Thèse de doctorat

Ecole doctorale 304 Sciences et Environnements
Spécialité Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Soutenue publiquement le 8 mars 2018 par

Lucile Muneret

Déploiement de l'agriculture biologique à l'échelle du paysage: impacts sur les communautés d'ennemis naturels et les services de régulation des bioagresseurs

Directeurs de thèse : **Adrien Rusch** et **Denis Thiéry**

Membres du Jury

M. Nicolas Mouquet, *Directeur de recherches, CNRS Montpellier*	Examinateur
Mme Sandrine Petit, *Directrice de recherches, INRA Dijon*	Rapportrice
M. Jean-Pierre Rossi, *Directeur de recherches, INRA Montpellier*	Examinateur
Mme Muriel Valantin-Morison, *Chargée de recherches, INRA Grignon*	Rapportrice
M. Adrien Rusch, *Chargé de recherches, INRA Bordeaux*	Examinateur
M. Denis Thiéry, *Directeur de recherches, INRA Bordeaux*	Examinateur

Cette thèse a été financée par la Région Aquitaine (projet *REGUL*) et l'Agence Française pour la Biodiversité (ex-ONEMA; appel à projet `Biodiversité-Ecophyto_ entre Ecophyto et la Fondation pour la recherche sur la biodiversité, Projet *SOLUTION)*. Elle a également reçu le soutien financier de l'Institut National de la Recherche Agronomique, par l'intermédiaire du département Santé des Plantes et Environnement (Projet *QUINTRO)*.

Elle a été préparée au sein de l'UMR INRA 1065 Santé et Agroécologie du VignoblE,

Centre INRA Bordeaux Aquitaine, Villenave d'Ornon.

Aux Choraleuses,

A l'inutilité

REMERCIEMENTS

En espérant que ces remerciements montreront à quelle point cette thèse est le fruit d'un travail collectif.

Mes premiers remerciements reviennent à mes directeurs de thèse, Adrien Rusch et Denis Thiéry.

Adrien, je voudrais sincèrement te remercier pour la très grande qualité de ton encadrement. Ton énergie, ta bienveillance, ton exigence, ta sagacité et tes compétences m'ont réellement porté pendant ces trois années. Tu m'as appris tellement de choses! J'ai vraiment apprécié de travailler avec toi, j'espère que cette thèse n'est que le début d'une longue collaboration.

Denis, je te remercie également sincèrement pour ton encadrement, plus éloigné du sujet, mais d'une grande qualité et d'une grande utilité. Ton esprit vif et positif, tes remarques constructives et ton expérience ont vraiment contribué à faire de ces trois années un moment extrêmement enrichissant. J'espère également que nous pourrons encore travailler ensemble pendant quelques années.

Pour tout le travail qui a été effectué sur le terrain et au laboratoire, je tiens à remercier l'équipe qui a été prête à affronter les épinglages de larves à 6h du matin et les échantillonnages nocturnes. Arthur Auriol (pour l'énorme quantité de travail que tu as fourni pendant ces trois années, ton sérieux et ton second degré), Laura Arias, Olivier Bonnard, Lionel Druelle, Benjamin Joubard, Sylvie Richart-Cervera, Pascale Roux et Emilie Vergnes. Un grand merci à votre soutien et à votre bonne humeur ("Et un opilion, pour SOLUTION!", "Pascale, qu'est ce qu'elle te fait la punaise ?").

Je remercie également toutes les personnes qui sont intervenues ponctuellement, Delphine Binet, Isabelle Demeaux, Lisa Le Postec, Gilles Tarris, Marc Channelière, Carlos Calvo Garrido, Morgane Petitgenest, Jonathan Gaudin, Sophie Chamont, Lionel Delbac, Benoît Beneteau, Rodrigo Lopez Plantey et Adrien Billotte ("ça, c'est *petite plante 1*, ça c'est *petite plante 2*, ça c'est *petite plante 3*..."). Merci à mes anciens colocataires de Roustaing qui ont collé de nombreuses graines sur des cartes.

Pour toutes les manips "réseaux trophiques" et la longue mise au point en biologie moléculaire, je tiens à remercier Daciana Papura et Pascale Roux pour leur investissement et leur ténacité. Merci à Sylvie Richart-Cervera et Benjamin Joubard qui ont apporté leur soutien à la paillasse. Je tiens également à remercier Stefaniya Kamenova, Jessica Vallance, Carole Couture, Thomas Fort, Delphine Gonzales et Olivier Bouchez pour les conseils et recommandations concernant ce travail.

Pour les manip' "mésocosmes", je remercie Marie d'Ottavio et Nicolas Henon pour avoir pris en charge cette expérimentation. Ce travail n'apparait pas dans ce manuscrit mais j'espère que nous pourrons le valoriser dans les mois à venir. Je remercie toute l'équipe des "aspirateurs de pucerons" qui est la même que l'équipe de terrain élargie. Je remercie Christian Lacoste, Gilles Tarris et Lionel Druelle pour la construction des cages.

Pour les mesures de traits d'araignées, les heures passées à la loupe binoculaire et les analyses qu'elle a faites, je remercie Noémie Ostandie.

Je tiens également à remercier les personnes qui ont alimenté ma réflexion en m'apportant des conseils ou faisant des remarques constructives concernant ce travail, Ramsès Djidjou Demasse, Juliette Poidatz, Aurélia Nivault, Yann Dussert, Frédéric Fabre, Carlos Calvo Garrido, Laurent Delière, Bastien Castagneyrol, Verena Seufert et Matthew Mitchell. Je remercie plus particulièrement Juliette

et Aurélia, mes deux co-thésardes et colocataires de bureau ("*CHAMPIGNON*, *FRELON*, *SOLUTION*, thèses en carton!... non... en béton!").

Pour le support R, un grand merci à François Keck pour sa disponibilité.

Concernant la détermination des 48 000 arthropodes identifiés pendant cette thèse, je remercie les personnes du laboratoire: Arthur Auriol, Olivier Bonnard, Sylvie Richart-Cervera, Alexis Saintilan et Nicolas Henon. Je remercie également les experts extérieurs: El Aziz Djoudi, Cyril Courtial du GRETIA, Patrick Dauphin, Jean-Claude Streito et Christophe Galkowski.

Je remercie l'équipe de Rennes qui a pris part au projet SOLUTION, El Aziz Djoudi, Stéphanie Aviron, Julien Pétillon et Manuel Plantegenest.

Je remercie les personnes extérieures au laboratoire du projet QUINTRO pour la construction de la base de données moléculaires, Pierre Franck, Jérôme Solivares, Jean-Claude Streito et Elsa Canard.

Je remercie les membres de mes comités de pilotage pour leur soutien et leurs remarques constructives: Thomas Nesme, Corine Vacher, Sylvain Pincebourde, Sylvain Dolédec, Mickaël Hedde et Frédéric Fabre.

Je remercie les membres du jury pour avoir accepter d'examiner ce travail, les rapportrices, Sandrine Petit et Muriel Valantin-Morison ainsi que les examinateurs, Jean-Pierre Rossi et Nicolas Mouquet. Merci à Nicolas d'avoir accepté de présider le jury lors de la soutenance.

Pour nous avoir donné accès à leurs parcelles, je remercie l'ensemble des propriétaires viticoles chez qui nous avons pu effectuer nos prélèvements. Je remercie particulièrement Alain Tourenne, Nathalie Boyer et Annick Roulet ainsi que Julien Voogt. Je remercie également le Chateau Beauséjour-Bécot pour nous avoir permis d'organiser gratuitement, dans leur salle, notre réunion de restitution auprès des viticulteurs du réseau.

Je remercie également la chambre d'agriculture de Gironde et notamment Ludivine Davidou et Etienne Lavau ainsi que le syndicat des vignerons biologiques d'Aquitaine, qui, par l'intermédiaire de Stéphane Becquet, nous ont aidé à identifié les viticulteurs ayant des parcelles certifiées "agriculture biologique" dans la région bordelaise.

Pour les relectures, la mise en page, les commentaires et les conseils sur le manuscrit, je remercie Delphine Binet, Arthur Auriol, Aurélia Nivault, Pauline Tolle, Camille Coux et Elsa Canard.

De manière générale, je remercie les chercheurs et chercheuses accessibles, qui savent se mettre à la hauteur des questions qu'on leur pose et qui s'intéressent aux travaux des doctorant.e.s, leur permettant ainsi de se construire. Je remercie également toutes les personnes qui rendent une multitude de services "de support" (^^) soutenant la production scientifique, je remercie donc Marie-Christine Medalin, Sonia Perrot, Claude Poizat et Jennifer Vanden-Born.

Enfin, je remercie mes proches, ma famille, *les Grands Bois*, mon socle, et particulièrement mes parents et mon frère, promesse de l'aube. Je remercie également la famille Bihannic pour leur hospitalité et leur grande gentillesse, mes ami.e.s, les ancien.ne.s, qui m'ont manqué pendant ces trois années et les nouveaux.lles, bordelais.e.s, qui ont largement contribué à faire de ces trois années un plaisir, une chance. Et pour conclure, je remercie mon très-proche pour avoir échantillonné des araignées à 4h du matin, relu des phrases incompréhensibles et pour son soutien quotidien, Morgan.

Déploiement de l'agriculture biologique à l'échelle du paysage: impacts sur les communautés d'ennemis naturels et les services de régulation des bioagresseurs

Résumé

Identifier les leviers permettant de stimuler la régulation naturelle des bioagresseurs tout en préservant la biodiversité est indispensable pour concevoir des paysages agricoles fonctionnels. A partir d'une méta-analyse et d'une étude empirique reposant sur 42 parcelles viticoles localisées dans Nouvelle Aquitaine (France), nous avons cherché à évaluer l'impact du déploiement de l'agriculture biologique à de large échelles spatiales sur 1) les communautés d'ennemis naturels, 2) les services de régulation naturelle, 3) les taux d'infestation par les bioagresseurs. Dans ce travail, nous avons montré que la proportion d'agriculture biologique est un facteur structurant plus les communautés d'ennemis naturels que la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage. De plus, nous avons montré que les communautés de bioagresseurs rencontrées dans les vignes ne sont pas influencées par la proportion d'agriculture biologique alors qu'elles répondent plutôt négativement à la proportion d'habitats semi-naturels. Par ailleurs, nous avons montré que l'agriculture biologique, à l᷾échelle globale et indépendamment du type de culture considérée est un système de culture stimulant la régulation naturelle des bioagresseurs. En viticulture, elle permet de réduire l'utilisation des produits phytosanitaires, comparé à l'agriculture conventionnelle. Enfin, nos analyses ont révélé qu᷾au delà de la différence de systèmes de culture, un certain nombre de facteurs locaux (e.g., âge des parcelle, fréquence de traitements, productivité) permettent d'expliquer la structure des communautés d'ennemis naturels et de les services de régulation naturelle des bioagresseurs. Tout en produisant des connaissances sur les processus permettant d᷾expliquer les assemblages des communautés d᷾ennemis naturels et les niveaux de services de régulation rendus, notre travail suggère des pistes pour l᷾aménagement des paysages viticoles permettant de concilier préservation de la biodiversité et maximisation des régulations naturelles.

MOTS CLEF

Agriculture biologique, agriculture conventionnelle, habitats semi-naturels, paysage, services écosystémiques, ennemis naturels, bioagresseurs, régulation naturelle, vigne

Deployment of organic farming at a landscape scale : impacts on natural enemy communities and natural pest control

Summary

Identifying landscape context and farming systems that enhance natural pest control while maintaining biodiversity is crucial to design functional agricultural landscapes. Using a meta-analysis and an empiric study based on 42 vineyards in Nouvelle Aquitaine (France), we investigated the effect of the deployment of organic farming at a landscape scale on 1) natural enemy communities, 2) natural pest control and 3) pest infestation levels. Here, we showed that the proportion of organic farming structured more natural enemy communities than the proportion of semi-natural habitats. On the opposite, pest and pathogen infestations were never influenced by the proportion of organic farming while they were negatively influenced by the proportion of semi-natural habitats. Furthermore, at a global scale and for every crop types, organic farming, *per se*, enhances natural pest control. In viticulture, it is less dependent of synthetic agrochemicals than conventional farming. Moreover, local factors such as the treatment frequency index, the field age and the crop productivity had important effects on natural enemy communities and natural pest control. Finally, we yielded knowledge on processes that impact natural enemy assembly and natural pest control in agrosystems. For vineyards-dominated landscapes, our work suggests some tracks for landscape planning that support biodiversity conservation and natural pest control.

KEY WORDS

Organic farming, conventional farming, semi-natural habitats, landscape, ecosystem services, natural enemies, pest infestations, natural pest control, vineyards.

LISTE DES MANUSCRITS

1. Evidence for successful ecological intensification from organic agriculture

Lucile Muneret, Matthew Mitchell, Verena Seufert, Stéphanie Aviron, El Aziz Djoudi, Julien Pétillon, Manuel Plantegenest, Denis Thiéry, Adrien Rusch

In review in *Nature Sustainability*

2. Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards

Lucile Muneret, Denis Thiéry, Benjamin Joubard, Adrien Rusch

Published in *Journal of Applied Ecology*. DOI: 10.1111/1365-2664.13034

3. Enhancing biological control in vineyards: organic farming at the local and landscape scales matters

Lucile Muneret, Arthur Auriol, Denis Thiéry, Adrien Rusch

In review in *Ecological Applications*

4. Farming systems at local and landscape scales are stronger drivers of farmland biodiversity than landscape complexity

Lucile Muneret, Denis Thiéry, Arthur Auriol, Olivier Bonnard, Sylvie Richard-Cervera, Adrien Rusch

In preparation for *Proceedings of the Royal Society B*

5. Impact des habitats semi-naturels et de l'agriculture biologique aux échelles locale et paysagère sur la structure fonctionnelle des communautés d'araignées des vignobles

Lucile Muneret, Noémie Ostandie, Denis Thiéry, Arthur Auriol, Olivier Bonnard, Adrien Rusch

En préparation.

6. Biological protection against grapevine moths. A review

Denis Thiéry, Philippe Louâpre, Lucile Muneret, Adrien Rusch, Gilles Sentenac, Fanny Vogelweith, Corentin Iltis, Jérôme Moreau

Accepted in *Agronomy for Sustainable Development.* Nous présentons simplement l'abstract de cet article dans l'annexe 2 de ce manuscrit.

ABREVIATIONS UTILISEES

Agriculture biologique = AB

Agriculture conventionnelle = AC

Indice de fréquence de traitements = IFT

Community Weighted Mean = CWM

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION

I. AGRICULTURE ET BIOVERSITE 3

I 1. Le rôle de l'agriculture dans l'anthropocène 3

I 2. Conserver la biodiversité: déterminants et enjeux 4

I 2 a. Le déclin de la biodiversité 4

I 2 b. La biodiversité rend de nombreux services aux écosystèmes et aux humains 6

I 2 c. Les relations positives entre biodiversité et services 7

I 2 d. Le rôle de l'agriculture dans le maintien de la biodiversité 7

I 3. Le compromis entre productivité et biodiversité 8

I 3 a. La relation négative entre rendement et biodiversité au sein des agrosystèmes 8

I 3 b. La relation entre productivité et biodiversité se pose à l'échelle du paysage 9

II. LES AGROSYSTEMES EN PLEINE MUTATION 11

II 1. La transformation des agrosystèmes, au cˇur d'un système socio-écologique 11

II 2. Faire évoluer la gestion des agrosystèmes 12

II 2 a. L'agroécologie comme cadre théorique et objectif 12

II 2 b. Le concept d'intensification écologique 13

II.2.c. L'AB ou la mise à l'épreuve d'un concept 14

II 3. Gérer les bioagresseurs avec moins de produits phytosanitaires 15

II 3 a. Un large panel de méthodes reposant sur le contrôle biologique 16

II 3 b. La difficulté de mettre en ˇ uvre la régulation naturelle par conservation 16

III. L'APPORT DE L'ECOLOGIE POUR LA CONCEPTION DE PAYSAGES AGRICOLES FONCTIONNELS : COMPRENDRE LES PROCESSUS 17

III 1. L'écologie des communautés : comprendre les interactions interspécifiques et leur impacts sur le fonctionnement intra-parcellaire 18

III 1 a. La relation filtres locaux - communauté locale - fonction 18

III 1 b. La composition des communautés locales est le fruit de processus opérant à plus larges échelles : la théorie des métacommunautés 21

III 2. L'écologie fonctionnelle: décrire les espèces d'après leurs traits pour mieux prédire le fonctionnement 23

III 3. L'écologie du paysage : évaluer l'influence de la structure paysagère sur la structure des communautés ou le fonctionnement des écosystèmes 24

III 3 a. Décrire les paysages : composition, configuration, fragmentation 24

III 3 b. Choisir l'étendue spatiale et le grain d ˇanalyse 26

III 4. L'écologie des réseaux d'interaction 26

IV. QUEL EST L'IMPACT DES PRATIQUES LOCALES ET DE LA COMPOSITION DU PAYSAGE SUR LES COMMUNAUTES D'ENNEMIS NATURELS ET LA GESTION DES BIOAGRESSEURS ? 27

IV 1. Les conséquences de la mise de l'AB a l'échelle locale sur la biodiversité et les services 27

IV 2. L'effet de la composition du paysage sur la biodiversité et les services 28
IV 2 a. L'effet du déploiement de l'AB a larges échelles 28
IV 2 b. L'effet de la proportion d'habitats semi-naturels sur la biodiversité et les services 29
IV 3. Les effets d'interaction entre les variables locales et paysagères 30
IV 4. L'effet des pratiques à l'échelle de l'itinéraire technique sur la biodiversité et les services 31
V. LES PAYSAGES VITICOLES : SINGULIERS ET PEU ETUDIES SUR LE PLAN ECOLOGIQUE 32
VI. OBJECTIFS ET DEMARCHE GENERALE DE LA THESE 35
VI 1. Quelles performances de l˘AB en terme de service de régulation et de gestion des bioagresseurs à l˘échelle globale ? 37
VI 2. Effet du déploiement de l'AB a l'échelle d'un paysage viticole sur les taux d'infestations des bioagresseurs, l˘utilisation de produits phytosanitaires et la productivité 37
VI 3. Effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB a l˘échelle locale et paysagère sur les services de régulation naturelle des bioagresseurs au vignoble 38
VI 4. Effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB a l˘échelle locale et paysagère sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels 39
VI 5. Effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB a l˘échelle locale et paysagère sur la structure fonctionnelle des communautés d'araignées en vignoble 39

METHODES
I. DISPOSITIF EXPERIMENTAL 45
II. MESURES ET PRELEVEMENTS EFFECTUES 47
II 1. Comptage des bioagresseurs 47
II 2. Prélèvement des ennemis naturels 48
II 3. Mesure des taux de prédation 48
II 4. Evaluation de l'état du peuplement cultivé 49
II 5. Pratiques culturales 49

CHAPITRE 1
Vers l'intensification écologique : l'agriculture biologique conduite à l'échelle parcellaire augmente les services de régulation des bioagresseurs 51
EVIDENCE FOR A SUCCESSFUL ECOLOGICAL INTENSIFICATION FROM ORGANIC AGRICULTURE 53
1 | Introduction 54
2 | Results 56
2.1 | Higher biological control services in organic than in conventional fields 56
2.2 | Contrasting responses of weeds, pathogens and animal pests to organic farming 57
2.3 | Similar levels of animal pest infestation between organic and conventional fields 58
2.4 | Robustness 58

3 | Discussion 59
4 | Methods 62
4.1 | Literature search 62
4.2 | Study selection 62
4.3 | Data extraction procedure 63
4.4 | Effect size calculation 63
4.5 | Potential causes of variation between effect sizes 63
4.6 | Statistical analysis 64
4.7 | Sensitivity analysis 65
5 | Supporting information 66

CHAPITRE 2

Le déploiement de l'agriculture biologique à l'échelle du paysage permet de maintenir un faible taux d'infestation par les bioagresseurs et des rendements élevés au sein des vignobles 87

DEPLOYMENT OF ORGANIC FARMING AT A LANDSCAPE SCALE MAINTAINS LOW PEST INFESTATION AND HIGH CROP PRODUCTIVITY LEVELS IN VINEYARDS 89

1 | Introduction 90
2 | Materials and methods 91
2.1 | Study sites and design 91
2.2 | Studied pest taxa 92
2.3 | Measurements of pesticide use intensity, crop vigour and crop productivity 93
2.4 | Statistical analyses 93
3 | Results 95
3.1 | Relative effects of the farming system and landscape context on each pest taxa 95
3.1.1 | Mealybugs 97
3.1.2 | Mites 98
3.1.3 | Phylloxera 99
3.2 | Relative effects of the farming system and semi-natural habitats on the pest community 100
3.3 | Crop productivity and management intensity 100
4 | Discussion 101
5 | Synthesis and applications 103
6 | Supporting information 105

CHAPITRE 3

Le déploiement de l'agriculture biologique à échelle locale et paysagère bénéficie aux services de régulation des bioagresseurs au vignoble 115

ENHANCING BIOLOGICAL CONTROL IN VINEYARDS: ORGANIC FARMING AT THE LOCAL AND LANDSCAPE SCALES MATTERS 117

1 | Introduction 118
2 | Materials and methods 122

2.1 | Study sites and design 122
2.2 | Biological control potential 123
2.3 | Description of the vineyard management 124
2.4 | Data analyses 124
3 | Results 126
3.1 | Predation of pest eggs and larvae 126
3.2 | Predation of weed seeds 130
3.3 | Temporal variation of the predation over the growing season 131
4 | Discussion 134
4.1 | Positive effects of organic farming on biological control at multiple scales 134
4.2 | Negative effects of semi-natural habitats on biological control 135
4.3 | Effects of specific farming practices on biological control 135
4.4 | Little support for interactions between local management and landscape composition 136
5 | Conclusions 137
6 | Supporting information 138

CHAPITRE 4

L'agriculture biologique à échelles locale et paysagère impacte plus fortement la structure des communautés d'ennemis naturels que la proportion d'habitats semi-naturels dans les paysages viticoles 143

FARMING SYSTEMS AT LOCAL AND LANDSCAPE SCALES ARE STRONGER DRIVERS OF FARMLAND BIODIVERSITY THAN LANDSCAPE COMPLEXITY 145

1 | Introduction 146
2 | Material and Methods 148
2.1 | Study sites and design 148
2. 2 | Arthropod sampling 148
2.3 | Description of the vineyard management 149
2.4 | Data analyses 149
3 | Results 151
3.1 | Effect of local organic system on natural enemy communities 154
3.2 | Effect of landscape composition on natural enemy communities 155
3.3 | Interactive effect of local organic farming and landscape composition on natural enemy communities 156
3.4 | Interactive effect of the proportion of organic farming and the proportion of semi-natural habitats in the landscape on natural enemy communities 157
3.5 | Effect of local management intensity on natural enemy communities 158
4 | Discussion 159
4.1 | Local management intensity 159
4.2 | Contrasted effects of landscape composition on natural enemy communities 160
4.3 | Interactive effect of local organic farming and landscape composition on natural enemy communities 160
5 | Conclusions et perspectives 161

CHAPITRE 5

Utiliser les métriques fonctionnelles pour expliquer les assemblages locaux des communautés de prédateurs: l'exemple des araignées. 163

IMPACTS DES HABITATS SEMI-NATURELS ET DE L'AGRICULTURE BIOLOGIQUE AUX ÉCHELLES LOCALE ET PAYSAGÈRE SUR LA STRUCTURE FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTÉS D'ARAIGNÉES DES VIGNOBLES 165

1 | Introduction 166
2 | Matériel et Méthodes 167
- 2.1 | Mesure des traits fonctionnels des communautés d'araignées 167
- 2.2 | Calcul des indices fonctionnels des communautés d'araignées 169
- 2.3 | Analyses statistiques 170

3 | Résultats 171
- 3.1 | Description de la communauté 171
- 3.2 | Corrélation entre traits et sélection des traits fonctionnels représentatifs de la variabilité fonctionnelle de la communauté 171
- 3.3 | Effet des variables environnementales sur les indices fonctionnels de chaque communauté 172

4 | Synthèse 174
5 | Perspectives 175
6 | Information supplémentaire 176

DISCUSSION GENERALE 179

I. Bilan des connaissances produites dans ce travail 183
- I 1. Impacts de l'AB appliquée à une échelle locale 183
- I 2. Impacts de la composition du paysage sur le fonctionnement des agrosystèmes viticoles 184
  - I 2 a. Impacts de l'application de l'AB à l'échelle d'un paysage 184
  - I 2 b. Impacts de la proportion d'habitats semi-naturels dans un paysage 185
  - I 2 c. Des interactions observées entre les systèmes de culture locaux et la composition du paysage 185

II. Quels sont les mécanismes sous-jacents ? 187
- II 1. Quel rôle des habitats semi-naturels pour les communautés d˘ennemis naturels et les services de régulation ? 187
  - II 1 a. Les habitats semi-naturels ne sont pas des sources d˘ennemis naturels dans le paysage 187
  - II 1 b. Les habitats semi-naturels fournissent moins de ressources que les vignes 188
  - II 1 c. Ne pas négliger les potentiels effets bénéfiques des habitats semi-naturels sur d˘autres composantes de la biodiversité 189
- II 2. Effet du management local sur la biodiversité et les services 190
  - II 2 a. Impacts de la mise en ˇ uvre de l'AB à l˘échelle locale 190
  - II 2 b. Au de la de l'effet système de culture: Impacts des pratiques a l'échelle de l'itinéraire technique 192
- II 3. L'hétérogénéité "cachée" doit être prise en compte pour la conception de paysages viticoles 194

III. Implications et limites de ce travail 196

IV. Perspectives **199**
IV 1. A court terme **199**
IV 1 a. Relation entre la composition des ennemis naturels et les services de régulation naturelle **200**
IV 1 b. Reconstruire les réseaux trophiques **200**
IV 2. Perspectives à plus long terme **203**
V. Conclusions générales **205**

REFERENCES **207**

ANNEXES **227**
Annexe 1 **229**
Annexe 2 **249**
Biological protection against grapevine moths. A review **250**

INTRODUCTION

I. AGRICULTURE ET BIOVERSITE

I 1. LE ROLE DE L'AGRICULTURE DANS L'ANTHROPOCENE

La population humaine ne cesse d'augmenter. Cependant, au lendemain de la seconde guerre mondiale, le développement de l'agriculture industrielle a permis de diminuer la malnutrition à l'échelle planétaire. En 2016, 815 millions de personnes souffrent encore de malnutrition mais elle est moins liée à un manque de productivité agricole qu'à des manques d'accès à la nourriture, de micronutriments consommés, à une surconsommation calorique, ou à des problèmes de conservation des denrées produites (FAO, 2017). L'incapacité du système alimentaire mondial à nourrir chaque individu est donc principalement causée par la pauvreté et l'instabilité politique de certaines régions du monde (FAO, 2017). Pour l'heure, l'agriculture, *stricto sensu*[1], a donc globalement satisfait la demande mondiale (Tilman *et al.*, 2014; Holt-Gimenez *et al.*, 2012; Foley, 2011a). Cependant, bien que l'agriculture produise en quantité suffisante, la perspective de nourrir plus de neuf milliards d'humains à l'horizon 2050 reste un défi ambitieux. En effet, à l'enrichissement des sociétés humaines, se succèdent des évolutions de leurs régimes alimentaires, les plus riches se tournant davantage vers des denrées carnées, plus énergivores (Godfray *et al.*, 2010; Foley, 2011b; Tilman *et al.*, 2014; Clark *et al.*, 2017).

L'essor de l'agriculture industrielle a principalement reposé sur quatre leviers: l'expansion des terres cultivées, la mécanisation des pratiques culturales, la sélection génétique des espèces cultivées et l'utilisation d'intrants tels que les produits phytosanitaires, les fertilisants et l'eau (Tscharntke *et al.*, 2005). Cependant, nous constatons aujourd'hui que le recours systématique à ces leviers a des conséquences majeures sur l'environnement, menaçant la sécurité alimentaire à long terme (Tscharntke *et al.*, 2012). En effet, l'agriculture telle qu'elle est pratiquée à large échelle, et principalement en Occident et dans les pays émergents, alimente grandement la crise environnementale et la crise de la biodiversité (Sala *et al.*, 2000). Communément appelées "changements globaux"[2], les conséquences négatives de l'agriculture intensive -parmi d'autres secteurs tels que les transports ou l'industrie- impactent significativement le fonctionnement des écosystèmes et les modes de vie des populations humaines les plus vulnérables (Hooper *et al.*, 2005; Diaz *et al.*, 2006; CITEPA, 2015). L'ampleur des répercussions est telle qu'il s'est avéré pertinent de considérer que nous avions changé d'époque géologique pour entrer dans l'Anthropocène (Crutzen et Stoermer, 2006; Smith et Zeder, 2013).

[1] Ensemble des activités développées par l'homme, dans un milieu biologique et socio-économique donné, pour obtenir les produits végétaux et animaux qui lui sont utiles, en particulier ceux destinés à son alimentation.

[2] Les changements globaux correspondent à l'ensemble des modifications d'origine anthropique ayant un impact majeur sur le fonctionnement des écosystèmes. Par exemple : la perte d'habitats naturels, l'augmentation du nombre d'espèces invasives, la dissémination de fertilisants et de pesticides, le réchauffement climatique modifient le fonctionnement des écosystèmes (Hooper *et al.*, 2005).

Encadré 1 : Conséquences de l'intensification des pratiques agricoles

La première conséquence de l'intensification agricole se caractérise par **la forte réduction de la part de l'occupation des sols par les espaces naturels** à l'échelle globale. Les terres agricoles occupent, aujourd'hui, près de 40% de la surface émergée du globe (Foley *et al.*, 2011b). Par exemple, en Asie, l'expansion des palmeraies au cours des 40 dernières années a causé la perte d'approximativement 40 millions d'hectares de forêts en Indonésie et 5 millions d'hectares en Malaisie (correspondant à des pertes de 30 et 20% de forêts pour chaque pays; Wicke *et al.*, 2011). Ce changement d'occupation des sols à large échelle est une des causes majeures du déclin de la biodiversité (Sala *et al.*, 2000; Attwood *et al.*, 2008; Pereira *et al.*, 2012; Newbold *et al.*, 2015). De plus, à plus petites échelles, l'augmentation de la taille des champs diminue l'abondance et la diversité de nombreux taxons (Fahrig *et al.*, 2015).

Deuxièmement, la **mécanisation** des pratiques culturales conduit à la production de gaz à effet de serre. Par exemple, en France, l'agriculture contribue, à hauteur de 16% à l'émission de gaz à effet de serre, dont 8% proviennent des cultures (CITEPA, 2015). De plus, le travail des sols conduit à leur érosion, ce qui réduit leur fertilité et, par lessivage, pollue d'autres écosystèmes, tels que les milieux aquatiques continentaux et océaniques (Carpenter *et al.*, 1998; Munodawafa, 2007).

Troisièmement, l'**amélioration génétique des espèces végétales cultivées**, le plus souvent selon des critères de productivité, a conduit à leur homogénéisation génétique (Tuxill, 1999; FAO, 2008; Glémin et Bataillon, 2009), ce qui augmente potentiellement la vulnérabilité de la production agricole face aux bioagresseurs (Thrupp 2000). A titre d'exemple, l'invasion d'une seule lignée de mildiou de la pomme de terre aurait suffit à anéantir les récoltes en Irlande en 1846 conduisant à une famine de très grande ampleur (Goodwin *et al.*, 1994).

Enfin, l'**utilisation d'intrants (*i.e.* fertilisants, produits phytosanitaires et eau)** a des conséquences bien au-delà des agrosystèmes dans lesquels ils sont utilisés. Par exemple, l'épandage massif de fertilisants a de graves conséquences sur les écosystèmes aquatiques en augmentant leur acidité, leur niveau d'eutrophisation, ce qui limite le nombre d'organismes capables de s'y développer (Camargo & Alonso, 2006). Il a été montré que le ruissèlement de fertilisants jusqu'aux zones côtières contribuait à l'augmentation du nombre de "zones mortes" sur les côtes océaniques. Ces zones correspondent à des zones d'hypoxie voire d'anoxie au sein desquelles le développement de chaînes trophiques est impossible (Diaz et Rosenberg, 2008; Breitburg *et al.*, 2018). Par ailleurs, des produits phytosanitaires ont été retrouvés sur tous les continents (*e.g.* Mitchell *et al.* 2017), ce qui est alarmant car ils peuvent nuire à la biodiversité non ciblée (Theiling & Croft, 1988; Geiger *et al.*, 2010; Rundlöf *et al.*, 2015) et à la santé humaine (Alavanja *et al.*, 2004; Jones *et al.*, 2013). Leur omniprésence est maintenant considérée comme un des déterminants du changement global même si, à ce jour, ils ont été largement moins étudiés que d'autres facteurs (*e.g.* réchauffement climatique; Bernhardt *et al.*, 2017). En parallèle, on recense un nombre important et grandissant de phénomènes de résistance des bioagresseurs (*i.e.*, pathogènes, arthropodes ou plantes) aux produits phytosanitaires, ce qui limite fortement la durabilité de la lutte chimique à long terme (Denholm *et al.*, 2002; Riggi *et al.*, 2016).

Pour ces raisons, un des défis majeurs pour la recherche et pour les acteurs du développement consiste à produire des connaissances pour concevoir des agrosystèmes ayant un faible impact environnemental, notamment sur la biodiversité, tout en produisant suffisamment de ressources pour répondre aux besoins d'une population humaine croissante (Foley *et al.*, 2011b; Tscharntke *et al.*, 2012).

I 2. Conserver la biodiversite: determinants et enjeux

I 2 a. Le declin de la biodiversite

La biodiversité est définie comme l'ensemble des diversités biologiques, ayant cours à différents niveaux d'organisation, qu'ils soient moléculaires, morphologiques, spécifiques, fonctionnelles ou écosystémiques (Diaz *et al.*, 2006). Elle est fortement influencée par

l'agriculture, positivement ou négativement. En effet, certaines pratiques génèrent de l'hétérogénéité spatio-temporelle, qui peuvent lui être bénéfique. Par exemple, l'épandage d'engrais organiques est généralement associé à une plus grande diversité de la faune du sol (Binet *et al.*, 1997; Pérès *et al.*, 1998). De même, l'hétérogénéité de certains paysages agricoles traditionnels peut supporter des niveaux de biodiversité équivalent à des paysages naturels (Altieri *et al.*, 1999). Cependant, l'intensification forte des pratiques agricoles rend actuellement l'agriculture en partie responsable du déclin de la biodiversité observée à l'échelle globale (Van dyck *et al.*, 2009; Sunderland, 2011; Dirzo *et al.*, 2014; Newbold *et al.*, 2015).

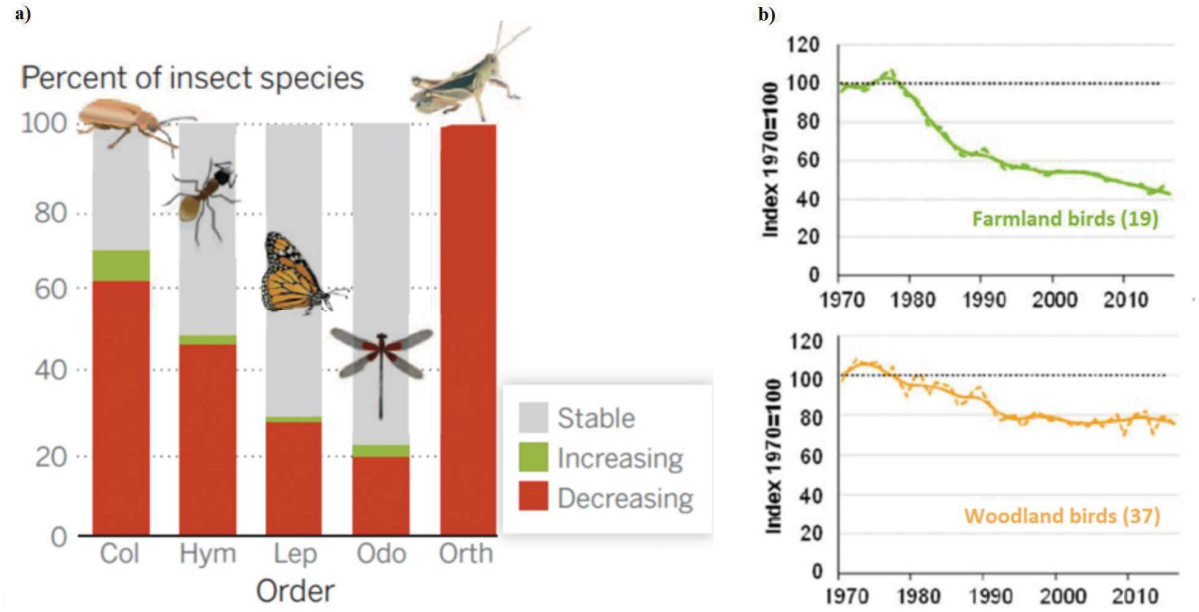


FIGURE 1 | Déclin de la biodiversité. a) Sur l'ensemble des insectes recensés par l'International Union for Conservation of Nature, 33% sont en déclin. Il y a de fortes variations entre les groupes. D'après Dirzo *et al.*, 2014. b) Déclin du nombre d'espèces nicheuses au sein des agrosystèmes au Royaume-Uni depuis les années 1970, comparé au déclin d'espèces inféodées aux habitats boisés. D'après UK Department for Environment Food & Rural Affairs, 2017.

L'amplitude des niveaux de biodiversité a toujours varié au cours du temps, elle connaît des phases de radiation suivies de phases d'effondrement (Raup et Sepkoski, 1982). Malgré ces phases cycliques, au cours des siècles derniers, le taux d'extinction d'espèces et de populations naturelles a fortement augmenté de telle sorte qu'il est admis que nous assistons à une sixième extinction de masse (Barnosky *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2015; 2017) dont l'espèce humaine est en grande partie responsable (Butchart *et al.*, 2010; Newbold *et al.*, 2015, 2016). Pourtant, la biodiversité assure le fonctionnement des écosystèmes desquels les humains dépendent (Cardinale *et al.*, 2012). Son déclin n'est plus seulement considéré comme une conséquence des changements globaux mais est désormais devenu un des déterminants du changement de fonctionnement des écosystèmes, au même titre que l'élévation du niveau de CO_2 par exemple (Hooper *et al.*, 2012; Dirzo *et al.*, 2014; Duffy *et al.*, 2017). A l'heure actuelle, nous ignorons dans quelle mesure les humains seront impactés et capables de s'adapter à ces changements de fonctionnement des écosystèmes (Chapin *et al.*, 2000).

I 2 B. LA BIODIVERSITE REND DE NOMBREUX SERVICES AUX ECOSYSTEMES ET AUX HUMAINS

Lorsque les humains bénéficient, soit directement, soit indirectement, des fonctions remplies par la biodiversité, les fonctions deviennent des services, appelés "services écosystémiques". Ils ont été successivement classés selon différents critères en fonction des auteurs (*e.g.* Daily *et al.*, 1997; Costanza *et al.*, 1997; Millenium Ecosystem Assessment "MEA", 2005; Wallace, 2007; Bennet *et al.*, 2009a). Selon le MEA (2005), il existe quatre types de services, dépendants les uns des autres et des activités humaines.

Premièrement, les services d'approvisionnement, tels que la production de matières premières permettent aux humains de s'alimenter, se vêtir, se chauffer, se déplacer ou se soigner. Par exemple, de très nombreuses espèces de plantes sont utilisées comme sources de médicaments à travers le monde, tant du côté des médecines traditionnelles que des médecines modernes (*e.g.* développement de molécules anti-tumorales ou anti-infectieuses; Rates, 2001; Raskin *et al.*, 2002; Gurib-Fakim, 2006). Par ailleurs, la biodiversité est une ressource en cas d'insécurité alimentaire, elle permet à de nombreux foyers ne bénéficiant pas d'infrastructures ou d'accès à un marché alimentaire de répondre à leurs besoins (*e.g.* Paumgarten & Shackleton, 2009). Elle peut également être une des principales sources de revenus pour les familles (Sunderland, 2011).

Deuxièmement, la biodiversité rend des services dits "culturels" qui correspondent aux bénéfices immatériels fournis par la biodiversité. Le développement du tourisme lié à aux espèces protégées et ses effets sur la sensation de bien-être des touristes est une bonne illustration de ce type de service (Cong *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2014). Des relations positives ont également été trouvées entre biodiversité et valeur esthétique ou attractivité de différents écosystèmes tels que des prairies ou des récifs coralliens[3] (Lindemann-Matthies *et al.*, 2010; Tribot *et al.*, 2016).

Troisièmement, les services d'approvisionnement et culturel (dits "services ultimes", présentés ci-dessus) sont accomplis grâce aux services de support et de régulation. D'une part, les services de support assurent le maintien physique des écosystèmes tels que la formation des sols. D'autre part, les services de régulation correspondent à la régulation des processus écosystémiques et sont, par exemple, la pollinisation ou la régulation naturelle des bioagresseurs. La valeur du service de régulation naturelle des bioagresseurs fourni par les insectes a, par exemple, été estimée à environ 5 milliards de dollars par an à l'échelle des Etats-Unis (Losey et Vaughan, 2006).

[3] Il existe également des contre-exemples qui ont été observés au sein de milieux plus anthropisés tels que les jardins (Dallimer *et al.*, 2012; Qiu *et al.*, 2013).

I 2 c. Les relations positives entre biodiversite et services

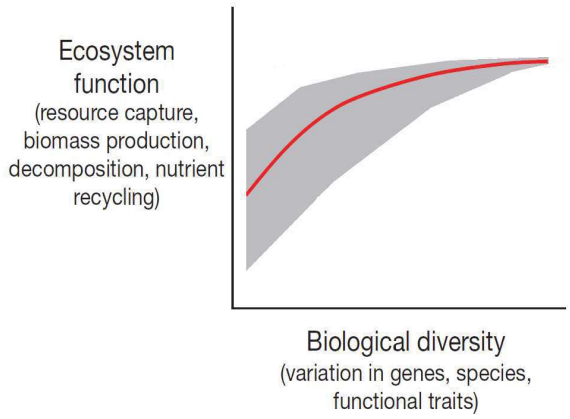


FIGURE 2 | Relation positive entre la biodiversité et l'accomplissement des fonctions écosystémiques et leur stabilité. Adapté de Cardinale *et al.* (2012).

Bien que les relations entre biodiversité et fonctions puissent prendre des formes très variables (Balvanera *et al.*, 2006), globalement, la biodiversité est positivement corrélée à la réalisation des fonctions écosystémiques (Cardinale *et al.*, 2012; Figure 2). Par exemple, une réduction de 20% de la richesse spécifique au sein de prairies pourrait réduire significativement la production de biomasse de l'ordre de 5 à 10% (Hooper *et al.*, 2012). Similairement, une augmentation de la diversité d'organismes entomophages dans les agrosystèmes augmente en moyenne le niveau de régulation des ravageurs (Letourneau *et al.*, 2009). Si ce consensus liant la biodiversité à des fonctions spécifiques est clairement établi, de récentes études renforcent cette relation en démontrant que la biodiversité est également liée à la multifonctionnalité des écosystèmes (Hector et Bagchi, 2007; Allan *et al.*, 2015). Par exemple, Soliveres *et al.* (2016a) montrent qu'en moyenne trois groupes trophiques (parmi neuf groupes considérés)[4] sont impliqués dans la réalisation d'un service écosystémique donné (parmi 14 services évalués). En plus de maximiser le fonctionnement moyen des écosystèmes, la biodiversité augmente en moyenne les stabilités spatiales et temporelles de la réalisation des services écosystémiques (Yachi et Loreau, 1999; Loreau *et al.*, 2003; Isbell *et al.* 2009; Cardinale *et al.*, 2012).

I 2 d. Le role de l'agriculture dans le maintien de la biodiversite

Indispensables au bien-être humain, la préservation de la biodiversité et la production agricole sont liées, il est donc légitime de les traiter conjointement (Chappell et LaValle, 2011; Bennett, 2017), alors qu'ils ont jusque récemment été séparés ou opposés. En effet, malgré l'expansion des aires géographiques protégées et l'augmentation des investissements dans la conservation au cours des dernières années, ces efforts réduisent l'intensité du déclin de la biodiversité mais sans l'arrêter (Butchart *et al.*, 2010; Waldron *et al.*, 2017). De plus, un grand nombre d'espèces vit en dehors de ces milieux protégés et dépend directement des milieux agricoles, ne serait-ce que par un effet d'occupation des sols.

[4] Dans l'article de Soliveres *et al.* (2016a), neuf groupes trophiques ont été étudiés: herbivores épigés, producteurs primaires, décomposeurs microscopiques, herbivores endogés, détritivores, prédateurs épigés, bactériophages, symbiotes de plantes et prédateurs endogés. Et 14 services ont été considérés : biomasse, qualité du fourrage, nitrification décomposition racinaire, biomasse racinaire, rétention de phosphore, colonisation mycchorizienne, stabilité de la structure du sol, abondance des pollinisateurs, régulation naturelle des bioagresseurs, résistance des pathogènes, composition en carbone du sol, richesse des oiseaux et couvert végétal.

L'agriculture a donc un rôle majeur à jouer dans la préservation de la biodiversité et doit se mobiliser sur les questions de conservation (Sunderland, 2011).

I.3. Le compromis entre productivite et biodiversite

A l'origine, les agrosystèmes ont été conçus pour se nourrir, puis, récemment, avec la diminution du nombre d'agriculteurs, l'objectif premier de la gestion des terres agricoles est devenu la productivité. Cette course au rendement s'est faite au détriment de l'accomplissement de toutes les autres fonctions et services rendus par les agrosystèmes, et donc, au détriment de leur durabilité (Foley *et al.*, 2005; German *et al.*, 2017).

I 3 a. La relation negative entre rendement et biodiversite au sein des agrosystemes

Dans les paysages agricoles industriels, productivité et biodiversité sont négativement corrélées (Donald *et al.*, 2001; Donald *et al.*, 2006; Geiger *et al.*, 2010; Gabriel *et al.*, 2013). Cependant, la forme de cette relation varie en fonction des espèces observées. En effet, la relation est plus négative pour les plantes que pour les carabes au sein de cultures annuelles (Geiger *et al.*, 2010; Figure 3). Il a également été montré que les papillons étaient pénalisés par l'augmentation du rendement alors que les syrphes semblaient peu impactés (Gabriel *et al.*, 2013).

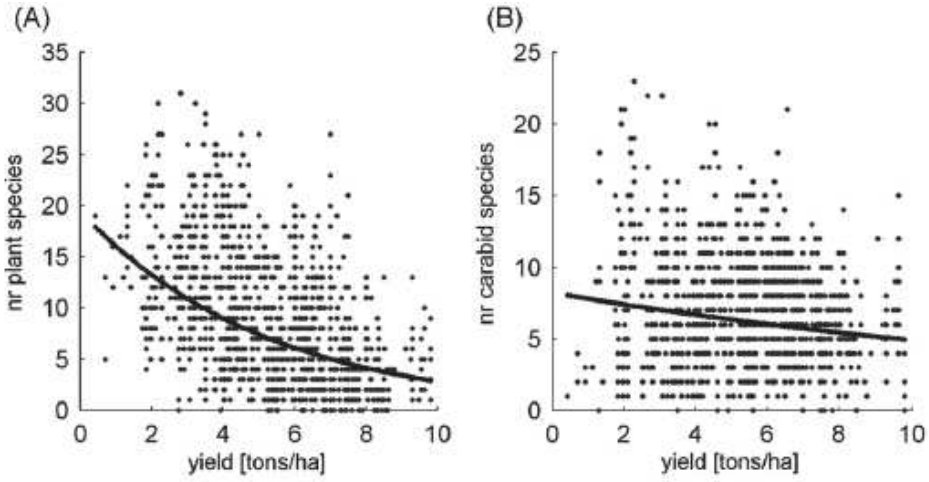


FIGURE 3 | Effet des rendements céréaliers (tonne/hectare) sur A) le nombre d'espèces de plantes sauvages par point d'échantillonnage, B) le nombre d'espèces de carabes par point d'échantillonnage. D'après Geiger *et al.* (2010).

La quantification de cette variabilité des réponses taxonomiques à l'intensification agricole est nécessaire car elle est un paramètre déterminant du succès de la mise en œuvre de scenarii optimaux permettant de concilier biodiversité et productivité (Green *et al.*, 2005). De plus, ces relations ont fait émerger une question qui deviendra fondamentale: pour préserver la biodiversité, faut-il produire intensivement sur de petites étendues spatiales ou produire extensivement sur de grandes étendues spatiales ?

I 3 b. La relation entre productivite et biodiversite se pose a l'echelle du paysage

Cette question anime l'écologie scientifique depuis le début des années 2000 et est au cœur du fameux débat entre "land-sharing" et "land sparing" (*i.e.* "partage des terres" ou "séparation spatiale des terres"). Ce débat s'intéresse au compromis existant entre la préservation de la biodiversité (incluant celle des espaces cultivés et non cultivés) et la productivité agricole à de larges étendues spatiales (Green *et al.*, 2005; Phalan *et al.*, 2011). A l'une des extrémités de ce continuum, l'option de "partage des terres" correspond à la mise en œuvre d'agricultures extensives, plus favorables au développement de la biodiversité. Cependant, ayant un rapport rendement - surface cultivée plus faible que la séparation des terres, le développement de ces agricultures nécessite l'exploitation de plus grandes surfaces, au détriment des espaces non cultivés. A l'autre extrémité, l'option de "séparation des terres" propose de mettre en œuvre une agriculture intensive sur de petites surfaces dans l'objectif d'assurer la production de fibre et de biomasse, tout en les rendant moins favorables à la préservation de la biodiversité. Cette option nécessiterait de plus petites étendues spatiales exploitées à des fins agricoles et donc une meilleure préservation des habitats non cultivés. Phalan *et al.* (2011) et Schneider *et al.* (2014) ont évalué les bénéfices de la mise en œuvre de ces différentes stratégies et ont trouvé que la "séparation des terres" permettrait de sauvegarder un plus grand nombre d'espèces. Cependant, l'implantation d'agricultures a priori moins intensives peut également contribuer à préserver la biodiversité des paysages agricoles (Altieri *et al.*, 1999; Bengtsson *et al.*, 2005; Pretty *et al.*, 2008).

Au delà de ces relations, les stratégies optimales d'allocation des terres sont également dépendantes du contexte régional et du choix de l'étendue spatiale à laquelle elles peuvent être mises en œuvre. Cette dépendance contextuelle complique d'autant plus la définition et l'identification des stratégies optimales (Hodgson *et al.*, 2010; Ekroos *et al.*, 2016; Bennett *et al.*, 2017). Pour ces raisons, il n'existe pas de consensus relatif à l'allocation optimale des terres à des échelles régionales mais de nombreux aspects de ce débat restent à explorer.

En effet, la majorité des études qui ont cherché à évaluer empiriquement l'effet de la mise en œuvre de différentes stratégies se sont majoritairement intéressées à leurs conséquences sur les espèces agrobiontes[5] (mais voir Schneider *et al.*, 2014) alors que l'évaluation de leurs impacts sur la faune des milieux non cultivés pourrait être plus importante dans la mise en œuvre de stratégies gagnantes (Attwood *et al.*, 2008; Schneider *et al.*, 2014). De plus, sachant que les espèces qui bénéficient ou pâtissent de l'intensification présentent des traits communs, tels que de petites tailles corporelles (Diaz, 2006; Phalan *et al.*, 2011; Gámez-Virués *et al.*, 2015), ce débat pourrait davantage s'orienter autour de la description fonctionnelle des communautés "gagnantes" ou "perdantes" de l'intensification agricole. Cette approche permettrait d'augmenter la généricité des conclusions fournies par ces études et donc leur portée (Lavorel *et al.*, 1997).

[5] Espèces agrobiontes : espèces vivant seulement dans les environnements agricoles.

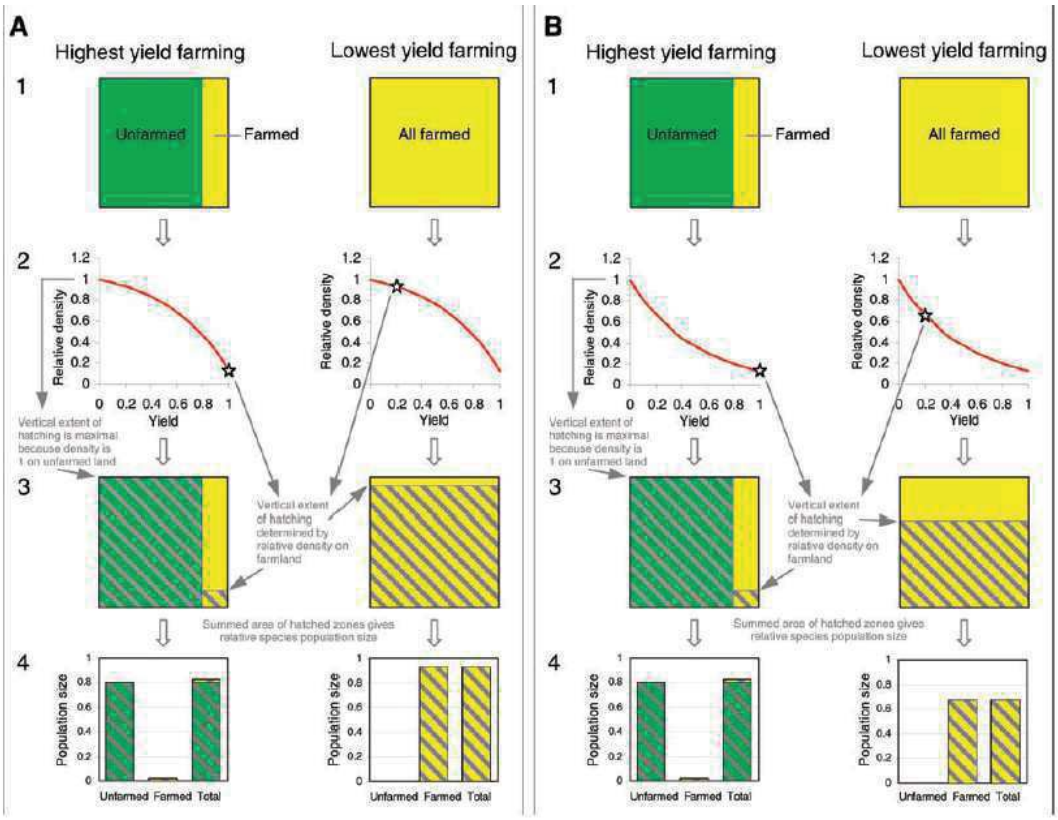


FIGURE 4 | Est-il préférable de faire des cultures extensives sur de grandes surfaces culturales ou des cultures intensives sur de petites surfaces ? Cela dépend de la relation entre le rendement et le densité des espèces. Sur cette figure, sont présentés deux scenarii en A et B. 1) En vert, ce sont les habitats non cultivés et en jaune, ce sont les habitats cultivés, qui varient en proportion dans différents paysages. 2) La densité d'une espèce donnée a une relation de forme convexe (A) ou concave (B) avec le rendement produit au sein d'une parcelle donnée. (A): 3) Si l'espèce est faiblement impactée par de fortes augmentations du rendement, il est préférable de chercher à maximiser les rendements car 4) ils auront peu d'impact sur la densité de l'espèce. (B): En revanche, 3) si l'espèce est fortement impactée par de petites augmentations du rendement, il est préférable de favoriser la présence d'habitats cultivés pour la préserver (4). D'après Green *et al.* (2005).

Aujourd'hui, même si une stratégie optimale unique de conservation n'existe pas, à l'échelle d'un territoire donné, pour la sauvegarde d'espèces particulières, cette question est incontournable. Il est possible de la faire évoluer, en évaluant empiriquement les effets de la mise en œuvre de différents stratégies (Kleijn *et al.*, 2011; Balmford *et al.*, 2012), en intensifiant nos efforts concernant l'évaluation de l'état de la biodiversité des milieux non cultivés et en augmentant la généricité des résultats par le recours à des approches fonctionnelles (voir ci-après le point III 2). Cependant, pour s'extirper de ce dilemme (production - biodiversité), les agrosystèmes doivent désormais être perçus comme des espaces multifonctionnels, ce qui leur permettra par ailleurs d'améliorer leur durabilité (Chappell et LaValle, 2011; Foley *et al.*, 2005; Pretty, 2008).

II. LES AGROSYSTEMES EN PLEINE MUTATION

De part sa relation positive avec la multifonctionnalité des écosystèmes (Hector et Bagchi, 2007), la biodiversité est au cœur de la transformation des agrosystèmes. Dans le paradigme agroécologique, il ne s'agit plus d'écarter la biodiversité des agrosystèmes, mais bien de s'appuyer sur les fonctions écosystémiques qu'elle rend pour concevoir de nouveaux modes de production.

II 1. LA TRANSFORMATION DES AGROSYSTEMES, AU CŒUR D'UN SYSTEME SOCIO-ECOLOGIQUE

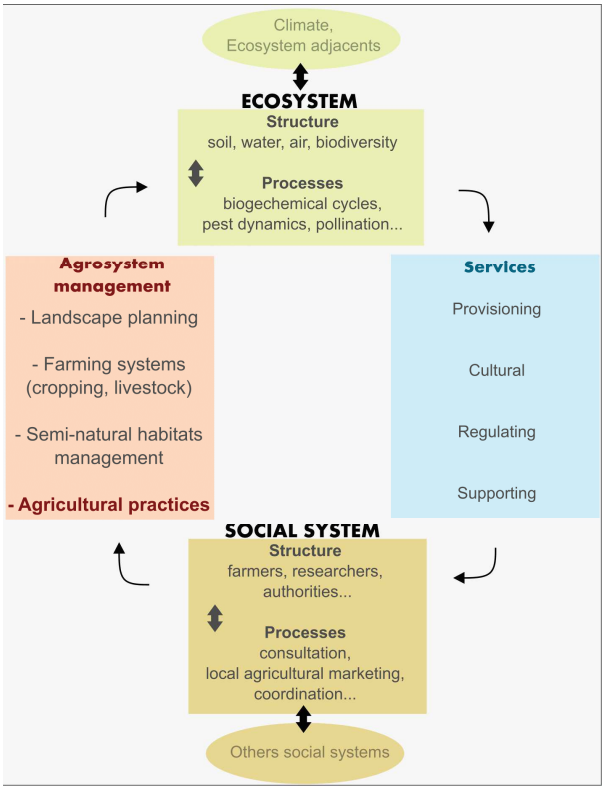


FIGURE 5 | La gestion de l'agrosystème est dépendante de l'ensemble du système socio-écologique. Adapté de Lescourret *et al.* (2015).

On s'accorde à penser qu'il est techniquement possible d'améliorer les performances des agrosystèmes selon différents critères choisis, tels que leur durabilité ou leur capacité à préserver la biodiversité. Cependant, l'agrosystème s'inscrit dans un système multidimensionnel, dit 'socio-écologique' (Ostrom, 2009). Ce système fait intervenir l'écosystème cultivé, les ressources produites, les exploitants et le système de gouvernance (Ostrom, 2009). De ce fait, pour améliorer les performances environnementales des agrosystèmes, il est nécessaire d'intégrer la dimension sociale de leur évolution, en plus de la dimension technique. Par exemple, pour les exploitants, même si l'absence de maitrise technique représente un frein à la conversion à l'AB, la barrière principale concerne le risque économique et notamment la crainte d'une absence de débouchés (Darnhofer *et al.*, 2005; Wheeler *et al.*, 2008). Cet exemple illustre bien le fait que l'évolution des pratiques, seule, est insuffisante pour assurer la transformation du modèle de production. En revanche, elle est indispensable et dépend à la fois des attentes sociétales et de la préhensibilité des innovations techniques qui l'accompagnent (Berthet, 2013; Lescourret *et al.*, 2015).

Dans ce travail, nous nous intéressons seulement à l'évolution des pratiques concernant la dimension "écosystème cultivé".

II 2. FAIRE EVOLUER LA GESTION DES AGROSYSTEMES

II 2 A. L'AGROECOLOGIE COMME CADRE THEORIQUE ET OBJECTIF

Une des clés de la transformation des agrosystèmes consiste à faire évoluer notre perception des paysages agricoles, monofonctionnelle, vers une perception multifonctionnelle (Foley *et al.*, 2005). Cette vision multifonctionnelle correspond à l'augmentation simultanée de la réalisation de multiples fonctions (Barnes *et al.*, 2018).

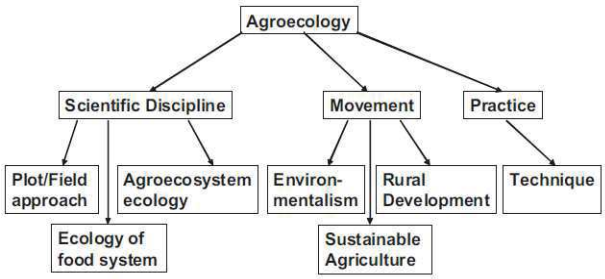


FIGURE 6 | L'ensemble des significations que recouvre l'agroécologie. D'après Wezel et Soldat, (2009).

En ligne avec cette idée, le concept d'agroécologie s'est beaucoup développé depuis le début des années 80 et désigne aujourd'hui à la fois, une discipline scientifique, un mouvement politique et un ensemble de pratiques culturales (Figure 6), dont l'objectif premier est la conception d'agrosystèmes durables et résilients (Altieri, 1989; Altieri ; 1998; Wezel et Soldat, 2009). Dans sa dimension scientifique, l'agroécologie propose d'étudier les systèmes socio-écologiques agricoles [6] de manière holistique, par des approches multi-échelles et transdisciplinaires pour comprendre son fonctionnement (*i.e.* étude des écosystèmes cultivés, de la transformation et la vente des ressources produites, de l'aspect politique et économique, des consommateurs et de la société en général; Francis *et al.*, 2003; Gliessman *et al.*, 2007; Wezel et Soldat, 2009).

En France, le développement de l'agroécologie était une volonté institutionnelle forte du gouvernement 2012-2017. Elle s'est axée autour de la réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires. Ainsi, initié en 2008, le plan ECOPHYTO I avait pour objectif de réduire de 50% la consommation de produits phytosanitaires d'ici 2018. Ces objectifs très ambitieux n'ont pas été atteints et la consommation de produits phytosanitaires a même augmenté de 5% pendant cette période [7] (Tableau 1) mais un cadre opérationnel s'est constitué (Plan ECOPHYTO II, Guichard *et al.*, 2017). Ainsi, dans le prolongement du plan ECOPHYTO I, le plan ECOPHYTO II est né avec les mêmes ambitions que le premier, portées à l'horizon 2025[8].

[6] "Food system" dans la figure 6.

[7] On remarquera toutefois, qu'il ne suffit pas de raisonner uniquement en tonnage de matière active, des changements de formulation pouvant produire la même activité ou nocivité avec des quantités plus faibles.

[8] Ce nouveau plan s'est étoffé en intégrant explicitement tous les acteurs de la filière agricole (intégrant plus largement les composants du système socio-écologique agricole).

QSA (milliers de kg) – usages agricoles						
Fonction	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Herbicide	23 553	24 187	26 651	24 768	24 936	27 805
Fongicide	18 247	16 859	14 563	16 164	17 438	21 168
Insecticides (dont acaricides)	849	865	1 011	966	927	931
Substance de croissance	2 455	2 582	2 482	2 372	2 254	2 614
Nématicide	2 892	3 095	1 513	2 177	2 061	2 515
Autres (Molluscicides, rodenticides, activateur végétal, etc.)	2 975	2 986	2 660	2 888	3 172	3 861

TABLEAU 1 | Evolution des quantités de produits phytosanitaires utilisés à des fins agricoles (en milliers de kilogrammes) au cours de la période 2009 - 2014 en France. Source Plan ECOPHYTO II ; Note de suivi 2015 ECOPHYTO / uipp.org

Dans la pratique, une gestion agroécologique des agrosystèmes nécessite l'existence d'alternatives à l'utilisation des produits phytosanitaires. Une des solutions envisagées repose sur l'optimisation des services écosystémiques pour atteindre des niveaux de productivité suffisants.

II 2 B. LE CONCEPT D'INTENSIFICATION ECOLOGIQUE

L'augmentation de la multifonctionnalité des agrosystèmes et plus particulièrement l'intensification des services de régulation et de support, est communément appelée "intensification écologique" (Doré *et al.*, 2011). Cette optimisation des fonctions remplies par la biodiversité devrait permettre de remplacer, au moins en partie, les effets des produits phytosanitaires, pour atteindre des niveaux de rendement similaires (Figure 7). La mise en œuvre de cette intensification écologique devrait donc permettre de réduire les conséquences environnementales et les externalités négatives des agrosystèmes (Doré *et al.*, 2011; Bommarco *et al.*, 2013).

