870	42.185	<0.001***
Diversity (non transgressive overyielding)	1	0.0284	0.0283	0.5554	0.4657
Identity	18	0.9189	0.0510	7,6820	<0.05*
transgressive overyielding	1	0.1389	0.1389	3.0921	0.0957
<i>monogroups vs. C9</i>					
Community	19	1.0615	0.3357	79.216	<0.001***
Diversity (non transgressive overyielding)	1	0.1819	0.1819	3.7224	0.0696
Identity	18	0.8796	0.0489	11,690	<0.01**
transgressive overyielding	1	0.0262	0.0262	0.4559	0.5082

MS, mean square; SS, sum of squares.

3.3. Species identity and additive effects among large ground beetles

Overall, the three ANOVAs testing for the species identity and additive effects among large ground beetles were significant ($F_{3,43} = 12.147$ and $P < 0.001$ for *C. auratus* vs. *P. melanarius* test, $F_{3,43} = 30.701$ and $P < 0.001$ for *C. auratus* vs. *A. parallelepipedus*

test, and $F_{3,43} = 11.989$ and $P < 0.001$ for *P. melanarius* vs. *A. parallelepipedus* test). Significance in all cases was mainly due to the low values of assemblages in which large species were absent (Fig. 2.2a,b,c). However, comparisons of prey suppression between assemblages in which species occurred separately (CA to PM in Fig. 2.2a, CA to AP in Fig. 2.2b, and PM to AP in Fig. 2.2c) revealed that there was no species identity effect among the large ground beetles. Prey suppression appeared to increase slightly in the assemblages that included *C. auratus* (CA in Fig. 2.2a,b), but this trend was not statistically significant. Also, there was no additive effect among the three large ground beetles, since prey suppression was the same even where assemblages included either one or two large species (CA & PM to both in Fig. 2.2a, CA to both in Fig. 2.2b, and PM & AP to both in Fig. 2.2c). One exception to this result concerns the comparison between *C. auratus* and *A. parallelepipedus* (Fig. 2.2b) where prey suppression was higher in the assemblages that included the two species together (both), as opposed to those that included just *A. parallelepipedus* (AP).

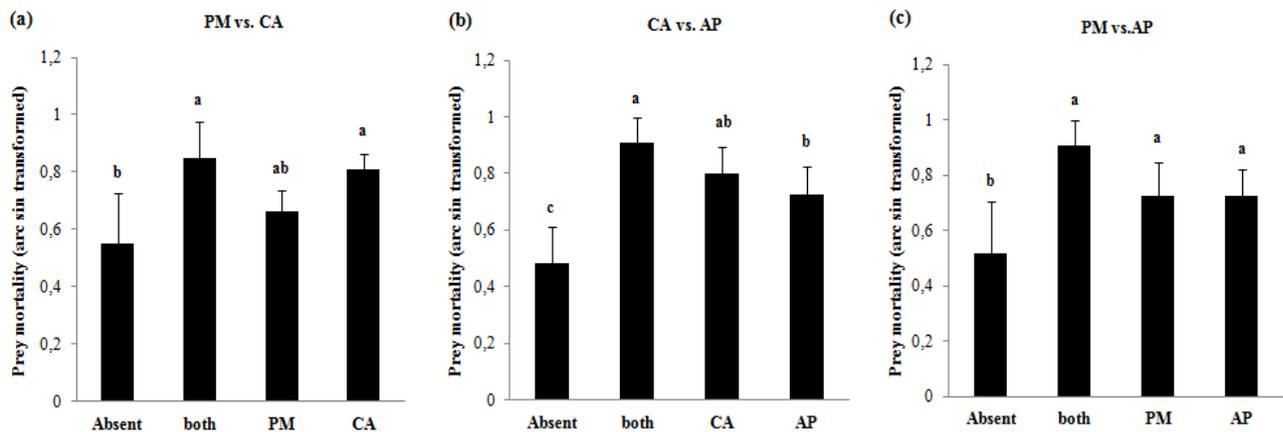


Fig. 2.2 Comparison of prey suppression among large ground beetle species. Comparisons were done for species pair ((a) *C. auratus* vs. *P. melanarius*, (b) *C. auratus* vs. *A. parallelepipedus*, (c) *P. melanarius* vs. *A. parallelepipedus*), between assemblages in which the two species were absent (**Absent**), assemblages in which both species were present together (**both**), and assemblages in which the two species occurred separately (**CA** for *Carabus auratus*, **AP** for *Abax parallelepipedus*, and **PM** for *Pterostichus melanarius*). Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

3.4. Resource partitioning

Patterns in prey consumption were significantly different between small (A1), medium (A2), and large (A3) ground beetles ($F_{2,12} = 6.7901$, $P < 0.001$; from the PERMANOVA among the three size groups of ground beetles). Unlike medium and large ground beetles (A2, A3) that demonstrated an ability to consume all of the prey species,

small ground beetles (A1) did not attack the adults of *D. reticulatum* and only weakly predated the mealworm beetle larvae (Fig. 2.3). Furthermore, prey suppression by the small and medium ground beetles was weak for all of the prey species attacked, whereas the large ground beetles showed maximum prey suppression and tended to prefer slugs (adults and eggs), as well as eggs of the land snail. Aphids were the less attacked by large ground beetles (Fig. 2.3). From the PERMANOVA among the nine ground beetle assemblages, clear differences in resource use patterns were evident between the assemblages with at least one large ground beetle species and those created with only small and/or medium ground beetles ($F_{8,36} = 3.9212$, $P = 0.0006$).

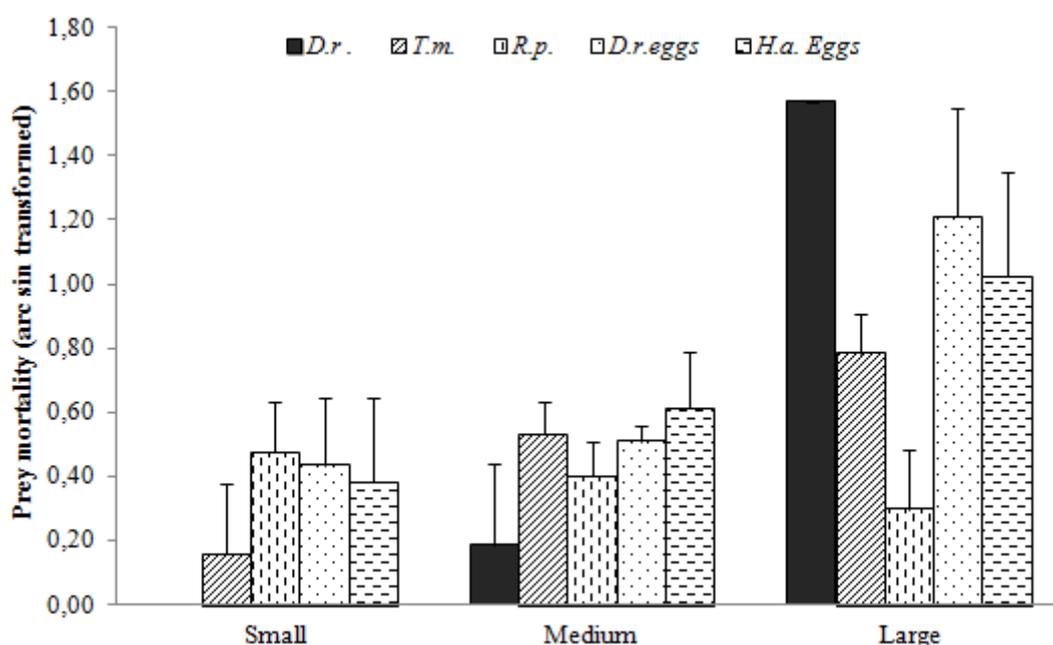


Fig. 2.3 Consumption rates of the five prey species by ground beetles of the three size classes (small (A1), medium (A2), and large (A3) ground beetles). Ground beetles of the different size groups exhibited significantly different patterns of prey consumption. While adults of *Deroceras reticulatum* have never been attacked by small ground beetles, all of them were eaten by large ones. See Table 2.3 for statistical tests outcomes. Values are given as mean \pm SE. Prey species are labeled as follows *D.r.*: adults of *Deroceras reticulatum*; *T.m.*: *Tenebrio molitor*; *R.p.*: *Rhopalosiphum padi*; *D.r. Eggs*: eggs of *Deroceras reticulatum*; *H.a. Eggs*: eggs of *Helix aspersa*.

SIMPER analysis revealed that the adults of *D. reticulatum* were the prey that contributed the most to dissimilarity between small and large ground beetles (A1 vs. A3; Fig. 2.4), as well as between medium and large ones (A2 vs. A3; Fig. 2.4). *T. molitor* contributed 32% (from the SIMPER analysis) to the observed difference in prey suppression between small and medium ground beetles (A1 vs. A2; Fig. 2.4).

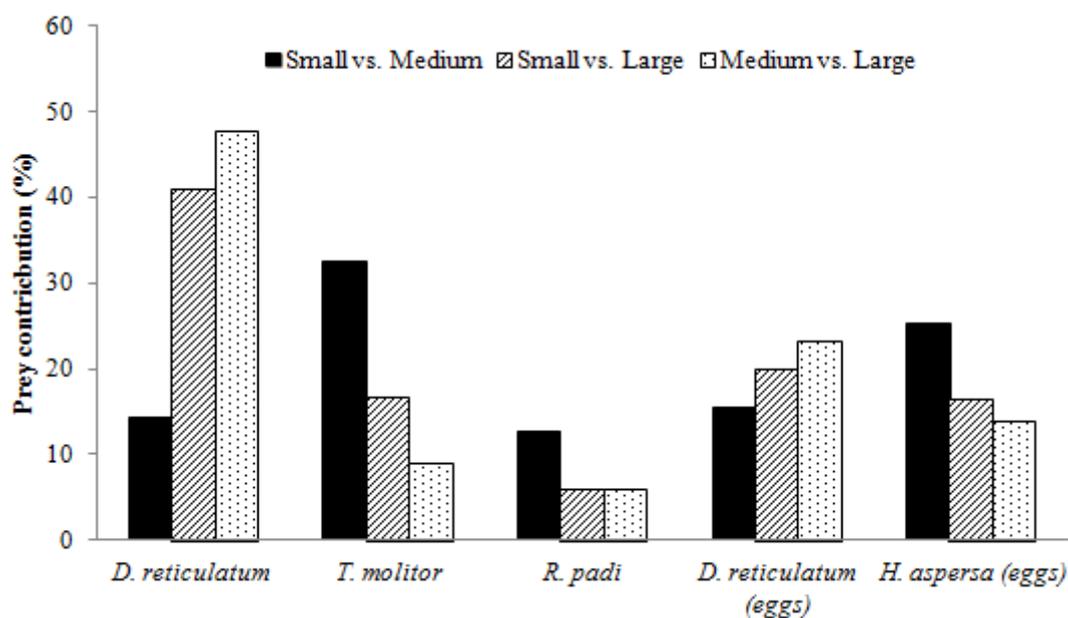


Fig. 2.4 Contribution (%) of the five prey species to the observed differences in total prey suppression between small (A1), medium (A2) and large (A3) ground beetles. See Results for SIMPER results.

4. Discussion

Partitioning the effects of ground beetle size diversity in our study revealed that prey suppression by ground beetles depends on their functional identity rather than on functional diversity, with one group of species (large beetles) contributing more to prey suppression than the other groups. Indeed, in the assemblages containing at least one large ground beetle species, prey suppression was significantly greater than in assemblages without large ground beetles. Such relationships between predator size diversity and prey suppression is common in a variety of systems and taxa (Radloff & Du Toit, 2004; Bruno *et al.*, 2005, 2006; Arenas *et al.*, 2006; Philpott *et al.*, 2009; Valdivia *et al.*, 2009; Rudolf, 2012; Toscano & Griffen, 2012). Identity effect for large ground beetles found in our study is in agreement with the hypothesis given by Rudolf, (2012) to explain the ecological effects of variation in predator body size on prey suppression, and according to which this variation can increase prey suppression through increases in the average size that increases the *per capita* consumption rates of predators. As for other organisms (Reiss *et al.*, 2011), large ground beetles most likely have higher mass-specific metabolic rates, higher energy demands, and higher ingestion rates than small species.

The neutral effect of increasing ground beetle size diversity was not surprising given that there was no partitioning of resource between small, medium, and large

species. Although we showed distinct patterns in prey consumption, the different-sized ground beetles did not occupy distinct trophic niches. The results revealed an increase in the amount and range of prey consumed with increasing ground beetle body size; small ground beetles showed low prey consumption and did not attack adult slugs, whereas large ground beetles showed maximum prey suppression and demonstrated an ability to consume all of the prey species. Neutral effects of predators' diversity on prey suppression are often expected to occur when increasing the diversity within a predator population increases the potential for intraguild predation as well as for negative behavioral interference (Letourneau et al., 2009). For example, in the presence of a large predator, small ones often alter their activity rates or habitat use, which also reduces their foraging rates that indirectly alter prey suppression (Prasad & Snyder, 2006; Rudolf, 2012; Crumrine, 2010). In our case, such negative interactions could not be responsible for the neutral effect of the increasing ground beetle size diversity on prey suppression. All of the ground beetles were alive at the end of the experiment, indicating that there was no intraguild predation. Additionally, we expect that large ground beetles in the more diverse assemblages did not reduce or only slightly reduced the foraging rates of the small ground beetle species, since the prey suppression was low even when these small species were present alone (Assemblage 1, Fig. 2.1).

Excluding negative interactions to explain the neutral effect of increasing ground beetle size diversity effect on prey suppression does not exclude that it is the absence of intraguild predation among the large ground beetle species (best performing predators in our study) that may lead to the evident identity effect of this species group rather than ground beetles size diversity *per se*. Indeed, in the absence of negative interferences among species that overlap in resource use, there would be no advantage of resource use differentiation and no significant difference between predator diversity treatments (Snyder & Ives, 2003). At least two explanations can account for the absence of intraguild predation and ground beetles' functional diversity effect in our study. (1) *Predator to prey ratio* - It may be possible that the ratio of predators to prey in our experiment was too low (i.e., the prey offered were sufficient enough) for antagonistic interactions to occur among the ground beetles. Most of the studies that have examined the effects of prey density on the outcome of predator-predator interactions have found that lower prey density increases intraguild predation, whereas higher prey density results in synergistic interactions (Lucas *et al.*, 1998; Kajita *et al.*, 2000; Hindayana *et al.*, 2001; Burgio *et al.*, 2002; De Clercq *et al.*, 2003; Nóia *et al.*, 2008). Werling *et al.* (2012) showed that combining two functionally distinct predators increased the predation of Colorado potato beetle only when the larval density of this insect pest was low. However, Griffin *et al.*, (2008) found that functionally diverse communities of crab species showed greater prey consumption only when the predator density was high. This observation has also been reported in other studies (Griffin *et al.*, 2008; Takizawa & Snyder, 2011), in which reducing the intraspecific density of predators reduced the resource overlap and interference and, therefore, had a greater effect on prey suppression. (2) *Experimental term* - Our experiment may not have lasted long enough to detect the positive indirect

effects on prey suppression that may result from interferences among ground beetle species of the same group. As shown above, intraguild predation occurrence usually involves a lower prey density. The short time scales of our experiment could have been insufficient for prey density to be reduced by the ground beetle consumption and then to reach the “critical threshold” that trigger intraguild predation. Previous studies suggested that intraguild predation requires prey density changes, which may take some time to manifest (Rosenheim, 2001).

While we found evidence for a functional identity effect, there was no species identity effect, since that prey suppression in the assemblages where the three large ground beetles occurred separately was not different. Additionally, the effects of these three ground beetle species on prey suppression seems to be non-additive but redundant in the sense that there was no difference in prey suppression between the assemblages in which two species were present together and those in which each species was present separately. The redundant effects of the large ground beetle species suggest that they occupy similar trophic niches, have overlapping resources and interfere with each other. Indeed, when such effects occurred, they were often related to competition for food among predators that alter the behaviors of the predators. They were also related to intraguild predation that often occurs between certain life history stages, such as adults preying on juveniles, or when one of the predators is an intermediate predator (often because of its small size) and is vulnerable to predation by the top predator (Rosenheim, 1998; Finke & Denno 2002; Crumrine & Crowley, 2003; Lang, 2003; Griffen & Byers, 2006). Because all of the ground beetles were recovered at the end of our experiment, we suggest that interspecific competition for food, and not intraguild predation, was responsible for the non-additive effect among the three large ground beetle species. However, we have no evidence that this behavioral interference existed in our experiment. A similar non-additive effect of multiple predators was observed in a system composed of three spider species preying upon the grasshopper *Melanoplus femurrubrum* (Sokolhessner & Schmitz, 2002). The spiders had different hunting modes and occupied complementary habitats, but their combined effects were equivalent to the average of the corresponding single-species effect. The authors concluded that the species effects of the three spiders were substitutable and that it is reasonable to aggregate them into a single functional unit. The same results were also found by Woodcock and Heard, (2011). Similar effects of the three large ground beetles in our experiment validate the fact that they have been treated as a single functional group and suggest that the effect of ground beetles on prey suppression should depend on the presence of large ground beetles, independent of their species identity.

Although predators of the same guild could have non-additive (redundant) effect, increasing their number could increase prey suppression through a resource use complementarity (Powell *et al.*, 2006). Moreover, species that appear functionally redundant under some environmental conditions are functionally diverse when environmental conditions change (Naeem & Li, 1997). This effect is encompassed in the

“insurance hypothesis”, which states that maintaining different predators that perform better or worse in particular environments provides functional compensation and reliable pest suppression despite changing conditions (Loreau *et al.*, 2003). Also, it has been suggested that if predator communities contain functionally redundant species, key aspects of a community and ecosystem processes may remain unchanged by the changes in species’ compositions as long as each broad functional group retains at least one functionally competent species (Morin, 1995). This suggestion is consistent with the results found in this study. Indeed, there were no differences in prey suppression between the assemblages that included at least one large ground beetle species, except assemblage in which the three large species occurred together (A3) and in which prey suppression was more important than in two other assemblages (A7 and A8).

5. Conclusion

Our study found that increasing the size diversity of ground beetles had no effect on the strength of prey suppression. Instead, prey suppression was strongly strengthened by the presence of large ground beetles (irrespective of their species identity). Based on these results and given that large ground beetles are vulnerable to environmental disturbances (Ribera *et al.*, 2001; Kotze & O’Hara, 2003) and predation (Kaspari & Joern 1993; Brose, 2003), we suggest that conservation biological control strategies should promote the presence of large carabids. These strategies should, however, be established without being in conflict with the global objectives of biodiversity conservation. Redundancy among species should also be considered in conservation biological control strategies. Indeed, given that the local and global extinctions are more likely for species occupying higher trophic levels than for species at lower trophic levels within food webs (Petchey *et al.*, 1999), it is always important to maintain redundancy both among and within local communities because species that are redundant in their effects will not necessarily have the same responses to environmental change (Wellnitz & Poff, 2001). Thus, this redundancy could provide insurance against loss or degradation of the biological pest suppression (Walker, 1992).

Acknowledgements

This research was supported by a PhD fellowship from the INRA/Lorraine Region (France) and by the “CASDAR Entomophages” Project (French Agriculture Ministry). The authors wish to thank Catherine Mignolet who gave permission to conduct experiments on the INRA’s Mirecourt Experimental Station. We gratefully acknowledge the logistical help of Claude Gallois and David Marcolet. We thank Simon Taugourdeau and Jean Villerd for advices on statistical analysis. Two anonymous reviewers provided valuable comments that greatly improved the manuscript.

References

- Anderson, M. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32–46.
- Anderson, M.J. (2005) Permanova: a Fortran Computer Program For Permutational Multivariate Analysis of Variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Arenas, F.I., Sanchez, I., Hawkins, S.J. & Jenkins, S.R. (2006). The invasibility of marine algal assemblages: role of functional diversity and identity. *Ecology*, **87**, 2851–2861.
- Bauer, T., Desender, K., Morwinsky, T. & Betz, O. (1998) Eye morphology reflects habitat demands in three closely related ground beetle species (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Zoology, London*, **245**, 467–472.
- Brose, U. (2003) Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, **135**, 407–413.
- Brose, U. (2010) Body-mass constraints on foraging behavior determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology*, **24**, 28–34.
- Bruno, J.F., Boyer, K.E., Duffy, J.E., Lee, S.C. & Kertesz, J.S. (2005) Effects of macroalgal species identity and richness on primary production in benthic marine communities. *Ecology Letters*, **8**, 1165–1174.
- Bruno, J.F., Lee, S.C., Kertesz, J.S., Carpenter, R.C., Long, Z.T. & Duffy, J.E. (2006) Partitioning the effects of algal species identity and richness on benthic marine primary production. *Oikos*, **115**, 170–178.
- Bruno, J.F. & Cardinale, B.J. (2008) Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6(10)**, 539–546.
- Burgio, G., Santi, F. & Maini, S. (2002) On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*, **24**, 110–116.
- Cohen, J.E., Pimm, S.L., Yodzis, P. & Saldaña, J. (1993) Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 67–78.
- Crumrine, P.W. (2010) Size-structured cannibalism between top predators promotes the survival of intermediate predators in an intraguild predation system. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 636–646.
- Crumrine, P.W. & Crowley, P.H. (2003) Partitioning components of risk reduction in a dragonfly–fish intraguild predation system. *Ecology*, **84**, 1588–1597.
- de Clercq, P., Peeters, I., Vergauwe, G. & Thas, O. (2003) Interaction between *Podisus maculiventris* and *Harmonia axyridis*, two predators used in augmentative biological control in greenhouse crops. *Biocontrol*, **48**, 39–55.

- Delclos P. & Rudolf V.H.W. (2011) Effects of size structure and habitat complexity on predator-prey interactions. *Ecological Entomology*, **36**, 744–750.
- Duffy, J.E. (2002) Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, **99**, 201–219.
- Finke, D.L. & Denno, R.F. (2002) Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology*, **83**, 643–652.
- Fridley, J.D. (2001) The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, **93**, 514–526.
- Griffen, B.D. & Byers, J.E. (2006) Intraguild predation reduces redundancy of predator species in multiple predator assemblage. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 959–966.
- Griffin, J.N., de la Haye, K.L., Hawkins, S.J., Thompson, R.C. & Jenkins, S.R. (2008) Predator diversity and ecosystem functioning: Density modifies the effect of resource partitioning. *Ecology*, **89**, 298–305.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4(1)**, 1–9.
- Hindayana, D., Meyhöfer, R., Scholz, D. & Poehling, H-M. (2001) Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biological Control*, **20**, 236–246.
- Hurka, K. (1996) Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Vit Kabourek, Zlin, Czech Republic. 565p.
- Huston, M.A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**, 449–460.
- Ives, A.R., Cardinale, B.J & Snyder, W.E. (2005) A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, **8**, 102–116.
- Kajita, Y., Takano, F., Yasuda, H. & Agarwala, B. K. (2000) Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology*, **35**, 473–479.
- Kaspari, M. & Joern, A. (1993) Prey choice by three insectivorous grassland birds: reevaluating opportunism. *Oikos*, **68**, 414–430.
- Kotze, D.J. & O'Hara, R.B. (2003) Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, **135**, 138–148.
- Kromp, B. (1999) Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **74**, 187–228.
- Lang, A. (2003) Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia*, **134**, 144–153.

- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G. & Moreno, C.R. (2009) Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 573–92.
- Loreau, M. (1983) le régime alimentaire de huit Carabides (Coleoptera) communs en milieu forestier. *Acta Oecologia*, **4(4)**, 331–343.
- Loreau, M. (1998) Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, **82**, 600–602.
- Loreau, M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**, 3–17.
- Loreau, M., Mouquet, N. & Gonzalez, A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, **100(22)**, 12765–12770.
- Lucas, E., Coderre, D. & Brodeur, J. (1998) Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, **79**, 1084–1092.
- Mair, J. & Port, G.R. (2001) Predation of the slug *Deroceras reticulatum* by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* in the presence of alternative prey. *Agricultural and Forest Entomology*, **3**, 169–174.
- Morin, P.J. (1995) Functional redundancy, non-additive interactions, and supply-side dynamics in experimental pond communities. *Ecology*, **76**, 133–149.
- Naeem, S. & Li, S.B. (1997) Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**, 507–509.
- Navarrete, S.A., & Menge, B.A. (1996) Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs*, **66**, 409–429.
- Nóia, M., Borges, I. & Soares, A.O. (2008) Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control*, **46**, 140–146.
- Oberholzer, F. & Frank, T. (2003) Predation by the carabid beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on slugs and slug eggs. *Biocontrol Science and Technology*, **13**, 99–110.
- Otto, S.B., Berlow, E., Rank, N.E., Smiley, J. & brose, U. (2008) Predator diversity and identity drive interaction strength and trophic cascades in a food web. *Ecology*, **89(1)**, 134–144.
- Petchey, O.L., McPhearson, P.T., Casey, T.M. & Morin, P.J. (1999) Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature*, **402**, 69–72.
- Philpott, S.M., Soong, O., Lowenstein, J.H., Pulido, A.L., Lopez, D.T., Flynn, D.F.B. & Declerck, F. (2009) Functional richness and ecosystem services: bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecological Applications*, **19(7)**, 1858–1867.

- Powell, W., Pell, J.K., Nakashima, Y., Baverstock, J. & Birkett, M. (2006) Functional biodiversity of aphid natural enemies: positive intra-guild interactions. *Landscape management for functional biodiversity* (ed. by W. A. H. Rossing, H. M. Poehling and G. Burgio), *IOBC/wprs Bulletin*, **29(6)**, 101–104.
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2006) Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 343–352.
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Radloff, F.G.T. & DU Toit, J.T. (2004) Large predators and their prey in a southern African savanna: a predator's size determines its prey size range. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 410–423.
- Reiss, J., Bailey, R.A., Perkins, D. M., Pluchinotta, A. & Woodward, G. (2011) Testing effects of consumer richness, evenness and body size on ecosystem functioning. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 1145–1154.
- Ribera, I., Dole Dec, S., Downie, I.S. & Foster, G.N. (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, **82(4)**, 1112–1129.
- Rosenheim, J.A. (1998) Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology*, **43**, 421–447.
- Rosenheim, J.A. (2001) Source-sink dynamics for a generalist insect predator in a habitat with strong higher-order predation. *Ecological Monographs*, **71**, 93–116.
- Rudolf, V.H.W. (2012) Seasonal shifts in predator body size diversity and trophic interactions in size-structured predator-prey systems. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 524–532.
- Schmidt, M.H., Thewes, U., Thies C. & Tschardt, T. (2004) Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **113**, 87–93.
- Schmitz, O.J. (2007) Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, **88**, 2415–2426.
- Schmitz, O.J. (2009) Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecology*, **90(9)**, 2339–2345.
- Sih, A., Englund, G. & Wooster, D. (1998) Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 350–355.
- Snyder, W.E. & Ives, A.R. (2003) Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology*, **84(1)**, 91–107.
- Snyder, W.E., Chang, G.C. & Prasad, R.P. (2005) Conservation biological control: Biodiversity influences the effectiveness of predators. *Ecology of Predator-Prey Interactions* (ed. by P. Barbosa and I. Castellanos), pp. 324–343. Oxford University Press, New York.

- Sokol-Hessner, L., & Schmitz, O.J. (2002) Aggregate effects of multiple predator species on a shared prey. *Ecology*, **83**, 2367–2372.
- Straub, C.S., Finke, D.L. & Snyder, W.E. (2008) Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control*, **45**, 225–237.
- Straub, C.S. & Snyder, W.E. (2006) Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology*, **87(2)**, 277–282.
- Symondson, W.O.C. (1993) The effects of crop development upon slug distribution and control by *Abax parallelepipedus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of Applied Biology*, **123**, 449–457.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., & Greenstone, M.H. (2002) Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, **47**, 561–594.
- Takizawa, T. & Snyder, W.E. (2011) Predator biodiversity in - creases the survivorship of juvenile predators. *Oecologia*, **166**, 723–730.
- Tilman, D. (1996) Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**, 350–363.
- Tilman, D., Lehman, C. & Thompson, K. (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, **94**, 1857–1861.
- Toscano, B.J. & Griffen, B.D. (2012) Predatory crab size diversity and bivalve consumption in oyster reefs. *Marine Ecology Progress Series*, **445**, 65–74.
- Valdivia, N., de la Haye, K.L., Jenkins, S.R., Kimmance, S.A., Thompson, R.C., & Molis, M. (2009) Functional composition, but not richness, affected the performance of sessile suspension-feeding assemblages. *Journal of Sea Research*, **61**, 216–221.
- Walker, B. H. (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**, 18–23.
- Wellnitz, T.A., & Poff, N.L. (2001) Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecology Letters*, **4**, 177–179.
- Werling, B.P., Lowenstein, D.M., Straub, C.S. & Gratton, C. (2012) Multi-predator effects produced by functionally distinct species vary with prey density. *Journal of Insect Science*, **12 (30)**, 1–7.
- Wilby, A., Villareal, S.C., Lan, L.P., Heong, K.L., & Thomas, M.B. (2005) Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecological Entomology*, **30**, 497–501.
- Woodcock, B.A., & Heard, M.S. (2011) Disentangling the effects of predator hunting mode and habitat domain on the top-down control of insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 495–503.

Woodward, G. & Hildrew, A.G. (2002) Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 1063–1074.

Woodward, G., Blanchard, J., Lauridsen, R.B., Edwards, F.K., Jones, J.I., Figueroa, D., Warren, P.H. & Petchey, O.L. (2010) Individual-based food webs: Species identity, body size and sampling effects. *Advances In Ecological Research*, **43**, 211–266.

CHAPITRE 3

Réponse des carabes à la structure de la végétation des bandes enherbées

Chapitre 3. Réponse des carabes à la structure de la végétation des bandes enherbées

L'objectif de ce chapitre est de répondre à notre deuxième question de recherche, à savoir comment la modification structurale de la végétation des bandes enherbées pourrait servir d'indicateur de l'influence des pratiques de gestion de ces habitats non cultivés sur la diversité de taille au sein des communautés carabiques. Comprendre les effets de la complexité structurale de la végétation sur les communautés d'auxiliaires pourrait être fondamental pour orienter la gestion des habitats dans le but de maintenir une stabilité dans leur fonction répressive contre les ravageurs.

Pour répondre à notre deuxième question de recherche, nous avons mis en place (en plein champs) une expérimentation pour tester l'effet de la gestion des bandes enherbées sur la structure de la végétation de ces habitats et par conséquent sur la structure des communautés carabiques. Cinq modes de gestion (une fauche, deux fauches, un déchaumage superficiel, un déchaumage superficiel suivi d'une fauche et un témoin) ont, ainsi, été testés. Une approche d'arbre de régression a été utilisée pour identifier et hiérarchiser les composantes structurales de la végétation de ces bandes enherbées selon l'importance de leurs effets sur la structure fonctionnelle des communautés carabiques.

Les résultats de ce chapitre ont été publiés dans le numéro 200 du journal « *Agriculture, Ecosystems & Environment* » paru en 2015. L'article présentant ces résultats s'intitule « *Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins* ».

Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins

Abdelhak ROUABAH^{1,2,*}, Jean VILLERD^{1,2}, Bernard AMIAUD^{3, 4}, Sylvain PLANTUREUX^{1,2},
Françoise LASSERRE-JOULIN^{1,2}

1. Université de Lorraine, UMR 1121 Agronomie et Environnement, 2, avenue de la Forêt de Haye, TSA 40602, 54518 Vandœuvre-lès-Nancy CEDEX, France
2. INRA, UMR 1121 Agronomie et Environnement, 2, avenue de la Forêt de Haye, TSA 40602, 54518 Vandœuvre-lès-Nancy CEDEX, France
3. Université de Lorraine, UMR 1137 Écologie et Écophysiologie Forestière, Campus des Aiguillettes, Faculté des Sciences et Techniques, 54506 Vandœuvre-lès-Nancy Cedex, France
4. INRA, UMR 1137 Écologie et Écophysiologie Forestière, Campus des Aiguillettes, Faculté des Sciences et Techniques, 54506 Vandœuvre-lès-Nancy Cedex, France

Corresponding author

Abdelhak Rouabah, Université de Lorraine, UMR 1121 Agronomie et Environnement, 2, avenue de la Forêt de Haye, TSA 40602, 54518 Vandoeuvre CEDEX, France.

Telephone : + 33 (0) 3 83 59 58 19

Fax : + 33 (0) 3 83 59 57 99

E-mail : abdelhak.rouabah@univ-lorraine.fr

Abstract

Managing field margins to promote carabid diversity requires understanding the diverse responses of these insects to vegetation structure within these margins. This diversity in carabid responses could be determined by variation in species functional traits, of which body size is likely to be a key factor. In the present study, the effect of vegetation structure within differently managed field margins on species richness, activity-density and size distribution of carabids was investigated. Experimental margin plots were established in three cereal fields using a replicated block design. Carabids were sampled using pitfall traps in the margin plots, the crop edge, and the crop area of the fields. A decision tree analysis was used to classify structural variables of the vegetation according to their effect on carabids. Both a high number of carabid species and those important for effective pest control were associated with the field margins. Management influenced carabids only in the field margin. Higher plant functional diversity was identified as the primary factor promoting carabid species richness. Their activity-density was negatively correlated to the vegetation heterogeneity and positively to percentage of bare ground. Large species presented high activity-density in homogenous vegetation with high proportion of bare ground, whilst small species preferred high plant functional diversity and heterogeneous vegetation. High activity of medium sized species was associated with high but less heterogeneous vegetation. This diversity in carabid responses to the vegetation structure appears to be related not only to variation in their body size, but also in other life history traits such as diet.

Keywords: Carabidae, Body size, Functional diversity, Vegetation heterogeneity, Biological control, Regression trees

1. Introduction

After more than half a century of agricultural intensification that has completely changed the European agricultural landscapes and where increasing productivity received the most attention, biodiversity conservation and more generally natural resources management are increasingly integrated in the E.U. Common Agricultural Policy (CAP). Installing field margins within the arable cropping systems is one of the most widely adopted conservation measures (Landis et al., 2000; Marshall and Moonen, 2002; Vickery et al., 2009). According to Smith et al., (2008), the establishment of these agro-ecological infrastructures generally aims three key ecological functions (i) increasing species density in an agro-ecosystem (biodiversity value), (ii) providing habitats for rare or endangered species (conservation value) and (iii) enhancing ecosystem services, particularly biological control of pests (functional value).

Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) are an important group of beneficial arthropods and their conservation in agricultural landscapes is targeted by the

installation of field margins (Marshall and Moonen, 2002). They are widely distributed throughout most agroecosystems (Holland et al., 2002), but their populations are increasingly threatened by the intensification of crop production practices and the simplification of agricultural landscapes. Both larvae and adults of most carabid species are carnivorous and have been implicated as predators of many invertebrate pests such as aphids (Schmidt et al., 2004), lepidopteran larvae (Sunderland, 2002), and slugs (Mair and Port, 2001; Oberholzer and Frank, 2003). Several other species are granivorous and have been shown to be effective and important predators of weed seeds (Holland, 2002; Gaines and Gratton, 2010).

By adapting the initial establishment and the management of field margins in order to meet habitat requirements of carabids, farmers may improve biological control of pests and weeds provided by these insects. From this perspective, previous studies have investigated the response of carabids to field margins establishment and management. Thus, Meek et al., (2002) and Smith et al., (2008) have investigated the response of carabids to field margins sown with different seed mixtures. Mowing (Cameron and Leather, 2012; Haysom et al., 2004), herbicide application (Hawthorne et al., 1998; Smith et al., 2008), soil disturbance (Smith et al., 2008), and inorganic fertilizer application (Woodcock et al., 2007a) have been the main management practices studied. Presenting the general pattern of carabid response, these studies have suggested that increasing the vegetation heterogeneity of the field margins benefits these insects by providing shelter and more diversified food resources (Wardle and van der Putten, 2002). However, carabids are both taxonomically and ecologically diverse and different species could have different habitat requirements, and may respond in different ways to this habitat structure and management. For example, Hayson et al., (2004) showed that increasing cutting frequency opened the vegetation and significantly increased the abundance-activity of three carabid species; *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger* and *Nebria brevicollis*, but at the same time it decreased that of three other species; *Pterostichus strenuus*, *Trechus quadristriatus* and *Amara communis*.

Variation in carabid responses to the habitat conditions could be influenced by variation in the species functional traits, of which mobility and trophic level are likely to be key factors (Davies et al., 2000; Ribera et al., 2001). Indeed, it has been suggested that differences in mobility between the carabid species result in different patterns of habitat occupancy (Hayson et al., 2004; Rainio and Niemelä, 2003); rapidly moving species (e.g. *P. melanarius* and *N. brevicollis*) may prefer habitats with open and sparse vegetation (Hayson et al., 2004). It has been also expected that bare ground patches of different sizes would benefit differently to carabid species according to their rate of movement, as this would affect how easy it is for an individual carabid to access the vegetation for shelter and feeding (Cameron and Leather, 2012). The phytophagous carabids that show a preference for feeding on seeds of grasses, umbellifers and crucifers (Purtauf et al., 2005), are likely to be more habitat specialist and dependent on local habitat type, compared to predatory ones (Woodcock et al., 2010).

Some morphological traits also influence habitat choice by the carabid species. Body size is considered to be a key functional trait and often used as an indicator of habitat quality for carabid beetles (Bommarco, 1998; Eyre et al., 2013). In addition, body size distribution of the species present in a habitat is a parameter potentially indicating different types of environmental stress (McGeoch, 1998; Ribera et al., 2001). A common trend for this is that smaller carabids should be more abundant than larger one in habitats with higher disturbance levels compared to less disturbed ones (McGeoch, 1998; Ribera et al., 2001).

Understanding how the vegetation structural characteristics of managed field margins could affect carabid species with different functional traits is critically important. It identifies indicator species that are susceptible to particular managements, and help to better guide such managements depending on the objective targeted by the initial establishment of the field margins; i.e. biodiversity conservation or biological control. Biological control does not necessarily need a diverse predator community, however, the performance of a predator community with regard to pest suppression may be driven by whether key species with high performance (e.g. with high consumption rates) are present (Ives et al., 2005; Rouabah et al., 2014; Sih et al., 1998). This corresponds to the sampling or positive selection effect of increasing predator diversity (Ives et al., 2005). For carabid beetles, we have previously shown that prey suppression was strengthened by the presence of large species, such as *P. melanarius* and *Carabus auratus*, (Rouabah et al., 2014).

The objective of the present study was to investigate how management of field margins affects carabid diversity and body size distribution, through changing the structure of vegetation. Thus, five management treatments (One Cut, Two Cuts, Stubble ploughing, Stubble ploughing followed by a Cut, and an Unmanaged treatment) were applied to margin strips of cereal fields with the aim of creating plots with different composition and different degrees of vegetation structural heterogeneity. Species richness, activity-density, and body size distribution of carabids within the field margin, the crop edge, and in the crop area were compared between the five management treatments. Using a recently described decision tree approach, structural characteristics of the vegetation within the margin strips were classified according to their effect importance on carabids. It was hypothesized that (1) field margin management increases the species richness and activity-density of carabids through increasing vegetation structural heterogeneity, (2) Unlike cutting which homogenizes the vegetation, stubble ploughing allows seeds germination, increases the plant functional diversity, and then increases the vegetation heterogeneity and promotes carabid diversity, and (3) The influence of the vegetation structure on carabids would vary between species with different body sizes.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The study was undertaken in 2012 on a mixed farm in *Saint-Jean sur Tourbe* in northeastern France (49°07'35.63"N, 4°40'46.29"E). Located in a very poor landscape in terms of agro-ecological infrastructures, this 320 ha farm is considered as the pilot site of the "Arc en Ciel" project. This project aims to evaluate the relevance of installing non-cropped field margins, from both biodiversity enhancement and potential agronomic repercussions points of view. Thus, between 2007 and 2009 several field margin strips, were established in the farm to divide many 20-ha fields into two parts.

2.2. Experimental design

The effects of the five management treatments (see below) on carabids were compared in a randomized block design with three separate blocks. Indeed, to reduce the effects of variation in landscape over space and soil texture, each block occupied the margin strip of a single arable field in which a winter cereal had been sown. The three field margins (each 6 m wide and 500 m long) were established by natural regeneration in 2009. They were globally uniform in structure and vegetation. Results of a sampling of the study site realized before the establishment of our plots have shown that while the three field margins shared the same species pool, the presence of some species was dominant and restricted to one or the other field margin. In **field margin 1**, *Festuca rubra*, *Matricaria discoidea*, and *Taraxacum officinalis* are those that had highest frequencies. **Field margin 2** was dominated by *Festuca pratensis*, *Poa trivialis*, *M. discoidea*, and *T. officinalis*. **Field margin 3** was characterized by high abundance of *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *M. discoidea*, and *Phacelia tanacetifolia*. Each field margin was divided into five (100m long / 6m wide) plots in which the five treatments were assigned randomly (Fig. 3.1). Thus, each management treatment was replicated three times and appeared only once per block.

The five management treatments tested were:

- 1- Not managed (Unmanaged)
- 2- Cut in August 2011 without removal of cuttings (One cut)
- 3- Cut in August 2011 and May 2012 without removal of cuttings (Two cuts)
- 4- Stubble ploughing on dry ground (using a tine stubble cultivator) in September 2011 (Stubble)
- 5- Stubble ploughing on dry ground (using a tine stubble cultivator) in September 2011 and cut in May 2012 without removal of cuttings (Stubble and Cut)

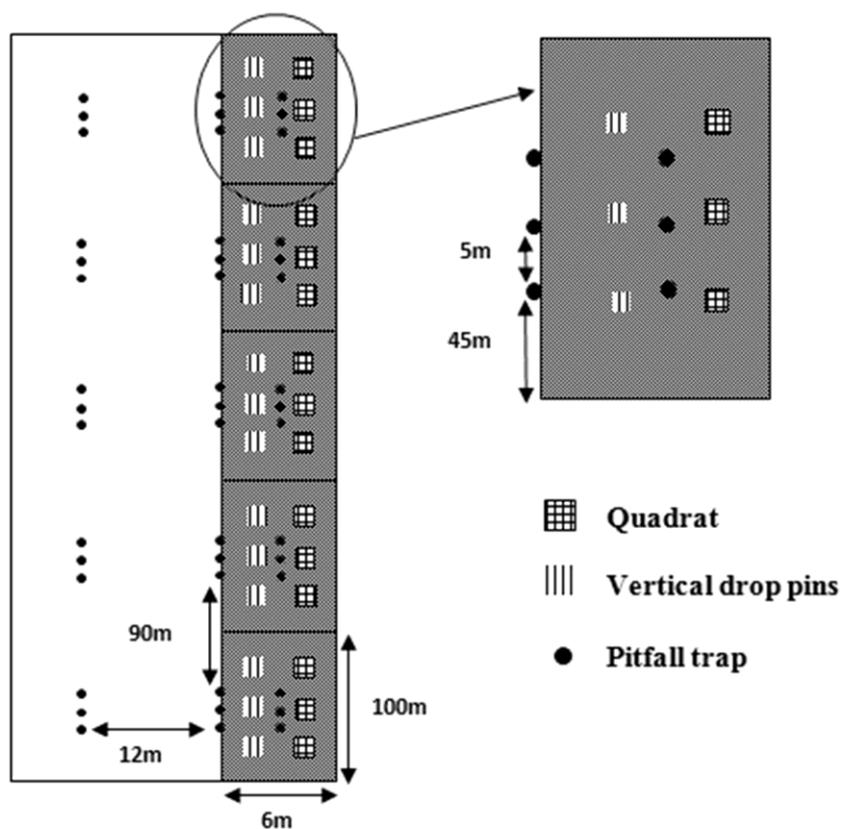


Fig. 3.1 Field margin plots and the sampling positions for carabids and vegetation in the field.

2.3. Vegetation structure

The vegetation structure in each plot was characterized on June 20th and 21st 2012. Plant species richness was determined in each experimental plot using three replicate quadrats (0.5m x 0.5m). The quadrats were thrown down at roughly equal distances across each plot in such a way as to avoid areas of highly untypical vegetation or disturbance. From the same three quadrats, average percentage cover of three plant species groups (grasses, forbs and legumes), bare ground, and litter were visually estimated. In addition, the sociability index of Braun–Blanquet (Gillet, 2000) was used to determine the degree of clustering of the three plant species groups. Five degrees of sociability are distinguished: 1 = plant units growing solitary, 2 = plant units growing in small groups of a few individuals, 3 = plant units growing in small patches, 4 = plant units growing in extensive patches 5 = plant units growing in great crowds over most of the sample plot).

Heterogeneity of the vegetation was assessed using the vertical drop pins method (Woodcock et al., 2007a). This method uses ten stainless pins, 1m in height and 3 mm in diameter. Pins were lowered vertically through the vegetation, at 10-cm intervals along transect of 90cm. For each one of the three plants groups, previously determined,

number of contacts at 10cm intervals up each pin was then recorded. Information obtained from the dropped pins of each transect were summarized, using the Shannon-Wiener diversity index, into a single parameter (H_{Arch}) reflecting the vegetation structural heterogeneity (Woodcock et al., 2007a).

$$H_{Arch} = \sum p_i \log_e p_i$$

Where H_{Arch} is the index of vegetation structural heterogeneity and p_i is the proportion of the total number of contacts with the drop pin at each height interval i . High H_{Arch} scores meant the sward had a high level of architectural complexity in terms of height and density of plant structures. Assessment of the vegetation heterogeneity was replicated three times (three transects of 10 pins) in different points at equal distances (10m) in the center of each plot.

Using the same drop pins method, vegetation height (H_{Heigh}) was indirectly measured three times in each plot. Thus, each measurement corresponds to the highest point of vegetation contact with the pins of each transect installed.

For each plot, four functional diversity indices (Functional richness index $FRic$, Functional Evenness index $FEve$, Functional divergence index $FDiv$, and the Rao's diversity index) were calculated using the FD package (Laliberté and Shipley, 2011) in the open-source statistical software environment R 3.1.0 (R Development Core Team, 2013). These indices are usually used to represent the different functional diversity aspects of organisms' communities (Laliberté and Legendre, 2010; Schleuter et al., 2010). Functional diversity indices were calculated based on five structural traits of plants: leaf type (graminoid or forb), stem type (supine or erect), plant structure (tussock, rosette, single stem, or many stems), plant height, and plant breadth. The first three traits were determined from the database *eFloraSys* (Plantureux and Amiaud, 2010). The two others were measured for each species in replicate individuals (20 for abundant species and less than 20 for the others, depending on their abundance), collected from each plot where this species was present. For each plot, same growth stage plants of each species present were randomly sampled. They were taken at different sites within the plots to incorporate site-variation within the trait measures. Value of each measured trait for each species in each plot was determined as the average over all individuals of this species measured at that plot. Measures were done in late June.

2.4. Carabid sampling

Carabid beetles were sampled using pitfall traps. Each pitfall trap was a plastic pot (10.5 cm in diameter and 7.5 cm in depth) buried in the ground with its lips flush with the ground's surface, and filled with a mixture of water and salt. To reduce the surface tension of the water so the arthropods sink to the bottom of the trap, an odorless bio-detergent was added to the mixture. Rain covers (plastic plates) were positioned approximately 10 cm above the pot to prevent flooding by rain. To prevent entry by small

mammals, cages of 12.7 sq. mm wire-mesh was used to cover each trap. This mesh size was shown to allow even the largest Carabid species to enter the traps (Meek et al., 2002).

The traps were placed in rows of three, at three positions (Fig. 3.1). The first row was set within the field margin in the center of every plot and parallel to the field edge. The second was set in the crop edge. The third row was set in the main crop area, parallel to the two others, at a distance of 12m from the field edge. Each trap in the row was separated from the adjoining one by a distance of 5m, and the outer traps were 45m from the edge of the adjacent plot. A total of 135 traps were set from late May to mid-July 2012, and emptied every 2 weeks. Carabid beetles were identified in the laboratory using Hurka (1996) and species found were classified into three size groups: small species (less than 9 mm), medium sized species (9.1-13 mm), and large species (over 13.1 mm).

2.5. Statistical analysis

For all the variables describing the vegetation structure (i.e. Plant species richness, vegetation heterogeneity H_{Arch} , vegetation height H_{Heigh} , average percentage cover and sociability of grasses, forbs and legumes, the percentage of bare ground and litter, and the four functional diversity indices FRic, FEve, FDiv and Rao), comparisons between the management treatments (n=5 treatments x 3fields = 15) were done by one way analyses of variance (ANOVA) followed by the Newman-Keuls test when significant treatment effects were found ($P \leq 0.05$).

Captures of carabid beetles from each trap were pooled over the entire sampling period. Because the three traps in each experimental unit could not be considered to be independent of each other, data of the three samples of each unit were also pooled. This resulted in a total of 45 samples, one for each sample unit. Data of carabid activity density and species richness were analyzed for each distance position (field margin, crop edge, and crop area) separately.

Rarefaction curves (Gotelli and Colwell 2001) plotting the rarefied number of carabid species against the number of individuals were performed to compare species richness between management treatments, while taking into account the sampling effect. Rarefaction curves were performed per sample unit, using the program iNEXT 1.0 (Hsieh et al., 2013).

Rarefied species richness at the lowest number of individuals captured, total activity-density, activity-density of species grouped according to their size, and activity-density of dominant species of carabids (for which more than 100 individuals were recorded over the entire sampling period) were compared between the five management treatments (n=5 treatments x 3fields = 15) using one way analyses of variance (ANOVA). Data of activity –density for some species were transformed using $\log_{10}(x+1)$ to achieve

normality of the residuals. The significance of between-treatment differences was assessed using Newman-Keuls test.

The importance of the vegetation variables on the structure of carabid assemblages was examined using classification and regression trees analysis (CART). This analytical technique can be used to explore, describe, and predict relationships between environmental characteristics (explanatory variables) and one or multiple response variables (De'ath, 2002; De'ath and Fabricius, 2000). The technique constructs a hierarchical tree by continually splitting the experimental units, in a dichotomously branching pattern, into more homogenous groups (De'ath and Fabricius, 2000). Based on a single explanatory variable at each split, the data are partitioned into two groups as homogenous as possible. The classification or regression tree are initially "overgrown," but subsequently pruned back based upon cross-validation criteria that suggested optimal tree length for balancing predictive capabilities with model specificity. CART analysis handles both continuous and categorical data simultaneously. Furthermore, CART makes no assumptions about the form of the distribution of the data. Classification and regression tree analysis was performed using the mvpart package (Therneau and Atkinson, 2013) in the open-source statistical software environment R 3.1.0 (R Development Core Team, 2013).

Univariate regression trees (URT) were generated for the number of carabid species, total activity-density, and activity-density of species grouped according to their size. In addition, a Multivariate regression tree (MRT) was generated to predict the distribution of the differently sized species within carabid assemblages. All trees (Univariate and Multivariate) were performed based only on the within field margin data. Fifteen vegetation predictor variables, both categorical and continuous, were included in the construction of the regression trees: plant species richness, average percentage cover of the three plant group species (grasses, forbs and legumes), percentage of bare ground, percentage of litter, sociability of the three plant group species, vegetation heterogeneity, vegetation height, and the four functional diversity metrics (FRic, FEve, FDiv and Rao). The tree size was selected using a cross-validation procedure. Thus, each tree was pruned to the smallest structure for which the error rate was within one standard error of the minimum (De'ath, 2002).

Distribution of carabid species among the margin strip, the crop edge, and the cropped area of the fields and therefore, their indicator values for these habitats was examined using the indicator value (IndVal) procedure (Dufrene and Legendre, 1997). This analysis combines abundance and occurrence of each species within a habitat for calculating indicator value (IndVal) for that species in that habitat. Indicator values are ranging from 0 (when species was absent from all plots of the habitat), and 1 (when species was present with highest abundances in all plots of the habitat). Significance of indicator values was obtained by permutation test repeated 1000 times. Only species with a minimum abundance of 20 individuals were included in the analysis. The

indicator value analysis was performed using the labdsv package (Roberts, 2013) in the open-source statistical software environment R 3.1.0 (R Development Core Team, 2013).

3. Results

3.1. Vegetation

A total of 71 plant species were found in the 45 quadrats. While plant species richness was the same in the five treatments ($P > 0.05$, Table 3.1), vegetation were more heterogeneous in the “One cut” and in the ‘Stubble’ treatments than in the ‘Two cuts’ and ‘Stubble and Cut’ treatments ($P = 0.02$). The last two treatments presented shorter vegetation compared to the ‘One cut’ treatment ($P < 0.05$, Table 1). There was significantly more bare ground in the ‘Stubble and Cut’ treatment compared with the “One cut” and the ‘Stubble’ ones ($P = 0.04$). No significant differences between the management treatments were recorded for the vegetation functional diversity indices, total cover and sociability of the three groups of species (grasses, forbs, and legumes), and percentage of litter (Table 1).

Table 3.1 Effects of the field margin managements on the structural vegetation characteristics. Data were analyzed by analyses of variance (ANOVA).

Variables	d.f.	<i>F</i>	<i>P</i>
Total plant species richness	4	1.95	0.178
Average percentage cover of grasses	4	1.30	0.334
Average percentage cover of forbs	4	0.27	0.889
Average percentage cover of legumes	4	1.33	0.321
Percentage of bare ground	4	3.77	0.040
Percentage of litter	4	1.07	0.418
Grasses sociability	4	0.41	0.793
Forbs sociability	4	0.96	0.466
Legumes sociability	4	0.76	0.569
Vegetation structural heterogeneity (H_{Arch})	4	4.66	0.022
Vegetation height (H_{Heigh})	4	4.12	0.031
Functional richness (FRic)	4	1.28	0.338
Functional Evenness (FEve)	4	0.62	0.655
Functional divergence (FDiv)	4	0.23	0.914
Rao	4	0.28	0.883

3.2. Carabids

A total of 4780 carabids of 61 species were captured (Appendix A1). Of these 61 species encountered, 5 were large (over 13.1 mm) and formed the majority of our captures with 2283 individuals. Within this group of large species, *Pterostichus melanarius* was highly dominant with 1694 individuals, whereas two other species (*Carabus auratus* and *Calosoma inquisitor*) were each represented by only one individual. 15 of the captured species were of medium size (9.1-13 mm) and represented by 1556 individuals. They were dominated by *Poecilus cupreus*, *Harpalus affinis* and *Harpalus tardus*. Finally, the group of small species (less than 9 mm) was the most diversified (41

species), but with less individuals captured (941 individuals). The most important species within this group were *Metalina lampros*, *Anchomenus dorsalis*, *Demetria atricapillus* and *Amara convexior*.

3.2.1. Carabid responses to the management treatments

3.2.1.1. In the field margins

Rarefaction curves failed to reach an asymptote (Fig. 3.2), indicating that carabid species richness was probably higher than shown by pitfall traps. Therefore, additional species would likely be collected if further sampling had been conducted. Rarefied carabid species richness at the lowest number of individuals captured (41 individuals) differed significantly among the five treatments ($P = 0.03$). Rarefied species richness of carabids was significantly higher in the ‘Unmanaged’, the ‘Stubble’, and the ‘One cut’ treatments in comparison with The ‘Two cuts’ one. The ‘Stubble and Cut’ treatment presented intermediate rarefied carabid species richness (Fig. 3.3a).

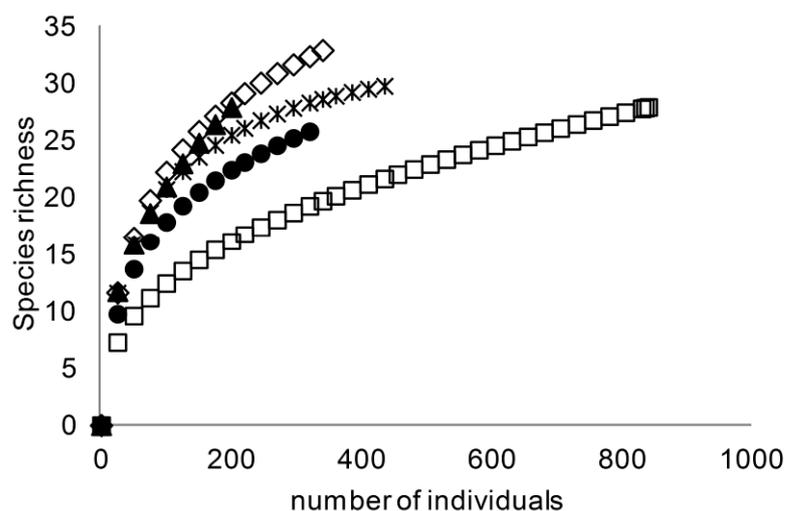


Fig. 3.2 Rarefaction curves for pooled samples of the five management treatments within the field margin position. Management treatments are labelled as follows ◇: Unmanaged; ▲: Stubble; ●: One cut; □: Two cuts; *: Stubble and Cut.

Total carabid activity-density was significantly influenced by the management treatments ($P < 0.05$; Fig. 3.3b). Comparisons showed that the ‘Two cuts’ treatment supported significantly higher activity-density of carabids than all other treatments (Fig. 3.3b).

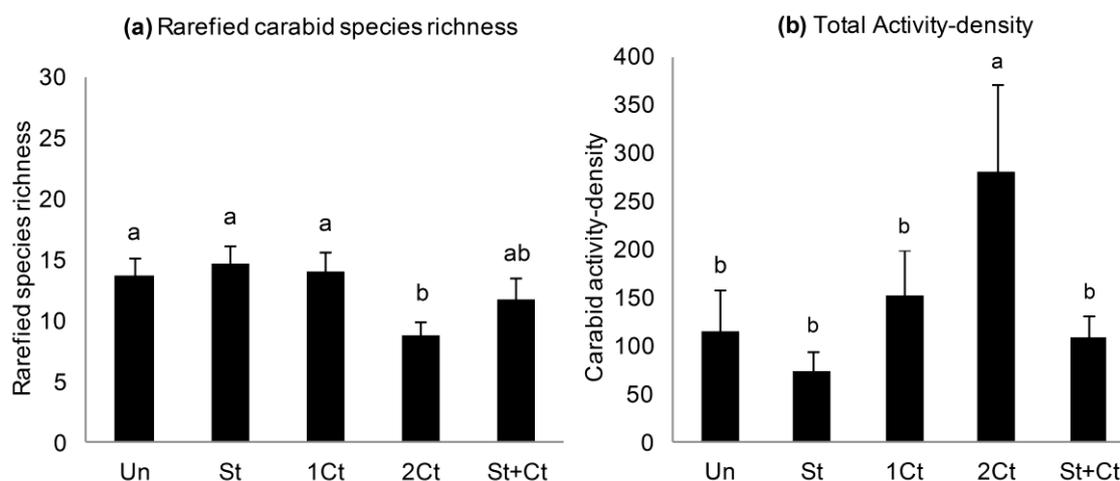


Fig. 3.3 Effects of the five management treatments on the rarefied species richness (a) and total activity-density (b) of carabids within the field margins. Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$). Management treatments are labelled as follows **Un**: Unmanaged; **St**: Stubble; **1Ct**: One cut; **2Ct**: Two cuts; **St+Ct**: Stubble and Cut.

Three distinct patterns of distribution for carabids of the three body size groups were observed in the field margin. As for the total carabid activity-density, large carabids were significantly more captured in the ‘Two cuts’ treatment than in the other ones ($P < 0.05$; Fig. 3.4a). Activity-density of medium sized carabids was significantly higher ($P < 0.05$; Fig. 3.4b) in the ‘Two cuts’ treatment than in the ‘Stubble’ and the ‘Stubble and Cut’ treatments. Both ‘One cut’ and ‘Unmanaged’ treatments presented intermediate activity-density of medium sized carabids. For small carabids, there were, however, no significant differences in their activity-density between the five management treatments ($P > 0.05$; Fig. 3.4c).

Of the 12 most captured species, on which statistical analysis was performed, 8 did not show a significant preference for one management treatment over another (Table 3.2). The four species, for which a significant preference was recorded, have different patterns of distribution (see Appendix A2). Thus, activity-density of both *P. melanarius* and *P. cupreus* was significantly higher ($P < 0.05$) in the ‘Two cuts’ treatment in comparison with the ‘One cut’, the ‘Stubble’, and the ‘Unmanaged’ treatments. Significantly ($P < 0.05$) more individuals of *C. fuscipes* were captured in the ‘Two cuts’ treatment than in the others. Finally, *A. convexius* was captured significantly ($P < 0.05$) more frequently in the ‘One cut’ treatment compared with the ‘Two cuts’ and the ‘Stubble and Cut’ treatments.

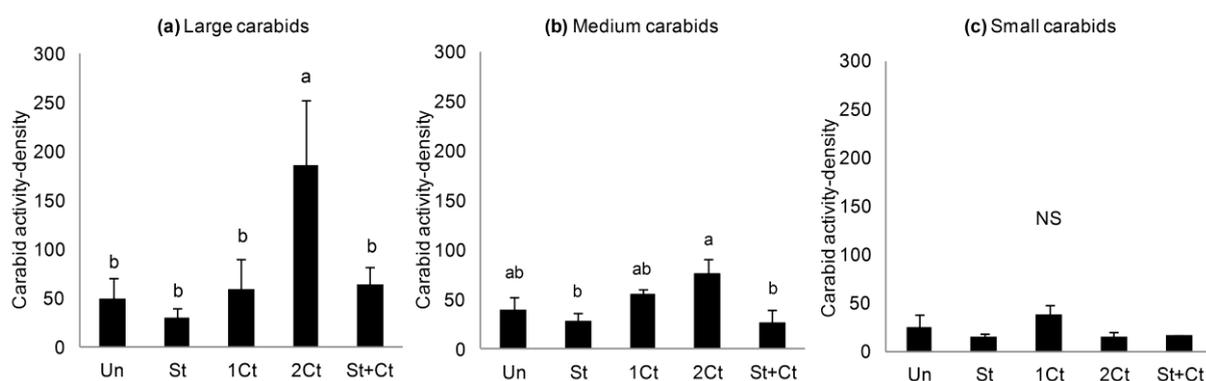


Fig. 3.4 Effects of the five management treatments on the activity-density of large (a), medium (b), and small (c) carabids within the field margins. Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$). Management treatments are labelled as follows **Un**: Unmanaged; **St**: Stubble; **1Ct**: One cut; **2Ct**: Two cuts; **St+Ct**: Stubble and Cut.

Table 3.2 Effects of the field margin managements on the total carabid activity-density, activity-density of species grouped according to their size, and activity-density of dominant species. Data were analyzed by analyses of variance (ANOVA). Tests were performed for each distance position (field margin, crop edge, and crop area).