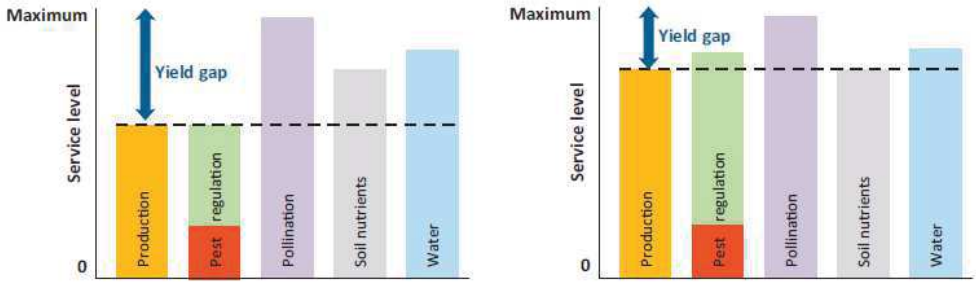


FIGURE 7 | Optimiser les services rendus par la biodiversité pour augmenter la productivité agricole. Théoriquement, l'augmentation des services de régulation naturelle, combinée à l'augmentation d'autres services de régulation tels que la pollinisation, le recyclage de l'eau ou le maintien de l'état sanitaire des sols devrait permettre de réduire le déficit de production. C'est le concept de l'intensification écologique. D'après Bommarco *et al.* (2013).

Pour autant, augmenter l'ensemble des services conjointement n'est pas évident car il existe des contextes paysagers et/ou des pratiques culturales favorables aux uns et, dans le même temps, défavorables aux autres (Mitchell *et al.*, 2015; German *et al.*, 2017). Ainsi, bien que de nombreux exemples laissent à penser que l'intensification écologique est une voie de

recherche prometteuse (Pretty *et al.*, 2008; Pywell *et al.*, 2015), ses performances doivent être plus finement évaluées afin de comprendre la dépendance contextuelle de ses performances et de minimiser les risques liés à sa mise en œuvre (pour les exploitants et la société). De ce fait, il est nécessaire d'identifier les antagonismes et synergies existant entre les différents services de support et de régulation soutenant la productivité (*e.g.* German *et al.*, 2017). Par ailleurs, l'intensification écologique, très conceptuelle aujourd'hui, doit devenir opérationnelle et être transférée en terme de pratiques concrètes de gestion des agrosystèmes. A ce titre, l'agroforesterie, la permaculture et l'AB sont de bons systèmes candidats, qui sont, de surcroit, en expansion (Willer et Lenour, 2016, Tittonnel, 2014). Leur évaluation est donc nécessaire pour l'ensemble de ces raisons.

Dans ce travail nous nous intéressons plus particulièrement à l'évaluation de l'AB.

II.2.c. L'AB ou la mise a l'epreuve d'un concept

L'AB est un courant agronomique, régi par des principes de préservation de la nature, de santé humaine, de justice sociale et de durabilité (International Federation of Organic Agriculture Movement). Les règles de certification varient en fonction des pays mais l'utilisation de produits phytosanitaires et de fertilisants de synthèse est toujours prohibée (Seufert *et al.*, 2017a). Actuellement, l'AB recouvre environ 1% des surfaces agricoles à l'échelle mondiale mais les soutiens politiques et financiers dont elle est l'objet conduisent à une augmentation exponentielle de sa surface depuis quelques années, notamment en France (Figure 8; Eurostat, 2017). En pratique, il est globalement admis qu'une dichotomie stricte entre AB et AC est caricaturale car chacune d'entre elles recouvre un large panel de pratiques (Mehrabi *et al.*, 2017; Shennan *et al.*, 2017). Cependant, il reste pertinent de les comparer car elle peuvent tout de même être discrétisées au regard de l'ensemble de leurs pratiques (Renaud-Gentié *et al.*, 2014; Gosme *et al.*, 2012; Puech *et al.*, 2014). Ceci, par ailleurs, n'empêche pas l'analyse plus fine de la gamme de variation des pratiques et de leurs effets que ces systèmes de culture recouvrent.

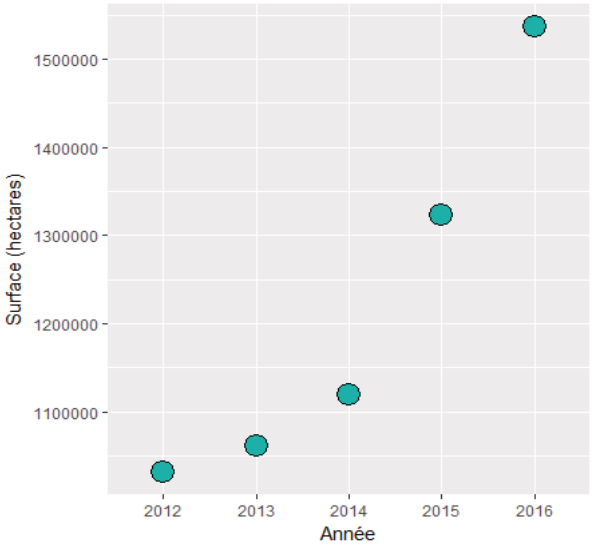


FIGURE 8 | Evolution des surfaces cultivées certifiées en AB. Les données proviennent de Eurostat (2017).

Les avantages de l'AB, comparée à l'AC. L'AB est très souvent utilisée comme mesure agro-environnementale car elle réduit l'utilisation de produits phytosanitaires, favorise la biodiversité au sein des agrosystèmes et améliore l'état sanitaire des sols (Maeder *et al.*, 2002; Schneider *et al.*, 2014; Bengtsson *et al.*, 2005; Garrat *et al.*, 2011; Tuck *et al.*, 2014; Lichtenberg *et al.*, 2017). De plus, elle augmente la réalisation de certains services écosystémiques tels que la pollinisation ou la

séquestration du carbone (Gattinger *et al.*, 2012; Kennedy *et al.*, 2013). Enfin, sur le plan économique et sur le plan de la durabilité, elle est également plus performante que l'AC (Crowder et Reganold, 2015; Muller *et al.*, 2017).

Ses limites. Le développement de l'AB est controversé car elle est, en moyenne, 19 à 25% moins productive que l'AC (Seufert *et al.*, 2012; de Ponti *et al.*, 2012; Ponisio *et al.*, 2015). Elle nécessiterait donc de plus larges surfaces culturales (voir le débat "partage des terres" versus "séparation des terres"; Schneider *et al.*, 2014). De plus, ses intrants minéraux (azote, phosphore et potassium) sont largement dépendants des excédents provenant de l'AC (Nowak *et al.*, 2013) et ses performances énergétiques sont également discutées (Tuomisto *et al.*, 2012; Muller *et al.*, 2017).

De nombreuses questions restent donc ouvertes concernant les performances de l'AB (Trewavas, 2001; Connor, 2008; Reganold et Wachter, 2016; Seufert et Ramankutty, 2017). En effet, la stabilité des performances de l'AB a peu été étudiée alors qu'il a été montré qu'elles varient en fonction du contexte paysager (Winqvist *et al.*, 2011; Tuck *et al.*, 2014). De ce fait, il est impossible de prédire les effets du déploiement de l'AB à l'échelle paysagère. Un des risques principaux concerne notamment la gestion des bioagresseurs qui pourraient bénéficier de la réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires de synthèse à de larges échelles (Adl *et al.*, 2011; Bianchi *et al.*, 2013). De plus, nous ne savons pas si l'AB augmente les services de régulation naturelle alors que leur optimisation est majeure dans un contexte de réduction des produits phytosanitaires. En effet, les études menées à ce sujet ont obtenu des résultats contrastés (Winqvist *et al.*, 2011; Macfadyen *et al.*, 2011; Maalouly *et al.*, 2013; Birkofer *et al.*, 2016; Lefebvre *et al.*, 2016).

Ces questions concernant le déploiement de l'AB restent pour l'heure en suspens. Un nombre très restreint d'études ne s'est pour l'heure intéressé qu'aux conséquences de l'expansion de l'AB à de larges échelles spatiales, il est donc impossible à ce jour de prédire ses conséquences. Pourtant le nombre de paysages agricoles contenant de larges proportions d'AB devraient fortement augmenter dans les années à venir étant donné les soutiens politiques qu'ils reçoivent. Dans le cadre de ce travail, nous nous focaliserons sur l'analyse des effets locaux et des effets de l'augmentation de la surface cultivée en AB dans le paysage sur la gestion des bioagresseurs en terme de taux d'infestation et de taux de régulation naturelle ainsi qu'en terme de conservation de la biodiversité.

II 3. GERER LES BIOAGRESSEURS AVEC MOINS DE PRODUITS PHYTOSANITAIRES

Actuellement, la gestion des bioagresseurs (*i.e.* adventices, pathogènes et ravageurs) repose largement sur l'utilisation de produits phytosanitaires, qu'ils soient de synthèse ou d'origine naturelle. Il a été démontré qu'une utilisation plus parcimonieuse des produits phytosanitaires ne nuirait en rien à la productivité agricole dans de très nombreux cas (Hossard *et al.*, 2014; Gaba *et al.*, 2016; Lechenet *et al.*, 2017) mais l'utilisation de produits phytosanitaires ne cesse pourtant d'augmenter (Tableau 1). Il est très probable que le développement de méthodes alternatives, reposant sur la mobilisation de la biodiversité, puisse aider à inverser la tendance et réduire leur utilisation.

II 3 a. Un large panel de methodes reposant sur le controle biologique

Comme alternative, ou en complément à l'utilisation des produits phytosanitaires de synthèse, la gestion des bioagresseurs peut être envisagée par la combinaison de méthodes défavorisant les populations de bioagresseurs (approches dites "*bottom-up*") ou favorisant la régulation naturelle par les ennemis naturels des bioagresseurs (approches dites "*top-down*")[9]. Les ennemis naturels peuvent être des parasitoïdes, des parasites et des prédateurs. Les méthodes « *bottom-up* » concernent notamment la complexification spatio-temporelle du milieu, l'objectif étant d'accroitre la difficulté des bioagresseurs à localiser leurs ressources, à s'y nourrir ou s'y reproduire (Root, 1973). Par exemple, les cultures intercalaires, la rotation culturale, la plantation de mélange d'espèces ou de variétés font partie de ces méthodes qui ont déjà démontré leur efficacité (Altieri et Letourneau, 1982; Rusch *et al.*, 2010, Reiss et Drinkwater, 2017). En complément, les méthodes « *top-down* » correspondent aux services de régulation des bioagresseurs par leurs ennemis naturels et peuvent prendre différentes formes. Il existe le contrôle biologique classique (*i.e.* introduction d'ennemis naturels exogènes), le contrôle biologique par augmentation (*i.e.* introduction d'ennemis naturels endogènes) et enfin, le contrôle biologique par conservation qui consiste à aménager l'environnement proche et intra-parcellaire de manière à ce qu'il favorise le développement des communautés d'ennemis naturels endogènes (Eilenberg *et al.*, 2001). L'implantation de bandes fleuries ou le maintien d'une couverture végétale en milieu viticole ont par exemple, le plus souvent, un effet positif sur les communautés d'ennemis naturels et sur la régulation des bioagresseurs (English-Loeb *et al.*, 2003; Berndt *et al.*, 2006; Begum *et al.*, 2006; Shields *et al.*, 2016; Rusch *et al.*, 2017).

Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéressons uniquement à la compréhension des leviers permettant d'optimiser la gestion des bioagresseurs à travers (i) les effets directs sur les communautés de bioagresseurs et (ii) la régulation naturelle via les espèces antagonistes naturellement présentes dans l'environnement (i.e., lutte biologique par conservation). De plus nous nous bornons à l'optimisation des services de régulation assurés par les communautés de prédateurs et de parasitoïdes, écartant les régulations assurées par les organismes entomopathogènes.

II 3 b. La difficulte de mettre en œuvre la regulation naturelle par conservation

Pour mobiliser la régulation naturelle par conservation, nous avons besoin de connaissances fondamentales liées à la biologie et à l'écologie des ennemis naturels que nous n'avons pas toujours aujourd'hui. D'une part, nous avons des connaissances assez développées sur certaines communautés de parasitoïdes. Par exemple, les communautés des pucerons et de parasitoïdes des tordeuses de la vigne sont assez bien connues (Sentenac *et al.*, 2011, Moreau *et al.*, 2010; Lohaus *et al.*, 2013; Gagic *et al.*, 2012; Ostman *et al.*, 2001; Rusch *et al.*, 2015a). Cependant, nous n'avons pas encore clairement identifié les communautés de prédateurs impliquées dans les services de régulation (Figure 9). Ces lacunes proviennent en partie du fait que leur identification est laborieuse. Il est souvent nécessaire de combiner plusieurs

[9] Nous n'abordons pas ici toutes les méthodes de lutte chimique telle que la confusion sexuelle ou l'utilisation de kairomones.

méthodes pour détecter des interactions trophiques entre proies et prédateurs (Birkhofer *et al.*, 2017).

Bien que les communautés de prédateurs restent à étudier, nous émettons souvent l'hypothèse que les espèces dites prédatrices, dans leur ensemble, sont de bons candidats pour expliquer des taux de prédation des phytophages et qu'ils peuvent contribuer à réguler les bioagresseurs, même si des interactions directes n'ont pas encore été détectées[10]. De plus, nous avons quelques connaissances sur la nature des interactions s'établissant entre 1) les bioagresseurs et les ennemis naturels, 2) au sein de la communauté d'ennemis naturels et 3) sur les effets des facteurs environnementaux à différentes échelles, sur chacune des deux communautés. Cependant, ces connaissances sont trop limitées pour qu'il soit réellement possible de proposer aux agriculteurs des stratégies de gestion opérationnelle.



Figure 9 | *Pisaura mirabilis* et *Leptorchestes berolinensis consommant une proie*. Photographies de Nicolas Henon et Sophie Chamont

Par ailleurs, les communautés d'ennemis naturels recouvrant une large diversité d'espèces, il représentent également un intérêt pour la conservation de la biodiversité de manière générale, d'autant plus que les espèces situées au sommet des réseaux trophiques sont les plus sensibles face aux changements globaux (Bascompte et Solé, 1998; Voigt *et al.*, 2007).

Ces lacunes concernant les communautés d'ennemis naturels doivent être comblées pour pourvoir mettre en œuvre des stratégies de gestion impliquant la biodiversité et notamment la régulation naturelle par conservation. Pour cela, l'écologie nous fournit un ensemble d'outils permettant de produire des connaissances sur les ennemis naturels qui sont mobilisables pour la construction de paysages agricoles fonctionnels.

III. L'APPORT DE L'ECOLOGIE POUR LA CONCEPTION DE PAYSAGES AGRICOLES FONCTIONNELS : COMPRENDRE LES PROCESSUS

Stimuler la régulation naturelle des bioagresseurs nécessite l'identification des paramètres déterminant cette fonction. La réalisation de cette fonction, dans une parcelle donnée, est dépendante de la biodiversité présente localement et de la biodiversité évoluant autour de la parcelle, à l'échelle régionale (Shurin, 2000; Kleijn *et al.*, 2006). La composition de ces diversités biologiques, à échelle locale et régionale, dépend elle-même des filtres abiotiques et biotiques agissant à différentes échelles spatiales. Localement, ils peuvent par

[10] Il est cependant clair que toutes ne sont pas pertinentes car les proies doivent rencontrer les prédateurs pour qu'ils aient des interactions trophiques (Schmitz *et al.*, 2007).

exemple correspondre au régime de perturbations intra-parcellaire (*e.g.* pratiques culturales) et régionalement, à la structure du paysage et des différents écosystèmes le constituant[11].

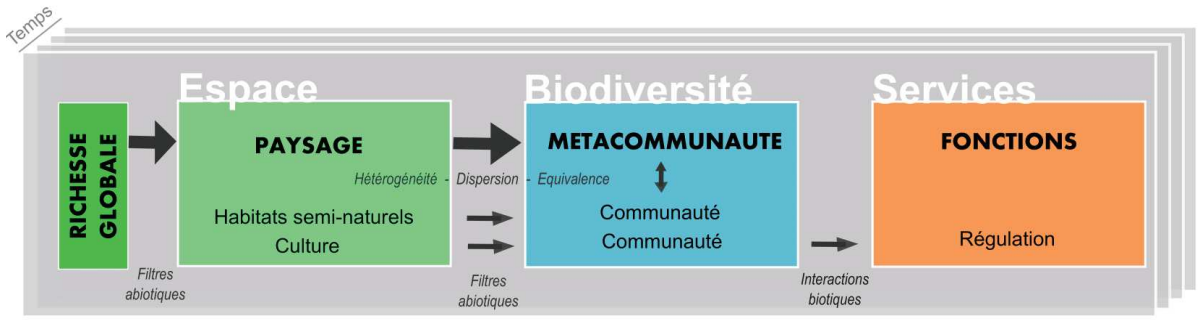


Figure 10 | La provision des services de régulations est dépendante de la biodiversité retrouvée à l'échelle locale et à l'échelle régionale sur lesquelles agissent différents filtres biotiques et abiotiques. L'ensemble de ces interactions varient au cours du temps mais nous ne traitons pas l'aspect temporel dans ce travail.

La discipline scientifique qui s'attache à comprendre les liens entre ces différents compartiments est l'écologie, faisant elle-même appel à différentes sous-disciplines indispensables pour comprendre les processus impliqués dans la réalisation de fonctions telles que la régulation. Ces disciplines, énoncées de manière non exhaustive, sont celles qui seront mobilisées dans ce travail. Elles relèvent de l'écologie des communautés et des métacommunautés, de l'écologie du paysage, de l'écologie fonctionnelle et l'écologie des réseaux d'interactions (de manière marginale ici). Qu'apportent-elles à la conception de paysages agricoles multifonctionnels ?

III 1. L'ECOLOGIE DES COMMUNAUTES : COMPRENDRE LES INTERACTIONS INTERSPECIFIQUES ET LEUR IMPACTS SUR LE FONCTIONNEMENT INTRA-PARCELLAIRE

III 1 A. LA RELATION FILTRES LOCAUX - COMMUNAUTE LOCALE - FONCTION[12]

La composition locale d'une communauté dépendant des filtres abiotiques locaux.

La composition d'une communauté présente au sein d'une parcelle est le fruit de processus locaux tels que l'effet des pratiques culturales qui vont sélectionner différents types d'espèces. Par exemple, le maintien d'une diversité végétale à l'intérieur ou aux abords d'une parcelle agricole influence positivement la communauté d'ennemis naturels et négativement les populations de bioagresseurs (Letourneau *et al.*, 2011; Gurr *et al.* 2016). De plus, au delà des impacts immédiats des pratiques locales, la biodiversité présente à un instant *t* découle de pratiques locales ayant été appliquées depuis plusieurs années au sein des parcelles (Alignier & Aviron, 2017). Par ailleurs, des interactions fines entre les différentes espèces et groupes fonctionnels vont s'établir. Ces interactions peuvent être de différentes natures, à savoir, antagoniste tels que la prédation, la compétition ou le parasitisme, neutre, ou encore

[11] La biodiversité présente à l'échelle régionale est également dépendante de filtres abiotiques agissant à de plus larges échelles, tels que la température ou l'hygrométrie d'une région donnée (Figure 10).
[12] Dans cette partie, nous n'aborderons pas les espèces des interactions intra-spécifiques qui influencent également les interactions biotiques s'établissant au sein d'un habitat (Barabás *et al.*, 2016).

synergique tels que le mutualisme ou la facilitation. Il a été montré que les changements globaux peuvent avoir un impact fort sur la nature des interactions entre espèces (Tylianakis *et al.*, 2008) et que ces interactions biotiques façonnent la composition locale des communautés au sein d'un patch (Hudson et Stiling, 1997; Kaplan et Denno, 2007).

Les communautés locales impactent le fonctionnement de l'écosystème. Généralement, au sein des écosystèmes (*i.e.* à l'échelle intra-parcellaire), il existe une relation positive entre biodiversité et fonctions (Diaz *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2012; Tilman *et al.*, 2014). Cet effet positif de la biodiversité sur le fonctionnement moyen des écosystèmes est lié à plusieurs mécanismes : la complémentarité des niches[13] entre espèces (Loreau et Hector, 2001), qui peut être décrite par la complémentarité des traits fonctionnels[14] des espèces (McGill *et al.*, 2006; Sanders *et al.*, 2015; Deraison *et al.*, 2014) et l'effet d'échantillonnage (Figure 11a; Loreau, 1998).

La **complémentarité des niches** repose sur le principe de compétition exclusive qui suppose que, pour coexister, les espèces doivent occuper des niches différentes (Hutchinson, 1959) et que, de ce fait, des espèces ayant des traits différents auront une manière plus efficace d'exploiter une ressource que des espèces ayant des traits semblables (Loreau et Hector, 2001; Deraison *et al.*, 2015; Gross *et al.*, 2017). Par ailleurs, l'**effet d'échantillonnage** suppose que plus le nombre d'espèces retrouvées dans un habitat est important, plus les probabilités qu'une espèce exploitant très efficacement une ressource (*i.e.* accomplissant une fonction) soit présente au sein de cette communauté. Cette variabilité d'efficacité à exploiter une ressource est également appelé "l'effet identité" (Straub et Snyder, 2006; Straub *et al.*, 2008).

Par ailleurs, la biodiversité est également à associer à une augmentation de la stabilité du fonctionnement des écosystèmes. Ce phénomène est attribué à trois mécanismes: la **facilitation entre espèces**, l'**asynchronie** des espèces et l'**effet portofolio** (Lehman et Tilman, 2000; Loreau et de Mazancourt, 2008; Isbell *et al.*, 2009). En effet, des assemblages d'espèces plus diversifiés sont plus productifs en moyenne et donc le niveau de productivité moyen a une plus grande probabilité d'être assuré dans le temps (Isbell *et al.*, 2009). De plus, la succession temporelle de l'occupation d'une niche donnée par différentes espèces assure la provision de fonction au cours du temps (Loreau et de Mazancourt, 2008). Enfin, l'effet portofolio correspond au fait que les propriétés d'un système réalisées par un ensemble d'espèces sont plus stables avec l'augmentation du nombre d'espèces, par simple effet statistique (Doak, 1998). Par exemple, il a été montré que la diversité des plantes pouvait augmenter la stabilité de réseaux d'interactions au sein des arthropodes car même si certaines populations d'arthropodes déclinent, le fonctionnement général est plus stable (Haddad *et al.*, 2011). Cependant, les effets de l'augmentation de la biodiversité sur la stabilité de fonctionnement des écosystèmes ont été largement moins étudiés que le niveau de

[13] La niche d'une espèce peut être définie de deux manières, par les besoins de l'espèce pour qu'elle puisse se développer et l'impact qu'elle peut avoir sur son développement. C'est un espace en N-dimension permettant de décrire une espèce (Leibold *et al.,* 1995).

[14] Un trait correspond à une propriété mesurable d'un organisme qui est traditionnellement mesurée à l'échelle de l'individu pour être utilisé de manière comparative entre espèces. Les traits fonctionnels des organismes influencent leur performance au sein d'un environnement (McGill *et al.,* 2006).

fonctionnement moyen. Pourtant, au sein d'un écosystème, la stabilité de la provision de certains services tels que la régulation naturelle des bioagresseurs ou la stabilité des récoltes est un réel défi pour la conception de paysages agricoles fonctionnels.

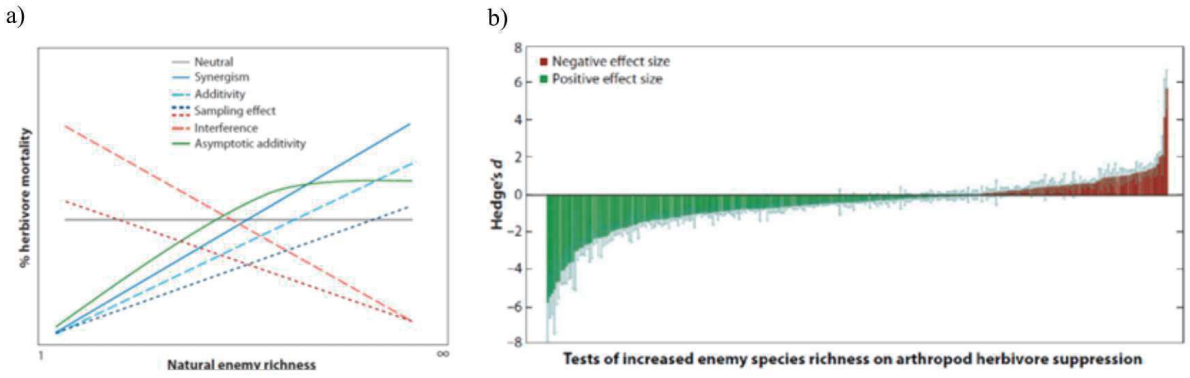


FIGURE 11: a) La nature des interactions biologiques locales influencent la relation entre biodiversité et fonctionnement. b) Nombres de cas (sur 266) pour lesquels la relation entre la biodiversité et la régulation des phytophages est positive (en vert) ou négative (en rouge). D'après Letourneau *et al.* (2009).

La biodiversité n'est pas toujours lié positivement au fonctionnement. Il existe de nombreux cas pour lesquels une relation négative entre biodiversité et fonction a été observée. Par exemple, dans 30% des cas, l'augmentation de la diversité des ennemis naturels est associée à une diminution de la régulation des phytophages (Figure 11b; Letourneau *et al.*, 2009; Griffin *et al.*, 2013). Ces effets ont souvent été attribués à des interactions biotiques antagonistes ou à un effet d'échantillonnage défavorable agissant à l'échelle du patch, autrement dit, des effets liés à la composition des communautés, qui ont peu été étudiés jusqu'à maintenant.

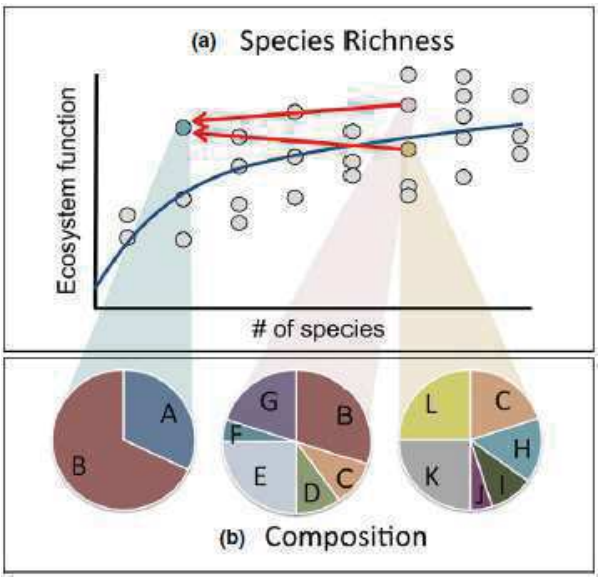


Figure 12 | La relation entre biodiversité et fonctionnement dépend de la composition des communautés. D'après Bannar-Martin *et al.*, 2018.

En effet, bien que les effets de la richesse et de l'équitabilité des ennemis naturels aient été largement explorés (Letourneau *et al.*, 2009; Griffin *et al.*, 2013; Crowder *et al.*, 2010), l'effet de leur composition a très peu été étudié car il est très difficile de le décorréler de l'effet de la richesse (Figure 12). A ce jour, il n'existe pas de consensus concernant les effets relatifs des espèces dominantes et des espèces rares sur la réalisation d'une fonction (Grime *et al.* 1998; Mouillot *et al.*, 2011; Soliveres *et al.*, 2016b).

D'une part, l'hypothèse du "mass-ratio" suggère que les espèces dominantes influencent, à la hauteur de leurs abondances relatives, le fonctionnement des écosystèmes (Grime *et al.*, 1998). D'autre part, il a été proposé que, par complémentarité

fonctionnelle, les espèces les moins abondantes, voire rares, contribueraient significativement au fonctionnement des écosystèmes (Mouillot *et al.*, 2011; Soliveres *et al.*, 2016b). Par ailleurs, la démonstration de l'importance du rôle joué par les espèces les moins abondantes pourrait être un argument supplémentaire pour la préservation de la biodiversité au sein des paysages agricoles car ils pourraient contribuer significativement à la régulation des bioagresseurs[15].

Toujours à l'échelle locale, l'identification de groupes (ou d'espèces) indicateurs du niveau de fonctionnement est également une question d'intérêt (Gotelli *et al.*, 2011). L'identification de tels groupes a un intérêt d'un point de vue fondamental et appliqué, car elle pourrait être utilisée comme un outil de surveillance, voire d'aide à la décision, pour anticiper l'efficience des niveaux de régulation naturelle (*i.e.* si on a une communauté contenant cette espèce ou ce groupe, la régulation devrait être suffisante, donc il est inutile de traiter ou réciproquement).

En réalité, l'intégration de processus opérant à des échelles spatiales plus larges, et notamment à l'échelle de la métacommunauté (i.e. ensemble des communautés coexistant à une échelle régionale et liées par la dispersion des organismes), permet d'éclairer la variabilité des relations entre biodiversité et fonction à de fines échelles spatiales (i.e. parcellaires).

III 1 B. La composition des communautes locales est le fruit de processus operant a plus larges echelles : la theorie des metacommunautes

Au delà de ces filtres locaux biotiques et abiotiques, chaque communauté résulte de dynamiques spatiales s'établissant à l'échelle de la métacommunauté (*i.e.* échelle régionale, Leibold *et al.*, 2004). L'influence de ces dynamiques spatiales sur la composition locale des communautés dépend de trois facteurs: 1) l'hétérogénéité spatiale de la matrice d'habitats (espaces cultivés et non cultivés), 2) la dispersion des organismes au sein de cette matrice et 3) la variabilité des traits entre les organismes ou leur "équivalence" (Logue *et al.*, 2011).

L'intensité avec laquelle chacun de ces trois facteurs influence la composition locale des communautés détermine dans quelle mesure les processus déterministes (adéquation entre les caractéristiques de l'environnement et la niche des espèces) ou stochastiques (processus liés aux paramètres démographiques propres à chaque espèce) impactent l'assemblage local des communautés. Il est clairement établi aujourd'hui que, ni les processus déterministes, ni les processus stochastiques ne permettent, à eux-seuls, d'expliquer les compositions locales des communautés et que l'assemblage des communautés résultent de processus stochastiques et déterministes (Cottenie *et al.*, 2005; Chase et Myers , 2011; Le Provost *et al.*, 2017). Ainsi, les questions se portent plutôt sur l'intensité avec laquelle chacun des trois facteurs influence les compositions locales et dans quelle mesure chacun des quatre paradigmes proposés par Leibold *et al.* (2004) contribue à l'explication des assemblages locaux (Ovaskainen *et al.*, 2017; Leibold *et al.*, 2017) et impacte le fonctionnement des écosystèmes (Bannar-Martin *et al.*, 2018; Encadré 2).

[15] Si les espèces rares contribuent peu à la régulation, cela ne réduit en rien l'enjeu de les préserver.

Encadré 2 : Théorie des métacommunautés (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005; Figure 13)

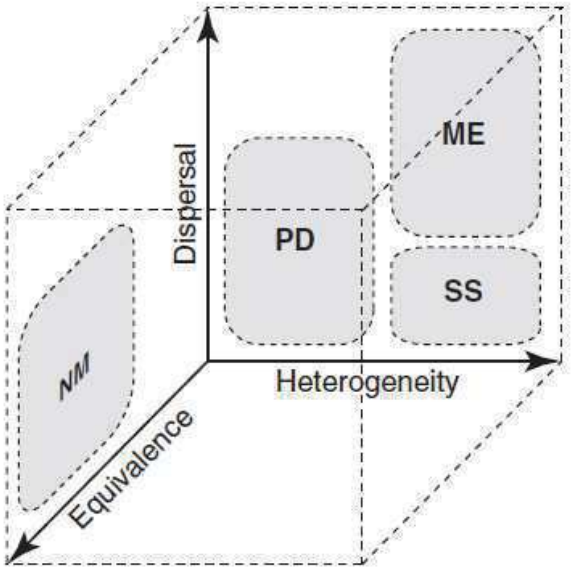


Figure 13 | Représentation des différents paradigmes dans l'espace de la dispersion, de l'hétérogénéité et de l'équivalence entre espèces. D'après Logue *et al.* (2011).

1. Le modèle nul ("NM") suggère que la variabilité des traits entre individus est nulle à l'échelle de la métacommunauté. Les niveaux de fonctionnement local devraient donc être liés à l'abondance des individus et non pas à l'occupation des niches par les différentes espèces (*i.e.* modèle neutre; Hubbel, 2001). **Dans ce cas, la probabilité de trouver une espèce dans une parcelle est indépendante de l'intensité des pratiques locales qui seront menées car c'est la stochasticité (*i.e.* processus démographiques des populations: mort, naissance, immigration et émigration) qui détermine la composition locale des communautés. Dans le cadre de paradigme, l'effort de promotion de la biodiversité doit être maximum à l'échelle régionale.**

2. Le paradigme "patch dynamic" ("PD") est une extrapolation du concept proposé par MacArthur et Wilson (1967) et suggère que les compositions locales résultent d'un compromis entre les espèces compétitrices localement et les espèces ayant de fortes capacités de dispersion. Ce modèle suggère que les filtres d'habitats sont peu discriminants, la compétition est donc faible et permet à des espèces moins compétitives de coexister avec les espèces les plus compétitives, la part de stochasticité est donc moins forte que dans le modèle neutre.

3. Le paradigme du "Mass-Effect" ("ME"), contrairement au paradigme "patch dynamic", suggère qu'il existe un effet structurant du paysage avec des parcelles présentant des filtres différents et plus forts. Grâce à la dispersion, des espèces moins compétitrices peuvent être maintenues au sein d'habitats dans lesquels elles sont peu compétitives. L'assemblage contient donc des espèces adaptées à l'environnement et des espèces moins adaptées. La part de stochasticité est donc encore réduite et dépend du niveau de dispersion des organismes (Pulliam, 1988; Mouquet *et al.*, 2002, 2003a). **C'est au cœur de ce paradigme que s'inscrivent toutes les études qui étudient l'influence des habitats semi-naturels sur la composition des communautés et les fonctions accomplies au sein des paysages agricoles. Plus les habitats semi-naturels occuperaient une part importante du paysage, plus ils seraient en mesure de fournir de la biodiversité aux agrosystèmes et donc de remplir des fonctions.**

4. A l'extrémité déterministe du gradient, le paradigme "species sorting" ("SS"), la dispersion est faible, l'hétérogénéité de l'habitat impacte fortement les assemblages de communautés localement. Les communautés locales devraient donc fortement refléter la forme des niches à occuper. Par ailleurs, on peut même s'attendre à ce que plus l'assemblage d'espèces soit vieux, plus l'adéquation entre l'environnement et les traits des organismes soit importante (Mouquet *et al.*, 2003b; Fukami *et al.*, 2005; Le Provost *et al.*, 2017). **Ce paradigme est au cœur de l'écologie fonctionnelle et suggère que les pratiques qui seront appliquées à l'échelle d'une parcelle auront un impact fort sur la composition des communautés. Dans ce paradigme, l'effort de promotion de la biodiversité doit être maximum à l'échelle locale.**

Concernant l'analyse des assemblages des communautés d'ennemis naturels, l'écologie des métacommunautés offre un cadre conceptuel permettant de considérer l'effet structurant de la biodiversité régionale et de la composition du paysage sur la composition des communautés locales, ce qui influence le niveau moyen et la variabilité du service de régulation intra-parcellaire. Ce cadre offre également la possibilité de comprendre dans quelles mesures les pratiques qui seront conduites à l'échelle locale impacteront la composition des communautés d'ennemis naturels et donc de positionner le curseur de la gestion agricole aux échelles les plus pertinentes.

La quantification de l'impact de chacun des trois facteurs (dispersion, hétérogénéité et équivalence), modelant les assemblages locaux d'espèces, fait appel à différentes sous-disciplines de l'écologie. Ainsi, l'exploration des effets de l'hétérogénéité paysagère sur les assemblages d'espèces, leur dispersion, ou plus largement, sur le fonctionnement des écosystèmes s'inscrit dans le cadre de l'écologie du paysage (Turner *et al.*, 2001). Par ailleurs, l'étude de la variabilité des traits fonctionnels des espèces (ou individus), soit en réponse à leur environnement, soit dans leur capacité à accomplir une fonction, est traitée dans le cadre de l'écologie fonctionnelle (Lavorel *et al.*, 1997; Lavorel et Garnier, 2002). Enfin, de manière complémentaire, l'écologie des réseaux d'interactions permet d'étudier les relations trophiques s'établissant entre différentes communautés locales (proies-prédateurs) avec l'objectif d'augmenter la prédictibilité des niveaux de régulation naturelle (Bohan *et al.*, 2013). Les frontières de ces disciplines sont bien évidemment poreuses mais chacune permet d'apporter ses propres outils pour l'analyse des communautés. Nous résumons ci-après les approches, les concepts et les outils de ces disciplines qui seront par la suite mobilisés dans la suite de ce travail.

III 2. L'ECOLOGIE FONCTIONNELLE: DECRIRE LES ESPECES D'APRES LEURS TRAITS POUR MIEUX PREDIRE LE FONCTIONNEMENT

L'écologie fonctionnelle, se démarquant d'une approche purement taxonomique par la caractérisation des espèces par leurs traits, devrait nous permettre de mieux percevoir la généricité des règles d'assemblage du vivant (McGill *et al.*, 2006). Ainsi, les espèces (ou individus), sont décrits dans un espace fonctionnel, par une multitude de traits qui leur permettent, soit de répondre à la variabilité environnementale (appelés "trait de réponse"), soit d'assurer une fonction ("trait d'effet"; Lavorel & Garnier, 2002; Suding *et al.*, 2008). L'ensemble de ces traits décrit les niches des individus (McGill *et al.*, 2006) et devrait donc être la résultante de processus déterministes, d'adaptation à l'environnement (en majorité). Cette approche est particulièrement intéressante pour l'étude de l'impact des changements globaux (homogénéisation de la biodiversité, remplacement d'espèces natives par des espèces invasives) car elle pose l'hypothèse que c'est moins l'identité taxonomique des espèces, mais leur composition en traits, qui permettra de prédire le niveau de fonctionnement. De plus, cette approche permet de comparer des communautés constituées d'espèces différentes[16]. En effet, de nombreuses études empiriques montrent qu'une description fonctionnelle des

[16] Une hypothèse sous-jacente à l'écologie fonctionnelle est que la composition des individus retrouvée à l'échelle d'un patch est le fruit d'une évolution entre l'environnement et les espèces dans leur milieu.

communautés a un pouvoir explicatif plus important qu'une description taxonomique (Diaz *et al.*, 2006; Gámez-Virués *et al.*, 2015; Rusch *et al.*, 2015b; Lefcheck et Duffy, 2015; Gagic *et al.*, 2015).

Dans le cadre de l'intensification agricole, il est souvent impossible de prédire si une espèce donnée va répondre positivement ou négativement à telle ou telle pratique. Cependant, par l'identification de traits spécifiques, la prédiction quant à la réponse d'un taxon donné est meilleure, permettant ainsi d'aiguiller un peu plus finement les choix de gestion à l'échelle territoriale. Il a notamment été montré que les espèces les plus menacées avaient des traits communs tels que de longues durées de vie ou de pauvres capacités à se disperser (Kotiatho *et al.*, 2005). *A contrario*, des espèces ayant des croissances rapides, de larges tolérances environnementales ou des petites tailles peuvent être favorisés par l'intensification agricole (McKinney et Lockwood, 1999; Gàmez-Virués *et al.*, 2015). L'écologie fonctionnelle devrait donc permettre d'identifier des taxons à risque d'extinction forts, associé au développement de telle ou telle pratique. Cette discipline offre donc des outils permettant de répondre à un enjeu fort de préservation de la biodiversité au sein des agrosystèmes.

De plus, combinée à la théorie des métacommunautés, l'écologie fonctionnelle est un moyen de quantifier la part déterministe des processus impliqués dans l'assemblage des communautés locales et la part déterministe expliquant les taux de régulation (*e.g*. Le Provost *et al.*, 2017). Le première étape correspond donc à la sélection de traits au sein de différents paysages et la deuxième consiste à identifier les traits permettant d'optimiser les niveaux de régulation naturelle en utilisant, par exemple, une approche par "trait matching" (adéquation entre traits de différents groupes, tels que différents niveaux trophiques par exemple) comme il a déjà été fait pour certaines fonctions telles que l'herbivorie ou la pollinisation (Deraison *et al.*, 2015; Bartomeus *et al.*, 2016).

Partant du principe que tout ce qui se passe au sein des agrosystèmes n'est pas le fruit du hasard, l'écologie fonctionnelle devrait nous permettre d'augmenter la prédictibilité du fonctionnement des agrosystèmes, en réponse à la composition des habitats et à la composition des communautés présentes au sein des agrosystèmes. L'écologie du paysage nous permettra de mieux décrire ses habitats.

III 3. L'ECOLOGIE DU PAYSAGE : EVALUER L'INFLUENCE DE LA STRUCTURE PAYSAGERE SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTES OU LE FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES

III 3 a. DECRIRE LES PAYSAGES : COMPOSITION, CONFIGURATION, FRAGMENTATION

L'écologie du paysage a pour objectif de mesurer l'impact des structures paysagères sur les processus écologiques (Turner *et al.*, 2001). Elle repose sur l'idée que les paysages sont hétérogènes et que cette hétérogénéité affecte les processus écologiques (Turner *et al.* 2001). Cette hétérogénéité peut être décrite en terme de composition (*i.e.* combien d'habitats homogènes contient la matrice paysagère?) ou en terme de configuration (*i.e.* les d'habitats sont-ils distribués de manière aléatoire au sein de la matrice ou existe-t-il des patrons d'agrégation? Fahrig *et al.*, 2011; Figure 14). De plus, l'effet de la fragmentation des paysages (décrit l'éloignement entre les différents types habitats) a beaucoup été étudié en biologie de la

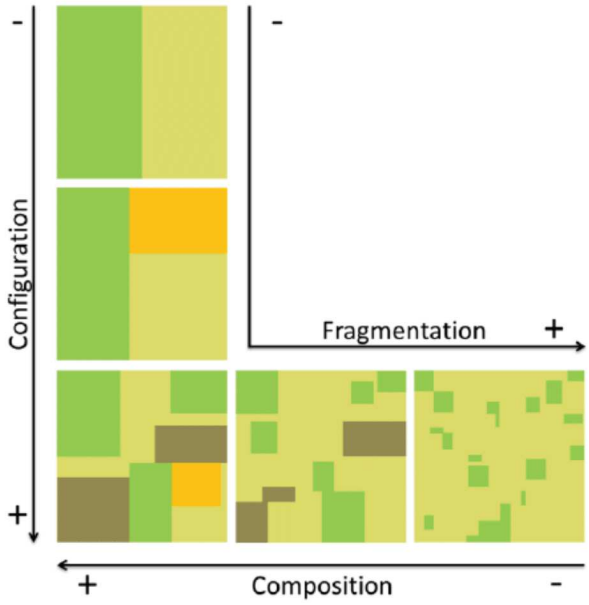


FIGURE 14 | Principaux indices de structuration paysagère : composition (diversité des types d'habitat dans le paysage), configuration et fragmentation du paysage. D'après Le Provost, 2016.

conservation, notamment pour évaluer l'impact de la dégradation de certains habitats sur des espèces données (*e.g.* Taylor *et al.*, 1993; Gascon et Lovejoy, 1998; Fahrig, 2003; Rossetti *et al.*, 2017).

Au sein des matrices agricoles, si certaines espèces sont strictement dépendantes d'un seul type d'habitat (qu'il soit cultivé ou non cultivé), d'autres espèces dépendent de deux types d'habitats, telles que l'alouette des champs (Miguet *et al.*, 2013). Ainsi, si deux types d'habitats apportent des ressources différentes, il s'agit de "complémentation", alors que si deux habitats apportent des ressources semblables, il s'agit de "supplémentation" (Fahrig *et al.*, 2011). Au sein des matrices agricoles, de nombreux parasitoïdes dépendent des habitats semi-naturels pour l'hivernation et dépendent de la disponibilité des bioagresseurs pour déposer leurs larves (Landis *et al.*, 2000; Rusch *et al.*, 2010). Cependant, au delà d'un certain seuil d'hétérogénéité, la diversité des espèces devrait diminuer car la couverture de chaque type d'habitat pourrait être insuffisante pour permettre le développement des espèces (Concepción *et al.*, 2008). Il est donc question d'identifier le niveau d'hétérogénéité profitant à un maximum d'espèces pour la conservation et, par ailleurs, de savoir quel type d'hétérogénéité (composition ou configuration) favorise les espèces impliquées dans la réalisation de certaines fonctions telles que la régulation naturelle des bioagresseurs (*e.g.* Fahrig *et al.*, 2015; Martin *et al.*, 2016).

Une question fondamentale en agroécologie concerne notamment la composition des paysages permettant de maximiser les communautés d'ennemis naturels. Il a été démontré que les communautés d'ennemis naturels étaient, en moyenne, favorisées par la présence d'habitats semi-naturels dans les paysages (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Veres *et al.*, 2013). Cependant, il existe de nombreux cas pour lesquels leur présence ne permet pas d'augmenter l'abondance ou la diversité des ennemis naturels et peut même bénéficier aux communautés de bioagresseurs (Tscharntke *et al.*, 2016; Rusch *et al.*, 2013). De plus, la diversité des pratiques culturales dans une matrice agricole peut également impacter la composition des communautés d'ennemis naturels et de bioagresseurs mais la description de cette diversité a pour l'heure été beaucoup moins étudiée que l'effet de la présence d'habitats semi-naturels (Vasseur *et al.*, 2013). Il n'existe pas de consensus concernant la composition de paysages permettant d'optimiser la protection des plantes aujourd'hui, même s'il est globalement admis que la présence d'habitats semi-naturels au sein des paysages agricoles est en générale bénéfique pour augmenter la multifonctionnalité des agrosystèmes (Veres *et al.*, 2013; Shackelford *et al.*, 2013).

III 3 b. Choisir l'etendue spatiale et le grain d'analyse

La difficulté de décrire avec pertinence la fonctionnalité des paysages repose sur deux facteurs à considérer: l'étendue spatiale et le grain. D'une part, il a été montré que de nombreuses études n'ont pas décrit l'hétérogénéité du paysage à des étendues spatiales pertinentes pour les espèces ciblées, ce qui peut conduire à des conclusions erronées sur les effets réels du paysage (Jackson et Fahrig, 2015). En effet, l'effet réel du paysage sur une espèce donnée doit être considéré à l'échelle à laquelle elle le perçoit, c'est-à-dire à l'échelle de son rayon de dispersion (Figure 15; Jackson et Fahrig, 2012; Miguet *et al.*, 2016). D'autre part, la définition du grain est aussi cruciale et doit s'adapter à la taille et aux capacités de déplacement des organismes concernés. On imagine facilement que le paysage ne peut pas être défini de la même manière pour un lombric que pour une chauve-souris (Jackson et Fahrig, 2015).

De ce fait, l'écologie du paysage nous fournit des outils pour décrire et catégoriser les paysages de manière standardisée. Ces descriptions sont d'ailleurs à mettre en corrélation avec les traits de dispersion des organismes suivis pour estimer l'adéquation entre la qualité du paysage et les abondances et diversités des communautés d'ennemis naturels. D'un point de vue appliqué, des descriptions paysagères peuvent être ensuite utilisées pour proposer des stratégies de gestion des paysages, adaptées à la préservation de la biodiversité des paysages agricoles et à l'optimisation des services de régualtion naturelle.

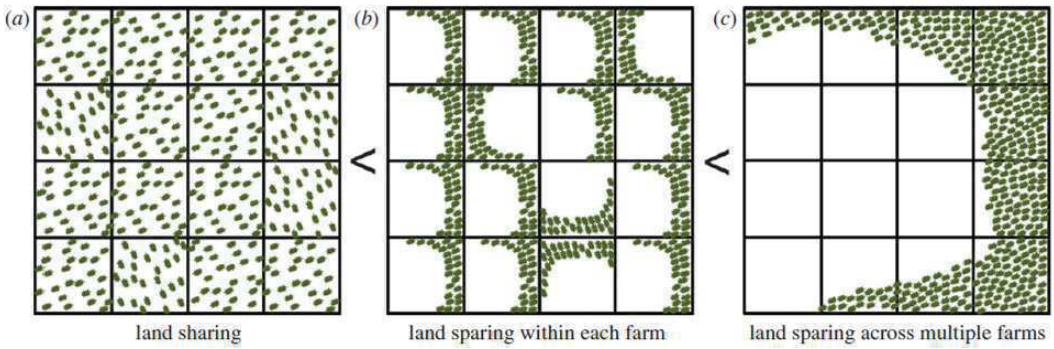


FIGURE 15 | A quelle échelle spatiale estimer l'hétérogénéité spatiale pour favoriser la biodiversité (dont les ennemis naturels) au sein des paysages agricoles ? Il y a autant d'habitats semi-naturels dans ces trois paysages (a,b,c) mais l'hétérogénéité varie en fonction de l'échelle à laquelle elle est calculée. D'après Balmford *et al.* (2012).

Dans le cadre de ce travail, à ce jour, nous avons seulement quantifié l'hétérogénéité du paysage en terme de proportion d'habitats semi-naturels ou en terme de proportion de parcelles conduites en AB. Nous faisons l'hypothèse que les paysages contenant beaucoup d'habitats semi-naturels et beaucoup d'AB sont des paysages de meilleure qualité pour un large panel d'ennemis naturels. Ces paysages devraient donc fournir des niveaux de régulation naturelle élevé.

III 4. L'ecologie des reseaux d'interaction

Au delà des approches fonctionnelles qui peuvent nous donner des indications corrélatives sur les relations entre biodiversité et fonctionnement, l'utilisation d'approches

complémentaires, permettant d'identifier les liens directs entre les bioagresseurs à réguler et leurs ennemis naturels, peut également être d'un grand intérêt (Bohan *et al.*, 2013). Nous reviendrons sur l'intérêt de ces approches dans les perspectives de ce travail.

De manière synthétique, ce que l'écologie apporte à la conception des paysages agricoles:

- **L'écologie des communautés - métacommunautés offre un cadre conceptuel permettant de comprendre en quoi les interactions se déroulant à de fines échelles spatiales dépendent de processus opérant à de plus larges échelles spatiales.**
- **L'écologie fonctionnelle nous permet de décrire les espèces par des moyens transversaux (et donc plus transférables et généraux) que la classique description taxonomique.**
- **L'écologie du paysage nous offre des outils de description de la matrice paysagère et ainsi d'adapter la gestion des paysages à des échelles correspondant à la capacité de dispersion des organismes ciblés.**

IV. QUEL EST L'IMPACT DES PRATIQUES LOCALES ET DE LA COMPOSITION DU PAYSAGE SUR LES COMMUNAUTES D'ENNEMIS NATURELS ET LA GESTION DES BIOAGRESSEURS ?

Un corpus de connaissances important existe désormais à propos des processus locaux et paysagers déterminants, seuls ou en interaction, les niveaux de biodiversité et de régulation naturelle des bioagresseurs au sein des agrosystèmes. Nous en faisons ici une rapide synthèse.

IV 1. LES CONSEQUENCES DE LA MISE DE L'AB A L'ECHELLE LOCALE SUR LA BIODIVERSITE ET LES SERVICES

A l'échelle de la parcelle, l'AB augmente en moyenne la biodiversité d'environ 30%, et la diversité des prédateurs de 10 à 15% sur l'ensemble des cultures (Bengtsson *et al.*, 2005; Garrat *et al.*, 2011; Tuck *et al.*, 2014; Lichtenberg *et al.*, 2017). Cependant à ce jour, nous ne savons pas dans quelle mesure ces effets bénéfiques conduiront à des effets positifs sur la régulation naturelle des bioagresseurs car les études menées sur le sujet ont obtenu des résultats relativement contrastés (Winqvist *et al.*, 2011; Maalouly *et al.*, 2013; Birkhofer *et al.*, 2016). Nous savons très partiellement dans quelle mesure l'AB impacte les niveaux d'infestations des bioagresseurs alors que ce point est critique pour les agriculteurs (Darnhofer *et al.*, 2005). Les parcelles en AB seraient soumises à de plus fortes pressions par les adventices et les insectes phytophages mais nous ne savons pas si le contrôle d'autres arthropodes phytophages, des nématodes et des pathogènes est aussi efficace dans les parcelles en AB que dans les parcelles en AC (Bengtsson *et al.*, 2005; Garrat *et al.*, 2011; Tuck *et al.*, 2014; Van Bruggen et Finckh, 2016). Il a été suggéré que les parcelles en AB auraient un meilleur contrôle des pathogènes du sol grâce à leur meilleur état structurel et microbiologique mais aucune étude n'a testé cette hypothèse (Liu *et al.*, 2007; Van Bruggen et Finckh, 2016). Les questions relatives à la performance de l'AB concernant la gestion des

bioagresseurs et les services de régulation naturelle n'ont pas trouvé de réponses à ce jour et doivent donc être étudiées.

IV 2. L'EFFET DE LA COMPOSITION DU PAYSAGE SUR LA BIODIVERSITE ET LES SERVICES

IV 2 A. L'EFFET DU DEPLOIEMENT DE L'AB A LARGES ECHELLES

Du fait des soutiens politiques et financiers, de plus en plus de paysages devraient contenir de larges proportions d'AB dans un futur proche. Il a été montré que le déploiement de pratiques culturales appliquées à de larges échelles, tels que l'épandage d'insecticides, pouvait impacter la distribution des bioagresseurs à de larges échelles spatiales (Meehan *et al.*, 2011). Cependant, nous ne connaissons pas les effets du déploiement de l'AB sur les prédateurs, les services de régulation et les bioagresseurs.

En considérant que les parcelles conduites en AB et les parcelles conduites en AC sont de qualités différentes pour les organismes qui y vivent (l'intensité de l'utilisation des produits phytosanitaires est en moyenne plus faible au sein des parcelles en AB qu'au sein de parcelles conduites en AC; Butault *et al.*, 2010; Schneider *et al.*, 2014; Delière *et al.*, 2016); le déploiement de l'AB à l'échelle d'un paysage pourrait entrainer un effet cumulatif et positif sur la survie des individus, qu'ils soient prédateurs ou bioagresseurs. Par effet de débordement[17], ces effets pourraient se répercuter sur les parcelles voisines conduites en AC. Il est également possible que le contrôle des bioagresseurs au sein des parcelles en AB dépendent en réalité de l'application de produits phytosanitaires de synthèse effectuée au sein des parcelles en AC et qu'au dessus d'un certain seuil, l'augmentation de la proportion d'AB dans le paysage pourrait réellement profiter aux bioagresseurs (Adl *et al.*, 2011; Bianchi *et al.*, 2013).

A ce jour, les études ayant évalué l'effet du déploiement de l'AB à de larges échelles spatiales, ont montré des effets contrastés sur la biodiversité, variant en fonction des groupes taxonomiques observés (Gabriel *et al.*, 2010; Holzschuh *et al.*, 2008; Henckel *et al.*, 2015; Petit *et al.*, 2016; Inclán *et al.*, 2015; Diekötter *et al.*, 2010; 2016). Cependant, aucune étude ne s'est pour l'instant conjointement intéressée aux bioagresseurs, aux prédateurs et aux services de régulation naturelle (voir Ricci *et al.*, 2009; Gosme *et al.*, 2012; Puech *et al.*, 2015 pour certaines composantes de cette question). L'effet de l'expansion de l'AB sur le niveau de services a seulement été évalué par une seule étude s'intéressant à la prédation des graines dans des cultures annuelles (Diekötter *et al.*, 2010). De plus, parmi ces études, certaines n'avaient pas pour objectif principal de tester l'effet de la proportion d'AB ou n'ont pas décorrélé les effets de la proportion d'AB des effets de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage (*e.g.* Ricci *et al.*, 2009; Gosme *et al.*, 2012; Puech *et al.*, 2014), ce qui fait qu'il est parfois difficile de conclure sur les effets réels de l'augmentation de la proportion d'AB dans le paysage. Ainsi, dans le contexte actuel, il est nécessaire d'évaluer l'effet du

[17] Effet de débordement ou "*spillover*" désigne la capacité d'un habitat très productif à fournir des organismes aux habitats adjacents moins productifs (Rand *et al.*, 2006).

déploiement de l'AB, indépendamment de la proportion d'habitats semi-naturels, sur la gestion des bioagresseurs et la biodiversité[18].

IV 2 B. L'EFFET DE LA PROPORTION D'HABITATS SEMI-NATURELS SUR LA BIODIVERSITE ET LES SERVICES

Comparé à l'effet du déploiement de l'AB à l'échelle d'un paysage, l'effet de la composition en habitats semi-naturels au sein d'un paysage donné (que nous nommons aussi "complexité du paysage" dans ce travail) a été plus étudiée. En général, la proportion d'habitats semi-naturels influence positivement la biodiversité (abondance et richesse spécifique) des ennemis naturels et les services de régulation naturelle, tout en impactant peu les populations de bioagresseurs (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Veres *et al.*, 2013; Rusch *et al.*, 2016a).

La présence d'habitats semi-naturels peut avoir un effet bénéfique sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels présents au sein des agrosystèmes, par effet de débordement (Rand *et al.*, 2006; Thomson et Hoffmann, 2009; 2013). Il a également été montré que les habitats semi-naturels peuvent jouer le rôle de réservoir ou fournir des ressources et des refuges aux ennemis naturels (Settle *et al.*, 1996; Landis *et al.*, 2000; Nicholls *et al.*, 2001; Bianchi *et al.*, 2006). De plus, la présence d'habitats semi-naturels peut fournir des individus aux agrosystèmes de manière à ce que la structure fonctionnelle de certaines communautés d'arthropodes soit impactées (Winqvist *et al.*, 2014; Le Provost *et al.*, 2017). Le Provost *et al.* (2017) ont par exemple montré que la présence d'habitats boisés et de luzerne dans le paysage augmentait la diversité fonctionnelle des traits liés à l'acquisition de la ressource chez les criquets.

Par ailleurs, il a également été montré que l'augmentation de la complexité du paysage augmentait les services de régulation naturelle des bioagresseurs (Rusch *et al.*, 2016a). En effet, il a été démontré que la régulation naturelle des pucerons était augmentée d'en moyenne 46% dans les paysages complexes comparés aux paysages plus homogènes (Rusch *et al.*, 2016a). Il est donc globalement admis que le maintien d'habitats semi-naturels a un effet positif sur les communautés d'ennemis naturels et sur les services de régulation naturelle.

Pourtant, de nombreuses études ont montré que la complexité du paysage ne permettait pas toujours d'augmenter la diversité d'un certain nombre de taxons ou les services de régulation des bioagresseurs (Tscharntke *et al.*, 2016). Tscharntke *et al.* (2016) ont proposé cinq hypothèses pour expliquer l'inefficacité des habitats semi-naturels à augmenter les services de régulation naturelle au sein des agrosystèmes :

- Les bioagresseurs n'ont pas d'ennemis naturels efficaces dans le cortège régional d'ennemis naturels.
- Les habitats semi-naturels sont de meilleures sources pour les bioagresseurs que pour leurs ennemis naturels.
- Les habitats cultivés fournissent plus de ressources pour les ennemis naturels que les habitats semi-naturels.

[18] Il est souvent difficile de décorréler les effets de la proportion d'AB dans le paysage de la proportion d'habitats semi-naturels car elles sont corrélées (Gabriel *et al.*, 2009; Norton *et al.*, 2009).

- Les patchs d'habitats semi-naturels ne sont pas assez volumineux ou ne sont pas agencés dans l'espace de manière à fournir des communautés d'ennemis naturels assez importantes.
- L'intensité des pratiques empêche l'établissement d'ennemis naturels et leur régulation naturelle au sein des agrosystèmes.

De plus, il est également possible que la nature des agrosystèmes étudiés impactent les effets des habitats semi-naturels. Ainsi, les cultures pérennes, plus stables, pourraient fournir des habitats plus favorables aux ennemis naturels. Ainsi, leur fonctionnement serait donc moins influencé par la présence d'habitats semi-naturels que les cultures pérennes (Batáry *et al.*, 2011).

IV 3. LES EFFETS D'INTERACTION ENTRE LES VARIABLES LOCALES ET PAYSAGERES

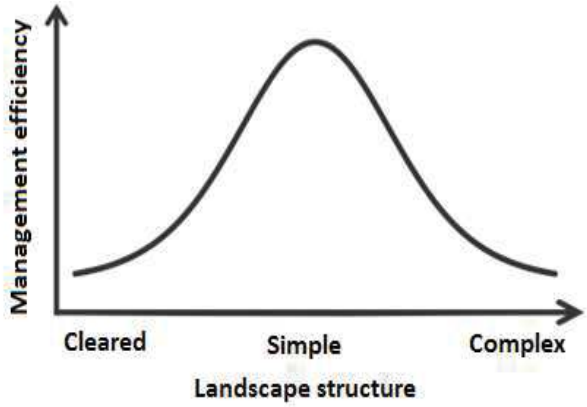


Figure 16 | Hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage. D'après Concepción *et al.* (2008), Tscharntke *et al.* (2012).

D'après l'hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage (Figure 16), les effets locaux de l'AB seraient modulés par les effets de la composition du paysage (Concepción *et al.*, 2008; Tscharntke *et al.*, 2012b). Dans les paysages très simples, contenant peu d'habitats semi-naturels, le cortège d'espèces régional serait si faible que l'effet de l'AB ne permettrait pas d'augmenter la biodiversité au sein des parcelles. A l'inverse, dans les paysages très complexes, le cortège d'espèces serait déjà maximal et la mise en œuvre de pratiques plus douces aurait donc un effet marginal comparé à l'effet de la composition du paysage. Ainsi, au sein de paysages de niveaux intermédiaires de complexité, le cortège régional d'espèces bénéficierait à la fois de la composition en habitats semi-naturels et de la mise en œuvre de pratiques culturales extensives. La valeur ajoutée de la mise en œuvre de pratiques extensives serait donc maximale dans des paysages de complexité intermédiaire. Il a déjà été démontré que les effets de l'AB pouvaient être modulés par la composition du paysage sur de nombreux taxons (Roschewitz *et al.*, 2005; Batáry *et al.*, 2011; Tuck *et al.*, 2014).

Par ailleurs, dans le cadre de cette thèse, nous émettons l'hypothèse que la proportion d'AB dans le paysage module les effets locaux de l'AB. Ainsi, nous suggérons que l'augmentation de la proportion d'AB dans le paysage bénéficiera à la biodiversité et aux services de régulation (Figure 17). Nous faisons également l'hypothèse que, par effet de débordement, ce sont les parcelles conduites en AC qui bénéficieront le plus des effets positifs de l'augmentation de la proportion d'AB dans le paysage. Malgré ces effets positifs, nous ne savons pas dans quelles mesures ces effets se répercuteront de manière positive sur le contrôle des bioagresseurs. Du fait de la réduction de la pression en produits phytosanitaires de

synthèse dans ces paysages, le contrôle de bioagresseurs pourrait être plus faible car la phytoprotection en AB pourrait être moins efficace (Koss *et al.*, 2005). De ce fait, même si la biodiversité augmente dans ces paysages, elle pourrait ne pas augmenter de manière à assurer des niveaux contrôle des bioagresseurs équivalents à ceux fournis au sein des paysages soumis à des applications plus fortes de produits phytosanitaires de synthèse.