	Field margin		crop edge		crop area	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Total activity-density	4.09	P = 0.032	0.33	P = 0.847	0.19	P = 0.938
Large species	5.55	P = 0.012	0.82	P = 0.539	0.62	P = 0.656
<i>Carabus convexus</i>	0.36	P = 0.829	0.62	P = 0.656	0.56	P = 0.697
<i>Pterostichus melanarius</i>	10.29	P = 0.001	0.93	P = 0.485	0.46	P = 0.761
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	0.99	P = 0.456	0.02	P = 0.998	0.25	P = 0.898
Medium species	3.73	P = 0.041	0.12	P = 0.971	0.48	P = 0.749
<i>Calathus fuscipes</i>	3.81	P = 0.039	2.18	P = 0.145	0.33	P = 0.849
<i>Calathus luctuosus</i>	1.66	P = 0.233	1.22	P = 0.362	1.39	P = 0.303
<i>Poecilus cupreus</i>	3.65	P = 0.043	0.28	P = 0.881	0.58	P = 0.680
<i>Harpalus affinis</i>	1.16	P = 0.383	0.11	P = 0.973	0.39	P = 0.809
<i>Harpalus tardus</i>	0.40	P = 0.805	1.18	P = 0.376	3.34	P = 0.555
Small species	2.41	P = 0.118	0.47	P = 0.753	0.45	P = 0.769
<i>Anchomenus dorsalis</i>	0.64	P = 0.643	0.74	P = 0.584	0.64	P = 0.644
<i>Demetrias atricapillus</i>	1.00	P = 0.452	2.00	P = 0.171	0.37	P = 0.821
<i>Metalina lampros</i>	0.22	P = 0.921	0.56	P = 0.697	0.24	P = 0.907
<i>Amara convexior</i>	4.87	P = 0.019	0.44	P = 0.772	0.53	P = 0.712

3.2.1.2. At the crop edge and in the crop area

Rarefaction curves for the crop edge and the crop area positions do not reach asymptotes (Appendix A3). Comparisons of the rarefied carabid species richness at the lowest number of individuals captured (19 for the crop edge position and 27 for the crop area position) revealed no significant differences between trap positions corresponding to the five management treatments ($P = 0.90$ for the crop edge position, and $P = 0.63$ for the crop area position). There were also no significant differences ($P > 0.05$) in terms of total carabid activity-density, activity-density of the three size groups, and activity-density of the most captured species between trap positions corresponding to the five management treatments (Table 3.2).

3.2.2. Carabid assemblages and vegetation structure

The influence of vegetation structural characteristics on the number of carabid species was best described by a three-leaf RT (leaf refers to each terminal node) that identified both plant functional diversity (Rao) and grasses sociability (SocG) as the most important predictor variables (Fig. 3.5a). The RT error was 0.69, indicating that 31% of the total variance of carabid species number was explained by the regression tree. Relatively high (14.2; $n=5$) number of carabid species was associated with high plant functional diversity ($Rao \geq 0.08$). Carabid species number was lower (8.6; $n=11$) at lower plant functional diversity ($Rao < 0.08$) and high sociability of grasses ($SocG \geq 2.75$).

Total carabid activity-density was described by a three-leaf RT that explained 18% of the total variance (Fig. 3.5b). The important predictor variables identified for total activity-density were vegetation heterogeneity (H_{Arch}) and the percentage of bare ground (PbG). Total carabid activity-density was high (67; $n=7$) at low vegetation heterogeneity ($H_{Arch} < 0.67$). Lower total activity-density of carabids (30.1; $n=24$) was, however, associated with higher vegetation heterogeneity ($H_{Arch} \geq 0.67$) and low percentage of bare ground ($PbG < 0.05\%$).

As for the total carabid activity-density, regression tree analysis for large species identified both vegetation heterogeneity and the percentage of bare ground as the most important predictor variables (Fig. 3.6a). The RT obtained explained 26% of the variance in activity-density of large species. Activity-density of large carabids was relatively high (39.9; $n=7$) at low vegetation heterogeneity ($H_{Arch} < 0.67$). At higher vegetation heterogeneity ($H_{Arch} \geq 0.67$) and low percentage of bare ground ($PbG < 0.05\%$), activity density of large carabids was lower (12; $n=24$).

For species of medium size, the vegetation height (H_{Heigh}) and heterogeneity were the two most important predictor variables (Fig. 3.6b). 37% of the variance in activity-density of these medium sized carabids was explained by the RT obtained. High activity-density of medium sized carabids (26.1; $n=8$) was, then, associated with high ($H_{Heigh} \geq 67.5\text{cm}$) but little heterogeneous ($H_{Arch} < 1.08$) vegetation (Fig. 3.6b).

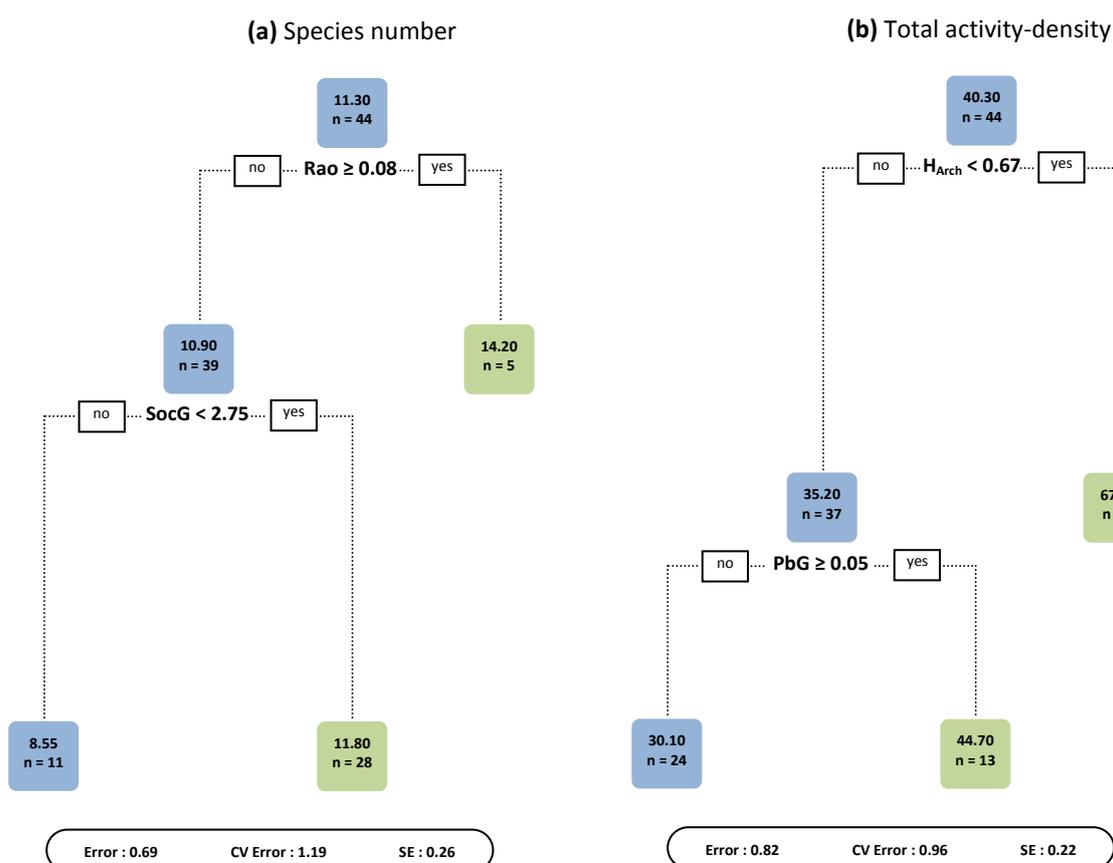


Fig. 3.5 Regression trees for the species number **(a)** and total activity-density **(b)** of carabids. For each tree, the two splits (nonterminal nodes) are labeled with a variable and its value that determines the split. The explanatory variables are plants functional diversity (**Rao**) and the sociability of grasses (**SocG**) for carabid species number; vegetation heterogeneity (**H_{Arch}**) and the percentage of bare ground (**PbG**) for total activity-density of carabids. Each of the nonterminal nodes and the three leaves (terminal nodes) is labeled with the mean species number or the mean activity-density of carabids and number of observations in the group. Tree of the carabid species number explains 31% of the total variance, and that of the total activity-density explains 18%. The vertical depth of each split is proportional to the variance explained by the split.

The activity-density of small carabids was described by the three-leaf RT provided in Fig. 3.6c. The error was 0.71, indicating that the RT explained 29% of the total variance. The important predictor variables were vegetation heterogeneity and plant functional diversity. Relatively high (13.5; n=4) activity-density of small sized carabids was associated with high vegetation heterogeneity ($H_{Arch} \geq 1.47$). At lower vegetation heterogeneity ($H_{Arch} < 1.47$), activity-density of this species group was twice lower (5.39; n=31) when the plant functional diversity was low ($Rao < 0.07$) than when it was higher (Fig. 3.6c).

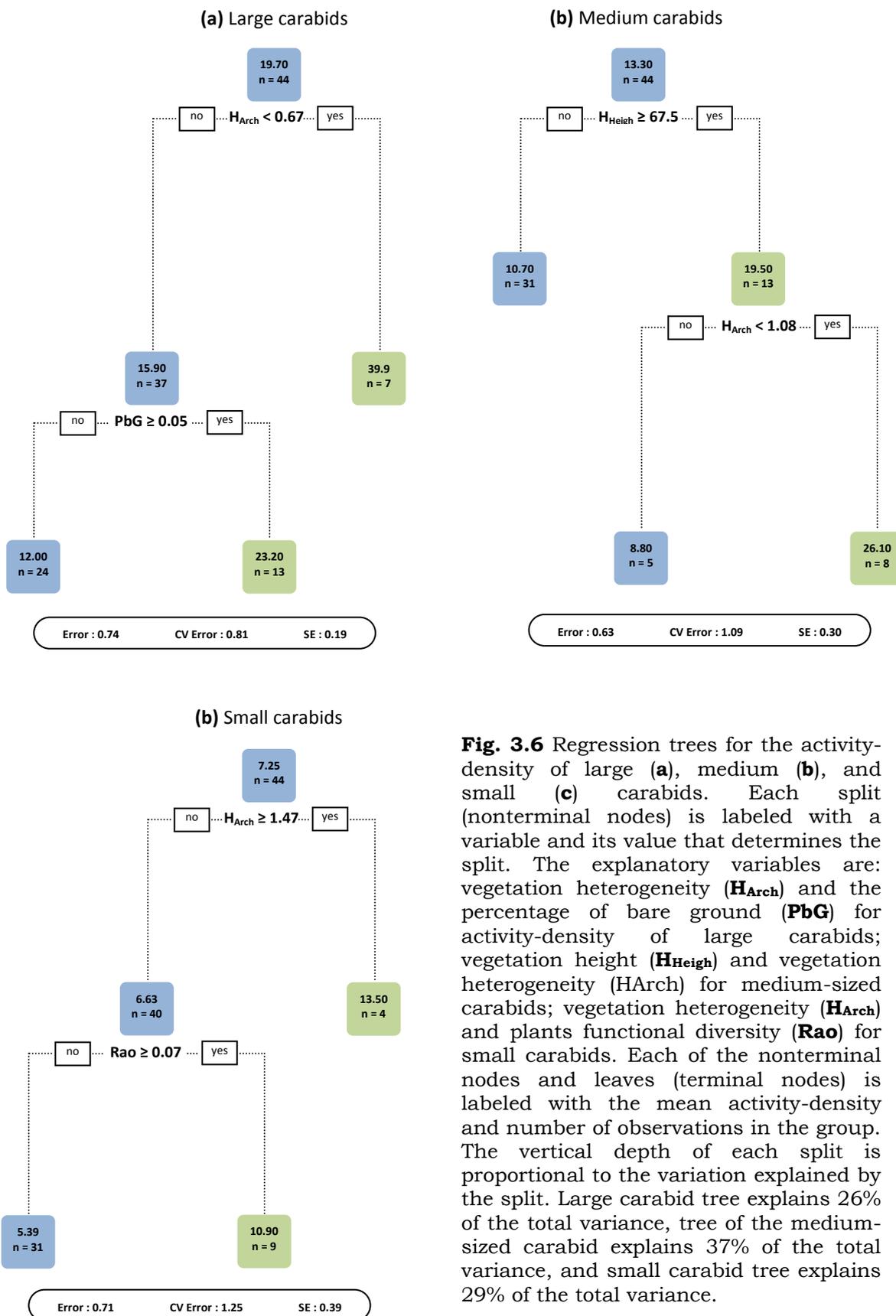


Fig. 3.6 Regression trees for the activity-density of large (a), medium (b), and small (c) carabids. Each split (nonterminal nodes) is labeled with a variable and its value that determines the split. The explanatory variables are: vegetation heterogeneity (H_{Arch}) and the percentage of bare ground (PbG) for activity-density of large carabids; vegetation height (H_{Heigh}) and vegetation heterogeneity (H_{Arch}) for medium-sized carabids; vegetation heterogeneity (H_{Arch}) and plants functional diversity (Rao) for small carabids. Each of the nonterminal nodes and leaves (terminal nodes) is labeled with the mean activity-density and number of observations in the group. The vertical depth of each split is proportional to the variation explained by the split. Large carabid tree explains 26% of the total variance, tree of the medium-sized carabid explains 37% of the total variance, and small carabid tree explains 29% of the total variance.

The Multivariate regression tree had three leaves and explained 20% of the total variance. It identified vegetation heterogeneity and percentage of bare ground as the major factors predicting the distribution of the differently sized species within the carabid assemblages (Fig. 3.7). At low vegetation heterogeneity ($H_{Arch} < 0.67$), large carabids presented higher activity-density than small and medium sized ones. At higher vegetation heterogeneity ($H_{Arch} \geq 0.67$) and low percentage of bare ground ($PbG < 0.05\%$), assemblages were characterized by low and equitably distributed activity-density of the differently sized carabids.

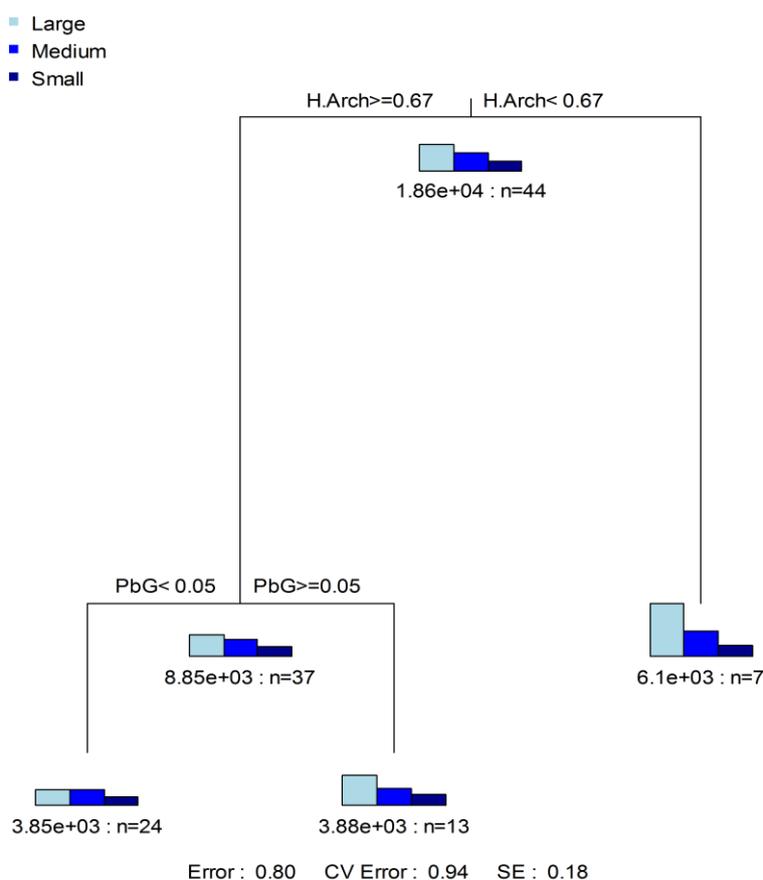


Fig. 3.7 Multivariate regression tree for carabids of the three size groups. Each split (nonterminal nodes) is labeled with a variable and its value that determines the split. The explanatory variables are vegetation heterogeneity (H_{Arch}) and the percentage of bare ground (PbG). Each of the nonterminal nodes and leaves (terminal nodes) is labeled with the deviance of the node and the number of observations in the group. The histograms show the activity-density distribution of the three size groups at the nodes. This Multivariate tree explains 20% of the total variance, and the vertical depth of each split is proportional to the variance explained by the split.

3.2.3. Carabid distribution patterns

Of the 38 species included in the indicator value analysis, there were 16 with a significant ($P < 0.05$) IndVal (Table 3.3). Ten species preferred the field margin: *P. melanarius*, *C. fuscipes*, *P. rufipes*, *C. luctuosus*, *P. cupreus*, *A. convexior*, *H. tardus*, *A. aenea*, *A. similata*, *C. melanocephalus*. Four species were associated with the crop edge: *M. lampros*, *N. quadripunctatus*, *H. cupreus*, and *N. brevicollis*. *D. atricapillus*, *A. dorsalis* and *L. pilicornis* were strongly associated with the crop area.

Table 3.3 Indicator value (IndVal) for each species in their preferred habitat. For each habitat, the species are listed in decreasing order of IndVal. Relative abundance is represented by the number of individuals of each species collected in its preferred habitat over the total number of individuals for that species. Occurrence in plots is represented by the number of plots in the preferred habitat in which the species was present on the total number of plots sampled for that habitat.

	IndVal	<i>P</i>	Relative abundance	Occurrence in plots
Field margin				
<i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798	0.52	0.007	897/1694	45/45
<i>Calathus fuscipes</i> Goeze, 1777	0.45	0.001	71/116	35/45
<i>Pseudoophonus rufipes</i> De Geer, 1774	0.45	0.001	156/321	44/45
<i>Calathus luctuosus</i> Latreille, 1804	0.43	0.001	92/159	35/45
<i>Poecilus cupreus</i> Linnaeus, 1761	0.42	0.011	334/636	37/45
<i>Amara convexior</i> Stephens, 1828	0.39	0.001	80/101	24/45
<i>Harpalus tardus</i> Panzer, 1797	0.31	0.008	77/163	30/45
<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	0.30	0.407	131/26	28/45
<i>Amara aenea</i> De Geer, 1774	0.27	0.001	20/24	14/45
<i>Amara similata</i> Gyllenhal, 1810	0.26	0.001	34/43	15/45
<i>Calathus melanocephalus</i> Linnaeus, 1758	0.21	0.012	28/47	16/45
<i>Brachynus explodens</i> Duftschmid, 1812	0.12	0.077	23/34	8/45
<i>Amara familiari</i> Duftschmid, 1812	0.09	0.431	7/15	9/45
Crop edge				
<i>Metallina lampros</i> Herbst, 1784	0.28	0.029	57/116	26/45
<i>Notiophilus quadripunctatus</i> Dejean, 1826	0.27	0.003	31/51	20/45
<i>Harpalus cupreus</i> Dejean, 1829	0.11	0.011	26/29	6/45
Crop area				
<i>Demetrias atricapillus</i> Linnaeus, 1758	0.55	0.001	97/101	26/45
<i>Anchomenus dorsalis</i> Pontoppidan, 1763	0.45	0.001	81/111	28/45
<i>Loricera pilicornis</i> Fabricius, 1775	0.41	0.001	58/71	23/45
<i>Harpalus affinis</i> Schrank, 1781	0.21	0.902	122/340	26/45
<i>Pterostichus vernalis</i> Panzer, 1798	0.14	0.278	23/49	14/45
<i>Trechus quadristriatus</i> Schrank, 1781	0.09	0.235	12/23	8/45
<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmid, 1812	0.08	0.838	27/70	10/45

4. Discussion

Changes in vegetation structure, either of field margins or other non cropped habitats, represents one of the key factors through which managements act to change the structure of carabid assemblages. This vegetation structure has been suggested to act through three principal mechanisms (Brose, 2003). Firstly, architecturally complex vegetation offers various microsites for oviposition, hibernation and shelter: the *microhabitat specialization* mechanism ; secondly, the vegetation structure affects the vulnerability of prey species that have more chance of escaping from natural enemies in dense vegetation: the *enemy-free space* mechanism ; and finally, the vegetation structure changes the efficiency of different hunting strategies and, consequently, predator species may be more efficient in sparse vegetation: the *hunting efficiency* mechanism. Our results for carabid species richness could support the *microhabitat specialization* mechanism. Indeed, carabid species richness was positively correlated with the increasing of plant functional diversity. This diversity in plant functional types could provide additional niche differentiation within the vegetation and may promote carabid diversity (Morris, 2000; Sieman et al., 1998). The same results were found by Sieman et al., (1998) who have showed increasing functional diversity of plants increases arthropod species richness. Carabid species richness was also negatively correlated with the sociability of grasses. Thus, the more grasses units were growing in extensive patches the less was the number of carabid species. This response to sociability of grasses reflects the preferences by carabids for floral communities with particular architectural characteristics and suggests that although grasses, mainly tussock grasses are favorable to the installation and development of carabid beetles (Pywell et al., 2005; Woodcock et al., 2005), their arrangement in small accessible patches may prove more valuable than their development in large expanses, and non penetrable patches. Indeed, strips of permanent dense vegetation can often be hard to penetrate or slow down the movement of some carabid species (Mauremooto et al., 1995). Cameron and Leather, (2012) have shown the importance of bare ground patches in giving access to structured vegetation by carabid beetles.

Whatever the field sampled, the five margin management plots were distinct in their vegetation composition and structure with the differences particularly visible between the 'One cut', 'Stubble and Cut', and the 'Two cuts' treatments. In the first one, vegetation was high, heterogeneous and dominated by grasses. In the two other treatments, vegetation was low, homogenous, and dominated by grasses in the 'Two cuts' treatment while diversified in the 'Stubble and Cut' one. Plots of this last treatment presented high proportion of bare ground. The reduction in vegetation height and a resulting simplification of its structural complexity might be at the origin of reducing the number of carabid species in the 'Two cut treatment' and, in a less important degree, in the 'Stubble and Cut' treatments. It would have reduced the relative importance of this treatment in providing an increased diversity of niches for carabid beetles. This reduction

in vegetation height is habitually linked with a loss of both invertebrate abundance and species richness (Gibson et al. 1992; Morris 2000; Woodcock et al., 2009).

While the ‘Two cuts’ treatment supported the lowest carabid species richness, it supported the highest total carabid activity-density. This response was, however, largely determined by the most common species *P. melanarius* and *P. cupreus*, given their large proportion in the community (more than 35% for *P. melanarius* and 13% for *P. cupreus*). Such specific responses of dominant species have been a common factor in determining overall pattern of activity-density in other studies (e.g. Fournier and Loreau, 1999; Brose, 2003; Grandchamp et al., 2005). *P. melanarius* and *P. cupreus* are among the most common and widespread species in cultivated areas throughout Europe. They settle even in very intensively managed cultivated fields (Grandchamp et al., 2005). Both species are considered to be important for biological control since they are known to consume a range of crop pests including cereal aphids and slugs (Sunderland, 2002). Reproduction and larval development of these two open habitat, rapidly moving, and active hunting species (Thomas et al., 2001) was reported to occur in arable field areas, but adults also used field margins for predation (Wallin and Ekblom, 1988).

High level of captures concerning these two species in the “Two cuts” treatment may be attributable mainly to the effect of vegetation structure on their mobility. Indeed, hunting behavior of these two species could be facilitated by the open homogenous vegetation in plots mown twice. This is in concordance with the results of Haysom et al., (2004) who have shown that increasing cutting frequency opened the vegetation and significantly increased the abundance-activity of *P. melanarius* and two other rapidly moving species. Evidence from other studies has indicated that this behavior is that of most of predatory carnivorous carabids. Thus, Harvey et al., (2008) in their work on the effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages, found that carnivorous carabid species generally preferred habitats characterized by open vegetation whereas herbivorous carabids generally favored habitats associated with high plant diversity.

In addition to the vegetation structure, the preference of these carabid species to the “Two cuts” treatment may be also driven by the resource availability. Indeed, non-removal of cuttings is most likely favorable to the development of the epigeic litter-feeders (Bell et al., 1999; Smith et al., 2008) that are a source of prey to arthropod predators. The development of these epigeic litter-feeders most likely increased the population density of predatory carabids. The activity of large carabids has been particularly shown to increase with increasing food sources (Clark et al., 1993). The negative correlation between the vegetation heterogeneity and total carabid activity-density, which was dominated by *P. melanarius* and *P. cupreus*, is then a result supporting the *hunting efficiency* mechanism according to which predators may be more efficient for hunting in sparsely vegetated microhabitats.

It is important, however, to recognize that there are limitations in the accuracy of results obtained from pitfall trapping and that these results should be treated cautiously. Indeed, as the rate of species capture depends on both abundance and activity of that species, less abundant but more active species may be over-represented, whilst highly abundant but less active species may be under-represented. In addition, pitfall catches may differ between areas with different vegetation density (Thomas and Marshall, 1999; Thomas et al., 2006). Catches may be more important on plots where the vegetation is open and with high proportion of bare soil because activity is less restricted compared to plots with more complex vegetation. It is also true that the response of carabids to the vegetation structure will vary as the succession process proceeds. The establishment of new plant species may result in the competitive displacement from the started structural components of the vegetation, which potentially influence the long term response of carabids (Woodcock et al., 2007b).

Results concerning the distribution of the differently sized carabids support the fact that the observed response of the total carabid activity-density could largely reflect that of the two dominant species (*P. melanarius* and *P. cupreus*). Indeed, activity-density of large species group which was constituted mainly by predatory carnivorous species and dominated by *P. melanarius* (more than 74 %), follows the same pattern of the total carabid activity-density. Thus, activity-density of large carabids was higher in the “Two cuts” treatment, negatively correlated with the vegetation heterogeneity, and positively correlated with the percentage of bare ground. Moreover, determining the vegetation height as the primary factor affecting activity-density of medium sized species could be explained by the fact that by far the most captured carabids of this group were phytophagous (more than 57%). Phytophagous carabids are, indeed, given to respond positively to the vegetation height (Woodcock et al., 2010). However, the negative response to the vegetation heterogeneity could be obviously due to the significant presence of *P. cupreus* (more than 40%). It should be noted that the response of the total carabid activity-density to the vegetation structure changed when data of *P. melanarius* and *P. cupreus* were excluded from the analysis (Appendix A4). Indeed, by excluding these two predatory species, activity-density of the phytophagous species took over and the mean total activity-density of carabids was, therefore, positively correlated with the vegetation height.

Activity-density of small carabids which constituted the less abundant but the most diversified group of species (from both taxonomic and food regime points of view), was at first positively influenced by the vegetation heterogeneity. Their activity-density was then positively correlated with the plant functional diversity. Thus, unlike activity-density of large sized carabids and, also total activity-density (which was dominated by two predatory species), activity-density of small carabids (the most diversified group) could be affected by the vegetation structure via the *microhabitat specialization* mechanism. The low activity-density of small sized carabids in the “Two cuts” treatment could, therefore, be a result of the open homogenous vegetation in these plots compared

to the “One cut” treatment where the vegetation were more complex. Their low activity-density in the “Two cuts” treatment may be also due to predator avoidance, mainly *P. melanarius* and *P. cupreus* that showed high activity-density in these plots. Indeed, it has been already shown that a guild of small carabids reduced their activity-density to avoid intraguild predation by *P. melanarius* (Prasad and Snyder, 2006). Small species could, then, respond to the vegetation structure also through the *enemy-free space* mechanism.

Our failure to detect the effects of margin management on the carabid communities in the crop area may be the result of two principal factors. First, it is possible that the margins, regardless of the management applied, were so attractive that beetles tended to not disperse from them into the cropped area. Obviously, the dense and complex vegetation cover of the uncropped margins provides specific food supply (seeds, and herbivorous invertebrates that benefit from increased humidity in weed patches such as Collembola) and favorable microclimate conditions (shelter) for carabid development (Hance, 2002). The complex vegetation structure of the field margins also affects the vulnerability of carabids that have more chance of escaping from natural enemies in dense vegetation (Brose, 2003). Secondly, carabid species may have been able to move within fields between the trapping positions. Studies of carabid species dispersion have shown that the movement of some large species can be extensive enough to cause interference between treatments within fields and so confound trials (Frampton et al., 1995; Thomas et al., 2006). In our case, carabids, mainly highly mobile species, may have been able to disperse between plots (100m long) within the cropped area, decreasing our ability to detect margin management effects on carabids.

Independently of their size, most of the dominant species showed affinity to the field margins. This suggests that the three field margins investigated are a particularly important habitat for these insects and could act as refuges and corridors for dispersing between and across adjoining fields. The same results were found by several other studies (Cardwell et al., 1994; Fournier and Loreau, 1999; Lys et al., 1994; Saska et al., 2007).

Overall, the obtained distributions of the different species are in agreement with the general knowledge of the ecology of those species (Lindroth, 1992; Lys and Nentwig, 1992; Thomas et al., 2001), as well as with results of other studies (Collins et al., 2002; Saska et al., 2007). One exception concerns *P. melanarius* and *P. cupreus* for which affinity for the field margin compared to the crop area surprised us. This result is in contradiction with those of Thomas et al., (2001) who found these two species occurred in large patches within the cropped area of winter barley fields. Fournier and Loreau, (1999), however, have showed different distribution of these two species, i.e. *P. cupreus* dominated their catches close to recently planted hedge, while *P. melanarius* preferred the field area. *P. melanarius* is known to forage in the crop or at least to be indifferent to the presence of the field margin (Collins et al., 2002; Fournier and Loreau, 1999; Lys and Nentwig, 1992; Saska et al., 2007). However, Fournier and Loreau, (2001) suggest that *P. melanarius* has a flexible habitat use depending on its initial satiation state and on the

habitat quality: the crop habitat may be avoided by starved individuals that seem to forage mainly in the cereal crop edge. Thus, high prey abundance in the field margin compared with the adjoining fields may be responsible for the *P. melanarius* habitat choice in our study.

The phytophagous nutrition of many other species associated with the field margin, particularly those in the genus *Amara*, as well as *H. tardus*, *P. rufipes* and *C. melanocephalus*, could explain their affinity for the field margin. Other studies (Thomas et al., 2001) found that these herbivorous species (mainly *Harpalus* and *Amara* species) were associated with the botanically diverse field margins in intensively managed agricultural land. Field margins contain a large amount of seeds that provide attractive food for these species. The high preference of *A. dorsalis* and *D. atricapillus* for the crop area is consistent with results of Collins et al., (2002) who suggested that these two species present high densities in the crop area where they exhibit high predation indices on cereal aphids during the aphid establishment (Sunderland and Vikerman, 1980). *L. pilicornis* is referred to being eurytopic and ‘collembola specialist’ species (Cole et al., 2002; Saska et al., 2007). Its preference for the crop area was perhaps a result of higher availability of collembola there. It should be noted that no individual of this species was captured within the field margin. This might be explained by predator avoidance. For *M. lampros* which is classified in other studies (Saska et al., 2007) as a species being typical for edges of cereal fields, its low preference for the field margin compared to the field edge and, in a less important degree, to the crop area may be also due to predator avoidance. This same factor could also explain the preference for the field edge by *N. quadripunctatus*.

5. Conclusion

Adding to a growing list of works on the importance of field margins in preserving biodiversity in agricultural landscapes, this study suggest that margin strips contribute to the maintenance of carbid diversity, as more species showed affinity to it. It is concluded that species richness of carabids could be promoted by increasing plant functional diversity, which could increase the diversity of niches within the margin strips. Activity-density, however, could be favored by management that results in open homogeneous vegetation. Nevertheless, this result is due to the dominant presence of active hunting species.

Although our results gives relevant information on the hierarchy among the vegetation structural characteristics according to their effect on carabids of different size, the diversity, and sometimes the contradiction of responses shown by these carabids highlight their complex dependence on different aspects of the habitat structure. This dependence may, however, be more complex given that the variation in response by these carabids appears to be related not only to the variation in their body size, but also in other life history traits of individuals (i.e. diet). This is in addition to the fact that body size itself is correlated with many of these life history traits (Peters, 1983). Further

studies are required to look at the effect of variation in other functional traits of carabids, but also to variation in functional diversity using different traits at the same time.

It is also important to note that the direction of the response by carabids to the vegetation structure would not be always consistent between seasons and years. This is because of the vegetation succession process. This is also true because body size distribution within a carabid community commonly differs during the course of the season as species arrive or leave the community. Given the short term of our study, it would be, therefore, unwise to consider its conclusions as definitive or to generalize its results to other times of year, and further studies could investigate how carabids respond to seasonal and annual changes in the vegetation structural characteristics. This will enable the prediction of how changes in habitats conditions within field margins and other non crop habitat, as well as their managements, may influence assemblages of carabids.

Acknowledgements

This research was supported by a PhD fellowship from the INRA/Lorraine Region (France) and by the 'AUXIMORE-CASDAR' Project (French Agriculture Ministry). The authors wish to thank Stéphane Mainsant a farmer and member of the CIVAM oasis (Centre d'Initiative pour Valoriser l'Agriculture et le Milieu rural, France) who gave permission to conduct experiments on his farm. We gratefully acknowledge Claude Gallois and our two trainees Benjamin Didier and Quentin Brunet-Dunand for their help in the field and in plant and carabid identification. We would also thank the two anonymous reviewers and Helmut Meiss for providing valuable comments that greatly improved the manuscript.

References

- Bell, J. R., Gates, S., Haughton, A. J., Macdonald, D. W., Smith, H., Wheeler, C. P., Cullen, W. R., 1999. Pseudoscorpions in field margins: effects of margin age, management and boundary habitats. *J. Arachnol.* 27, 236–240.
- Bommarco, R., 1998. Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. *Ecol. Appl.* 8, 846–853.
- Brose, U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135, 407–413.
- Cameron, K.H., Leather, S.R., 2012. Heathland management effects on carabid beetle communities: the relationship between bare ground patch size and carabid biodiversity. *J. Insect Conserv.* 16, 523–535.
- Cardwell, C., Hassall, M., White, P., 1994. Effects of headland management on carabid beetle communities in Breckland cereal fields. *Pedobiologia* 38, 50–62.
- Clark, M.S., Luna, J.M., Stone, N.D., Youngman, R.R., 1993. Habitat preferences of generalist predators in reduced-tillage corn. *J. Entomol. Sci.* 28, 404–416.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J., Waterhouse, T., 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 93: 323–336.
- 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.
- Davies, K.E., Margules, C.R., Lawrence, J.E., 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* 81, 1450–1461.
- De'ath, G., 2002. Multivariate regression trees: A new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology* 83, 1105–1117.
- De'ath, G., Fabricius, K.E., 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81, 3178–3192.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366.
- Eyre, M.D., Luff, M.L., Leifert, C., 2013. Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agroecosystem. *Agric. Ecosyst. Environ.* 165, 60–67.
- Fournier, E., Loreau, M., 1999. Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography* 22, 87–97.

- Fournier, E., Loreau, M., 2001. Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landsc. Ecol.* 16, 17–32.
- Frampton, G.K., Cilgi, T., Fry, G.L.A., Wratten, S.D., 1995. Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid beetles (Coleoptera Carabidae) on farmland. *Biol. Cons.* 71, 347–355.
- Gaines, H. R., Gratton, C., 2010. Seed predation increases with ground beetle diversity in a Wisconsin (USA) potato agroecosystem. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137, 329–336.
- Gibson, C.W.D., Hambler, C., Brown, V.K., 1992. Changes in spider (Araneae) assemblages in relation to succession and grazing management. *J. Appl. Ecol.* 29, 132–826.
- Gillet, F., 2000. La phytosociologie synusiale intégrée Guide méthodologique. Université de Neuchâtel-Institut de Botanique, Neuchâtel.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4, 379–391.
- Grandchamp, A.C., Bergamini, A., Stofer, S., Niemela, J., Duelli, P., Scheidegger, C., 2005. The influence of grassland management on ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in Swiss montane meadows. *Agric. Ecosyst. Environ.* 110, 307–317.
- Hance, T., 2002. Impact of cultivation and crop husbandry practices. In: Holland, J.M. (Eds), *The Agroecology of Carabid Beetles*, Intercept, Andover, UK, pp. 231–250.
- Harvey, J.A., Van der Putten, W.H., Turin, H., Wagenaar, R., Bezemer, T.M., 2008. Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 127, 100–106.
- Hawthorne, A. J., Hassall, M., Sotherton, N. W., 1998. Effects of cereal headland treatments on the abundance and movements of three species of carabid beetles. *Appl. soil ecol.* 9, 417–422.
- Haysom, K.A., McCracken, D.I., Foster, G.N., Sotherton, N.W., 2004. Developing grassland conservation headlands: response of carabid assemblage to different cutting regimes in a silage field edge. *Agric. Ecosyst. Environ.* 102, 263–277.
- Holland, J.M., 2002. *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, UK.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>
- Hurka, K., 1996. Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Vit Kabourek, Zlin, Czech Republic.
- Ives, A.R., Cardinale, B.J, Snyder, W.E., 2005. A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 8, 102–116.

- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1), 299–305.
- Laliberté, E., Shipley, B., 2011. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11. <http://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Ann. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Lindroth, C.H., 1992. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A zoogeographic study. part I, Smithsonian Institution Libraries and National Science Foundation, Washington D.C.
- Lys, J.A., Nentwig, W., 1992. Augmentation of beneficial arthropods by strip management. 4. Surface activity, movements and activity-density of abundant carabid beetles in a cereal field. *Oecologia* 92, 373–382.
- Lys, J.A., Zimmermann, M., Nentwig, W., 1994. Increase in activity-density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management. *Entomol. Exp. Appl.* 73, 1–9.
- Mair, J., Port, G.R., 2001. Predation of the slug *Deroceras reticulatum* by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* in the presence of alternative prey. *Agric. Forest Entomol.* 3, 169–174.
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 5–21.
- Mauremooto, J.R., Wratten, S.D., Worner, S.P., Fry, G.L.A., 1995. Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. *Agric. Ecosyst. Environ.* 52, 141–148.
- McGeoch, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biol. Rev.* 73(2), 181–201.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., Nowakowski, M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biol. Cons.* 106, 259–271.
- Morris, M. G., 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biol. Cons.* 95, 129–142.
- Oberholzer, F., Frank, T., 2003. Predation by the carabid beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on slugs and slug eggs. *Biocontrol Sci. Techn.* 13, 99–110.
- Peters, R. H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Plantureux, S., Amiaud, B., 2010. e-FLORA-sys, a website tool to evaluate agronomical and environmental value of grasslands. Proceedings of the European Grassland Federation Symposium, 6–9 septembre, Khiel, Allemagne.

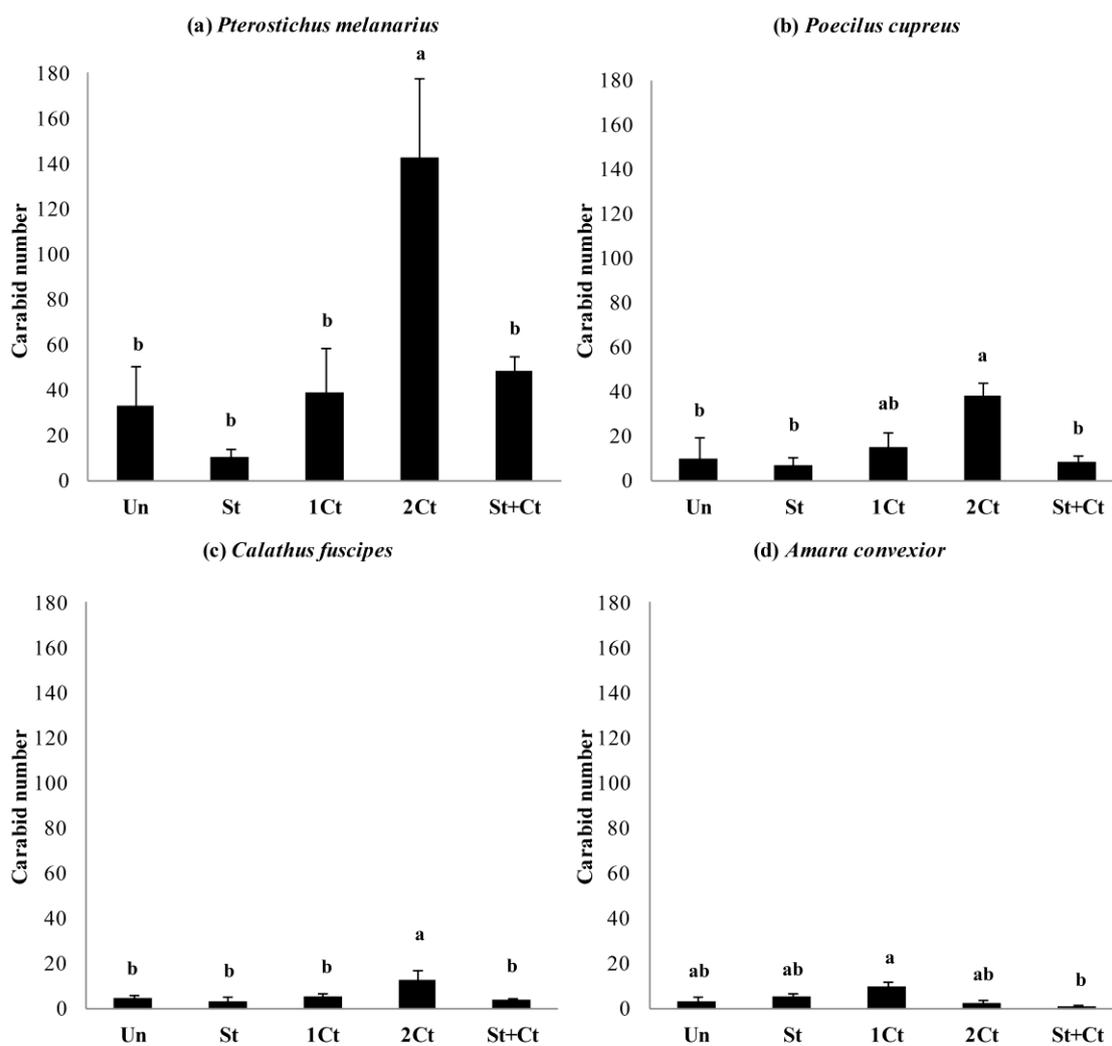
- Prasad, R.P., Snyder, W.E., 2006. Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *J. Appl. Ecol.* 43, 343–352.
- Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V., 2005. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142, 458–464.
- Pywell, R.F., James, K.L., Herbert I., Meek, W.R., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T.H., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biol. Cons.* 123, 79–90.
- Rainio, J., Niemelä., J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 12, 487–506.
- R Development Core Team, 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria ISBN: 3-900051-07-0. URL <http://www.r-project.org/>. [accessed on 26 May 2013].
- Ribera, I., Dole´Dec, S., Downie, I.S., Foster, G.N., 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82(4), 1112–1129.
- Roberts, D.W., 2013. Package ‘labdsv’. R package version 1.6-1. <http://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf>
- Rouabah, A, Lasserre-Joulin, F., Amiaud, B., Plantureux, S., 2014. Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression. *Ecol. Entomol.* 39, 47–57.
- Saska, P., Vodde, M., Heijerman, T., Westerman, P., Werf, W., 2007. The significance of a grassy field boundary for the spatial distribution of carabids within two cereal fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 122, 427–434.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. A user’s guide to functional diversity indices. *Ecol. Monogr.* 80(3), 469–484.
- Schmidt, M.H., Thewes, U., Thies C., Tschardtke, T., 2004. Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomol. Exp. Appl.* 113, 87–93.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *Amer. Nat.* 152, 738–750.
- Sih, A., Englund, G., Wooster, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evolut.* 13, 350–355.
- Smith, J., Potts, S. G., Woodcock, B. A., Eggleton, P., 2008. Can arable field margins be managed to enhance their biodiversity, conservation and functional value for soil macrofauna? *J. Appl. Ecol.* 45, 269–278.
- Sunderland, K.D., Vickerman, G.P., 1980. Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 17, 389–396.
- Sunderland, K.D., 2002. Invertebrate pest control by carabids. In: Holland, J.M. (Eds), *The Agroecology of Carabid Beetles*, Intercept, Andover, UK, pp. 165–214.

- Therneau, T.M., Atkinson, B., 2013. Package 'mvpart'. R package version 1.6-1. <http://cran.r-project.org/web/packages/mvpart/mvpart.pdf>
- Thomas, C.F.G., Marshall, E.J.P., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 72, 131-144.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Garcia, A.F., Marshall, E.J.P., 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *J. Appl. Ecol.* 38, 100-116.
- Thomas, C.F.G., Brown, N.J., Kendall, D.A., 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agric. Ecosyst. Environ.* 113, 51-61.
- Vickery, J. A., Feber, R. E., Fuller, R. J., 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 1-13.
- Wallin, H., Ekblom, B.S., 1988. Movement of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields – a field tracing study. *Oecologia*, 77, 39-43.
- Wardle, D.A., van der Putten, W.H., 2002. Biodiversity, ecosystem functioning and above-ground-below-ground linkages. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives* (eds M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti), pp. 155-168. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Woodcock, B.A., Westbury, D.B., Potts, S.G., Harris, S.J., Brown, V.K., 2005. Establishing field margins to promote beetle conservation in arable farms. *Agric. Ecosyst. Environ.* 107, 255-266.
- Woodcock, B.A., Potts, S.G., Pilgrim, E., Ramsey, A.J., Tscheulin, T., Parkinson, A., Smith, R. E. N., Gundrey, A. L., Brown, V.K., Tallowin, J.R., 2007a. The potential of grass field margin management for enhancing beetle diversity in intensive livestock farms. *J. Appl. Ecol.* 44, 60-69.
- Woodcock, B. A., Potts, S. G., Westbury, D. B., Ramsay, A. J., Lambert, M., Harris, S. J. et Brown, V. K., 2007b. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecol. Entomol.* 32, 302-311.
- Woodcock, B.A., Potts, S.G., Tscheulin, T., Pilgrim, E., Ramsey, A.J., Harrison-Cripps, J., Brown, V.K., Tallowin, J.R., 2009. Responses of invertebrate trophic level, feeding guild and body size to the management of improved grassland field margins. *J. Appl. Ecol.* 46, 920-929.
- Woodcock, B.A., Redhead, J., Vanbergen, A.J., Hulmes, L., Hulmes, S., Peyton, J., Nowakowski, M., Pywell, R.F., Heard, M.S., 2010. Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 181-186.

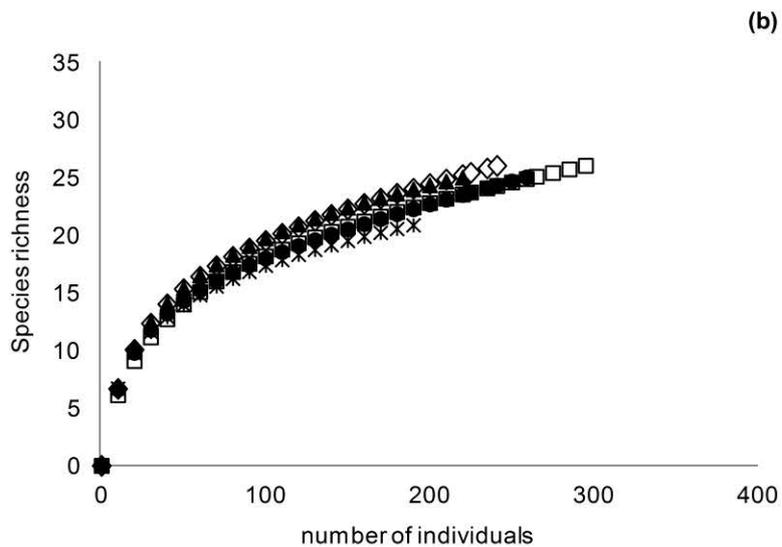
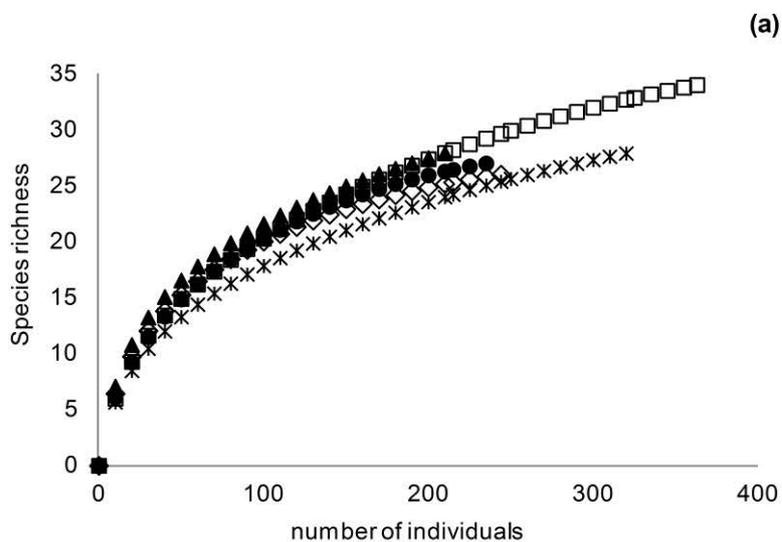
Appendix A1. Carabid species captured in the three sampling positions and under the five management treatments. Species are classified into three body size classes: Large (**L**), Medium (**M**), Small (**S**); and into two trophic levels: predominantly or exclusively predatory carnivorous carabids (**Pred.**), predominantly phytophagous carabids (**Phyt.**). Feeding levels of *Phyla obtusa* and *Syntomus foveatus* are unknown (**U.**). Management treatments are labelled as follows **Un**: Unmanaged; **St**: Stubble; **St+Ct**: Stubble and Cut; **1Ct**: One cut; **2Ct**: Two cuts.

Species	Body size	Trophic level	Sampling position			Margin management treatments					Total
			Margin	0m	12m	2Ct	1Ct	St+Ct	St	Un	
<i>Acupalpus meridianus</i> Linnaeus, 1761	S	Carn.	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Agonum muelleri</i> Herbst, 1784	S	Carn.	0	0	3	0	0	0	3	0	3
<i>Amara aenea</i> De Geer, 1774	S	Phyt.	20	2	2	3	7	5	2	7	24
<i>Amara aulica</i> Panzer, 1797	M	Phyt.	0	2	0	1	0	0	1	0	2
<i>Amara bifrons</i> Gyllenhal, 1810	S	Phyt.	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Amara consularis</i> Duftschmid, 1812	S	Phyt.	3	3	6	4	3	0	4	1	12
<i>Amara convexior</i> Stephens, 1828	S	Phyt.	80	17	4	12	37	9	28	15	101
<i>Amara curta</i> Dejean, 1828	S	Phyt.	4	1	0	2	0	0	0	3	5
<i>Amara eurynota</i> Panzer, 1797	M	Phyt.	1	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Amara familiari</i> Duftschmid, 1812	S	Phyt.	7	5	3	1	4	4	1	5	15
<i>Amara montivaga</i> Sturm, 1825	S	Phyt.	3	0	0	0	2	1	0	0	3
<i>Amara similata</i> Gyllenhal, 1810	S	Phyt.	34	4	5	15	10	9	3	6	43
<i>Anchomenus dorsalis</i> Pontoppidan, 1763	S	Carn.	17	13	81	19	17	21	30	24	111
<i>Asaphidion flavipes</i> Linnaeus, 1761	S	Carn.	0	2	4	0	0	5	1	0	6
<i>Badister sodalis</i> Duftschmid, 1812	S	Carn.	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> Linnaeus, 1761	S	Carn.	2	5	0	2	2	1	0	2	7
<i>Brachynus crepitans</i> Linnaeus, 1758	S	Carn.	1	4	1	3	0	1	1	1	6
<i>Brachynus explodens</i> Duftschmid, 1812	S	Carn.	23	6	5	2	16	3	2	11	34
<i>Calathus fuscipes</i> Goeze, 1777	M	Phyt.	71	29	16	28	23	16	22	27	116
<i>Calathus luctuosus</i> Latreille, 1804	M	Phyt.	92	44	23	40	37	26	24	32	159
<i>Calathus melanocephalus</i> Linnaeus, 1758	S	Phyt.	28	15	4	10	10	11	8	8	47
<i>Callistus lunatus</i> Fabricius, 1775	S	Phyt.	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Calosoma inquisitor</i> Linnaeus, 1758	L	Carn.	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Carabus auratus</i> Linnaeus, 1761	L	Carn.	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	L	Carn.	131	62	73	116	40	58	29	23	266
<i>Demetrias atricapillus</i> Linnaeus, 1758	S	Carn.	1	3	97	33	13	16	25	14	101
<i>Harpalus affinis</i> Schrank, 1781	M	Phyt.	104	114	122	33	98	31	74	104	340
<i>Harpalus cupreus</i> Dejean, 1829	M	Phyt.	1	26	2	19	1	0	9	0	29
<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmid, 1812	M	Phyt.	14	29	27	3	19	1	16	31	70
<i>Harpalus luteicornis</i> Duftschmid, 1812	S	Phyt.	7	2	1	0	5	1	2	2	10
<i>Harpalus rubripes</i> Duftschmid, 1812	M	Phyt.	5	0	2	2	1	2	0	2	7
<i>Harpalus smaragdinus</i> Duftschmid, 1812	M	Phyt.	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Harpalus tardus</i> Panzer, 1797	M	Phyt.	77	59	27	29	50	13	35	36	163
<i>Leistus ferrugineus</i> Linnaeus, 1761	S	Carn.	0	0	2	0	1	0	0	1	2
<i>Leistus fulvibarbis</i> Dejean, 1826	S	Carn.	1	1	0	0	0	0	2	0	2
<i>Leistus spinibarbis</i> Fabricius, 1775	S	Carn.	1	2	4	1	0	1	5	0	7
<i>Limodromus assimilis</i> Paykull, 1790	M	Carn.	0	1	1	0	0	0	2	0	2
<i>Loricera pilicornis</i> Fabricius, 1775	S	Carn.	0	13	58	11	9	25	14	12	71
<i>Metallina lampros</i> Herbst, 1784	S	Carn.	23	57	36	29	19	18	28	22	116
<i>Metallina properans</i> Stephens, 1828	S	Carn.	3	7	1	3	2	0	6	0	11
<i>Microlestes minutulus</i> Goeze, 1777	S	Carn.	8	7	0	3	3	4	2	3	15
<i>Nebria brevicollis</i> Fabricius, 1792	M	Carn.	1	7	1	2	0	4	1	2	9
<i>Nebria salina</i> Fairmaire & Laboulbene, 1854	M	Carn.	4	9	5	4	2	2	7	3	18
<i>Notiophilus aquaticus</i> Linnaeus, 1761	S	Carn.	2	2	0	3	1	0	0	0	4
<i>Notiophilus quadripunctatus</i> Dejean, 1826	S	Carn.	15	31	5	10	8	19	7	7	51
<i>Ophonus azureus</i> Fabricius, 1775	S	Phyt.	5	3	1	2	1	1	0	5	9
<i>Panagaeus bipustulatus</i> Fabricius, 1775	S	Phyt.	2	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Parophonus maculicornis</i> Duftschmid, 1812	S	Phyt.	4	1	0	1	0	1	1	2	5
<i>Phyla obtusa</i> Audinet-Serville, 1821	S	U.	3	4	1	0	3	3	0	2	8
<i>Poecilus cupreus</i> Linnaeus, 1761	M	Carn.	334	189	113	213	178	112	44	89	636
<i>Pseudoophonus calceatus</i> Duftschmid, 1812	M	Phyt.	0	3	0	0	1	0	0	2	3
<i>Pseudoophonus rufipes</i> De Geer, 1774	L	Phyt.	156	83	82	71	75	36	70	69	321
<i>Pterostichus melanarius</i> Illiger, 1798	L	Carn.	897	492	305	645	395	285	131	238	1694
<i>Pterostichus strenuus</i> Panzer, 1796	S	Carn.	0	1	2	1	1	0	0	1	3
<i>Pterostichus vernalis</i> Panzer, 1798	S	Carn.	19	7	23	10	14	9	9	7	49
<i>Semiophonus signaticornis</i> Duftschmid, 1812	S	Phyt.	2	0	1	2	0	0	0	1	3
<i>Stomis pumicatus</i> Panzer, 1796	S	Carn.	2	1	0	1	0	0	1	1	3
<i>Synuchus vivalis</i> Illiger, 1798	S	Carn.	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Syntomus foveatus</i> Geoffroy, 1785	S	U.	4	3	0	1	3	1	0	2	7
<i>Syntomus obscuroguttatus</i> Duftschmid, 1812	S	Carn.	9	3	5	2	6	2	1	6	17
<i>Trechus quadristriatus</i> Schrank, 1781	S	Carn.	3	8	12	12	3	3	2	3	23

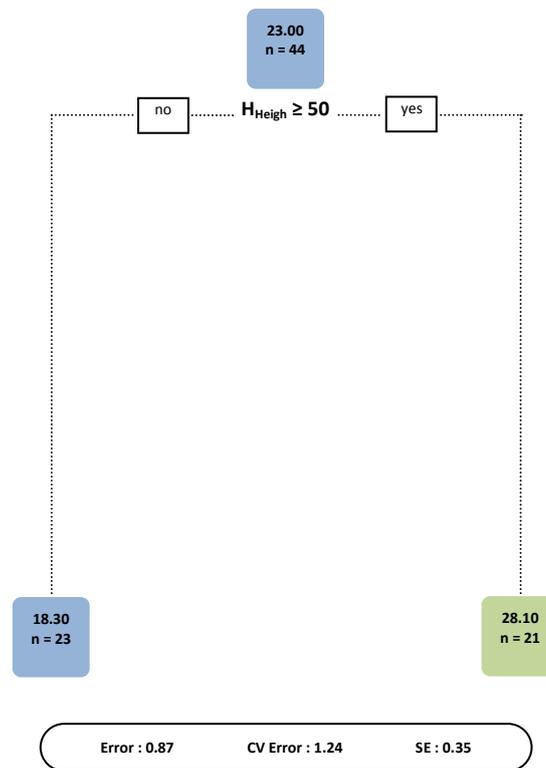
Appendix A2. Effects of the five management treatments on the activity-density of *Pterostichus melanarius* (a), *Poecilus cupreus* (b), *Calathus fuscipes* (c), and *Amara convexior* (e) within these margins. Values are given as mean \pm SE. Means with different letters are significantly different ($P < 0.05$). Management treatments are labelled as follows **Un**: Unmanaged; **St**: Stubble; **St+Ct**: Stubble and Cut; **1Ct**: One cut; **2Ct**: Two cuts.



Appendix A3. Rarefaction curves for pooled samples of the five management treatments in the crop edge **(a)** and the crop area **(b)**. Management treatments are labelled as follows: \diamond : Unmanaged; \blacktriangle : Stubble; \bullet : One cut; \square : Two cuts; $*$: Stubble and Cut.



Appendix A4. Regression trees analysis of the total carabid activity-density (data on *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* not included). The explanatory variable is vegetation height (**H.Heigh**). Each of the two leaves (terminal nodes) is labeled with the mean abundance and number of observations in the group. This tree explains 15% of the total variance, and the vertical depth of each split is proportional to the variation explained by the split.



Discussion générale

Discussion générale

1. Retour sur les questions scientifiques de la thèse

La conservation ou l'installation des bandes enherbées dans les paysages agricoles constitue un levier de gestion agricole important pour améliorer le contrôle biologique des ravageurs de cultures, à travers la conservation et la promotion de la diversité de leurs ennemis naturels (auxiliaires de cultures). Il a en effet été démontré que la quantité et la qualité de ces habitats non cultivés, adjacents et/ou au sein des parcelles agricoles, peuvent affecter la régulation « top-down » des organismes nuisibles aux cultures (Altieri et Nicholls, 2003 ; Olson et Wäckers, 2007).

Toutefois, pour être efficace, cette stratégie de lutte biologique par conservation doit tenir compte des mécanismes écologiques qui déterminent les interactions entre les différentes espèces auxiliaires, et par conséquent leur impact collectif sur les populations de ravageurs. Par ailleurs, et afin d'orienter les efforts d'aménagement des bandes enherbées, il est bien important de comprendre précisément par quels moyens ces habitats offrent les ressources adéquates au maintien des populations de ces auxiliaires de cultures, et à l'optimisation de leur fonction répressive. En effet, en raison de leurs besoins biologiques différents, les organismes auxiliaires de cultures n'ont pas les mêmes exigences pour les conditions d'habitats et peuvent, ainsi, répondre de manières différentes. Aussi bien les interactions entre les espèces, que la variation de leurs réponses aux conditions d'habitats, peuvent être influencées par la variation de leurs traits de vie, parmi lesquels la taille constitue un facteur clé. Partant de ce constat, les objectifs de notre travail étaient de :

- 1.1- Déterminer par quels mécanismes (complémentarité de niches entre espèces de différentes tailles ou effet d'échantillonnage) les changements dans la diversité de taille chez les carabes augmentent leur efficacité de prédation.

Notre hypothèse était que l'augmentation de la diversité de taille chez les carabes augmente leur efficacité de supprimer des proies par complémentarité de niches entre espèces de différentes tailles (effet additif entre petits, moyens et gros carabes).

- 1.2- Comprendre comment la gestion des bandes enherbées influence cette diversité de taille chez les carabes, à travers le changement de la structure de la végétation de ces habitats non cultivés.

Nos hypothèses pour cette deuxième partie de recherche étaient (i) la gestion des bandes enherbées augmente la diversité et la densité des carabes à travers l'augmentation de l'hétérogénéité du couvert végétal, (ii) Contrairement à la fauche qui homogénéise la végétation, le travail du sol favorise la remontée des graines, enrichit la diversité fonctionnelle qui augmente l'hétérogénéité du couvert végétal et donc la diversité et la densité des carabes (iii) la réponse des carabes à la structure de la végétation varie en fonction de la taille des espèces.