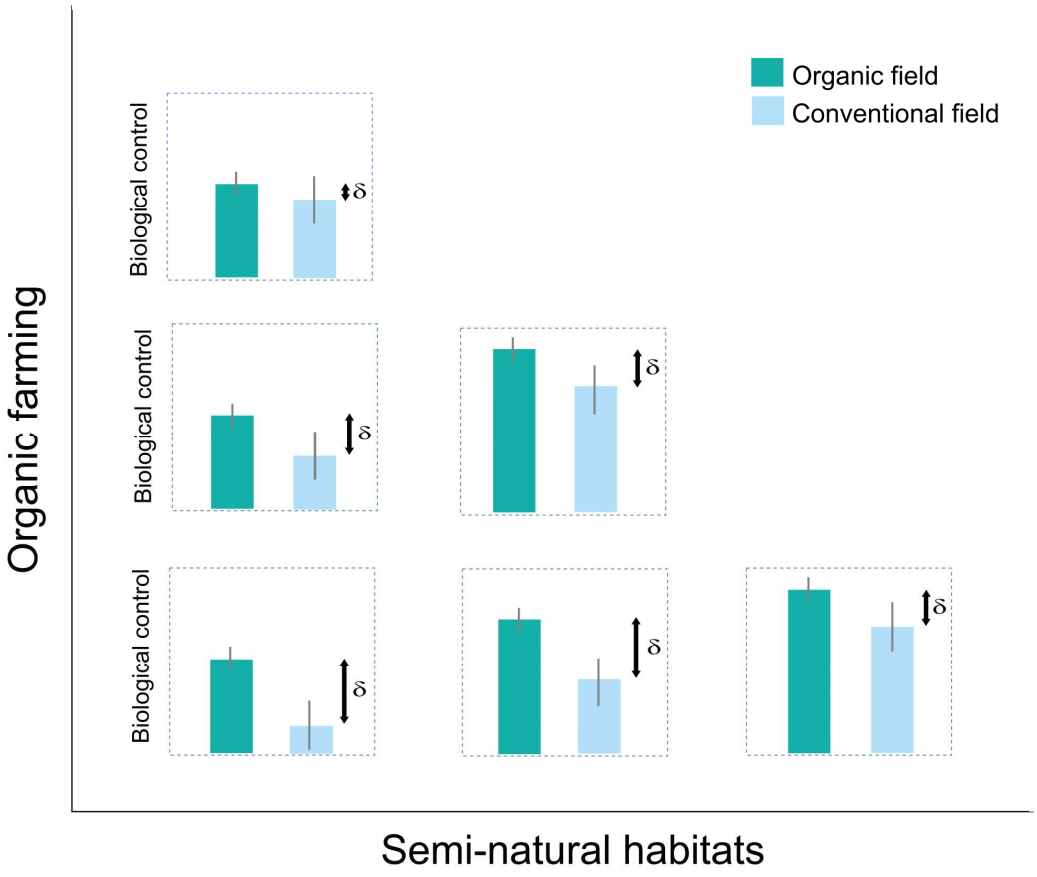


FIGURE 17 | Hypothèse relative au déploiement de l'AB dans le paysage sur les niveaux de régulation naturelle des bioagresseurs.

IV 4. L'EFFET DES PRATIQUES A L'ECHELLE DE L'ITINERAIRE TECHNIQUE SUR LA BIODIVERSITE ET LES SERVICES

Au delà des descriptions faites à l'échelle des systèmes de culture (AB *vs* AC) et de la composition du paysage, certaines pratiques spécifiques peuvent également contribuer à expliquer les niveaux de biodiversité, les services et les taux d'infestations des bioagresseurs (Rusch *et al.* 2010; Puech *et al.*, 2014). Le travail du sol et l'utilisation de produits phytosanitaires ont par exemple des effets négatifs sur la biodiversité non ciblée (Thorbek et Bilde, 2004; Geiger *et al.*, 2010). Il a été montré que les produits phytosanitaires avaient des effets sur la biodiversité non ciblée et sur le niveau de services de régulation par diffusion le long des chaines trophiques (Theiling et Croft, 1988; Geiger *et al.*, 2010; Douglas *et al.*, 2015). Il est également nécessaire de considérer la toxicité des produits phytosanitaires autorisés dans le cadre de l'AB qui peuvent être aussi toxiques que les produits phytosanitaires

de synthèse (Nash *et al.*, 2010). Par ailleurs, le travail du sol, qui est largement utilisé en AB pour gérer les adventices (l'utilisation d'herbicides est interdite) a un effet déstructurant sur le sol, réduit les diversités biologiques microscopiques et macroscopiques (Thorbek et Bilde, 2004; Tamburini *et al.*, 2016; Sharley *et al.*, 2008). Il est donc indispensable d'intégrer la balance entre les effets positifs et les effets négatifs de ces pratiques afin de construire des paysages agricoles fonctionnels (Rusch *et al.*, 2010).

La prise en compte de différents facteurs mesurés à différentes échelles spatiales, allant de la structure du paysage jusqu'à la pratique mise en œuvre dans le cadre de l'itinéraire technique, doivent être prises en compte pour une construction des agrosystèmes mobilisant les services de régulation naturelle des bioagresseurs par les ennemis naturels. Pour aiguiller la gestion des agrosystèmes, il est nécessaire de quantifier les parts relatives jouées par chacun des facteurs à différentes échelles sur la biodiversité (bioagresseurs et ennemis naturels) et les services.

V. LES PAYSAGES VITICOLES : SINGULIERS ET PEU ETUDIES SUR LE PLAN ECOLOGIQUE

Les enjeux et particularités de la vigne. L'étude des écosystèmes viticoles doit répondre à différents enjeux: la préservation de la biodiversité, l'augmentation de leur multifonctionnalité et la réduction de leur forte dépendance vis-à-vis des produits phytosanitaires. En outre, la vigne est une culture pérenne, très majoritairement dévouée à une production hédonique, de qualité en France. Le rendement n'est pas l'objectif majoritaire et la viticulture française est, par exemple, loin des rendements qui étaient pratiqués en milieu de XXème siècle (Chevet, 2003). C'est aussi une production qui, pour les grands vignobles, présente une très forte valeur ajoutée sur les produits. La viticulture française présente enfin une autre caractéristique qui est d'être très proche des espaces de vie des humains, certains vignobles étant imbriqués dans l'espace citadin (*e.g.* région de Bordeaux).

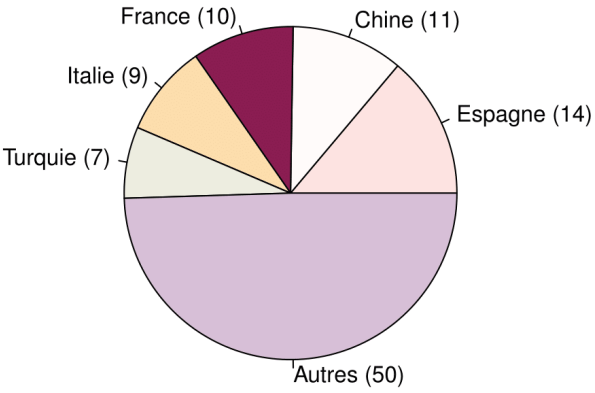


Figure 18 | A l'échelle mondiale, les vignobles recouvrent 7.5 millions d'hectares. Diagramme représentant la contribution de chaque pays au nombre d'hectares recouvert par des vignobles à l'échelle mondiale. Les nombres entre parenthèses sont des pourcentages. Les données proviennent de l'International Organisation of Vine and Wine, 2016.

L'intérêt de préserver la biodiversité des vignobles. A l'échelle mondiale, les vignobles occupent 7.5 millions d'hectares et en France, ils occupent 750.000 ha (correspondant au troisième rang mondial; Figure 18; International Organisation of Vine and Wine, 2016). Ils recouvrent 3% de la Surface Agricole Utile en France (Butault *et al.*, 2010). Du fait de cette faible proportion d'occupation des sols, la pertinence à étudier la mise en œuvre d'agricultures moins intensives au sein de ces paysages peut sembler superflue car les bénéfices nets attendus pour la biodiversité pourraient être limités. Cependant, sachant qu'il existe à

l'heure actuelle très peu de solutions pour enrayer le déclin de la biodiversité au sein des paysages agricoles, des actions ponctuelles, combinées et opérant au sein de différents écosystèmes, pourraient être bénéfiques *in fine*. De plus, l'effet attendu, de forte dépendances spatiales entre différents écosystèmes, sur le maintien de la biodiversité et la réalisation de ses services, se réalisant sur 3% du territoire, devrait avoir des répercussions sur une étendue spatiale beaucoup plus vaste en réalité (Serna-Chavez *et al.*, 2014; Isbell *et al.*, 2017).

Les risques liés à la forte utilisation de produits phytosanitaires dans les vignobles. Les paysages viticoles sont des lieux de vie et de villégiature en plein essor, avec notamment le développement de l'œnotourisme et une forte interpénétration avec des espaces péri-urbains. Entre 2005 et 2012, le nombre d'œnotouristes recensés dans le bordelais a ainsi augmenté de 143% (INAO). De plus, trois vignobles français ont été inscrits au patrimoine mondial de l'UNESCO: les régions bordelaise, bourguignonne et champenoise (UNESCO, 2016). De par leur valeur patrimoniale, les régions viticoles ainsi que leurs produits manufacturés doivent être préservés. Cependant, alors que les vignobles ne représentent que 3% de la surface agricole utile en France, ils contribuent à hauteur de 15% à la consommation de produits phytosanitaires (Butault *et al.*, 2010). Bien qu'il n'existe pas à l'heure actuelle de données fiables sur les concentrations en produits phytosanitaires retrouvée au sein des paysages viticoles et que leurs effets sur la santé humaine soient actuellement débattus, leur utilisation massive pourrait générer des environnements à risques pour les populations locales. Il est nécessaire, par principe de précaution, de réduire les risques d'exposition des riverains et des vacanciers et donc de concevoir des vignobles reposant moins sur l'usage de produits phytosanitaires.

Ce que nous connaissons de la biodiversité des vignobles. A ce jour, nous avons beaucoup de connaissances sur les bioagresseurs de la vigne et leurs parasitoïdes (Sentenac, 2011; Xuereb et Thiéry, 2006; Moreau *et al.,* 2010) mais très peu de connaissances existent sur les communautés végétales et les prédateurs. Quelques études ont été réalisées sur des groupes taxonomiques spécifiques tels que les araignées (en Afrique du Sud, Gaigher *et al.*, 2010; 2014, aux Etat-Unis, Costello et Daane, 1998; en Italie, Isaia *et al.*, 2006; Caprio *et al.*, 2015), les carabes (en France, Rusch *et al.*, 2016b; et en Italie Caprio *et al.* 2015) ou les communautés végétales (en Italie Nascimbene *et al.*, 2012). Cependant, à ce jour, les connaissances sont trop partielles pour que les scientifiques puissent proposer des stratégies permettant d'optimiser la régulation naturelle des bioagresseurs par conservation. Nous ne savons pas décrire avec précision les communautés de prédateurs réellement efficaces dans le contrôle des bioagresseurs et nous ne savons pas dans quelle mesure la biodiversité des vignobles sera impactée dans le cadre de changement de pratiques.

Les impacts potentiels de la pérennité de la vigne sur son fonctionnement. La vigne est une culture pérenne. Elle a globalement été moins étudiée que les cultures annuelles[19] (*e.g.*

[19] Pour exemple, Seufert *et al.* (2012) ont inclus 25 observations issues de cultures pérennes et 291 observations issues de cultures annuelles dans leur méta-analyse montrant que les parcelles conduites en AB ont un rendement inférieur à celui des parcelles conduites en AC. Tuck *et al.* (2014) ont inclus 22/184 observations relatives aux prairies et aux vergers dans leur méta-analyse montrant que l'effet positif de l'AB est dépendent du contexte paysager.

Seufert *et al.*, 2012; Tuck *et al.*, 2014). La pérennité des vignobles rend l'inférence des processus opérant au sein de la matrice paysagère dominée par les cultures annuelles peu robuste. Par exemple, la rotation des cultures, les jachères ou les travaux profonds du sol l'hiver, sont des moyens efficaces pour réduire les populations de bioagresseurs dans les cultures annuelles (Sexson et Wyman, 2005; Rusch *et al.*, 2010). Ces méthodes sont inapplicables aux cultures pérennes. De plus, reposant sur l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (Grimm *et al.*, 1973; Connell *et al.*, 1978), Bruggisser *et al.* (2010) ont émis l'hypothèse que la réduction des pratiques culturales appliquées à la vigne pourraient réduire la biodiversité présente au sein des parcelles du fait de la grande stabilité temporelle de ces milieux.

Encadré 3 : L'hypothèse de la perturbation intermédiaire

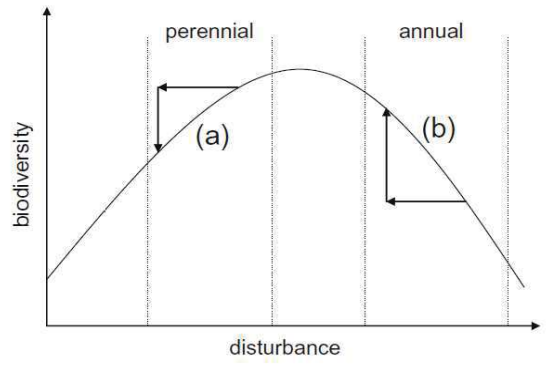


Figure 19 | Hypothèse de la perturbation intermédiaire et la variabilité des conséquences de l'augmentation du régime de perturbations entre cultures annuelles et cultures pérennes. D'après Bruggisser *et al.* (2010).

L'hypothèse de la perturbation intermédiaire suggère que, sous des conditions environnementales hostiles, seules quelques espèces tolérantes au stress peuvent se maintenir alors que lorsque les conditions environnementales sont très stables, un grand nombre d'espèces peut se développer mais la compétition est telle que les espèces les plus compétitives excluent les moins compétitives. Au milieu de ce gradient, les deux types d'espèces pourraient coexister. L'hypothèse de Bruggisser *et al.* (2010) correspond donc au fait que les vignobles subissant moins de perturbations n'hébergeraient que des espèces très compétitives, excluant les espèces plus tolérantes au stress (Figure 19).

Cependant cette hypothèse fait actuellement l'objet de débats du fait de la difficulté à la démontrer empiriquement (Fox, 2013; Huston, 2014). Fox (2013) défend l'idée que le régime de perturbations module le niveau de biodiversité retrouvé à un endroit *t* mais que les processus permettant la coexistence des espèces sont davantage liés au fait que i) les espèces les plus compétitives varient au cours du temps, en fonction des fluctuations environnementales, ii) les perturbations ne diminuent pas nécessairement l'intensité de la compétition inter-spécifique et iii) les perturbations ne réduisent pas l'intensité de la compétition mais qu'elles fixent une durée de développement unique pendant laquelle des espèces ayant un temps de développement rapide ou lent doivent se développer.

Cette hypothèse a l'avantage de tenter d'identifier les mécanismes ayant des conséquences différentes sur la biodiversité de différents écosystèmes. Cependant, si nous devions placer l'ensemble des écosystèmes, toutes choses étant égales par ailleurs, le long de cette courbe, il semble peu probable que les cultures annuelles et pérennes soient si éloignées entre elles que comparées à des écosystèmes naturels (sur une échelle théorique universelle de stabilité) étant donné le nombre d'opérations agricoles auxquelles sont soumises les terres viticoles (Renaud-Gentié *et al.*, 2014). Cette hypothèse a cependant l'avantage de mettre en évidence la dépendance contextuelle des effets attendus d'un régime de perturbations donné et de suggérer que le fonctionnement des cultures pérennes et des cultures annuelles est sans doute très différent.

VI. OBJECTIFS ET DEMARCHE GENERALE DE LA THESE

Ce travail de thèse a débuté dans un contexte d'impulsion de politiques publiques ayant pour ambition de réduire l'utilisation des produits phytosanitaires dans les agrosystèmes. Pour compenser cette réduction, des leviers tels que l'optimisation des services de régulation naturelle ont été proposés. Cependant, les conditions environnementales ainsi que les pratiques culturales permettant de mobiliser ces leviers n'ont pas encore été identifiées. A ce jour, la conception de paysages agricoles optimisant les services de régulation naturelle est donc impossible.

L'AB est présentée comme un modèle agro-environnemental, bénéfique pour la biodiversité et les services écosystémiques qu'elle fournit, alors qu'il n'existe aucun consensus concernant ses performances en terme de gestion des bioagresseurs et de provision de services de régulation. De plus, comme l'AB recouvre un très large panel de pratiques et que ses performances en terme de promotion de la biodiversité (bioagresseurs et auxiliaires) varient en fonction du contexte paysager, il est indispensable d'évaluer la dépendance contextuelle de ses performances afin de concevoir des paysages agricoles fonctionnels. Il est notamment admis que l'hétérogénéité des habitats semi-naturels et des pratiques culturales employées, environnant un agrosystème donné, peuvent impacter ses performances. En revanche, les effets de l'augmentation de la proportion d'AB dans un paysage donné sur la biodiversité et les services sont inconnus aujourd'hui. Nous ne savons pas si la réduction de la pression en produits phytosanitaires (attendu par l'expansion de l'AB) conduira à des recrudescences d'infestation par les bioagresseurs. Ainsi, pour combler ces manques, nous avons utilisé deux approches.

La première approche repose sur une analyse quantitative de la bibliographie (*i.e.*, méta-analyse) et cherche à évaluer la capacité des systèmes conduits en AB à contrôler les niveaux d'infestation par les bioagresseurs en considérant les adventices, les pathogènes et les ravageurs à l'échelle globale. La seconde approche est empirique et repose sur la construction d'un dispositif expérimental mis en place dans les paysages viticoles de la région bordelaise. L'originalité de ce dispositif repose sur le fait que les parcelles de vigne ont été sélectionnées le long de deux gradients paysagers indépendants, un gradient de proportion d'habitats semi-naturels et un gradient d'AB dans le paysage (dans un rayon de 1000m). Il permet donc de décorréler les effets de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB dans le paysage des effets locaux des systèmes de culture. Sur ce dispositif, nous avons choisi de suivre, comme cas d'étude, les communautés de bioagresseurs, d'ennemis naturels, et d'estimer les services de régulations naturelles potentiels rendus par les communautés d'ennemis naturels. Nous avons également acquis des informations relatives au rendement et aux pratiques culturales. Grâce à l'ensemble de ces données, nous cherchons donc à savoir dans quelle mesure la performance des parcelles conduites en AB est dépendante du contexte paysage au regard de la productivité agricole, des taux d'infestation des bioagresseurs, de la biodiversité des ennemis naturels et des services de régulation qu'ils fournissent. La prise en compte de l'ensemble de ces compartiments est indispensable pour la conception de paysages viticoles fonctionnels reposant sur les services rendus par la biodiversité avec comme objectif de compenser la réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires. Pour répondre à ces

questions, notre raisonnement s'articule autour de cinq chapitres (Figure 20). Les hypothèses générales ce travail sont présentées synthétiquement dans l'encadré 4.

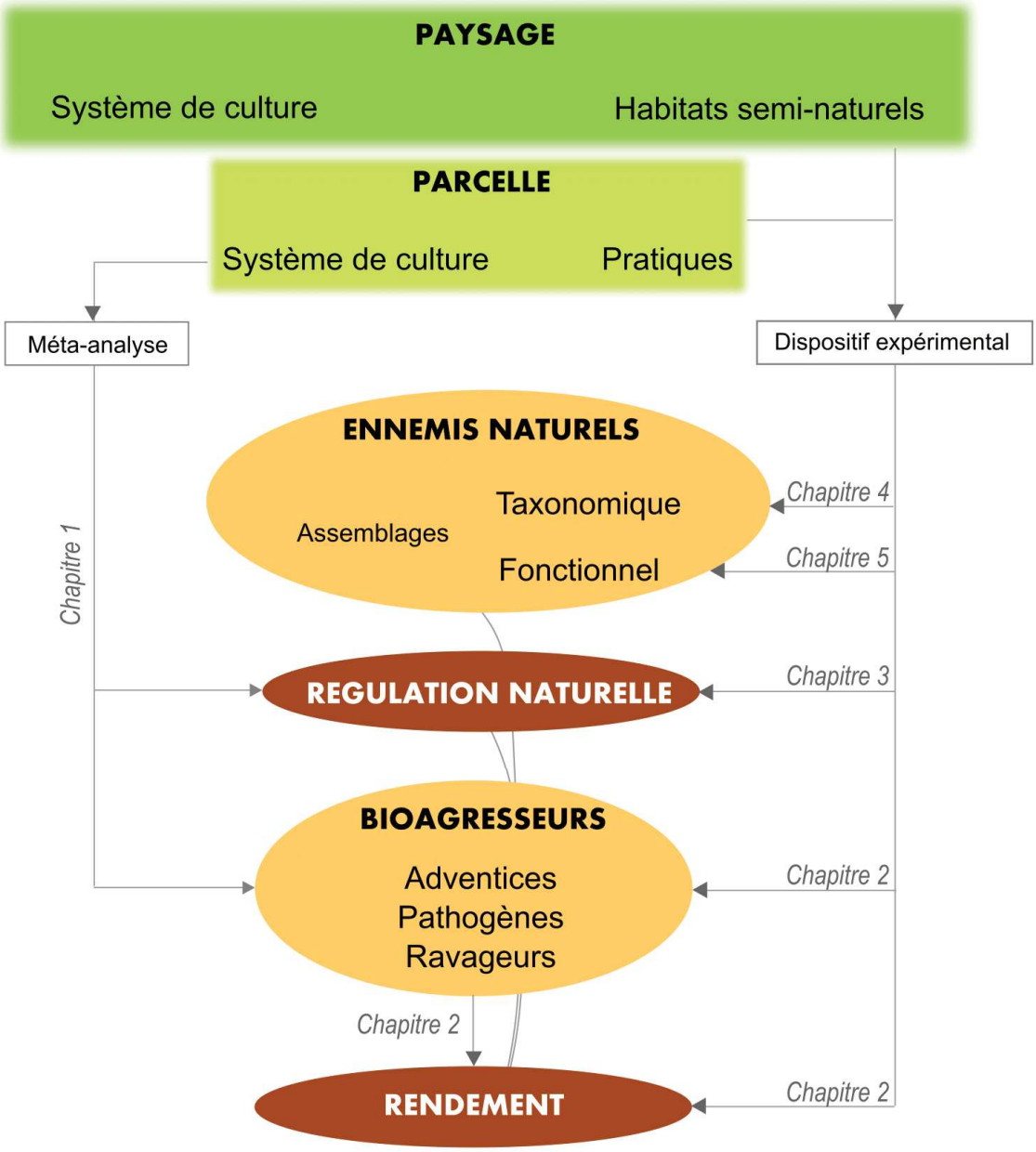


Figure 20 | Organisation de la thèse. Le paysage est considéré à des échelles spatiales allant de 250 à 1000 m. Le système de culture signifie AB ou AC. Les pratiques font référence à des pratiques culturales appliquées dans le cadre de l'itinéraire technique.

VI 1. Quelles performances de l'AB en terme de service de régulation et de gestion des bioagresseurs a l'echelle globale ?

Ce premier chapitre a pour objectif d'évaluer les performances de l'AB en terme de niveau de régulation naturelle des bioagresseurs dans les agrosystèmes à l'échelle globale. Dans ce chapitre, nous avons notamment cherché à savoir si les effets positifs connus de l'AB sur la biodiversité se répercutaient en terme de promotion des services de régulation naturelle des bioagresseurs et en terme de niveau d'infestation des bioagresseurs. Dans cette étude nous avons donc souhaité analyser la balance entre l'optimisation des services de régulation naturelle, d'une part, et les niveaux de maitrise des infestations par les bioagresseurs au sein de parcelles conduites en AB et AC (*i.e.* non biologique) d'autre part. Nous avons pour cela réalisé deux méta-analyses sur 134 et 43 publications ayant mesuré des niveaux d'infestations (d'adventices, d'animaux et de pathogènes) ou des niveaux de régulation naturelle (*i.e.*, parasitisme, prédation, compétition) entre systèmes de culture certifiés en AB et conduits en AC. Nous avons plus spécifiquement cherché à tester dans cette étude les hypothèses suivantes :

HYPOTHESES

- Les taux d'infestations des bioagresseurs sont plus importants dans les parcelles conduites en AB que dans des parcelles conduites en AC.
- Les niveaux moyens de régulation naturelle des bioagresseurs sont plus élevés dans les parcelles conduites en AB qu'en parcelles conduites en AC.
- Nous émettons ces deux hypothèses en sous-entendant que malgré l'augmentation de la diversité et de l'abondance des ennemis naturels et des services de régulation naturelle potentielle rendus au sein des parcelles conduites en AB, les niveaux de régulation naturelle rendus par les communautés d'ennemis naturels sont moins efficaces que les produits phytosanitaires de synthèse.
- Les performances de l'AB varient en fonction du type de bioagresseurs, du type de culture et des conditions expérimentales. A ce sujet, des hypothèses plus fines sont détaillées dans le chapitre.

VI 2. Effet du deploiement de l'AB a l'echelle d'un paysage viticole sur les taux d'infestations des bioagresseurs, l'utilisation de produits phytosanitaires et la productivite

Ce deuxième chapitre a pour objectif d'évaluer l'effet de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB à plusieurs échelles spatiales sur les taux d'infestations de sept bioagresseurs (incluant des pathogènes et des ravageurs) et des rendements en milieu viticole. En effet, si les performances de l'AB à l'échelle parcellaire en terme de contrôle des bioagresseurs sont peu connues, l'effet du déploiement de l'AB à de larges échelles spatiales l'est encore moins. L'effet de l'AB pourrait notamment être additif ou synergique à l'échelle d'un paysage. D'une part, il est possible que l'augmentation de l'AB dans le paysage bénéficie aux ennemis naturels et aux services de régulation, ce qui pourrait limiter les taux d'infestation par les bioagresseurs. D'autre part, il est possible que les parcelles conduites en AB bénéficient de l'application de produits phytosanitaires de synthèse au sein des parcelles

en AC ("l'effet parapluie chimique"). Nous avons donc cherché à tester les hypothèses suivantes :

HYPOTHESES

- Les parcelles conduites en AB sont soumises à des taux d'infestations des bioagresseurs plus importants que les parcelles conduites en AC qui sont autorisés à utiliser des produits phytosanitaires de synthèse.
- Les paysages contenant une large proportion d'AB subissent des taux d'infestations des bioagresseurs plus forts que les paysages contenant une large proportion d'AC ou d'habitats semi-naturels car le contrôle des bioagresseurs est moins efficace.
- Dans les paysages contenant de larges proportions d'AC, la phytoprotection de synthèse devrait permettre de mieux gérer les communautés de bioagresseurs alors que dans les paysages contenant beaucoup d'habitats semi-naturels, les ennemis naturels pourraient significativement contribuer à une gestion efficace des bioagresseurs.
- Les taux d'infestations par les bioagresseurs se répercutent en terme de baisse de rendement et ils seraient corrélés négativement à l'intensité de l'utilisation des produits phytosanitaires.

VI 3. Effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB a l'echelle locale et paysagere sur les services de regulation naturelle des bioagresseurs au vignoble

Ce troisième chapitre a pour objectif d'évaluer les effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB à l'échelle locale et paysagère sur les services de régulation naturelle des tordeuses de la vigne (qui sont des ravageurs majeurs en région bordelaise) et sur la régulation naturelle des graines d'adventices. L'effet de l'AB sur les services de régulation naturelle a peu été étudié à l'échelle locale et aucune étude n'a évalué les effets paysagers de la proportion d'AB sur la prédation de ravageurs. Pourtant, la compréhension des facteurs permettant d'optimiser ce service est indispensable pour compenser la réduction des produits phytosanitaires. De plus, au delà du taux moyen de régulation des bioagresseurs, la variabilité intra-annuelle de ce taux de régulation doit être prise en compte et évaluée car elle influence fortement l'efficacité du service *in natura*. Nous avons donc cherché à tester les hypothèses suivantes :

HYPOTHESES

- La mise en œuvre de l'AB à l'échelle d'une parcelle a un effet positif sur la régulation moyenne des services de régulation des bioagresseurs et un effet négatif sur la variabilité de ce service.
- Les effets locaux de l'AB sont modulés par le contexte paysager. Ainsi, nous nous attendons à ce que les effets de la proportion d'AB dans le paysage soient plus forts au sein des parcelles en AC en raison des effets de débordement.
- Nous nous attendons également à ce que la proportion d'habitats semi-naturels ait un effet positif sur les niveaux de régulation naturelle et que ces effets bénéficient davantage aux parcelles en AC qu'aux parcelles conduites en AB qui abritent *per se* une communauté d'ennemis naturels plus large.

- Les effets des habitats semi-naturels sont plus importants que les effets de la proportion d'AB sur la régulation naturelle car ils déterminent le cortège d'espèces d'ennemis naturels et donc les niveaux de régulation.

VI 4. Effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB a l'echelle locale et paysagere sur l'abondance et la diversite des ennemis naturels

Le quatrième chapitre a pour objectif d'évaluer les effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB sur la préservation de la biodiversité des ennemis naturels au vignoble. La biodiversité des ennemis naturels au vignoble a été mesurée sur 318 taxons, présents dans le feuillage et à la surface du sol, qui appartiennent à sept groupes taxonomiques différents (les araignées, les opilions, les carabes, les staphylins, les fourmis, les chrysopes et les forficules). Nous avons analysé la réponse de ces communautés en terme d'abondance et de diversité à l'échelle d'une année. En effet, les habitats semi-naturels sont généralement bénéfiques pour la biodiversité au sens large. Cependant, nous avons peu de connaissance sur l'effet de l'hétérogénéité spatiale générée par les pratiques agricoles. Aucune étude à ce jour n'a évalué les effets relatifs de la proportion d'AB et de la proportion d'habitats semi-naturels sur l'abondance et la diversité d'un large panel d'ennemis naturels. Nous avons donc cherché à tester les hypothèses suivantes :

HYPOTHESES

- Les réponses des ennemis naturels aux changements environnementaux (ici, pratiques agricoles et composition des paysages en terme d'habitats semi-naturels et de pratiques) sont très variables en fonction des taxons.
- L'AB et les pratiques plus extensives (travail du sol, intensité de l'utilisation des produits phytosanitaires) ont globalement un effet positif sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels à l'échelle locale.
- Les proportions d'AB et d'habitats semi-naturels dans le paysage ont un effet positif sur l'abondance et la diversité des communautés d'ennemis naturels et cet effet est d'autant plus marqué dans les parcelles en AC que dans les parcelles en AB.
- Les habitats semi-naturels ont un effet plus structurant que la proportion d'AB sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels.
- Finalement, nous nous attendons à ce que les proportions d'habitats semi-naturels et d'AB aient un effet additif sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels.

VI 5. Effets relatifs de la proportion d'habitats semi-naturels et de l'AB a l'echelle locale et paysagere sur la structure fonctionnelle des communautes d'araignees en vignoble

Dans le dernier chapitre, nous cherchons à comprendre plus finement les processus impactant les assemblages locaux de communautés d'ennemis naturels. Nous nous sommes concentrés sur les araignées qui sont parmi les ennemis naturels les plus abondants au vignoble (voir chapitre 4). L'objectif ici est de quantifier l'effet des variables environnementales (habitats semi-naturels et AB à l'échelle locale et paysagère) sur la

structure fonctionnelle des communautés d'araignées car les approches fonctionnelles permettent en général d'expliquer une plus grande part de variabilité de la composition des assemblages d'arthropodes dans un habitat donné. Dans ce chapitre, nous avons cherché à tester les hypothèses suivantes :

HYPOTHESES

- La proportion d'habitats semi-naturels augmenterait la diversité fonctionnelle des communautés d'araignées.
- Aux vues des chapitres précédents, nous pensons que la proportion d'AB dans le paysage augmente également la diversité fonctionnelle des araignées mais dans une moindre mesure par rapport à la proportion d'habitats semi-naturels.
- En faisant l'hypothèse que les habitats semi-naturels sont des sources fournissant des araignées aux agrosystèmes, la composition en traits relatifs à la dispersion des araignées doit répondre à des variables paysagères telles que la proportion d'habitats semi-naturels. Nous nous attendons ainsi à trouver des communautés ayant une aptitude à la dispersion plus forte dans les paysages contenant une faible part d'habitats semi-naturels comparés aux paysages qui en contiennent une plus forte proportion.
- Les traits liés à l'acquisition de la ressource doivent répondre à des variables environnementales mesurées à l'échelle locale car nous nous attendons à ce que ce soit les interactions biotiques (notamment trophiques) locales qui influencent les assemblages locaux d'ennemis naturels.

Encadré 4: Synthèse des principales hypothèses de travail

- Une communauté d'ennemis naturels abondante et diversifiée aura un impact positif sur les niveaux de régulation naturelle

Effets attendus de l'AB appliquée à l'échelle d'une parcelle

- La phytoprotection en AB est moins efficace que la phytoprotection en AC.
- L'AB à l'échelle locale augmente l'abondance et la diversité des communautés de bioagresseurs et d'ennemis naturels.
- L'AB à l'échelle locale augmente les services de régulation naturelle mais pas de manière aussi efficace que la protection assurée par l'emploi de produits phytosanitaires.
- L'AB est moins productive que l'AC à l'échelle globale. Cette diminution du rendement est en partie liée à l'augmentation des taux d'infestations des bioagresseurs.

Effets attendus de la composition du paysage

- Une proportion élevée d'habitats semi-naturels dans le paysage augmente la diversité et l'abondance des ennemis naturels, ce qui augmente les services de régulation naturelle des bioagresseurs. Les communautés de bioagresseurs ne bénéficient pas de l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels.
- Une proportion élevée d'AB dans le paysage augmente la diversité et l'abondance des ennemis naturels et des bioagresseurs. La proportion d'AB augmente donc les niveaux de régulation naturelle des bioagresseurs mais sans atteindre les niveaux de protection assurés par les produits phytosanitaires.
- L'effet de la proportion des habitats semi-naturels est plus importante pour expliquer l'abondance et la diversité des communautés d'ennemis naturels et les services de régulation alors que la proportion d'AB dans le paysage est plus importante pour expliquer l'abondance et la diversité des communautés de bioagresseurs.

Effets attendus de l'interaction entre le système de conduite locale et la composition du paysage

- Les proportions d'AB et d'habitats semi-naturels auront un effet positif sur les communautés d'ennemis naturels et les services de régulation seront plus importants dans les parcelles conduites en AC par effet de débordement.
- La différence entre les parcelles menées en AB et en AC sera maximale dans les paysages de complexité intermédiaire.
- La proportion d'AB aura un effet positif plus important sur les communautés de bioagresseurs dans les parcelles en AB que dans les parcelles en AC.

Effets attendus de l'interaction entre les proportions d'AB et d'habitats semi-naturels dans le paysage

- Leurs effets respectifs sont additifs. Les niveaux maximums de diversité et de réalisation de services sont attendus dans les paysages contenant beaucoup d'habitats semi-naturels et d'AB. Cependant les taux d'infestations par les bioagresseurs les plus faibles sont attendus dans les paysages contenant peu d'AB et beaucoup d'habitats semi-naturels.

METHODES

Cette partie a pour objectif de présenter de manière synthétique le dispositif expérimental qui a été construit au début de cette thèse et de synthétiser l'ensemble des mesures qui ont été effectuées valorisés dans le cadre de ce travail. Le détail du matériel et méthode est donné dans chaque chapitre

I. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Nous avons construit un dispositif expérimental reposant sur 42 parcelles viticoles en région Nouvelle-Aquitaine, entre le Libournais et l'Entre-Deux-Mers (Figure 1).

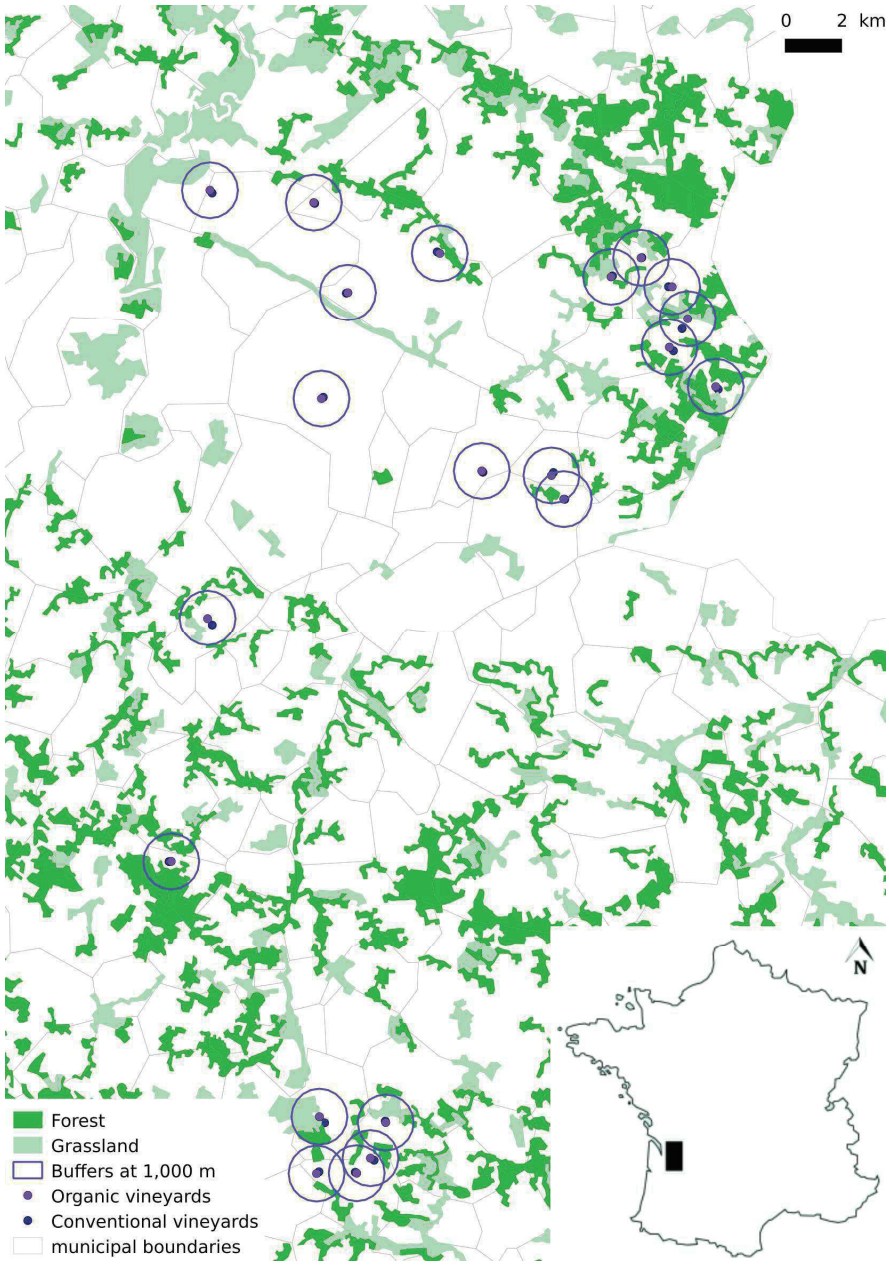


Figure 1 | Localisation des 42 parcelles suivies pendant la campagne d'échantillonnage 2015. Réseau *BACCHUS*.

Ce dispositif est constitué de 21 couples de parcelles, l'une entre elles étant conduite en AB tandis que la seconde est conduite en AC. Au sein des couples, les parcelles sont situées à une distance moyenne de 125 m. Les couples de parcelles sont distribués le long de deux gradients paysagers, les proportions d'AB et d'habitats semi-naturels[1] dans un rayon de 1000 m. Les deux gradients paysagers ne sont pas corrélés, ce qui permet de tester les effets relatifs de ces deux gradients de manière indépendante[2]. Le gradient de proportion d'habitats semi-naturels varie de 1 à 75% alors que le gradient de proportion d'AB varie de 2 à 25%[3] (Figure 2). Toutes les parcelles en AB sont certifiées depuis au moins deux ans, ce qui signifie qu'elles ont été gérées selon les principes de l'AB depuis au moins 5 ans.

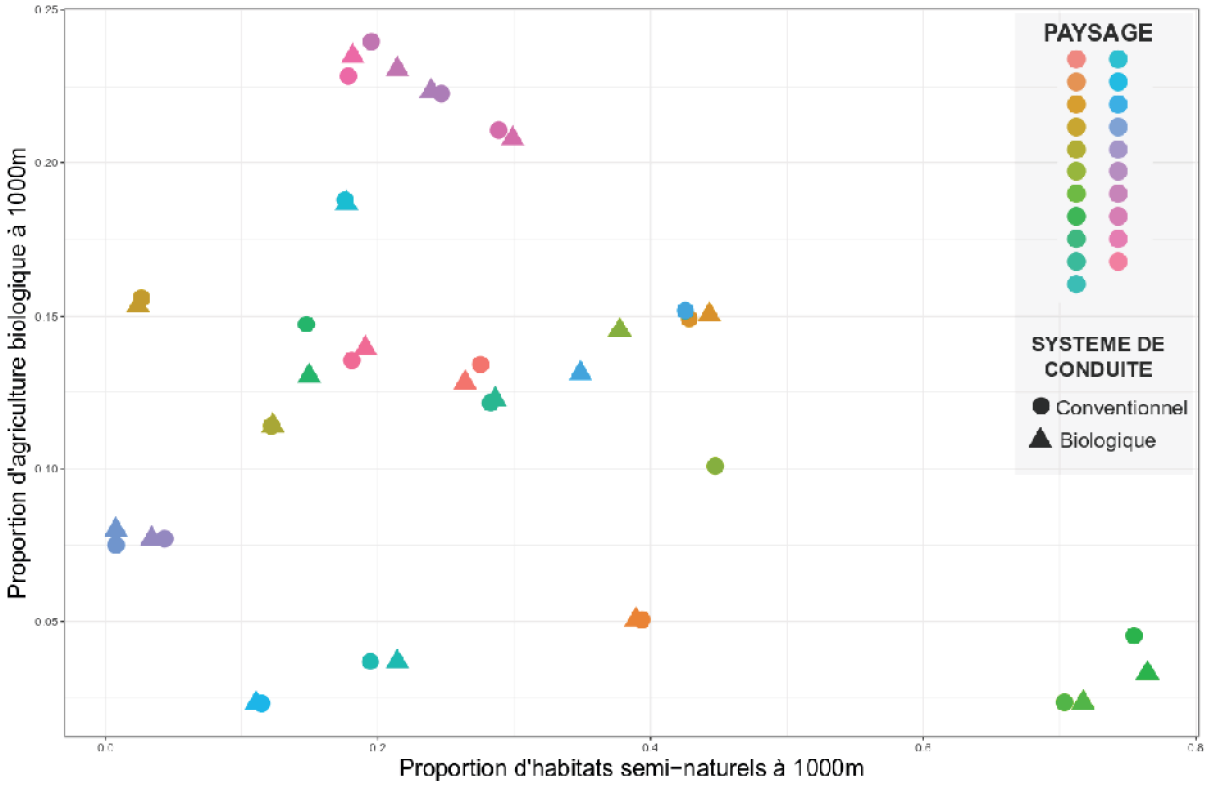


FIGURE 2 | Distribution des parcelles le long des gradients de proportions d'habitats semi-naturels et d'AB à une étendue spatiale de 1000 m.

[1] Les habitats semi-naturels correspondent aux habitats boisés et aux prairies.
[2] Les proportions sont habituellement corrélées positivement au sein des paysages agricoles (Norton et al., 2009).
[3] Dans cette région nous n'avons identifié de paysages dont le pourcentage d'occupation des sols dépassait 25% d'AB.

II. MESURES ET PRELEVEMENTS EFFECTUES

Sur ce dispositif expérimental, nous avons réalisé plusieurs mesures entre fin mai et mi-octobre 2015. Nous avons acquis des données sur 1) les communautés de bioagresseurs, 2) les communautés d'ennemis naturels du feuillage et de la surface du sol, 3) les services de régulation des adventices et des insectes, 4) l'état du peuplement cultivé et 5) les pratiques viticoles[4] (Figure 3). Nous avons toujours effectué les échantillonnages dans la même zone au sein des parcelles, globalement entre les cinquième et quinzième rangs de vigne les plus proches de la parcelle voisine du couple pour avoir les paysages les plus semblables.

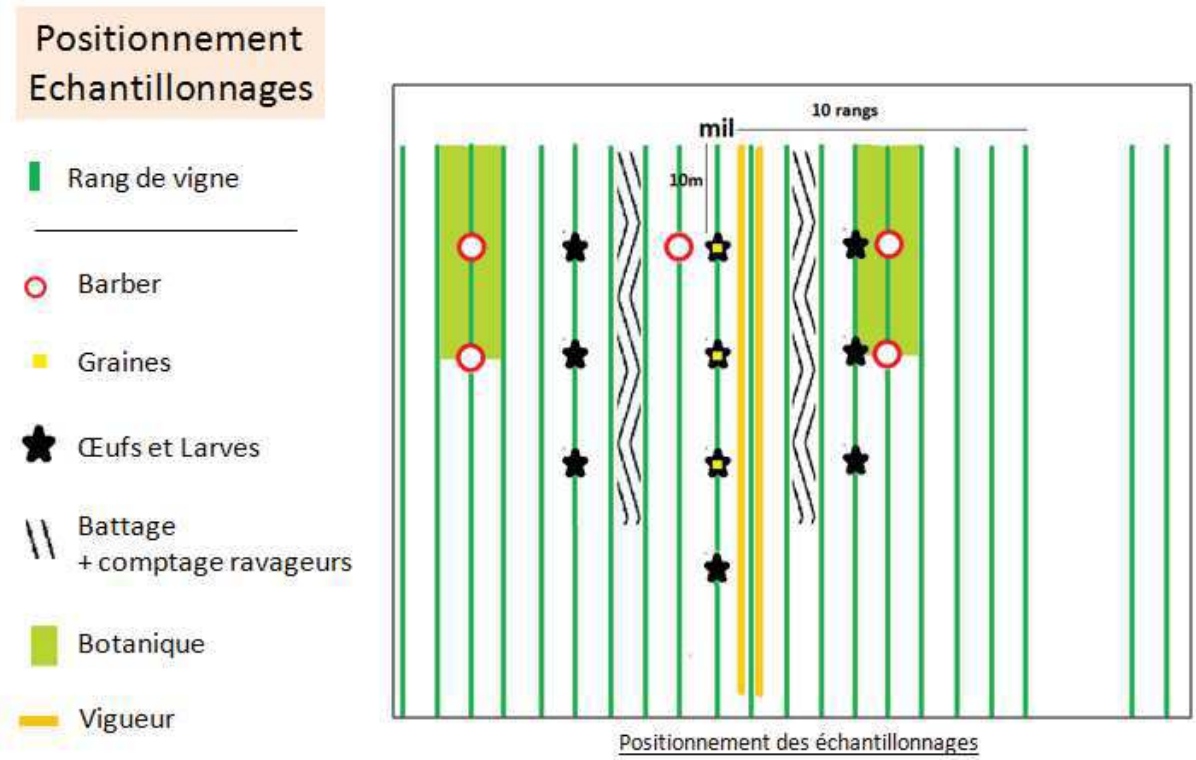


Figure 3 | Ensemble des mesures qui ont été effectuées lors de la campagne d'échantillonnage de 2015. Les relevés botaniques ne sont pas valorisés dans le cadre de cette thèse.

II 1. COMPTAGE DES BIOAGRESSEURS

Sur chaque parcelle, nous avons effectué quatre comptages ravageurs et maladies entre début juin et début septembre 2015. Les comptages ont été effectués sur 30 ceps répartis sur 4 à 6 rangs (selon la longueur des rangs de la parcelle, et sa surface). Les ceps ont été choisis aléatoirement, à partir de 10 m de la bordure de chaque parcelle et en respectant une distance de 10 m entre eux (Figure 3). Nous avons compté :

- Sur les bois : l'occurrence de cochenilles (Coccidae).
- Sur trois feuilles choisies aléatoirement à trois niveaux de la végétation (une à la base, une au milieu et une à l'apex) : le nombre de cicadelles (Cicadellidae), le nombre de galles de

[4] Nous avons également acquis des données concernant le couvert végétal des parcelles (non valorisé pendant cette thèse) et effectuer des prélèvements d'ennemis naturels pour reconstituer la structure des réseaux trophiques (voir les perspectives de ce manuscrit).

phylloxera (*Daktulosphaira vitifoliae*) et d'érinose (*Colomerus vitis*), le nombre de taches de mildiou (*Plasmopara viticola*) et de black rot (*Guignarda bidwelli*). Nous avons également collecté les données d'oïdium (*Erysiphe necator*) et de botrytis (*Botrytis cinera*) mais leurs occurrences étaient trop faibles pour que nous puissions les intégrer dans les analyses.
- Sur trois grappes choisies aléatoirement : le nombre de foyers de tordeuses de la vigne (*Lobesia botrana* et *Empoecilia ambiguella*, Tortricidae).

II 2. Prelevement des ennemis naturels

Sur chaque parcelle, nous avons disposé cinq pots Barber (diamètre 11 cm ; profondeur 11,5 cm) pour capturer les communautés d'ennemis naturels vivant à la surface du sol (Figure 3). Trois pots ont été plantés à 10 m de la bordure et deux autres à 20 m de la bordure, selon le nombre de rangs de la parcelle et sa surface (les inter-rangs varient de 1,5 m à 3 m, et l'espacement des pieds de 0,85 cm à 1,2 m selon les parcelles). Les pots ont été disposés sur trois rangs, espacés eux-mêmes de trois à six rangs. Les pots Barber ont été ouverts à cinq reprises pendant une semaine entre fin mai et début octobre 2015 et sont à moitié remplis d'eau savonneuse afin que les individus tombant à l'intérieur ne puissent pas ressortir. Pour récolté la faune présente dans le feuillage, nous avons battu (agité) 30 ceps choisis aléatoirement, répartis sur 2 à 4 rangs (selon la longueur des rangs) et eux-mêmes espacés de 0 à 4 rangs, toujours au sein de la zone d'échantillonnage[5] et nous récoltions les individus à l'aide d'un filet de type « parapluie japonais » (Figure 3). Le premier battage s'effectuait sur un cep distant de 10 mètres de la bordure puis nous choisissions les ceps espacés de 10 mètres.

II 3. Mesure des taux de predation

Pour estimer les services de régulation naturelle des bioagresseurs, nous avons utilisé des approches sentinelles.

Prédation des graines d'adventices. Sur chaque parcelle, nous avons exposé des cartes (dimensions : 10 ~ 10 cm) sur lesquelles nous avons collé 30 graines :10 de *Plantago laceolata*, 10 de *Chenopodium album* et 10 de *Capsella bursa-pastoris*. La colle (de la marque Tanglefoot) n'empêche pas le décollement des graines par les insectes. Nous avons recouvert la colle restante à coté des graines avec du sable et nous avons vérifié que les graines restaient visibles et accessibles. Au champ, nous avons exposé trois cartes par parcelle pendant sept jours. Nous avons exposé des graines à trois reprises entre mai et octobre 2015 (fin mai, fin juin et début octobre), la dernière exposition ayant été faite après les vendanges.

Prédation des œufs de tordeuses de la vigne. Nous avons fait pondre des *L. botrana* (Tortricidae élevées au laboratoire) sur du papier sulfurisé (qui avait au préalable collé sur de la feutrine) pendant une nuit. Nous avons ensuite découpé au scalpel des morceaux de papier de ponte présentant 10 œufs, que nous avons collés sur des bandes en plastique (de dimension 1cm sur 10cm). Nous avons exposé 10 bandes par parcelle pendant quatre ou cinq jours. Nous

[5] Le battage consiste à agiter le cep avec un bâton puis de réceptionner la faune tombante grâce à un filet.

avons accroché ces bandes sur un rameau de 10 ceps grâce à du fil de fer gainé. Les ceps étaient choisis sur 3 rangs différents jamais à moins de 10m de la bordure : 3 bandes sur 3 ceps différents espacés de 10m entre eux, puis 4 rangs plus loin, 4 bandes sur 4 ceps différents espacés de 10m (ces derniers étaient positionnés sur le rang du milieu de la zone d'échantillonnage) puis 4 rangs plus loin, 3 bandes sur 3 ceps différents espacés de 10m (Figure 3). Nous avons exposé des œufs à 3 reprises entre mai et septembre 2015.

Prédation des larves de tordeuses de la vigne. Nous avons épinglé cinq larves de *E. ambiguella* (Tortricidae élevées au laboratoire) sur des bandes cartonnées (4 ~7 cm). Nous avons accroché 10 cartes sur 10 ceps différents pendant 24h environ sur chacune des parcelles. Nous avons disposé ces bandes sur le rameau de 10 ceps grâce à du fil de fer gainé. Les bandes sont placées dans la zone d'échantillonnage de la même façon que les œufs (Figure 3). Nous avons exposé des larves à 3 reprises entre mai et septembre 2015. Les œufs et les larves n'ont pas été exposés les mêmes jours.

Les taux de prédation ont ensuite été mesurés en comptant de nombre de proies sentinelles restantes sur les cartes.

II 4. Evaluation de l'etat du peuplement cultive

Vigueur de la vigne. Nous avons estimé la vigueur de la vigne sur 50 m, le long d'un rang de vigne à la fin aout 2015, en utilisant le Greenseeker leaf colour analyser (N-Tech Industries, Ukiah, CA, USA and Oklahoma State University, Stillwater, OK, USA).

Rendement. Nous avons estimé le rendement de la vigne en comptant le nombre de grappe sur 20 ceps choisis aléatoirement dans la zone d'échantillonnage. Nous avons également prélevés 25 grappes sur 25 ceps choisis aléatoirement dans la zone cultivée que nous avons pesées. Pour calculer le rendement, nous avons multiplié le poids moyen des grappes par le nombre moyen de grappes retrouvées sur les ceps que nous avons multiplié par la densité de ceps de la parcelle. Nous obtenons un rendement calculé en tonne par hectare.

II 5. Pratiques culturales

Nous avons réalisé des enquêtes auprès des 38 viticulteurs du réseau Bacchus. Les informations acquises nous ont permis de calculer des variables décrivant l'intensité du management cultural appliqué au sein des parcelles.

Indice de Fréquence de Traitements (IFT). Nous avons calculé un IFT total pour l'ensemble des produits phytosanitaires (insecticides, herbicides et fongicides).

$$IFT = \sum_{i=1}^{n} Appl.dose / Recom.dose$$

où *n* indique le nombre de traitements, Appl. dose indique la dose appliquée par hectare et Recom. dose indique la dose recommandée par hectare (Haldberg, Verschuur, & Goodlass, 2005; Jørgensen et al., 2008; OECD, 2001).

Intensité du travail du sol. Nous avons construit un indice d'intensité du travail du sol correspondant au nombre d'opérations effectuées pondérées par la surface relative de la parcelle impactée.

$$\boldsymbol{Intensité\ du\ travail\ du\ sol} = \frac{d_{und}}{d_{tot}} \times \boldsymbol{N_{und}} \times \boldsymbol{p_{und}} + \frac{d_{bet}}{d_{tot}} \times \boldsymbol{N_{bet}} \times \boldsymbol{p_{bet}}$$

où d_{tot} représente la distance totale entre deux rangs de vigne. Cette distance totale est scindée en deux parties : d_{und} représente la distance du cavaillon (~60 cm), et d_{bet} représente la distance de l'inter-rang. N_{und} et N_{bet} représentent le nombre d'opérations pour chaque type de surface (cavaillon et inter-rangs). p_{und} et p_{bet} représentent la proportion de cavaillons et d'inter-rangs travaillés.

Enfin, nous avons récolté des données concernant l'âge de la parcelle et la taille de la parcelle.

CHAPITRE 1

Vers l'intensification écologique : l'agriculture biologique conduite à l'échelle parcellaire augmente les services de régulation des bioagresseurs



De gauche à droite, photographies provenant de 1) Ephytia (Jean-Claude Streito), 2 et 3) Ephytia et 4) L. Muneret

Evidence for successful ecological intensification from organic agriculture

Lucile Muneret[1] | Matthew Mitchell[2] | Verena Seufert[3] | Stéphanie Aviron[4] | El Aziz Djoudi[5,6] | Julien Pétillon[5] | Manuel Plantegenest[6] | Denis Thiéry[1] | Adrien Rusch[1]*

[1] INRA, UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, ISVV, Université de Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, F-33883 Villenave d'Ornon Cedex, France
[2] Institute for Resources, Environment and Sustainability, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada
[3] Institute of Meteorology and Climate Research (IMK-IFU), Karlsruhe Institute of Technology (KIT), Kreuzeckbahnstr. 19, D-82467 Garmisch-Partenkirchen, Germany
[4] UMR BAGAP, INRA-ESA-Agrocampus Ouest, BP 84125, 35042, Rennes, France
[5] Université de Rennes 1, UMR Ecobio, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex, France
[6] IGEPP, Agrocampus Ouest, INRA, Université de Rennes 1, Université Bretagne-Loire, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042, Rennes, France

Under review in Nature Sustainability

Abstract

Ecological intensification of agroecosystems based on the optimization of ecological functions to replace agrochemical inputs is a promising alternative to conciliate low ecological footprint with sufficient commodity production. Organic farming is often considered as an ideal prototype of ecological intensification but the actual performance of organic farming in terms of ecological functions remains largely unknown. Here, using two distinct meta-analyses, we demonstrated that organic farming promotes biological control against all types of pests, including animal pests, pathogens and weeds. In addition, we found that organic systems had lower levels of pathogen infestation, similar levels of animal pest infestation and higher levels of weed infestation relative to conventional systems. This study provides evidence that organic farming can lead to successful ecological intensification of agroecosystems and that ecological processes such as biological pest control can strongly contribute to replace the use of synthetic inputs for the management of animal pests and pathogens.

KEYWORDS

Biological pest control, organic farming, conventional farming, meta-analysis, pathogens, insects, weeds, nematodes, ecological intensification, ecosystem service

1 | Introduction

Increased crop production over the past decades has relied on the use of synthetic agrochemicals, as well as cropland expansion, both of which have strong negative impacts on the environment and human health (Tilman *et al.*, 2001; Tilman *et al.*, 2014; Jones *et al.*, 2013). Such unsustainable models need to shift towards agricultural systems that combine low ecological footprints with sufficient commodity production to ensure long-term food security (Foley *et al.*, 2011; Tscharntke *et al.*, 2012). Various alternative production models ranging from high-input to low-input systems have been proposed to meet this challenge (Foley *et al.*, 2011; Godfray *et al.*, 2010). One approach that promises synergies (rather than trade-offs) between high yields and reduced environmental externalities is the concept of ecological intensification. Ecological intensification is based on the optimization of ecological functions that support ecosystem services to increase the productivity of agroecosystems (Bommarco *et al.*, 2013). However, large-scale implementation of ecological intensification requires the identification of practices optimizing ecological processes and the assessment of the performances of such systems across multiple indicators (Tittonnel *et al.*, 2014).

Organic farming, which is based on the principle of using ecological processes instead of external inputs to manage agroecosystems (IFOAM, 2006), is one of the currently most widespread and most rapidly growing alternative farming systems representing an ideal prototype of ecological intensification (Tittonnel *et al.*, 2014; Seufert *et al.*, 2017). While provisioning services (Seufert *et al.*, 2012; Ponisio *et al.*, 2015), as well as some regulating services like carbon sequestration (Gattinger *et al.*, 2012) and pollination (Kennedy *et al.*, 2013) are quite well studied in organic systems, other important ecological functions and ecosystem services supported by biodiversity in organic systems remain poorly explored. Quantifying the actual performance of organic farming in terms of regulating services such as biological pest control is however crucial to understand the potential of ecological intensification to contribute to reductions in pesticide use (Garibaldi *et al.*, 2017; Kremen *et al.*, 2012).

Substantial evidence indicates that organic farming has generally positive but context-dependent impacts on local biodiversity (Bengtsson *et al.*, 2005; Tuck *et al.*, 2014; Lichtenberg *et al.*, 2017). This suggests that organic farming systems most likely support higher biodiversity-mediated ecosystem services like pollination or soil organic matter decomposition (Kenney *et al.*, 2013; Gabriele *et al.*, 2010). However, the lower productivity of organic agriculture - which has been shown by several meta-analyses services (Seufert *et al.*, 2012; Ponisio *et al.*, 2015) - suggests that organic agriculture may also be plagued by ecosystem disservices, such as higher levels of pest infestation or weed competition, that could explain the yield gap between organic and conventional agriculture.

It remains unclear, to date, how organic farming affects the balance between biological control potential and pest infestation. On the one hand, it has been suggested that farming systems under organic management experience higher pest pressures than conventionally managed systems due to lower efficiency of organic pest control practices (Koss *et al.*, 2005). On the other hand, several studies have found lower levels of pest infestation in organic farming systems due to either positive impacts of organic management on natural enemies

and/or negative impacts of organic management on pest establishment and development (Letourneau *et al.*, 2009; Crowder *et al.*, 2010; Garratt *et al.*, 2011). Analyzing the balance between ecosystem services and disservices for organic agriculture, and specifically between biological pest control and pest infestation, is thus urgently needed to inform agricultural policies, land use management and farmer decision-making (Garibaldi *et al.*, 2017; Darnhofer *et al.*, 2005).

Our study provides the first comprehensive synthesis of the performance of organic and conventional farming systems in terms of biological pest control services and pest infestation levels. We address this question using two distinct meta-analyses, including a meta-analysis on biological control potential based on 43 studies including 194 comparisons, as well as a meta-analysis on pest infestation based on 134 studies including 594 comparisons between organic and conventional farming systems (Figure 1; Supplementary Table 1). Farming systems were labelled organic when their management followed the organic farming guidelines of their locality. All organic farming guidelines excluded the use of synthetic agrochemicals. Conventional farming systems were either high or low-input systems and were considered as the control group. We only considered studies from which we could report the mean, the sample size and an error term from both organic and conventional treatments. Comparisons were computed as effect sizes using a standardized mean differences index. In addition, we extracted information useful to identify the biological and contextual variables driving the relative performance of organic systems in terms of biological control and pest infestation (see various hypotheses related to these contextual variables, Supplementary Tables 2-3).

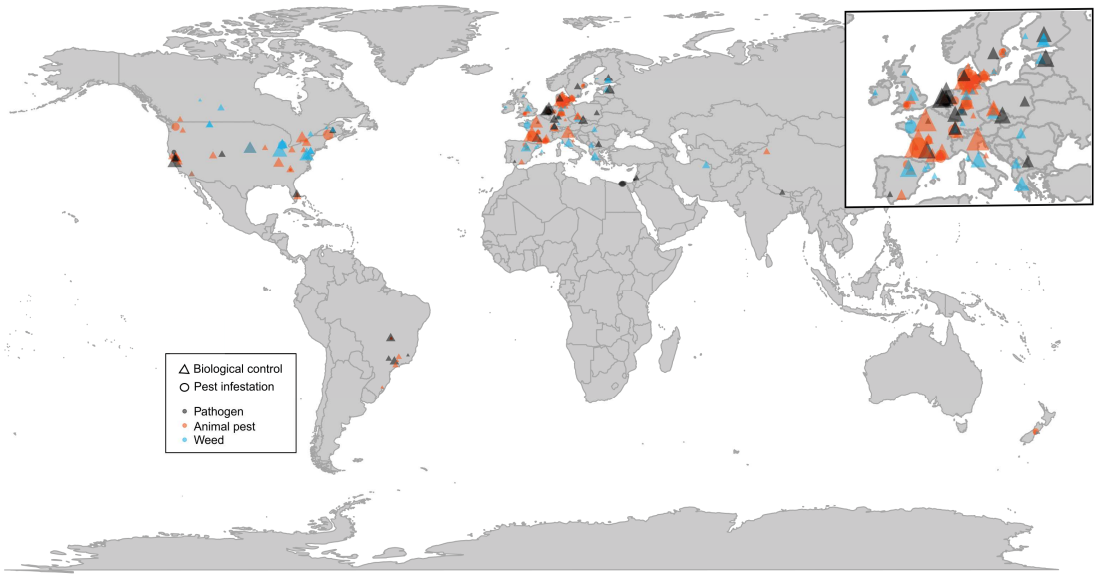


Figure 1 | Overview of all the study sites where the primary studies comparing pest infestation and/or biological control levels between organic and conventional farming systems have been conducted. When the study area was wide, we reported the centroid of the study area. Black dots represent studies about pathogens, red dots represent studies about animal pests and blue dots represent studies about weeds. The size of the dots are linked to the number of effect sizes provided by the study site.

Our study demonstrates that organic farming promotes biological pest control against all types of pests at levels that are able to match or outperform conventional farming practices against pathogens and animal pests. Our findings indicate that organic systems had, generally, lower levels of pathogen infestation, similar levels of animal pest infestation and higher levels of weed infestation relative to conventional systems. This study provides evidence that organic farming can lead to successful ecological intensification of agroecosystems and that ecological processes can strongly contribute to replace the use of synthetic inputs for the management of animal pests and pathogens. This should encourage policy makers and practitioners to allocate more resources to the development of agricultural systems that rely more strongly on the ecosystem services provided by biodiversity.

2 | Results

2.1 | Higher biological control services in organic than in conventional fields

Overall, biological control services were higher in organic than in conventional fields (standardized mean difference Hedges' $d_{grand\ mean}$ = 0.31 ± 0.30, Figure 2, see Methods for interpretation of this index). After accounting for confounding moderators (see Supplementary Table 4) the analysis of the number of pest species shows that, on average, the positive biological control effect of organic farming was higher in studies considering single pest species (d_{single}= 0.42 ± 0.26) than in studies considering multiple pest species ($d_{community}$= 0.18 ± 0.32, Figure 2). The positive effect of organic management on biological control was detected both for perennial ($d_{perennials}$ = 0.56 ± 0.52) and annual crops ($d_{annuals}$ = 0.43 ± 0.41, Figure 2; see Supplementary Table 5). Pest type and study type did not explain a significant proportion of the variability among effect sizes in any of the models or datasets examined (Supplementary Table 5).