2. Discussion sur les acquis scientifiques de la thèse

2.1. L'identité fonctionnelle et non pas la diversité détermine l'efficacité de prédation par les carabes

Les résultats de la première partie de notre étude ont mis en évidence un effet d'identité fonctionnelle ; les carabes de grande taille contribuent le plus à la suppression totale des proies. En effet, quel que soit le niveau de diversité de taille testé, la suppression des proies a été fortement augmentée par la présence d'au moins une des trois espèces de grande taille (*Carabus auratus*, *Abax parallelepipedus* et *Pterostichus melanarius*) dans l'assemblage. Les mêmes résultats ont été obtenus dans plusieurs autres études (Straub et Snyder, 2006 ; Rudolf, 2012 ; Toscano et Griffen, 2012). Cet effet d'identité fonctionnelle est lié à ce qui est défini comme l'effet d'échantillonnage, "the sampling effect" (Loreau et Hector, 2001 ; Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009), selon lequel, une augmentation de la diversité augmente la probabilité que des espèces particulièrement influentes sur la réalisation d'une ou plusieurs fonctions de l'écosystème soient présentes dans l'assemblage. Bien sûr, le contraire peut également se produire ; la probabilité d'inclure un prédateur fortement perturbateur peut s'accroître en augmentant la diversité (Straub et al., 2008 ; Letourneau et al., 2009). Ceci correspond alors à l'effet de sélection (Loreau et Hector, 2001). L'effet d'échantillonnage dépend des changements dans l'identité fonctionnelle des espèces, et non des changements dans la diversité en soi (les communautés pauvres en espèces peuvent également inclure ces espèces clés). Etant donné que l'assemblage des communautés est un processus aléatoire, Loreau et al., (2001) se sont interrogés sur le fait que l'effet d'échantillonnage soit un artefact expérimental ou un vrai mécanisme par lequel la biodiversité affecte le fonctionnement des écosystèmes.

Afin d'expliquer les effets de la diversité de taille au sein des communautés de prédateurs sur le contrôle top-down des proies, Rudolf, (2012) a mis en avant deux hypothèses. Selon cet auteur, la variation de la taille dans une communauté de prédateurs peut augmenter la suppression de proies

- soit par l'augmentation de la taille moyenne, qui augmente le taux de recherche et de prédation par prédateur,
- soit par un partage de ressource et ainsi une complémentarité de niches entre les espèces de différentes tailles au sein de la communauté (Fig. 4.1).

Dans notre étude, l'absence d'une partition de ressources entre les carabes de tailles différentes, et donc d'un effet de l'augmentation de leur diversité fonctionnelle sur la suppression de proies, est peut être due à la nature polyphage et généraliste de ces prédateurs. Des travaux théoriques (ex : Ives et al., 2005) prévoient que l'augmentation de la diversité des consommateurs spécialistes devrait améliorer l'utilisation globale des ressources, tandis que l'augmentation de la diversité des consommateurs généralistes ne

devrait avoir aucun effet. Certaines études empiriques ont confirmé cette hypothèse (Finke et Snyder, 2008 ; Griffin et al., 2008 ; Toscano et Griffen, 2012).

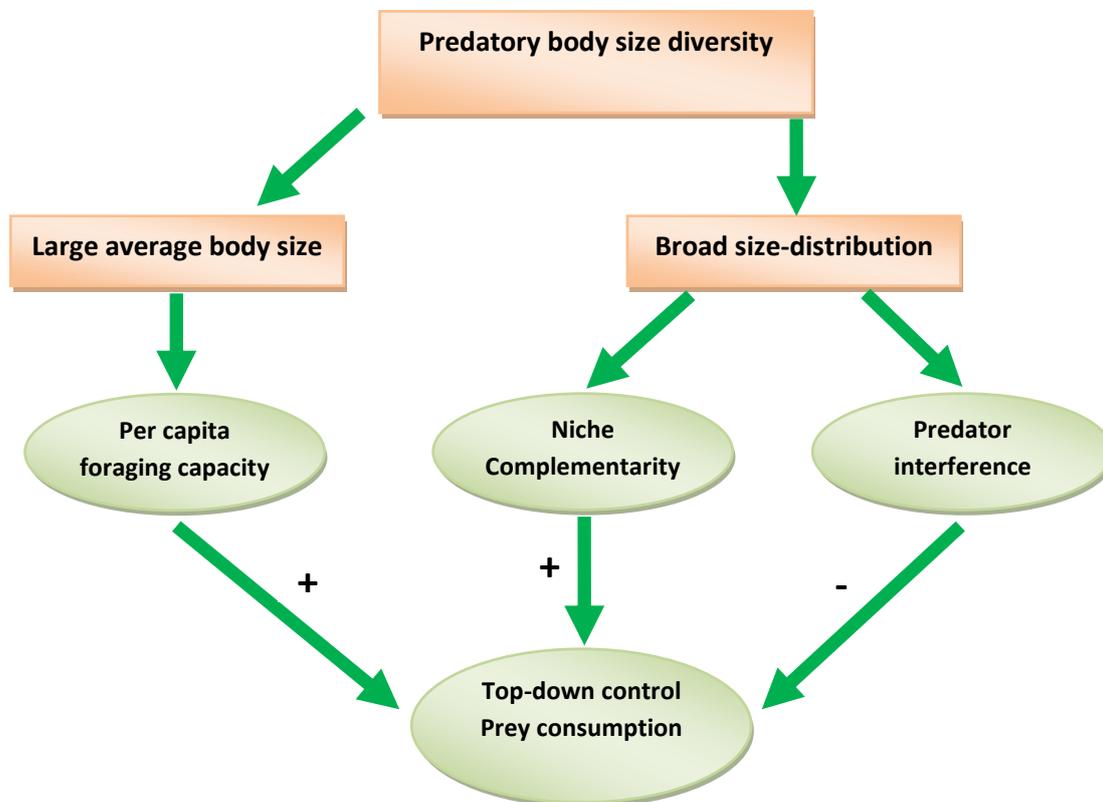


Fig. 4.1. Les hypothétiques relations entre les changements dans la diversité de taille des prédateurs et le contrôle « top-down » des proies. Les changements dans la diversité de taille des prédateurs peuvent influencer les populations des proies à la fois par le changement dans la taille moyenne et dans la distribution de taille des prédateurs. L'augmentation de la diversité de taille augmente le « per-capita » taux de recherche des prédateurs, qui augmentera le contrôle « top-down » des proies. L'augmentation de la diversité de taille est susceptible d'augmenter la partition de ressources et ainsi la complémentarité de niches (y compris les interactions positives indirectes) entre les prédateurs, qui devrait augmenter le contrôle « top-down » des proies. Par ailleurs, l'augmentation des différences en termes de taille entre les prédateurs peut également conduire à des interactions de concurrence entre les prédateurs (ex. la prédation intraguilde), qui devraient réduire le contrôle « top-down » des proies (Rudolf, 2012).

Au lieu d'une partition de proies de différentes tailles entre les carabes des trois classes de taille différentes, les résultats que nous avons obtenus montrent qu'il y avait une augmentation de la quantité et de la gamme de proies consommées avec la taille des carabes. Les carabes de petite taille ont montré une faible consommation et ne sont pas attaqués aux proies de grande taille (limaces adultes), tandis que les carabes de grande

taille ont présenté un taux de suppression maximal sur toutes les proies. Bien que certaines études aient montré une spécialisation alimentaire des carabes en fonction de la taille, le régime alimentaire de ces prédateurs polyphages est susceptible d'adaptation à la disponibilité des proies. Les grandes espèces de carabes sont en général confrontées à des proies peu abondantes ou (difficiles à attraper), sujettes à des fluctuations dans le temps et dans l'espace (Loreau, 1983). Ainsi, la polyphagie leur permet de compenser le manque occasionnel de certaines d'entre elles.

Contrairement à plusieurs travaux (Finke et Snyder, 2008 ; Griffin et al., 2008) qui ont montré une augmentation de l'exploitation de ressource par complémentarité de niches entre consommateurs, les résultats obtenus dans notre étude soutiennent la première hypothèse de Rudolf, (2012) et mettent en évidence l'importance des carabes de grande taille dans la suppression des proies. De telles relations entre la diversité de taille de prédateurs et la suppression des proies sont communes dans une variété de systèmes et de taxons (Radloff et Du Toit, 2004 ; Bruno et al., 2005, 2006 ; Arenas et al., 2006 ; Philpott et al., 2009 ; Valdivia et al., 2009 ; Rudolf, 2012 ; Toscano et Griffon, 2012). Par exemple, dans une expérience en laboratoire qui a testé comment les changements dans la distribution de taille chez la libellule *Plathemis lydia* influence la survie de proie, Rudolf, (2012) a montré que la mortalité des proies augmente avec la taille des prédateurs et est significativement différente entre les classes de taille des larves de cette libellule.

En plus, du fait qu'aucune complémentarité de niches n'a été trouvée dans notre étude, il convient également de noter qu'il y avait peu d'évidence pour l'existence d'interférences entre les carabes appartenant aux trois classes de taille, et même entre espèces de la même taille. Ce résultat est différent de ceux de nombreuses études (par exemple, Rosenheim et al., 1993 ; Ferguson et Stiling, 1996 ; Snyder et Ives, 2001 ; Finke et Denno, 2004) qui ont constaté que les interférences entre prédateurs augmentent avec l'augmentation de leur diversité. L'absence de ces interférences entre carabes peut être expliquée essentiellement par le faible rapport prédateurs/proies de notre expérimentation. En effet, la quantité de proies offertes serait assez suffisante pour que ces interactions négatives n'aient pas lieu. Ceci est en concordance avec les résultats obtenus dans plusieurs études (Lucas et al., 1998 ; Kajita et al., 2000 ; Hindayana et al., 2001 ; Burgio et al., 2002 ; De Clercq et al., 2003 ; Nóia et al., 2008) qui ont examiné les effets de la densité des proies sur les interactions prédateurs-prédateurs, et qui ont montré qu'en faibles densités de proies, les taux de prédatations intra-guilde augmentent, alors que des fortes densités de proies résultent en des interactions synergiques entre prédateurs.

2.2. La biomasse, l'abondance et la composition spécifique, des composantes de la diversité à prendre en compte dans l'évaluation du service rendu

Il est possible que l'effet de l'identité fonctionnelle montré dans notre étude puisse être soutenu par l'effet de la biomasse totale, c'est-à-dire, les communautés qui comptent

dans leurs effectifs des espèces de grande taille ont une meilleure performance, tout simplement parce qu'elles ont la plus forte biomasse. Comme dans le cas d'autres groupes de prédateurs (Reiss et al., 2011), les carabes de grande taille ont une forte biomasse, des exigences énergétiques probablement élevées et donc un taux d'ingestion probablement supérieur par rapport aux espèces de petite taille. En raison de ces différences spécifiques dans les taux d'ingestion des prédateurs, les changements dans la structure de la taille de la population de prédateurs pourraient conduire à certaines variations dans les interactions proies-prédateurs observées dans la nature. Shackell et al., (2010) ont indiqué que l'augmentation exponentielle de l'abondance des proies depuis plus de 38 ans dans une pêcherie de l'Atlantique Nord-Ouest est associée à une baisse de la taille moyenne des espèces de poissons prédateurs. Ils ont montré que, bien que la biomasse totale des poissons prédateurs soit restée constante au cours de cette période, leur masse corporelle moyenne avait diminué de 60% en raison de l'exploitation préférentielle de gros poissons. Ils ont conclu que cette perte de grands prédateurs réduisait les cascades top-down, conduisant à une augmentation de l'abondance des phytoplanctons.

Plusieurs études sur la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes ont souligné l'importance de la biomasse dans l'explication des processus écosystémiques (Duffy et al., 2001 ; Emmerson et al., 2001 ; Toscano et Griffen, 2012). Ainsi, de nombreux auteurs suggèrent de garder cette composante de la biodiversité constante dans les expérimentations afin de mieux détecter les effets de la biodiversité. Toutefois, l'élimination de l'effet biomasse pourrait être problématique. Tout d'abord, parce qu'il est difficile d'ajuster la biomasse des assemblages sans créer des traitements qui soient différents en ce qui concerne l'abondance totale des individus, et ainsi introduire des effets de la densité (ex. la variation de l'abondance pourrait avoir pour effet la libération des prédateurs de la prédation intragilde et autres interférences non létales). Deuxièmement, il est important dans ce type d'expérimentations de savoir comment la biomasse et/ou l'abondance totale est répartie dans l'espace fonctionnel occupé par la communauté: ex : si la biomasse totale est composée par plusieurs individus de petite taille ou au contraire par peu d'individus qui ont une grande taille, parce que les derniers ont des taux de métabolisme, une demande d'énergie et des taux d'ingestion supérieurs par rapport aux premiers (Reiss et al., 2011).

Même si son effet n'a pas été testé dans notre étude, l'abondance relative des carabes est un autre facteur important dans la détermination de l'efficacité des carabes dans le contrôle biologique des ravageurs. En effet, les interactions entre prédateurs d'une même communauté, et ainsi leur impact collectif sur la mortalité des ravageurs, peuvent être influencées par les abondances relatives des espèces (Letourneau et Dyer, 1998 ; Moran et Scheidler, 2002 ; Chang et Snyder, 2004). Très souvent, dans la plupart des communautés carabiques des agroécosystèmes, la distribution de l'abondance des espèces est telle qu'il y a une ou quelques espèces relativement abondantes « ou numériquement dominantes » et les autres espèces sont relativement rares « ou

numériquement sous-dominantes » (Luff, 2002 ; Fournier et Loreau, 1999 ; Brose, 2003 ; Grandchamp et al., 2005 ; Rouabah et al., 2015). En général, il est supposé que les prédateurs numériquement dominants exercent une plus grande pression sur les ravageurs par rapport aux prédateurs numériquement sous-dominants (Chang et Snyder 2004 ; Moreno et al., 2010). Ce qui n'est pas clair, par contre, c'est si l'efficacité des espèces dominantes dépend de leur identité. Si c'est le cas, comment les changements dans l'abondance relative des espèces qui peuvent émerger suite à des manipulations d'habitats, peuvent influencer l'efficacité des espèces aussi bien dominantes que celles sous-dominantes ? Selon que les espèces dominantes et sous dominantes sont antagonistes, redondantes ou complémentaires, les variations d'abondance d'une espèce sont susceptibles d'affecter plusieurs autres espèces. Ce ci pourrait facilement avoir un effet de cascade sur les autres niveaux de la chaîne (Melián et Bascompte, 2002).

Un autre facteur potentiellement important dans la détermination de l'efficacité des carabes dans le contrôle biologique des ravageurs est la composition spécifique des communautés. En effet, la variation dans les interactions (i.e. additivité, synergisme et antagonisme) entre prédateurs est sans doute déterminée par la variation dans la composition en espèces des communautés de ces prédateurs, bien que d'autres facteurs puissent être importants aussi. Les quelques études sur le lien entre la diversité des prédateurs et le contrôle biologique de ravageurs, qui ont incorporé la composition spécifique dans leurs expérimentations (Finke et Denno, 2005 ; Wilby et al., 2005) ont mis en évidence l'importance de la variation spécifique dans la médiation des interactions prédateurs-prédateurs. Dans les deux dernières études, l'effet de la composition spécifique sur la suppression de ravageurs était significatif. En outre, Finke et Denno, (2005) ont montré que l'augmentation de la diversité conduit à un faible taux de suppression de proies dans le cas des assemblages incluant des prédateurs intra-guildes, mais pas dans le cas des ceux incluant des prédateurs complémentaires ou même redondants (non compétiteurs). Neumann et Shields, (2008) ont constaté que l'utilisation d'assemblages de nématodes présentant une complémentarité en terme de stratégies de recherche de nourriture, réduit de manière significative les dégâts d'insectes sur la luzerne, par rapport aux témoins et aux traitements avec une seule espèce. Cependant, les combinaisons d'espèces de nématodes testées n'ont pas toutes donné cet effet positif. Dans notre étude, nous avons testé pour chaque niveau de diversité trois communautés différentes par leur composition spécifique. Les résultats obtenus ont montré que l'effet de l'augmentation de la diversité de taille est le même quelque soit la composition en espèces dans la communauté. La comparaison des mortalités des proies n'a pas révélé de différences significatives entre les assemblages de carabes avec une grande diversité. En raison du nombre limité d'individus capturés, d'autres espèces de carabes n'ont pas pu être testées dans notre étude. L'effet de la composition spécifique aurait pu être mieux isolé si l'on avait testé un plus grand nombre de ces espèces.

2.3. La redondance fonctionnelle, un facteur de résilience pour le service rendu

L'effet redondant des grandes espèces de carabes dans notre étude suggère qu'elles occupent les mêmes niches trophiques et qu'elles peuvent interférer entre elles. En effet, lorsque la redondance se produit, elle est souvent liée à des interférences entre les prédateurs (compétitions interspécifiques) qui modifient leurs comportements (Finke et Denno 2002 ; Straub et al., 2008). Cependant, cette redondance fonctionnelle devrait, selon l'hypothèse de résilience « *the insurance hypothesis* », réduire la variabilité fonctionnelle de ces prédateurs (Yachi et Loreau, 1999). Cette hypothèse stipule que plus il y a d'espèces, plus la probabilité de maintenir des effets positifs et réguliers sur le fonctionnement de l'écosystème sera forte face aux aléas associés à la variabilité environnementale. L'adaptabilité des espèces aux variations environnementales étant limitée, la biodiversité assure l'écosystème contre la perte de fonctionnalité face aux fluctuations ou perturbations environnementales. En outre, il a été suggéré que si les communautés de prédateurs contiennent des espèces fonctionnellement redondantes, les processus écosystémiques peuvent rester inchangés, suite aux changements dans les compositions et les abondances des espèces, tant que chaque groupe fonctionnel contient aux moins une espèce fonctionnellement efficace (Morin, 1995). Le maintien d'une redondance permet d'assurer une stabilité fonctionnelle, à la fois temporelle (Walker, 1992 ; Naeem et Li, 1997) et spatiale (Loreau et al., 2003).

Les effets de la résilience ont été très peu étudiés et, à notre connaissance, n'ont pas été testés chez des communautés naturelles de prédateurs généralistes. Une des raisons de ce manque de recherche sur ces effets de la diversité pourrait être selon Peralta et al., (2014), la difficulté sur le plan logistique de déterminer les niches trophiques des prédateurs généralistes dans les conditions naturelles. Ces mêmes auteurs ont montré dans leur étude que la redondance fonctionnelle chez des espèces de parasitoïdes spécialistes qui attaquent la même espèce d'hôte conduit à une réduction de la variabilité temporelle (mais pas spatiale) dans le taux de parasitisme. Gerisch, (2014) a trouvé des indications sur le fait que la redondance fonctionnelle est un mécanisme essentiel pour la stabilisation de la diversité fonctionnelle des carabes face à des perturbations régulières.

Dans les paysages agricoles, les carabes sont exposés à des perturbations multiples et régulières, telles que le labour, l'application des produits chimiques ainsi que les opérations de récoltes. Les carabes de grande taille, dont le rôle important dans la prédation a été montré par nos résultats, sont particulièrement affectés par ces perturbations (Ribera et al., 2001). Ces espèces de grande taille sont aussi les plus vulnérables à la prédation. En effet, les prédateurs de carabes présentent une préférence pour les espèces de grande taille à cause de leur grande valeur nutritive par biomasse et aussi à cause de la réduction du temps de recherche (Kaspari et Joern, 1993). Face à de telles perturbations (facteurs de menace sur les populations de carabes dans les paysages agricoles), et dans un contexte de lutte biologique, la conservation d'une redondance fonctionnelle peut procurer une stabilisation et un maintien du service rendu

par ces auxiliaires dans les parcelles. Cette redondance peut augmenter le risque de compétitions interspécifiques sans toutefois affecter l'efficacité des carabes à contrôler les populations des ravageurs (Tschardt et al., 2007).

Conclusion : l'augmentation de la diversité de la taille chez les carabes augmente leur efficacité collective à supprimer des proies par effet d'échantillonnage (augmentation de la probabilité de présence d'espèces de grande taille dans la communauté) et non pas par complémentarité de niches (effet additif) entre espèces de différentes tailles. Le lien positif entre présence des carabes de grande taille et efficacité de prédation est probablement soutenu par l'effet de la biomasse totale de la communauté. De plus, l'absence d'une partition de ressources entre les espèces de tailles différentes est peut être due à la nature polyphage et généraliste des carabes.

Ces résultats suggèrent que les stratégies de conservation visant à préserver les carabes de grande taille peuvent être au moins aussi efficaces dans le contrôle biologique, que le maintien d'une grande diversité de ces auxiliaires.

Nous avons également montré une redondance fonctionnelle entre les espèces de carabes. La prise en compte de cette redondance fonctionnelle dans les stratégies de conservation devrait, selon l'hypothèse de résilience, assurer une stabilité spatio-temporelle de la fonction de prédation par les carabes.

2.4. Importance des bandes enherbées comme habitat pour les carabes

Les carabes constituent un groupe d'arthropodes très diversifié. Les espèces de cette famille présentent d'importantes variations de traits, et beaucoup d'entre elles se produisent dans différents habitats et apparaissent à des périodes différentes de la saison. Cette grande distinction spatio-temporelle des niches entre les espèces, rend difficile la conservation dans les parcelles agricoles d'une communauté de carabes avec une redondance fonctionnelle. Un des moyens pour atteindre cet objectif, consiste en la conservation et la création de nouveaux habitats non cultivés (pérennes). Ces habitats constituent des habitats refuges pour ces auxiliaires.

Avec 2177 carabes capturés dans les bandes enherbées, notre étude montre que ces dernières accueillent effectivement une densité de carabes plus importante (quelques soit la taille) que les parcelles cultivées (1217 carabes). Ces résultats mettent en évidence l'importance des bandes enherbées en tant qu'habitat et refuge pour les carabes. Ces mêmes bandes enherbées pourraient également agir comme des corridors permettant la dispersion de ces insectes auxiliaires entre les parcelles agricoles. Les mêmes résultats ont été obtenus dans plusieurs autres études (Cardwell et al., 1994 ; Fournier et Loreau, 1999 ; Lys et al., 1994 ; Saska et al., 2007). De toute évidence, la couverture végétale dense et complexe de ces bandes enherbées offre un approvisionnement alimentaire spécifique (semences, et invertébrés herbivores telles que les collemboles, qui bénéficient de l'augmentation de l'humidité dans ces habitats) et un microclimat favorable (refuge) pour le développement des carabes (Hance, 2002). La structure complexe et dense de la

végétation au sein de ces bandes enherbées atténue également la vulnérabilité de ces auxiliaires vis à vis de leurs ennemis naturels (Brose, 2003).

La distribution entre parcelles et bandes enherbées des espèces de carabes capturées dans notre étude est globalement en accord avec les connaissances en écologie de ces espèces (Lindroth, 1992 ; Lys et Nentwig, 1992 ; Thomas et al., 2001). Par exemple, le régime alimentaire à dominance phytophage pour les espèces des genres *Amara* et *Harpalus*, peut expliquer leur affinité pour les bandes enherbées qui contiennent une grande quantité et diversité de graines, considérées comme une alimentation attractive pour ces espèces (Thomas et al., 2001). L'affinité de *P. melanarius* et *P. cupreus* pour les bandes enherbées est, par contre, un résultat qui nous a surpris étant donné que ces deux espèces sont connues pour se développer à l'intérieur des parcelles (Thomas et al., 2001). Cette distribution pourrait être expliquée par l'abondance de proies dans les bandes enherbées qui attire plus d'individus de ces espèces. En effet, Fournier et Loreau, (2001) suggèrent que la distribution de *P. melanarius* dépend de la qualité de l'habitat, mais aussi de l'état de satiété du carabe ; les parcelles cultivées peuvent être évitées par les individus affamés. Pour d'autres espèces, en particulier de petite taille (ex. *Metalina lampros* et *Loricera pilicornis*), qui sont connues pour être des espèces de bandes enherbées (Saska et al., 2007), leur faible piègeage dans les bandes enherbées est peut être du au fait qu'ils ont soit quitté la bande enherbée pour fuir la prédation par d'autres prédateurs, soit réduit leur activité pour la même raison. En effet, la forte densité des espèces de grande taille (en particulier *P. melanarius*) peut induire chez les petites espèces de carabes ce type de comportements (Prasad et Snyder, 2006b). D'autres arthropodes prédateurs tel que les araignées, qui présentent des densités élevées dans les bandes enherbées (Clough et al., 2005), constituent aussi une menace pour ces carabes de petite taille.

2.5. Structure de la végétation et diversité fonctionnelle des carabes

Comme nous l'avons déjà évoqué, l'effet de la gestion (quelle que soit la pratique et son intensité) sur la structure de la végétation des bandes enherbées, représente le principal mécanisme à travers lequel cette gestion influence la structure des communautés carabiques, du moins à court terme. Dans notre deuxième partie d'étude, la diversité fonctionnelle et l'hétérogénéité de la végétation ont été identifiées comme variables déterminantes de la structure des communautés carabiques. Ces deux variables reflètent la complexité de structure architecturale d'un couvert végétal (Brose, 2003 ; Woodcock et al., 2007b). Selon Brose, (2003) cette structure architecturale de la végétation peut influencer les communautés de carabes via trois principaux mécanismes : la spécialisation du microhabitat, l'espace libre d'ennemi et l'efficacité de chasse (voir chapitre 2). Les résultats de notre travail ont montré qu'aucune des trois hypothèses sur les mécanismes par lesquels cette structure architecturale de la végétation influence les communautés carabiques, ne peut être exclue. En effet, la relation positive entre richesse spécifique des carabes et diversité fonctionnelle de la végétation permet de suggérer que l'augmentation de la diversité fonctionnelle de la

végétation pourrait offrir une diversité de niches pour l'alimentation, la reproduction et l'hivernation (Dennis et al., 1998 ; Morris, 2000 ; Woodcock et Pywell, 2010) des différentes espèces de carabes et augmenter ainsi leur nombre via le « mécanisme de spécialisation du microhabitat ». La même conclusion peut être tirée concernant la relation positive entre l'activité-densité des carabes de petite taille et, à la fois, la diversité fonctionnelle et l'hétérogénéité de la végétation. Par ailleurs, la préférence des carabes de petite taille pour une végétation hétérogène et avec une grande diversité fonctionnelle suggère que ces espèces cherchaient un abri contre la prédation « le mécanisme de l'espace libre d'ennemi ». Enfin, le « mécanisme de l'efficacité de chasse » peut être représenté par la préférence des carabes de grande taille pour une végétation peu hétérogène. La chasse et la capture des proies par ces espèces seraient peut être plus facile sur une végétation à faible complexité architecturale.

La réponse des carabes dans notre étude ne s'est pas limitée à la complexité architecturale de la végétation. Le pourcentage de couverture du sol nu a été aussi identifié comme variable importante dans la structuration des communautés de carabes. Le pourcentage du sol nu était positivement corrélé à l'activité-densité totale des carabes et celle des espèces de grande taille. De même, cette activité-densité totale et celles des espèces de grande taille était élevée dans les traitements caractérisés par une végétation peu hétérogène et par un pourcentage élevé de sol nu. Des résultats similaires ont été obtenus par plusieurs autres travaux (Brose, 2003 ; Cameron et Leather, 2012). Les zones sans végétation présentent une grande importance pour le développement des carabes, tout d'abord par ce qu'ils en ont besoin pour creuser leurs galeries larvaires. Ces zones sans végétation peuvent être utilisées par les carabes pour absorber les rayons du soleil et réchauffer leurs corps. Le sol nu se réchauffe plus rapidement que le milieu environnant, permettant ainsi aux carabes d'être actifs pendant un temps plus ou moins frais. Les zones de sol nu sont particulièrement utiles pour de nombreux carabes prédateurs actifs. Ces derniers (ex. *P. melanarius*) vont utiliser ces taches de sol nu ouvertes pour chasser leurs proies. Cameron et Leather, (2012) suggèrent que l'importance du sol nu pour les carabes est liée à la vitesse de déplacement de ces derniers. La variation concernant ce trait agit sur la facilité d'accès par les différentes espèces de carabes aux patches de la végétation pour s'alimenter ou pour fuir leurs ennemis naturels.

L'importance des patches de sol nu pour les carabes dans notre étude était montrée également par la corrélation négative entre la richesse spécifique des carabes et la sociabilité des graminées. En effet, cette relation suggère que plutôt qu'une végétation se développant en un tapis continu, les carabes préfèrent pour leur développement un couvert avec des zones clairsemées. Cette structure clairsemée de la végétation offre aux carabes à la fois des sites de refuge et des espaces de chasse. La relation entre richesse spécifique des carabes et sociabilité des graminées reflètent également l'importance de ce groupe d'espèces végétales pour le développement et l'installation des carabes. Les

carabes ont, en effet, souvent montré une préférence pour les graminées, en particulier les espèces en touffes (Pywell et al., 2005 ; Woodcock et al., 2005).

Un autre facteur qui a été identifié dans notre étude comme impactant la structure des communautés carabiques dans les bandes enherbées, est la hauteur maximale de la végétation. Plusieurs études ont mis en évidence l'importance de cette caractéristique de la végétation. Ainsi, Kreuss et Tschardtke, (2002) ont trouvé que la richesse spécifique et l'abondance des coléoptères étaient positivement corrélées avec la hauteur de la végétation. Selon Morris, (2000), l'augmentation de la hauteur de la végétation résulte souvent en une complexité architecturale de cette dernière et ainsi une augmentation de la diversité et de l'abondance des invertébrés. La relation positive entre la hauteur de la végétation et l'activité-densité des carabes de taille moyenne dans notre étude pourrait être expliquée par le fait que les carabes les plus abondants dans ce groupe étaient de façon majoritaire des phytophages (plus de 63%). En effet, c'est souvent les carabes phytophages qui répondent positivement à la hauteur de la végétation (Woodcock et al., 2010).

2.6. Effet des espèces dominantes au sein des assemblages de carabes

Il ressort de façon évidente des résultats obtenus dans notre étude que l'importance de la complexité structurale du couvert végétal pour les carabes ne coïncidait pas toujours avec une corrélation positive comme on s'y attendait. C'est le cas avec l'activité-densité totale des carabes ainsi que celle des espèces de grande taille. Cette réponse est, toutefois, déterminée par la dominance de deux espèces *P. melanarius* et *P. cupreus* dans notre communauté. Les effectifs de ces deux espèces représentaient plus de 48% (plus de 35% pour *P. melanarius* et 13% pour *P. cupreus*) des carabes capturés. Ces deux espèces sont communes et considérées comme dominantes dans les paysages agricoles Européens (Luff, 2002). Elles sont eurytopiques et peuvent s'adapter à une large gamme de conditions environnementales (Fournier et Loreau, 2002). Les deux espèces sont considérées comme importantes pour le contrôle biologique par ce qu'elles sont prédatrices de plusieurs insectes et autres ravageurs de cultures, dont les pucerons et les limaces (Sunderland, 2002). Ce phénomène d'espèces dominantes a été un facteur commun dans la détermination de l'activité-densité des carabes dans plusieurs autres études (e.g. Fournier et Loreau, 1999 ; Brose, 2003 ; Grandchamp et al., 2005), en particulier la revue de Luff, (2002). Cette dernière a montré que dans les 119 bases de données de carabes utilisées, les densités des cinq espèces les plus abondantes avoisinaient en moyenne 84% du total des effectifs capturés. Les espèces les plus abondantes dans notre étude étaient *P. melanarius* et *P. cupreus*, *H. affinis*, *P. rufipes* et *C. convexius*. Leurs effectifs représentaient autour de 70% du nombre total de carabes capturés.