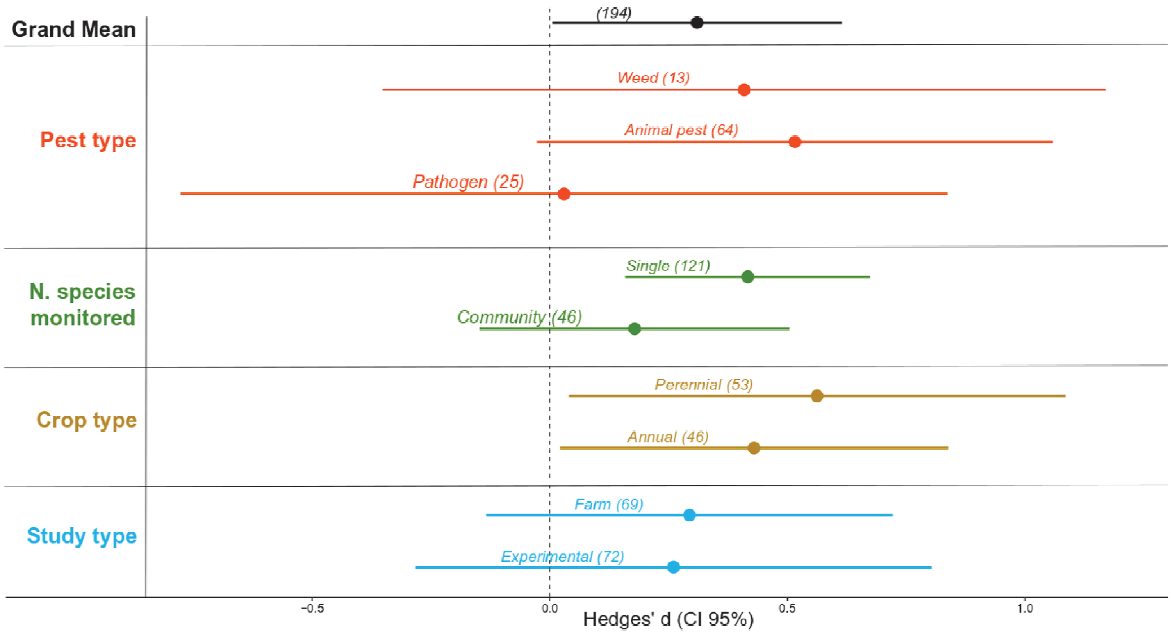


Figure 2 | Impact of organic management on biological control, as influenced by pest type, number of pest species monitored, experimental conditions of the study and crop type. A Hedges' d value positive indicates a higher level of biological control in organic than in conventional fields. For all moderators, the mean effect size ± 95% CI is represented for each category. Numbers indicate numbers of effect sizes. The top box contains the global mean of biological pest control, the model was fitted with the intercept only.

2.2 | Contrasting responses of weeds, pathogens and animal pests to organic farming

Overall, organic fields exhibited higher pest infestation levels than conventional fields ($d_{grand\ mean}$ = 0.23 ± 0.16 ; Figure 3). However, this effect was highly dependent on the pest type. We found no difference in the levels of animal infestation ($d_{animal\ pests}$ = 0.08 ± 0.21) between conventional and organic farming systems, while weed infestation was higher (d_{weed} = 1.02 ± 0.22) and pathogen infestation lower ($d_{pathogen}$ = -0.38 ± 0.23) in organic than in conventional fields (Figure 3; Supplementary Table 6). In addition, our results showed that studies considering multiple pest species found higher pest infestation levels in organic than in conventional fields, while studies considering only one pest species reported similar levels of pest infestation between organic and conventional fields (Figure 3). The higher infestation level in organic fields in studies that considered multiple pest species was found to be independent of the pest type (Supplementary Figure 1; Supplementary Table 6). Studies conducted in annual crops or on experimental sites always exhibited higher levels of pest infestations in organic than in conventional systems (Figure 3, Supplementary Table 6). However, no significant difference in levels of pest infestation was found between organic and conventional for studies conducted in perennial crops or in studies carried out on farmers fields (Figure 3; Supplementary Table 6). Pest attack location on the plant and the number of years since conversion to organic farming did not explain a significant proportion of the variability in effect sizes (Figure 3; Supplementary Table 6). Studies conducted under tropical latitudes were too scarce to allow for an assessment of the effect of climate on the difference in pest infestation levels (See Supplementary Table 7).

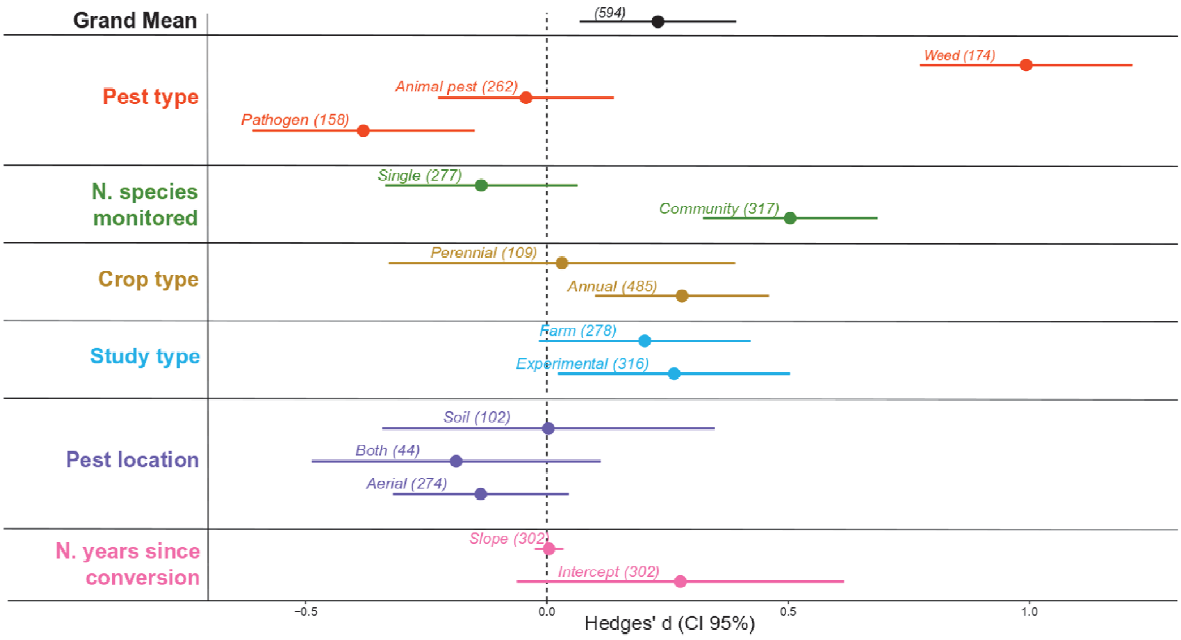


Figure 3 | Impact of organic management on pest infestation, as influenced by pest type, number of pest species surveyed, experimental conditions of the study, crop type, location of the pest attack and number of years since the conversion to the organic farming. A Hedges' d value positive indicates a higher level of infestation in organic than in conventional fields. For all moderators, the mean effect size ± 95% CI is represented for each category. Numbers indicate numbers of effect sizes. The top box contains the global mean of the pest infestation level, the model was fitted with the intercept only.

2.3 | Similar levels of animal pest infestation between organic and conventional fields

The levels of both nematode and insect infestations were similar between organic and conventional fields ($d_{nematode}$ = -0.27 ± 0.28; d_{insect}= 0.06 ± 0.15), while acari infestation was lower in organic than in conventional fields (d_{acari}= -0.48 ± 0.34, Supplementary Figure 2A; Supplementary Table 8). In addition, we found that differences in insect pest infestation levels in organic and conventional fields did not significantly vary with the experimental conditions, crop type, monitored insect order or insect biological features (Supplementary Table 9; Supplementary Figure 2B).

2.4 | Robustness

We checked for publication bias using funnel plots but detected no significant bias. We also performed two types of sensitivity analyses for both meta-analyses. We evaluated the impact of including (i) time series data and (ii) several effect sizes from the studies providing more than 2.5% of the data sets using a bootstrap approach (Supplementary Figures. 3-4). We found no impact of temporal dependency and study dependency on the results of both meta-analyses. In one case, including effect sizes of weed infestation having a within-year dependence reduced the magnitude of the positive effect of organic farming (Supplementary Figure 4) but did not change the overall positive effect of organic farming on weed infestation levels indicating strong robustness of our results.

3 | Discussion

While the concept of organic farming is rooted in the principle of ecological intensification, very little evidence exists about the actual performance of organic systems in terms of ecological functions and ecosystem services. This study shows, using two large meta-analytical data sets, that organic farming actually promotes the ecological process of pest control to a level able to compensate, or even outperform, the effects of conventional practices against numerous pests, including pathogens and animal pests, but not including weeds.

Once established, pest populations within agroecosystems are affected, to various degrees, by three ecological processes: bottom-up effects mediated by soil or plant communities involving for instance plant quality or habitat structure (Scherber *et al.*, 2010; Letourneau *et al.*, 2011), horizontal processes within a given trophic level such as competition for resources between individuals or populations (Hibbing *et al.*, 2010; Vorholt *et al.*, 2012), and top-down control by natural antagonists such as predation or parasitism (Finke et Denno , 2004; Cardinale *et al.*, 2003). In addition, pest populations are directly affected by farming practices implemented to limit their development. Our results show various responses of different organism groups to organic farming and thus allow developing hypotheses on these ecological processes shaping pest infestation in organic agroecosystems.

Our analysis shows that organic farming results in higher weed infestation. This result is supported by previous studies that have shown higher abundance and diversity of plant communities within arable fields (Tuck *et al.*, 2014; Schneider *et al.*, 2014; Henckel *et al.*, 2015). This higher weed infestation, in turn, most likely influence animal pest and pathogen populations. These bottom-up effects of plant communities on higher trophic levels have been demonstrated (Scherber *et al.*, 2010; Haddad *et al.*, 2009) and more abundant or diverse plant communities have been found to limit pest infestation through direct and indirect mechanisms (Letourneau *et al.*, 2011; Mundt *et al.*, 2002) due to higher structural complexity or lower habitat quality under increased plant diversity (Letourneau *et al.*, 2011; Rusch *et al.*, 2010; Van Bruggen et Finckh., 2016). Our results thus suggest that the observed performance of organic farming on animal pest and pathogen infestation likely results from bottom-up effects generated by the higher weed infestation levels in organic systems. Other known indirect bottom-up effects resulting from modifications of soil physical, chemical, and biological properties under organic management can also explain the observed ability of organic farming to limit animal pest and pathogen infestations (Van Bruggen et Finckh., 2016; Liu *et al.*, 2007).

Horizontal pest control processes are also most likely involve in the observed effect of organic farming. Competition for resources is an important biotic factor shaping patterns of distribution, abundance and diversity in ecological communities (Denno *et al.*, 1995; Wisz *et al.*, 2013). Organic farming practices increase the abundance and richness of animal and microbial species (Tuck *et al.*, 2014; Van Bruggen et Finckh, 2016), and this could result in higher competition for resources between pests and other non-problematic species of the same trophic level, resulting in lower pest infestation levels. For instance, the higher organic matter content found in organically managed soils enhances activity and diversity of primary

decomposers, such as bacteria and fungi, that can suppress pathogenic strains due to strong competition for nutrients (Van Bruggen et Finckh, 2016; Mazzola *et al.*, 2002). Similar evidence of competition between phytophagous insects have also been reported (Kaplan et Denno; 2007 and could help explain the low insect pest infestation levels we observed in organic systems.

Finally, top-down ecological processes through natural enemies are also shaping pest populations under organic management. Organic farming can benefit natural enemies both directly, through farming practices limiting negative impacts on their populations (Rusch *et al.*, 2010; Desneux *et al.*, 2007), and indirectly, through the positive effect of the diversity and abundance of weed communities on the diversity and abundance of predators (Scherber *et al.*, 2010; Letourneau *et al.*, 2011). The positive effect of organic farming on biological control potential that we found indicates that the enhanced abundance and diversity of natural enemies in organic fields that has previously been observed (Bengtsson *et al.*, 2005; Tuck *et al.*, 2014; Lichtenberg *et al.*, 2017; Crowder *et al.*, 2010) result in the provision of higher levels of biological control services. The ecological mechanisms driving this effect have been highlighted previously and include niche partitioning and sampling effect (Letourneau *et al.*, 2009; Garratt *et al.*, 2011). Our study therefore provides an empirical test of the well-known positive relationship between biodiversity and ecosystem functioning (Cardinale *et al.*, 2012) and helps validate this relationship for a key ecological function in real-world landscapes.

It is important to highlight, that we cannot rule out that the high pest control potential under organic management revealed by our study partly results from a similar or even higher effectiveness of organic pesticides compared to synthetic pesticides (Muneret *et al.*, 2017). But pesticide use is typically much lower in organic than conventional farming (Schneider *et al.*, 2014), and involves very different types of chemicals of typically lower toxicity (Zehnder *et al.*, 2007; Edwards-Jones *et al.*, 2001).

At first sight, our results show that controlling weed infestations is one of the main challenges in organic farming as weeds are often seen as a potential driver of the yield gap between organic and conventional farming systems (Delmotte *et al.*, 2011; Drews *et al.*, 2009). However, recent studies have disputed the relationship between weed infestation and yield loss, highlighting that weeds can also be seen as a crucial biodiversity component that could benefit several ecosystem functions including biological pest control or pollination (Requier *et al.*, 2015; Gaba *et al.*, 2016). In line with these studies, our results suggest that the performance of organic farming in terms of animal pests and pathogens control could result from bottom-up effects mediated by the high levels of weed infestation in organic cropping systems. These both positive and negative effects of weeds in agricultural systems highlight the need for further research to analyze the multifunctional role of weeds in agricultural systems and their effects on the performance of organic systems.

Understanding the context-dependency of the performance of organic systems is crucial in order to be able to address shortcomings and adopt organic management under the conditions where it performs best (Seufert *et al.*, 2017). We explored how several moderators including number of pest species surveyed, crop type, number of years since conversion to organic farming, pest attack location and study type could explain variabilities in the

performances of organic farming (See the supplementary material for hypotheses and discussion related to all moderators). Our analyses showed that the number of pest species considered in primary studies as well as crop type were important moderators of the performance of organic farming in terms of biological control and pest infestation. Our findings suggest that the positive effect of organic farming on biological control services can efficiently lead to reduced monospecific pest infestation but not necessarily to lower levels of infestation at the pest community level. This could be explained by simple sampling effect or by horizontal processes between pest species involving competition for ecological niches (Kaplan et Denno, 2007). In addition, our study shows that organic farming practices in perennial crops limit pest infestations to similar levels than conventional farming practices, whereas organic farming practices in annual crops do not always lead to efficient reduction in overall pest infestation despite higher biological control services (See the supplementary material for discussion about these moderators). This strong effect of crop type on performance of organic farming in terms of biological control and pest infestation levels is an important result for the deployment of organic farming across agricultural sectors.

Unfortunately, we could not fully explore the context-dependency of the performance of organic farming due to a lack of information in the primary studies. Factors driving good or poor performance of organic farming in terms of pest management thus need to be further explored, especially how specific management practices, landscape and climate context may affect these outcomes (Tuck *et al.*, 2014). The substantial variability sometimes observed in the response of biological pest control and pest infestation to organic management (Figures 2, 3) suggests that for some organism groups the binary organic versus conventional management categories might not be a good explanatory variable. Pest infestation might be driven by other important variables that we were not able to analyze. For instance, populations of both pests and natural enemies are strongly influenced by the landscape surrounding agricultural fields (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Rusch *et al.*, 2016), and the relative impact of organic management on pest control might differ depending on landscape context (Tuck *et al.*, 2014). In addition, specific management practices - like the types and quantities of pesticides applied, crop rotations, or fertilization levels - could potentially be more important drivers of pest infestation levels (for example of animal pests) than organic versus conventional management (Rusch *et al.*, 2010; Mehrabi *et al.*, 2017). Analyses of such moderators will provide important insights into how to effectively and successfully implement ecological intensification strategies based on organic farming in agroecosystems.

Our study provides evidence that ecological intensification based on organic farming can successfully control animal pests and pathogens through enhancing biological control services and limiting their infestations. We particularly demonstrate that organic farming practices are able to compensate or outperform conventional pest control practices against pathogens and animal pests. These results highlight the strong potential of organic or agroecological farming practices to help reduce the use of synthetic pesticides at the global scale. As suggested by our results on weeds, ecological intensification will probably promote stronger interdependencies between ecological functions and consequently bring out multiple trade-offs and synergies between ecosystem services. In order to reach a desirable state in the

provisioning of bundles of ecosystem services we need to identify and manage such trade-offs and synergies between different desirable and undesirable ecological functions. Similar studies considering other key ecological functions and services such as pollination or organic matter decomposition are now needed to fully assess the multifunctionality of organic farming systems. Our findings have clear implications on the orientation of agricultural public policies as they show that ecological intensification strategies based on the adoption of organic farming practices can strongly contribute to the design of multifunctional farming systems limiting environmental impacts.

4 | Methods

4.1 | Literature search

To perform our two meta-analyses, we collected studies evaluating the effect of organic farming on either pest infestation levels (weeds, pathogens and pests) or biological control services. We used two sets of keywords for study collection (i) "organic AND conventional AND (pest OR disease OR pathogen OR weed)" and (ii) "organic AND conventional AND (parasitism OR predation OR "infestation rate" OR "predation rate" OR biocontrol OR "natural regulation" OR mortality OR survival OR "biological control" OR "natural pest control" OR "weed control" OR "seed predation" to identify the relevant articles in ISI Web of Knowledge. Our last update was in April 2017. We also screened the bibliography from related reviews (Tuck *et al.*, 2014; van Bniggen et Termorskuizen, 2003; Stavi *et al.*, 2016; Briar *et al.*, 2016). We also added four unpublished data sets provided by the authors (from three different experiments).

4.2 | Study selection

To be included in the data set, studies had to report data comparing either pest infestation levels or biological control services between organic and conventional farming systems. Organic farming was defined by the exclusion of synthetic fertilisers and pesticides, and took into account both organic as well biodynamic farming systems. On the contrary, conventional farming allowed for synthetic inputs even if the intensity of pesticide use highly varied across the data set, ranging from "Integrated Pest Management" systems to "High-Input" systems. Data from both organic and conventional systems had to be original and strictly comparable in the study to be considered. We tolerated different kind of response variables quantifying pest pressure (severity, incidence, abundance, biomass, density, cover or occurrence) or biological control services (predation rate, parasitism rate or soil disease-suppressiveness). Considering the data inclusion about biological control, it had to quantify natural pest control by antagonistic organisms, following or not a pest inoculation or introduction by the experimenter. The studies had to clearly indicate the mean, any error terms and the sample size (a minimum of three observations was tolerated) of both organic and conventional treatments to be included. In case of partial or unclear information reported, we contacted authors. We did not consider studies about conversion to organic farming.

4.3 | Data extraction procedure

We considered the conventional treatment as the control. Hence, if the study evaluates the effect of several conventional as well as organic treatments, we computed an effect size for each pair of most comparable treatments (*e.g.* same dates, equal tillage intensity). If several conventional treatments were compared to one organic and there was no information to favor one treatment more than another, we considered the "Integrated Pest Management" and "Low input systems" modalities as last choices and we randomly selected a conventional treatment among others options. If there were several organic compared to one conventional treatments, we included them all in the data set and compared each organic treatment to the same conventional treatment. This dependence was then taken into account in the models (see below).

In each study, we extracted one measure for each pest stage at a given date because we assumed that they could lead to different damages and they were probably controlled by several natural enemy species. When the data reported weed infestation through weed cover, density and biomass, we extracted the weed cover values. As a second choice, we extracted data as weed biomass followed by weed density. In addition, if the authors reported time series survey, we calculated as many effect sizes as it was possible. However, when an error term for each time point was not available, we calculated the mean as well as the standard deviation across time. We extracted data from graphics using Image J software, texts or tables and we additionally received many data sets from authors.

4.4 | Effect size calculation

For each comparison between one organic and one conventional farming system, we calculated the standardized mean difference using the Hedges'd index (Hedges et Olkin, 1985) (*i.e.* the effect size called'd'). It is a well-known index that requires the mean, the standard deviation and the sample size of both treatments. This index was chosen as effect size measure because it has the benefit of being unbiased by small sample sizes and it allows comparisons having the mean of the control equal to zero. Positive values of'd' indicate that organic farming experiences higher level of either biological control services or pest infestation.

4.5 | Potential causes of variation between effect sizes

We extracted much information from the original studies and the literature related to the biology of the studied organisms and the experimental design to explain the variability within the effect sizes (Supplementary Tables 7, 10-12). Firstly, to describe the data structure, we collected (i) the study location and the authorship dependence to take the between-study dependence into account and (ii) the temporal dependence between the effect sizes to deal with the within-study dependence (Koricheva *et al.*, 2013). Studies reporting results from the same long-term experiment as well as studies sharing the first and/or the last author were also considered dependent. Within studies, the temporal dependence between the effect sizes can be either within year or between years, and these dependences were coded independently. Secondly, beyond the description of the data structure, we also collected various biological

moderators for the two different meta-analyses (Supplementary Tables 2-3 for details on underlying hypotheses). For both the pest infestation and the biological control section, we collected the type of pest considered ('Pathogen', 'Weed' or 'Animal pest'' and any other deeper details about taxonomy), the number of pest species that have been monitored ('Community' -more than one species- or 'Single'), the study type (i.e. whether the study has been conducted in experimental sites 'Experimental' or in commercial farms 'Farm'), the crop type ('Annual' or 'Perennial'; see the distribution of the effect sizes among moderators in the Supplementary Figures 7, 10-12). Note that the strawberry and the cotton production were considered as annual crop due to the management they are subjected to. We also collected climatic data, the coordinates and the minimal number of years since the conversion to organic farming when it was reported. For the pathogens and the animal pests, we noted the location of the pest attack on the host plant ('Aerial', 'Soil' or 'Both'; see Supplementary Figures. 5-6 to observe the distribution of effect sizes among modalities for each moderator analyzed).

4.6 | Statistical analysis

For each meta-analysis, using contingency tables, we first built different data sets to identify the moderators that had a balanced distribution of their effect sizes among the modalities of other moderators (Supplementary Tables 7,10-12). This step was also useful to select the data sets that were used to fit the models while avoiding models containing confounding effects (Supplementary Table 4). Several moderators extracted from the literature were excluded at this step. After having identified the moderators to test, we searched the best random structure to include in our models because we assumed that the effect sizes are not independent in each data set (Supplementary Tables 13-14). Hence, we used multilevel models to fit our models (Borenstein *et al.*, 2009; Nakagawa *et al.*, 2017). To identify the random effects structure that best fits the data sets, several models with different random effect structures were compared. We tested all the consistent combinations of the four following variables as random term (i) the 'Case ID' (i.e. each comparison between treatments is a singular case study), (ii) the 'Study ID' (*i.e.* observations coming from the same study), (iii) the long-term experiment dependence 'Experimental site' (i.e. temporal dependence) and (iv) the authorship dependence 'Authors dependence' (i.e. observations coming from the same primary author). We retained the random effects structure providing the lower BIC value fitting the full models for each data set. The retained random effect structures were different for the pest infestation and the biological control meta-analysis but they are consistent across all the data sets for each meta-analysis (Supplementary Tables 13-14). We used the BIC value which is more conservative than the AIC and favors the simplest models (Johnson et Omland, 2004). Moreover, to take into account the correlation between the effect sizes sharing the same control (*i.e.* the conventional treatment), we added a variance-covariance matrix describing the dependence among the effect sizes to all the models (Cooper *et al.*, 2009). Effect sizes were considered significantly different from zero if their confidence interval (95%) did not include zero (Borenstein *et al.*, 2009). The quantification of the heterogeneity among the effect sizes was quantified with the τ^2 and the I^2 statistics (Koricheva *et al.*, 2013; Senior *et al.*, 2016; Nakagawa *et al.*, 2017). They indicate

how the variation among the effect sizes can be attributable to the explanatory variables examined. τ^2 is an absolute value, varying with the magnitude of the Hedges' d value whereas I^2 is a percentage (being comparable among meta-analyses). We also reported the Qm that evaluated the explanatory power of the moderators. An associated P-value <0.05 means that the moderators explain a significant part of the variability among effect sizes.

4.7 | Sensitivity analysis

We checked for publication bias using the funnel plot and we detected no problem (Supplementary Figures 7-8). We also tested the robustness of the analysis by removing individually the studies providing more than 2,5 % of each data set (7 studies for the pest infestation meta-analysis and 13 studies for the biological control meta-analysis). We also detected no problem. Finally, as it has been suggested (Noble *et al.*, 2017), we tested how the temporal dependence between effect sizes affected the results of our analyses by using a bootstrap approach for each selected models in both separate meta-analyses (with N = 100). We then computed estimates of the coefficients and their confidence intervals based on the bootstrap outputs. We considered that if the mean and the confidence interval of the estimate from the bootstrap is included in the confidence interval of estimate for each coefficient of the retained model (having the lowest BIC), the model outputs are robust (Supplementary Figures 3-4).

All analyses were carried out with the 'metafor' package (Viechtbauer, 2010) which is implemented in the R Software (R Core Team, 2016).

Acknowledgements

We are grateful to the authors of primary studies who provided us additional data and to Bastien Castagneyrol and David Makowski for helpful discussions and relevant advices about the analyses. We also thank Thomas Nesme for helpful discussions and Marion Desailly for her help in collecting the literature. This research was funded by the Region Aquitaine (REGUL project), the Région Bretagne (ARANEAE) and the Agence Française pour la Biodiversité (ex-ONEMA), joint call "Biodiversité-Ecophyto" between Ecophyto & the French National Foundation for Research on Biodiversity (SOLUTION project). This study was also supported by the FP7-PEOPLE-2013-IRSES fund (project APHIWEB, grant no. 611810). This research is part of the cluster of Excellence Cote.

Authors' contributions

LM, EAD, SA, JP, MP, DT, & AR conceived the work and designed the study; MM & VS contributed to data analysis and interpretation of the results; LM & AR collected the data, analysed the data, interpreted the results and led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

5 | Supporting information

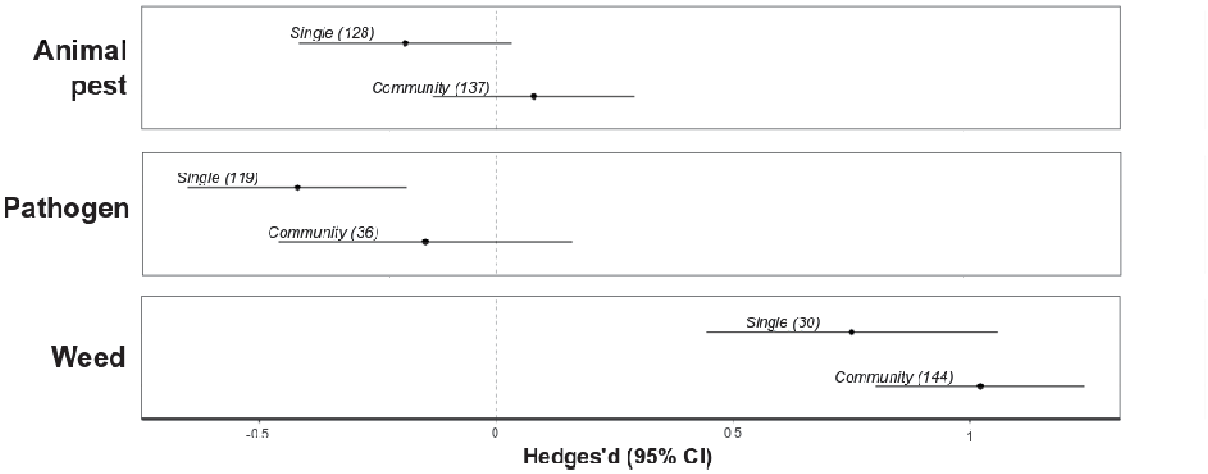


Figure S1 | Effect of the number of pest species surveyed (single or community) on the relative effect of organic farming on pest infestation for each pest type. "Single" means that only one pest species have been monitored in the study. "Community" means that at least two pest species have been monitored. For all pest type, the mean effect size ('d' ± 95% CI) is represented for each category. The numbers in parentheses indicate the number of effect sizes used to calculate the mean Hedges' d. The figure highlights that there is no interactions between the number of pest species monitored and the pest type on pest infestation levels. The effect of organic farming is beneficial for the pest communities of each pest type.

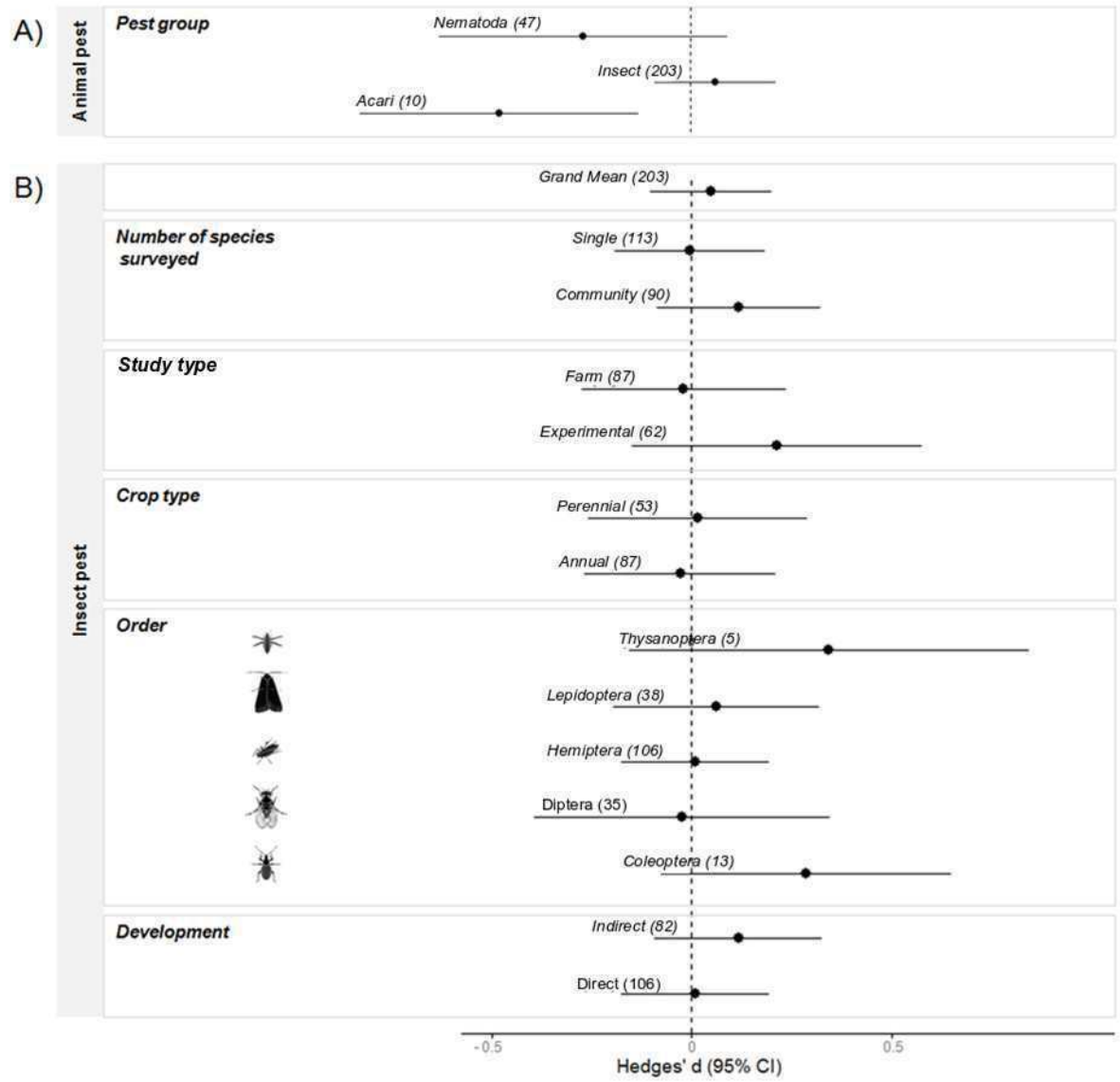


Figure S2 | Effect of several moderators on the relative effect of organic farming on animal pest infestation. A) Impact of organic farming on animal pest infestation by animal pest group. B) Impact of organic farming on the level of insect pest infestation according to pest type, number of pest species surveyed, experimental conditions of the study, crop type, taxonomical order and insect development. A Hedges' d value positive indicates a higher level of infestation in organic than in conventional fields. For all moderators, the mean effect size ± 95% CI is represented for each category. Numbers indicate numbers of effect sizes. The top box of the plot 'B' shows the global mean difference of the insect pest infestation level between organic and conventional fields (the model was fitted without moderators). This figure highlights that there is significantly lower levels of infestations by acari in organic farming compared to conventional farming (A). It also shows that the insect pest infestation was similar between organic and conventional fields and it did not vary according to the moderators tested.

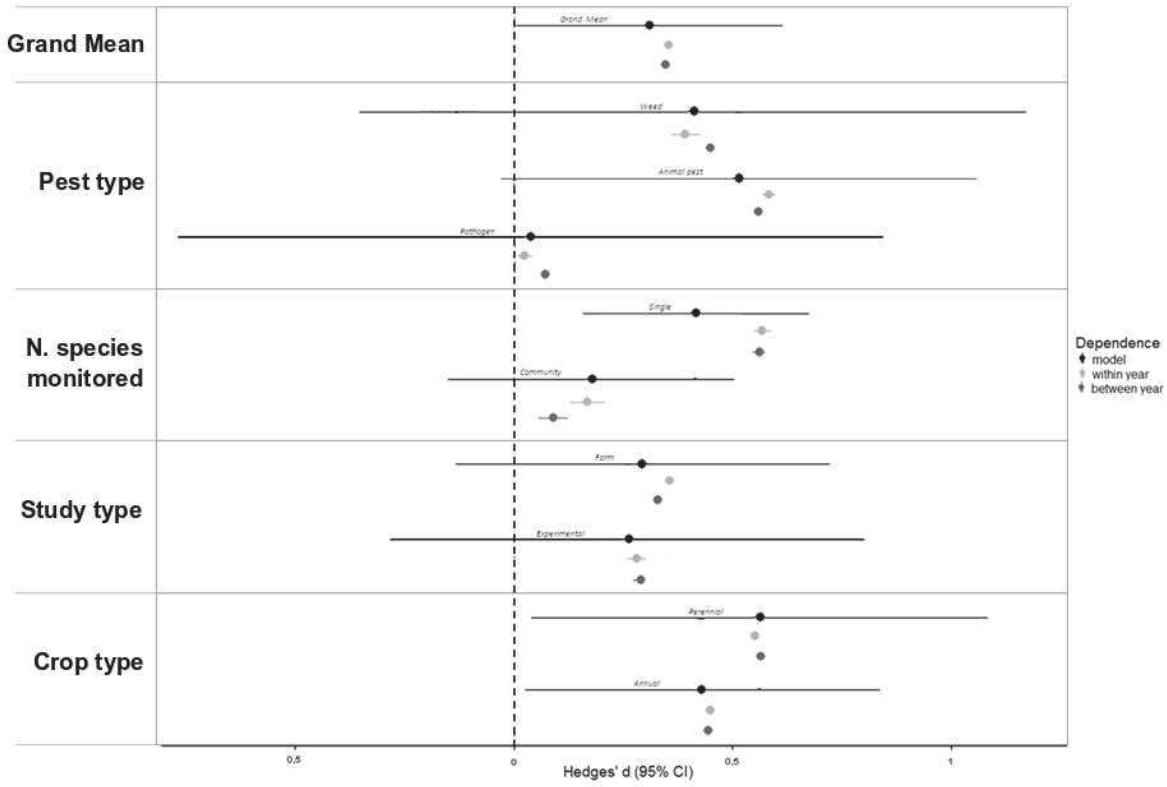


Figure S3 | Effect of the temporal dependence of the effect sizes (within-year dependence or between-year dependence) on the relative effect of organic farming on biological control. We tested the effect of the temporal dependence on all biological control models (overall effect and each moderator). We tested how the temporal dependence between effect sizes affected the results of our analyses by using a bootstrap approach for each models (with N = 100). We then computed estimates of the coefficients and their confidence intervals based on the bootstrap outputs. The bootstrap was based on 141 and 159 effect sizes for the between-year dependence and the within-year dependence, respectively. We considered that if the mean and the confidence interval of the estimate from the bootstrap is included in the confidence interval of estimate for each coefficient of the retained model (having the lowest BIC), the model outputs are robust. For all moderators, the mean effect size ± 95% CI is represented for each category. These analyses revealed that the within-year or between-year temporal dependence in the primary data did not affect the conclusion about the effect of organic farming on biological control.

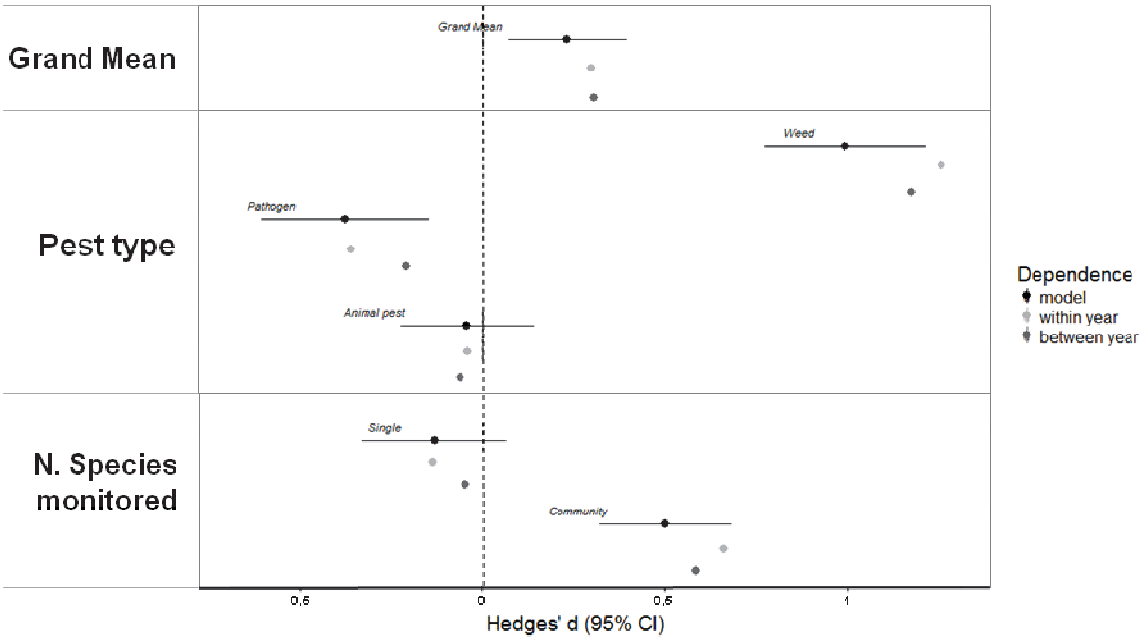


Figure S4 | Effect of the temporal dependence of the effect sizes (within-year dependence or between-year dependence) on the relative effect of organic farming on pest infestation. We tested the effect of the temporal dependence on 1) the global effect 'Grand Mean', 2) the number of pest species surveyed, and 3) the effect of the pest type. We tested how the temporal dependence between effect sizes affected the results of our analyses by using a bootstrap approach for each models (with N = 100). We then computed estimates of the coefficients and their confidence intervals based on the bootstrap outputs. The bootstrap was based on 485 and 544 effect sizes for the between-year dependence and the within-year dependence, respectively. We considered that if the mean and the confidence interval of the estimate from the bootstrap is included in the confidence interval of estimate for each coefficient of the retained model (having the lowest BIC), the model outputs are robust. For all moderators, the mean effect size ± 95% CI is represented for each category. These analyses revealed that in one case within-year dependence in effect sizes of weed infestation reduced the magnitude of the positive effect of organic farming but did not change the overall positive effect of organic farming on weed infestation levels indicating strong robustness of our results. Except this case, including time series data did not affect the conclusion about the relative effect of organic farming on pest infestation.

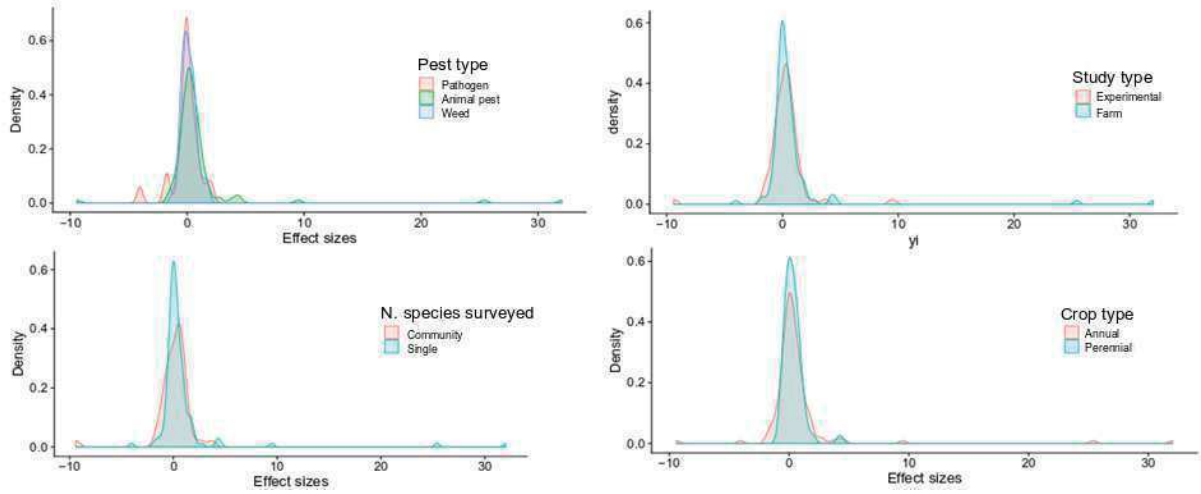


Figure S5 | Densities of effect sizes among moderators analyzed for the data set on biological control ($N_{Pest\ type}$= 102, $N_{N.\ species\ surveyed}$=167, $N_{Study\ type}$ = 141, $N_{Crop\ type}$ =99).

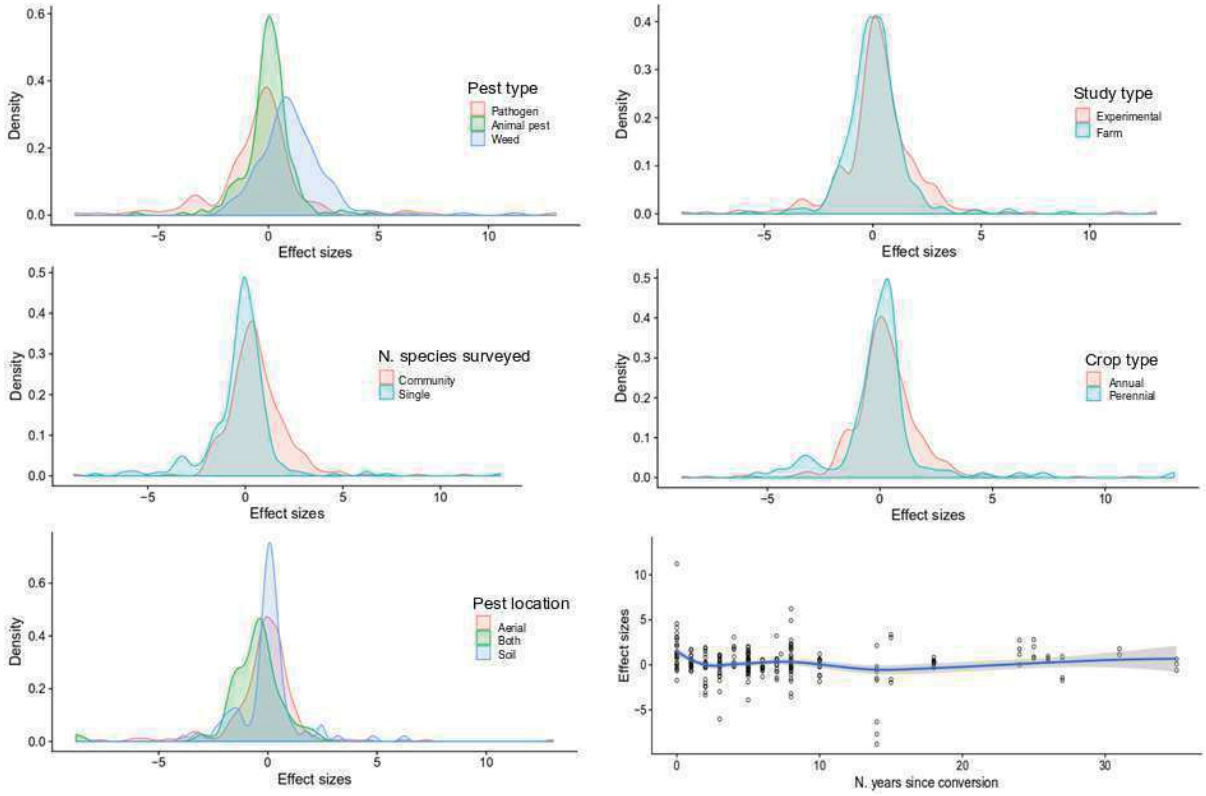


Figure S6 | Densities of effect sizes among moderators analyzed for the data set on pest infestation (N=594 for Pest type, Study type, N. species surveyed, Crop type; N=420 for Pest location and N=320 for N. of years since conversion to organic farming).

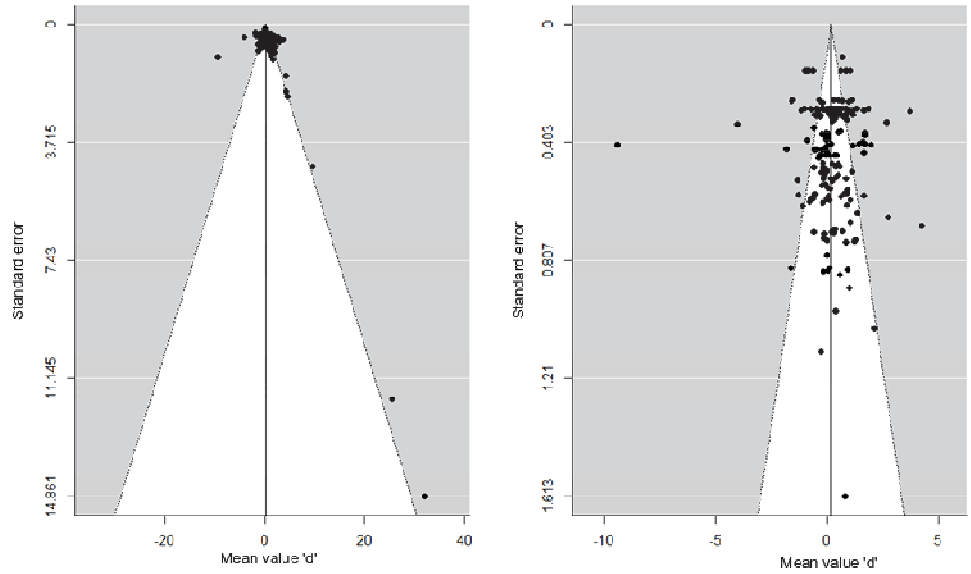


Figure S7 | Funnel plot of the data set related to biological control (N=194). On the left, all the effect sizes are represented, on the right, we removed the 10 effects sizes having the highest standard errors to best observed the other effect sizes. We did not detect any publication bias.

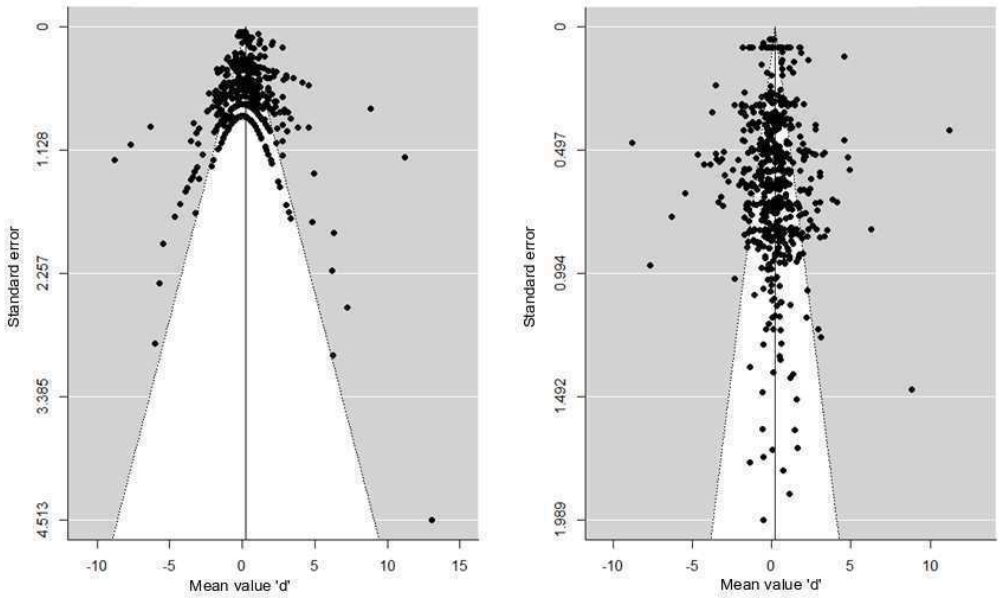


Figure S8 | Funnel plot of the data set related to pest infestation (N=594). On the left, all the effect sizes are represented, on the right, we removed the 10 effects sizes having the highest standard errors to best observed the other effect sizes. We did not detect any publication bias.

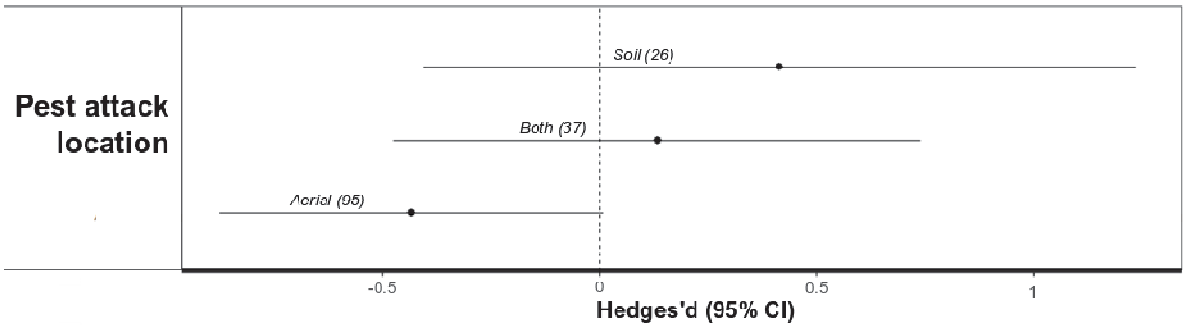


Figure S9 | Impact of pathogen location on the effect of organic farming on the level of pathogen infestation. The numbers correspond to the number of effect sizes included in the computation of the mean Hedges' d. For all moderators, the mean effect size ± 95% CI is represented for each category. The figure highlights that the variability in the level of pathogen infestation is independent of the pathogen location contrary to what we expected.

Table S1| List of the studies included in the meta-analyses. Voir l'annexe 1 du manuscrit de thèse.

Table S2 | Summary of the moderators extracted from the primary studies on biological control and their associated hypothesis

Moderator	Hypotheses
Pest type	We expected a higher level of biological control in organic than in conventional fields. Because it has been demonstrated that the diversity of (i) the phytophagous species that can control the weeds, (ii) the predator species that can control the animal pests and (iii) the microorganisms that can control or compete with pathogens are increased by organic farming with the same magnitude (Tuck *et al.*, 2014), we expected the same positive effect of organic farming on level of biological control relative to conventional farming for all pest types.
Number of pest species monitored	We expected a higher positive effect of organic farming on the level of biological control in studies examining communities of pests than in studies interested in single pest species. We expected such effect because fields managed under organic farming are known to shelter a more diversified natural enemy community and because of the sampling effect (Lichtenberg *et al.*, 2017; Letourneau *et al.*, 2009).
Study type	We expected that the study type (experimental plots or real fields from commercial farms) would modulate the relative effect of organic farming on biological control. We expected that the higher diversity in farming practices, climate and landscape contexts in real commercial farms relative to controlled experimental plots in research stations would affect the relative effect of organic farming on biological control (Tuck *et al.*, 2014). Hence, we expected a higher effect of organic farming on biological control in studies conducted in experimental plots than in studies conducted in real commercial farms.
Crop type	We hypothesized that the expected positive effect of organic farming on biological control could be modulated by crop type. We expected a more pronounced effect of organic farming on biological control in annual crops compared to perennial crops. This hypothesis comes from the fact that annual crops are more disturbed habitats than perennial crops, which are more 'stable' over time. Hence, we expected that implementation of organic farming in such disturbed environment could result in a much higher difference in terms of biological control than in perennial crops which may already shelter important natural enemy communities (Bruggisser *et al.*, 2010; Tscharntke *et al.*, 2012).

Table S3 | Summary of the moderators extracted from primary studies on pest infestations and their associated hypothesis

Moderator	Hypotheses
Pest type	We initially expected a higher level of pest infestation in organic than in conventional systems for all pest types as it has been suggested that farming systems under organic management (in which synthetic pesticides are banned) are more prone to pest infestation. This could be due to lower levels of efficiency of organic practices to control pests compared to conventional farming systems (which are largely based on the use of synthetic pesticides) (Adl *et al.*, 2011; Bianchi *et al.*, 2013).
Number of pest species monitored	We expected a prominent positive effect of organic farming on pest infestation in studies examining communities of pests relative to studies interested in single pest species. As it has been shown by several studies, biodiversity is globally higher both in terms of species richness and abundance in organic than in conventional systems (Bengtsson *et al.*, 2005; Tuck *et al.*, 2014). Hence, the weeds, pathogens and animal species are expected to benefit from the more environment-friendly practices applied in organic farming. Such practices could increase the number of pest species of minor concern that are not targeted by the pesticides.
Pest location (only for 'Animal pests' and the 'Pathogens')	We expected that pest location could modulate the relative effect of organic farming on pest infestation levels. We hypothesized that pest located in the soil could be better controlled by organic management practices than aerial pests due to differences in dispersion abilities and relative efficiency of curative methods in organic and conventional farming (Zehnder *et al.*, 2007). We therefore expected a globally lower positive effect (or even a negative effect) of organic farming on pest infestation for pest located in the aerial part of the plant while we expected a more important positive effect of organic farming on pests located in the soil (Van Bruggen et Finckh, 2016).
Study type	We expected that the study type (experimental plots or real fields from commercial farms) would modulate the relative effect of organic farming on pest infestation. We expected this difference owing to higher diversity in farming practices, climate and landscape contexts in real farms than in controlled experimental plots in research stations (Tuck *et al.*, 2014). Hence, we expected a higher effect of organic farming on pest infestation levels in studies conducted in real commercial farms than in studies conducted in experimental plots.
Crop type	We expected a higher level of global pest infestation in perennials crops than in annuals crops under organic management compared to pest infestation in annual crops. This would be the result of the fact that perennial crops do not benefit from crop rotation operated in annual systems that is known as a powerful tool to manage disease, weeds and even insect pests (Rusch *et al.*, 2010). Moreover, perennial crops in temperate climate are usually subjected to higher level of pesticide treatment, which could suggest higher pest pressure, and organic practices could be less efficient than conventional ones to control them (Butault, 2010).
Number of years since the conversion	We expected higher level of global pest infestation in fields that are newly converted to organic farming compared to the fields that are long-lasting organic fields. We assumed such effect for two reasons. First, because of the need for a higher technicality needs in organic farming management, combining very different practices, than in conventional farming. Thus, we expected lower levels of technicality of farmers just converted to organic farming than more experienced farmers. Secondly, it is usually assumed that organic systems become more resilient to perturbations after a certain amount of time after shifting from pesticide-based to organic systems. Several studies have demonstrated that the time since transition to organic farming affected plants, moths and butterflies species richness and abundance (Andersson *et al.*, 2010; Jonason *et al.*, 2011; Jonason *et al.*, 2013).

Table S4 | Table summarizing the moderators and the data sets selected to explain sources of variability in the effect sizes. Coloured cases correspond to the data sets in which the moderators on the left have been tested. The selection of data sets is the result of the first step consisting in crossing every moderator in contingency tables. All the moderators that included in the models have at least 5 effect sizes in each crossed category. The 'data set ID' is reported in the tables containing the outputs of the models. Number in parenthesis represent the number of effect sizes in each data set.

Response	Data set ID	Moderator to evaluate (N)	Pest type					Number of pest species		Study type		Crop type		Pest location			Number of years since the conversion	
			Pathogen	Animal pest			Weed	Single	Community	Experimental	Farm	Annual	Perennial	Aerial	Both	Soil	reported	unreported
				Insect	Acari	Nematod												
Biological control	1	Pest type (102)																
	2	Number of pest species (167)																
	3	Study type (141)																
	4	Crop type (99)																
Pest infestation	5	Pest type (594)																
	5	Number of pest species (594)																
	5	Study type (594)																
	5	Crop type (594)																
	6	Pest location (420)																
	7	Number of years since the conversion (302)																
Animal pest infestation	8	Pest group (260)																
Insect pest infestation	9	Number of pest species (203)																
	10	study type (149)																
	11	Crop type (140)																
	12	Order (197)																
	13	Development (188)																

Table S5 | Table summarizing the outputs of the models that best explained the variability within the effect sizes for the whole data set related to the biological control. To test the effect of the moderators independently (without any confounding factors), five different data sets were designed. The random terms were always the 'Case ID' nested in the 'authors dependence'. The number in bold correspond to the grand mean effect size. I^2 corresponds to proportion of the variation within the effect sizes that is due to the between-study variance and that cannot be attributed to sampling error. τ^2 is an absolute measure of true among-effect variance. Qm is measure of the heterogeneity that can be attributed to moderators. If the p-value associated to Qm is <0.05, we considered that the moderators explain a significant part of the variability among effect sizes. BIC described the goodness-of-fit of the models. K corresponds to the number of parameters estimated in the models. We also report their estimate, their confidence interval and their associated P-value.

Data set	Model	N	Fixed Terms	I^2	τ^2	Q_m (P-value)	BIC	K	Parameters	Estimate	Confidence Interval	P-value
	Intercept only	194	1	86.86	0.81	3.99 (<0.05)	571.96	3	Intercept	**0.31**	**(0.006 , 0.61)**	<0.05
1	**Unique model**	102	Pest type	88.85	0.97	1.13 (0.57)	253.62	5	Intercept (:Pathogen)	0.03	(-0.78 , 0.84)	0.94
									Animal pest	0.49	(-0.44 , 1.41)	0.30
									Weed	0.38	(-0.69 , 1.45)	0.49
2	**Unique model**	167	N. species monitored	82.06	0.54	1.81 (0.18)	496.17	4	Intercept (:Community)	0.18	(-0.15 , 0.50)	0.28
									Single	0.24	(-0.11 , 0.58)	0.18
3	**Unique model**	141	Study type	89.78	1.11	0.012 (0.91)	466.24	4	Intercept (:Experimental)	0.26	(-0.28 , 0.80)	0.35
									Farm	0.03	(-0.57 , 0.63)	0.91
4	**Unique model**	99	Crop type	80.54	0.48	0.21 (0.65)	213.27	4	Intercept (:Annual)	0.43	(0.02 , 0.84)	0.04
									Perennial	0.13	(-0.44 , 0.70)	0.65

Table S6 | Table summarizing the outputs of the models that best explained the variability within the effect sizes for the whole data set related to the global pest infestation. To test the effect of the moderators independently (without any confounding factors), three different data sets were used. The random terms were always the 'Case ID' nested in the 'Study ID'. The number in bold correspond to the grand mean effect size. I^2 corresponds to proportion of the variation within the effect sizes that is due to the between-study variance and that cannot be attributed to sampling error. τ^2 is an absolute measure of true among-effect variance. Q_m is a measure of the heterogeneity that can be attributed to the moderators. If the p-value associated to Q_m is <0.05, we considered that the moderators explain a significant part of the variability among effect sizes. BIC described the goodness-of-fit of the models. K corresponds to the number of parameters estimated in the models. The 'parameters retained' correspond to the parameters that have been retained during the stepwise procedure. We also report their estimate, their confidence interval and their associated P-value. "Pest N" is the number of species monitored (*i.e.* "Community" or "Single"), "Study type" is the study type (*i.e.* "Experimental or "Farm") and "AB N" is the number of years since conversion to organic farming.

Data set ID	Model	N	Fixed Terms	I^2	τ^2	Q_m (P-value)	BIC	K	Parameters retained	Estimate	Confidence Interval	P-value
5	**Intercept only**	594	1	94.15	1.07	7.77 (<0.01)	1969.67	3	Intercept	**0.23**	**(0.07 , 0.39)**	0.01
	Full Model	594	Pest type + Crop type + Study type + Pest N + Pest type : Crop type + Pest type : Pest N + Study type : Pest N + Crop type : Pest N + Study type : Pest type	91.22	0.76	89.87 (<.0001)	1918.62	16				
	Best fitted model	594	Pest type + Pest N	91.34	0.74	84.21 (<.0001)	1910.89	6	Intercept	-0.15	(-0.46 , 0.16)	0.35
									Animal pest	0.23	(-0.05, 0.51)	0.11
									Weed	1.17	(0.81 , 1.53)	<.0001
									Single	-0.27	(-0.52 , -0.02)	0.03
6	**Full model**	302	Pest type + AB N + Study type + Crop type + Pest type:AB N + Study type:AB N + Croptype:AB N	93.97	0.65	63.16 (<.0001)	968.44	12				
	Best fitted model	302	Pest type + Crop type	93.64	0.61	63.28 (<.0001)	953.53	6	Intercept	-0.48	(-0.80 , -0.15)	< 0.01
									Animal pest	0.25	(-0.09 , 0.58)	0.16
									Weed	1.65	(1.22 , 2.07)	<.0001
									Perennial	0.56	(0.07 , 1.05)	0.03
7	**Full model**	420	Pest type + Crop type + Pest location + Pest N + Study type + Crop type : Pest location + Pest type : Pest location + Pest N : Pest location	90.28	0.56	16.40 (0.13)	1244.78	14				
	Best fitted model	420	Pest N	90.11	0.53	7.21 (<0.01)	1217.17	4	Intercept	0.04	(-0.16 , 0.24)	0.7
									Single	-0.27	(-0.46 , -0.07)	0.01

Table S7 | Contingency table on the whole pest infestation data set (N=594). The numbers represent the number of effect sizes that have been extracted from the literature search for each modality. The modalities correspond to the categories we made within each moderator. Because of the unbalanced distribution of effect sizes among their modalities, we did not test the effect of the "Climate" or the "Biodynamic" as moderators.

Moderator	Modality 1	Modality 2	Modality 3
Pest type	Pathogen 158	Animal pest 262	Weed 174
Number of pest species	Community 317	Single 277	
Pest location (only for Pest and Pathogens, N=420)	Aerial 274	Both 44	Soil 102
Study type	Experimental 316	Farm 278	
Crop type	Annual 485	Perennial 109	
Biodynamic	Biodynamic 25	Organic 569	
Climate	Subtropical 13	Temperate 568	Tropical 13
Number of years since the conversion (quantitative)	N = 302; mean = 7; range = 0:35 years		

Table S8 | Table summarizing the outputs of the models that best explained the variability within the effect sizes for the whole data set related to the animal pest infestation. The random terms were always the 'Case ID' nested in the 'Study ID'. I^2 corresponds to proportion of the variation within the effect sizes that is due to the between-study variance and that cannot be attributed to sampling error. τ^2 is an absolute measure of true among-effect variance. Qm is a measure of the heterogeneity that can be attributed to moderators. If the p-value associated to Qm is <0.05, we considered that the moderators explain a significant part of the variability among effect sizes. BIC described the goodness-of-fit of the models. K corresponds to the number of parameters estimated in the models. The 'parameters' correspond to the parameters that have been estimated in the model. We also report their estimate, their confidence interval and their associated P-value.

Data set ID	Model	N	Fixed Terms	I^2	τ^2	Q_m (P-value)	BIC	K	Parameters	Estimate	Confidence Interval	P-value
8	**Unique Model**	260	Pest group (Acari, Insect, Nematode)	77.71	0.19	12.54 (<0.01)	597.26	5	Intercept (:Acari)	-0.48	(-0.82 , -0.13)	<0.001
									Insect	0.54	(0.21 , 0.87)	0.001
									Nematode	0.21	(-0.29 , 0.70)	0.41

Table S9 | Table summarizing the outputs of the models that best explained the variability within the effect sizes for the whole data set related to the insect pest infestation. To test the effect of the moderators independently (without any confounding factors), five different data sets were designed. The random terms were always the 'Case ID' nested in the 'Study ID'. The number in bold correspond to the grand mean effect size. I^2 corresponds to proportion of the variation within the effect sizes that is due to the between-study variance and that cannot be attributed to sampling error. τ^2 is an absolute measure of true among-effect variance. Qm is a measure of the heterogeneity that can be attributed to moderators. If the p-value associated to Qm is <0.05, we considered that the moderators explain a significant part of the variability among effect sizes. BIC described the goodness-of-fit of the models. K corresponds to the number of parameters estimated in the models. We also report their estimate, their confidence interval and their associated P-value.