En comparaison avec les habitats naturels, de telles dominances de certaines espèces au sein des communautés carabiques dans les paysages agricoles, peuvent être attribuées aux niveaux élevés des perturbations liées à la production agricole telle que le

travail du sol et les opérations de récoltes. Ces pratiques ne sont tolérées par de nombreuses espèces de carabes (Holland, 2002). La destruction des habitats non cultivés est aussi un facteur important qui affecte les populations de carabes. Les effets de la production agricole sur les assemblages et l'activité-densité des carabes sont aussi évoqués par d'autres auteurs qui ont trouvé des résultats similaires (Tonhasca, 1993 ; Zhang et al., 1998 ; Honěk et Jarosik, 2000 ; Ward et Ward, 2001 ; Butts et al., 2003 ; Melnychuk et al., 2003 ; Witmer et al., 2003). Gray, (1989) a mis en avant l'hypothèse selon laquelle dans des habitats où l'intensité des perturbations est forte, la diversité devrait diminuer, les espèces opportunistes devraient dominer et la taille moyenne des espèces dominantes devraient diminuer. Les résultats de Niemelä et al., (2002) soutiennent cette hypothèse.

En comparaison avec d'autres espèces, *P. melanarius* et *P. cupreus*, les espèces les plus dominantes dans notre étude, sont relativement tolérantes aux perturbations agricoles et se maintiennent bien dans des paysages ouverts et gérés de manière intensive (Kromp, 1999 ; Grandchamp et al., 2005). Une forte densité de zones non cultivées n'est pas indispensable à leur développement. *P. melanarius* est d'ailleurs caractérisée comme espèce indifférente à la présence de bandes enherbées aux bords des parcelles agricoles (Lys et Nentwig, 1992 ; Fournier et Loreau, 1999 ; Collins et al., 2002 ; Saska et al., 2007). Mauremootoo et al., (1995) ont même montré que les aménagements en bordures de parcelles agricoles jouent un rôle de filtre, voire de barrière pour cette espèce. Il est donc possible que la faible présence d'infrastructures agro-écologiques dans la zone de notre étude constitue un facteur favorable au développement et à la dominance de *P. melanarius*.

Il est important, cependant, de reconnaître les limites dans la précision des résultats obtenus à partir de pièges barber. En effet, comme le taux de capture des espèces dépend à la fois de leurs abondance et de leur activité, la présence d'espèces peu abondantes mais très actives peut être surestimée, tandis que celle des espèces très abondantes mais peu actives peut être sous-estimée. En outre, les captures avec les pièges barber peuvent être affectées par la densité de la végétation (Thomas et Marshall, 1999 ; Thomas et al., 2006). Les captures peuvent être plus importantes dans les zones où la végétation est ouverte par rapport aux zones avec une végétation plus dense et plus complexe. Ceci s'explique par un plus faible potentiel de déplacements des individus et non par une diminution réelle de l'abondance. Le niveau d'activité et donc de piégeage des individus peut être également affecté par certains facteurs climatiques. Par exemple, la température peut modifier le comportement des insectes en ralentissant les déplacements et ainsi provoquer un biais dans l'évaluation de la densité de la population (Niemelä et al., 1989). La morphologie des espèces influence aussi le taux de capture. Les espèces de carabes de grande taille sont généralement surreprésentées aux dépens des espèces de petite taille (Spence et Niemelä, 1994 ; Kromp et al., 1995). Les résultats obtenus à partir de pièges barber doivent, ainsi, être interprétés avec prudence.

2.7. La taille n'est pas la seule caractéristique fonctionnelle des carabes qui détermine leurs réponses à la structure de la végétation

Les résultats obtenus montrent une variation dans la réponse des carabes de différentes tailles aux caractéristiques de la végétation. Ces résultats confirment notre troisième hypothèse du troisième chapitre, mais seulement dans une certaine mesure. En effet, la réponse des carabes semble être liée non seulement à la variation de leur taille, mais aussi à la variation d'autres traits d'histoire de vie des individus (le régime alimentaire en particulier). De plus, la taille de carabes, elle-même, est liée à plusieurs de ces traits (Peters, 1983 ; Brown et al., 2004 ; Brose et al., 2006). En effet, la taille est liée à des caractéristiques physiques, comme la locomotion et la dispersion (Peters, 1983 ; Jetz et al., 2004), à des caractéristiques biologiques telles que la croissance, la respiration et la reproduction (Peters, 1983 ; Brown et al., 2004) et enfin à des caractéristiques liées à la population telles que l'abondance et le niveau trophique dans une chaîne alimentaire (Jennings et al., 2001 ; Cohen et al., 2003).

La réponse des carabes de tailles différentes aux caractéristiques de la végétation dans notre étude a été particulièrement affectée par la proportion des espèces phytophages ou carnivores présentes dans la communauté. Ainsi, la réponse négative des carabes de grande taille à l'hétérogénéité de la végétation est fort probablement due à la forte proportion des espèces carnivores dans ce groupe de taille (en particulier *P. melanarius* qui représente plus de 71% des carabes de grande taille capturés). Les mêmes résultats ont été obtenus par Harvey et al., (2008) qui ont montré que les carabes carnivores préfèrent généralement une végétation ouverte. Par ailleurs, dans le cas des carabes de taille moyenne, la réponse positive à la hauteur de la végétation pourrait être expliquée par le fait que de loin, les carabes les plus dominants de ce groupe étaient phytophages. En effet, selon Woodcock et al., (2010) les carabes phytophages répondent positivement à la hauteur de la végétation. La réponse négative du même groupe (carabes de taille moyenne) à l'hétérogénéité de la végétation pourrait être conduite par la forte présence de *P. cupreus* (plus de 34% des captures totales concernant les espèces de taille moyenne).

Il est possible que la réponse des carabes appartenant aux trois classes de taille soit influencée par les degrés de mobilité des espèces. Ainsi, contrairement aux carabes phytophages (ex. les espèces appartenant à la tribu des *Harpalini*) qui sont peu mobiles et se trouvent souvent à proximité de plantes dont elles préfèrent les graines (Lovei et Sunderland, 1996), les carabes carnivores comme *P. melanarius* et *P. cupreus*, qui cherchent activement leurs proies, ont besoin pour cela d'une végétation ouverte. Il a été également montré que les carabes étaient influencés de manières différentes en fonction de leur taille et de leur aptitude au vol, les espèces les plus grandes, souvent aptères, étant plus fréquentes dans les paysages les moins perturbés ayant d'importants réseaux de zones non cultivées (Millàn de la Pena et al., 2003 ; Aviron et al., 2005).

Conclusion : les résultats de la deuxième partie de notre étude ont mis en évidence l'importance des bandes enherbées en tant qu'habitat pour une multitude d'espèces de carabes. Plusieurs variables structurales de la végétation de ces bandes enherbées ont été identifiées et hiérarchisées selon l'importance de leurs effets sur les carabes. Ainsi, la diversité fonctionnelle de la végétation a été identifiée comme facteur déterminant pour augmenter la richesse spécifique des carabes. L'augmentation de l'activité-densité des carabes semble être favorisée par une végétation peu hétérogène et un pourcentage élevé de sol nu. Ce résultat était, toutefois, déterminé par la dominance de deux espèces carnivores et très mobiles (*P. melanarius* et *P. cupreus*).

La diversité de réponses des carabes de différentes tailles met en évidence la complexité de leur dépendance aux différents aspects de la structure végétale, qui semblent être liées non seulement à la variation de la taille de leurs corps, mais aussi à la variation d'autres traits d'histoire de vie des individus.

3. Retour sur la démarche et les limites de la thèse

3.1. Expérimentations en conditions contrôlées et temps limité

Pour répondre au premier objectif de notre étude, notre choix s'est porté sur l'expérimentation dans des cages, en conditions contrôlées. L'utilisation de cette approche expérimentale a permis la manipulation de la diversité fonctionnelle (de taille) de communautés de carabes et de comparer leurs taux de prédation infligés à une population de proies. Grâce à l'utilisation de cette approche, plusieurs interactions émergentes de l'augmentation de la diversité de taille de ces carabes, ont été identifiées. Notre expérimentation présente, toutefois, plusieurs limites. En effet, même si les cages que nous avons utilisées sont de taille moyenne (90 cm de longueur, 40 cm de largeur et 18 cm de hauteur), il est reconnu que l'utilisation de celles-ci peut modifier l'environnement abiotique vécu par les prédateurs et leurs proies et, ainsi, modifier leur comportement. Ces changements peuvent inclure des modifications de la luminosité, de la température ou de l'humidité relative. Chase, (1996) a démontré qu'en modifiant l'environnement abiotique (par exemple la température et la luminosité) l'effet de la prédation des araignées sur des sauterelles a été modéré. Ces changements de microclimat peuvent soit entraver ou favoriser l'apparition d'un effet de prédation. Par exemple, une augmentation possible de la température peut augmenter l'activité des carabes (Honěk, 1997), et en conséquence, augmenter les taux de rencontre avec les proies, augmentant ainsi la pression de prédation. Le confinement des prédateurs et des proies dans des cages peut également augmenter le taux de rencontre ou supprimer la dynamique de « cache-cache » entre prédateurs et les populations de proies.

Par ailleurs, nous avons choisi délibérément de tester des communautés de carabes artificiellement constituées et qui avaient différents niveaux de diversité en taille mais à des niveaux égaux de richesse spécifique et d'abondance totale. Ce choix nous a permis de tester l'effet d'une seule composante de la biodiversité sur la prédation par les carabes, alors que d'autres composantes comme l'abondance, la biomasse ainsi que d'autres aspects des communautés (ex. régularité et divergence fonctionnelle) n'ont pas pu être testées. La rareté de certaines espèces de carabes, en particulier les espèces de

taille moyenne et grande, dans les parcelles agricoles a fait que le nombre d'espèces testées a été restreint à seulement neuf espèces. Il est possible que l'utilisation d'autres espèces aurait pu permettre de détecter des effets additifs entre ces espèces. L'utilisation d'un plus grand nombre d'espèces nous aurait permis de tester d'autres assemblages d'espèces et peut être de détecter un effet identité spécifique. Enfin, notre expérimentation n'a peut être pas assez duré pour permettre de détecter d'autres mécanismes liés à l'augmentation de la diversité des carabes, tels que la prédation intra-guille. Une durée plus longue aurait pu favoriser l'apparition de ces interférences négatives entre les espèces de carabes, en particulier entre les espèces de grande taille, et peut être la détection d'un effet diversité fonctionnelle. En effet, en l'absence de ces interférences négatives entre les prédateurs qui partagent les mêmes ressources, l'augmentation en diversité de ces prédateurs n'aura pas d'effet sur la suppression de proies (Snyder et Ives, 2003).

3.2. La durée courte de l'étude et l'effet de la succession de la végétation

A l'heure actuelle, notre étude est l'une des rares où on a considéré les caractéristiques fonctionnelles de la végétation des bandes enherbées afin d'expliquer la structure des communautés carabiques au sein de ces habitats non cultivés et dans les parcelles agricoles. Grâce à l'utilisation des arbres de régression, nous avons pu mettre en lien la diversité, l'activité-densité et la diversité de taille des carabes avec certaines caractéristiques du couvert végétal des bandes enherbées. Cette approche (récemment introduite en écologie et dans les sciences de l'environnement) a permis d'identifier et de hiérarchiser ces composantes structurelles de la végétation en fonction de leurs effets sur les communautés carabiques. Cependant, les résultats présentés ici sont issus d'un travail qui a été mené sur une période de temps limité (une seule saison). Ces résultats montrent la réponse des carabes à un état plus ou moins stable de la végétation et ne permettent donc pas de prendre en compte les effets de la succession végétale sur cette réponse. Ce processus de succession de la végétation est un facteur clé déterminant la dynamique de la biodiversité et peut avoir des effets à moyen et à long terme sur la diversité, la structure et la conservation des communautés de carabes et des invertébrés en général (Balmer et Erhardt, 2000 ; Small et al., 2003 ; Marini et al., 2009 ; Buchholz, 2010 ; Schirmel et al., 2012). Il est clair que l'installation de nouvelles espèces de plantes entrainera le changement de plusieurs composantes structurales de la végétation en place, ce qui potentiellement influencera la structure des communautés carabiques à moyen et à long terme. Lott et Daws, (1995) ont suggéré que la succession végétale pourrait permettre le développement d'une plus grande diversité de carabes. Cependant, les résultats de Small et al., (2003) ont mis en évidence l'effet inverse. L'un des effets de la succession de la végétation (résumé dans la Figure 4.2) sur les assemblages de carabes qui ont été identifiés dans le cadre de cette dernière étude était une large dominance de l'espèce *Pterostichus madidus*. La succession végétale, elle-même, dépend de la présence ou non de perturbations ainsi que du type de la perturbation. Par exemple, l'absence de gestion, et donc de perturbation, dans les bandes enherbées entrainera potentiellement

une succession vers une végétation complexe à dominance d'arbres et d'arbustes. Ce type de succession est souvent préjudiciable aux espèces de carabes dites de milieu ouvert tel que, *P. melanarius*, et permettra par contre l'installation d'autres espèces qui présentent une sensibilité aux perturbations, en général de grande taille (Small et al., (2003)).

	Sparse vegetation	Tall Herb	Transient grass	Grassland
Habitat	Dry/bare/stony	Dry/bare/stony	Transient	Moist/grass
Rarity	Some unusual	→		Few unusual
Habitat preference	Open, dry	→		General, moist, some woodland
Body size	Smaller	→		Larger
Locomotor-style	Runner	→		Wedge pushers
Dispersal power	Mobile	→		Sessile
Trophic group	More phytophages	→		More carnivores
Diversity	Quite high	→		Low
Dominance	Low	→		High, <i>Pterostichus madidus</i>
Abundance generalists	Low	→		Variable, Sometimes very high
Abundance open habitat species	Quite high	→		Low
Dominant species (Together accounting for 50% of catch within each group)	<i>P. madidus</i> <i>B. lampros</i> <i>Nebria</i> <i>H. affinis</i> <i>A. eurynota</i>	<i>P. madidus</i> <i>Nebria</i> <i>A. eurynota</i> <i>H. rufipes</i> <i>H. affinis</i>	<i>P. madidus</i> <i>H. rufipes</i> <i>A. lunicolis</i>	<i>P. madidus</i>

Fig. 4.2. Un résumé schématique des changements dans les traits et les paramètres mesurés (ex. richesse spécifique) des assemblages de carabes identifiés au cours des premiers stades de la succession végétale. Les flèches indiquent la direction des changements, allant du début à des stades avancés de la succession « de gauche à droite » (adaptée de Small et al., (2003)).

La succession de la végétation n'est pas le seul facteur déterminant de la variation temporelle de la structure des communautés carabiques. D'autres facteurs comme le climat et la disponibilité des proies jouent aussi un rôle important dans cette variation. De plus, la composition spécifique des communautés carabiques change au cours des saisons étant donné que de nouvelles espèces apparaissent et d'autres disparaissent. Ainsi, isoler l'effet de la succession de la végétation sur la structure des communautés carabiques pourrait être compliqué même avec des études de longues durées.

3.3. Nature du dispositif et taille des unités expérimentales

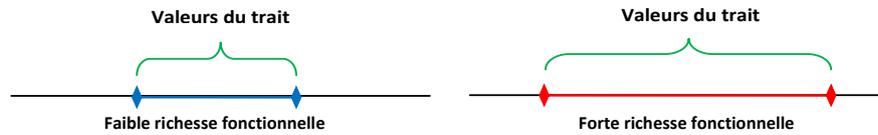
Comme cela a été déjà démontré et comme nous l'avons supposé, la gestion des bandes enherbées influence les communautés de carabes même à l'intérieur des parcelles adjacentes. Pourtant, les résultats que nous avons obtenus ont montré que les effets de la gestion appliquée se limitent uniquement à la bande enherbée. Aucune différence concernant la diversité, l'activité-densité totale ou celle des espèces de différentes tailles n'a été enregistrée entre les différentes positions d'échantillonnages, au sein des parcelles, qui correspondaient aux différents traitements de gestion appliqués dans les bandes enherbées. Il est possible que l'absence d'un effet sur les carabes dans le centre des parcelles dans notre étude résulte de la nature du dispositif, en particulier de

la longueur des unités expérimentales (100 m) et de leur mise en place sur la même parcelle. En effet, il a été montré que la capacité de dispersion de certains carabes, en particulier les espèces de grande taille, peut être assez importante pour leur permettre de traverser de longues distances à l'intérieur des parcelles. Cela peut provoquer des interférences entre des traitements expérimentaux installés dans la même parcelle et perturber, ainsi, l'expérimentation (Frampton et al., 1995 ; Thomas et al., 2006). Nous avons supposé qu'une longueur de 100 m était suffisante pour éviter ces interférences. En plus, il est rare de trouver des parcelles qui permettent d'installer de plus longues unités expérimentales. L'installation du dispositif sur un réseau de parcelles aurait pu éliminer ce biais, même si avec cette option, on aurait été confronté à d'autres problèmes, notamment l'absence du contrôle sur plusieurs facteurs liés, par exemple, aux variations du paysage.

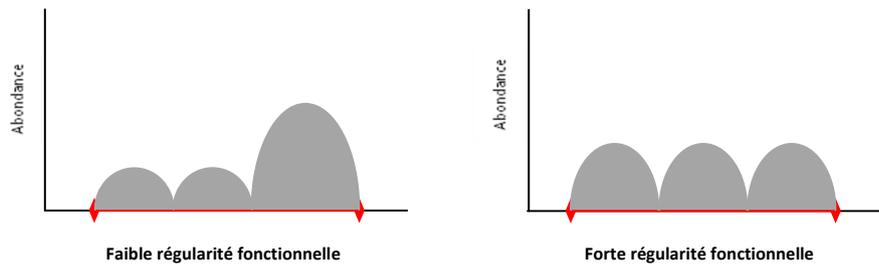
3.4. Appréciation de la diversité fonctionnelle par la méthode discrète et l'utilisation d'un seul trait

L'appréciation de la diversité fonctionnelle des carabes dans notre étude, et dans les deux parties a été effectuée en utilisant l'approche de groupes fonctionnels. L'intérêt que présente cette approche est qu'elle est plus générale et mécaniste que l'approche de diversité taxonomique (Diaz et Cabido, 2001). Cette approche est souvent utilisée pour la facilité de son utilisation dans la mise en place d'expérimentations, et de la mise en évidence des différents mécanismes expliquant les effets de la diversité sur les processus écosystémiques: la complémentarité de niches évaluée par la richesse fonctionnelle (ici le nombre de groupes fonctionnels) et l'effet échantillonnage évalué par l'identité fonctionnelle (présence de certains groupes fonctionnels). L'approche de groupes fonctionnels est, toutefois, limitée par le nombre de groupes fonctionnels qu'il est possible de créer (faible en général, trois dans notre étude). Une autre limite de cette approche concerne la méthode de regroupement des espèces. En effet, une classification à priori (sur la base des connaissances existantes) est généralement utilisée. Cette classification peut donc être subjective (Wright et al., 2006). Ainsi, une approche continue pour mesurer la diversité fonctionnelle, et qui intègre des informations sur les traits d'histoire de vie de chaque espèce serait plus représentative de la réalité concernant la fonction de régulation exercée par les carabes sur les ravageurs de cultures. Cette approche a été largement utilisée dans les études végétales (Mouillot et al., 2011), mais commence à être introduite en zoologie où elle a été principalement utilisée dans les environnements marins (Guilhaumon et al., 2014) mais aussi sur les arthropodes terrestres (Woodcock et al., 2010 ; Schirmel et al., 2012). La mesure continue de la diversité fonctionnelle est basée sur la variation des espèces au sein de l'espace de traits (Petchey et Gaston, 2002). Plusieurs indices sont proposés pour mesurer la diversité fonctionnelle, abordée à travers les mesures de traits (Petchey et Gaston 2006; Villeger et al., 2008 ; Laliberté et Legendre, 2010 ; encadré 4.1). Ces indices permettent de décrire les différents aspects de la diversité de fonctions d'une communauté d'espèces.

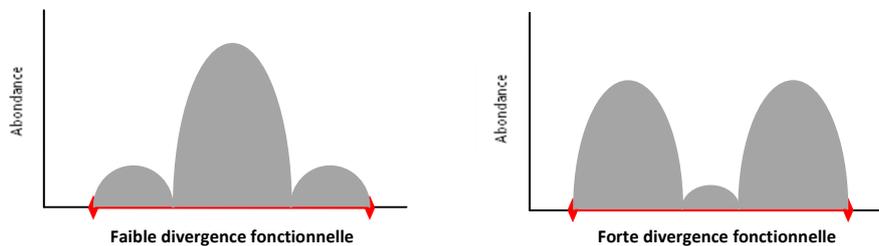
Encadrée 4-1 : Indices de mesure de la diversité fonctionnelle



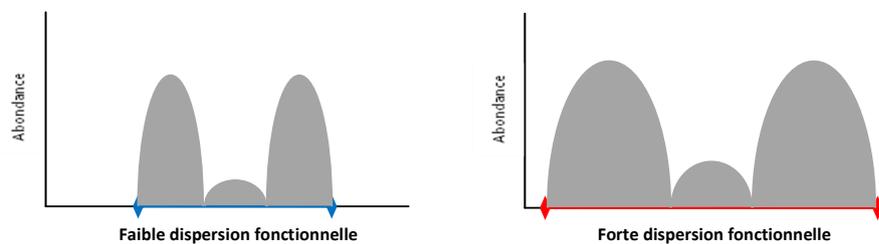
L'indice de richesse fonctionnelle (*FRic*) mesure la taille de l'espace de traits occupé par les espèces présentes dans une communauté. L'abondance relative des espèces n'est pas prise en compte dans le calcul de cet indice. En général, la richesse fonctionnelle d'une communauté est positivement corrélée au nombre d'espèces présentes. Toutefois, deux communautés avec le même nombre d'espèces peuvent avoir différentes richesses fonctionnelles quand les valeurs de traits fonctionnels des espèces sont plus étroitement groupées (taille de l'espace occupé réduite) dans une communauté que dans l'autre.



L'indice de régularité fonctionnelle (*FEve*) mesure la régularité de la distribution des traits au sein de l'espace occupé. Cette régularité dépend à la fois de la distance entre les différentes espèces présentes (prises de deux, c'est-à-dire les distances entre les voisins les plus proches) en terme de valeurs de traits et d'abondance. Ainsi, le *FEve* est maximal dans une communauté lorsque les valeurs de traits sont réparties régulièrement dans l'espace de traits et que chaque valeur est présente dans la même proportion.



L'indice de divergence fonctionnelle (*FDis*) correspond à la répartition de l'abondance vis-à-vis de la valeur moyenne des traits. Ainsi, pour même richesse fonctionnelle (les mêmes valeurs de traits), la divergence fonctionnelle est plus forte si les valeurs extrêmes de l'espace de traits sont portées par des espèces présentes en fortes proportions. La concentration de l'abondance autour de la valeur moyenne de traits conduit à une baisse de la divergence fonctionnelle.



L'indice de dispersion fonctionnelle (*FDis*) le *FDis* permet de comparer des communautés avec des valeurs de traits (richesse fonctionnelle) différentes, tout en prenant en compte la répartition de l'abondance vis-à-vis de la valeur moyenne de traits (divergence fonctionnelle). Ainsi, le *FDis* permet de distinguer entre des communautés d'espèces qui ont la même divergence mais avec des richesses fonctionnelles différentes.

Conclusion générale et Perspectives

Notre thèse avait comme objectif de déterminer (I) par quels mécanismes (complémentarité de niches entre espèces de différentes tailles ou effet d'échantillonnage) les changements dans la diversité de taille chez les carabes augmente leur efficacité de prédation, et (II) comment les changements dans la structure de la végétation des bandes enherbées, induits par la gestion de ces dernières, influence cette diversité de taille chez les carabes.

A travers la première partie de notre étude, nous avons montré que l'augmentation de l'efficacité de prédation par les carabes n'est pas déterminée par la partition de ressources entre espèces de différentes tailles (complémentarité de niches), mais plutôt par la présence d'espèces de grande taille dans les assemblages (effet d'échantillonnage). Ces espèces présentaient un grand pouvoir de prédation sur les proies, tant en quantité qu'en gamme de proies ingérées. Cet effet semble, toutefois, ne pas être additif mais redondant entre les espèces.

La deuxième partie de notre étude a permis d'identifier et de hiérarchiser des variables structurales du couvert végétal selon l'importance de leurs effets sur la diversité, l'activité-densité et la diversité de taille des carabes. Ainsi, l'augmentation de la diversité fonctionnelle de la végétation augmente la richesse spécifique des carabes. Par ailleurs, l'activité-densité de ces prédateurs est favorisée par une végétation peu hétérogène. La diversité et parfois les contradictions enregistrées dans les réponses des carabes qui ont des tailles de corps différentes, mettent en évidence la complexité de leur dépendance aux différents aspects de la structure de l'habitat. Cette dépendance, peut, cependant, être plus complexe étant donné que les variations de réponses des carabes enregistrées dans notre travail semblent être liées non seulement à la variation de leur taille, mais aussi à la variation d'autres traits d'histoire de vie des individus (i.e. le régime alimentaire). De plus, la taille elle-même est liée à de nombreux autres traits d'histoire de vie des individus (Peters, 1983).

La mise en évidence par nos résultats d'un effet identité fonctionnelle suggère que l'influence des carabes sur le contrôle biologique des ravageurs de cultures sera déterminante à travers la présence d'espèces de grande taille dans les communautés. Ainsi, pour le contrôle biologique des ravageurs de cultures, la conservation des carabes de grande taille sera au moins aussi efficace que les stratégies qui visent à conserver une grande diversité de ces prédateurs. L'influence des espèces plus petites n'est certainement pas négligeable. Leur importance potentielle est démontrée par leur capacité à contrôler des populations de plusieurs ravageurs, en particulier les pucerons dans les cultures de céréales. Bien que l'importance de certaines composantes structurales du couvert végétal (i.e. la diversité fonctionnelle, l'hétérogénéité et le pourcentage de sol nu) pour les carabes ait été mise en évidence, l'incertitude par rapport aux réponses de ces prédateurs reste réelle. Il n'est donc pas encore possible d'émettre

des suggestions concernant l'influence sur la structure fonctionnelle des communautés carabiques à travers la manipulation de la structure végétale des habitats non cultivés.

Ainsi, en perspectives de notre travail, un point particulier mérite d'être approfondi en priorité; il s'agit d'examiner la variation d'autres traits d'histoire de vie des carabes. En effet, la diversité et la contradiction des réponses de carabes de différentes tailles mettent en lumière la nécessité de continuer à focaliser sur d'autres traits d'histoire de vie des carabes, en particulier le régime alimentaire, les traits liés à la dispersion et ceux liés à la localisation des proies. Des traits de réponses aux perturbations ainsi que des traits de biologie (activité journalière, émergence,...) interviennent aussi dans l'efficacité des carabes dans le contrôle biologique des ravageurs. Par ailleurs, nous pouvons conclure que l'approche de groupes fonctionnels utilisée dans cette étude peut ne pas livrer ce que la logique prévoirait. Ainsi, il serait intéressant de mesurer directement la diversité fonctionnelle des carabes par l'intermédiaire de traits (approche continue). Cette approche de mesure continue pour la diversité fonctionnelle améliore fortement la compréhension du fonctionnement de l'écosystème (Mason et al., 2003 ; de Bello et al., 2010) et permet de décrire les différents aspects de la diversité fonctionnelle d'une communauté d'espèces. Bien que pas simple à cause de la difficulté d'acquisition des données sur plusieurs traits, l'utilisation de cette approche devrait augmenter notre capacité d'identifier la diversité optimale en auxiliaires de cultures, et permettre certainement de mieux aborder le service rendu par ces auxiliaires.

A travers notre travail, la mise en lien des caractéristiques de la végétation et de la structure fonctionnelle des communautés carabiques était investiguée durant une seule saison, donc sur une courte période. Cependant, il est important de noter que la réponse des carabes à la structure de la végétation ne serait pas toujours invariable entre les saisons et les années. Ceci est dû au processus de succession de la végétation. Les bandes enherbées étant en général des habitats récents et la végétation s'y développant n'a pas encore atteint son équilibre, elle est donc dynamique (Marshall et al., 2002). Ce jeune habitat est ouvert aux espèces colonisatrices et donc aux changements continus de la structure de sa végétation. De plus, la composition spécifique des communautés carabiques et, ainsi leur diversité fonctionnelle, changent au cours des saisons. En effet, de nouvelles espèces de carabes apparaissent au cours des saisons alors que d'autres disparaissent. Compte tenu de la courte durée de notre étude, il serait donc imprudent de considérer ses conclusions comme définitives ou de généraliser les résultats à d'autres moments de l'année. Il apparaît donc essentiel de compléter notre étude par des travaux qui prennent en considération l'effet de la succession végétale sur la diversité fonctionnelle des carabes.

Les résultats de notre étude mettent en évidence l'effet de caractéristiques très locales de l'environnement sur la diversité fonctionnelle des carabes. Par ailleurs, plusieurs études ont souligné l'importance de considérer les interactions biologiques à l'échelle du paysage (Médiène et al., 2011 ; Veres et al., 2011). De plus, il semble, selon

certaines travaux (Aviron et al., 2005 ; Schweiger et al., 2005 ; Woodcock et al., 2010), que la structure du paysage agricole pourrait influencer la structure des communautés carabiques plus que les pratiques agronomiques et les caractéristiques locales de l'environnement. Toutefois, ces études sont loin d'être unanimes sur la hiérarchisation des variables paysagères selon l'importance de leurs effets sur les carabes. Un élément important du paysage qui s'avère souvent essentiel pour expliquer les assemblages des auxiliaires de cultures en général, et potentiellement ceux des carabes, est la densité et la disposition dans le paysage des habitats non cultivés (Médiène et al., 2011 ; Veres et al., 2011). Plusieurs études ont également montré que l'hétérogénéité du paysage était reliée à une grande diversité d'insectes prédateurs (Clough et al., 2005 ; Tschardt et al., 2007) et qu'elle était, en particulier, la variable environnementale qui expliquait le plus les différences de composition en espèces chez les carabes (Weibull et Ostman, 2003 ; Weibull et al., 2003). La diversité des habitats dans le paysage joue aussi un rôle dans la structuration des communautés carabiques (Woodcock et al., 2010). Pour compléter notre étude, il s'avère alors indispensable de tenir compte de ces caractéristiques du paysage (en essayant de les hiérarchiser selon l'importance de leurs effets sur les carabes) si l'on veut expliquer en détail la structure fonctionnelle des communautés carabiques dans les parcelles agricoles. L'effet du paysage sur les carabes varie selon les saisons. Cette variation temporelle de l'effet du paysage devra être aussi intégrée pour expliquer et mieux prédire comment les changements dans la structure des habitats peuvent influencer les communautés carabiques.

Etant donné que la conservation et l'installation des habitats non cultivés dans les paysages agricoles est destinée à préserver la biodiversité en général et pas seulement la diversité des carabes, il serait intéressant d'étendre l'étude à d'autres groupes d'arthropodes auxiliaires de cultures. Plusieurs de ces groupes épigés ou volants (ex. les staphylins, les araignées, les parasitoïdes,...) jouent eux aussi un rôle important dans le contrôle biologique des invertébrés ravageurs de cultures, mais ne réagissent pas forcément de la même façon face aux changements structuraux de la végétation. Des travaux ont en effet montré que différents groupes taxonomiques, même parmi les arthropodes épigés, peuvent répondre différemment aux mêmes contraintes environnementales (Jeanneret et al., 2003 ; Weibull et al., 2003 ; Dauber et al., 2005). Notre étude devrait être complétée par d'autres qui intégreraient plusieurs groupes de ces auxiliaires au même temps, afin d'examiner les interactions entre ces différents groupes, et par conséquent déterminer leur impact collectif. La réalisation de ces études dans des conditions naturelles et dans des contextes multitrophiques bien définis (ex : colza-limaces-carabes et staphylin, ou céréales-pucerons-carabes, araignées, syrphes et parasitoïdes), avec ou sans le recours aux dispositifs enclos/exclos ainsi qu'à la manipulation des densités de proies, permettra d'approcher au mieux le service global rendu par ces auxiliaires. Ces études permettront également de tester dans quelles conditions il pourrait y avoir une synergie, et donc de mettre en place des stratégies de diversification optimales selon les ravageurs contre lesquels il faut lutter.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUES

- Agrawal, A.A., Lau, J.A., Hambäck, P.A., 2006. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *Quarterly Review of Biology*, 81, 349-376.
- Al Hassan, D., Georgelin, E., Delattre, T., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., Butet, A., 2012. Does the presence of grassy strips and landscape grain affect the spatial distribution of aphids and their carabid predators? *Agricultural and Forest Entomology*, 15, 24-33.
- Alhmedi, A., Haubruge, E., Bodson, B., Francis, F., 2007. Aphidophagous guilds on nettle (*Urtica dioica*) strips close to fields of green pea, rape and wheat. *Insect Science*, 14, 411-416.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 1999. Biodiversity, ecosystem function and insect pest management in agricultural systems. In: Collins, W.W., Qualset, C.O. (Eds), *Biodiversity in Agroecosystems*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 69-84.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2003. Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil & Tillage Research*, 72, 203-211.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2004. *Biodiversity and pest management in agroecosystems*, second edition. CRC Press, New York, 256p.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2005. *Agroecology and the Search for a Truly Sustainable Agriculture*. United Nations Environment Programme, Mexico, 290p.
- Ameixa, O., Kindlmann, P., 2008. Agricultural policy-induced landscape changes: effects on carabid abundance and their biocontrol potential. *European Journal of Entomology*, 105, 467-476.
- Andow, D.A., 1990. Population dynamics of an insect herbivore in simple and diverse habitats. *Ecology*, 71, 1006-1017.
- Andow, D.A., 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36, 561-586.
- Andow, D.A., Risch, S.J., 1985. Predation in diversified agroecosystems: relations between a coccinellid predator *Coleomegilla maculata* and its food. *Journal of Applied Ecology*, 22, 357-372.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46.
- Anderson, A., Carnus, T., Helden, A.J., Sheridan, H., Purvis, G., 2013. The influence of conservation field margins in intensively managed grazing land on communities of five arthropod trophic groups. *Insect Conservation and Diversity*, 6, 201-211.
- Anderson, M.J., 2005. *Permanova: a Fortran Computer Program For Permutational Multivariate Analysis of Variance*. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Aquilino, K.M., Cardinale, B.J., Ives, A.R., 2005. Reciprocal effects of host plant and natural enemy diversity on herbivore suppression: an empirical study of a model tritrophic system. *Oikos*, 108, 275-282.
- Arenas, F.I., Sanchez, I., Hawkins, S.J., Jenkins, S.R., 2006. The invasibility of marine algal assemblages: role of functional diversity and identity. *Ecology*, 87, 2851-2861.

- Attwood, S.J., Maron, M., House, A.P.N., Zammit, C., 2008. Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 585-599.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 108, 205-217.
- Bacher, S., Schenk, D., Imboden, H., 1999. A monoclonal antibody to the shield beetle *Cassida rubiginosa* (Coleoptera, Chrysomelidae): A tool for predator gut analysis. *Biological Control*, 16, 299-309.
- Balmer, O., Erhardt, A., 2000. Consequences of succession on extensively cultivated grasslands for Central European butterfly communities: Rethinking conservation practices. *Conservation Biology*, 14, 746-757.
- Bauer, T., Desender, K., Morwinsky, T., Betz, O., 1998. Eye morphology reflects habitat demands in three closely related ground beetle species (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Zoology*, 245, 467-472.
- Bell, J.R., Gates, S., Haughton, A.J., Macdonald, D.W., Smith, H., Wheeler, C.P., Cullen, W.R., 1999. Pseudoscorpions in field margins: effects of margin age, management and boundary habitats. *Journal of Arachnology*, 27, 236-240.
- Bell, J.R., Mead, A., Skirvin, D.J., Sunderland, K.D., Fenlon, J.S., Symondson, W.O.C., 2008. Do functional traits improve prediction of predation rates for a disparate group of aphid predators? *Bulletin of Entomological Research*, 98, 587-597.
- Benbrook, C., 2001. Do GM crops mean less pesticide use? *Pesticide Outlook*, 12, 204-207.
- Bengtsson, J., Ahnstrom, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance – a metaanalysis. *Journal of Applied Ecology*, 42, 261-269.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 182-188.
- Bianchi, F.J., Booij, C.J., Tscharrntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceeding of the Royal Society B*, 273, 1715-1727.
- Björkman, M., Hambäck, P.A., Rämert, B., 2007. Neighbouring monocultures enhance the effect of intercropping on the turnip root fly (*Delia floralis*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124, 319-326.
- Bockstaller, C., Guichard, L., Makowski, D., Aveline, A., Girardin, P., Plantureux, S., 2008. Agrienvironmental indicators to assess cropping and farming systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 28, 139-149.
- Bohan, D.A., Bohan, A.C., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., Wiltshire, C.W., Hughes, L., 2000. Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *Journal of Animal Ecology*, 69, 367-379.
- Bommarco, R., 1998. Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. *Ecological Applications*, 8, 846-853.
- Booij, C.J.H., Noorlander, J., 1992. Farming systems and insect predators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40, 125-135.

- Booij, C.J.H., Noorlander J., Theunissen, J., 1997. Intercropping cabbage with clover: Effects on ground beetles. *Biological Agriculture & Horticulture*, 15, 261-268.
- Brose, U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, 135, 407-413.
- Brose, U., 2010. Body-mass constraints on foraging behavior determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology*, 24, 28-34.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L-F., Blanchard, J.L., Brey, T., Carpenter, S.R., Blandenier, M-F.C., Cushing, L., Dawah, H.A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M.E., Martinez, N.D., Memmott, J., Mintenbeck, K., Pinnegar, J.K., Rall, B.C., Rayner, T.S., Reuman, D.C., Ruess, R., Ulrich, W., Williams, R.J., Woodward, G., Cohen, J.E., 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, 87, 1411-1417.
- Brown J.H., Gillooly, J.H., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Towards a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Bruno, J.F., Boyer, K.E., Duffy, J.E., Lee, S.C., Kertesz, J.S., 2005. Effects of macroalgal species identity and richness on primary production in benthic marine communities. *Ecology Letters*, 8, 1165-1174.
- Bruno, J.F., Cardinale, B.J., 2008. Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 539-546.
- Bruno, J.F., Lee, S.C., Kertesz, J.S., Carpenter, R.C., Long, Z.T., Duffy, J.E., 2006. Partitioning the effects of algal species identity and richness on benthic marine primary production. *Oikos*, 115, 170-178.
- Buchholz, S., 2010. Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland sand ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2565-2595.
- Burel, F., Baudry, J., Mander, Ü., 2003. Biodiversity of European Landscapes: threats and management. *Journal for Nature Conservation*, 11, 133-134.
- Burgio, G., Santi, F., Maini, S., 2002. On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*, 24, 110-116.
- Butault, J.P., Dedryver, C.A., Gary, C., Guichard, L., Jacquet, F., Meynard, J.M., Nicot, P., Pitrat, M., Reau, R., Sauphanor, B., Savini, I, Volay, T., 2010. Ecophyto R&D. Quelles voies pour réduire l'usage des pesticides ? Synthèse du rapport d'étude, INRA, France, 90p.
- Butler, S.J., Vickery, J.A., Norris, K., 2007. Farmland biodiversity and the foot print of agriculture. *Science*, 315, 381-384.
- Butts, R.A., Floate, K.D., David, M., Blackshaw, R.E., Burnett, P.A., 2003. Influence of intercropping canola or pea with barley on assemblages of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology*, 32, 535-541.
- Cameron, K.H., Leather, S.R., 2012. Heathland management effects on carabid beetle communities: the relationship between bare ground patch size and carabid biodiversity. *Journal of Insect Conservation*, 16, 523-535.
- Cárcamo, HA, Spence, JR., 1994. Crop type effects on the activity and distribution of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology*, 23, 684-692.

- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., Ives, A.R., 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 6, 857-865.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., Jouseau, C., 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989-992.
- Cardwell, C., Hassall, M., White, P., 1994. Effects of headland management on carabid beetle communities in Breckland cereal fields. *Pedobiologia*, 38, 50-62.
- Casula, P., Wilby, A., Thomas, M.B., 2006. Understanding biodiversity effects on prey in multi-enemy systems. *Ecology Letters*, 9, 995-1004.
- Chang, G.C., 1996. Comparison of single versus multiple species of generalist predators for biological control. *Environmental Entomology*, 25, 207-212.
- Chang, G.C., Snyder, W.E., 2004. The relationship between predator density, community composition, and field predation of Colorado potato beetle eggs. *Biological Control*, 31, 453-461.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A metaanalysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14, 922-932.
- Chase, J., 1996. Abiotic controls of trophic cascades in a simple grassland food chain. *Oikos*, 77, 495-506.
- Chen, Y., Giles, K.L., Payton, M.E., Greenstone, M.H., 2000. Identifying key cereal aphid predators by molecular gut analysis. *Molecular Ecology*, 9, 1887-1898.
- Chiverton, P.A., 1986. Predator density manipulation and its effects on populations of *Rhopalosiphum padi* (Hom.: Aphididae) in spring barley. *Annals of Applied Biology*, 109, 49-60.
- Clark, M.S., Luna, J.M., Stone, N.D., Youngman, R.R., 1993. Habitat preferences of generalist predators in reduced-tillage corn. *Journal of Entomological Science*, 28, 404-416.
- Clergeau, P., Désiré, G., 1999. Biodiversité, paysage et aménagement : du corridor à la zone de connexion biologique, *Mappemonde*, 55, 19-23.
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D., Tscharrntke, T., 2005. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*, 32, 2007-2014.
- Coderre, D., Vincent, C., 1992. La lutte biologique: toile de fond de la situation. In : Vincent, C., Coderre, D. (Eds.), *La lutte biologique*. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, Québec, pp. 3-18.
- Cohen, J.E., Jonsson, T., Carpenter, S.R., 2003. Ecological community description using the food web, species abundance and body size. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 100, 1781-1786.
- Cohen, J.E., Pimm, S.L., Yodzis, P., Saldaña, J., 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62, 67-78.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J., Waterhouse, T., 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93, 323-336.

- Coll, M., 2009. Conservation biological control and the management of biological control services: are they the same? *Phytoparasitica*, 37, 205-208.
- Collins, K.L, Boatman, N.D., Wilcox, A., Holland, J.M., Chaney, K., 2002. Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 93, 337-350.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R., Paruelo, J., Raskin, R., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature*, 387, 253-260.
- Crowder, D.W., Jabbour, R., 2014. Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Current status and future challenges. *Biological Control*, 75, 8-17.
- Crowder, D.W., Northfield, T.D., Gomulkiewicz, R., Snyder, W.E., 2012. Conserving and promoting evenness: organic farming and fire-based wildland management as case studies. *Ecology*, 93, 2001-2007.
- Crumrine, P.W., 2010. Size-structured cannibalism between top predators promotes the survival of intermediate predators in an intraguild predation system. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 636-646.
- Crumrine, P.W., Crowley, P.H., 2003. Partitioning components of risk reduction in a dragonfly–fish intraguild predation system. *Ecology*, 84, 1588–1597.
- Cuevas-Reyes, P., Siebe, C., Martinez-Ramos, M., Oyama, K., 2003. Species richness of gallforming insects in a tropical rain forest: correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation*, 12, 411-422.
- Dajoz, R., 2002. Les coléoptères carabidés et ténébrionidés : écologie et biologie. Lavoisier, Paris, 522p.
- Daily, G., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Mooney, H.A., Pejchar, L., Ricketts, T.H., Salzman, J., Shallenberger, R., 2009. Ecosystem services in decision-making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 21-28.
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voigtländer, K., Wolters, V., 2005. Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macro invertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 213-221.
- Davies, K.E., Margules, C.R., Lawrence, J.E., 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* 81, 1450-1461.
- De'ath, G., 2002. Multivariate regression trees: A new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, 83, 1105-1117.
- De'ath, G., Fabricius, K.E., 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81, 3178-3192.
- de Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- de Clercq, P., Peeters, I., Vergauwe, G., Thas, O., 2003. Interaction between *Podisus maculiventris* and *Harmonia axyridis*, two predators used in augmentative biological control in greenhouse crops. *Biocontrol*, 48, 39-55.

- Delclos, P., Rudolf V.H.W., 2011. Effects of size structure and habitat complexity on predator-prey interactions. *Ecological Entomology*, 36, 744-750.
- Dennis, P., Young, M.R., Gordon, I.J., 1998. Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology*, 23, 253-264.
- Denys, C., Tschamntke, T., 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia*, 130, 315-324.
- Devonshire, A.L., Field, L.M., Foster, S.P., Moores, G.D., Williamson, M.S., Blackman, R.L., 1998. The evolution of insecticide resistance in the peach-potato aphid, *Myzus persicae*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 353, 1677-1684.
- Diaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646-655.
- Duelli, P., M.K., Obrist, 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation*, 7, 297-309.
- Duelli, P., Studer, M., Marchand, I., Jakob, S., 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation*, 54, 193-207.
- Duffy, J.E., 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99, 201-219.
- Duffy, J.E., Macdonald, K.S., Rhode, J.M., Parker, J.D., 2001. Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: An experimental test. *Ecology*, 82, 2417-2434.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345-366.
- Ekström, G., Ekbom, B., 2011. Pest Control in Agro-ecosystems: An Ecological Approach. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30, 74-94.
- Emmerson, M.C., Solan, M., Emes, C., Paterson, D.M., Raffaelli, D., 2001. Consistent patterns and the idiosyncratic effects of biodiversity in marine ecosystems. *Nature*, 411, 73-77.
- Epstein, D.L., Zack, R.S., Brunner, J.F., Gut, L., Brown, J.J., 2001. Ground Beetle activity in apple orchards under reduced pesticide management regimes. *Biological Control*, 21, 97-104.
- Ernoul, A., Vialatte, A., Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Jambon, O., Burel, F., 2013. Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 15-27.
- Eyre, M.D., Luff, M.L., Leifert, C., 2013. Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 165, 60-67.
- Ferguson, K.I., Stiling, P., 1996. Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia*, 108, 375-379.
- Fiedler, A.K., Landis, D.A., Wratten, S.D., 2008. Maximizing ecosystem services from conservation biological control: The role of habitat management. *Biological Control*, 45, 254-271.

- Finch, S., Kienegger, M., 1997. A behavioural study to help clarify how undersowing with clover affects host-plant selection by pest insects of brassica crops. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 84, 165-172.
- Finke, D.L., Denno, R.F., 2002. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology*, 83, 643-652.
- Finke, D.L., Denno, R.F., 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429, 407-410.
- Finke, D.L., Denno, R.F., 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters*, 8, 1299-1306.
- Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science*, 321, 1488-1490.
- Fournier, E., Loreau, M., 1999. Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography*, 22, 87-97.
- Fournier, E., Loreau, M., 2001. Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, 16, 17-32.
- Fournier, E., Loreau, M., 2002. Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* Ill. in field-margin habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, 253-259.
- Frampton, G.K., Cilgi, T., Fry, G.L.A., Wratten, S.D., 1995. Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid beetles (Coleoptera Carabidae) on farmland. *Biological Conservation*, 71, 347-355.
- Frechette, B., Coderre, D., Lucas, E., 2006. *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) females do not avoid ovipositing in the presence of conspecific eggs. *Biological Control*, 37, 354-358.
- Fridley, J.D., 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, 93, 514-526.
- Furlong, M.J., Shi, Z.H., Liu, S.S., Zalucki, M.P., 2004. Evaluation of the impact of natural enemies on *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Yponomeutidae) populations on commercial Brassica farms. *Agricultural and Forest Entomology*, 6, 311-322.
- Gaines, H. R., Gratton, C., 2010. Seed predation increases with ground beetle diversity in a Wisconsin (USA) potato agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137, 329-336.
- Garcia, M.A., Altieri, M.A., 1992. Explaining differences in flea beetle *Phyllotreta cruciferae* Goeze densities in simple and mixed broccoli cropping systems as a function of individual behavior. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 62, 201-209.
- Gerisch, M., 2014. Non-random patterns of functional redundancy revealed in ground beetle communities facing an extreme flood event. *Functional Ecology*, 28, 1504-1512.
- Gibson, C.W.D., Hambler, C., Brown, V.K., 1992. Changes in spider (Araneae) assemblages in relation to succession and grazing management. *Journal of Applied Ecology*, 29, 132-826.

- Gillet, F., 2000. La phytosociologie synusiale intégrée Guide méthodologique. Université de Neuchâtel-Institut de Botanique, Neuchâtel, 68p.
- Gobbi, M., Fontaneto, D., 2008. Biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in different habitats of the Italian Po lowland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127, 273-276.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Grandchamp, A.C., Bergamini, A., Stofer, S., Niemela, J., Duelli, P., Scheidegger, C., 2005. The influence of grassland management on ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in Swiss montane meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 110, 307-317.
- Gray, J.S., 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 19-32.
- Griffen, B.D., Byers, J.E., 2006. Intraguild predation reduces redundancy of predator species in multiple predator assemblage. *Journal of Animal Ecology*, 75, 959-966.
- Griffin, J.N., de la Haye, K.L., Hawkins, S.J., Thompson, R.C., Jenkins, S.R., 2008. Predator diversity and ecosystem functioning: density modifies the effect of resource partitioning. *Ecology*, 89, 298-305.
- Griffiths, G.J.K., Winder, L., Holland, J.M., Thomas C.F.G., Williams, E., 2007. The representation and functional composition of carabid and staphylinid beetles in different field boundary types at a farm-scale. *Biological Conservation*, 135, 145-152.
- Guilhaumon, F., Albouy, C., Claudet, J., Velez, L., Ben Rais Lasram, F., Tomasini, J-A., Douzery, E.J.P., Meynard, C.N., Mouquet, N., Troussellier, M., Araujo, M.B., Mouillot, D., 2014. Representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity: new challenges for Mediterranean marine-protected areas. *Diversity and Distributions*, 1-13.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Luna, J.M., 2003. Multi-function agricultural biodiversity: Pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 4, 107-116.
- Haaland, C., Naisbit, R., Bersier, L-F., 2011. Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 60-80.
- Haddad, N.M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., Knops, J.M.H., 2001. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: A field experiment. *American Naturalist*, 158, 17-35.
- Hagen, K.S., Mills, N.J., Gordh, G., McMurtrys, J.A., 1999. Terrestrial Arthropod Predators of Insect and mite Pests. In: Bellows, T.S., Fisher, T.W., Caltagirone, L.E., Dahlsten, D.L., Gordh, G., Huffaker, C.B. (Eds), *Handbook of biological control: principles and applications of biological control*. Academic Press, San Diego, p. 383-503.
- Halaj, J., Ross, D.W., Moldenke, A.R., 1997. Negative effects of ant foraging on spiders in Douglas-fir canopies. *Oecologia*, 109, 313-322.
- Hambäck, P.A., Vogt, M., Tscharrntke, T., Thies, C., Englund, G., 2007. Top-down and bottom-up effects on the spatiotemporal dynamics of cereal aphids: testing scaling theory for local density. *Oikos*, 116, 1995-2006.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1-9.

- Hance, T., 2002. Impact of cultivation and crop husbandry practices. In: Holland, J.M. (Eds), *The Agroecology of Carabid Beetles*, Intercept, Andover, UK, pp. 231-250.
- Hance, T., Renier, L., 1987. An ELISA technique for the study of the food of carabids. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 22, 363-368.
- Hance, T., Tries, E., 1984. Appréciation du rôle de *Omaseidius vulgare* (Coleoptera: Carabidae) dans la limitation des populations de pucerons. *Gent Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit*, 49, 849-855.
- Harmon, J.P., Hladilek, E.E., Hinton, J.L., Stodola, T.J., Andow, D.A., 2003. Herbivore response to vegetational diversity: spatial interaction of resources and natural enemies. *Population Ecology*, 45, 75-81.
- Harvey, J.A., Van der Putten, W.H., Turin, H., Wagenaar, R., Bezemer, T.M., 2008. Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127, 100-106.
- Hatteland, B.A., Grutle, K., Mong, C.E., Skartveit, J., Symondson, W.O.C., Solhøy, T., 2010a. Predation by beetles (Carabidae, Staphylinidae) on eggs and juveniles of the Iberian slug *Arion lusitanicus* in the laboratory. *Bulletin of Entomological Research*, 100, 559-567.
- Hatteland, B.A., Symondson, W.O.C., King, R.A., Skage, M., Schander, C., Solhøy, T., 2010b. Molecular analysis of predation by carabid beetles (Carabidae) on the invasive Iberian slug *Arion lusitanicus*. *Bulletin of Entomological Research*, 101, 675-686.
- Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Hochberg, M.E., 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78, 2145-2152.
- Hawthorne, A.J., Hassall, M., Sotherton, N.W., 1998. Effects of cereal headland treatments on the abundance and movements of three species of carabid beetles. *Applied soil Ecology*, 9, 417-422.
- Haysom, K.A., McCracken, D.I., Foster, G.N., Sotherton, N.W., 2004. Developing grassland conservation headlands: response of carabid assemblage to different cutting regimes in a silage field edge. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 102, 263-277.
- Hindayana, D., Meyhöfer, R., Scholz, D., Poehling, H-M, 2001. Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biological Control*, 20, 236-246.
- Hole, D.G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, P.V., Evans, A.D., 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*, 122, 113-130.
- Holland, J.M., 2002. *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, UK, 450p.
- Holland, J.M., Luff, M.L., 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews*, 5, 109-129.
- Holland, J.M., Oaten, H., Southway, S., Moreby, S., 2008. The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by natural enemy guilds. *Biological Control*, 47, 71-76.
- Holland, J.M., Thomas, S.R., 1997. Quantifying the impact of polyphagous invertebrate predators in controlling cereal aphids in preventing wheat yield and quality reductions. *Annals of Applied Biology*, 131, 375-397.

- Hondô, M., Morimoto, N., 1997. Effect of predation by the specialist predator, *Parena perforata* Bates (Coleoptera: Carabidae) on population changes of the mulberry tiger moth, *Thanatarctia imparilis* Butler (Lepidoptera: Arctiidae). *Applied Entomology and Zoology*, 32, 311-316
- Honěk, A., 1997. The effect of temperature on the activity of carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *European Journal of Entomology*, 94, 97-104.
- Honěk, A., Jarosik, V., 2000. The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 97, 517-525.
- Hoogendorn, M., Heimpel, G.E., 2001. PCR-based gut content analysis of insect predators: using ribosomal ITS-1 fragments from prey to estimate predation frequency. *Molecular Ecology*, 10, 2059-2067.
- Hooks, C.R.R., Johnson, M.W., 2003. Impact of agricultural diversification on the insect community of cruciferous crops. *Crop Protection*, 22, 223-238.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S.I., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>
- Huang, H.T., Yang, P., 1987. The ancient cultured citrus ant. *BioScience*, 37, 665-671.
- Hummel, J.D., Dosdall, L.M., Clayton, G.W., Turkington, T.K., Lupwayi, N.Z., Harker, K.N., O'Donovan, J.T., 2009a. Canola-wheat intercrops for improved agronomic performance and integrated pest management. *Agronomy Journal*, 101, 1190-1197.
- Hummel, J.D., Dosdall, L.M., Clayton, G.W., Harker, K.N., O'Donovan, J.T., 2009b. Effects of canola-wheat intercrops on *Delia spp.* (Diptera: Anthomyiidae) oviposition, larval feeding damage, and adult abundance. *Journal of Economic Entomology*, 102, 219-228.
- Hummel, J.D., Dosdall L.M., Clayton G.W., Harker, K.N., O'Donovan, J.T., 2010. Responses of the parasitoids of *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae) to the vegetational diversity of intercrops. *Biological Control*, 55, 151-158.
- Humphreys, I.C., Mowat, D.J., 1994. Effects of some organic treatments on predators (Coleoptera: Carabidae) of cabbage root fly, *Delia radicum* (L.), and on alternative prey species. *Pedologia*, 38, 513-518.
- Hurka, K., 1996. Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Vit Kabourek, Zlin, Czech Republic. 565p.
- Huston, M.A., 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449-460.
- Ives, A.R., Cardinale, B.J., Snyder, W.E., 2005. A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8, 102-116.
- Jabbour, R., Crowder, D.W., Aultman, E.A., Snyder, W.E., 2011. Entomopathogen biodiversity increases host mortality. *Biological Control*, 59, 277-283.

- Jactel, H., Brockerhoff, E., Duelli, P., 2005. A test of the biodiversity-stability theory: meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and reexamination of responsible factors. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Ecological studies*, Vol. 176, *Forest Diversity and Function—Temperate and Boreal Systems*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 235–262.
- Jeanneret, P., Schüpbach, B., Luka, H., 2003. Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98, 311-320.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Boon, T., 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 70, 934-944.
- Jetz, W., Rahbek, C., Colwell, R.K., 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7, 1180-1191.
- Kagata, H., Ohgushi, T., 2006. Bottom-up trophic cascades and material transfer in terrestrial food webs. *Ecological Research*, 21, 26-34.
- Kajita, Y., Takano, F., Yasuda, H., Agarwala, B.K., 2000. Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology*, 35, 473-479.
- Kaspari, M., Joern, A., 1993. Prey choice by three insectivorous grassland birds: reevaluating opportunism. *Oikos*, 68, 414-430.
- Koss, A.M., Jensen, A.S., Schreiber, A., Pike, K.S., Snyder, W.E., 2005. Comparison of predator and pest communities in Washington potato fields treated with broadspectrum, selective, or organic insecticides. *Environmental Entomology*, 34, 87-95.
- Kotze, D.J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M.J., Lövei, G.L., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzolotto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada, A., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R., Zetto, T., 2011. Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 100, 55-148.
- Kotze, D.J., O'Hara, R.B., 2003. Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135, 138-148.
- Kreuss, A., Tschardt, T., 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*, 106, 293-302.
- Kristin, M.A., Cardinale, B.J., Ives, A.R., 2005. Reciprocal effects of host plant and natural enemy diversity on herbivore suppression: an empirical study of a model tritrophic system. *Oikos*, 108, 275-282.
- Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 187-228.
- Kromp, B., Pflügl, C.H., Hradetzky, R., Idinger, J., 1995. Estimating beneficial arthropod densities using emergence traps, pitfall traps and the flooding method in organic fields. In: Toft, S., Riedel, W. (Eds.), *Arthropod Natural Enemies in Arable Land I. Density, Spatial Heterogeneity and Dispersal*. *Acta Jutlandica*, 70, 87-100.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.

- Laliberté, E., Shipley, B., 2011. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11. <http://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175-201.
- Lang, A., 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia*, 134, 144-153.
- Lang, A., Filser, J., Henschel, J.R., 1999. Predation by ground beetles and wolf spiders on herbivorous insects in a maize crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 72, 189-199.
- Langer, V., 2001. The potential of leys and short rotation coppice hedges as reservoirs for parasitoids of cereal aphids in organic agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 87, 81-92.
- Larochelle, A., et Larivière, M-C., 2003. A natural history of the ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) of America north of Mexico. Pensoft Publishers, Bulgarie, 584p.
- Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C., 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, 23-40.
- Letourneau, D.K., Dyer, L.A., 1998. Experimental manipulations in lowland tropical forest demonstrate top-down cascades through four trophic levels. *Ecology*, 79, 1678-1687.
- Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., Moreno, C.R., 2009. Effects of Natural Enemy Biodiversity on the Suppression of Arthropod Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution And Systematics*, 40, 573-592.
- Lilley, R., Hardie, J., Wadhams, L.J., 1997. Manipulation of *Praon* populations with synthetic aphid sex pheromones for the control of cereal aphids. *Boletín Asociación Española de Entomología (Supl)*, 21, 23-29.
- Lindroth, C.H., 1992. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A zoogeographic study. part I, Smithsonian Institution Libraries and National Science Foundation, Washington D.C., 630p.
- Loreau, M., 1983. Le régime alimentaire de huit carabides (Coleoptera) communs en milieu forestier. *Acta OEcologica*, 4, 331-343.
- Loreau, M., 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82, 600-602.
- Loreau, M., 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3-17.
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72-76.
- Loreau, M., Mouquet, N., Gonzalez, A., 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 12765-12770.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchaust, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. A., 2001.

- Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808.
- Losey, J.E., Ives, A.R., Harmon, J., Ballantyne, F., Brown, C., 1997. A polymorphism maintained by opposite patterns of parasitism and predation. *Nature*, 388, 269-272.
- Lott, D.A., Daws, J., 1995. The conservation value of urban demolition sites in Leicester for beetles. *Land Contamination and Reclamation*, 3, 79-81.
- Lövei, G.L., Sunderland, K.D., 1996. The ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41, 241-256.
- Lucas, É., 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102, 351-364.
- Lucas, É., Coderre, D., Brodeur, J., 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, 79, 1084-1092.
- Lucas, J. A., Hawkins, N.J., Fraaije, B.A., 2015. The Evolution of Fungicide Resistance. *Advances in Applied Microbiology*, 90, 29-92.
- Luff, M.L., 2002. Carabid assemblage organization and species composition. In: Holland, J.M. (Eds), *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, UK, pp. 41-81.
- Lukasiewicz, J., 1996. Predation by the beetle *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) on soil microfauna in grassland on drained peats. *Pedobiologia*, 40, 364-376.
- Lys, J.A., Nentwig, W., 1992. Augmentation of beneficial arthropods by strip management. 4. Surface activity, movements and activity-density of abundant carabid beetles in a cereal field. *Oecologia*, 92, 373-382.
- Lys, J.A., Zimmermann, M., Nentwig, W., 1994. Increase in activity-density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73, 1-9.
- Madsen, M., Terkildsen, S., Toft, S., 2004. Microcosm studies on control of aphids by generalist arthropod predators: Effects of alternative prey. *BioControl*, 49, 483-504.
- Mair, J., Port, G.R., 2001. Predation of the slug *Deroceras reticulatum* by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* in the presence of alternative prey. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 169-174.
- Maisonhaute, J.E., Peres-Neto, P., Lucas, E., 2010. Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139, 500-507.
- Marini, L., Fontana, P., Battisti, A., Gaston, K.J., 2009. Response of Orthopteran diversity to abandonment of semi-natural meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 132, 232-236.
- Marshall, E.J.P., Baudry, J., Burel, F., Joenje, W., Gerowitt, B., Paoletti, M., Thomas, G., Kleijn, D., Le Coeur, D., Moonen, A.C., 2002. Field Boundary Habitats for Wildlife Crop, and Environmental Protection, In: Ryszkowski, L. (Eds.), *Landscape Ecology in Agroecosystems Management*. CRC Press, USA, pp. 219-247.
- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, 5-21.