Data set	Model	N	Fixed Terms	I^2	τ^2	Q_m (P-value)	BIC	K	Parameters retained	Estimate	CI	P-value
9	**Intercept only**	203	1	81.17	0.19	0.41 (0.52)	461.72	3	Intercept	0.05	(-0.10 , 0.20)	0.52
9	**Unique model**	203	Pest N	81.74	0.20	1 (0.32)	464.47	4	Intercept (: Community)	0.12	(-0.09 , 0.32)	0.26
									Single	-0.12	(-0.36 , 0.12)	0.32
10	**Unique model**	149	Study type	86.95	0.24	1.05 (0.30)	323.14	4	Intercept (:Experimental)	0.21	(-0.15 , 0.57)	0.25
									Farm	-0.23	(-0.68 , 0.21)	0.30
11	**Unique model**	140	Crop type	58.48	0.29	0.06 (0.81)	344.30	4	Intercept (:Annual)	-0.03	(-0.27 , 0.21)	0.81
									Perennial	0.04	(-0.32 , 0.41)	0.81
12	**Unique model**	197	Order	82.49	0.20	3.89 (0.42)	465.92	7	Intercept (:Thysanoptera)	0.29	(-0.08 , 0.65)	0.12
									Diptera	-0.31	(-0.78 , 0.16)	0.19
									Hemiptera	-0.28	(-0.64 , 0.08)	0.13
									Lepidoptera	-0.22	(-0.65 , 0.2)	0.30
									Thysanoptera	0.06	(-0.5 , 0.61)	0.84
13	**Unique model**	188	Development	83.72	0.22	0.93 (0.33)	444.51	4	Intercept (:Direct)	0.01	(-0.18 , 0.19)	0.92
									Indirect	0.11	(-0.11 , 0.32)	0.33

Table S10| Contingency table on the biological control data set (N=194). The numbers represent the number of effect sizes that have been extracted from the literature search for each modality. The modalities correspond to the categories we made within each moderator. Because of the unbalanced distribution of effect sizes among their modalities, we did not test the effect of "Climate", "Biodynamic", "Number of natural enemy species", "Methodological approach", "Type of pest exposed" and "Mechanism involved" (nor "Number of years since the conversion" which is quantitative) as moderators.

Moderator	Modality 1	Modality 2	Modality 3	Modality 4
Pest type	Pathogen 27	Pest 130	Weed 37	
Number of pest species	Community 48	Single 146		
Pest location (only for Pest and Pathogens, N=420)	Aerial 73	Both 11	Soil 73	
Study type	Experimental 72	Farm 122		
Crop type	Annuals 141	Perennials 53		
Biodynamic	Biodynamic 2	Organic 192		
Climate	Subtropical 0	Temperate 193	Tropical 1	
Number of natural enemy species	Community 178	Single 16		
Methodological approach	Sentinel 130	Natural 64		
Type of pest exposed	Real 153	Surrogate 41		
Mechanism involved	Parasitism 90	Predation 70	Paras. + Pred 6	Soil suppressivenness 28
Number of years since the conversion (quantitative)	N= 84; mean = 7.9; range = 0:42 years			

Table S11| Contingency table on the whole animal pest infestation data set (N=262). The numbers represent the number of effect sizes that have been extracted from the literature search for each modality. The modalities correspond to the categories we made within each moderator.

Moderator	Modality 1	Modality 2	Modality 3
Pest type	Acari	Insect	Nematoda
	10	203	47

Table S12| Contingency table on the insect infestation data set (N=203). The numbers represent the number of effect sizes that have been extracted from the literature search for each modality. The modalities correspond to the categories we made within each moderator.

Moderator	Modality 1	Modality 2	Modality 3	Modality 4	Modality 5
Number of pestspecies	Community	Single			
	90	113			
Pest location	Aerial	Both	Soil		
	167	7	29		
Study type	Experimental	Farm			
	63	140			
Crop type	Annuals	Perennials			
	149	54			
Biodynamic	Organic	Biodynamic			
	198	5			
Order	Coleoptera	Diptera	Hemiptera	Lepidoptera	Thysanoptera
	13	35	108	38	5
Development	Direct	Indirect			
	106	82			
Number of years since the conversion (quantitative)	N= 108; mean = 5.1 years; range = 0:27 years				

Choice of the best random structure to include in our meta-analysis for both data sets (the pest infestation data set and the biological control data set)

To find the best random structure to use in our models, we first identified four sources of data dependence between effect sizes : 1) the 'experimental site', 2) the 'authors dependence', 3) the 'study ID' and 4) the 'Case ID'. The 'Case ID' was considered as a potential random term because a given study can provide several effect sizes having different values and such differences could not only attributed to a sampling error. We also identified the temporal dependence between the effect sizes, either within-year or between-year but we tested it during the sensitivity analysis to avoid including too many random terms in the models (see figure S5 and S6). We then listed the different random structures that could describe the data dependence. We never included the 'authors dependence' and the 'experimental site' together in the same pest infestation models because they were too much redundant. Similarly, we never tested the effect of the 'experimental site' in the data set on the biological control because it was redundant with the 'study ID'. Hence, we compared nine random structures for the pest infestation models and seven random structures for the biological control models. To compare them, we used a full model containing nine fixed terms for the pest infestation models and we used a full model containing the 'pest type' as fixed term in the biological control models. All the models also contained the variance-covariance matrix describing the dependence between the effect sizes that have the same control treatment. The random structure retained was the random structure with the lowest BIC. It was the 'study case ID' nested in the study ID' for the pest infestation models and it was the 'study case ID' nested in the 'authors dependence' for the biological control models.

Table S13 | Table summarizing the goodness-of-fit of models having different random structures for the models related to the biological control services (N=102; because we used the full model including "Pest type" as moderator, see Table S4). They all have the same fixed structure. 'Authors dependence' / 'Case ID' is the best random structure. The 'number of levels' correspond to the number of groups included in the random term.

Fixed term	Random Structure	K	Number of levels	BIC
Pest type	Case ID	4	102	302.3926
	Study ID	4	24	303.9218
	Authors dependence	4	19	295.1844
	Study ID / Case ID	5	24/102	273.3643
	Authors dependence/ Study ID	5	19/102	299.7795
	Author dependence/ Study ID /Case ID	6	19/24/102	270.2164
	Authors dependence / Case ID	5	19/102	**265.6213**

Table S14 | Table summarizing the goodness-of-fit of models having different random structures for the models related to the pest infestation (N=594). They all have the same fixed structure. 'Study ID' / 'Case ID' is the best random structure. We also used this random structure in the models related to the Animal pests only. The 'number of levels' correspond to the number of groups included in the random term.

Fixed terms	Random structure	K	Number of levels	BIC
Pest type +	Case ID	13	594	1966.696
Crop type +	Study ID	13	134	2530.628
Study type +	Experimental site	13	118	2539.819
Pest Number +	Authors dependence	13	108	2544.179
Pest type : Crop type +	Study ID / Case ID	14	134/594	**1935.275**
Pest type : Pest Number +	Experimental site / Study ID	14	118/134	2536.565
Study type : Pest Number +	Authors dependence / Study ID	14	108/134	2535.497
Crop type : Pest Number + Study type : Pest type	Experimental site / Study ID / Case ID	15	118/134/594	1940.133
	Authors dependence / Study ID / Case ID	15	108/134/594	1938.372

Supplementary discussion

Effects of study type, crop type, number of years since conversion to organic farming and pest attack location on the difference between organic and conventional farming in terms of biological control services and pest infestation levels.

Study type. Our analyses showed that studies conducted in experimental plots reveal higher level of pest infestation in organic farming more frequently than studies performed in real commercial farms. This result might indicate that the organic farming practices applied to experimental plots are not completely representative of the actual farming practices used by organic growers. Commercial organic farmers, acting as rational economic operators, may control pest infestations more effectively than researchers in experimental research plots.

Crop type. We initially hypothesized that the expected positive effect of organic farming on pest infestation and biological control could be modulated by crop type with (i) a more pronounced effect of organic farming on biological control in annual crops relative to perennial crops and (ii) a higher level of global pest infestation in perennials crops than in annuals crops (see hypotheses in the tables S2 and S3). Our results showed that annual crops under organic farming experienced higher levels of pest infestation than annual crops under conventional farming whereas no difference of pest infestation levels between organic and conventional management was detected for perennial crops. Moreover, we did not find any effect of the crop type on the difference between organic and conventional systems in terms of biological control services indicating similar positive effects of organic farming between annual or perennial crops despite strong differences in terms of pest infestation. Our results suggest that farming practices of organic management in annual cropping systems do not always lead to an efficient control of overall pest infestations despite higher levels of biological control services. Thus, organic farming practices in perennial cropping systems lead to efficient control of overall pest infestations, which is obviously not necessarily the case in annual cropping systems. These results are in line with a recent empirical study conducted in perennial crops (Muneret *et al.*, 2017).

Number of years since the conversion to organic farming. We expected higher level of pest infestation in newly converted organic farming systems than in older ones (see Table S3) while we could not test the effect of time since transition to organic farming for biological control due to confounding effects and lack of good distribution in the biological control dataset (see Methods in the main text). Our results did not validate our hypothesis as we did not find any effect of the time since transition on the level of pest infestation (Fig. 3). This suggests that the experience acquired by farmers with the time since transition and/or the time lag usually observe on different components of biodiversity after transition to organic farming (see Table S3) is not sufficient to lead to efficient reduction in the overall level of pest infestation. These results might be explained by strong effect of the landscape context on pest dispersal and pest establishment in fields. Indeed, pest infestation level in a given field is

affected by farming practices and semi-natural habitats in the landscape (Rusch *et al.*, 2010; Tscharntke *et al.*, 2016). Thus, the local gain in terms of technicalities of the farmers or in terms of natural enemy species richness that is expected through time might be counterbalanced by colonization of pest at the landscape scale. We therefore advocate for more studies about the effect of landscape composition (especially considering organic farming in the landscape) on pest infestation levels.

Pest attack location. For animal pests and pathogens, we expected that pest location could modulate the relative effect of organic farming on pest infestation levels due to differences in dispersion abilities and relative efficiency of curative methods in organic and conventional farming (see Table S3). Our results indicated that pest location did not affect the relative effect of organic farming on overall pest infestation levels. These results did not support the hypotheses from Van Bruggen et Finckh., (2016) stating that organic farming better controls soil pathogens and nematodes than foliar pathogens. Our results suggest that both soil and foliar pathogens are well controlled in organic farming (Supplementary Fig. 9).

CHAPITRE 2

Le déploiement de l'agriculture biologique à l'échelle du paysage permet de maintenir un faible taux d'infestation par les bioagresseurs et des rendements élevés au sein des vignobles



Photographie de Sophie Chamont

Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards

Lucile Muneret[1] | Denis Thiéry[1] | Benjamin Joubard[1] | Adrien Rusch[1*]

[1] INRA UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, ISVV, Université de Bordeaux, Bordeaux-Sciences-Agro, Villenave d'Ornon Cedex, France

Published in Journal of Applied Ecology.
DOI: 10.1111/1365-2664.13034

Abstract

1. Organic farming is a promising way to reduce pesticide use but increasing the area under organic farming at the landscape scale could increase pest infestations and reduce crop productivity. Examining the effects of organic farming at multiple spatial scales and in different landscape contexts on pest communities and crop productivity is a major step in the ecological intensification of agricultural systems.

2. We quantified the infestation levels of two pathogens and five arthropod pests, the intensity of pesticide use and crop productivity in 42 vineyards. Using a multi-scale hierarchical design, we unravelled the relative effects of organic farming at both field and landscape scales from the effects of semi-natural habitats in the landscape.

3. At the field scale, pest communities did not differ between organic and conventional farming systems. At the landscape scale, increasing the area under organic farming did not increase pest infestation levels.

4. Three out of seven pest taxa were affected both by local farming systems and the proportion of semi-natural habitats in the landscape. Our findings revealed that the proportion of semi-natural habitats reduced pest infestation for two out of seven pest taxa.

5. Organic vineyards had much lower treatment intensities, very similar levels of pest control and equal crop productivity levels.

6. *Synthesis and Applications.* Our results clearly indicate that policies promoting the development of organic farming in conventional vineyard landscapes will not lead to greater pest and disease infestations but will reduce the pesticide treatment intensity and maintain crop productivity. Moreover, the interactions between semi-natural habitats in landscape and local farming practices suggest that the deployment of organic farming should be adapted to landscape contexts.

K E Y W O R D S
Biological pest control, conventional farming, landscape complexity, organic farming, pathogens, pest community, pesticide use, Treatment Frequency Index, vineyard, yield

1 | Introduction

The intensification of agriculture that started 60 years ago in industrialized countries has had several negative impacts that limit the sustainability of food production systems. Although it has been successful in meeting the growing demand for food, such an intensification jeopardizes the environment and long-term production goals, as well as human health (Foley *et al.*, 2011). Profound modifications to agricultural systems, such as reducing agrochemical dependency, while maintaining crop productivity (Tscharntke, Clough, *et al.*, 2012), are thus needed.

Managing habitat diversity at different spatio-temporal scales is a promising way to limit pest pressure and reduce pesticide use in agroecosystems (Letourneau *et al.*, 2011). Diversification schemes reduce pest populations through (1) the direct bottom-up effects of resource diversification on pest populations, mediated by physical or chemical confusion, that limit plant host localization; or (2) the indirect top-down effects of diversification on pests, mediated by natural enemies that benefit from alternative hosts or prey, pollen, nectar, refuges or micro-habitats in more diverse environments (Letourneau *et al.*, 2011). Taking multiple scales into account, from the field to the landscape, is of major importance to understand pest population dynamics, natural enemy activity and the level of biological control (Chaplin-Kramer, O'Rourke, Blitzer, & Kremen, 2011; Rusch, Valantin-Morison, Sarthou, & Roger-Estrade, 2010).

Organic farming at the field scale and landscape complexity (i.e. the amount of semi-natural habitats in the landscape) are among the key management options for diversifying the environment and potentially limiting pest pressure (Bengtsson, Ahnström, & Weibull, 2005; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). However, the relative effects of these variables at multiple spatial scales on pest communities and crop productivity remain poorly explored. It has been proposed that landscape complexity may nonlinearly modify the effects of local field management on biodiversity and ecosystem services, such as pest control (Concepción, Díaz, & Baquero, 2008). This suggests that organic farming at the field scale would have a maximized effect in landscapes of intermediate complexity, while it would have a minimal effect in extremely simplified or extremely complex landscapes. However, studies exploring this hypothesis yielded contrasting results (Birkhofer *et al.*, 2016; Winqvist *et al.*, 2011).

In addition, most of the studies on pest or natural enemy communities have focused on the role of semi-natural habitats rather than that of farming system at the landscape scale. Few studies have demonstrated the multi-scale effects of organic farming on biodiversity nor illustrated potential interactions between organic farming at the local and landscape levels (Gabriel *et al.*, 2010; Inclán *et al.*, 2015). However, how organic farming at the landscape scale modulates its benefits at the local scale remains unclear. Moreover, most of the studies examining the effects of organic farming at the landscape scale focus on biodiversity and little is known about pest abundances (but see Gosme, De Villemandy, Bazot, & Jeuffroy, 2012). On the one hand, we could hypothesize that a greater proportion of organic farming at the landscape scale would promote the diversity and abundance of natural enemies, enhance biological control and limit pest abundance. One the other hand, we could postulate that fields under organic farming may benefit from reduced pest pressure at the landscape scale owing to

pesticide use in landscapes with a high proportion of conventional farming ("the chemical umbrella effect"). Thus, scale-dependent processes and the interplay between farming practices and semi-natural habitats on pest communities need to be investigated.

Despite the increased use of pesticides world-wide, crop losses owing to pests can still be substantial suggesting mixed effects of pesticide on crop productivity (Oerke, 2006). Evidence of the counterproductive effects of pesticide use have been reported in the literature (Bommarco, Miranda, Bylund, & Björkman, 2011; Settle *et al.*, 1996), and highlight that, surprisingly, the relationships between pest pressure, pesticide use and crop productivity are poorly documented. Moreover, studies quantifying crop damage and productivity loss owing to pests mostly consider single species, although crop plants are attacked by multiple species that can interact (Gagic *et al.*, 2016). Thus, it remains difficult to predict crop losses resulting from a large pest community because (1) both synergistic and antagonistic effects of multiple pest attacks on plant performance exist (Stephens, Srivastava, & Myers, 2013); and (2) relationships between pest communities and crop damage are highly context-dependent (Savary, Teng, Willocquet, & Nutter, 2006). It is thus of major importance to investigate how pest communities affect crop productivity if we intend to reduce pesticide use in agroecosystems.

In this study, we investigated the relative effects of farming systems and semi-natural habitats at multiple spatial scales on pest communities (hereafter, pests refer to both arthropod pests and pathogens) and crop productivity levels in vineyards. We selected viticulture as a model system because it is highly dependent on pesticides and is subjected to a diverse pest community. Using an experimental design in which pairs of organic and conventional farming fields were selected along two orthogonal landscape gradients (proportion of semi-natural habitats and proportion of organic farming), we were able to unravel the relative effects of these variables on pest communities and crop productivity. We hypothesized that pest infestations would be greater in organic than in conventional fields because organic farmers cannot use curative pesticides unlike conventional vine growers. We also hypothesized that the local effects of organic farming on pest infestation would be further modulated by the landscape context. We expected, on average, greater pest infestations in landscapes with a high proportion of organic farming compared with landscapes containing a high proportion of conventional farming but lower pest infestations in landscapes with a high proportion of semi-natural habitats compared with landscapes containing a low proportion of semi-natural habitats. Finally, we hypothesized that crop productivity would directly depend on the level of pest infestation.

2 | Materials and methods

2.1 | Study sites and design

Our study sites were located within a vineyard-dominated region (44°81′N, −0°14′W) of the Bordeaux area in southwestern France. This is a major wine production area with ~138,000 ha of vineyards, and it receives about 16 pesticide treatments a year per unit area (Agreste, 2013). Our study system consisted of 21 pairs of organic and conventional fields (42 fields) selected along two orthogonal landscape gradients: one of semi-natural habitats and

one of organic farming (Table S1, Figure S1). The spatial scale used for calculating landscape variables and selecting sites was a 1,000 m radius around each field. We only included organic vineyards that had been converted for at least 5 years (on average 11 years since the conversion; Table S1). This design allowed for the unravelling of farming system effects at the local scale as well as the effects of the proportions of semi-natural habitats and organic farming at the landscape scale. The average distance between the two fields of a given pair was 125 m. In addition, landscape variables were calculated at three other spatial scales: 250-, 500-and 750-m radii around each field using ArcGIS 10.1 (ESRI). Independence among landscape variables was maintained at all scales.

2.2 | Studied pest taxa

Seven pest taxa, including five arthropod pests and two pathogens, were regularly quantified over four periods between May and September 2015. All pest taxa were counted on 30 vine stocks at each time period. We counted pests on four to six vine rows located between the 5th and 15th closest vine rows of the paired fields. Sampled vine stocks were more than 10 m from the edge or any other sampled vine stock. On each vine stock, the trunk, three leaves (the first one at the head, the second in the middle of the vegetation and the third at the base) and three grape clusters (randomly chosen) were carefully inspected in the field. On each plant, the occurrence of mealybugs (Pseudococcidae) on trunks, downy mildew (*Plasmopara viticola*), black rot (*Guignardia bidwellii*), mite galls (*Colomerus vitis*), phylloxera galls (*Daktulosphaira vitifoliae*) and leafhopper larvae (Cicadellidae) on leaves, and larval nests of the grape moths (*Lobesia botrana* and *Empoecilia ambiguella*) on grape clusters were recorded. Most of the sampled leafhoppers (>95%) belonged to the species *Empoasca vitis* and the most abundant mealybug species were *Parthenolecanium corni* (>95%) and *Pulvinaria vitis* (<5%). Botrytis bunch rot (*Botrytis cinerea*) and powdery mildew (*Erysiphe necator*) occurred on leaves and grape clusters, but the occurrence was so low that they were not included in our analyses. We surveyed these pests because they are the main taxa attacking grapevines in our study region. Downy mildew, black rot, leafhoppers and grape moths are the major pests, while phylloxera, mites and mealybugs are considered minor pests (Delière *et al.*,2016; Pertot *et al.*, 2017). No economic threshold has been identified for most of vineyard pests but if more than 5% of the clusters are attacked by grape moths or more than 30% of the leaves are attacked by pathogens, then yield loss is highly probable in this region (Savary, Delbac, Rochas, Taisant, & Willocquet, 2009; Thiéry & Moreau, 2005; L. Delière, pers. comm.). In addition to pest occurrence and abundance, we calculated pest community richness and evenness using Pielou's index at the field scale to analyse how pest communities (sensu lato) respond to farming systems and semi-natural habitats. Assuming that organic farming is more beneficial to pests than conventional farming, we expected greater pest richness and evenness levels in organic compared with conventional fields.

2.3 | Measurements of pesticide use intensity, crop vigour and crop productivity

The 42 vineyards were managed as usual by 38 different farmers. We collected data on pesticide applications for each field by interviewing the vine growers and calculating the Treatment Frequency Index (TFI) for all pesticides following the formula:

$$TFI = \sum_{i=1}^{n} {Appl.dose}/{Recom.dose}$$

where *n* indicates the number of treatments, Appl. dose indicates the applied dose per hectare and Recom. dose indicates the recommended dose per hectare (Haldberg, Verschuur, & Goodlass, 2005; Jørgensen *et al.*, 2008; OECD, 2001). The TFI is a well-known index used to assess pesticide pressure at different scales and to compare pesticide use intensity across different contexts (Jørgensen *et al.*,2008). It is easy to calculate and allows the aggregation of very different substances to measure overall pesticide pressure. However, it is not an index of toxicity because it does not discriminate between pesticides with different environmental toxicity levels. In the surveyed fields, 86% of the pesticides targeted downy mildew and oidium, 6% were insecticides against grape moths and leafhoppers, 4% were herbicides and the remaining were aimed at Botrytis (2%). We also assessed crop vigour using the Normalized Difference Vegetation Index obtained from ground-based measurements with a Greenseeker leaf colour analyser (N-Tech Industries, Ukiah, CA, USA and Oklahoma State University, Stillwater, OK, USA) once at the end of August 2015 along a 50-m transect per field. The mean crop vigour per field was then divided by the number of vine stocks along this transect to eliminate the effect of vine stock density on the crop vigour score. Crop productivity was estimated a few days before harvest by counting the number of grapes on 20 randomly chosen vine stocks and by weighing 25 randomly chosen grapes on different vine stocks. Crop productivity per hectare was calculated by multiplying the average number of grapes per vine stock by the average grape weight and the vine stock density per field.

2.4 | Statistical analyses

We used generalized linear mixed models (GLMMs) with Poisson error distributions to investigate the effects of farming systems and the landscape context on the level of infestation for each pest taxa. The response variables used in the models were the number of leaves or trunks infested with mealybugs, mites, downy mildew, black rot or phylloxera and the total number of leafhoppers or grape moths counted per field (n = 166 for each pest except grape moths for which n = 125).

We used a multimodel inference approach to test our hypotheses and evaluate the support from the data for three competing set of models of increasing complexity. For each response variable, we started with a first set of models, M0, that included four explanatory variables, “field age”, “field size”, “vine trunk density” and “crop vigour”, which were considered as potential confounding variables. Then, we selected a set of best models using the Akaike information criteria corrected for small sample size (AICc). Models that were within the range of two AICc units of the lowest AICc score were considered as the best set of models and were used to estimate the mean effects and confidence intervals of each predictor variable using model averaging (Grueber, Nakagawa, Laws, & Jamieson, 2011). To account

for the study design, we always added the "field pairs" (21) and the "sampling date" (4) as two crossed random effects. GLMMs were corrected for overdispersion by including an observation-level random effect. Significant local covariates (i.e. with a high relative importance and a confidence interval significantly different from zero) retained at this step were then used as the basicmodel structure in the two other sets of competing models. The following set of models, M1, included previously selected "local covariates" and "local farming system" as explanatory variables. This step enabled the testing of our hypothesis that pest populations could benefit from organic farming at the local scale. The last step of our modelling procedure, M2, included significant local covariates selected at M0, the local farming system and landscape variables (i.e. "the proportion of organic farming" and "the proportion of semi-natural habitats") at a given scale. We added interaction terms between the local farming system and both landscape variables in M2. We decided to always use "local farming system" in M2 as it allowed us to test our hypotheses on the modulation of the effects of local farming systems by landscape context. Four different sets of competing models were considered independently using landscape variables calculated at four different spatial scales (250, 500, 750 and 1,000 m). At each step (M0, M1 and M2), we used the same averaging approach and the same random structure as previously described. For every response variable and for each top model at each step, we calculated the marginal $R2$ values and conditional $R2$ values to assess the amount of variance explained by the best model (i.e. that having the lowest AICc; Nakagawa & Schielzeth, 2013). Following Schielzeth (2010), we standardized all explanatory variables, with mean equal to 0 and standard deviation equal to 0.5 before modelling.

Additionally, to determine which level of model complexity, and indirectly which spatial scale, was the most important for explaining our response variables, we recalculated the Akaike weights among all of the models from the six different sets (i.e. M0, M1 and M2 at four spatial scales) obtained for a given response variable. Using this approach, we estimated the relative importance of each level of complexity for a given response variable. The sum of the Akaike weights ("Sum Wi") of the models obtained at a given level of complexity provided the model's probability of being a top model at all scales.

The same modelling strategy was used to analyze how pest richness, pest evenness, total TFI and crop productivity responded to our environmental variables using linear mixed models (LMMs) for pest richness and Poisson GLMMs for other response variables (n = 166, n = 166, n = 42 and n = 38, respectively). In addition, we examined the effects of pest infestations on crop productivity using LMMs. The average pest infestations of the seven taxa were included as explanatory variables and the "field pairs" as a random factor.

Diagnostic residual plots of all full models were confirmed using the DHARMa package (Hartig, 2017). Spatial autocorrelation in the residuals were explored using variograms, and no spatial autocorrelation was detected. Collinearity among predictors was assessed for each full model using the variance inflation factor, and the values were all close to 1.

All analyses were performed using r software (R Core Team, 2016) and the packages "lme4" (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2014) and "MuMIn" (Bartoń, 2016).

3 | Results

3.1 | Relative effects of the farming system and landscape context on each pest taxa

On average, 20.33% (*SD* = 17.13), 4.7% (*SD* = 9.35), 12.31% (*SD* = 9.45) and 4.47% (*SD* = 7.18) of leaves were infested with mites, phylloxera, black rot and downy mildew, respectively. On average, 13.15% (*SD* = 18.86) of trunks per field were infested with mealybugs, 8.44% (*SD* = 9.33) with leafhoppers and 1.72% (*SD* = 3.19) with grape moths. Approximately, 40% of the fields were subjected to a level of pest attack that could lead to yield loss. At the population level, we found that only mealybugs, phylloxera and mites responded to farming systems and semi-natural habitats at multiple scales. Black rot, downy mildew, leafhoppers and grape moths did not respond to any local or landscape variables (see Tables S2–S5). Among the local covariates, the crop vigor as assessed by the Normalized Difference Vegetation Index was never retained as a significant variable. At the landscape scale, the proportion of organic farming was never retained as a significant variable explaining pest infestations.

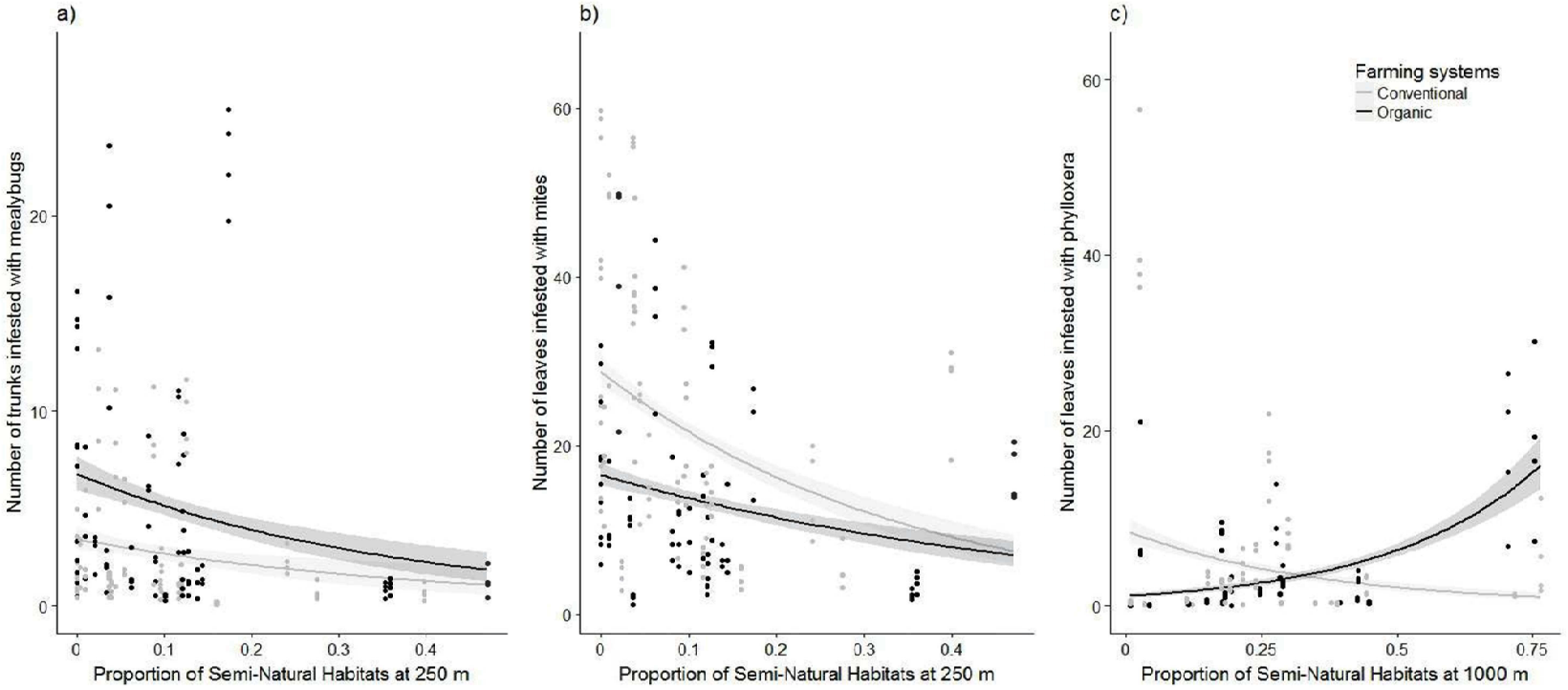


Figure 1 | Responses of mealybugs (a), mites (b) and phylloxera (c) to the interactions between local farming systems and the proportion of semi-natural habitats at two different spatial scales (250 m or 1,000 m).

3.1.1 | Mealybugs

Models including local covariates, the local farming system and landscape variables had the highest probability of being among the best sets of models (Table 1). In particular, models fitted using landscape variables at the 250-m scale had the highest probability (Sum WiM2 at 250 m = 0.41) to appear as top models among all models fitted at all scales. Model averaging of models fitted at this spatial scale indicated that local farming system, vine stock density, and proportion of semi-natural habitats were all included in the top models (each relative variable's importance was equal to 1; Table 1). Mealybug infestation was greater in organic fields, increased with vine trunk density and decreased with the proportion of semi-natural habitats ($R2m$ = 0.15; $R2c$ = 0.62; Table 1). We did not find any significant interactions among the local farming system and landscape variables (Figure 1a). Results of the multimodel inferences at other spatial scales were consistent with these results.

Table 1 | Model selection table for models explaining mealybug infestations in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of each level of model complexity (M0, M1 and M2). M0 only considered local cofounding variables; M1 considered the retained local covariates from M0 as well as the local farming system (organic or conventional); and M2 considers previous variables as well as landscape variables. For M2, only model outputs of the most important spatial scale (identified by the sum of Akaike weights normalized across each spatial scale) are indicated in the table. For each level of model complexity, R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R^2 values were calculated using the best models at each scale. The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provided the probability of a given level of complexity to appear in the top models.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0	field age	-0.33	-0.83, 0.01	0.81
(R^2m = 0.06;	vine trunk density	0.86	0.29, 1.42	1
R^2c = 0.6;	field size	0.08	-0.15, 0.74	0.28
sum Wi <0.01)	crop vigour	-0.04	-0.73, 0.31	0.17
M1 (R^2m = 0.08;	vine trunk density	0.72	0.15, 1.29	1*
R^2c = 0.61; sum Wi = 0.03)	local farming system (:Conventional)	0.46	0.14, 0.78	1*
M2 at 250m (R^2m = 0.15;	local farming system	0.49	0.15, 0.84	1
R^2c = 0.62; sum Wi = 0.41)	vine trunk density	0.72	0.18, 1.26	1
	proportion of semi-natural habitats	-0.8	-1.49, -0.11	1
	proportion of organic farming	0.16	-0.35, 1.25	0.36

* Only one best model selected here

3.1.2 | Mites

Models fitted using local covariates, the local farming system and landscape variables at the 250-m scale had the highest probability of being top models among all models fitted at all scales (Sum WiM2 at 250 m = 0.99). Model averaging at this scale showed that the proportion of leaves infested with mite galls increased with field age and decreased with trunk density, field size and the proportion of semi-natural habitats in the landscape (each relative variable's importance was equal to 1; $R2m = 0.44$; $R2c = 0.87$; Table 2). This model also revealed a significant interaction between the local farming system and the proportion of semi-natural habitats. This indicated that mite infestations were greater in conventional fields than in organic fields in landscapes with a low proportion of semi-natural habitats, while there was no difference in mite infestation levels between organic and conventional farming in landscapes with a high proportion of semi-natural habitats (Figure 1b, Table 2).

Table 2 | Model selection table for models explaining mite infestations in vineyards. All models, explanatory variables, estimates, confidence intervals and relative importances that are reported in this table have been obtained using the same procedure as the data reported in the Table 1. See the legend in Table 1.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0	field age	0.81	0.51, 1.10	1
($R^2m = 0.17$; $R^2c = 0.63$;	vine trunk density	-0.41	-0.74, -0.08	1
sum Wi <0.01)	field size	-0.47	-0.77, -0.18	1
	crop vigour	0.03	-0.22, 0.45	0.3
M1	field age	0.63	0.33, 0.92	1
($R^2m = 0.19$; $R^2c = 0.65$;	local farming system (:Conventional)	-0.44	-0.64, -0.23	1
sum Wi <0.01)	vine trunk density	-0.19	-0.61, 0.02	0.63
	field size	-0.4	-0.68, -0.11	1
M2 at 250m	vine trunk density	-0.38	-0.69, -0.13	1
($R^2m = 0.44$; $R^2c = 0.87$;	field age	0.69	0.48, 0.98	1
sum Wi = 0.99)	field size	-0.5	-0.79, -0.28	1
	local farming system (:Conventional)	-0.19	-0.36, 0.02	1
	proportion of semi-natural habitats	-1.48	-2.04, -1.07	1
	proportion of organic farming	-0.08	-0.72,0.42	0.27
	local farming system:proportion of semi-natural habitats	0.5	0.22, 0.95	1

3.1.3 | Phylloxera

Models fitted using local covariates, the local farming system and landscape variables calculated at the 1,000-m scale had the highest probability (Sum WiM2 at 1,000 m = 0.98) of being top models among all models fitted at all scales. Model averaging of models fitted at 1,000 m indicated that phylloxera infestations decreased with field age and that the effect of the local farming system on phylloxera infestation was dependent of the proportion of semi-natural habitats (each relative variable's importance was equal to 1; $R2m = 0.25$;$R2c = 0.72$; Table 3). This interaction indicated that the level of phylloxera infestation was greater in organic fields than in conventional fields but only in landscapes with a high proportion of semi-natural habitats. The opposite was found in landscapes with a low proportion of semi-natural habitats (Figure 1c).

Table 3 | Model selection table for models explaining phylloxera infestations in vineyards. All models, explanatory variables, estimates, confidence intervals and relative importances that are reported in this table have been obtained using the same procedure as the data reported in the Table 1. See the legend in Table 1.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0 ($R^2m = 0.07$; $R^2c = 0.66$; sum Wi <0.01)	field age	-1.11	-1.74, -0.46	1
	crop vigour	-0.22	-0.99, 0.13	0.51
	vine trunk density	-0.08	-1.15, 0.52	0.24
	field size	-0.06	-0.88, 0.37	0.24
M1 ($R^2m = 0.07$; $R^2c = 0.66$; sum Wi <0.01)	field age	-1.11	-1.76, -0.47	1
	local farming system (:Conventional)	-0.04	-0.54, 0.25	0.31
M2 at 1000m ($R^2m = 0.25$; $R^2c = 0.72$; sum Wi = 0.98)	field age	-1.12	-1.54, -0.67	1
	local farming system (:Conventional)	-0.36	-0.63, -0.10	1
	proportion of organic farming	0.71	-0.09, 2.51	0.58
	proportion of semi-natural habitats	0.72	-0.34, 1.79	1
	local farming system :proportion of semi-natural habitats	1.82	1.37, 2.27	1

3.2 | Relative effects of the farming system and semi-natural habitats on the pest community

For pest community evenness, models fitted with landscape variables calculated at the 250-m scale had the highest cumulated probability of being top models (Sum WiM2 at 250 m = 0.45; Table S6). Field age, vine trunk density and the proportion of semi-natural habitats were included in the top models fitted at the 250-m scale (Table S6). Pest community evenness increased with vine trunk density and with the proportion of semi-natural habitats in the landscape, while it decreased with field age (each relative variable's importance was equal to 1; $R2m = 0.19$; $R2c = 0.32$; Table S6). Our multimodel inference approach showed no evidence of any effects caused by other local or landscape variables. Additionally, there were no effects of the farming system and semi-natural habitats at multiple spatial scales on the pest taxa richness.

3.3 | Crop productivity and management intensity

Crop productivity was not affected by the local covariates, local farming system or any landscape variables. On average, organic fields produced 11.01 t ($SD = 4.07$) of grape per hectare, while conventional fields produced on average 10.90 t ($SD = 3.58$) of grape per hectare, which highlighted the similar production levels between organic and conventional systems (Figure 2a). Surprisingly, crop productivity was not affected by any pest infestations of any taxa despite variabilities in pest infestations among fields (Table S7). Finally, the total TFI was lower in organic than in conventional fields but was not affected by the landscape composition at any scale. On average, the total TFI was twofold lower in organic than in conventional fields (Figure 2b).

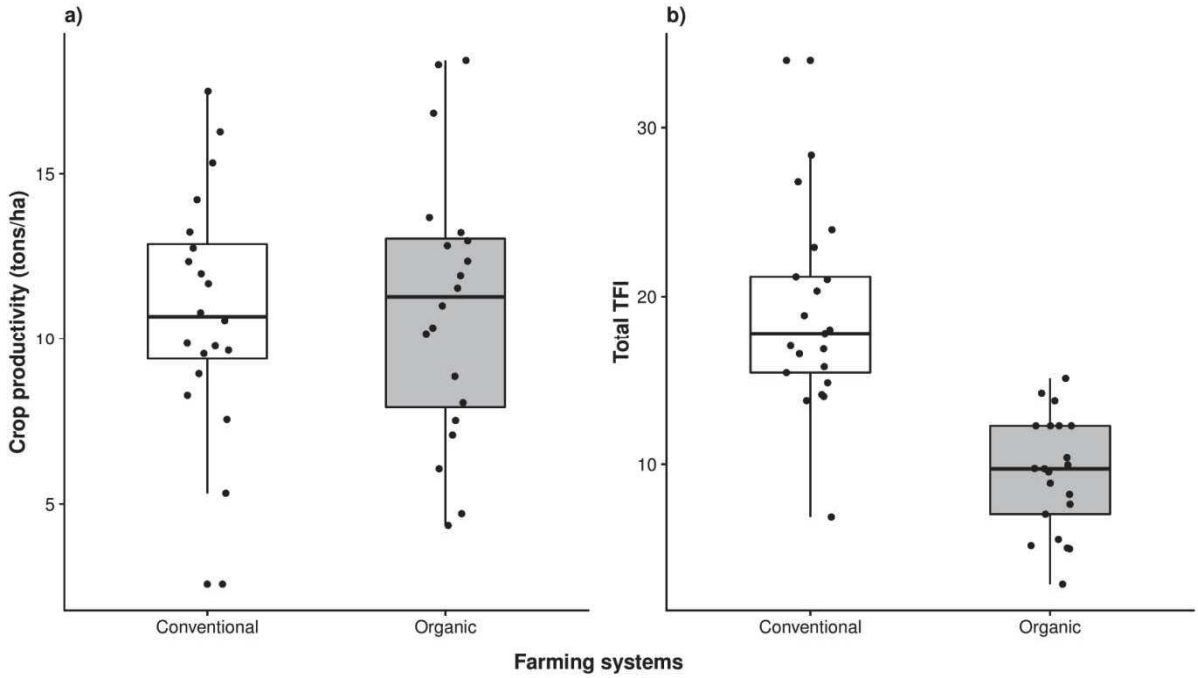


Figure 2 | Effects of local farming systems (conventional or organic) on (a) crop productivity (t/ha) and (b) the total Treatment Frequency Index (TFI)

4 | Discussion

To our knowledge, this is the first study investigating how infestations with multiple pest taxa respond to both organic farming and semi-natural habitats using a multiple scale design with orthogonal landscape factors. Contrary to our initial hypotheses, the pest community did not differ at the field scale between organic and conventional farming systems. Additionally, the proportion of organic farming in the landscape was never an important variable for explaining pest infestations. Finally, our study showed that three out of seven pest species responded to local farming systems and semi-natural habitats in the landscape. Nevertheless, it illustrated the importance of considering both farming practices and landscape context when studying pest dynamics.

Contrary to expectations, the pest community did not differ between organic and conventional fields. Additionally, increasing the organic farming area in the landscape (within the range explored in our study design) did not lead to greater pest infestations. Our results contradict previous results from two theoretical studies investigating the effects of the spatial arrangement of organic farming in the landscape (Adl, Iron, & Kolokolnikov, 2011; Bianchi, Ives, & Schellhorn, 2013). Both studies showed that the deployment of organic farming at the landscape scale could increase pest outbreaks. However, these studies assumed that chemical control was less effective, or even absent, in organic fields compared with conventional ones, which is not the case here. Our survey of farming practices showed that organic growers were using organic pesticides to control pests, as indicated by an average total TFI of approximately 9 for organic fields, while they obtained similar levels of crop productivity. Furthermore, our results are in line with two empirical studies that showed no evidence of greater pest pressure in cereal fields and orchards as the amount of area under organic farming in the landscape increased (Gosme *et al.*, 2012; Ricci *et al.*, 2009).

Three out of the seven surveyed pest taxa responded to the proportion of semi-natural habitats in the landscape. Both mealybug and mite infestations decreased as the proportion of semi-natural habitats in the landscape increased. Similarly, the phylloxera abundance decreased with the proportion of semi-natural habitats in the landscape but only in conventional fields. This negative effect of landscape complexity on pest infestations may be explained by two complementary hypotheses: (1) direct effects of landscape composition on pest dynamics and (2) indirect effects of landscape composition on pests through top-down control by natural enemies (Rusch *et al.*, 2010; Veres, Petit, Conord, & Lavigne, 2013). Direct effects of landscape complexity on pest dynamics include limited pest dispersal owing to the direct barrier effects of unsuitable habitat types, such as semi-natural habitats, and reduced pest sources in more complex landscapes that support lower proportions of host plant (Avelino, Romero-Gurdián, Cruz-Cuellar, & Declerck, 2012; Kuefler, Hudgens, Haddad, Morris, & Thurgate, 2010; Plantegenest, Le May,& Fabre, 2007; Summerville, 2004). Indirect effects of landscape complexity on pests are caused by the presence of key resources for natural enemies (Landis, Wratten, & Gurr, 2000). The increased availability of semi-natural habitats in the landscape enhances the diversity and abundance of natural enemies and, in turn, the biological control of pests (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Letourneau, Jedlicka, Bothwell, & Moreno, 2009; Rusch *et al.*, 2016).

Mealybugs, mites and phylloxera were also affected by local farming systems, either alone or through interactions with the proportion of semi-natural habitats in the landscape. Mites and phylloxera were the two taxa that supported our hypothesis predicting that the effects of the local farming system on pest infestation would be modulated by the proportion of semi-natural habitats in the landscape. In very simple landscapes, mites and phylloxera infestations were lower in organic than in conventional fields, while in complex landscapes, the infestation levels were either similar or greater in organic than in conventional fields. This illustrates how the landscape context can modulate the effect of local farming systems on pest infestations. However, our results seem to not corroborate the intermediate landscape complexity hypothesis that stated that organic farming would be more effective in enhancing ecosystem services, such as biological control, in intermediate landscapes than in simple and complex landscapes (Tscharntke, Tylianakis, *et al.*, 2012). Phylloxera infestations were greater in organic fields than in conventional fields but only in complex landscapes. Thus, processes other than top-down control by natural enemies might be involved and other covariates related to bottom-up processes may explain this pattern. Despite the negative effect of semi-natural habitats, infestations by mealybugs were always greater in organic than in conventional vineyards suggesting that organic vineyards could be highly beneficial to mealybugs. Indeed, mealybugs are favoured by the tillage, the presence of Formicidae and a decreased exposure to synthetic pesticides (Daane *et al.*, 2012; Mgocheki & Addison, 2010; Muscas *et al.*, 2017).

Pest taxa that responded to the landscape context were affected by the proportion of semi-natural habitats at two different spatial scales: the 250-m (for mealybugs and mites) and the 1,000-m radii (for phylloxera). The most important scale explaining species abundance can be interpreted as the scale at which a given species perceives and interacts with the landscape and can be used for management issues (Jackson & Fahrig, 2012). This scale of response depends on functional attributes, such as the dispersal ability, of the species and on the structure of the landscape itself. The most important scales found in our study for these three pest taxa are consistent with available information on their dispersal abilities (Forneck, Anhalt, Mammerler, & Griesser, 2015; Grasswitz & James, 2008). Moreover, our results corroborate those of recent studies in perennial crops in which the beneficial effects of semi-natural habitats on pest control were greatest at relatively small spatial scales (<250 m radius) (Henri *et al.*, 2015; Thomson & Hoffmann, 2013).

Pest pressure at the community level tends to be limited in complex landscapes mainly owing to the negative effect of landscape complexity on mites. Downy mildew, black rot, leafhoppers and grape moths were not affected by the proportion of semi-natural habitats in the landscape. Overall, these findings are consistent with the conclusions of two recent meta-analyses that found no clear trend in the response of pest abundance to the proportion of semi-natural habitats in the landscape, despite the strong positive effects of landscape complexity on natural enemies and biological control (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Veres *et al.*, 2013). One possible explanation is that farming practices, and pesticide use in particular, may have hidden the effect of landscape context on pest populations (Tscharntke *et al.*, 2016; Veres *et al.*, 2013). Indeed, the four pest taxa that did not show any response to farming practices or landscape context are the main targets of pesticide use in both organic and conventional

vineyards. This strongly suggests that both farming systems used effective control strategies that masked potential effects. Second, the thematic resolution, as well as the spatial extent, used to characterize our landscapes might differ from the actual functional roles of the habitats and from the scale of response of the given pest species (Jackson & Fahrig, 2012).

The most relevant scale of observation corresponds to the mean dispersal distance of the species being studied (Gilligan, 2008; Jackson & Fahrig, 2012). Thus, the lack of landscape context effect for the four major pests might also result from a too narrow scale of observation, especially for pathogens that disperse by wind over long distances (Fontaine *et al.*, 2013).

Finally, our study demonstrated that organic vineyards have TFIs that are twofold less important than those of conventional vineyards having similar levels of pest infestations and equal productivity levels. The TFI is clearly a proxy for treatment intensity and is not a measure of environmental impact. However, increasing the amount of organic farming at the landscape scale should decrease treatment intensity without modifying pest pressure or crop performance in the given context of our study. Our results are consistent with a recent study on arable crops in which the reduction of pesticide use did not affect crop productivity or economic performances (Lechenet, Dessaint, Py, Makowski, & Munier-Jolain, 2017). Studies regarding the agronomic consequences of organic farming expansion should also consider crop quality.

5 | Synthesis and applications

Reducing pesticide use, while not altering crop productivity and quality, is a major challenge for agroecologists. Our study demonstrates that organic farming can be used as an agri-environmental scheme to achieve this goal in vineyard agroecosystems that heavily depend on synthetic pesticides. Increasing the area of organic farming in the landscape did not lead to greater pest pressure but reduced treatment intensity and maintained crop productivity. However, the long-term effects of organic inputs largely used in organic farming such as sulphur and copper should be investigated in vineyards. Moreover, our results further illustrate how proportions of semi-natural habitats in the landscape can modulate the local effects of farming systems on pest infestations by some taxa. These results highlight the importance of taking into account landscape composition to optimize farming system allocation and limit pest pressure. Our study has important implications for both practitioners and policymakers concerned with the ecological intensification of farming systems and land-use planning. However, future research is still needed to explore potential threshold effects when there is a much greater proportion of organic farming in the landscape. Moreover, the relative effects of the spatial composition and configuration (e.g. connectivity) of organic farming on pest pressure and biological pest control remain largely unknown and require further investigation.

Acknowledgements

We are grateful to Arthur Auriol, Emilie Vergnes, Laura Arias, Lionel Druelle, Pascale Roux, Olivier Bonnard, Sylvie Richard-Cervera, Isabelle Demeaux, Lisa Le Postec, Lionel Delbac and Gilles Tarris for their technical help. We also thank the 38 grapevine growers for allowing us access to their vineyards and Lesley Benyon, PhD, from Edanz Group for editing a draft of this manuscript. The research was funded by the Region Aquitaine (REGUL project) and the Agence Française pour la Biodiversité, joint call Ecophyto & the French National Foundation for Research on Biodiversity (SOLUTION project). This research is also part of the cluster of Excellence Cote.

Author's contributions

L.M., D.T. and A.R. conceived the work and designed the experiments; L.M., B.J. and A.R. collected the data; L.M. and A.R. analyzed the data; L.M. and A.R. led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

6 | Supporting information

Table S1 | Descriptive statistics (mean, standard deviation and range) of local covariates, farming practices and landscape composition between organic and conventional studied fields.

		Organic farming (n = 21)			Conventional farming (n = 21)		
		Mean	**Std. Dev.**	**Range**	**Mean**	**Std. Dev.**	**Range**
Local covariates	field age (year)	23.81	18.915	4 - 70	33.619	24.496	4 - 86
	vine trunk density (nb / ha)	5186.81	819.222	2777 - 6667	4905.381	1367.484	1325 - 6493
	field size (ha)	1.242	0.931	0.2 - 3.8	1.178	1.056	0.29 - 4.6
	crop vigour	0.014	0.003	7.48e-3 - 1.76e-2	0.015	0.003	9.24e-3 - 1.94e-2
	time since conversion to organic farming (year)	11	7.912	5 - 28	-	-	-
Practices	TFI Fungicides	8.57	3.52	2.93 – 17.06	14.92	5.32	3.28 – 29.52
	TFI Herbicides	0	0	0	1.5	1.938	0 - 8.804
	TFI Insecticides	1.492	1.129	0 - 4	2.462	1.614	0 - 8.33
	Tillage intensity*	2.709	0.753	1.25 - 4	1.213	1.222	0 - 3.61
Landscape	proportion of semi-natural habitats in the 1km radius	26.8%	19.6%	1% - 75%	26.5%	19.4%	1% - 76%
	proportion of organic farming in the 1km radius	12.5%	6.7%	2% - 24%	12.5%	6.7%	2% - 24%

* Tillage intensity corresponds to the number of tills multiplied by the proportion of tilled surface per field.

Table S2 | Model selection table for models explaining downy mildew infestations in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of each level of model complexity (M0, M1 and M2). M0 only considered local cofounding variables; M1 considered the retained local covariates from M0 as well as the local farming system (organic or conventional); and M2 considers previous variables as well as landscape variables. For M2, only model outputs of the most important spatial scale (identified by the sum of Akaike weights normalized across each spatial scale) are indicated in the table. For each level of model complexity, R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at each scale. The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provided the probability of a given level of complexity to appear in the top models.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0 ($R^2m = 0$; $R^2c = 0.36$; sum Wi = 0.2)	vine trunk density	0.07	-0.29, 0.8	0.27
	field age	0.02	-0.36, 0.59	0.20
M1 ($R^2m = 0$; $R^2c = 0.37$; sum Wi = 0.07)	local farming system (:Conventional)	0.05	-0.20, 0.52	0.33
M2 at 250 m ($R^2m = 0$; $R^2c = 0.36$; sum Wi = 0.19)	local farming system (:Conventional)	0.04	-0.20, 0.52	0.23
	proportion of semi-natural habitats	0.09	-0.21, 0.83	0.31
M2 at 500 m ($R^2m = 0$; $R^2c = 0.36$; sum Wi = 0.18)	local farming system (:Conventional)	0.04	-0.20, 0.53	0.22
	proportion of semi-natural habitats	0.03	-0.42, 0.75	0.18
	proportion of organic farming	-0.02	-0.71, 0.46	0.17
M2 at 750 m ($R^2m = 0$; $R^2c = 0.36$; sum Wi = 0.16)	local farming system (:Conventional)	0.05	-0.20, 0.53	0.33
M2 at 1000 m ($R^2m = 0$; $R^2c = 0.36$; sum Wi = 0.16)	local farming system (:Conventional)	0.05	-0.20, 0.53	0.33

Table S3 | Model selection table for models explaining black rot infestations in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of each level of model complexity (M0, M1 and M2). M0 only considered local cofounding variables; M1 considered the retained local covariates from M0 as well as the local farming system (organic or conventional); and M2 considers previous variables as well as landscape variables. For M2, only model outputs of the most important spatial scale (identified by the sum of Akaike weights normalized across each spatial scale) are indicated in the table. For each level of model complexity, R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at each scale. The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provided the probability of a given level of complexity to appear in the top models.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0	vine trunk density	-0.05	-0.56, 0.15	0.26
(R^2m = 0; R^2c = 0.25; sum Wi = 0.14)	crop vigour	0.01	-0.19, 0.37	0.17
	field size	0.01	-0.20, 0.36	0.16
M1 (R^2m = 0; R^2c = 0.26; sum Wi = 0.07)	local farming system (:Conventional)	-0.10	-0.40, 0.04	0.56
M2 at 250 m	local farming system (:Conventional)	-0.15	-0.42, 0.02	0.75
(R^2m = 0.01; R^2c = 0.26; sum Wi = 0.19)	proportion of organic farming	0.07	-0.17, 0.5	0.43
	local farming system (:Conventional):proportion of organic farming	0.09	-0.07, 0.83	0.24
M2 at 500 m	local farming system (:Conventional)	-0.12	-0.4, 0.036	0.65
(R^2m = 0.01; R^2c = 0.26; sum Wi = 0.17)	proportion of organic farming	0.02	-0.2134, 0.44	0.19
M2 at 750 m	local farming system (:Conventional)	-0.12	-0.39, 0.04	0.66
(R^2m = 0.01; R^2c = 0.26; sum Wi = 0.19)	proportion of semi-natural habitats	-0.02	-0.42, 0.26	0.23
	local farming system (:Conventional):proportion of semi-natural habitats	-0.04	-0.78, 0.08	0.12
	proportion of organic farming	0.04	-0.17, 0.49	0.27
M2 at 1000 m	local farming system (:Conventional)	-0.12	-0.39, 0.04	0.68
(R^2m = 0; R^2c = 0.26; sum Wi = 0.23)	proportion of organic farming	0.09	-0.10, 0.54	0.41
	proportion of semi-natural habitats	-0.02	-0.45, 0.22	0.20
	local farming system (:Conventional):proportion of semi-natural habitats	-0.04	-0.78, 0.09	0.10
	local farming system (:Conventional):proportion of organic farming	0.01	-0.27, 0.60	0.08

Table S4 | Model selection table for models explaining leafhopper infestations in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of each level of model complexity (M0, M1 and M2). M0 only considered local cofounding variables; M1 considered the retained local covariates from M0 as well as the local farming system (organic or conventional); and M2 considers previous variables as well as landscape variables. For M2, only model outputs of the most important spatial scale (identified by the sum of Akaike weights normalized across each spatial scale) are indicated in the table. For each level of model complexity, R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at each scale. The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provided the probability of a given level of complexity to appear in the top models.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0	vine trunk density	0.19	-0.07, 0.72	0.58
(R^2m = 0.03; R^2c = 0.41; sum Wi = 0.4)	crop vigour	0.11	-0.12, 0.64	0.41
	field size	0.16	-0.07, 0.65	0.55
	field age	-0.08	-0.59, 0.16	0.35
M1 (R^2m = 0; R^2c = 0.4; sum Wi = 0.05)	local farming system (:Conventional)	0.04	-0.17, -0.17	0.32
M2 at 250 m	proportion of organic farming	0.07	-0.18, 0.67	0.30
(R^2m = 0; R^2c = 0.4; sum Wi = 0.13)	local farming system (:Conventional)	0.03	-0.17, 0.40	0.22
M2 at 500 m	local farming system (:Conventional)	0.03	-0.17, 0.40	0.25
(R^2m = 0; R^2c = 0.4; sum Wi = 0.11)	proportion of organic farming	-0.02	-0.55, 0.35	0.21
M2 at 750 m	proportion of semi-natural habitats	-0.04	-0.64, 0.26	0.20
(R^2m = 0; R^2c = 0.4; sum Wi = 0.13)	proportion of organic farming	0.02	-0.61, 0.30	0.18
	local farming system (:Conventional)	0.01	-0.17, 0.40	0.20
M2 at 1000 m	proportion of semi-natural habitats	-0.07	-0.71, 0.18	0.26
(R^2m = 0; R^2c = 0.4; sum Wi = 0.15)	proportion of organic farming	-0.02	-0.6, 0.31	0.16
	local farming system (:Conventional)	0.02	-0.17, 0.4	0.19

Table S5 | Model selection table for models explaining grape moth infestations in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of each level of model complexity (M0, M1 and M2). M0 only considered local cofounding variables; M1 considered the retained local covariates from M0 as well as the local farming system (organic or conventional); and M2 considers previous variables as well as landscape variables. For M2, only model outputs of the most important spatial scale (identified by the sum of Akaike weights normalized across each spatial scale) are indicated in the table. For each level of model complexity, R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at each scale. The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provided the probability of a given level of complexity to appear in the top models.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0	field size	0.06	-0.49, 1.01	0.23
(R^2m = 0; R^2c = 0.62; sum Wi = 0.05)	vine trunk density	0.07	-0.53, 1.10	0.23
M1 (R^2m = 0.008; R^2c = 0.63; sum Wi = 0.04)	local farming system (: Conventional)	0.36	-0.06, 1.2	0.64
M2 at 250 m (R^2m = 0.008; R^2c = 0.63; sum Wi = 0.13)	local farming system (: Conventional)	0.43	-0.07, 1.2	0.76
	field size	0.04	-0.52, 1.00	0.18
	proportion of semi-natural habitats	0.03	-0.65, 1.04	0.16
M2 at 500 m (R^2m = 0.008; R^2c = 0.63; sum Wi = 0.19)	local farming system (: Conventional)	0.45	-0.052, 1.21	0.78
	proportion of organic farming	-0.26	-1.47, 0.32	0.45
	proportion of semi-natural habitats	-0.07	-1.26, 0.51	0.19
	field size	0.02	-0.51, 1.00	0.10
	local farming system (:Conventional):proportion of organic farming	-0.05	-1.88, 0.67	0.09
M2 at 750 m (R^2m = 0.008; R^2c = 0.63; sum Wi = 0.29)	local farming system (: Conventional)	0.45	-0.06, 1.2	0.80
	proportion of organic farming	-0.30	-1.51, 0.32	0.50
	proportion of semi-natural habitats	-0.42	-1.61, 0.18	0.59
M2 at 750 m (R^2m = 0.008; R^2c = 0.63; sum Wi = 0.29)	local farming system (:Conventional):proportion of organic farming	-0.15	-2.13, 0.36	0.17
	local farming system (:Conventional):proportion of semi-natural habitats	0.11	-0.52, 2.08	0.15

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
	field size	0.01	-0.52, 1.00	0.06
M2 at 1000 m	local farming system (: Conventional)	0.49	-0.05, 1.21	0.86
(R^2m = 0.008; R^2c = 0.63; sum Wi = 0.27)	proportion of semi-natural habitats	-0.42	-1.61, 0.18	0.58
	local farming system (:Conventional):proportion of semi-natural habitats	0.22	-0.43, 2.27	0.24
	proportion of organic farming	-0.21	-1.35, 0.39	0.43
	local farming system (:Conventional):proportion of organic farming	-0.17	-2.10, 0.37	0.20
	field size	0.01	-0.52, 1.00	0.06

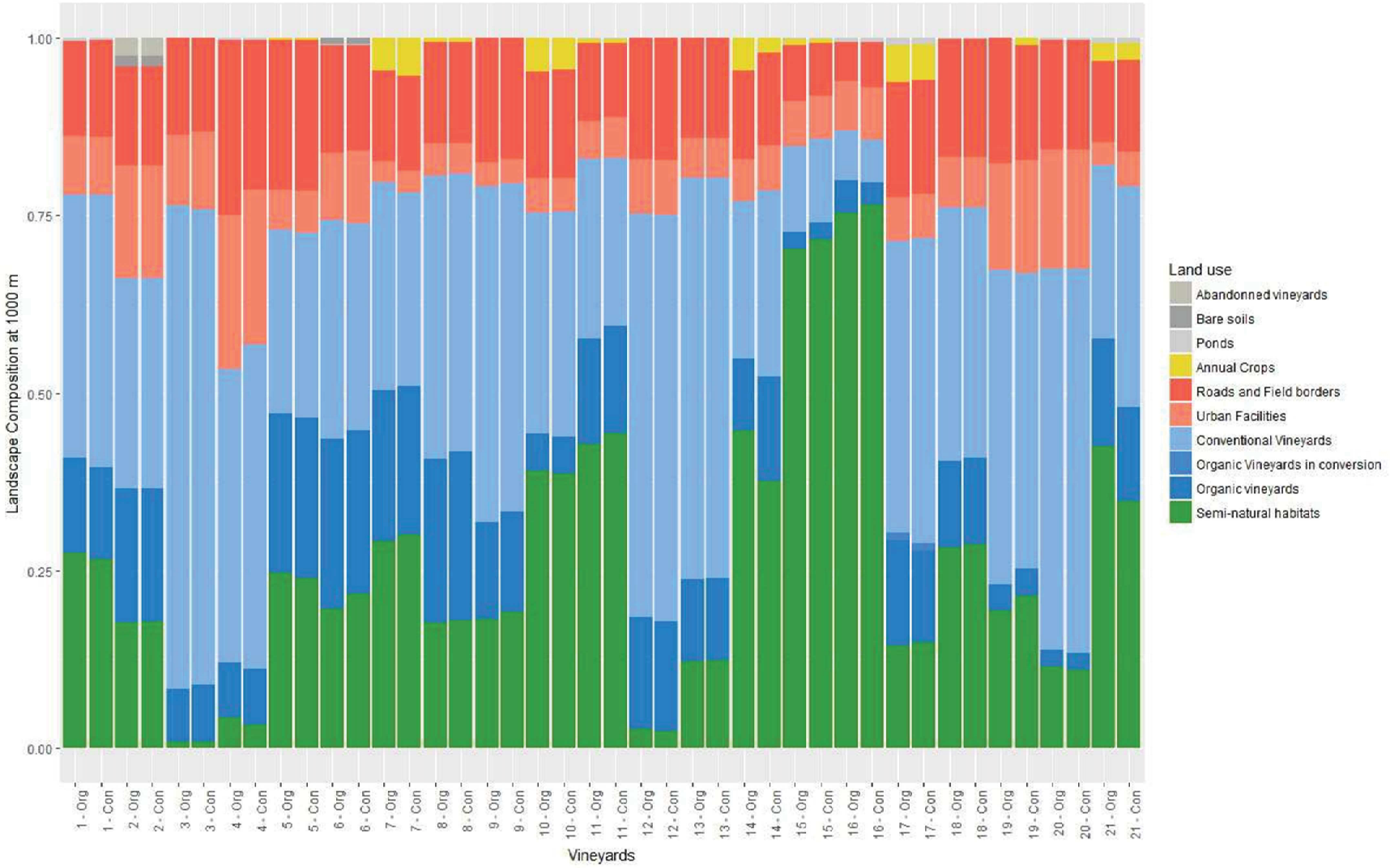
Table S6 | Model selection table for models explaining pest community evenness infestations in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of each level of model complexity (M0, M1 and M2). M0 only considered local cofounding variables; M1 considered the retained local covariates from M0 as well as the local farming system (organic or conventional); and M2 considers previous variables as well as landscape variables. For M2, only model outputs of the most important spatial scale (identified by the sum of Akaike weights normalized across each spatial scale) are indicated in the table. For each level of model complexity, R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at each scale. The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provided the probability of a given level of complexity to appear in the top models.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M0	field age	-0.05	-0.09, -0.02	1
(R^2m = 0.16; R^2c = 0.33; sum Wi = 0.09)	vine trunk density	0.08	0.04, 0.12	1
	field size	0.03	0.00, 0.07	0.81
	crop vigour	0.01	-0.02, 0.05	0.3
M1	field age	-0.05	-0.08, -0.02	1
(R^2m = 0.13; R^2c = 0.28; sum Wi = 0.02)	vine trunk density	0.07	0.038, 0.11	1
	local farming system (:Conventional)	0	-0.01, 0.04	0.34
M2 at 250m	field age	-0.05	-0.08, -0.01	1
(R^2m = 0.19; R^2c = 0.32; sum Wi = 0.45)	vine trunk density	0.07	0.04, 0.11	1
	proportion of organic farming	0.01	-0.01, 0.07	0.45
	proportion of semi-natural habitats	0.05	0.01, 0.08	1
	local farming system	0	-0.02, 0.03	0.37
	local farming system:proportion of semi-natural habitats	-0.01	-0.01, 0.01	0.25

Table S7 | Model selection table from models explaining crop productivity (in tons of grapevine/ha) according to the mean infestation level of all the pests and the pathogens in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) as well as their relative importance. No explanatory variable had a significant effect. R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R^2 were calculated using the best model.