- Marshall, E.J.P., West, T.M., Kleijn, D., 2006. Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 113, 36-44.
- Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B., Wilson, J.B., 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 571-578.
- Massey, F.P., Massey, K., Press, M.C., Hartley, S.E., 2006. Neighbourhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. *Journal of Ecology*, 94, 646-655.
- Mauremooto, J.R., Wratten, S.D., Worner, S.P., Fry, G.L.A., 1995. Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 141-148.
- McGeoch, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*, 73, 181-201.
- McKemey, A.R., Symondson, W.O.C., Glen, D.M., Brain, P., 2001. Effects of slug size on predation by *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae). *Biocontrol Science and Technology*, 11, 81-91.
- McKemey, A., Symondson, W.O.C., Glen, D.M., 2003. Predation and prey size choice by the carabid beetle *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae): the dangers of extrapolating from laboratory to field. *Bulletin of Entomological Research*, 93, 227-234.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC., 137p.
- Medeiros, M.A., Sujii, E.R., Morais, H.C., 2009. Effect of plant diversification on abundance of South American tomato pinworm and predators in two cropping systems. *Horticultura Brasileira*, 27, 300-306.
- 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., Pelosi, C., Doré, T., 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 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. *Biological Conservation*, 106, 259-271.
- Melián, C.J., Bascompte, J., 2002. Complex networks: two ways to be robust? *Ecology Letters*, 5, 705-708.
- Melnichuk, N.A., Olfert, O., Youngs, B., Gillott, C., 2003. Abundance and diversity of Carabidae (Coleoptera) in different farming systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 95, 69-72.
- Menalled, F.D., Smith, R.G., Dauer, J.T. Fox, T.B., 2007. Impact of agricultural management on carabi communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118, 49-54.
- Michel, N., Burel, F., Butet, A., 2006. How does landscape use influence small mammal diversity, abundance and biomass in hedgerow networks of farming landscapes? *Acta oecologica*, 30, 11-20.
- Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P., Burel, F., 2003. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 94, 59-72.

- Miller, L.A., Surlykke, A., 2001. How some insects detect and avoid being eaten by bats: tactics and countertactics of prey and predator. *Bioscience*, 51, 570-581.
- Moran, M.D., Scheidler, R., 2002. Effects of nutrients and predators on an old-field food chain: interactions of top-down and bottom-up processes. *Oikos*, 98, 116-124.
- Moreno, C.R., Lewins, S.A., Barbosa, P., 2010. Influence of relative abundance and taxonomic identity on the effectiveness of generalist predators as biological control agents. *Biological Control*, 52, 96-103.
- Morin, P.J., 1995. Functional redundancy, non-additive interactions, and supply-side dynamics in experimental pond communities. *Ecology*, 76, 133-149.
- Morris, M.G., 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*, 95, 129-142.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., Mason, N.W.H., 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE*, 6, e17476.
- Müller, C.B., Adriaanse, I.C.T., Belshaw, R., Godfray, H.C.J., 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68, 346-370.
- Naeem, S., Li, S.B., 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390, 507-509.
- Nash, M.A., Thomson, L.J., Hoffmann, A.A., 2008. Effect of remnant vegetation, pesticides, and farm management on abundance of the beneficial predator *Notonomus gravis* (Chaudoir) (Coleoptera: Carabidae). *Biological Control*, 83-93.
- Navarrete, S.A., Menge, B.A., 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs*, 66, 409-429.
- Navntoft, S., Wratten, S.D., Kristensen, K., Esbjerg, P., 2009. Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biological Control*, 49, 11-16.
- Neumann, G., Shields, E.J., 2008. Multiple-species natural enemy approach for biological control of alfalfa snout beetle (Coleoptera: Curculionidae) using entomopathogenic nematodes. *Journal of Economic Entomology*, 101, 1533-1539.
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Pajunen, T., Punttila, P., 1989. The annual activity cycle of carabid in the southern Finnish taiga. *Annales Zoologici Fennici*, 26, 35-41.
- Niemelä, J., Kotze, J.D., Venn, S., Penev, L., Stoyanov, I., Spence, J., Hartley, D., Montes de Oca, E., 2002. Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology*, 17, 387-401.
- Nóia, M., Borges, I., Soares, A.O., 2008. Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control*, 46, 140-146.
- Oberholzer, F., Frank, T., 2003. Predation by the carabid beetles *Pterostichus melanarius* and *Poecilus cupreus* on slugs and slug eggs. *Biocontrol Science and Technology*, 13, 99-110.
- Olson, D.M., Wackers, F.L., 2007. Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology*, 44, 13-21.

- Opie, 2015. Une question sur les insectes ? Site disponible sur : http://www.insectes.org/insectes/questions-reponses.html?id_quest=204.
- O'rourke, M.E., Liebman, M., Rice, M., 2008. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in conventional and diversified crop rotation systems. *Environmental Entomology*, 37, 121-130.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2001. Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, 2, 365-371.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., 2003. Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economics*, 45, 149-158.
- Otto, S.B., Berlow, E., Rank, N.E., Smiley, J., brose, U., 2008. Predator diversity and identity drive interaction strength and trophic cascades in a food web. *Ecology*, 89, 134-144.
- Otway, S.J., Hector, A., Lawton, J.H., 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology*, 74, 234- 240.
- Ovenden, G.N., Swash, A.R.H., Smallshire, D., 1998. Agri-environment schemes and their contribution to the conservation of biodiversity in England. *Journal of Applied Ecology*, 35, 955-960.
- Pareja, M., Brown, V.K., Powell, W., 2008. Aggregation of parasitism risk in an aphid-parasitoid system: Effects of plant patch size and aphid density. *Basic and Applied Ecology*, 9, 701-708.
- Pell, J.K., Baverstock, J., Roy, H.E., Ware, R.L., Majerus, M.E.N., 2008. Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: A review of current knowledge and future perspectives. *BioControl*, 53, 147-168.
- Peralta, G., Frost, C.M., Rand, T.A., Didham R.K., Tylianakis, J.M., 2014. Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host-parasitoid food webs. *Ecology*, 95, 1888-1896.
- Perez-Lachaud, G., Batchelor, T.P., Hardy, I.C.W., 2004. Wasp eat wasp: facultative hyperparasitism and intra-guild predation by bethylid wasps. *Biological Control*, 30, 149-55.
- Petchey, O., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741-758.
- Petchey, O.L., McPhearson, P.T., Casey, T.M., Morin, P.J., 1999. Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature*, 402, 69-72.
- Peters, R.H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, 329p.
- Philpott, S.M., 2013. Biodiversity and Pest Control Services. In: Levin, S.A. (Eds.) *Encyclopedia of Biodiversity*, second edition, Volume 1. Academic Press, Waltham, MA, pp. 373-385.
- Philpott, S.M., Armbrrecht, I., 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31, 369-377.

- Philpott, S.M., Soong, O., Lowenstein, J.H., Pulido, A.L., Lopez, D.T., Flynn, D.F., DeClerck, F., 2009. Functional richness and ecosystem services: bird predation on arthropods in tropical agroecosystems. *Ecological Applications*, 19, 1858-1867.
- Plant, R., Freudenberger, D., 2005. Changes in Global Agriculture: A Framework for Diagnosing Ecosystem Effects and Identifying Response Options. In *World Wildlife Fund*. WWF, [En ligne]. http://assets.panda.org/downloads/wwf_mpo_final_submitted.pdf (Page consultée le 7 Novembre 2014).
- Plantureux, S., Amiaud, B., 2010. e-FLORA-sys, a website tool to evaluate agronomical and environmental value of grasslands. *Proceedings of the European Grassland Federation Symposium*, 6-9 septembre, Khiel, Allemagne.
- Ponti L., Altieri, M.A., Gutierrez, A.P., 2007. Effects of crop diversification levels and fertilization regimes on abundance of *Brevicoryne brassicae* (L.) and its parasitization by *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) in broccoli. *Agricultural and Forest Entomology*, 9, 209-214.
- Powell, W., Pell, J.K., Nakashima, Y., Baverstock, J., Birkett, M., 2006. Functional biodiversity of aphid natural enemies: positive intra-guild interactions. In: Rossing, W.A.H., Poehling, H.M., Burgio, G. (Eds.), *Landscape management for functional biodiversity*. IOBC/wprs Bulletin, 29, pp. 101-104.
- Prasad, R.P., Snyder, W.E., 2004. Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biological Control*, 31, 428-437.
- Prasad, R.P., Snyder, W.E., 2006a. Diverse trait-mediated indirect interactions in a multi-predator, multi-prey community. *Ecology*, 87, 1131-1137.
- Prasad, R.P., Snyder, W.E., 2006b. Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *J. Appl. Ecol.* 43, 343-352.
- Purtauf, T., Dauber, J., Wolters, V., 2005a. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142, 458-464.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tscharncke, T., Wolters, V., 2005b. Landscape context of organic and conventional farms: influence of carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108, 165-174.
- Pywell, R.F., James, K.L., Herbert I., Meek, W.R., Carvell, C., Bell, D., Sparks, T.H., 2005. Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation*, 123, 79-90.
- R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Radloff, F.G.T., du Toit, J.T., 2004. Large predators and their prey in a southern African savanna: a predator's size determines its prey size range. *Journal of Animal Ecology*, 73, 410-423.
- Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12, 487-506.
- Ramirez, R.A., Snyder, W.E., 2009. Scared sick? Predator-pathogen facilitation enhances exploitation of a shared resource. *Ecology*, 90, 2832-2839.
- Reiss, J., Bailey, R.A., Perkins, D.M., Pluchinotta, A., Woodward, G., 2011. Testing effects of consumer richness, evenness and body size on ecosystem functioning. *Journal of Animal Ecology*, 80, 1145-1154.

- Ribera, I., Dole´Dec, S., Downie, I.S., Foster, G.N., 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82, 1112-1129.
- Risch, S.J., 1983. Intercropping as cultural pest control: prospects and limitations. *Environmental Management*, 7, 9-14.
- Roberts, D.W., 2013. Package 'labdsv'. R package version 1.6-1. <http://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf>
- Robinson, D., Sutherland, W., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39, 157-176.
- Rodríguez, M.Á., Hawkins, B.A., 2000. Diversity, function, and stability in parasitoid communities. *Ecology Letters*, 3, 35-40.
- Rosenheim, J.A., 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology*, 43, 421-447.
- Rosenheim, J.A., 2001. Source-sink dynamics for a generalist insect predator in a habitat with strong higher-order predation. *Ecological Monographs*, 71, 93-116.
- Rosenheim, J.A., 2007. Special Feature: Intraguild predation. *Ecology*, 88, 2679-2728.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., Armer, C.A., 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia*, 96, 439-449.
- Rosenheim, J.A., Limburg, D.D., Colfer, R.G., 1999. Impact of generalist predators on a biological control agent, *Chrysoperla carnea*: direct observations. *Ecological Applications*, 9, 409-17.
- Rouabah, A., 2009. Effet des bordures de champs sur le rôle des arthropodes auxiliaires dans le contrôle biologique des ravageurs de cultures. Mémoire de Master2, Institut National Polytechnique de Lorraine, 43p.
- Rouabah, A, Lasserre-Joulin, F., Amiaud, B., Plantureux, S., 2014. Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression. *Ecological Entomology*, 39, 47-57.
- Rouabah, A., Villerd, J., Amiaud, B., Plantureux, S., Lasserre-Joulin, F., 2015. Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 21-32.
- Roy S, Alam, S., Chattopadhyay, J., 2005. Role of nutrient bound on the dynamics of predator-mediated competitive-coexistence. *BioSystems*, 82, 143-153.
- Rudolf, V.H.W., 2012. Seasonal shifts in predator body size diversity and trophic interactions in size-structured predator-prey systems. *Journal of Animal Ecology*, 81, 524-532.
- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H.G., Ekbom, B., 2013. Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 50, 345-354.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J-P., Roger-Estrade, J., 2010. Chapter six - Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. In: Donald, L.S. (Eds), *Advances in Agronomy*, Academic Press, pp. 219-259.
- Russell, E.P., 1989. Enemies hypothesis: A review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology*, 18, 590-599.

- Ryan, J., Ryan, M.F., McNaeidhe, F., 1980. The effect of inter row plant cover on populations of the cabbage root fly, *Delia brassicae* (Wiedemann). *Journal of Applied Ecology*, 17, 1-40.
- Sarthou, J-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., Rusch, A., 2014. Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 194, 17-28.
- Saska P, Honěk, A., 2004. Development of the beetle parasitoids, *Brachinus explodens* and *B. crepitans* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Zoology*, 262, 29-36.
- Saska, P., Vodde, M., Heijerman, T., Westerman, P., Werf, W., 2007. The significance of a grassy field boundary for the spatial distribution of carabids within two cereal fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 122, 427-434.
- Sauvage H., Milou, C., 2008. Le carabe contre les Limaces, un allié de choix. *Cultivar Cultures*, 14-15.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Bessler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L.W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., Klein, A.M., Koller, R., König, S., Kowalski, E., Kummer, V., Kuu, A., Lange, M., Lauterbach, D., Middelhoff, C., Migunova, V.D., Milcu, A., Müller, R., Partsch, S., Petermann, J.S., Renker, C., Rottstock, T., Sabais, A., Scheu, S., Schumacher, J., Temperton, V.M., Tschardtke, T., 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 468, 553-556.
- Schirmel, J., Blindow, I., Buchholz, S., 2012. Life-history trait and functional diversity patterns of ground beetles and spiders along a coastal heathland successional gradient. *Basic and Applied Ecology*, 13, 606-614.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469-484.
- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., Tschardtke, T., 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceeding of the Royal Society of London B*, 270, 1905-1909.
- Schmidt, M.H., Thewes, U., Thies C., Tschardtke, T., 2004. Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113, 87-93.
- Schmitz, O.J., 2007. Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, 88, 2415-2426.
- Schmitz, O.J., 2009. Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecology*, 90, 2339-2345.
- Schweiger, O., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova M., Bugter, R., 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1129-1139.
- Shackell, N.L., Frank, K.T., Fisher, J.A.D., Petrie, B., Leggett, W.C., 2010. Decline in top predator body size and changing climate alter trophic structure in an oceanic ecosystem. *Proceeding of the Royal Society of London B*, 277, 1353-1360.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist*, 152, 738-750.

- Sih, A., Englund, G., Wooster, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 350-355.
- Silva, A.X., Jander, G., Samaniego, H., Ramsey, J.S., Figueroa, C.C., 2012. Insecticide Resistance Mechanisms in the Green Peach Aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) I: A Transcriptomic Survey. *Plos ONE*, 7, e36366.
- Simon, S., Bouvier, J-C., Debras, J-F., Sauphanor, B., 2010. Biodiversity and pest management in orchard systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 30, 139-152.
- Sigsgaard, L., 2002. A survey of aphids and aphid parasitoids in cereal fields in Denmark, and the parasitoids' role in biological control. *Journal of Applied Entomology*, 126, 101-107.
- Small, E.C., Sadler, J.P., Telfer, M.G., 2003. Carabid beetle assemblages on urban derelict sites in Birmingham, UK. *Journal of Insect Conservation*, 6, 233-246.
- Smith, J., Potts, S.G., Woodcock, B.A., Eggleton, P., 2008. Can arable field margins be managed to enhance their biodiversity, conservation and functional value for soil macrofauna? *Journal of Applied Ecology*, 45, 269-278.
- Snyder, W.E., Chang, G.C., Prasad, R.P., 2005. Conservation biological control: Biodiversity influences the effectiveness of predators. In: Barbosa, P., Castellanos, I. (Eds), *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, New York, pp. 324-343.
- Snyder, GB, Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression in single and multiple prey communities. *Biological Control*, 44, 52-60.
- Snyder, W.E., Snyder, G.B., Finke, D.L., Straub, C.S., 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters*, 9, 789-796.
- Snyder, W.E., Ives, A.R., 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*, 82, 705-716.
- Snyder, W.E., Ives, A.R., 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84, 91-107.
- Söderstrom, B., Svensson, B., Vessby, K., Glimskar., A., 2001. Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1839-1863.
- Sokol-Hessner, L., Schmitz, O.J., 2002. Aggregate effects of multiple predator species on a shared prey. *Ecology*, 83, 2367-2372.
- Speight, M.R., Wylie, F.R., 2001. *Insect Pests in Tropical Forestry*. CABI Publishing, University of Oxford, Brisbane, 376p.
- Spence, J.R., Niemelä, J.K., 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *Canadian Entomologist*, 126, 881-894.
- Stiling, P., Cornelissen, T., 2005. What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control*, 34, 236-246.
- Straub, C.S., 2006. Exploring the relationship between natural enemy biodiversity and herbivore suppression. PhD Thesis, Washington state university, Department of Entomology, 107p.

- Straub, C.S., Finke, D.L., Snyder, W.E., 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control*, 45, 225-237.
- Straub, C.S., Snyder, W.E., 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology*, 87, 277-282.
- Straub, C.S., Snyder, W.E., 2008. Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology*, 89, 1605-1615.
- Sunderland, K.D., 2002. Invertebrate pest control by carabids. In: Holland, J.M. (Eds), *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, UK, pp. 165-214.
- Sunderland, K.D., Vickerman, G.P., 1980. Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 17, 389-396.
- Sutherland, J.P., Sullivan, M.S., Poppy, G.M., 2001. Distribution and abundance of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae) in wildflower patches and field margin habitats. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 57-64.
- Symondson, W.O.C., 1993. The effects of crop development upon slug distribution and control by *Abax parallelepipedus* (Coleoptera: Carabidae). *Annals of Applied Biology*, 123, 449-457.
- Symondson, W.O.C., 1994. The potential of *Abax parallelepipedus* (Col, Carabidae) for mass breeding as a biological control agent against slugs. *Entomophaga*, 39, 323-333.
- Symondson, W.O.C., 2002. Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, 11, 627-641.
- Symondson, W.O.C., Glen, D.M., Erickson, M.L., Liddell, J.E., Langdon, C.J., 2000. Do earthworms help to sustain the slug predator *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) within crops? Investigations using a monoclonal antibody-based detection system. *Molecular Ecology*, 9, 1279-1292.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561-594.
- Takizawa, T., Snyder, W.E., 2011. Predator biodiversity in - creases the survivorship of juvenile predators. *Oecologia*, 166, 723-730.
- 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. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 39-43.
- Therneau, T.M., Atkinson, B., 2013. Package 'mvpart'. R package version 1.6-1. <http://cran.r-project.org/web/packages/mvpart/mvpart.pdf>
- Thies, C., Tscharntke, T., 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285, 893-895.
- Thomas, C.F.G., Marshall, E.J.P., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 72, 131-144.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Garcia, A.F., Marshall, E.J.P., 2001. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology*, 38, 100-116.

- Thomas, C.F.G., Brown, N.J., Kendall, D.A., 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 113, 51-61.
- Thomas, R.S., Harwood, J.D., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., 2009. Tracking predator density dependence and subterranean predation by carabid larvae on slugs using monoclonal antibodies. *Ecological Entomology*, 34, 569-579.
- Thrupp, L.A., 1998. *Cultivation diversity: agrobiodiversity and food security*. World Resources Institute, Washington DC, 80p.
- Tilman, D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350-363.
- Tilman D., 2001. Functional diversity. In: Levin, S.A. (Eds.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 109-120.
- Tilman, D., Lehman, C., Thompson, K., 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 94, 1857-1861.
- Tonhasca, A., 1993. Carabid beetle assemblage under diversified agricultural systems. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 68, 279-85.
- Tonhasca, A., Byrne, D.N., 1994. The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology*, 19, 239-244.
- Toscano, B.J., Griffen, B.D., 2012. Predatory crab size diversity and bivalve consumption in oyster reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 445, 65-74.
- Troedsson, C., Simonelli, P., Nägele, V., Nejstgaard, J.C., Frischer, M.E., 2009. Quantification of copepod gut content by differential length amplification quantitative PCR (dla-qPCR). *Marine Biology*, 156, 253-259.
- 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. *Biological Control*, 43, 294-309.
- Tylianakis, J.M., Romo, C.M., 2010. Natural enemy diversity and biological control: making sense of the context-dependency. *Basic and Applied Ecology*, 11, 657-668.
- Unsicker, S.B., Baer, N., Kahmen, A., Wagner, M., Buchmann, N., Weisser, W.W., 2006. Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia*, 150, 233-246.
- Valdivia, N., de la Haye, K.L., Jenkins, S.R., Kimmance, S.A., Thompson, R.C., Molis, M., 2009. Functional composition, but not richness, affected the performance of sessile suspension-feeding assemblages. *Journal of Sea Research*, 61, 216-221.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Koivula, M., Niemelä, J., Kotze, D.J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger, G., Serrano, J., Lencina, J.L., Serrano, A., Aguiar, C., Grandchamp, A.-C., Stofer, S., Szél, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J., Watt, A.D., 2010. Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology*, 35, 226-235.
- Van den Bosch, R., 1989. *The Pesticide Conspiracy*. Berkeley: University of California Press, 226p.
- Vandermeer, J., 1995. The ecological basis of alternative agriculture, *Annual Review of Ecology And Systematics*, 26, 201-224.

- Van Lenteren, J.C., 2008. Current situation of biological control. In: van Lenteren, J.C. (Eds), IOBC Internet Book of Biological Control, version 5, pp. 41-51.
- Váron, E.H., Eigenbrode, S.D., Bosque-Perez, N.A., Hilje, L., 2007. Effect of farm diversity on harvesting of coffee leaves by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Agricultural and Forest Entomology*, 9, 47-55.
- Vehviläinen, H., Koricheva, J., Ruohomäki, K., Johansson, T., Valkonen, S., 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology*, 7, 1-11.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., Lavigne, C., 2011. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 110-117.
- Vickery, J.A., Feber, R.E., Fuller, R.J., 2009. Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 133, 1-13.
- Villegger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Waage, J.K., 1991. Biodiversity as a resource for biological control. In: Hawksworth, D.L. (Eds.), *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 149-63.
- Walker, B.H., 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6, 18-23.
- Wallin, H., Ekbom, B.S., 1988. Movement of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields – a field tracing study. *Oecologia*, 77, 39-43.
- Ward, K.E., Ward, R.N., 2001. Diversity and abundance of carabid beetles in short-rotation plantings of sweet gum, maize and switch grass in Alabama. *Agroforestry Systems*, 53, 261-267.
- Wardle, D.A., van der Putten, W.H., 2002. Biodiversity, ecosystem functioning and above-ground–below-ground linkages. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, UK, pp. 155-168.
- Weibull, A-C., Östman, Ö., 2003. Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology*, 4, 349-361.
- Weibull, A-C., Östman, Ö., Granqvist, A., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1335-1355.
- Wellnitz, T.A., Poff, N.L., 2001. Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecology Letters*, 4, 177-179.
- Werling, B.P., Gratton, C., 2008. Influence of field margins and landscape context on ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 128, 104-108.
- Werling, B.P., Lowenstein, D.M., Straub, C.S., Gratton, C., 2012. Multi-predator effects produced by functionally distinct species vary with prey density. *Journal of Insect Science*, 12, 1-7.

- Wilby, A., Thomas, M.B., 2002. Natural enemy diversity and pest control: Patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters*, 5, 353-360.
- Wilby, A., Villareal, S.C., Lan, L.P., Heong, K.L., Thomas, M.B., 2005. Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecological Entomology*, 30, 497-501.
- Williams, C.L., Liebman, M., Westerman, P.R., Borza, J., Sundberg, D., Danielson, B., 2009. Over-winter predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* seeds in arable land. *Weed Research*, 49, 439-447.
- Wilsey, B.J., Polley, H.W., 2002. Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters*, 5, 676-684.
- Witmer, J.E., Hough-Goldstein, J.A., Pesek, J.D., 2003. Ground-dwelling and foliar arthropods in four cropping systems. *Environmental Entomology*, 32, 366-376.
- Woodcock, B.A., Westbury, D.B., Potts, S.G., Harris, S.J., Brown, V.K., 2005. Establishing field margins to promote beetle conservation in arable farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 107, 255-266.
- Woodcock, B.A., Potts, S.G., Pilgrim, E., Ramsey, A.J., Tscheulin, T., Parkinson, A., Smith, R. E. N., Gundrey, A.L., Brown, V.K., Tallowin, J.R., 2007a. The potential of grass field margin management for enhancing beetle diversity in intensive livestock farms. *Journal of Applied Ecology*, 44, 60-69.
- Woodcock, B.A., Westbury, D.B., Tscheulin, T., Harrison-Cripps, J., Harris, S.J., Ramsey, A.J., Brown, V.K., Potts, S.G., 2008. Effects of seed mixture and management on beetle assemblages of arable field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 125, 246-254.
- Woodcock, B.A., Potts, S.G., Westbury, D.B., Ramsay, A.J., Lambert, M., Harris, S.J., Brown, V.K., 2007b. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology*, 32, 302-311.
- Woodcock, B.A., Potts, S.G., Tscheulin, T., Pilgrim, E., Ramsey, A.J., Harrison-Cripps, J., Brown, V.K., Tallowin, J.R., 2009. Responses of invertebrate trophic level, feeding guild and body size to the management of improved grassland field margins. *Journal of Applied Ecology*, 46, 920-929.
- Woodcock, B.A., Pywell, R.F., 2010. Effects of vegetation structure and floristic diversity on detritivore, herbivore and predatory invertebrates within calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 19, 81-95.
- Woodcock, B.A., Redhead, J., Vanbergen, A.J., Hulmes, L., Hulmes, S., Peyton, J., Nowakowski, M., Pywell, R.F., Heard, M.S., 2010. Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139, 181-186.
- Woodcock, B.A., Heard, M.S., 2011. Disentangling the effects of predator hunting mode and habitat domain on the top-down control of insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 80, 495-503.
- Woodward, G., Blanchard, J., Lauridsen, R.B., Edwards, F.K., Jones, J.I., Figueroa, D., Warren, P.H., Petchey, O.L., 2010. Individual-based food webs: Species identity, body size and sampling effects. *Advances In Ecological Research*, 43, 211-266.
- Woodward, G., Hildrew, A.G., 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71, 1063-1074.

- Wright, J.P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P.B., Schmid, B., Tilman, D., 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning, *Ecology Letters*, 9, 111-120.
- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, 1463-1468.
- Zaidi, R.H., Jaal, Z., Hawkes, N.J., Hemingway, J., Symondson, W.O.C., 1999. Can multiple-copy sequences of prey DNA be detected amongst the gut contents of invertebrate predators? *Molecular Ecology*, 8, 2081-2087.
- Zhang, J.X., Drummond, F.A., Liebman, M., 1998. Effect of crop habitat and potato management practices on the population abundance of adult *Harpalus rufipes* (Coleoptera: Carabidae) in Maine. *Journal of Agricultural Entomology*, 15, 63-74.
- Zhang, J., Drummond, F.A., Liebman, M., Hartke, A., 1997. Phenology and dispersal of *Harpalis rufipes* DeGeer (Coleoptera: Carabidae) in agroecosystems in Maine. *Journal of Agricultural Entomology*, 14, 171-186.

Effets de la gestion des bandes enherbées sur le contrôle biologique des ravageurs: rôle de la diversité fonctionnelle des carabes (Coleoptera : Carabidae) et de la structure végétale

Résumé : Dans les paysages agricoles, les habitats non cultivés constituent une source importante pour l'entomofaune auxiliaire de cultures. Il est donc important d'adapter la gestion de ces habitats afin de bénéficier au mieux des services fournis par la diversité de ces auxiliaires. L'objectif de cette thèse est de comprendre comment la gestion des bandes enherbées permet d'améliorer le service du contrôle biologique délivré par les carabes. Nous avons d'abord examiné par quels mécanismes, les changements dans la diversité fonctionnelle des carabes augmentent leur capacité de suppression de ravageurs. Ainsi, a été comparée au laboratoire, l'efficacité de prédation sur une population de proie, par des assemblages de carabes qui ont différents niveaux de diversité de taille. Par ailleurs, à travers une expérimentation mise en place dans des champs de céréales, nous avons étudié les effets de cinq modes de gestion des bandes enherbées sur la structure végétale de ces habitats non cultivés, et par conséquent sur la structure des communautés carabiques. Nos résultats révèlent l'absence d'une partition de ressources entre les carabes de tailles différentes. La quantité et de la taille de proies consommées augmente avec la taille des carabes. La suppression des proies a ainsi été fortement augmentée par la présence des carabes de grande taille dans les assemblages. Ces résultats suggèrent que l'augmentation de la diversité de taille chez les carabes augmente leur efficacité de prédation par l'effet d'échantillonnage. Nous avons mis en évidence une redondance fonctionnelle entre les espèces de carabes. Cette redondance permet de réduire la variabilité spatio-temporelle dans la fonction de régulation exercée sur les populations de ravageurs. L'importance des bandes enherbées en tant qu'habitat pour plusieurs espèces de carabes importantes pour le contrôle biologique, a été mise en évidence. La gestion influence les carabes seulement dans les bandes enherbées. La diversité fonctionnelle des plantes au sein de ces bandes enherbées a été identifiée comme le principal facteur favorisant la richesse spécifique des carabes. L'activité-densité des carabes a, par ailleurs, été favorisée par une végétation peu hétérogène et un pourcentage élevé de sol nu. Les carabes de tailles différentes divergent dans leur réponse à la structure de la végétation. Cette divergence semble être liée aussi à la variation d'autres traits d'histoire de vie des espèces (i.e. régime alimentaire). Les connaissances et les résultats produits dans le cadre de ce travail de thèse, serviront au développement d'indicateurs mesurant l'impact des pratiques de gestion sur le contrôle biologique exercé par les carabes.

Mots clés. Carabidae, Diversité de taille, Complémentarité de niches, Bordure de champs, Structure de végétation, Contrôle biologique.

Effect of field margin management on the pest biological control: role of the functional diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and the vegetation structure

Abstract: In the agricultural landscapes, non cropped habitats are an important source for the beneficial entomofauna of crops. It is therefore important to adapt the management of these habitats to best benefit of the services provided by the diversity of this beneficial entomofauna. The objective of this thesis is to understand how field margin management could improve the biological control service delivered by ground beetles. First, we examined by which mechanisms, changes in the functional diversity of ground beetles increases their capacity of pest suppression. Thus, efficiency of predation by ground beetle assemblages, which have different levels of body size diversity, on a prey population was compared in the laboratory. Also, through an experiment installed in cereal fields, we studied the effects of five field margin management on the vegetation structure of these non cropped habitats, and therefore on the structure of ground beetle communities. Our results revealed the absence of resource partitioning among the different-sized ground beetles. The amount and size of prey consumed increased with increasing ground beetle body size. Prey suppression was, therefore, strongly strengthened by the presence of large ground beetles in the assemblages. These results suggest that increasing ground beetles size diversity increases their predation efficiency through the sampling effect. We have showed a functional redundancy among species of ground beetles. This redundancy could reduce the spatial and temporal variability in pest suppression by ground beetles. Our study showed the importance of the field margins as a habitat for many ground beetle species that are important for biological control. Management influenced ground beetles only in the field margin. Plants functional diversity within these field margins has been identified as the main factor promoting the species richness of ground beetles. However, activity-density of ground beetles was promoted by less heterogeneous vegetation and high percentage of bare ground. The responses to the vegetation structure vary between ground beetles with different body sizes. This diversity in ground beetles responses to the vegetation structure appears to be also related to variation in other life history traits (i.e. diet). The knowledge and results produced as part of this thesis will be used in the development of indicators measuring the impact of management on biological control delivered by ground beetles.

Key words. Carabidae, Body size diversity, Niches complementarity, Field boundaries, Vegetation structure, Biological control.