Model	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
Crop productivity ~pests	Intercept	10.8229	9.44, 12.20	-
($R^2m = 0.15$; $R^2c = 0.23$)	Mean Leafhoppers	0.2890	-3.09, 4.32	0.47
	Mean Black rot	-0.6536	-4.75, 2.26	0.53
	Mean Mealybugs	2.5776	-0.21, 5.36	1
	Mean Phylloxera	0.6842	-1.50, 4.13	0.52
	Mean Grape moths	0.3734	-2.24, 3.87	0.46
	Mean Downy mildew	-0.1859	-3.79, 2.96	0.45
	Mean Mites	-0.1697	-3.33, 2.51	0.41

Figure S1 | Composition of the landscapes at 1,000 m around the 42 vineyards. The 21 paired fields are represented side by side.



CHAPITRE 3

Le déploiement de l'agriculture biologique à échelle locale et paysagère bénéficie aux services de régulation des bioagresseurs au vignoble



Photographie de Sophie Chamont

Enhancing biological control in vineyards: organic farming at the local and landscape scales matters

Lucile Muneret[1] | Arthur Auriol[1] | Denis Thiéry[1] | Adrien Rusch[1]*

[1] INRA UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, ISVV, Université de Bordeaux, Bordeaux-Sciences-Agro, Villenave d'Ornon Cedex, France

Under review in Ecological Applications.

Abstract

While organic farming practices, which are often promoted as models of ecological intensification, generally enhance biodiversity, their effects on the delivery of ecosystem services, such as biological pest control, are still unknown. Here, using a multi-scale hierarchical design in southwestern France, we examined the effects of organic farming and semi-natural habitats at the local and landscape scales on multiple biological control services of three pests, including weeds and insects, in 42 vineyards. Organic farming at the local and landscape scales were beneficial to the mean and temporal stability of biological control services, while the proportion of semi-natural habitats in the landscape reduced the level of biological pest control. The effects of organic farming and semi-natural habitats across spatial scales varied with the type of prey considered and with time. Egg moth predation rates were higher in fields under organic management compared to conventional management while weed seed predation increased with the proportion of organic farming in the landscape. Larval predation rates as well as seed predation rates were always more stable within time in organic fields than in conventional fields. Moreover, specific farming practices, such as pesticide use or crop productivity, were also found to be important variables explaining levels of biological control services independently of farming system type. Pesticide use tended to reduce biological control, while crop productivity was associated with contrasting biological control responses depending on the pest type. Thus, our study demonstrated the need to target multiple spatial scales and to consider farming practices, as well as the proportion of semi-natural habitats, to design functional landscapes that optimize biological pest control services.

K E Y W O R D S

Ecosystem services; natural pest control; organic farming; semi-natural habitats; landscape scale; vineyards; pesticide; yield.

1 | Introduction

Despite the ongoing global biodiversity collapse and the negative environmental impacts, industrial agriculture continues to be the norm worldwide (Gianessi, 2013). Among the alternatives, ecological intensification of agroecosystems, which consists of optimizing ecological functions that support ecosystem services, may reduce pesticide use (Pretty *et al.*, 2008; Bommarco *et al.*, 2013). However, the expected large expansion of ecological intensification requires a deep understanding of the relationships among environmental variables and the ecological processes within agricultural landscapes (Kremen *et al.*, 2005; Bommarco *et al.*, 2013). Environmental conditions at multiple spatial scales as well as management options that benefit key ecosystem services, such as biological control services, have not been clearly identified. Acquiring such knowledge is important to help policymakers and land-use planners design multifunctional and sustainable agricultural landscapes (Phalan *et al.*, 2011; Tittonnell *et al.*, 2014).

Several environmental factors that act at the field and landscape scales are key drivers of biological pest control services in agroecosystems (Rusch *et al.*, 2017a; Tscharntke *et al.*, 2007). Organic farming at the field scale is among the main management options that will support biodiversity and associated ecosystem services in agricultural landscapes (Gabriel *et al.*, 2010; Tuck *et al.*, 2014). Organic farming is, therefore, currently promoted worldwide as an agri-environmental scheme, but its performance in terms of ecosystem functions, such as biological pest control, remains largely unexplored. Organic farming increases diversity and the abundance levels of several taxa, including natural enemies of crop pests (Lichtenberg *et al.*, 2017; Tuck *et al.*, 2014). Moreover, the suppression of phytophagous species is generally greater in more diverse natural enemy communities than in species-poor communities, suggesting a higher level of biological pest control in organic fields (Letourneau *et al.*, 2009). However, studies examining the relationships between organic management practices and the biological control level have produced inconsistent results, which suggests much more complex mechanisms and strong context-dependencies (Maalouly *et al.* 2013; Roschewitz *et al.*, 2005; Macfadyen *et al.*, 2011).

Landscape context, and especially the proportion of semi-natural habitats (defined here as landscape complexity) around fields, enhances the abundance and diversity of natural enemies, as well as the levels of biological control services (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Rusch *et al.*, 2016b). Thus, taking into consideration the proportion of semi-natural habitats in the landscape should help to explain the strong context-dependency of organic farming performances in terms of pest control. However, the interactive effects of local management and landscape complexity on biological pest control and pest infestations remain mostly unexplored. Landscape complexity may have a hump-shaped relationship with the beneficial effect of organic farming at the local scale (Concepción *et al.*, 2008; Tscharntke *et al.*, 2005). This hypothesis suggests a maximized effect of organic farming at the local scale in landscapes of intermediate complexity, but a minimal effect in extremely simplified or extremely complex landscapes. Applied to biological pest control services, this non-linear relationship is assumed to emerge because natural enemies are not maintained in extremely simplified landscapes, while very complex landscapes already support abundant and diverse

natural enemy communities, resulting in the minimal benefits of organic farming at the local scale. However, studies exploring this hypothesis yielded contrasting results (Winqvist *et al.*, 2011; Birkhofer *et al.*, 2016).

In addition, most studies on biological pest control services focused on the role of semi-natural habitats in the landscape and did not consider the effect of farming practices at the landscape scale (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Few studies have explored the effect of increasing the area under organic farming on natural enemies but not its cascading effect on biological control as well as its interactions with the proportion of semi-natural habitats in the landscape (Inclán *et al.*, 2015; Diekötter *et al.*, 2016). However, assessing the relative performances of organic farming systems as the area cultivated under organic management increases is of crucial importance to guide land-use planning. We could hypothesize that increasing the area under organic farming will strengthen natural enemy communities, leading to a higher biological control potential. However, pest communities could also benefit from the greater area under organic farming owing to the lower efficiency levels of organic management options (Adl *et al.*, 2011; Bianchi *et al.*, 2013). Moreover, these effects might be affected by the proportion of semi-natural habitats in the landscape, which affects the species pool of both natural enemies and pests (Tscharntke *et al.*, 2008). Thus, examining the balance between biological control potential and pest infestation levels under different land-use regimes is required to determine the effects of organic farming expansion on pest communities and crop damage.

The temporal dynamics in the delivery of most ecosystem services in agricultural landscapes remains poorly explored (Schellhorn *et al.*, 2015). In most of the literature to date, biological control is often measured at one sampling date or by an aggregated measure over several sampling dates (Roschewitz *et al.*, 2005; Thies *et al.*, 2005). Therefore, relatively little information is available about the temporal dynamics of biological control services in agricultural landscapes (Chaplin-Kramer *et al.*, 2013). Landscape context and farming practices are expected to affect biological control services through the timing of the natural enemy's arrival (Costamagna *et al.*, 2015; Thorbek and Bilde, 2000). Fields located in landscapes having higher proportions of semi-natural habitats are more likely to control pest populations earlier in the season than simple landscapes because of the greater and earlier levels of field colonization from source habitats (Raymond *et al.*, 2015). Moreover, organic farming, as well as crop rotation intensity, in the landscape increase the temporal stability of parasitism rates of herbivores without increasing the average level of biological control, which highlights the importance of considering temporal dynamics in the delivery of biological control services (Macfadyen *et al.*, 2011). Exploring how farming practices and semi-natural habitats at different spatial scales affect the temporal dynamics of biological control services is, therefore, important.

In this study, we investigated the relative effects of farming systems (organic and conventional) and semi-natural habitats at local and landscape scales on the level and the temporal variability of biological pest control services in vineyards in southwestern France. Using an experimental design based on 42 paired vineyards (organic and conventional pairs) located in 21 contrasting landscapes, we evaluated the levels of biological control by measuring the predation of three different pest types, grape moth eggs, grape moth larvae and

weed seeds, throughout the season. We used vineyards as a case-study because they are subjected to multiple pest attacks, are highly dependent on pesticide use, and represent a major economic sector worldwide (Muneret *et al.*, *in press*).

We hypothesized positive effects of organic farming at the local scale on the level and the temporal stability of biological control services. We expected that increasing the proportion of organic farming in the landscape would benefit biological control services, but that this positive effect would only be detected in conventional fields owing to spillover between organic and conventional vineyards (FIG. 1). We therefore expected the same level of biological control services among organic fields but an increasing level of biological control services commensurate with the proportion of organic farming among conventional fields (FIG. 1). Furthermore, we hypothesized a positive effect of the proportion of semi-natural habitats in the landscape on biological control services but we expected a higher effect of semi-natural habitats on conventional fields (i.e., a higher slope between semi-natural habitats and the biological control in conventional fields) than on organic fields (FIG. 1). Moreover, we hypothesized that organic farming in the landscape could partly compensate for lower proportions of semi-natural habitats in the landscape (i.e., similar levels of biological control are expected in very complex landscapes compared to landscapes of intermediate level of complexity but with higher proportion of organic farming). This effect was expected because we assumed that organic fields might support a set of natural enemies different from those supplied with semi-natural habitats, both of them should provide biological control. Because we assumed a major role for semi-natural habitats in shaping the pool of natural enemy species in the landscape, we predicted that biological control services could not be maximized in landscapes with very low proportions of semi-natural habitats and very high proportions of organic farming.

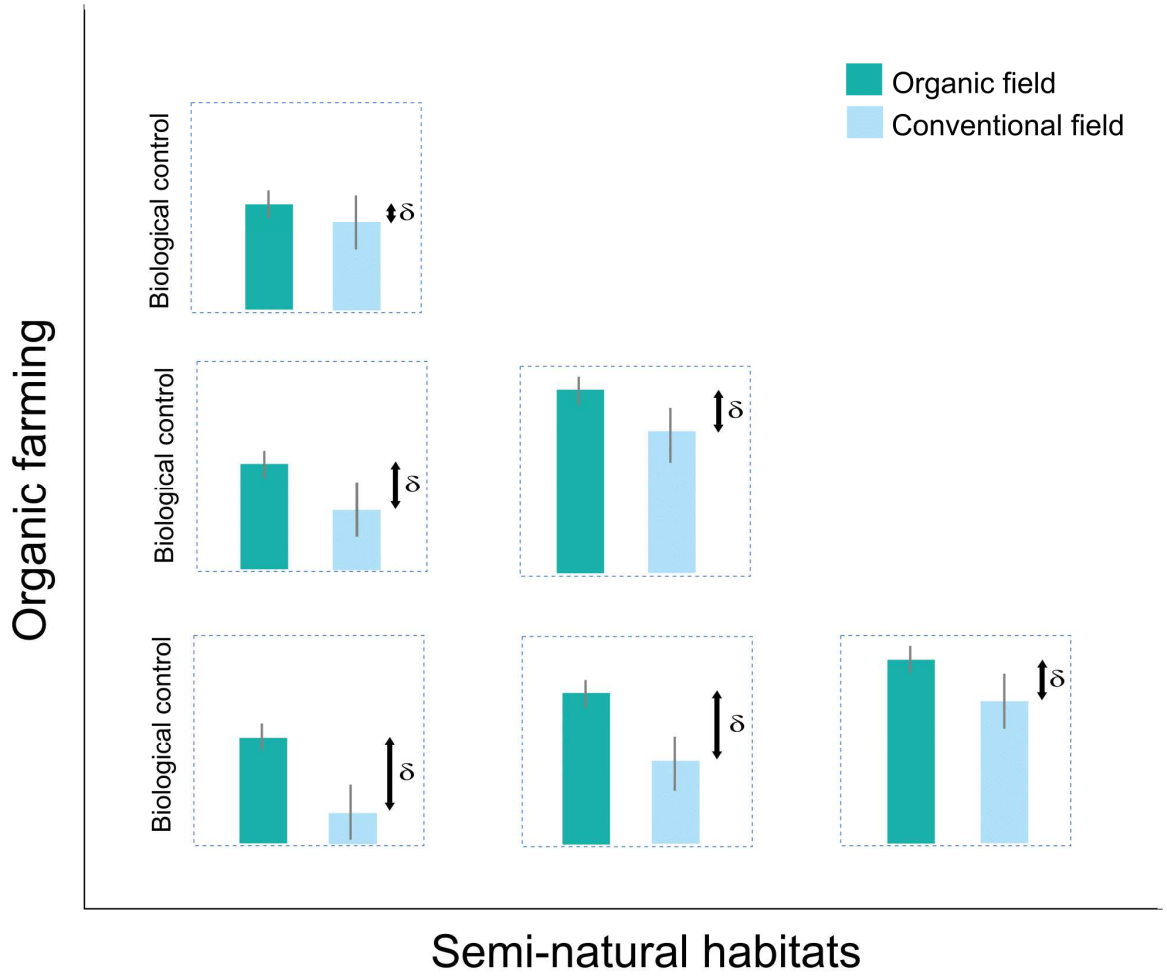


Figure 1 | Schematic representation of the expected effects of organic farming at local and landscape scales on the mean and stability of biological pest control services. Our hypothesis suggested that the beneficial effects of organic farming applied at a field scale on biological control services (or biodiversity) is dependent on the landscape composition in terms of semi-natural habitats and organic farming. Specifically, increasing the proportion of organic farming in the landscape would be more beneficial to biological control services in conventional fields than in organic fields because of the spillover between organic and conventional fields. In addition, semi-natural habitats were expected to provide more natural enemies than agrosystems; thus, fields located in landscapes having a high proportion of semi-natural habitats should have higher levels of biological control. The beneficial effect of semi-natural habitats would be higher than conventional fields because they support less biodiversity with all other things being equal (Tscharntke *et al.*, 2005; Concepción *et al.*, 2008). δ represents the difference of biological control levels between organic and conventional fields that varies according to the landscape context.

2 | Materials and methods

2.1 | Study sites and design

Our study design consisted of 21 pairs of organic and conventional vineyards (42 plots in total) located in southwestern France, near Bordeaux, within the largest French wine-growing region (44°81'N, −0°14'W; FIG. 2). Pairs of vineyards were selected along two orthogonal landscape gradients: a gradient of the proportion of semi-natural habitats and a gradient of the proportion of organic farming. The landscape gradients were established based on landscape composition calculated at a 1-km radius around each focal vineyard. At this scale, the proportion of semi-natural habitats ranged from 1 to 75%, and the proportion of organic farming ranged from 2 to 25% of the total land area. This study design allowed for the unraveling of farming system effects at the local scale as well as the relative effects of the proportions of semi-natural habitats and organic farming at the landscape scale on biological control services. All organic vineyards had been converted to organic farming for at least five years. As much as possible, we minimized the distance between each field of a given pair, leading to an average distance of 125 m between the fields of a pair. Landscape variables were also calculated at three other spatial scales 250-, 500- and 750-m radii around each vineyard using ArcGIS 10.1 (ESRI). Orthogonality among landscape gradients was maintained at all scales.

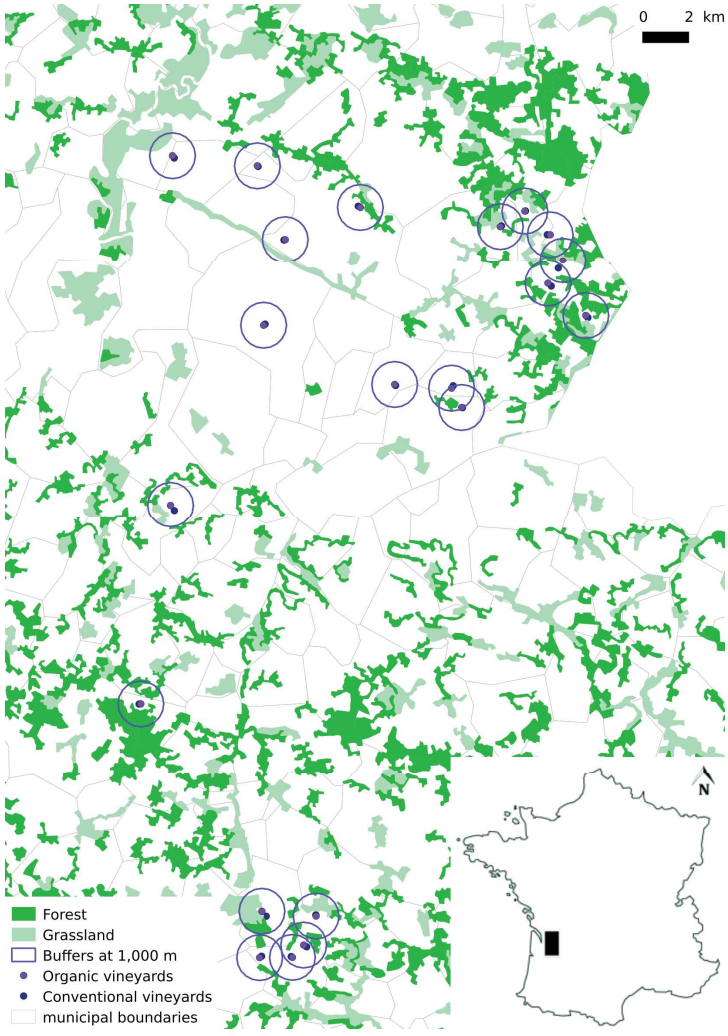


Figure 2 | Map of the study area with the 42 focal vineyards. The buffers which have been calculated at a 1,000 m scale were represented. For clarity, we only represented the buffers around organic vineyards.

2.2 | Biological control potential

In each vineyard, sentinel prey species were used to examine the relative effects of local farming systems and landscape context on biological control. We measured multiple biological control services using different prey types: eggs and larvae of two grape moths (*Lobesia botrana* and *Eupoecilia ambiguella* belonging to the Tortricidae family*)* and weed seeds of three species (*Capsella bursa-pastoralis*, *Plantago lanceolata* and *Chenopodium album*). We used eggs and larvae of Tortricidae because they are prominent grape pests worldwide, including in the study region, and they are potentially regulated by different taxa (van der Geest et Evenhuis, 1991; Thiéry *et al.*, 2005). We selected these weed species because they are dominant plant species within vineyards in our study region and because they differ in size and weight, which allows them to be potentially predated by different species (Trichard *et al.*, 2013). Thus, our assessment covered the services provided by predators as well as granivorous invertebrates and vertebrates. All of the sentinel prey were exposed three times over the growing season, from late May to early October in 2015, when they are naturally present in the vineyards. Note that the third sampling date related to the seed predation occurred just after the grape harvest (in early October; Table 1).

Table 1 | Sampling periods for measuring biological control services on each sentinel prey.

Sentinel prey	Sampling date 1	Sampling date 2	Sampling date 3
	Early season	Midseason	Late season
Egg	19–27 May	22–27 June	4–11 August
Larva	2–12 June	30 June–10 July	26–28 August
Weed seed	19–27 May	22 June–3 July	2–13 October

The sentinels were exposed on (i) three vine rows for the eggs and larvae of grape moths and (ii) under one vine row for the seeds, located between the 5th and 15th closest vine rows of the paired fields. All the sentinel cards were settled at least 10 m away from the edge or from any other sentinel card. Laboratory-reared eggs of *L. botrana* laid on parchment paper (which was previously glued on felt) were used to monitor egg predation in vineyards. Parchment paper pieces (~1 × 3 cm) supporting 10 moth eggs were cut and glued on plastic cards (~1 × 8 cm). Ten cards were then exposed in each plot for five days at the first sampling date and four days at the following two sampling dates. Cards were attached to the vine stock as close as possible to the grapes. The larval predation level was determined using laboratory-reared larvae of *E. ambiguella*. Five larvae were pinned on 10 cardboard cards and exposed to predation for 24 h at the three sampling dates. Larvae cards were also attached to the vine stock as close as possible to the grapes. Weed seed predation was examined by exposing 90 seeds per plot, belonging to three weed species, glued on three sandpaper cards (~10 × 10 cm) at each sampling date. We glued them on cards using a specific glue (Tangle-Trap® from TangleFoot®) so that granivorous species were able to remove them. We also covered the potential apparent glue with sand to prevent the adherence of granivorous arthropods. In fields, we nailed the cards to the ground under one vine row for seven days. A total of 50

larvae, 100 eggs and 90 seeds were exposed in each plot at each sampling date. At the end of the exposure period, the number of remaining individuals was counted on each card.

2.3 | Description of the vineyard management

All vineyards were managed as usual by 38 different farmers. To move beyond the traditional dichotomy between organic and conventional farming systems and analyzed the relative impacts of specific practices or their combinations on biological pest control services, we collected data related to crop management by interviewing the farmers. We collected data on crop density, field age (i.e., time since planting), soil tillage practices and pesticide applications for each vineyard. For each field, we calculated the treatment frequency index (TFI; OECD, 2001) as described in Muneret *et al.* (2017) to evaluate the pesticide-use intensity. We also built a unitless index of tillage intensity that corresponded to the number of tilling operations per year weighted by the area involved, as follows: $Tillage\ intensity = \frac{d_{und}}{d_{tot}} \times N_{und} \times p_{und} + \frac{d_{bet}}{d_{tot}} \times N_{bet} \times p_{bet}$, where d_{tot} represents the total distance between two vine rows. This total distance is divided in two parts because they are managed in different ways to control weeds, while keeping the carrying capacity of the soil. d_{und} represents the distance under the wine-row (~60 cm), and d_{bet} represents the remaining total inter-row distance. N_{und} and N_{bet} represent the numbers of tilling operations for each type of distance. Finally, p_{und} and p_{bet} represent the proportion of the under- and between-row concerned with the operation, respectively, because often half, or even less, of the between-row areas are tilled in vineyards. Additionally, crop productivity was estimated a few days before harvest by counting the number of grapes on 20 randomly chosen vine stocks and by weighing 25 randomly chosen grapes from different vine stocks. We multiplied the average number of grapes per vine by the average grape weight and the vine-stock density per vineyard to calculate the crop productivity (tons/ha). The crop productivity in this study design did not significantly differ between local farming systems (organic and conventional), and we were not able to estimate crop productivity for 2 of the 42 vineyards (Muneret *et al.*, 2017).

2.4 | Data analyses

Generalized linear mixed models with binomial error distributions were used to examine the effects of farming systems and the landscape context on the average biological control for each type of pest. In independent models, the number of individuals removed per card was used as a response variable. In total, our analyses included 1,176 larval cards, 1,169 egg cards and 1,065 seed cards for the 40 vineyards included in this section. We fitted six models of increasing complexity (M0, M1 and M2 at the four landscape scales), and we used a multimodel inference approach to test our hypotheses. We applied this modelling procedure to identify the most important spatial scale for the response of natural enemies in explaining pest predation. Specifically, all the models had a baseline structure containing the 'sampling date' as a fixed term and three random terms, the 'field' nested in the 'field pairs' effect to account for the study design and the 'observation' effect to correct for over dispersion (Zuur *et al.*, 2009). The first model, M0, also included five local covariates: ‘field age’ and ‘vine stock

density', which were considered as potential confounding covariates, as well as 'total TFI', 'tillage intensity' and 'crop productivity', which were considered as descriptors of the local management performance. At this step, all the possible models were ranked using the Akaike Information Criteria (AIC), and models with a $\Delta AIC < 2$ were retained among the set of top models. This set of top models was then used to estimate the mean effects and confidence intervals of each explanatory variable using model averaging (Grueber *et al.*, 2011). Covariates that were significant at the M0 step (i.e., with a confidence interval significantly different from zero) were conserved and included in the M1 models. Therefore, the explanatory variables included in M1 models were the selected 'local covariates' and 'local farming systems' and an interaction term between 'local farming system' and 'sampling date', in addition to the baseline structure. M1 models allow for the testing of the effects of local farming systems on biological control services after taking into account the potential confounding effects of specific local covariates. Finally, we fitted four different M2 models, one for each spatial scale (250 m, 500 m, 750 m and 1,000 m) to test our hypotheses related to the effects of the landscape context and its interactions with local farming systems on biological control. M2 models included the same structure as M1 models, but also considered landscape variables at a given scale and interactions between (i) the sampling date and landscape variables, (ii) the local farming system and landscape variables, and (iii) landscape variables with each other (see Table S1 to recap all of the terms included in these models). We applied the same averaging approach for the six models, and we calculated the marginal R^2 values and conditional R^2 values of the model having the lowest AIC at each step to evaluate the amount of variability explained at each step (Nakagawa and Schielzeth, 2013). Before modeling, we standardized all explanatory variables, with mean equal to 0 and standard deviation equal to 0.5 (Schielzeth, 2010). If required, then we used the BOBYQA optimizer to assist with model convergence.

To determine the level of model complexity, and indirectly the spatial scale, that was the most important for explaining our response variables, we recalculated the Akaike weights among all of the models from the six different sets (i.e., M0, M1 and M2 at four spatial scales) obtained for each pest exposed. We, therefore, estimated the relative importance of each level of complexity for a given response variable. The sum of the Akaike weights ("Sum Wi") of the models obtained at a given level of complexity provided the model's probability of being the top model across all of the scales.

In addition to the average level of biological control for each pest type, we calculated the temporal variation of the biological control. We first averaged raw data per field and sampling date. Then, we calculated the coefficient of variation of the biological control for each vineyard [(standard deviation/mean) × 100)] based on the three sampling dates for each pest type. We then used linear mixed models to evaluate the effects of farming systems and the landscape context on the temporal variation of biological controls (n = 38 for larvae, n=40 for eggs and n=120 for seeds). For the mean biological control, we used the same modelling procedure (M0, M1, and M2 at the four landscape scales) but we included less covariates in the models at each step owing to the size of the dataset. In M0, we included 'field age', 'vine stock density', 'total TFI' and 'tillage intensity'. We did not include crop productivity as an explanatory variable because it required the removal of two vineyards from the data set. In the

M2 models, we included interactions between local farming systems and each landscape variable to test our hypothesis, but we removed the interaction between landscape variables to limit the number of predictors in our models. Because the response variables were calculated using the three sampling dates, we did not include sampling date as an explanatory variable. Note that we used the AICc (AIC corrected for small sample sizes) to select the top models because of the size of the data set.

Diagnostic residual plots of all full models were confirmed using the DHARMa package (Hartig, 2017). Using variograms, we detected no spatial autocorrelation among the residuals. Collinearity among explanatory variables was assessed using the variance inflation factor, and the highest value was 2.29 for the total TFI. All analyses were performed using the R software (R Core Team, 2016) and the packages 'lme4' (Bates *et al.*, 2014) and 'MuMIn' (Bartón, 2016).

3 | Results

On average, 88% (Standard Deviation or 'SD' = 28) and 84% (SD = 32) of the exposed larvae were predated in organic and conventional vineyards, respectively. Egg predation was on average 45% (SD = 36) in organic and 39% (SD = 35) in conventional vineyards, and 20% (SD = 22) of the weed seeds were removed in both organic and conventional vineyards. Over the growing season, the overall level of biological control, calculated as the mean level of all predation types, was higher in midseason (58%; SD = 39) followed by late season (50%; SD = 41) and early season (44%; SD = 40).

3.1 | Predation of pest eggs and larvae

For egg predation, models containing local covariates, local farming systems, sampling dates, landscape variables (i.e., proportions of organic farming and semi-natural habitats) and interactions had the highest probabilities of being top models (Sum $Wi_{250\text{-m}}$ = 0.33; Sum $Wi_{500\text{-m}}$= 0.1; Sum $Wi_{750\text{-m}}$ = 0.35 and Sum $Wi_{1000\text{-m}}$ = 0.22; FIG. S1). Models fitted using local covariates or local farming systems had a probability close to zero of being selected as top models (Sum $Wi_{local} \approx 0$; FIG. S1). None of the landscape scales was clearly identified as the most relevant to explain egg predation rates because no fitted model had a major probability of being selected as the best model.

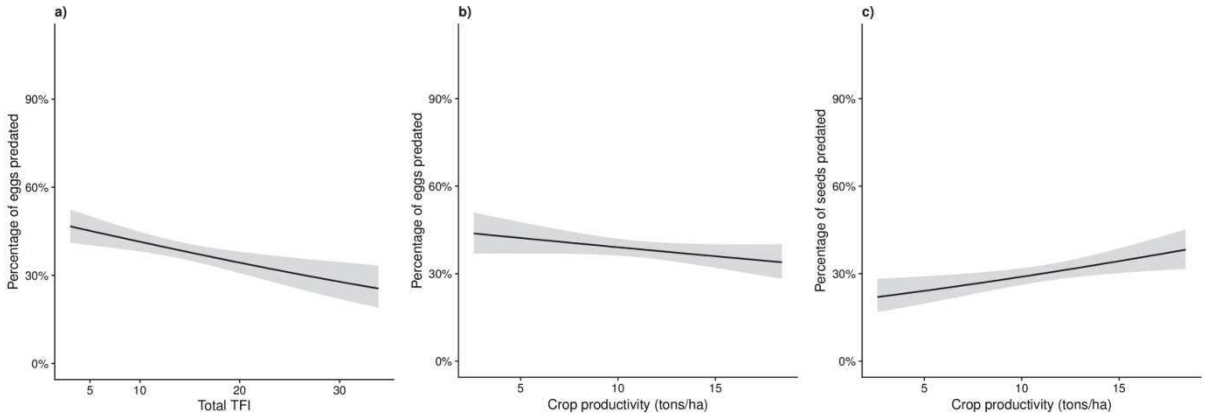


Figure 3 | Relationships between the local management intensity and predation rates of moth eggs and weed seeds. Relationships between a) pesticide use, measured as the total TFI and average egg predation; b) crop productivity and average egg predation; and c) crop productivity and seed predation.

Nonetheless, several variables were significantly related to egg predation across scales. First, among local covariates, the crop density was positively correlated with the proportion of egg predated, while crop productivity and total TFI were negatively correlated with the proportion of egg predated (Table 2; Figs. 3a and 3b). Egg predation also varied according to sampling dates, with the midseason sampling date exhibiting the highest level of egg predation (61%, SD = 32) compared with the early and the late sampling dates (33%, SD = 27 and 31%, SD = 37, respectively). Second, all models fitted using landscape variables showed two significant interactions: one between the sampling date and the local farming system and the second between the sampling date and the proportion of semi-natural habitats (Table 2). Specifically, organic vineyards showed higher levels of egg predation than conventional ones in the late season, while they were similar in the early season (Table 2, FIG. 4a). At the same time, the effect of the proportion of semi-natural habitats on egg predation was increasingly negative over the year (Table 2, FIG. 4b). The predation of the grape moth larvae was never significantly explained by any local or landscape variables at any scale (Table S2).

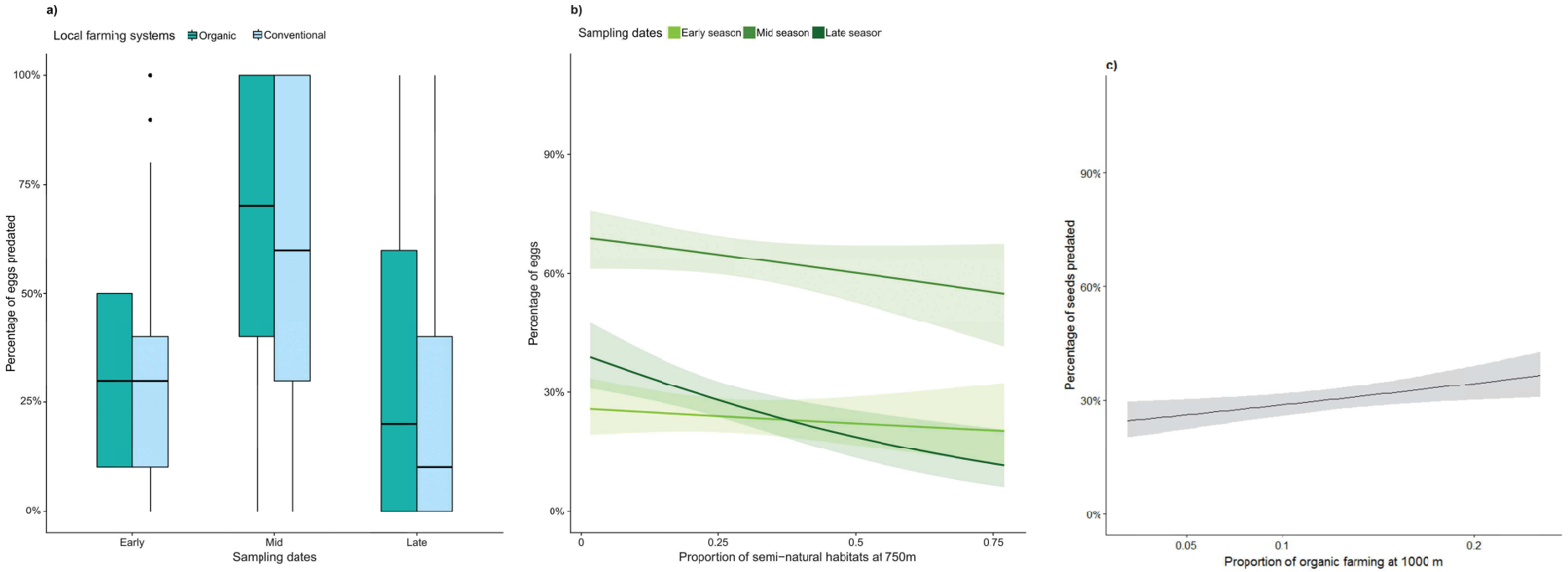


Figure 4 | Effects of organic farming and semi-natural habitats on biological control services. Specifically, the relationships are between a) the average egg predation and local farming systems; b) the average egg predation and the proportion of semi-natural habitats over the season; and c) the average seed predation and the proportion of organic farming in the landscape.

Table 2 | Selection table for models explaining egg predation in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of the best model (M2 at the 750-m scale, which had the highest sum of Akaike weights normalized across all spatial scales, see Table S1). The sums of the Akaike weights normalized across each spatial scale (Sum Wi) provides the probability of a given level of complexity to appear among the top models. R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at this scale.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M2 at the 750-m scale	Intercept	-1.08	(-1.44, -0.72)	
(R^2m = 0.13; R^2c = 0.17;	Vine trunk density	0.59	(0.09, 1.09)	1
Sum Wi = 0.35)	Total TFI	-0.44	(-0.78, -0.11)	1
	Proportion of organic farming	-0.46	(-1.42, 0.30)	0.83
	Proportion of semi-natural habitats	-0.54	(-1.46, 0.37)	1
	Midseason	1.91	(1.55, 2.28)	1
	Late season	-0.14	(-0.56, 0.27)	
	Crop productivity	-0.7	(-1.12, -0.28)	1
	Proportion of organic farming: Proportion of semi-natural habitats	-0.86	(-2.95, 0.21)	0.63
	Proportion of semi-natural habitats: Midseason	-0.03	(-0.64, 0.57)	1
	Proportion of semi-natural habitats: Late season	-1.02	(-1.63, -0.40)	
	Local farming systems (Conventional)	0.02	(-0.48, 0.68)	0.24
	Local farming systems: Midseason	-0.04	(-0.91, 0.34)	0.13
	Local farming systems: Late season	-0.09	(-1.31, -0.04)	
	Proportion of organic farming: Midseason	-0.09	(-1.85, 0.26)	0.11
	Proportion of organic farming: Late season	-0.03	(-1.36, 0.76)	

3.2 | Predation of weed seeds

Models fitted using sampling dates, crop productivity, local farming systems and landscape variables at the 1,000-m scale had the highest probabilities of being among the set of top models (Sum $Wi_{1000\text{-}m}$ = 0.81; FIG. S1). Models fitted using local covariates and/or local farming systems had probability levels of near zero of being selected as top models (FIG. S1). Models fitted at this spatial scale revealed that weed seed predation was positively related to crop productivity and to the proportion of organic farming in the landscape (Figs. 3c and 4c, Table 3). These models also indicated a significant effect of the sampling date on weed seed predation. Specifically, weed seed predation increased significantly throughout the growing season, with the percentage of predated seeds reaching 12.71% (SD = 16.26) in the early season, 23.39% (SD = 25.16) in the midseason and 25.11% (SD = 22.30) in the late season. Finally, the interactions between sampling dates and the proportion of organic farming were also significant (Table 3). The effect of the proportion of organic farming was positive in the early and late seasons and negative in the midseason.

Table 3 | Selection table for models explaining weed seed predation in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of the best model (M2 at the 1,000-m scale, which had the highest sum of Akaike weights normalized across all spatial scales, see Table S1). The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provides the probability of a given level of complexity to appear among the top models. R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at this scale.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M2 at the 1,000-m scale (R^2m = 0.06; R^2c = 0.08; Sum Wi = 0.81)	Intercept	-2.22	(-2.50, -1.94)	
	Proportion of organic farming	0.96	(0.19, 1.74)	1
	Midseason	0.6	(0.30, 0.90)	1
	Late season	1.11	(0.82, 1.40)	
	Crop productivity	0.32	(0.06, 0.58)	1
	Proportion of organic farming: Midseason	-1.29	(-2.13, -0.46)	1
	Proportion of organic farming: Late season	0.28	(-0.55, 1.11)	
	Local farming systems (Conventional)	-0.01	(-0.27, 0.19)	0.22
	Proportion of semi-natural habitats	0.01	(-0.27, 0.35)	0.22

3.3 | Temporal variation of the predation over the growing season

Predation variability of pest eggs and larvae. For larval predation, model fitted using local farming systems and landscape variables at 250-m scale had the highest probability of being among the set of top models (Sum $Wi_{250\text{-m}}$ = 0.74; FIG. S2). At this scale, conventional vineyards had a higher level of temporal variation of larval predation than organic vineyards, and this effect was modulated by landscape complexity (FIG. 5a; Table 4). The temporal variation of larval predation was even higher in conventional vineyards embedded in complex landscapes than in simple landscapes. The temporal variation of egg predation was never significantly explained by any local or landscape variables at any scale (Table 4).

Seed predation variability. Model fitted using local farming systems and landscape variables at 750-m scale had the highest probability of being among the set of top models (Sum $Wi_{750\text{-m}}$ = 0.33; FIG. S2). At this scale, as well as at the other scales, conventional system increased the temporal variation of the seed predation over the year (Table 4; FIG. 5b).

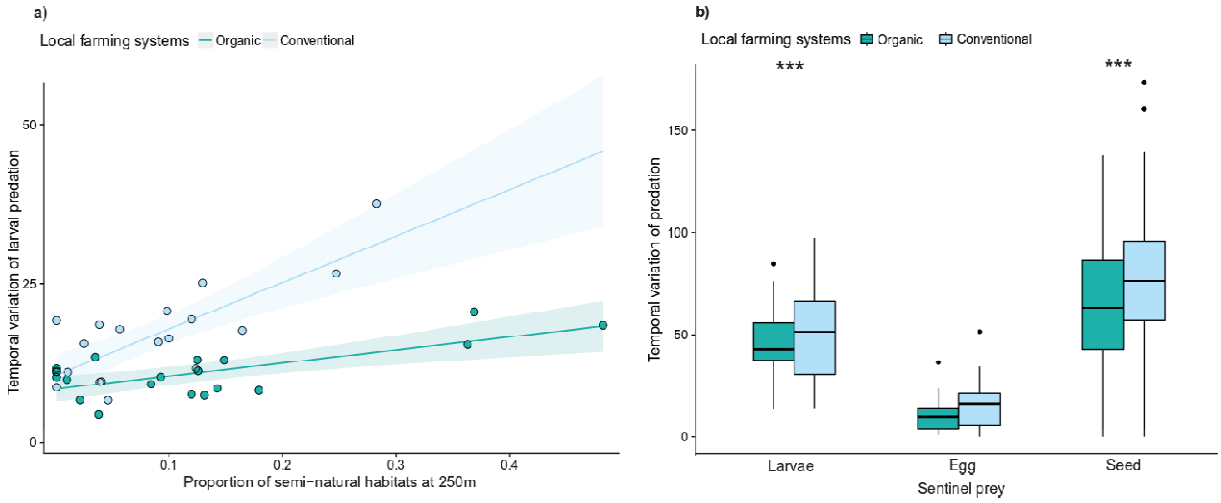


Figure 5 | Effects of local farming systems and semi-natural habitats on the temporal variability of biological control services. a) Landscape complexity-dependency effect of local farming systems on temporal variability of larval predation and b) Effect of sentinel prey types and local farming systems on the temporal variability of biological control over the year.

Table 4 | Selection table for models explaining the temporal variability of each type of predation in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of the best model. The sum of the Akaike weights normalized across each spatial scale (Sum Wi) provides the probability of a given level of complexity to appear among the top models. R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R^2 values were calculated using the best models at this scale.

Sentinel prey	Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
Larva	**M0** ($R^2m = 0.17$; $R^2c = 0.40$; sum Wi = 0.04)	Intercept	13.74	(9.58, 17.90)	
		Field age	0.11	(-8.96, 9.24)	0.76
		Vine stock density	3.58	(-5.95, 13.11)	1
		Total TFI	9.71	(2.45, 16.98)	1
		Tillage intensity	1.75	(-5.77, 10.29)	0.77
		Crop productivity	-5.8	(-14.72, 3.11)	1
	M1* ($R^2m = 0.12$; $R^2c = 0.19$; sum Wi < 0.01)	Intercept	13.62	(7.77, 19.47)	
		Local farming system (:Conventional)	0.56	(-8.91, 10.03)	1
		Total TFI	7.47	(-2.15, 17.08)	1
	M2 at the 250-m scale* ($R^2m = 0.29$; $R^2c = 0.45$; sum Wi = 0.74)	Intercept	10.52	(5.60, 15.43)	
		Local farming system (:Conventional)	9.54	(3.10, 15.98)	1
		Proportion of organic farming	-0.09	(-9.44, 9.26)	1
		Proportion of semi-natural habitats	4.45	(-3.31, 12.22)	1
		Local farming system : Proportion of organic farming	9.67	(-3.48, 22.83)	1
		Local farming system : Proportion of semi-natural habitats	20.88	(5.00, 36.77)	1
Egg	**M0*** ($R^2m = 0.13$; $R^2c = 0.49$; sum Wi = 0.14)	Intercept	48.37	(40.85, 55.89)	
		Field age	9.93	(-4.63, 24.48)	1
		Vine stock density	-2.16	(-18.96, 14.64)	1
		Total TFI	-2.29	(-13.97, 9.38)	1
		Tillage intensity	-7.69	(-20.86, 5.48)	1
		Crop productivity	-6.66	(-22.28, 8.96)	1
	M1* ($R^2m = <0,01$; $R^2c = 0.34$; sum Wi < 0.01)	Intercept	46.58	(37.48, 55.68)	
		Local farming system (:Conventional)	3.71	(-6.89, 14.32)	1

Sentinel prey	Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
Seed	**M2 at the 250-m scale*** ($R^2m = 0.16$; $R^2c = 0.37$; sum Wi = 0.30)	Intercept	45.73	(36.59, 54.86)	
		Local farming system (:Conventional)	9.59	(-2.44, 21.61)	1
		Proportion of organic farming	-1.24	(-18.94, 16.47)	1
		Proportion of semi-natural habitats	8.51	(-6.32, 23.34)	1
		Local farming system : Proportion of organic farming	16.47	(-7.66, 40.60)	1
		Local farming system : Proportion of semi-natural habitats	24.5	(-4.47, 53.46)	1
	M0* ($R^2m = 0,66$; $R^2c = 0,27$; sum Wi = 0.09)	Intercept	72.08	(63.55, 80.61)	
		Field age	3.27	(-12.83, 19.38)	1
		Vine stock density	-10.79	(-29.51, 7.93)	1
		Total TFI	7.24	(-5.56, 20.03)	1
		Tillage intensity	-8.64	(-23.16, 5.88)	1
		Crop productivity	10.34	(-6.97, 27.65)	1
	M1* ($R^2m = 0,03$; $R^2c = 0,23$; sum Wi < 0.01)	Intercept	66.25	(56.35, 76.16)	
		Local farming systems (:Conventional)	11.61	(0.89, 22.34)	1
	M2 at the 750-m scale* ($R^2m = 0,08$; $R^2c = 0,27$; sum Wi =0.33)	Intercept	66.43	(56.45, 76.41)	
		Local farming system (:Conventional)	11.95	(1.30, 22.60)	1
		Proportion of organic farming	8.09	(-12.98, 29.17)	1
		Proportion of semi-natural habitats	-2.48	(-24.03, 19.08)	1
		Local farming system : Proportion of organic farming	8.06	(-15.26, 31.38)	1
		Local farming system : Proportion of semi-natural habitats	20.78	(-2.05, 43.61)	1

*Only one model was retained at top model at this scale.

4 | Discussion

This is the first study examining the effects of organic farming and semi-natural habitats at multiple spatial scales on biological pest control in agricultural landscapes. Our study shows that the effects of organic farming and semi-natural habitats across spatial scales vary with the type of prey considered and with time. However, organic farming considered at either the local or the landscape scale was an important predictor explaining the average and the variability of biological control in vineyards. When significant, organic farming always enhanced biological control in comparison to conventional farming. In addition, and contrary to our hypotheses, increasing the proportion of semi-natural habitats had no or negative effects on biological control. Our results therefore suggest that biological control services may be supplied more by agrobiont species than by species colonizing vineyards from semi-natural habitats. Our analyses also highlighted that, despite local or landscape effects of organic farming and semi-natural habitats, key local variables related to crop management, such as pesticide use and crop productivity, were important to consider when studying biological pest control.

4.1 | Positive effects of organic farming on biological control at multiple scales

At the field scale. This study revealed positive effects of organic farming at the field scale on biological control but mostly in interaction with either time or the landscape context. First, organic fields had higher levels of eggs predation at the end of the growing season compared with conventional fields, while the levels were similar at the beginning. Second, the temporal variability of predation was lower in organic fields for all three sentinel prey species, although this positive effect was only significant for seed predation and for larval predation when interacting with the proportion of semi-natural habitats at the 250-m scale. Thus, organic farming at the field scale enhanced the biological control of eggs within a time period and showed a lower temporal variability level of larval predation relative to conventional farming. Such beneficial effects of organic farming could be attributed to differences in management practices between the two farming systems. Since total TFI had only one single significant negative effect and tillage intensity was never important, we assumed that a combination of practices more than specific farming practices could explain positive effects of organic farming on biological control. Moreover, weed cover can be more diversified in organic than in conventional systems (Nascimbene *et al.*, 2012), which could benefit natural enemies and biological pest control through bottom-up effects (Rusch *et al.*, 2017b; Langellotto and Denno, 2004). Our results corroborate those of several studies that showed positive effects of organic farming at the local scale on some aspects of biological control services (Winqvist *et al.*, 2011; Lohaus *et al.*, 2013; Gagic *et al.*, 2012). Lohaus *et al.* (2011), in cereal fields, found a positive effect of organic farming on aphid parasitism rates later in the season. Moreover, Gagic *et al.* (2012) found that organic fields had lower temporal variability levels in aphid–parasitoid food webs than in conventional fields. Our results also highlight that the effect of organic farming depends on the pest species, which could explain the variable results found in the literature (Macfadyen *et al.*, 2009; Birkhofer *et al.*, 2016).

At the landscape scale. This study revealed that the proportion of organic farming in the landscape had a positive effect on weed seed predation, while it did not significantly affect larval or egg predation. Our study suggests that the granivorous species involved in the weed seed predation service, which potentially includes carabids, rodents and birds, respond positively to organic farming in the landscape, at the 1-km or smaller spatial scales (Holmes and Froud-Williams, 2005; Diekötter *et al.*, 2016). This spatial scale falls within the spatial-scale range of the effects of landscape context on these groups (Trichard *et al.*, 2013; Guerrero *et al.*, 2010). We initially hypothesized a positive effect of organic farming on all biological control functions considered here. The variable responses of each prey type to organic farming in the landscape strongly suggest that different sets of natural enemy species are involved in the measured biological pest control functions, and that they respond differently to organic farming in the landscape. These results are in line with studies in which the effects of organic farming at multiple spatial scales on several components of biodiversity were revealed (Gabriel *et al.*, 2010; Inclán *et al.*, 2015). Gabriel *et al.* (2010) explored the multiple scale effects of organic farming on several taxa, including plants, earthworms, epigeal arthropods and birds, and revealed clear variations in the effect of organic farming among groups, with some responding positively and some negatively, at different spatial scales. Our study shows that such effects are also true when examining multiple ecological functions supported by different species or communities.

4.2 | Negative effects of semi-natural habitats on biological control

Surprisingly, we found no evidence for any positive effects of the proportion of semi-natural habitats in the landscape on the level of biological pest control, which was contrary to what was initially hypothesized and had been reported in other studies (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Rusch *et al.*, 2016b). Our results revealed a negative effect of landscape complexity on the level of egg predation. Our study, therefore, strongly suggests that the subset of natural enemy species involved in the biological control of moth eggs, moth larvae and weed seed contains agrobiont species that do not depend on semi-natural habitats during their life cycle. These results corroborate those of several recent studies that also reported negative effects of landscape complexity on biological control or natural enemy-activity density (Costamagna *et al.*, 2015; Jonason *et al.*, 2013; Rusch *et al.*, 2016a). Such effects are expected when crops provide more important resources for natural enemies than semi-natural habitats over the course of a year, which might be the case in perennial systems (Tscharntke *et al.*, 2016). Other explanations for this negative effect of semi-natural habitats on egg predation could be that intraguild predation or alternative prey may be more important in more complex landscapes, leading to lower levels of biological control (Martin *et al.*, 2013). Globally, our results refute our initial hypothesis that semi-natural habitats were more important for providing natural enemies involved in biological control than organic fields.

4.3 | Effects of specific farming practices on biological control

Our study indicates the importance of considering local farming practices, such as pesticide use and crop productivity, beyond the type of farming systems (the classic organic and conventional dichotomy) when examining biological pest control in agroecosystems

(Mehrabi *et al.*, 2017). Our analyses particularly revealed that increasing pesticide use decreased the biological control of moth eggs and increasing crop productivity decreased the biological control of moth eggs while increased weed seed predation. This confirmed that several biological control functions can have opposite responses to management intensity (Rusch *et al.*, 2017b). Direct negative effects of pesticides on natural enemies may limit the biological control potential of grape moths, which explains the negative relationships between crop productivity or pesticide use and biological control services (Geiger *et al.*, 2010; Bommarco *et al.*, 2011). Moreover, we cannot rule out that the negative relationship between crop productivity and egg predation may result from a dilution effect, because more grapes per unit area results in more area for oophagous consumers in a given field.

The positive effect of crop productivity on weed seed predation is in line with several recent studies on seed biological control by carabids in agricultural landscapes. Jonason *et al.* (2013) found that landscape intensification, measured through landscape simplification, enhances weed seed predation by carabids, suggesting that the granivorous species responsible for this may be well adapted to intensive crop habitats. Moreover, the more productive vineyards could have lower weed cover that could favor bird predation (Barbaro *et al.*, 2017). These results suggest that the granivorous species involved in the predation of weed seeds in vineyards are well adapted to open habitats and relatively intensive agricultural landscapes.

4.4 | Little support for interactions between local management and landscape composition

Our results showed no support for interactions between local management and landscape composition on the mean level of biological control as previously hypothesized in the literature (Tscharntke *et al.*, 2005). However, we found that the proportion of semi-natural habitats in the 250-m scale strongly increased the temporal variability in larval predation in conventional fields, while the temporal variability of larval predation was much less affected by the proportion of semi-natural habitats in organic fields. This result confirmed our initial hypothesis on the positive effect of organic farming on the temporal stability in biological pest control and corroborates results from other studies (Macfadyen *et al.*, 2011; Gagic *et al.*, 2012). The potential perturbations resulting from crop management are expected to be buffered by the higher abundance and diversity of natural enemies found in organic systems (Macfadyen *et al.*, 2011). Our results did not validate the hypothesis stating that conventional fields benefited more from landscape complexity or organic farming in the landscape than organic fields. In addition, we found that landscape complexity increased the variability of larval predation. These results therefore suggest that the core group of species providing biological control services in these landscapes are mainly agrobiont species and do not heavily rely on semi-natural habitats (Tscharntke *et al.*, 2016).

5 | Conclusions

Our results show that biological pest control services in agroecosystems are influenced by farming practices and semi-natural habitats at local and landscape scale, and that the relative importance of each variable changes across spatio-temporal scales and with prey type. Overall, our results suggest that less intensive management related to organic farming practices could foster different components of biological control as we found that organic farming, either at the field or at the landscape scale, enhances the mean level of biological control of some pest types as well as the temporal stability of biological control.
Contrary to what is found in the literature, our analyses revealed weak or negative effects of semi-natural habitats in the landscape on biological control, suggesting that the core group of species delivering biological control services tend to be agrobiont species. Although we need to consolidate our results on a larger set of functions involved in pest control (e.g. other insect pest or diseases), our study demonstrates the need to consider potential trade-off between pest control strategies based on ecological functions supported by biodiversity and pest control based on biodiversity-disruptive practices (i.e., pesticide use) when designing functional landscapes optimizing biological control services.

Acknowlegments

This research was funded by the Region Aquitaine (REGUL project) and the Agence Française pour la Biodiversité (ex-ONEMA), joint call "Biodiversité-Ecophyto" between Ecophyto & the French National Foundation for Research on Biodiversity (SOLUTION project). We are grateful to Emilie Vergnes, Laura Arias, Lisa Le Postec, Lionel Druelle, Pascale Roux, Olivier Bonnard, Sylvie Richard-Cervera, Delphine Binet, Benjamin Joubard and Lionel Delbac for their technical help. We thank the 38 grapevine growers for allowing us access to their vineyards. We also thank Sylvain Dolédec, Mickaël Hedde, Thomas Nesme, Sylvain Pincebourde, Juliette Poidatz and Corinne Vacher for constructive debate. We thank Lesley Benyon, PhD, from Edanz Group for editing a draft of this manuscript.

6 | Supporting information

Table S1 | Summary of the predictors contained in the models with different level of complexity explaining average level of predation. The model structure is the same for all the three types of sentinel prey.

Model	Predictors included in the models
M0	Field age
	Vine trunk density
	Total TFI
	tillage intensity
	Yield
	Sampling date
M1	Retained local covariates
	Local farming systems
	Sampling date
	Local farming systems : Sampling date
M2 at each scale	Retained local covariates
	Local farming systems
	Proportion of semi-natural habitats
	Proportion of organic farming
	Sampling date
	Local farming systems : Proportion of semi-natural habitats
	Local farming systems : Proportion of organic farming
	Proportion of semi-natural habitats : Proportion of organic farming
	Local farming systems : Sampling date
	Proportion of semi-natural habitats : Sampling date
	Proportion of organic famring : Sampling date

Table S2 | Selection table for models explaining larval predation in vineyards. The table reports the explanatory variables selected, estimates, confidence intervals (2.5%–97.5%) and the relative importance of the best model (M1, which had the highest sum of Akaike weights normalized across all spatial scales, see Table S1). The sum of the Akaike weight normalized across each spatial scale (Sum Wi) provides the probability of a given level of complexity to appear among the top models. R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at this scale.

Models	Explanatory variables selected	Estimates	Confidence intervals	Relative variable importance
M1 (R^2m <0.01; R^2c <0.01; sum Wi =0.27)	Intercept	8.93	(8.12 , 9.73)	
	Total TFI	-0.4	(-1.43 , 0.19)	0.64
	Mid-season	0.13	(-0.37 , 1.6)	0.22
	Late-season	0.18	(-0.18 , 1.82)	
	Tillage intensity	-0.03	(-1.17 , 0.53)	0.1
	Vine stock density	-0.03	(-0.99 , 0.66)	0.15
	Crop productivity	<0.01	(-0.71 , 0.93)	0.08
	Field age	<0.01	(-0.71 , 0.90)	0.07

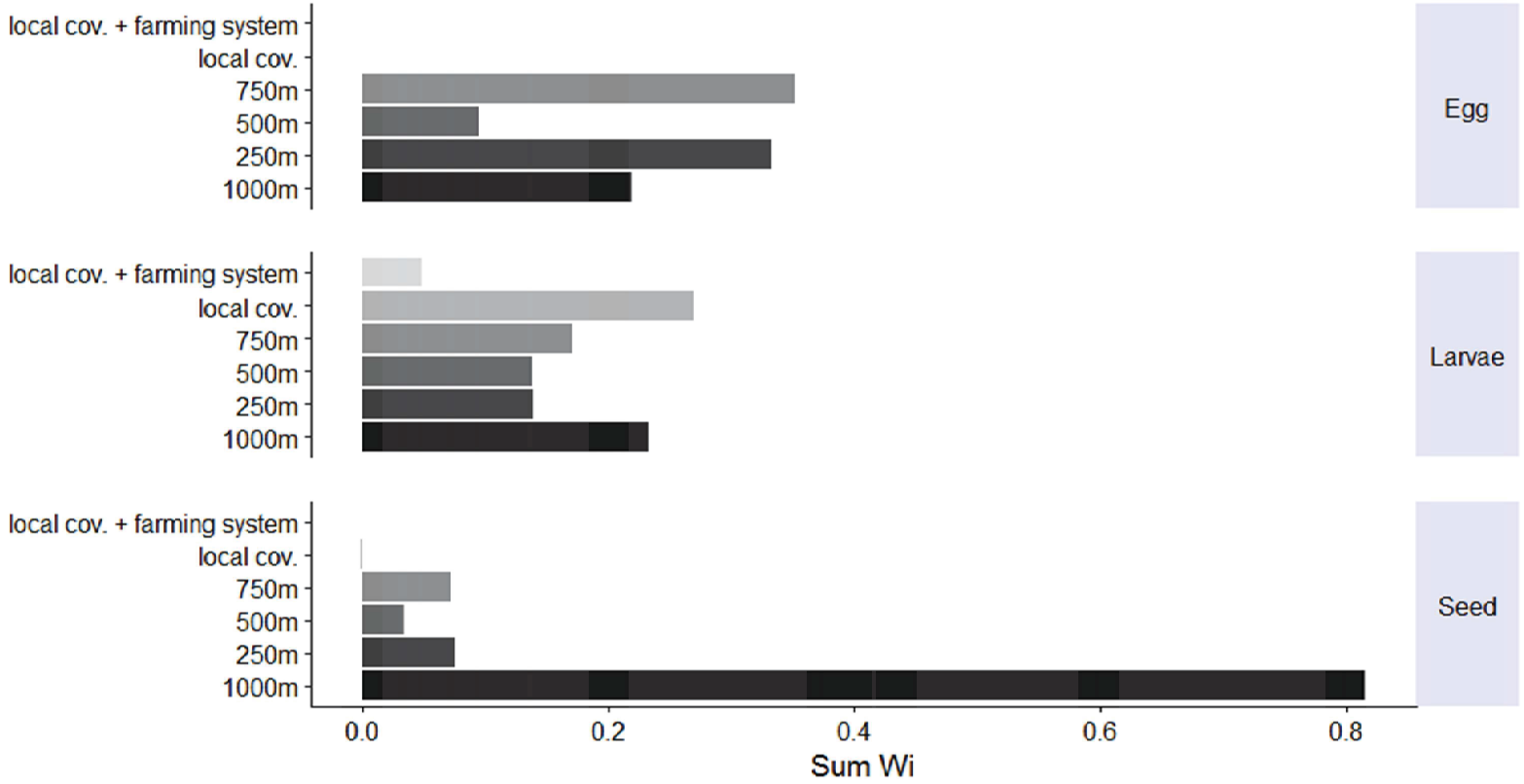


Figure S1 | Relative importance of each model with increasing complexity (M0, M1 and M2 at the four spatial scales) for explaining average biological control services. For each sentinel prey, we recalculated the Akaike weights among all of the models from the six different sets (obtained using multimodel inference). We, therefore, estimated the relative importance of each level of complexity for a given response variable. The sum of the Akaike weights ("Sum Wi") of the models obtained at a given level of complexity provided the model's probability of being the top model across all of the scales.

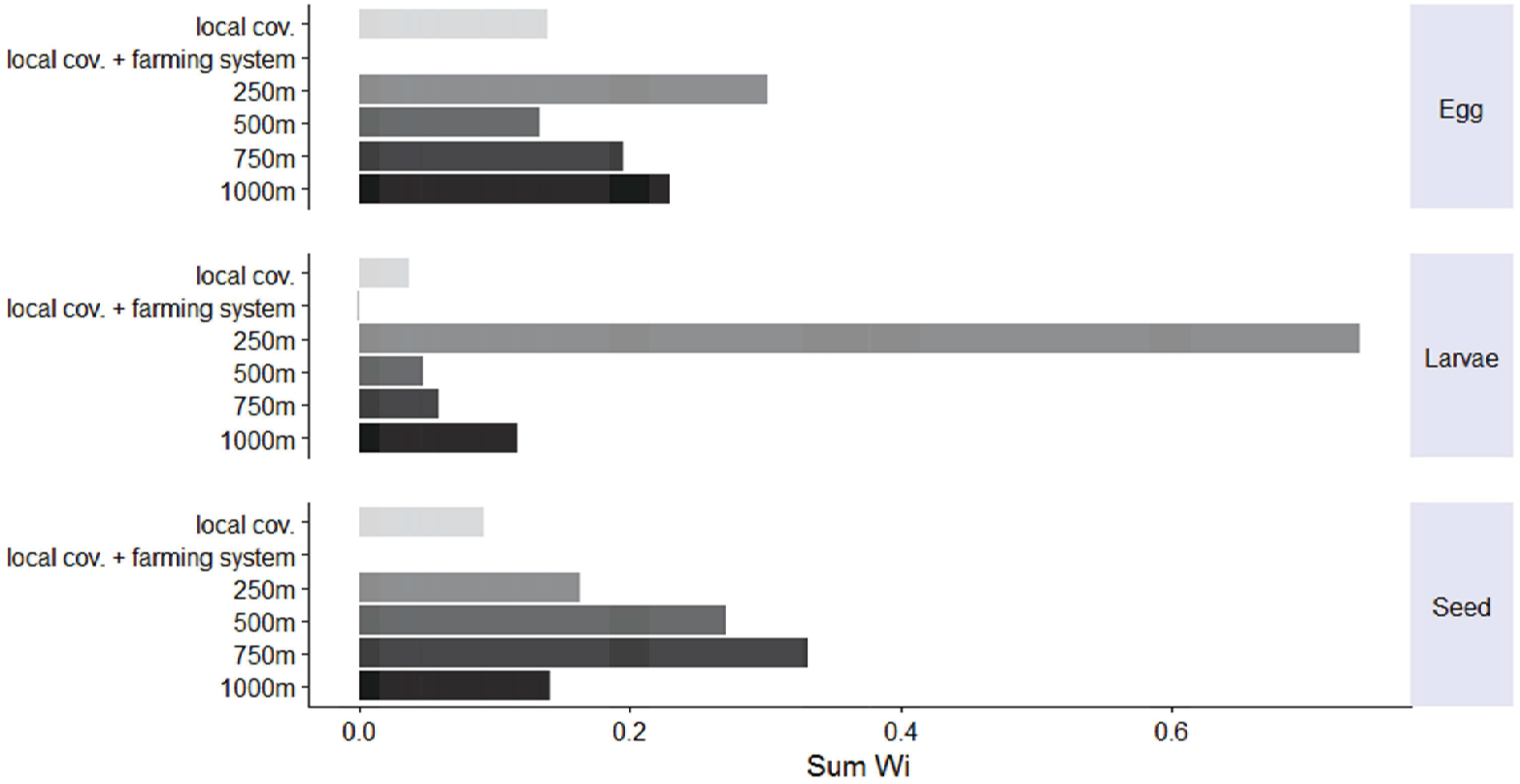
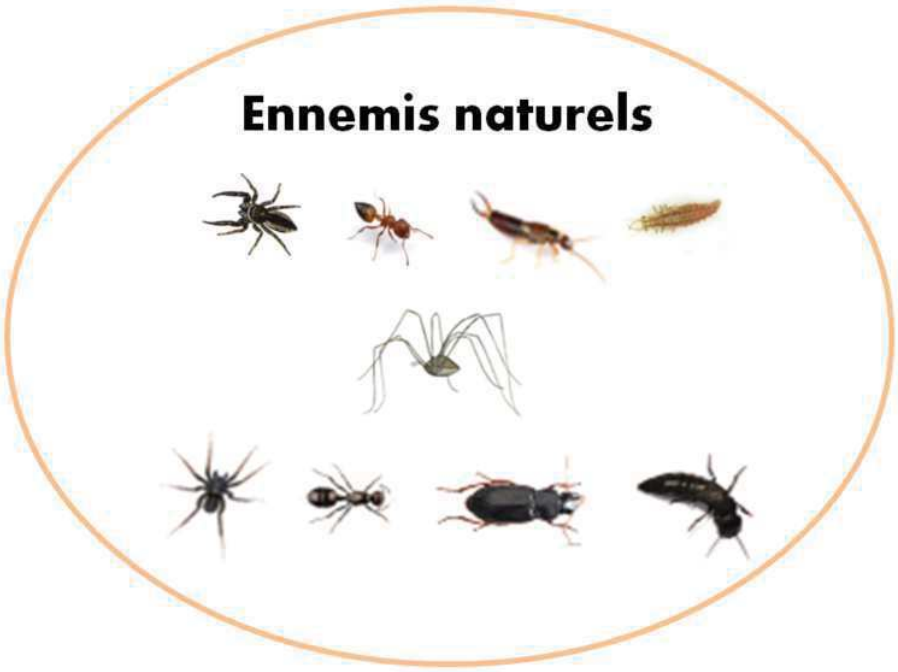


FIGURE S2 | Relative importance of each model with increasing complexity (M0, M1 and M2 at the four spatial scales) for explaining temporal variability of biological control services. For each sentinel prey, we recalculated the Akaike weights among all of the models from the six different sets (obtained using multimodel inference). We, therefore, estimated the relative importance of each level of complexity for a given response variable. The sum of the Akaike weights ("Sum Wi") of the models obtained at a given level of complexity provided the model's probability of being the top model across all of the scales.

CHAPITRE 4

L'agriculture biologique à échelles locale et paysagère impacte plus fortement la structure des communautés d'ennemis naturels que la proportion d'habitats semi-naturels dans les paysages viticoles



Farming systems at local and landscape scales are stronger drivers of farmland biodiversity than landscape complexity

Lucile Muneret[1] | Denis Thiéry[1] | Arthur Auriol[1] | Olivier Bonnard[1] | Sylvie Richard-Cervera[1] | Adrien Rusch[1]

[1] INRA, UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, ISVV, Université de Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, F-33883 Villenave d'Ornon Cedex, France

In preparation for Proceedings of the Royal Society B

Abstract

Identifying landscape context and farming systems that foster natural enemy communities are important to enhance natural pest control in agrosystems. Here, using a multi-scale hierarchical design in southwestern France, we examined the effects of organic farming and semi-natural habitats at the local and landscape scales on natural enemy abundance and diversity, in 42 vineyards. We demonstrate that the proportion of organic farming in the landscape is a stronger driver for natural enemy abundance and richness than the proportion of semi-natural habitats. In addition, the response of natural enemy communities were highly idiosyncratic and highlight spillover between organic and conventional vineyards. Finally, we show that field age had a positive effect on natural enemy richness of the soil surface while the crop productivity was associated to lower level of natural enemy richness of the soil surface. This study demonstrate the need to take into account the landscape composition in term of agricultural practices to build functional agricultural landscapes.

K E Y W O R D S

Biodiversity, natural enemy community, semi-natural habitats, organic farming, landscape, vineyards, field age, pesticide.

1 | Introduction

Biodiversity and agricultural production play a vital role in human well being (Diaz *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2012; Bennet *et al.*, 2017). However, because industrial agriculture is the norm worldwide, a huge trade-off exists between these two components that are inextricably linked (Green *et al.*, 2005; Chappell et LaValle, 2011; Gabriel *et al.*, 2013). The relationship between agricultural production and biodiversity levels have been thought in regard to the land sharing - land sparing debate that aims at identifying the best strategies for conciliating crop production and biodiversity conservation goals (Phalan *et al.*, 2011). Land sharing suggests that the implementation of wildlife-friendly practices could mitigate the detrimental effect of agriculture on biodiversity but requiring more croplands. On the opposite, land sparing should require less croplands because lands allocated to crop production and lands used for conservation would be spatially segregated. To date, no consensus exists on the best landscape planning strategy to optimize synergies between crop production and biodiversity conservation because it is highly taxon-dependent (Phalan *et al.*, 2011; Kleijn *et al.*, 2006; Martin *et al.*, 2016) and depends on the spatial scale considered (see Ekroos *et al.*, 2016). In addition to conservation goals, biodiversity is generally associated with greater levels of ecosystem functions provisionning (Cardinale *et al.*, 2012; Hautier *et al.*, 2018). Hence, promoting natural enemy richness or abundance should increase biological pest control that could help to reduce pesticide use (Letourneau *et al.*, 2009; Bommarco *et al.*, 2013).

In line with that idea, ecological intensification suggests that we could conciliate crop productivity and farmland biodiversity by optimizing biodiversity-based processes and functions like pest control to partly replace external inputs (Doré *et al.*, 2011; Bommarco *et al.*, 2013). Although no ideal model of ecological intensification does exist, organic farming can be seen as a good prototype (Tittonnel *et al.*, 2014; IFOAM). Evidence now shows that organic farming is characterized by fewer pesticide applications, higher levels of ecosystem services provision and supports higher levels of biodiversity than conventional farming (Muneret *et al.*, 2017; Kennedy *et al.*, 2013; Tuck *et al.*, 2014) but it is, on average, 19-25% less productive than conventional fields (Seufert *et al.*, 2012; Ponisio *et al.*, 2015). Nonetheless, the performance of organic farming in terms of biodiversity levels is found to be highly context dependent and a relatively low number of studies have addressed the effect of organic farming on some ecosystem services such as pest control (Gabriel *et al.*, 2010; Tuck *et al.*, 2014; Seufert *et al.*, 2017). There is therefore an urgent need to examine the performance of organic farming in terms of level of biodiversity and ecosystem services in different landscape contexts. To date, the effect of landscape context around organic fields have mainly been examined through the impact of the proportion of semi-natural habitats but much less examined according to the agricultural management intensity in the landscape (Fahrig *et al.*, 2011; but see Rundlöf *et al.*, 2008a; 2008b). On one hand, semi-natural habitats globally enhance biodiversity and their associated ecosystem services within fields (Bianchi *et al.*, 2006; Garibaldi *et al.*, 2011; Rusch *et al.*, 2016a) by supplying service-providing organisms through mass effect (Mouquet *et al.*, 2003a; Leibold *et al.*, 2004). On the other hand, high proportion of organic farming in a landscape could also promote biodiversity overall because organic fields could be more favorable (Kleijn *et al.*, 2011). However, studies

on the effect of organic farming have mostly been conducted at the field scale and the few studies conducted at a landscape scale highlighted that the response of taxon is highly idiosyncratic (Gabriel *et al.*, 2010). Moreover, the effects of semi-natural habitats and organic farming in the landscape could interact because they could potentially support different set of species having either antagonistic, synergic or even no interactions (Letourneau *et al.*, 2009; Martin *et al.*, 2013). Hence, examining the effect of organic farming applied at much larger scales is urgently needed because organic agriculture is now expanding rapidly and receives important subsidies, notably in Europe, while very limited knowledge about the performance of such cropping systems in the context of large spatial expansion (Kleijn *et al.*, 2011).

Independently of farming systems and landscape context, some specific practices as well as the crop type also influence the natural enemies' response to agricultural management (Kleijn, 2009; Tamburini *et al.*, 2016; Batáry *et al.*, 2011). For example, conservation tillage increases abundance of aphid predator communities in barley (Tamburini *et al.*, 2016) and long-term grassland settlement increased arthropod richness (Siemann *et al.*, 1999). Indeed, identifying biodiversity-friendly practices is essential for leading growers management (Mehrabi *et al.*, 2017). Moreover, on average, perennial crops are far less studied than annual ones while their own farmland biodiversity could be differentially affected by agricultural operations (Bruggisser *et al.*, 2010). Such crops provide more refugees and resources over time than annual crops (Rusch *et al.*, 2016b; 2017). Specifically, vineyards are an issue because of their high level of pesticide use (Butault *et al.*, 2010). Besides, as crop productivity is not necessarily the first production goal as it also can be crop quality, the trade-off between crop productivity and biodiversity levels might not exist. This could help to implement agricultural landscape planning that conciliate adequate incomes for growers and biodiversity conservation.

Based on a hierarchical sampling design composed by 42 commercial vineyards, we investigated the effects of local management intensity, organic farming at local and landscape scale as well as semi-natural habitats on natural enemy biodiversity in vineyards. Contrary to what is usually found in the litterature, we sampled the whole community of arthropod natural enemies (*i.e.*, spiders, harvestmen, ground beetles, rove beetles, lacewings, ants and earwigs) as we expected contrasted responses of each group to local management and landscape context. However, we globally expected a negative effect of local management intensity (pesticide use, tillage intensity, crop productivity) and independently, a positive effect of local organic farming systems (relative to conventional) on natural enemy abundance and diversity. However, we expected that the effects of local farming systems would be modulated by the landscape context. Indeed, we expected a positive effect of the proportion of organic farming in the landscape on the abundance of natural enemy communities but with a larger effect (i.e., higher slope) on conventional fields than in organic fields. Similarly, we expected a positive effect of the proportion of semi-natural habitats on the diversity and abundance of natural enemies with a larger effect (i.e., higher slope) in conventional fields than in organic fields. Indeed, we assumed that semi-natural habitats might be of higher quality (i.e. providing more resources or refugees) than croplands so they could support higher natural enemy abundance and diversity which then spillover in crop habitats (Rand *et al.*, 2006). Finally, we expected a cumulative effect of organic farming and semi-natural habitats in the landscape on natural

enemy abundance and diversity and therefore expected higher abundance and diversity of natural enemies in landscapes that combined high proportion of semi-natural habitats and high proportion of organic farming.

2 | Material and Methods

2.1 | Study sites and design

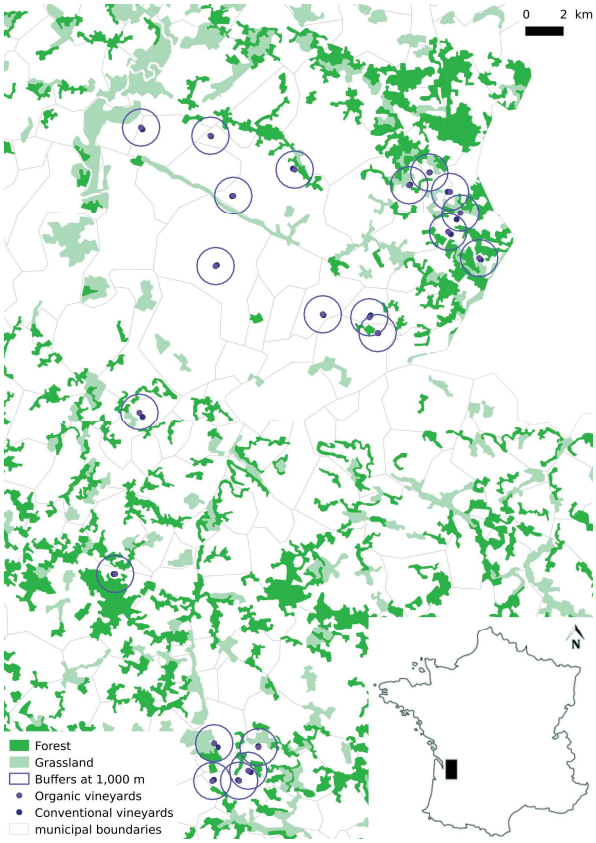


FIGURE 2 | Map of the study area with the 42 focal vineyards. The buffers which have been calculated at a 1,000 m scale were represented. For clarity, we only represented the buffers around organic vineyards.

Our hierarchical study design was located within a vineyard-dominated region, in South-Western France (near Bordeaux, 44°81'N, −0°14'W, Figure 1). The design consisted of 21 pairs of vineyards, each pair containing one field managed under organic guidelines and one field that is not, called "conventional". Pairs of vineyards have been selected along two orthogonal landscape gradients: proportion of semi-natural habitats and proportion of organic farming. The landscape gradients were established based on landscape composition calculated at a 1 km radius around each focal vineyard. At this scale, the proportion of semi-natural habitats ranged from 1 to 75%, and the proportion of organic farming ranged from 2 to 25% of the total land area. This study design allowed for the unraveling of farming system effects at the local scale as well as the relative effects of the proportions of semi-natural habitats and organic farming at the landscape scale on biodiversity. All organic vineyards were converted to organic farming for at least five years. We selected vineyards to minimize the distance between paired fields so that the average distance between them equaled 125-m. Landscape variables were also calculated at three other spatial scales: 250-, 500- and 750-m radii around each vineyard using ArcGIS 10.1 (ESRI). Orthogonality among landscape gradients was maintained at all scales.

2.2 | Arthropod sampling

In each vineyard, we sampled natural enemy communities on the soil surface and in the foliage. Above-ground community was sampled by placing five pitfall traps per plot (diameter 11 cm; depth 11.5 cm) under three vine rows that were distant from three vine rows (inter-row distances varied between 1.5 and 3 m and inter-stocks varied between 0.85 and 1.2

m). Three pitfall traps were placed at 10-m and two others at 20-m away from the edge. They were opened during seven days at five sampling dates between late may and early october in 2015. For each plot, the five traps were pooled at each sampling period prior to analyses. In addition, foliage communities was sampled four times between early june and early september. They were sampled by beating 30 vine stocks along two or four vine rows and then collecting all arthropods using a beating net. Harvestmen, spiders, ants, rove beetles and ground beetles were identified at the species level while lacewings and earwigs were identified at the family level. Ant community collected in pitfall traps were only counted and identified at the first sampling date (i.e. in early june).

2.3 | Description of the vineyard management

We collected information about crop management during the growing season by interviewing the 38 vine growers involved. For each plot, we collected data about pesticide use (i.e., fungicide, insecticide and herbicide), soil tillage, and field age. The intensity of pesticide application was calculated using the Treatment Frequency Index ("TFI") which is the sum of all the ratios between the applied and the recommended dose for each pesticide application (OECD, 2001) as described in Muneret *et al.* (2017). Tillage intensity was evaluated by calculating the "tillage intensity index" which summarizes the number of tilling operations per year weighted by the area involved each time (for details, see Muneret *et al.*, *in press*). In addition, we measured vine trunk density and crop productivity in each field. The latter was estimated by counting the number of grapes on 20 randomly chosen vine stocks and by weighing 25 randomly chosen grapes on different vine stocks a few days before harvest. We multiplied the average number of grapes per vine by the average grape weights and the vine stock density per vineyard to calculate the crop productivity (tons/ha). Note that a recent study demonstrated that crop productivity within this study design did not significantly differ between local farming systems (*i.e.*, organic and conventional) and that we were not able to estimate crop productivity for two vineyards out of 42 (see Muneret *et al.*, 2017).

2.4 | Data analyses

Considering that the above-ground community and the foliage community were different, we analysed the response of each community to environmental conditions separately. For each community, we calculated total abundance over the year, species and genera richness, as well as evenness calculated using the Pielou index. At each sampling date, approximately 10% of the vineyards were not sampled because of pitfall trap destruction (N=4 for the first until the fourth sampling date and N=5 for the fifth date). Species and genera richness were rarefied to take into account differences in terms of detectability within fields (e.g. Gotelli and Colwell, 2001). Moreover, for the foliage community, we analysed the abundance of ants, spiders, earwigs and lacewings and the richness of ants and spiders. For the above-ground community, we examined the abundance and the richness of ants, spiders, ground beetles and rove beetles. Finally, we analysed the global abundance of harvestmen (using those collected in the foliage and those collected on the ground). All these 27 descriptors of natural enemy communities were then used as response variables in our models.

Linear mixed models were used to investigate the effects of local management intensity, farming systems and landscape composition on biodiversity levels. Response variables used in our models were descriptors related to the abundance, the richness and the evenness of the natural enemy communities. Because of an unbalanced sampling at each sampling date, we corrected the abundance of communities for each vineyard having an uncompleted sampling. Separately for the foliage and the above-ground communities, we calculated the relative contribution of each sampling date to the total abundance and we divided the number of individuals collected by the sum of the relative contribution of the sampling dates that were sampled. This gave the expected abundance of a given community for a given vineyard taking account for which sampling dates were sampled and the average level of abundance of the given vineyard.

We fitted six models of increasing complexity ('M0', 'M1' and 'M2' at the four landscape scales) and we used a multimodel inference approach to test our hypotheses ($N_{observations}$=40). We applied this modelling procedure to identify the most important spatial scale of response of natural enemies. M0, the first model, had local covariates as predictors: 'field age', 'vine stock density' which are considered as potential confounding covariates and 'total TFI', 'tillage intensity' and 'crop productivity' which were considered as descriptors of the local management intensity. At this first step, all the possible models were ranked using the Akaike Information Criteria corrected for small sample size (AICc) and models with a ΔAICc < 2 were retained among the set of top models. Such set of top models was then used to estimate the mean effects and confidence intervals of each explanatory variable using model averaging (Grueber *et al.*, 2011). Covariates which were significant at this M0 step (*i.e.*, with a confidence interval significantly different from zero) were conserved and included in models 'M1'. M1 included 'selected local covariates', 'local farming systems' as predictors. This step allows for evaluating the effect of local farming systems on biodiversity after taking into account potential confounding effects of specific local covariates. We then fitted four different M2 models, one for each spatial scale (*i.e.*, 250-m, 500-m, 750-m, 1,000-m) to test our hypotheses related to the effect of the landscape composition and its interaction with local farming systems on biodiversity. In M2, we thus integrated 'selected covariates', 'local farming systems', 'the proportion of semi-natural habitats', 'the proportion of organic farming' and three interactions: (i) local farming systems with the proportion of semi-natural habitats, (ii) local farming systems with the proportion of organic farming and (iii) proportion of organic farming with proportion of semi-natural habitats. All the models at all scales included 'field pairs' as random effect to account for the study design.

We always applied the same averaging approach for the six models and we calculated the marginal R^2 values and conditional R^2 values of the model having the lowest AICc at each step to evaluate the amount of variability explained by each of the six models (Nakagawa and Schielzeth, 2013). Before modeling, we standardized all explanatory variables, with mean equal to 0 and standard deviation equal to 0.5 (Schielzeth, 2010).

To identify which level of model complexity, and indirectly which spatial scale, was the most important for explaining natural enemy descriptors, we recalculated the Akaike weights ('Sum Wi') among all of the models from the six different sets (*i.e.*, M0, M1 and M2 at four spatial scales) obtained for each response variable. We therefore estimated the relative

importance of each level of complexity for a given response variable. The sum of the Akaike weights of the models obtained at a given level of complexity provided the model's probability of being top model across all scales.

Diagnostic residual plots of all full models were confirmed using the DHARMa package (Hartig, 2017). Using variograms, we detected no spatial autocorrelation in the residuals. Collinearity among explanatory variables was assessed using the Variance Inflation Factor and the highest value was equal to 2.29 for the total TFI.

All analyses were performed using the R software (R Core Team, 2016) and the packages 'lme4' (Bates *et al.*, 2014) and 'MuMIn' (Bartón, 2016).

3 | Results

We identified 41,663 arthropods belonging to 318 taxa. We collected 15,316 spider adults and juveniles (162 taxa), 5,074 ground beetle adults (60 taxa), 1,574 rove beetle adults (47 taxa), 16,911 ant adults (41 taxa), 1,864 harvestman adults and juveniles (6 taxa), 650 earwig adults (one family) and 274 lacewing larvae (one family). 19,549 individuals were collected in the foliage and 22,114 individuals were collected on the soil surface. Across all the 27 variables describing the natural enemy communities, models fitted using selected local covariates, local farming systems, landscape variables and interactions always had the highest relative importance of explaining the response of the natural enemy community except for ant species richness of the soil surface and spider species richness of the soil surface. Globally, our analyses revealed that local and landscape predictors differently affected several aspects of soil surface and foliage communities. Foliage community tended to respond more to landscape composition and interactions between local farming systems and landscape composition (Table 1). In contrast, above-ground community tended to respond to local management as well as landscape composition. Specifically, above-ground community abundance tended to be independent of the local management intensity while its richness was mainly driven by local management (Table 2).

Table 1 | Responses of the natural enemy abundance, richness and evenness to environmental conditions in vineyards for the community sampled in the vegetation. For each response varaible, we recalculated the Akaike weights among all of the models from the six different sets (obtained using multimodel inference). We, therefore, estimated the relative importance of each level of complexity for a given response variable that gave us the "best scale" of reponse. The sum of the Akaike weights ("Sum Wi") of the models obtained at the best scale provided the model's probability of being the top model across all of the scales. R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at the best scale. Values in brackets corresponded to the coefficients of model outputs (confident interval 2.5, 97.5%) of the best scale. Values in bold are significant (confident interval did not include zero).

	Response variables			Indicators of the response				Coefficients of the predictors										
	Descriptor	Taxonomic level	Community type	Best scale	Sum Wi	R^2m	R^2c	Field age	Vine trunck density	TFI	Tillage intensity	Crop productivity	Local farm. Syst	Proportion of organic farm.	Proportion of semi-natural habitats	cult : pAB	cult:pHSN	PAB:pHSN
FOLIAGE	Abundance		All	250	0.8	0.19	0.19						(-470.72, 121.34)	(-363.64, 231.07)	(-317.09, 462.51)	(-375.10, 103.18)	(-1064.03, 394.71)	(-1239.40, 89.81)
			Spider	1000	0.5	0.41	0.75			**(-76.47, -4.98)**	**(-90.32, -21.21)**		(-69.19, 17.22)	(-143.20, 21.34)	(-77.52, 105.55)	(-41.27, 114.81)	(-40.17, 37.56)	(-231.91, 115.97)
			Ant	250	0.81	0.2	0.2						(-459.38, 157.94)	(-445.78, 174.31)	(-383.91, 428.95)	(-370.86, 127.83)	(-1034.93, 486.05)	**(-1394.78, -8.85)**
			Earwig	1000	0.36	0.01	0.89						(-1.54, 24.79)	(-94.52, 55.99)	(-76.87, 87.81)	(-27.82, 50.91)	(-23.67, 14.82)	(-147.33, 174.31)
			Lacewing	1000	0.42	0.14	0.34						(-0.67, 7.07)	(-14.21, 4.07)	(-6.98, 11.07)	**(0.35, 22.86)**	(-8.28, 3.19)	(-18.00, 15.67)
	Richness	Taxonomic	All	250	0.67	0.19	0.19						(-6.50, 9.33)	(-6.88, 8.99)	(-8.01, 12.79)	(-3.92, 8.92)	(-13.37, 25.10)	(-7.69, 27.82)
		Species	Spider	750	0.28	0.24	0.39						(-0.35, 1.22)	(-2.67, 1.23)	(-0.11, 2.98)	**(0.00, 5.15)**	(-2.89, 0.05)	(-1.01, 4.80)
		Genera	Spider	1000	0.7	0.29	0.57						(-0.63, 1.38)	(-0.02, 5.25)	**(0.06, 4.61)**	**(-6.03, -0.08)**	**(-4.79, -1.82)**	(-4.60, 5.91)
		Species	Ant	250	0.32	0.13	0.13							(-1.70, 0.26)	(-0.99, 2.41)			(-3.51, 3.46)
		Genera	Ant	1000	0.32	0.17	0.2						(-1.40, 0.55)	(-3.04, 0.97)	(-0.77, 2.87)	(-4.92, 0.51)		**(0.02, 6.98)**
	Evenness	Taxonomic	All	250	0.22	0.13	0.13							-				
BOTH	Abundance*		Harvestman	1000	0.71	0.29	0.72		**(0.77, 30.45)**				(-22.77, 3.81)	**(-61.68, -17.37)**	(-32.69, 55.49)	(-26.54, 17.02)	**(-18.45, -9.37)**	(37.17, 83.35)

Table 2 | Responses of the natural enemy abundance, richness and evenness to environmental conditions in vineyards for the community sampled at the soil surface. For each response varaible, we recalculated the Akaike weights among all of the models from the six different sets (obtained using multimodel inference). We, therefore, estimated the relative importance of each level of complexity for a given response variable that gave us the "best scale" of reponse. The sum of the Akaike weights ("Sum Wi") of the models obtained at the best scale provided the model's probability of being the top model across all of the scales. R^2 marginal and R^2 conditional are reported. R2 values were calculated using the best models at the best scale. Values in brackets corresponded to the coefficients of model outputs (confident interval 2.5, 97.5%) of the best scale. Values in bold are significant (confident interval did not include zero).

	Response variables			Indicators of the response				Coefficients of the predictors										
	Descriptor	Taxonomic level	Community type	Best scale	Sum Wi	R^2m	R^2c	Field age	Vine trunck density	TFI	Tillage intensity	Crop productivity	Local farm. Syst	Proportion of organic farm.	Proportion of semi-natural habitats	cult : pAB	cult:pHSN	PAB:pHSN
SOIL SURFACE	Abundance		All	750	0.34	0.25	0.25						**(-322.69, -54.43)**	(-177.93, 420.87)	(-75.47, 397.56)	(-676.41, 173.81)	(-381.67, 134.61)	**(20.22, 866.81)**
			Spider	500	0.66	0.4	0.47						**(-120.88, -2.93)**	**(61.78, 267.33)**	(-10.25, 180.15)	**(-352.23, -78.37)**	**(-278.96, -12.35)**	**(-461.38, -80.20)**
			Ant	750	0.61	0.23	0.33						(-132.71, 35.36)	(-39.27, 321.20)	(-94.53, 210.84)	**(-616.10, -91.46)**	(-269.26, 55.51)	(-69.48, 494.68)
			Ground beetle	1000	0.58	0.2	0.32						(-85.21, 94.68)	**(-409.35, -32.29)**	(-157.39, 189.62)	**(28.35, 551.62)**	(-28.71, 238.53)	(-53.52, 575.83)
			Rove beetle	750	0.37	0.27	0.34						**(-43.08, -0.55)**	**(-106.67, -11.75)**	(-67.58, 7.40)	(-28.92, 105.85)	(-19.85, 61.98)	(-36.96, 97.25)
	Richness	Taxonomic	All	1000	0.64	0.51	0.76	**(2.31, 7.3)**				**(-5.13, -0.62)**	**(1.12, 5.68)**	(-2.21, 10.73)	(-10.408, 3.84)	(-9.68, 3.75)	(-2.57, 4.20)	(-24.67, 2.32)
		Species	Spider	loc cov.	0.26	0.14	0.14	(-0.15, 0.74)	(-0.01, 0.96)			(-0.97, 0.07)						
		Genera	Spider	1000	0.23	0.06	0.06						(-0.26, 0.92)	(-0.61, 1.52)	(-0.95, 0.11)			
		Species	Ant	loc cov.	0.23	0	0											
		Genera	Ant	1000	0.21	0.04	0.04							(-0.32, 1.28)	(-0.71, 0.12)			
		Species	Ground beetle	1000	0.31	0.32	0.58	**(0.16, 2.05)**				**(-1.90, -0.17)**	(-0.95, 0.91)	(-0.59, 4.23)	(-4.09, 0.80)	**(-5.21, -0.05)**		(-8.31, 1.02)
		Genera	Ground beetle	1000	0.26	0.23	0.49					**(-1.51, -0.21)**	(-0.97, 0.42)	(-0.41, 3.27)	(-3.31, 0.20)	**(-4.44, -0.52)**		(-6.37, 0.29)
		Species	Rove beetle	500	0.19	0.06	0.6	**(0.01, 0.55)**		**(0.00, 0.48)**			**(0.04, 0.44)**					
		Genera	Rove beetle	500	0.19	0.06	0.59	**(0.02, 0.5)**					**(0.04, 0.42)**					
	Evenness	Taxonomic	All	250	0.2	0.21	0.31						**(0.037, 0.15) 0.71**					

3.1 | Effect of local organic system on natural enemy communities

While local organic farming never impacted foliage community, it impacted above-ground community in various ways. For the above-ground community, local organic farming increased the abundance of the whole natural enemy community, as well as the spider and rove beetle abundances independently (Figure 2a). However, local organic farming negatively affected the overall taxonomic richness and evenness of the above-ground community as well as the species and genera richness of rove beetles (Table 2; Figure 2b).

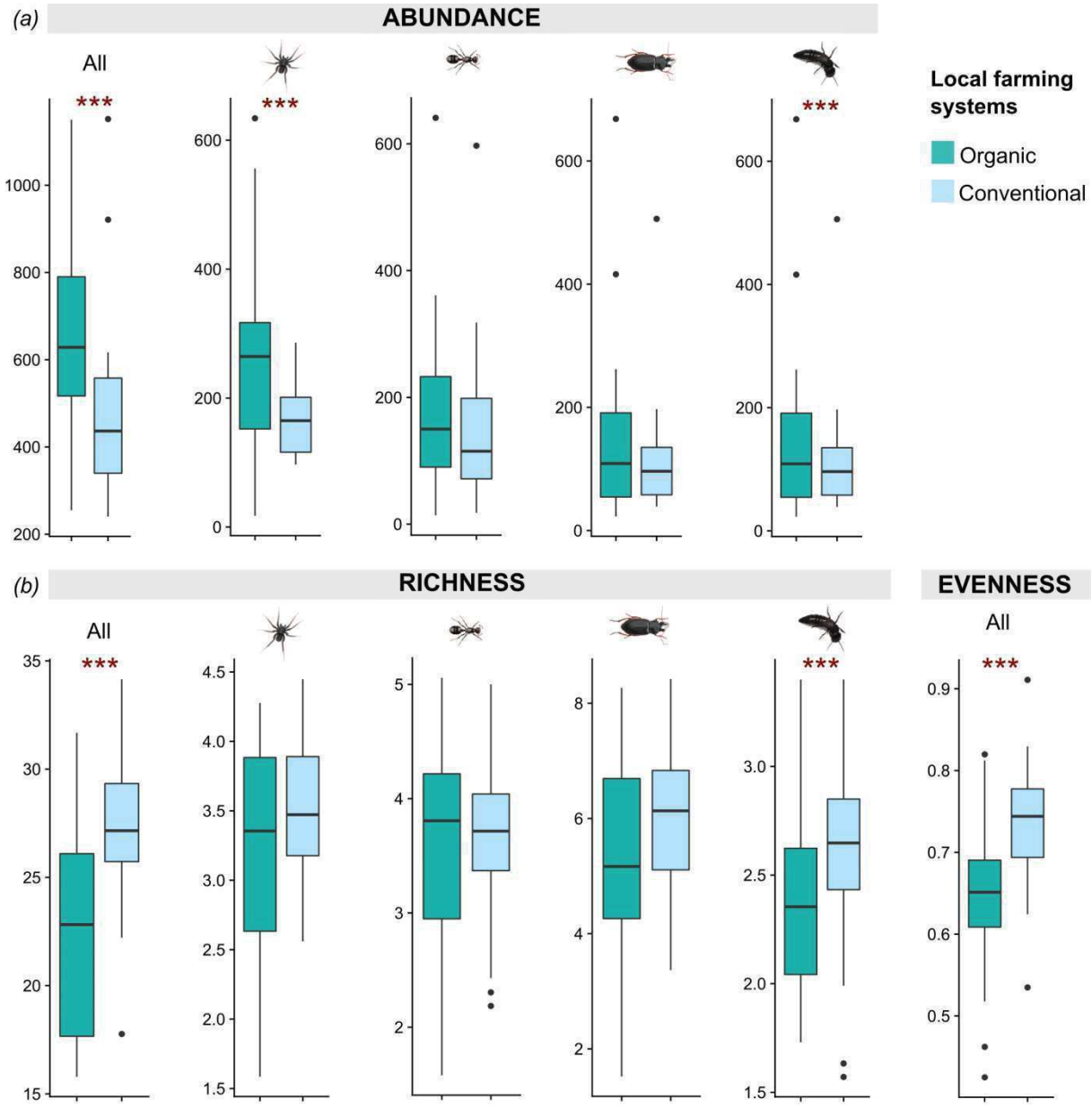


Figure 2 | Effect of local farming systems on natural enemy a) abundance and b) diversity of the soil surface. "All" corresponds all the taxa collected on the soil surface following by spiders, ants, ground beetles and rove beetles.

3.2 | Effect of landscape composition on natural enemy communities

The proportion of organic farming in the landscape had several contrasted effects on natural enemy communities at different scales. However, the proportion of organic farming never affected the richness of any natural enemy community but it affected their abundance and their evenness (Tables 1-2). Indeed, the proportion of organic farming (at a 500m scale as well as at the 750 and 1,000 m scales) had a positive effect on the abundance of the spiders of the soil surface (Figure 3a; Table 2). Simultaneously, the proportion of organic farming decreased the abundance of ground beetles and rove beetles at a 1,000-m and a 750-m scale respectively (Table 2, Figure 3b and 3c). The proportion of organic farming at a 1,000-m scale reduced the global abundance of harvestmen and it reduced the evenness of the overall foliar community when it was considered at a 250-m scale (Tables 1-2, Figure 3d and 4).

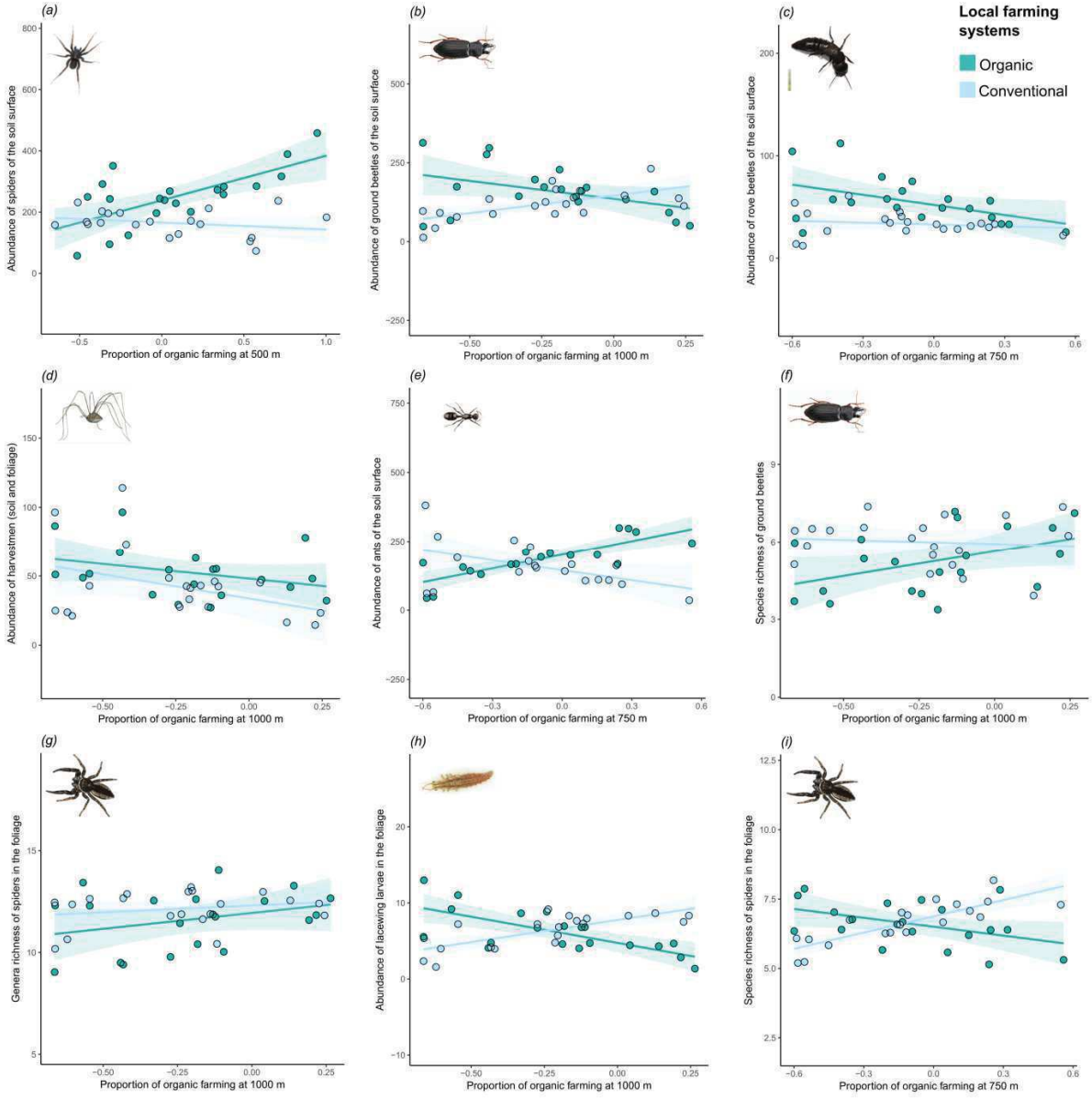


Figure 3 | Effect of the proportion of organic farming in the landscape at different spatial scales and local farming systems on a) abundance of spiders of the soil surface, b) abundance of the ground beetles, c) abundance of rove beetles, d) abundance of harvestmen, e) abundance of ants of the soil surface, f) species richness of ground beetles, g) genera richness of spiders in the foliage, h) abundance of lacewing larvae and i) species richness of spiders in the foliage. Values of proportions of organic farming are standardized.

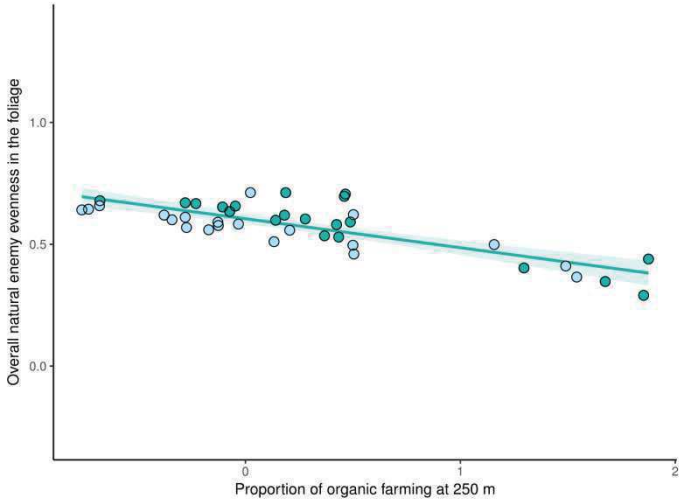


Figure 4 | Effect of the proportion of organic farming at 250m and local farming systems on overall natural enemy evenness of the foliage. Values of proportion of organic farming are standardized.

Contrary to the various effects of the proportion of organic farming in the landscape on natural enemy communities, the proportion of semi-natural habitats had only one positive effect on the genera richness of the spiders of the foliage (at 500-, 750- and 1,000-m scales; Table 1, Figure 5a).

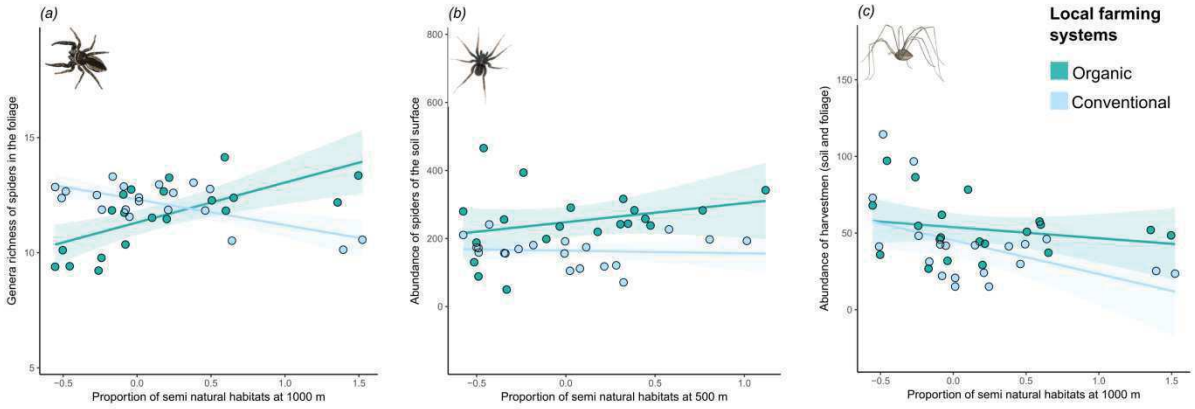


Figure 5 | Effects of the proportion of semi natural habitats at different spatial scales and local farming systems on a) genera richness of spiders in the foliage, b) abundance of spiders of the soil surface and c) total abundance of harvestmen. Values of proportions of semi-natural habitats are standardized.

3.3 | Interactive effect of local organic farming and landscape composition on natural enemy communities

Overall, 11 out of 27 responses variables describing natural enemy communities were affected by interactions between local farming systems and landscape composition. Among them, eight interactions involved local farming systems and the proportion of organic farming in the landscape whereas only three interactions involved local farming systems and the proportion of semi-natural habitats in the landscape.

First, above-ground ants abundance, ground beetle species richness and genera richness of foliar spiders benefited more from organic farming in landscapes having a high

proportion of organic vineyards in the landscape (Figure 3e, 3f, 3g; Tables 1-2). On the opposite, abundances of ground beetles and lacewing as well as the species richness of foliar spiders benefited more from conventional farming in landscapes having a high proportion of organic vineyards in the landscape (Figures 3b, 3h, 3i; Tables 1-2).

Second, natural enemies responses to interaction between local farming systems and proportion of semi-natural habitats had always the same pattern. There was an interactive effect of local farming systems and the proportion of semi-natural habitats on the genera richness of spiders in the foliage. Genera richness of spiders in the foliage benefited more from local organic farming in landscapes having a high proportion of semi-natural habitats (Figure 5a). Spiders of the soil surface and harvestmen were more abundant in organic fields located in landscapes containing a proportion of semi-natural habitats while they were similar abundances in organic and conventional fields located in simple landscapes (Figures 5b, 5c). Similarly,

3.4 | Interactive effect of the proportion of organic farming and the proportion of semi-natural habitats in the landscape on natural enemy communities

Proportions of organic farming and semi-natural habitats in the landscape had interactive effect on four response variables. The increase of proportions of organic farming and semi-natural habitats jointly led to lower abundance of ants of the foliage (Figure 6; Table 1). However, increasing the proportion of organic and the proportion semi-natural habitats had positive impact on the abundance of the global above-ground community, the above-ground spiders and the species richness of the foliar ants (Figure 6; Table 1-2).

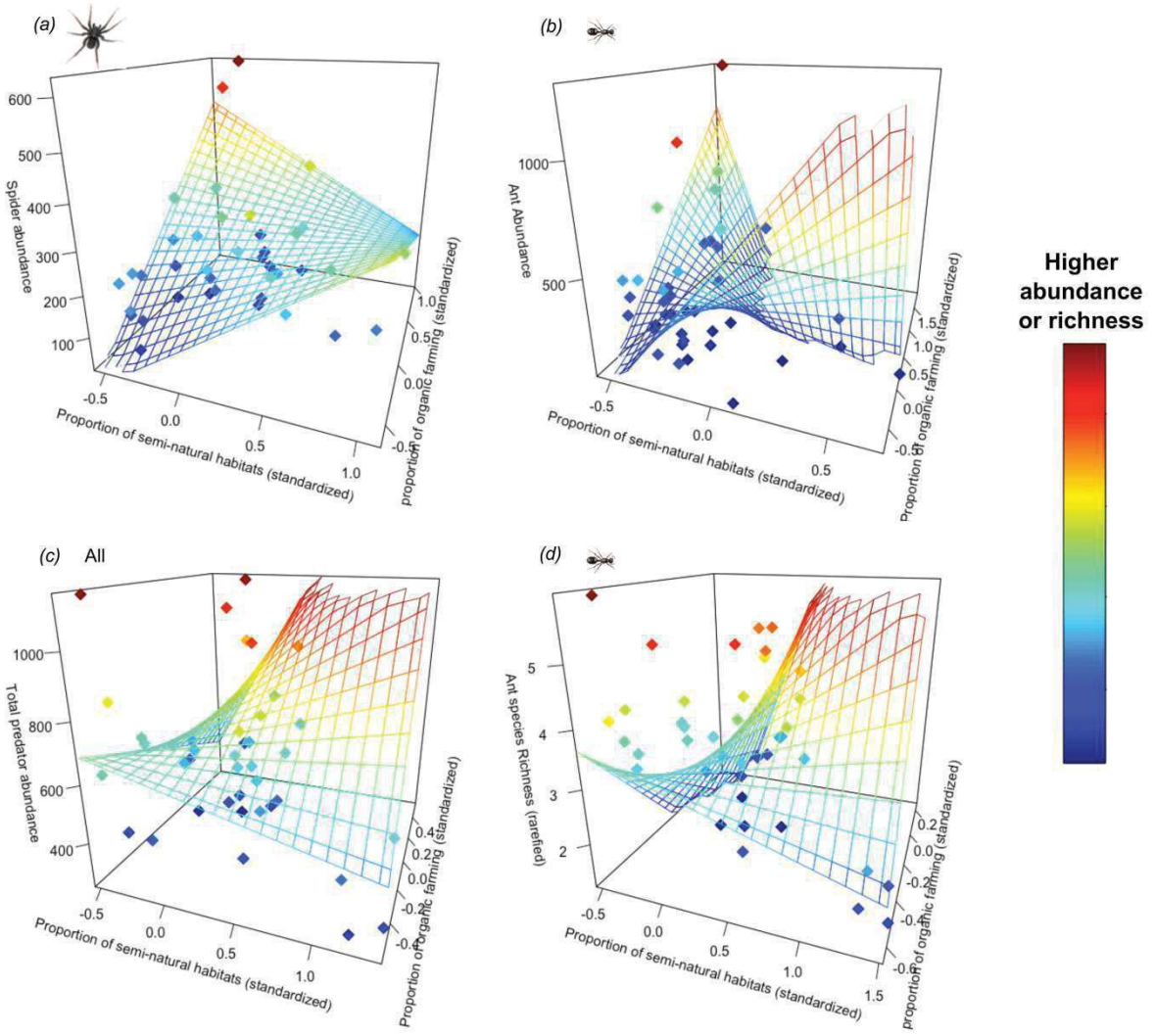


Figure 6 | Interactive effect of proportions of semi natural habitats and organic farming at different spatial scales on a) abundance of spiders of the soil surface (at 500 m), b) abundance of ant in the foliage (250 m), c) overall natural enemy abundance of the soil surface (at 750 m) and 4) species richness of ants of the soil surface (at 1000 m). Values of proportions of semi-natural habitats and organic farming are standardized.

3.5 | Effect of local management intensity on natural enemy communities

Independently of the type of farming systems and the landscape context, specific farming practices affected natural enemy communities. Field age was positively correlated to the taxonomic richness of the above-ground community (Table 2). Specifically, field age also positively impacted species richness of ground beetles and rove beetles as well as genera richness of rove beetles (Table 2). Moreover, pesticide use intensity negatively affected spider abundance of the foliage (Table 1) while it had a positive impact on the species richness of rove beetles of the soil surface (Table 2). Tillage intensity had a negative effect on the spider abundance of the foliage (Table 1). In addition, crop productivity was negatively correlated with the global taxonomic richness of the above-ground community and the species richness (as genera richness) of the ground beetles (Table 2). Vine trunk density increased the overall abundance of harvestmen (Table 1).

4 | Discussion

This is, to our knowledge, the very first study evaluating the relative and interactive effects of organic farming and semi-natural habitats at multiple spatial scales on natural enemy communities. The responses of each taxonomic group was idiosyncratic, some taxa benefiting from extensive practices while the others responded negatively to them. Overall, and contrary to our initial hypotheses, organic farming at both local and landscape scales were stronger drivers of natural enemy community abundance, richness and evenness than the proportion of semi-natural habitats. However, our results showed that the proportion of semi-natural habitats in the landscape modulated the effect of local farming systems in some cases. Surprisingly, natural enemy abundance or richness benefited more of local organic farming in landscapes containing a high proportion of semi-natural habitats (when it was significant). In line with this, our results revealed a synergistic effect of semi-natural habitats and organic farming in the landscape on natural enemy abundance or richness. Finally, independently of the local farming systems and landscape context, local management intensity also impacted natural enemy communities. Indeed, older planted vineyards supported a more diversified natural enemy community on the soil surface, crop productivity was associated to a less diversified soil surface natural enemy community while pesticide use intensity was associated to contrasted responses of natural enemies. Spider abundance of the foliage responded negatively to pesticide use intensity while species richness of the rove beetles benefited from pesticide use intensity. All these results show the importance of taking into account several key environmental variables at different scales to design agricultural landscapes.

4.1 | Local management intensity

Effect of specific practices. At the field scale, foliar community was less impacted than soil surface community by management intensity. Surprisingly, field age and crop productivity were the two most important factors explaining natural enemy community abundance and diversity. They were more important for explaining natural enemy response than pesticide use intensity and tillage intensity. First, field age had a positive effect on the taxonomic richness of the soil surface community and crop productivity negatively influenced the natural enemy diversity of the soil surface. Indeed, long term history assembly could be involved in the current assembly of a given community (Chase *et al.*, 2003; Mouquet *et al.*, 2003b). Old vineyards could shelter species that have good ability for dispersal and species implemented for a long time, that are well adapted to the specific conditions of the field contrary to relatively new fields (Siemann *et al.*, 1999; Le Provost *et al.* 2017). Moreover, Furthermore, our results revealed that the negative relationship among biodiversity and productivity can be as important as in annual crops. This suggest that the same issue are in play in vineyard-dominated landscapes than in annual crops and that landscape planning can be thought with the land-sharing-land sparing background.

Local farming system. Organic farming never impacted foliar community structure while it was highly structuring for the soil surface community. Globally, abundance of the soil surface community benefited from organic farming while the richness and evenness of the community decreased under organic management. Such results suggest that organic

management could be more beneficial for dominant species than for rare species in vineyards contrary to what was already shown (Kleijn *et al.*, 2006). This could be due to the fact that a majority of natural enemy species within vineyard-landscapes might spend all their life cycle within fields contrary to natural enemies that occured in annual crops. Moreover, organic practices could act as abiotic filters that select species that are, for instance, more copper-tolerant or less impacted by tillage.

4.2 | Contrasted effects of landscape composition on natural enemy communities

We globally expected a higher effect of the proportion of semi-natural habitats than of the proportion of organic farming in the landscape on diversity and abundance of natural enemies. Surprisingly, our results show that the proportion of semi-natural habitats was less important than the proportion of organic farming to explain abundance and richness of natural enemies. Indeed, the proportion of semi-natural habitats had one single positive effect on the genera richness of spiders in the foliage while the proportion of organic farming was positive for the abundance of the soil-surface spiders and it was negative for the harvestmen, ground beetles, rove beetles and harvestmen. This result demonstrated that the hidden heterogeneity related to farming practices in the landscape can be more important than the well-known effect of semi-natural habitats and that semi-natural habitats do not always benefit to natural enemies as recently stated in the literature (Fahrig *et al.*, 2011; Vasseur *et al.*, 2013; Tscharntke *et al.*, 2016). Such result is very important and gives an explanation to the strong context-dependency observed in the effect of landscape context on natural enemy communities and the functions they deliver at the global scale (Karp *et al.*, subm.).

4.3 | Interactive effect of local organic farming and landscape composition on natural enemy communities

The proportion of organic farming in the landscape had a positive effect on the abundance of ground beetles and lacewing larvae as well as the species richness of spiders of the foliage located in conventional fields. Such result suggests a potential dilution effect, meaning that organic fields could provide organisms that could disperse towards conventional fields through spillover (Rand *et al.*, 2006). However, the proportion of organic farming in the landscape had a positive impact on 1) abundance of spiders of the foliage, 2) soil surface ants, 3) ground beetles species richness and 4) genera richness of the soil surface spiders in organic fields while it has a negative effect on them in conventional fields. These results therefore suggest a concentration effect within organic fields meaning that organic fields could benefitting more than conventional fields of the increase of organic fields in the landscapes. These results highlight the variability of responses to organic farming and semi-natural habitats across taxonomic groups and suggest contrasted effects of cropland on spillover of organisms between patch in the landscape but we need more investigations to state about the beneficial effect of the deployment of organic farming in the landscape *per se* on farmland biodiversity because of the large range of responses of natural enemy communities (see Gabriel *et al.*, 2010).

In contrast, interactions between local farming systems and the proportion of semi-natural habitats in the landscape had always the same effect on natural enemy communities. The proportion of semi-natural habitats benefitted more on natural enemy richness and abundance in organic fields than in conventional fields. Such results dispute the intermediate landscape hypothesis that suggest a higher effect of organic farming in simple landscapes (Tuck *et al.*, 2014). Tuck *et al.* (2014) have shown that organic farming is more beneficial for biodiversity in simple than in complex landscapes. However, such results have been get on a large diversity of organisms. In our case, we observed the biodiversity through predators abundance and diversity and predators, as top trophic level, could be more sensitive to intensive agricultural management than organism of lower trophic levels (Tylianakis *et al.*, 2008). Finally, as we expected, the effect of proportions of semi-natural habitats and organic farming on natural enemy communities can be synergetic. Such results are totally in line with the results showing the beneficial effect of local organic farming and semi-natural habitats in the landscape.

5 | Conclusions et perspectives

Our study reveals that the design of agricultural landscapes aiming to conciliate crop productivity with conservation goals should explicitly consider different spatial scales as well as farming practices and habitat quality. Owing to the high diversity of responses of natural enemy communities to field or landscape predictors, the simultaneous conservation of every taxa should be unrealistic because of their idiosyncratic responses. Indeed, some taxa responded positively to some practices while the others responded negatively. However, field age has a positive effect on farmland biodiversity of the soil surface. Hence, reducing the turnover of vineyards plantation could be globally positive for conservation goals.
Furthermore, in such vineyard-dominated landscapes, local practices as well as local farming systems are stronger drivers of farmland biodiversity than semi-natural habitats. Interactive effect of local management with deployment of organic farming at a landscape scale highly structure natural enemy communities. However, to date, local positive effects of organic farming are not necessarily conserved or at a landscape scale.

This study examining how semi-natural habitats and organic farming at multiple spatial scale on the taxonomic structure of natural enemy communities represents the first step of analysis of this data set. The next step will consist in describing other facets of communities including community composition, functional structure of communities (see next chapter), role of rare species, as well as temporal turnover of natural enemy communities (Beta Div). These analyses should provide important information about processes of community assembly in vineyard landscapes and about key management options for increasing biodiversity conservation in such vineyards dominated-region.

CHAPITRE 5

Utiliser les métriques fonctionnelles pour expliquer les assemblages locaux des communautés de prédateurs: l'exemple des araignées.

Cette partie a fait l'objet du stage de Master 2 de Noémie Ostandie durant le premier semestre 2017.

Les analyses de cette en partie sont toujours en cours.



Photographie de Sylvie Richard-Cervera

Impact des habitats semi-naturels et de l'agriculture biologique aux échelles locale et paysagère sur la structure fonctionnelle des communautés d'araignées des vignobles

Lucile Muneret[1] | Noémie Ostandie[1] | Denis Thiéry[1] | Arthur Auriol[1] | Olivier Bonnard[1] | Adrien Rusch[1]

[1] INRA, UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, ISVV, Université de Bordeaux, Bordeaux Sciences Agro, F-33883 Villenave d'Ornon Cedex, France

En preparation

Résumé

Les araignées sont parmi les prédateurs les plus abondants au vignoble. Elles représentent donc un levier fort pour optimiser les services de régulation naturelle. Cependant, il n'existe que peu d'informations sur les facteurs déterminant les assemblages d'espèces à l'échelle parcellaire (ou "locale"). La caractérisation de la diversité fonctionnelle des communautés d'araignées devrait permettre de produire des connaissances (i) sur les processus façonnant les assemblages d'espèces à l'échelle locale et (ii) sur les conséquences en terme de fonctionnement. En effet, il est généralement supposé que les différentes composantes de la diversité fonctionnelle des communautés permettent de mieux expliquer les effets des variables environnementales sur les assemblages d'espèces et les conséquences de ces assemblages en terme de fonctionnement, en comparaison des approches dites taxonomiques. Grâce à un dispositif expérimental permettant d'évaluer indépendamment les effets des habitats semi-naturels et de l'AB aux échelles locale et paysagère sur les communautés d'araignées des vignobles, nous montrons que la richesse fonctionnelle des communautés d'araignées du feuillage varie en fonction des proportions d'habitats semi-naturels, d'AB et du mode de production local. Ainsi, la richesse fonctionnelle des araignées est plus grande dans les parcelles conduites en AB au sein de paysages complexes, contrairement à la richesse fonctionnelle, favorisée dans les parcelles conduites en AC lorsque le paysage contient une large proportion de parcelles conduites en AB. Ces résultats suggèrent qu'il existe des flux d'individus des habitats semi-naturels et habitats cultivés et que les parcelles conduites en AB jouent un rôle important dans la préservation de la diversité fonctionnelle des communautés d'araignées. Par ailleurs, les araignées du feuillage sont en moyenne plus grosses dans les parcelles plus anciennes suggérant un effet positif de la stabilité temporelle des vignobles sur la complexité des réseaux d'interaction locaux.

M O T S C L E F

Araignées; traits fonctionnels; vigne; habitats semi-naturels; agriculture biologique; richesse fonctionnelle; Community Weighted Mean

1 | Introduction

Les araignées font partie des ennemis naturels les plus abondants des vignobles (Costello et Daane, 1998; Isaia *et al.*, 2006; Gaigher *et al.*, 2010; 2014; Caprio *et al.*, 2015). Elles sont toutes prédatrices et sont présentes, tant dans le compartiment "feuillage" que dans le compartiment "surface du sol" où elles y occupent des niches écologiques très diversifiées (Cardoso *et al.*, 2011). Pour ces raisons, les araignées ont un rôle important à jouer dans la régulation des bioagresseurs et particulièrement dans la régulation des vers de grappes (voir Thiéry *et al.*, *in press* dans les annexes).

Au delà de la description taxonomique classique des communautés d'ennemis naturels, leur description fonctionnelle permet généralement d'augmenter le pouvoir explicatif des variables environnementales sur les assemblages locaux des communautés (Bell *et al.*, 2008; Cadotte *et al.*, 2011; Gámez-Viruès *et al.*, 2015). En vignoble, des paysages complexes semblent plus favorables aux chasseuses embusquées et aux spécialistes, alors que des paysages plus simples semblent favoriser les tisseuses de toiles draps (Isaia *et al.*, 2006). La caractérisation fonctionnelle d'une communauté permet également d'expliquer plus finement le niveau de régulation naturelle (Schmitz *et al.*, 2009; Lefcheck *et al.*, 2015; Rusch *et al.*, 2015b).

Malgré les bénéfices potentiels à caractériser et analyser les communautés d'ennemis naturels d'après leurs traits fonctionnels, le choix de traits pertinents rendant compte d'une fonction d'intérêt ou d'un processus, est très difficile (Petchey et Gaston, 2006; Moretti *et al.*, 2017). Ainsi, pour les araignées, le mode de chasse est généralement utilisé comme un trait lié à l'acquisition de la ressource alors que la taille des pattes est utilisée comme proxy de la dispersion (Schmitz et al, 2009; Podgaiski *et al.*, 2013). La deuxième difficulté concerne le choix des métriques fonctionnelles qui peuvent être calculées à partir d'un seul trait ou de plusieurs traits (Garnier *et al.*, 2004; Mouchet *et al.*, 2010; Villéger *et al.*, 2008; Laliberté et Legendre, 2010). En effet, l'engouement récent pour les approches fonctionnelles a conduit au développement de plusieurs indices fonctionnels permettant de calculer différents aspects de la composition fonctionnelle d'une communauté (Mouch*et al.*, 2010). Les indices fonctionnels peuvent se baser sur un seul trait (*e.g.*, Community Weighted Mean "*CWM*", Garnier *et al.*, 2004 ou Mason *et al.*, 2005). Dans ce cas, ils sont souvent utilisés pour étudier la relation entre la composition d'une communauté et une fonction particulière. Par ailleurs, les indices fonctionnels peuvent être calculés à partir de plusieurs traits et dans ce cas, ils sont plutôt utilisés pour étudier les processus d'assemblages des communautés (Villéger *et al.*, 2008; Villéger *et al.*, 2010; Flynn *et al.*, 2009). Différents indices fonctionnels apportent donc des informations complémentaires sur la structure fonctionnelle d'une communauté (Mouchet *et al.*, 2010).

Notre objectif ici est donc d'analyser l'impact des habitats semi-naturels et de l'AB (aux échelles locale et paysagère) sur la structure fonctionnelle des communautés d'araignées. Premièrement, en considérant que les habitats semi-naturels et les parcelles conduites en AB sont "de meilleure qualité" et représentent un habitat plus hétérogène pour les araignées, nous supposons que l'augmentation des proportions d'habitats semi-naturels et d'AB dans le paysage devraient augmenter la diversité fonctionnelle des araignées. La proportion d'habitats

semi-naturels devrait avoir un effet plus fort sur la diversité fonctionnelle des communautés que sur l'effet de l'AB dans le paysage. Deuxièmement, nous émettons l'hypothèse que les traits relatifs à la dispersion des araignées, à savoir la longueur des pattes, la taille du corps ou les comportements de ballooning (i.e. capacité à disperser par voie aérienne), devraient répondre à des variables paysagères telles que la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage. En considérant que les habitats semi-naturels sont des habitats sources par rapport aux habitats agricoles, nous nous attendons à ce que les paysages contenant une faible proportion d'habitats semi-naturels contiennent des espèces avec de plus fortes aptitudes à la dispersion que les habitats riches en habitats semi-naturels. Troisièmement, les traits liés à l'acquisition des ressources devraient répondre plus fortement à des variables locales (i.e. AB ou AC, intensité du travail du sol et Indice de Fréquence de Traitements "IFT") qui vont être considérés comme des indicateurs de la qualité de la parcelle (i.e. disponibilité des proies et intensité du régime de perturbations). Nous nous attendons donc à trouver une plus grande diversité fonctionnelle dans les parcelles conduites en AB.

2 | Matériel et Méthodes

Les araignées ont été piégées lors de la campagne de prélèvement en 2015 sur la zone d'étude (42 parcelles viticoles dont 21 conduites en AB et 21 conduites en AC). Les variables paysagères ont été calculées à une étendue spatiale de 1000 m autour des parcelles (voir le matériel et méthode général) et différentes informations concernant la parcelle et les pratiques ont été récoltées (IFT, intensité du travail du sol, l'âge de la parcelle et la densité de ceps).

Les araignées ont été récoltées par battage des ceps et par pièges barber. Leurs abondances ont été groupées à l'échelle de l'année pour chaque parcelle.

2.1 | Mesure des traits fonctionnels des communautés d'araignées

Sur l'ensemble des 15316 araignées récoltées, environ 41% d'entre elles étaient des adultes soit 6379 individus. Pour les analyses fonctionnelles, nous avons exclu les espèces les plus rares et retenu les espèces constituant 90% de la communauté du sol (18 taxons) et 90% de la communauté du feuillage (20 taxons; Table Supplémentaire 1). Pour l'ensemble de ces taxons, nous avons collecté et mesuré des traits liés à l'acquisition de la ressource, à la capacité de dispersion et à la condition physique (Table 1). Parmi ces traits, des traits morphologiques ont été mesurés au laboratoire sur 570 individus adultes (Figure supplémentaire 1). Pour chaque espèce, nous avons mesuré les traits sur 10 individus mâles et 10 individus femelles autant que possible (parfois le sex-ratio était très déséquilibré ou les individus étaient abîmés). Les traits morphologiques sont ensuite moyennés et attribués à l'ensemble de l'espèce (avec une différence entre mâle et femelle quand cela était possible). Les traits comportementaux ont été collectés à partir de la littérature (Table 1).

Table 1 | Liste des traits morphologiques et comportementaux mesurés ou collectés dans la littérature. Les mesures de longueur et largeur ont été faites en mm et le poids sec en mg. L'illustration des mesures morphologiques est fournie en matériel supplémentaire (Table supplémentaire 1).

Type	Trait	Mesure quantitative ou modalités	Fonction	Référence
Morphologique	Poids	Poids sec	Condition - Dispersion - Acquisition des ressources	Foelix *et al.* (1996); Öberg *et al.* (2009); Prenter *et al.* (2012); Entling *et al.* (2010); Podgaiski *et al.* (2013).
	Longueur du céphalothorax	Longueur du céphalothorax		
	Largeur du céphalothorax	Largeur du céphalothorax		
	Surface céphalothorax	Longueur * largeur du céphalothorax		
	Profilage du céphalothorax	Largeur / Longueur céphalothorax		
	Longueur patte antérieure	Longueur tibia - patella I	Manipulation des proies	Entling *et al.* (2010); Prenter *et al.* (2012); Podgaiski *et al.* (2013).
	Taille patte antérieure	Longueur tibia - patella I / Longueur céphalothorax		
	Longueur patte postérieure	Longueur tibia - patella IV	Locomotion	
	Taille patte postérieure	Longueur tibia - patella IV / Longueur céphalothorax		
	Rapport patte antérieure - patte postérieure	Longueur tibia - patella I / Longueur tibia - patella IV	Manipulation des proies	
Comportemental	Mode de chasse	Tisseuse de toiles draps	Prédation - Acquisition de la ressource	Cardoso *et al.* (2011); Schmitz *et al.* (2008)
		Tisseuse de toiles spatiales		
		Tisseuse en embuscade		
		Tisseuse spécialiste		
		Tisseuse de toiles orbiculaires		
		Chasseuse en embuscade		
		Autre chasseuse au sol		
		Spécialiste au sol		
		Chasse en embuscade		
		Chasse à l'affût		
	Mode de dispersion	Ballooning commun	Dispersion	Bell *et al.* (2005); Lafage *et al.* (2015); Schirmel *et al.* (2012).
		Ballooning rare		
		Coureuse		
	Période d'activité	Diurne	Acquisition de la ressource	Roberts (2009)
		Nocturne		

2.2 | Calcul des indices fonctionnels des communautés d'araignées

Avec l'ensemble des traits mesurés, nous avons réalisé une Analyse en Composante Principale (ACP) pour estimer les corrélations entre traits. Les résultats de l'ACP nous ont permis de sélectionner trois traits morphologiques, chacun très corrélés avec les trois premiers axes de l'ACP et indépendants entre eux. Ces trois traits nous ont permis de décrire la diversité fonctionnelle de la communauté et sont chacun associés à une fonction particulière.

Après avoir sélectionné ces trois traits pour l'ensemble de la communauté, nous avons calculé différents indices fonctionnels pour chacune des deux communautés séparément (soit la communauté du feuillage, soit la communauté du sol).

Nous avons utilisé deux approches pour calculer nos indices fonctionnels : l'approche "mono-trait" ou l'approche "multi-traits". Concernant l'approche mono-trait, pour chacun des trois traits, nous avons calculé le trait moyen de la communauté (i.e. Community Weighted Mean "CWM", Garnier *et al.*, 2004). D'autre part, pour l'approche "multi-traits", nous avons calculé différents indices composites : la richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle, la divergence fonctionnelle et la dispersion fonctionnelle de chacune des communautés (Mason *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008; Laliberté et Legendre, 2010; voir encadré 1). Ces indices se réfèrent donc davantage à une description multifonctionnelle des espèces. Ainsi, pour chaque communauté, nous avons donc calculé un total de sept descripteurs focntionnels (trois CWM et quatre indices multifonctionnels).

Encadré 1 : Les descripteurs fonctionnels d'une communauté utilisés

- DESCRIPTEUR CALCULE À PARTIR D'UN SEUL TRAIT

Le ***Community Weighted Mean*** (CWM). $CWM = \sum_{i=1}^{s} p_i x_i$ où s correspond au nombre de taxons présents dans la communauté, p_i correspond à l'abondance relative de chaque taxon i dans la communauté et x_i correspond à la valeur moyenne du trait pour le taxon i (Garnier *et al.*, 2004).

- DESCRIPTEUR CALCULE A PARTIR DES TROIS TRAITS SELECTIONNES PAR L'ACP

1) La **richesse fonctionnelle** est considérée comme le volume de l'espace-trait occupé par une communauté. Elle correspond à la répartition des espèces dans les niches de l'écosystème et est indépendante de l'abondance des espèces (Villéger *et al.*, 2008).

3) L'**équitabilité fonctionnelle** est la combinaison du volume occupé par les taxons dans l'espace trait et la distribution de leurs abondances. Elle renseigne sur la manière dont la biomasse de la communauté est distribuée dans les niches spatiales en prenant en compte les abondances des espèces (Villéger *et al.*, 2008).

2) La **divergence fonctionnelle** représente la distribution relative des abondances des taxons par rapport au centre de l'espace fonctionnel. Elle permet de mettre en évidence la différenciation de ces niches (Villéger *et al.*, 2008).

4) La **dispersion fonctionnelle** est la distance moyenne dans l'espace-trait de chaque individu depuis le centre du taxon. Elle est donc associée au niveau de redondance fonctionnelle (Laliberté et Legendre, 2010).

2.3 | Analyses statistiques

Pour chacune des communautés, nous avons conservé les parcelles pour lesquelles au moins 10 individus adultes ont été récoltés lors des échantillonnages. Nous avons donc conservé 34 parcelles pour l'analyse des communautés de feuillage et 40 pour l'analyse des communautés du sol.

Nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes pour mesurer l'effet des variables environnementales sur chacun de nos indices fonctionnels. Pour chaque indice, nous avons réalisé trois types de modèles. Tous les modèles intègrent l'effet "paire de parcelle" comme effet aléatoire pour prendre en compte la non-indépendance entre les parcelles d'une même paire dans notre dispositif expérimental hierarchique. Les premiers modèles, *M0* incluent les variables locales et les facteurs confondants, à savoir, l'âge de la parcelle, la densité de ceps, l'IFT et l'intensité du travail du sol. Nous utilisons ensuite une inférence multimodèle pour retenir un jeu de meilleurs modèles ayant un ΔAICc < 2 par rapport au meilleur modèle (Burnham et Anderson, 2002; Grueber *et al.*, 2011). Ensuite, les coefficients des variables retenues dans le jeu des meilleurs modèles sont estimés par "modèle averaging" et les variables significatives sont les variables pour lesquelles les intervalles de confiance des coefficients n'intègrent pas 0. Faissant suite au modèle *M0*, nous avons ensuite construit un modèle *M1*, incluant les variables locales retenues en *M0* (ou facteurs confondants) et le système de conduite local (i.e., AB ou AC). Enfin, nous avons construit des modèles *M2*, qui intègrent les variables locales sélectionnées, le système de conduite local et les variables paysagères (proportion d'AB et d'habitats semi-naturels) avec les différentes interactions d'ordre 2 entre le système de conduite local et les variables paysagères. Les interactions considérées impliquent donc soit les deux varaibles paysagères, soit le système de conduite local et la proportion d'habitats semi-naturels et le système de conduite local et la proportion d'AB.

Toutes les variables ont préalablement été standardisées avec une moyenne égale à zéro et un écart type égal à 0.5 (Schielzeth, 2010). Nous avons également vérifié la faible corrélation entre les variables explicatives en utilisant le Variance Inflation Factor ("VIF") et toutes les variables explicatives introduites dans les modèles avaient un VIF <2. Nous avons aussi réalisé différents diagnostiques sur les résidus des modèles finalement retenus afin de vérifier leur normalité ainsi que l'homogénéité des variances par rapport aux différentes variables explicatives.

Toutes ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2016) et les packages "FD", (Laliberté *et al.*, 2010), "Vegan" (Oksanen *et al.*, 2016), "lme4" (Bates *et al.*, 2015), "MuMIn" (Barton, 2016) et "DHARMa" (Hartig, 2017).

3 | Résultats

3.1 | Description de la communauté

Parmi les 15 316 individus échantillonnés en 2015, 70% des araignées appartiennent à quatre familles : Lycosidae (39%), Salticidae (12%), Thomisidae (12%) et Gnaphosidae (8%). *Pardosa proxima* (Lycosidae; Figure 1) est l'espèce dominante (33%) de la communauté du sol et près de 50% des araignées adultes collectées dans le feuillage appartiennent à trois espèces : *Salticus scenicus* (Salticidae; Figure 1), *Tenuiphantes tenuis* (Linyphiidae; Figure 1) et *Pseudicius encarpatus* (Salticidae; Figure 1). Les communautés du feuillage sont dominées par les juvéniles (89%) alors que les communautés du sol sont dominées par les adultes (70%). Sur l'ensemble des araignées récoltées, 80% sont des chasseuses au sol alors que 20% sont des tisseuses de toiles. D'après la littérature, la très grande majorité des araignées est capable de disperser par voie aérienne, ce qui rend ce trait peu discriminant.

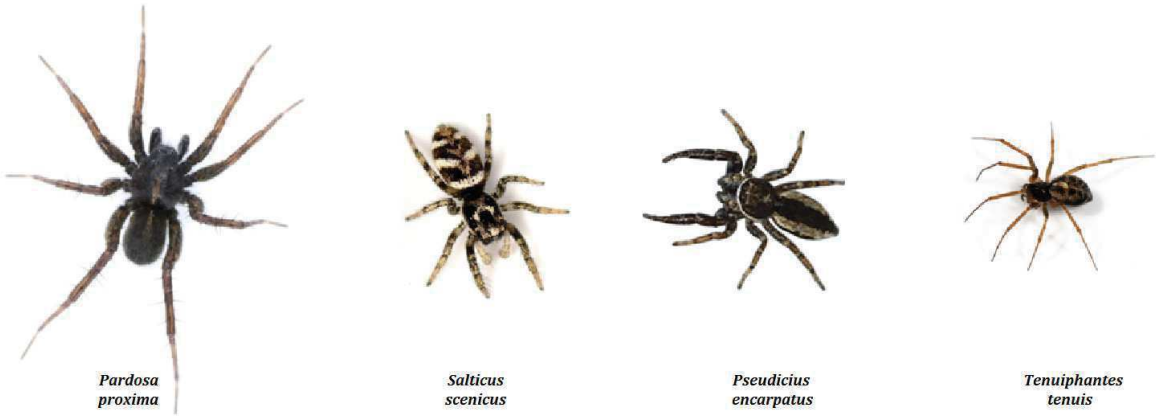


Figure 1 | Les espèces les plus abondantes au vignoble. *Tenuiphantes tenuis* (Linyphiidae; taille ♀ 2 – 4.3 mm et ♂ 2 – 3.2 mm), *Salticus scenicus* (Salticidae; taille ♀5-7 mm et ♂5-6 mm), *Pardosa proxima* (Lycosidae; taille ♀ 5.5 - 6.5 mm et ♂ 4.5 - 5 mm) et *Pseudicius encarpatus* (Salticidae; taille ♀ 4.5 – 5.5 mm et ♂3.5 – 5 mm). Les photographies ne sont pas à l'échelle. Sources : http://arachno.piwigo.com/ et www.spiders.us.

3.2 | Corrélation entre traits et sélection des traits fonctionnels représentatifs de la variabilité fonctionnelle de la communauté

Les axes principaux de l'ACP et la matrice de corrélations entre traits nous a permis de sélectionner trois traits morphologiques répresentatifs de l'ensemble des traits fonctionnels. L'axe 1 explique 32,5%, l'axe 2 explique 14.6% et l'axe 3 explique 11.6% de l'inertie totale de la composition en traits de la communauté. Le premier axe est corrélé avec le volume du céphalothorax (-0.94), le deuxième axe est lié à la taille des pattes antérieures (-0.8) et le troisième est corrélé à la taille des pattes postérieures (-0.86; Table 2). Les résultats issus des ACP réalisées sur les communautés du sol et du feuillage seules nous ont donné des résultats cohérents. Chacun des axes est donc représentatif d'un trait associé à un type de fonction. Chacun des axes (et des traits sélectionnés) est donc associé à une fonction différente (Table 2).

Table 2 | Matrice de corrélation entre les traits et les axes principaux de l'ACP. L'axe 1 représente 32,5%, l'axe 2 représente 14.6% et l'axe 3 représente 11,6% de l'inertie totale.

Vecteur	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Poids sec	-0.8224869	-0.09522203	0.2439142
Longueur du céphalothorax	-0.9435561	0.09627566	0.2314599
Largeur du céphalothorax	-0.9170674	-0.1279773	0.3243478
Surface céphalothorax	***-0.933334***	-0.02691756	0.2422605
Profilage du céphalothorax	0.1587404	-0.7682071	0.3204389
Longueur patte antérieure	-0.859727	-0.4049835	-0.05266179
Taille patte antérieure	0.1826947	***-0.79909***	-0.4651116
Longueur patte postérieure	-0.9466949	-0.0531475	-0.1630422
Taille patte postérieure	-0.004568471	-0.2893283	***-0.857491***
Rapport patte antérieure - patte postérieure	0.231631	-0.7845755	0.3344613
Tisseuses de toiles draps	0.2980759	-0.1503278	-0.3767382
Tisseuses de toiles spatiales	0.076524114	-3.62E-01	-0.3303416
Tisseuse en embuscade	-0.1798196	0.04771685	-0.3183455
Tisseuse spécialiste	9.05495E-24	7.93522E-19	-5.66819E-18
Tisseuses de toiles orbiculaires	0.1182843	-0.03743614	-0.01377078
Chasseuses en embuscade	0.09244472	-0.6738423	0.393825
Autres chasseuses au sol	0.3889198	0.6420882	0.3780065
Spécialiste au sol	0.009237928	0.1206297	-0.3807965
Chasse à l'affût	-0.7454252	0.1053823	-0.0627016
Ballooning commun	0.1798196	-0.04771685	0.3183455
Ballooning rare	-0.2015673	-0.1327705	-0.09703408
Coureuse	-0.756041	-0.2339284	-0.1398149
diurne	0.7055001	-0.2023021	0.2569822
nocturne	-0.6815679	0.2304929	-0.2548474

3.3 | Effet des variables environnementales sur les indices fonctionnels de chaque communauté

La richesse fonctionnelle de la communauté du feuillage répond significativement a deux interactions, une interaction entre le systeme de conduite local et la proportion d'AB et une interaction entre le système de culture local et la proportion d'habitats semi-naturels (Table 3).

Table 3 | Sorties du modèle estimant les effets du système de conduite local, de la proportion d'agriculture biologique et de la proportion d'habitats semi-naturels dans les paysage (à 1000m; N=34) sur la richesse fonctionnelle de la communauté d'araignées du feuillage.

Variable explicative	Coefficient	Intervalle de confiance	Importance relative de la variable
Intercept	3.46	2.66, 4.25	
Système de conduite local (: Conventionnel)	-0.27	-1.79, 1.26	1
Proportion d'AB	-0.88	-2.48, 0.73	1
Proportion d'habitats semi-naturels	0.47	-1.89, 2.82	1
Système de conduite local: Proportion d'AB	3.49	0.25, 6.73	1
Système de conduite local: Proportion d'habitats semi-naturels	-3.68	-6.98, -0.38	1
Proportion d'AB : Proportion d'habitats semi-naturels	-1.31	-7.03, 2.57	0.59

Ainsi, la proportion d'AB a un effet positif sur la richesse fonctionnelle des araignées échantillonnée dans les parcelles en AC alors qu'elle a un effet négatif sur la richesse fonctionnelle des araignées prélevées dans les parcelles en AB. (Figure 2a). *A contrario*, la proportion d'habitats semi-naturels a un effet positif sur la richesse fonctionnelle des araignées prélevées dans les parcelles en AB alors qu'elle a un effet négatif sur la richesse fonctionnelle des ariagnées prévelées dnas les parcelles convnetionnelles (Figure 2b).

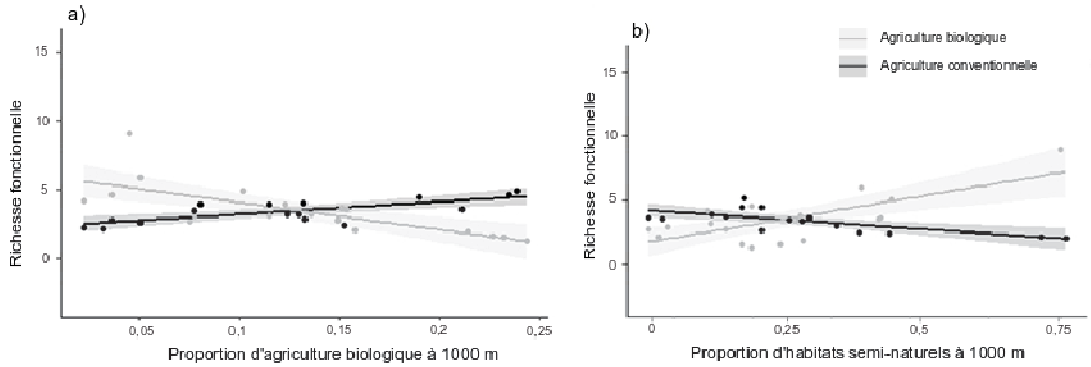


Figure 2 | a) Effet de la proportion d'agriculture biologique et du système de conduite sur la richesse fonctionnelle de la communauté d'araignées du feuillage. b) Effet de la proportion d'habitats semi-naturels et du système de conduite local sur la richesse fonctionnelle des communautés d'araignées du feuillage.

Toujours au sujet des communautés du feuillage, l'âge des parcelles échantillonnées a un effet positif significatif sur la taille moyenne de la surface des céphalothorax (i.e., CWM) des araignées (Table 4; Figure 3).

Table 4 | Sorties du modèle estimant les effets de l'âge de la parcelle, du système de conduite local, de la proportion d'agriculture biologique et de la proportion d'habitats semi-naturels dans les paysage (à 1000m; N=34) sur la CWM du volume du céphalothorax de la communauté d'araignées du feuillage.

Variable explicative	Coefficient	Intervalle de confiance	Importance relative de la variable
Intercept	2.28	2.08, 2.48	
Âge de la parcelle	0.54	0.11, 0.97	1
Proportion d'habitats semi-naturels	-0.08	-0.75, 0.13	0.27

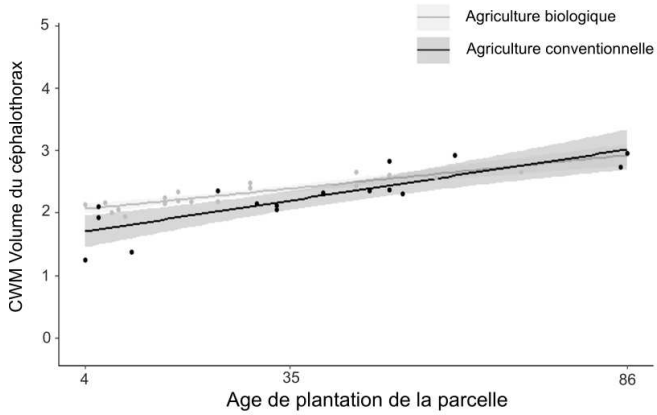


Figure 3 | Effet de l'âge de plantation de la parcelle sur volume moyen de la taille du céphalothorax des araignées adultes prélevées dans le feuillage.

Par ailleurs, concernant les communautés d'araignées prélevées au sol, aucune variable environnementale, ni locale, ni paysagère, ne semble expliquer la structure fonctionnelle des araignées (i.e., les trois CWM, la richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle, la divergence fonctionnelle et la dispersion fonctionnelle).

4 | Synthèse

Cette étude préliminaire montre que les communautés d'araignées présentes à la surface du sol et dans le feuillage sont différentes, les araignées du feuillage étant plus sensibles à la variabilité des facteurs environnementaux que les communautés de la surface du sol pour lesquelles nous n'avons pas identifié de facteurs environnementaux structurant.

Premièrement, les proportions d'habitats semi-naturels et d'AB influencent les communautés d'araignées de la surface du sol et du feuillage mais seulement lorsqu'elles sont en interaction avec les systèmes de conduite local. Ainsi, la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage favorise la richesse fonctionnelle des araignées seulement dans les parcelles en AB, alors que la proportion d'AB augmente la richesse fonctionnelle des communautés d'araignées seulement dans les parcelles en AC. Ces résultats suggèrent donc que les mouvements d'individus pourraient majoritairement avoir lieu des habitats semi-naturels vers les habitats cultivés et que les parcelles conduites en AB pourraient jouer un rôle important dans le maintien d'une diversité fonctionnelle importante des araignées. Par ailleurs,

du fait de la grande interdépendance des effets des parcelles conduites en AB et des habitats semi-naturels sur la composition fonctionnelle des communauté d'araignées, la configuration des habitats dans l'espace pourrait être un élément pour assurer le maintien de la prédation dans l'espace (Martin *et al.*, 2016; Spatial Insurance Hypothesis Loreau *et al.*, 2003).

Deuxièmement, contrairement à nos hypothèses, les traits liés à la dispersion des individus et les traits liés à l'acquisition de la ressources n'ont pas répondu aux facteurs environnementaux mesurés à différentes échelles spatiales. Ces résultats suggèrent que la dispersion des araignées pourrait être suffisamment importante dans la matrice agricole de manière à ce que les traits des habitats coïncident peu avec les traits des araignées (Mouquet *et al.*, 2003a; Leibold *et al.*, 2004).

En outre, l'âge des parcelles semble être un facteur qui structure fortement les communautés d'araignées. Les parcelles les plus anciennes abritent des individus ayant des céphalothorax plus gros. Ces résultats suggèrent donc d'au delà des pratiques agricoles locales et du contexte paysager, le maintien sur le long terme d'habitats stables pourrait permettre le maintien d'espèces bien adaptées aux spécificités du milieu et des espèces ayant de fortes capacité de dispersion. L'histoire de la parcelle pourrait donc avoir un rôle important sur l'assemblage des communautés locales (Alignier et Aviron, 2017). L'effet structurant fort de l'âge a déjà été mis en avant dans les prairies (Siemann *et al.*, 1999; Le Provost *et al.*, 2017).

Enfin, nous ne pouvons pas exclure le fait que la communauté du sol ne répond pas aux variables environnementales en raison de la méthode d'échantillonnage qui biaise la composition de la communauté en faveur des espèces coureuses, rendant la caractérisation fonctionnelle des individus peu discriminante.

5 | Perspectives

A ce jour, nous avons seulement caractérisé les traits fonctionnels des adultes alors les araignées juvéniles de la communauté représentent une part importante de la communauté. De plus, nous comme il a été montré chez les criquets, la force des pièces buccales est un bon indicateur du régime alimentaire de l'espèce (Deraison *et al.*, 2014). Ainsi, la première perspective consiste à fournir une description fonctionnelle plus précise de la communauté d'araignées qui est réellement présente au vignoble en intégrant les données de traits mesurés sur les juvéniles (Table supplémentaire 2) et en mesurant la taille des chélicères des individus (Figure supplémentaire 1)[1].

La deuxième perspective consiste à mettre en lien les indicateurs fonctionnels de la communauté avec les données de régulation que nous avons analysé (cf. Chapitre 3) et enfin, la dernière perspective consistera à mettre en lien les approches fonctionnelles avec les approches cherchant à reconstituer les réseaux trophiques que nous avons commencé à mettre en œuvre dans le cadre de la thèse et que nous allons poursuivre (voir les perspectives générales du travail).

[1] Ce travail a déjà été réalisé.

6 | Information supplémentaire

Table supplémentaire 1 | Liste des espèces (et sexes) dont nous avons mesuré les traits fonctionnels morphologiques sur les individus adultes (N =570).

Famille	Genre	Espèce	Mâle	Femelle
Araneidae	*Mangora*	*acalypha*		x
Clubionidae	*Clubiona*	*vegeta*		x
Gnaphosidae	*Callilepis*	*nocturna*	x	x
Gnaphosidae	*Drassyllus*	*praeficus*	x	x
Gnaphosidae	*Gnaphosa*	*lucifuga*	x	x
Linyphiidae	*Agyneta*	*rurestris*	x	x
Linyphiidae	*Araeoncus*	*humilis*		x
Linyphiidae	*Diplostyla*	*concolor*	x	x
Linyphiidae	*Erigone*	*dentipalpis*	x	x
Linyphiidae	*Mermessus*	*trilobatus*	x	x
Linyphiidae	*Oedothorax*	*apicatus*	x	x
Linyphiidae	*Tenuiphantes*	*tenuis*	x	x
Lycosidae	*Pardosa*	*agrestis*	x	x
Lycosidae	*Pardosa*	*hortensis*	x	x
Lycosidae	*Pardosa*	*proxima*	x	x
Lycosidae	*Trochosa*	*robusta*	x	x
Lycosidae	*Xerolycosa*	*miniata*	x	x
Salticidae	*Ballus*	*chalybeius*		x
Salticidae	*Evarcha*	*arcuata*	x	x
Salticidae	*Leptorchestes*	*berolinensis*	x	x
Salticidae	*Pseudicius*	*encarpatus*	x	x
Salticidae	*Pseudeuophrys*	*erratica*		x
Salticidae	*Salticus*	*scenicus*	x	x
Salticidae	*Synema*	*globosum*		x
Salticidae	*Synageles*	*venator*	x	x
Segestriidae	*Segestria*	*bavarica*		x
Tetragnathidae	*Pachygnatha*	*degeeri*	x	x
Theridiidae	*Asagena*	*phalerata*	x	x
Theridiidae	*Crytachaea*	*riparia*	x	x
Theridiidae	*Enoplognatha*	*latimana*	x	x
Thomisidae	*Misemuna*	*vatia*	x	x
Thomisidae	*Ozyptila*	*sanctuaria*	x	x
Thomisidae	*Xysticus*	*kochi*	x	x
Zodariidae	*Zodarion*	*italicum*	x	x

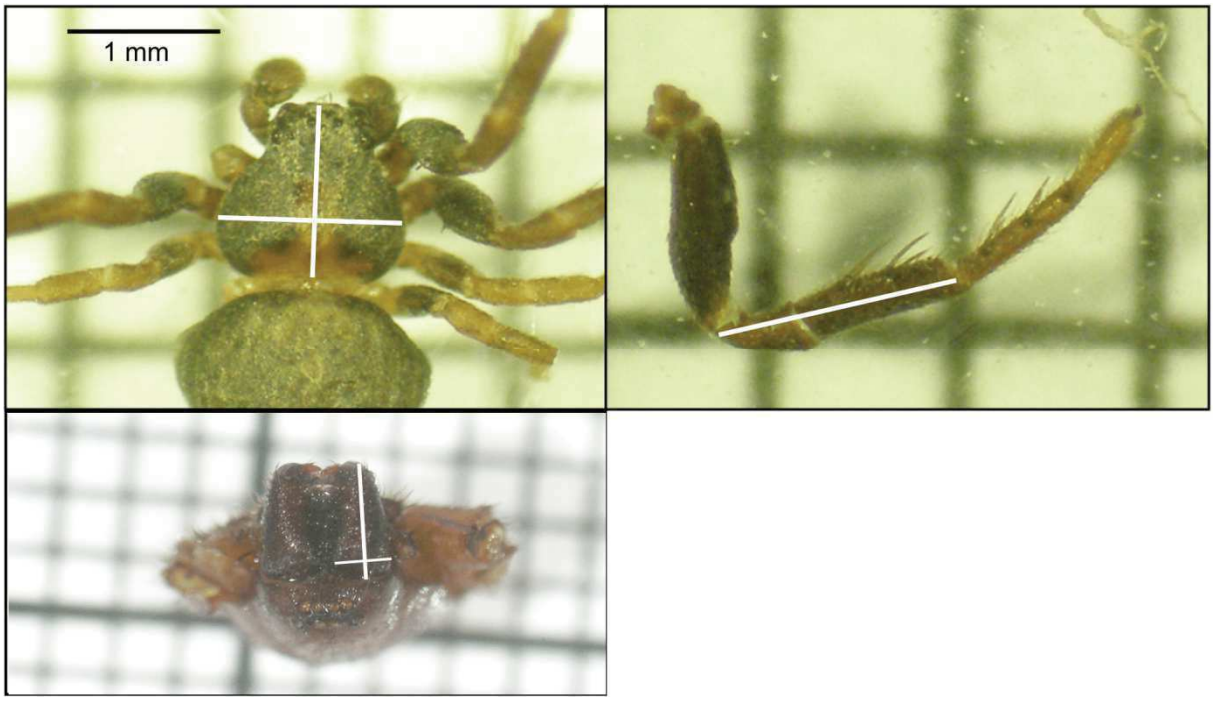


Figure Supplémentaire 1 | Mesure des traits des traits mophologiques. Largeur et longueur du céphalothorax; longueur du tibia et de la patella sur Ozyptila sanctuaria. Mesure des chélicères sur une Gnaphosidae.

Table supplémentaire 2 | Liste des taxons sur lesquels nous avons mesurés des traits morphologiques sur les individus juvéniles.

Famille	Genre	Espèce
Anyphaenidae	*Anyphaena*	*sp*
Araneidae	*Araniella*	*sp*
Araneidae	*Mangora*	*acalypha*
Araneidae	*Nuctenea*	*umbratica*
Clubionidae	*Clubiona*	*sp*
Eutichuridae	*Cheiracantium*	*sp*
Gnaphosidae	*Drassodes*	*sp*
Gnaphosidae	*Gnaphosa*	*sp*
Gnaphosidae	*Haplodrassus*	*sp*
Linyphiidae	*Tenuiphantes*	*sp*
Lycosidae	*Pardosa*	*sp*
Lycosidae	*Trochosa*	*sp*
Lycosidae	*Xerolycosa*	*sp*
Oxyopidae	*Oxyopes*	*sp*
Philodromidae	*Philodromus*	*sp*
Pisauridae	*Pisaura*	*mirabilis*
Salticidae	*Pseudicius*	*encarpatus*
Salticidae	*Pseudeuophrys*	*sp*
Salticidae	*Salticus*	*sp*
Segestriidae	*Segestria*	*bavarica*
Theridiidae	*Enoplognatha*	*sp*
Thomisidae	*Xysticus*	*sp*
Uloboridae	*Uloborus*	*sp*

DISCUSSION

Dans le cadre du plan ECOPHYTO, l'optimisation des services de régulation naturelle est un levier crucial pour atteindre l'objectif de réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires. Cependant, les conditions environnementales ainsi que les pratiques culturales permettant de mobiliser ce levier n'ont été que très peu identifiées. Dans ce travail, nous avons fait l'hypothèse que les modes de conduite des cultures, et plus particulièrement ceux liés à l'AB, pouvaient avoir des effets positifs sur la biodiversité, les services et dis-services qu'elle fournit. Nous avons particulièrement exploré les questions de changements d'échelles associées aux effets de l'AB sur la biodiversité et les services de régulation naturelle. Nous avons notamment testé l'hypothèse d'une modulation des effets locaux de l'AB sur le fonctionnement de l'agrosystème par le contexte paysager. Cette hypothèse, bien qu'assez répandue dans la littérature, n'a été que relativement peu testée. Précisément, nous avons émis l'hypothèse que la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage serait plus favorable à l'abondance et à la diversité des ennemis naturels et donc aux services de régulation. En effet, ces habitats ont généralement un impact positif sur le maintien du pool d'espèces à l'échelle du paysage. De plus, nous avons émis l'hypothèse qu'une expansion spatiale des surfaces cultivées en AB favoriserait les abondances de bioagresseurs. Globalement, par effet de débordement, et aux vues des connaissances actuellement disponibles sur le rôle des habitats semi-naturels, nous nous attendions à trouver un effet plus structurant des habitats semi-naturels que de la proportion d'AB dans le paysage sur l'abondance et la diversité des communautés considérées et les niveaux de services rendus. En effet, le corpus de connaissances actuellement disponible suggère que, bien qu'il existe une forte dépendance contextuelle autour des effets des habitats semi-naturels, le pool d'espèces d'ennemis naturels, leurs abondances et les niveaux de régulations répondent positivement à la complexité du paysage. Cependant, très peu de travaux intègrent les effets des pratiques dans le paysage à l'heure actuelle et très peu de connaissances sont actuellement disponibles sur le rôle des pratiques agricoles dans les paysages sur les communautés d'ennemis naturels et de bioagresseurs. Pour explorer ces manques de connaissances et tester ces hypothèses, nous avons mobilisé deux approches complémentaires, une approche de synthèse des connaissances par méta-analyse et une approche empirique reposant sur la construction d'un dispositif expérimental multi-échelles constitué de 42 parcelles viticoles en région Bordelaise.

L'ensemble des interactions observées dans ce travail sont synthétisées dans la Figure 1.

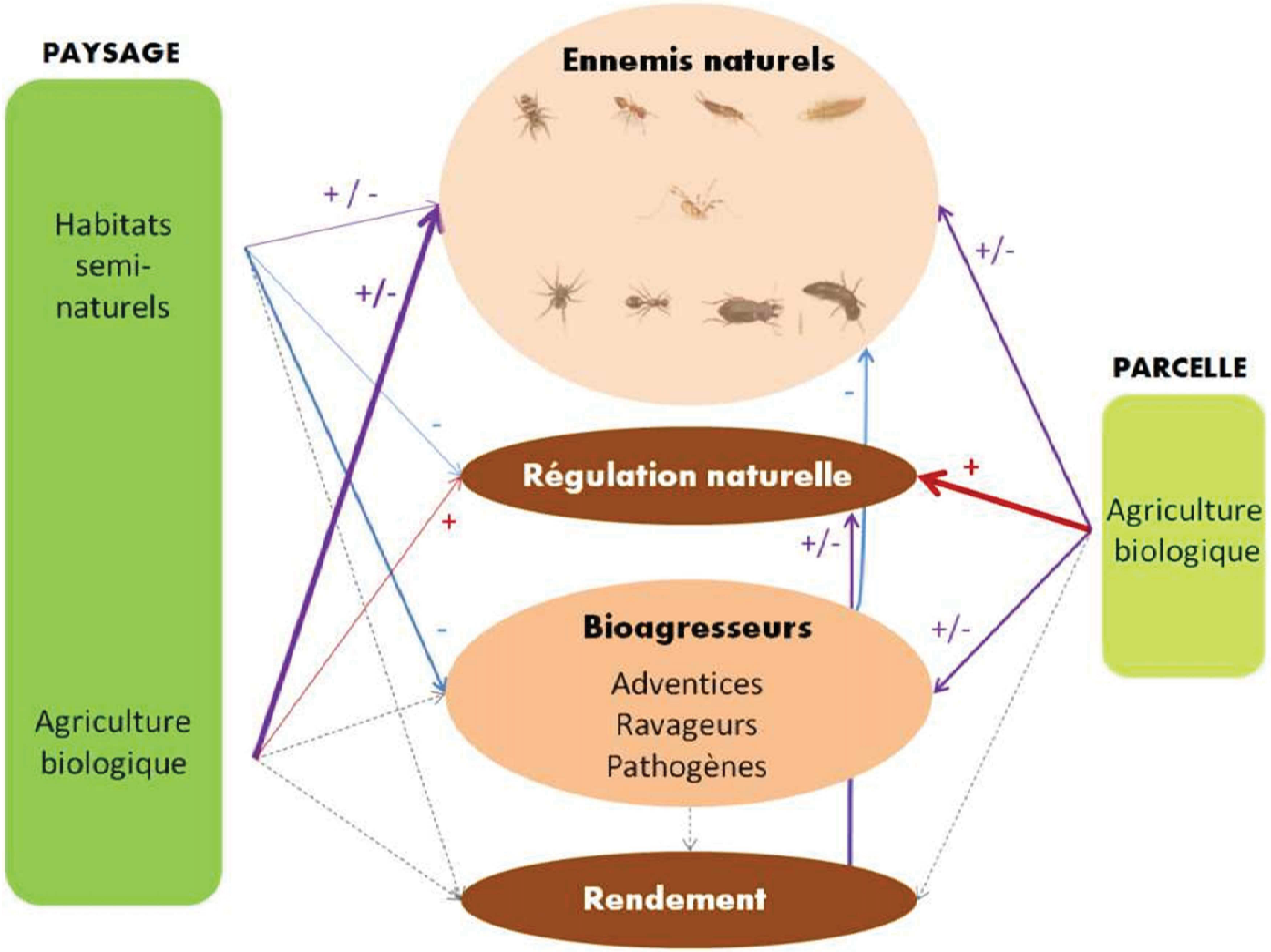


Figure 1 | Figure récapitulant l'ensemble des relations observées entre les variables environnementales (proportions d'AB et d'habitats semi-naturels) et les variables réponses (ennemis naturels, régulation naturelle, bioagresseurs, rendement). Les lignes en pointillés indiquent qu'il n'y a pas de relations significatives; a) en rouge : relation positive; b) en bleu : relation négative; c) en violet : des relations positives et négatives ont été observées. L'épaisseur des flèches se veut représentative de l'intensité de l'effet, sans être strictement proportionnelle.

I. BILAN DES CONNAISSANCES PRODUITES DANS CE TRAVAIL

I 1. IMPACTS DE L'AB APPLIQUEE A UNE ECHELLE LOCALE

Nous avons cherché à évaluer les effets de l'AB sur la structuration des communautés d'ennemis naturels et les services de régulation qu'ils rendent à l'agriculture. La littérature scientifique sur le sujet a démontré que l'AB augmente en moyenne l'abondance et la diversité des ennemis naturels dans les agrosystèmes (Bengtsson *et al.*, 2005; Tuck *et al.*, 2014). Cependant, ces effets varient fortement en fonction des taxons et de l'indicateur utilisé pour décrire la communauté d'ennemis naturels (Martin *et al.*, 2016; Lichtenberg *et al.*, 2017). Au sein des agrosystèmes viticoles, nous montrons que les parcelles conduites en AB supportent une abondance de prédateurs plus importante que les parcelles conduites en AC. Cependant, l'AB supporte en moyenne une richesse taxonomique des communautés de prédateurs présents à la surface du sol ainsi qu'une équitabilité plus faible que les parcelles conduites en AC. Ces résultats suggèrent donc que les systèmes en AB pourraient davantage bénéficier à quelques taxons dominants qu'aux espèces rares (et donc pas à l'ensemble de la communauté). En outre, nos résultats démontrent que les réponses des sept groupes taxonomiques d'ennemis naturels aux variables environnementales considérées ici varient fortement en fonction de leur identité et de la strate qu'ils occupent. **Dans ce travail, nous mettons en avant que les réponses des ennemis naturels varient fortement en fonction des groupes taxonomiques. Certaines espèces sont favorisées par l'AB alors que d'autres sont défavorisées. Il existe une très forte idiosyncrasie de réponse des ennemis naturels vis-à-vis du système de culture local.**

A l'heure actuelle, il n'existe aucun consensus autour des performances de l'AB en terme de fourniture des services de régulation alors qu'il a été démontré que l'AB pouvait favoriser d'autres services tels que la pollinisation ou la séquestration de carbone (Kennedy *et al.*, 2013; Gattinger *et al.*, 2012). Nos résultats issus des deux approches (méta-analyse et étude de cas en paysages viticoles) démontrent que les pratiques de l'AB favorisent les services de régulation naturelle des bioagresseurs. **Notre travail permet donc de compléter les connaissances actuelles en démontrant que les pratiques de l'AB permettent d'augmenter les services de régulation des bioagresseurs et d'obtenir des performances parfois meilleures que celles des pratiques dites conventionnelles, ce qui suggère que l'AB peut être considérée comme un bon prototype d'intensification écologique sur cet aspect.**

En considérant tous types de culture à l'échelle globale, nos résultats révèlent que les taux d'infestation par les bioagresseurs varient de manière très importante en fonction du type de bioagresseur. Ainsi, les niveaux d'infestation des adventices sont plus importants dans les systèmes en AB que dans les systèmes en AC, les niveaux d'infestation par les pathogènes sont plus faibles en systèmes en AB et les niveaux d'infestation par les animaux ravageurs ne montrent pas de différence entre les deux systèmes. Ces résultats sont cohérents avec les résultats obtenus en milieu viticole où nous n'avons pas observé de différence notoire de niveaux d'infestations entre les systèmes de culture. **Cette thèse démontre donc pour la première fois que les systèmes conduits en AB maintiennent des niveaux de gestion comparables voire même plus performants que les niveaux de gestion rencontrés dans**

les systèmes en AC. Nous montrons également, que les efficacités respectives des systèmes de culture varient en fonction du type de bioagresseur. De plus, nos résultats suggèrent que les bonnes performances des systèmes en AB concernant la gestion des bioagresseurs animaux et pathogènes pourraient être liées à leur moins bonne performance concernant la gestion des adventices, et donc à une plus grande complexité du milieu cultivé.

Enfin, il est admis que les systèmes conduits en AB sont en moyenne moins productifs, de 19 à 25%, comparés aux systèmes conduits en AC (Seufert *et al.*, 2012; Ponisio *et al.*, 2015). **Nos résultats démontrent que, dans les agrosystèmes viticoles, l'AB conduite à l'échelle locale peut permettre de maintenir des niveaux de rendements équivalents aux niveaux de rendement obtenus dans les systèmes conduits en AC. En parallèle, toujours en vignoble, l'intensité de l'utilisation des traitements phytosanitaires appliqués au sein des agrosystèmes peut être réduite de moitié au sein des systèmes conduits en AB (comparé aux systèmes conduits en AC).**

I 2. Impacts de la composition du paysage sur le fonctionnement des agrosystemes viticoles

I 2 a. Impacts de l'application de l'AB a l'echelle d'un paysage

Très peu d'études se sont intéressées aux effets de la composition du paysage en terme de pratiques sur le fonctionnement des agrosystèmes alors que cette hétérogénéité pourrait représenter un filtre important pour la distribution de la biodiversité et la fourniture des services au sein de la matrice agricole et expliquer les dépendances contextuelles (Fahrig *et al.*, 2011; Meehan *et al.*, 2011). Dans ce travail, nous montrons qu'au sein d'une matrice viticole, l'augmentation de la proportion d'AB dans le paysage (allant de 0% à environ 25%) n'influence pas les taux d'infestations par les bioagresseurs, quelque soit le système de culture à l'échelle locale. Ces résultats ne sont pas en faveur de l'hypothèse selon laquelle les parcelles conduites en AB bénéficieraient de l'application de produits phytosanitaires de synthèse utilisés au sein des parcelles en AC pour la gestion de leurs bioagresseurs (hypothèse du « parapluie chimique »). **Ainsi, nos résultats indiquent que l'augmentation de la proportion d'AB dans un paysage viticole, dans la gamme de variation explorée, ne devrait pas conduire à des taux d'infestations de bioagresseurs plus importants, toutes choses étant égales par ailleurs.**

Dans ce travail, nous montrons également que la proportion d'AB est un facteur plus structurant que la proportion d'habitats semi-naturels concernant la provision des services de régulation naturelle et la structure des communautés de prédateurs. En effet, la proportion d'AB a un effet soit positif, soit nul sur la provision des services de régulation des ravageurs et des adventices. Par ailleurs, la proportion d'AB a des effets contrastés sur l'abondance et la diversité des prédateurs. La proportion d'AB a un impact positif sur l'abondance des araignées présentes dans le feuillage et un impact négatif sur l'abondance des carabes, des staphylins et des opilions. **De ce fait, la proportion d'AB dans le paysage a un effet positif ou nul sur la provision des services de régulation des bioagresseurs et des effets divers sur l'abondance des prédateurs. Cela suggère que l'effet de la proportion d'AB sur la**

composition des communautés de prédateurs pourraient fortement impacter les services de régulation des bioagresseurs.

I 2 b. Impacts de la proportion d'habitats semi-naturels dans un paysage

Il est globalement admis que la proportion d'habitats semi-naturels dans un paysage agricole a une influence positive sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels présents au sein des agrosystèmes ainsi que sur les services de régulation naturelle qu'ils assurent (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Veres *et al.*, 2013; Rusch *et al.*, 2016a). Cependant, il existe de nombreux cas pour lesquels la présence d'habitats semi-naturels ne contribuent pas à augmenter l'abondance ou la diversité des ennemis naturels ainsi que les services de régulation (Tscharntke *et al.*, 2016). Dans ce travail, nous montrons que la proportion d'habitats semi-naturels a un impact négatif ou nul sur les services de régulation naturelle. En outre, nous avons montré que la proportion d'habitats semi-naturels a peu d'effets sur la structure des communautés d'ennemis naturels et que la majorité des effets observés (3/4) ne sont significatifs qu'en interaction avec le système de culture local. **Notre étude a donc mis en évidence que la présence d'habitats semi-naturels au sein d'un paysage viticole a relativement peu d'effets sur la provision des services de régulation naturelle et qu'il est peu probable que les habitats semi-naturels représentent une source importante d'ennemis naturels pour les agrosystèmes viticoles.**

Par ailleurs, bien que les habitats semi-naturels aient eu des effets mitigés voire négatifs concernant la provision de services de régulation et la promotion de la diversité et de l'abondance des ennemis naturels, la proportion d'habitats semi-naturels a eu des effets négatifs sur les taux d'infestations de deux bioagresseurs. Ces résultats montrent donc que bien que les habitats semi-naturels ne permettent pas de promouvoir la biodiversité ou les services de régulation, ils peuvent contribuer à la gestion des bioagresseurs via d'autres processus (*e.g.*, barrière physique). En effet, il est possible que les habitats semi-naturels jouent un rôle de barrière lors de la dispersion des bioagresseurs ou génèrent des conditions locales défavorables à leur développement (Plantegenest *et al.*, 2007). Ils peuvent également avoir des effets positifs sur d'autres services tels que la pollinisation ou la rétention des produits phytosanitaires (Marshall et Moonen, 2002) ou permettre de préserver des espèces inféodées à ces habitats. **Les d'habitats semi-naturels n'impactent donc pas seulement négativement ou peu le fonctionnement des agrosystèmes viticoles, il peuvent également avoir un impact positif sur d'autres composantes du fonctionnement des agrosystèmes.**

I 2 c. Des interactions observees entre les systemes de culture locaux et la composition du paysage

Comme nous l'avions supposé, nous avons observé de nombreux effets d'interaction entre le système de culture local et la composition du paysage (en terme de proportion d'AB ou d'habitats semi-naturels). Nous avons d'abord montré que l'effet du système de culture local sur les taux d'infestations de trois bioagresseurs variait en fonction de la proportion d'habitats semi-naturels. Deux cas sur trois montrent que ces parcelles en AC bénéficient davantage de l'augmentation de la proportion d'habitats semi-naturels par rapport aux

parcelles conduites en AB. Le troisième cas montre un effet d'interaction opposé. **Ces résultats nous permettent d'affirmer que bien que nous détectons une modulation forte des effets locaux par les effets paysagers, nous ne validons pas l'hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage concernant la gestion des taux d'infestations des bioagresseurs. En effet, le bénéfice de la mise en œuvre de l'AB pour la gestion du taux d'infestations par les bioagresseurs ne s'est pas avéré être maximal dans les paysages de complexité intermédiaire.**

Concernant les services de régulation naturelle, l'effet d'interaction entre le système de culture local et la proportion d'habitats semi-naturels le plus marquant concernait la variabilité temporelle du service de régulation des œufs de tordeuses. Nous avons montré que la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage avait un impact négatif sur la stabilité du service de régulation d'autant plus fort qu'il était mesuré dans les parcelles en AC. Ces résultats montrent que la mise en œuvre de l'AB à une échelle locale bénéficie à la stabilité de la provision des services de régulation dans les paysages contenant une large proportion d'habitats semi-naturels. Or, dans la littérature, il a été montré que les bénéfices de la mise en œuvre de l'AB était plus élevés dans les paysages les plus simples concernant la biodiversité (Tuck *et al.*, 2014). **Ces résultats concernant les services de régulation naturelle ne sont pas donc pas en accord avec les prédictions faites par l'hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage.**

Enfin, dans les chapitres concernant l'analyse des communautés d'ennemis naturels, nous avons mis en évidence un plus grand nombre d'effets d'interactions entre les systèmes de culture locaux et la proportion d'AB comparé au nombre d'interactions observées entre le système de culture local et la proportion d'habitats semi-naturels. **De plus, l'ensemble des interactions observées ont des formes contrastées (positives ou négatives), et il est donc difficile, à ce stade, d'identifier globalement les patchs sources et les patchs puits, d'autant plus qu'ils varient très probablement en fonction des taxons. Nous pouvons cependant supposer que des flux importants d'ennemis naturels se produisent entre les patchs cultivés.** Par ailleurs, les rares interactions que nous avons mis en évidence entre le système de culture local et la proportion d'habitats semi-naturels ont mis en évidence que les bénéfices de l'AB conduite localement étaient d'autant plus forts qu'elle était mise en œuvre au sein de paysages complexes. **Ces résultats sont, à nouveau, peu en accord avec les prédictions de l'hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage.**

Globalement, le fait que la proportion d'AB soit un facteur environnemental plus structurant que la proportion d'habitats semi-naturels pour expliquer la structuration des communautés de prédateurs est sans doute l'un des résultats les plus significatifs de ce travail. Ceci montre bien que "l'hétérogénéité cachée" (*i.e.* pratiques dans le paysage) de la matrice agricole, qui a longtemps été mésestimée (Fahrig *et al.*, 2011; Vasseur *et al.*, 2013), influence très fortement la structuration des communautés et la provision des services de régulation des bioagresseurs. Cette hétérogénéité doit donc être prise en compte pour la conception de paysages viticoles moins dépendants de l'utilisation de produits phytosanitaires. De plus, comme le suggère l'hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage, les effets de l'AB sur le fonctionnement des agrosystèmes sont

bien modulés par le contexte paysager. Cependant, l'effet positif de l'AB ne s'est jamais avéré être maximal au sein des paysages simples, contrairement à ce que suppose cette hypothèse et la majorité des études l'ayant testée (Tscharntke *et al.*, 2012b; Tuck *et al.*, 2014).

II. QUELS SONT LES MECANISMES SOUS-JACENTS ?

II 1. QUEL ROLE DES HABITATS SEMI-NATURELS POUR LES COMMUNAUTES D'ENNEMIS NATURELS ET LES SERVICES DE REGULATION ?

Dans cette étude, nous avons montré que les habitats semi-naturels ne sont pas les éléments expliquant le plus les assemblages locaux d'ennemis naturels et les services de régulation naturelle des bioagresseurs (*i.e.* comparé aux systèmes de culture). Ceci peut s'expliquer par plusieurs processus non-exclusifs. Soit **les habitats semi-naturels ne jouent pas un rôle fort d'habitats sources** dans le paysage en fournissant des ennemis naturels aux agrosystèmes, c'est-à-dire qu'il n'y a, en réalité, pas ou peu d'échanges d'individus (*effet de débordement*) entre habitats semi-naturels et agrosystèmes viticoles. Ces potentiels échanges peuvent également être gommés par les filtres locaux liés aux pratiques agricoles notamment. Soit **les habitats semi-naturels ne fournissent pas ou fournissent moins de ressources** (*e.g.*, refuges, sites d'hivernation, hôtes alternatifs, ressources nutritives, micro-climat) permettant le maintien d'espèces d'ennemis naturels en comparaison des systèmes viticoles (Landis *et al.*, 2000; Bianchi *et al.*, 2006).

II 1 A. LES HABITATS SEMI-NATURELS NE SONT PAS DES SOURCES D'ENNEMIS NATURELS DANS LE PAYSAGE

Les habitats semi-naturels sont souvent considérés comme des sources d'ennemis naturels qui peuvent coloniser les milieux cultivés. Pour cela, ils doivent être plus productifs que les agrosystèmes et contenir des espèces dispersantes (Rand *et al.*, 2006; Mouquet *et al.*, 2003a; Blitzer *et al.*, 2012). De plus, il est nécessaire que les filtres locaux façonnant les assemblages d'espèces au sein des différents patchs ne soient pas trop forts pour permettre le maintien d'espèces pouvant se maintenir dans différents patchs (Leibold *et al.*, 2004).

Dans notre étude, nous n'avons pas évalué la productivité des habitats semi-naturels par rapport aux vignes mais nous avons fait l'hypothèse initiale qu'ils étaient plus productifs[1] comparés au vignoble. En général, les habitats cultivés ont une productivité moindre que les habitats non cultivés (Attwood *et al.*, 2008; Barnes *et al.*, 2014; Tscharntke *et al.*, 2016). De plus, dans les matrices viticoles, il existe des taxons qui possèdent de grandes capacités de dispersion, tels que des araignées, des chrysopes ou des carabes, qui devraient pouvoir se disperser entre différents types d'habitats au cours de l'année (den Boer, 1970; Bell *et al.*, 2005).

[1] Productif dans le sens où la biomasse qui s'y développe est plus importante que dans les agrosystèmes.

Cependant, il est possible que les filtres biotiques et abiotiques, agissant au sein des deux types d'habitats (cultivés et non cultivés), sélectionnent des espèces ayant des traits différents et pouvant réaliser l'ensemble de leur cycle au sein même de ces habitats. Ainsi, les assemblages d'espèces présents au sein des habitats semi-naturels pourraient être très différents des assemblages contenus au sein des patchs semi-naturels. Nichée dans la théorie des métacommunautés, cette dernière hypothèse correspond à une des hypothèses de Tscharntke *et al.* (2016) qui cherchent à identifier les raisons pour lesquelles les habitats semi-naturels ont parfois des effets neutres voire négatifs sur la provision des services de régulation. Ils suggèrent que les agrosystèmes pourraient être soumis à une intensité de gestion trop importante (*i.e.* filtres très sélectifs) ne permettant pas aux ennemis naturels de s'y maintenir. Il a par exemple été montré que les espèces spécialistes et les espèces généralistes sont globalement affectées de différentes manières par la complexité du paysage (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Les spécialistes répondent à des échelles spatiales de complexité paysagère plus fines que les généralistes, ce qui montre qu'ils perçoivent leur environnement de manière différente. En outre, du fait de la faible productivité des milieux agricoles, les agrosystèmes pourraient favoriser des espèces opportunistes comparées aux espèces présentes dans des écosystèmes plus anciens en raison d'une plus faible densité de proies. Il a notamment été démontré qu'un changement de l'hétérogénéité spatiale d'un milieu pouvait affecter le comportement alimentaire de certains arthropodes (Staudacher *et al.*, 2017).

Par ailleurs, il est tout à fait possible que l'effet positif de la proportion d'habitats semi-naturels sur l'augmentation de la richesse taxonomique des araignées soit simplement un processus aléatoire, sans que cet effet repose sur un effet de débordement fort entre habitat. En effet, les araignées, se dispersant par voie aérienne, pourraient de manière aléatoire se retrouver dans les vignes sans qu'elles puissent réellement s'y maintenir. Ce phénomène est d'autant plus probable que cet Ordre contient un très grand nombre d'espèces comparées aux autres groupes que nous avons échantillonnés.

Ainsi, étant donné le fort contraste d'intensité de gestion entre les milieux cultivés et non cultivés dans les paysages viticoles, nous pensons que le faible effet de la présence d'habitats semi-naturels sur la structure des ennemis naturels des vignobles peut provenir de la faible probabilité que les organismes venant des habitats semi-naturels puissent se maintenir dans les agrosystèmes.

II 1 B. LES HABITATS SEMI-NATURELS FOURNISSENT MOINS DE RESSOURCES QUE LES VIGNES

Les habitats semi-naturels peuvent fournir des refuges et des ressources aux ennemis naturels (Bianchi *et al.* 2006; Tscharntke *et al.*, 2016). En effet, il a été montré que les habitats semi-naturels pouvaient fournir des refuges ou des ressources aux ennemis naturels (Duelli et Obrist, 2003). La description de ce processus s'insère dans le cadre des concepts développés en écologie du paysage, suggérant que différents habitats pouvaient apporter des ressources complémentaires (*i.e.* complémentation) ou supplémentaires (*i.e.* supplémentation) à des organismes (Fahrig *et al.*, 2011). Ces effets ont déjà été observés pour un grand nombre de taxons (Bianchi *et al.*, 2006; Miyashita *et al.*, 2012; Miguet *et al.*, 2013). Au sein des paysages viticoles, étant donné la stabilité temporelle de l'agrosystème, il est

possible que les habitats semi-naturels fournissent une quantité relative de ressources moins importante que dans les paysages dominés par les cultures annuelles. Ainsi, l'habitat viticole pourrait fournir suffisamment de ressources, ce qui permettrait aux organismes de se maintenir tout au long de leur cycle de vie (Tscharntke *et al.*, 2016). Ce processus a déjà été mis en évidence pour les prairies cultivées (Batáry *et al.*, 2011). En effet, il a été démontré que les prairies bénéficiaient moins de l'augmentation de la complexité du paysage en terme de biodiversité comparées aux cultures annuelles (Batáry *et al.*, 2011). En région bordelaise, il a déjà été montré que l'abondance des carabes diminuait avec l'augmentation de la complexité du paysage, ce qui est ligne avec nos résultats (Rusch *et al.*, 2016b). **Ainsi, au vu de la littérature, nos résultats nous laissent à penser que les agrosystèmes viticoles, du fait de leur pérennité, pourraient fournir suffisamment de ressources et de refuges aux ennemis naturels. Ceci leur permettrait d'accomplir l'ensemble de leur cycle dans les vignes et donc d'être moins dépendants des habitats semi-naturels. L'implantation de vignobles étant très ancienne dans les paysages viticoles français, il est notamment possible que la biodiversité qui y évolue soit le fruit d'un long processus de sélection ayant conduit à des adaptations locales d'espèces présentes. Ces espèces auraient pu être avantagées par le fait d'accomplir l'intégralité de leur cycle de vie au sein des vignobles et ces stratégies auraient ainsi pu être sélectionnées.**

Pour résumer, il est très probable que l'intensité des pratiques culturales soit un filtre fort empêchant le maintien d'espèces provenant des habitats semi-naturels et que les agrosystèmes viticoles produisent suffisamment de ressources et de refuges permettant le maintien des ennemis naturels tout au long de leur cycle de vie. Ces deux processus nous permettent d'expliquer pourquoi les habitats semi-naturels ne sont pas les éléments structurant le plus les assemblages locaux des communautés d'ennemis naturels et les services qu'elles fournissent.

II 1 c. Ne pas negliger les potentiels effets benefiques des habitats semi-naturels sur d'autres composantes de la biodiversite

Nos résultats montrent que les habitats semi-naturels n'ont pas eu d'effets marqués sur la structure des communautés d'ennemis naturels et la régulation. Cependant, l'augmentation de la proportion en habitats semi-naturels dans un paysage s'est révélée être associée à la réduction significative du taux d'infestations de deux bioagresseurs. Ces résultats suggèrent que les habitats semi-naturels peuvent avoir un effet sur des composants de la biodiversité que nous n'avons pas suivi dans cette étude. Ils peuvent notamment servir de barrière à la dispersion d'espèces bioagresseurs (Plantegenest *et al.*, 2007). Enfin, il ne faut pas oublier que nous nous sommes seulement intéressés aux effets des habitats semi-naturels sur les communautés d'ennemis naturels et les conséquences en terme de régulation naturelle. Pourtant, ces habitats hébergent d'autres communautés, composantes importantes de la biodiversité, et qui sont à même de fournir une multitude d'autres services écosystémiques (Marshall et Moonen, 2002). Il a par exemple été montré que la proportion d'habitats semi-naturels pouvait augmenter la prédation assurée par les oiseaux en paysage viticole (Rusch *et al.*, 2017). De plus, concernant d'autres services, il a par exemple été démontré que la présence d'habitats semi-naturels favorisait la stabilité temporelle des services de pollinisation

(Garibaldi *et al.*, 2011). Les habitats semi-naturels assurent également d'autres fonctions dans la matrice agricole, telles que la rétention des produits phytosanitaires ou même la préservation des sols (Verchot *et al.*, 1997; de Snoo et de Wit, 1998).

Nos résultats ne montrent que peu d'effets positifs des habitats semi-naturels sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels ainsi que sur les services de régulation. Cependant, les habitats semi-naturels peuvent être impliqués dans la provision d'un grand nombre d'autres services que nous n'avons pas observés dans ce travail.

II 2. Effet du management local sur la biodiversite et les services

II 2 a. Impacts de la mise en œuvre de l'AB a l'echelle locale

Impact de l'AB sur la diversité et l'abondance des ennemis naturels et les services de régulation. Il a déjà été démontré qu'en moyenne, l'AB avait un effet positif sur l'abondance et la diversité des ennemis naturels (Bengtsson *et al.*, 2005; Fuller *et al.*, 2005; Hole *et al.*, 2005; Tuck *et al.*, 2014; Lichtenberg *et al.*, 2017). Son effet est cependant très variable en fonction des groupes étudiés (*e.g.* Martin *et al.*, 2016). Ces résultats sont généralement attribués à une intensité de pratiques moins forte dans les parcelles conduites en AB et à une disponibilité de ressources et de micro-habitats plus importante. Cependant, il n'existe pas de consensus concernant l'effet de l'AB à l'échelle parcellaire sur les services de régulation naturelle. Les études sur le sujet ont produit des résultats contrastés (*e.g.* Winqvist *et al.*, 2011; Maalouly *et al.*, 2013; Birkhofer *et al.*, 2016). L'absence de relation positive entre la diversité des ennemis naturels et les services de régulation a souvent été attribuée à des interactions négatives entre les ennemis naturels ou des effets d'échantillonnage défavorables (Letourneau *et al.*, 2009; Leibold *et al.*, 2017). Notre étude montre également une forte variabilité de réponse des groupes d'ennemis naturels en fonction du système de culture et montre que les services de régulation sont favorisés par l'AB.

Nous avons mis en évidence que l'abondance des ennemis naturels présents à la surface du sol était globalement plus importante dans les parcelles conduites en AB comparées aux parcelles conduites en AC. Cependant, la richesse taxonomique des ennemis naturels est globalement (si l'on considère tous les groupes d'ennemis naturels ensemble) plus importante pour les parcelles en AC. De plus, l'équitabilité des ennemis naturels est plus importante dans les parcelles en AC que dans les parcelles en AB indiquant des distributions plus homogènes en AC et plus asymétriques en AB. Ces résultats indiquent que l'AB profite plus à quelques espèces dominantes qu'à des espèces rares. Ainsi, une contribution forte des espèces dominantes aux services de régulations pourrait expliquer la réponse positive de la régulation naturelle à la mise en œuvre de l'AB localement. Nos interprétations sont à confirmer mais s'il s'avérait que les espèces dominantes contribuent fortement à expliquer les niveaux de régulation naturelle, cela supporterait "l'hypothèse de mass-ratio" suggérant que les espèces dominantes expliquent, à hauteur de leur abondance relative, le fonctionnement des écosystèmes (Grime *et al.*, 1998). Par ailleurs, nous avons peu de connaissances sur la contribution des espèces rares à la fourniture des services écosystémiques (*e.g.* Soliveres *et al.*, 2016b), la nature de ces relations reste donc à explorer.

Impact de l'AB sur la gestion des bioagresseurs. Les résultats obtenus dans le cadre de notre méta-analyse démontrent que ceux obtenus au vignoble concernant la bonne performance de la gestion des ravageurs et des pathogènes en AB ne sont pas dépendants de notre cas d'étude mais sont valides et robustes pour l'ensemble des types de culture à l'échelle globale. Ceci peut s'expliquer notamment par les effets d'un habitat local plus complexe (avec la présence d'un couvert végétal plus important), qui stimulerait les processus *bottom up* et *top down* impliqués dans le contrôle des bioagresseurs (Root, 1973 ; Letourneau *et al.*, 2009; Letourneau *et al.*, 2011; Figure 2). En effet, une plus grande abondance/diversité d'adventices au sein des cultures en AB pourrait accroître la difficulté des bioagresseurs à localiser leur hôte via des perturbations d'ordre physico-chimique, et pourrait augmenter l'abondance et la diversité des ennemis naturels, et donc, théoriquement les niveaux de régulation naturelle (Langelleto et Denno, 2004; Letourneau *et al.*, 2009; Letourneau *et al.*, 2011). Il a notamment été démontré que l'augmentation de la diversité et de l'abondance des plantes avait des effets positifs indirects sur les antagonistes tels que les prédateurs via l'augmentation de la diversité des phytophages (*i.e.* des proies alternatives; Scherber *et al.*, 2010).

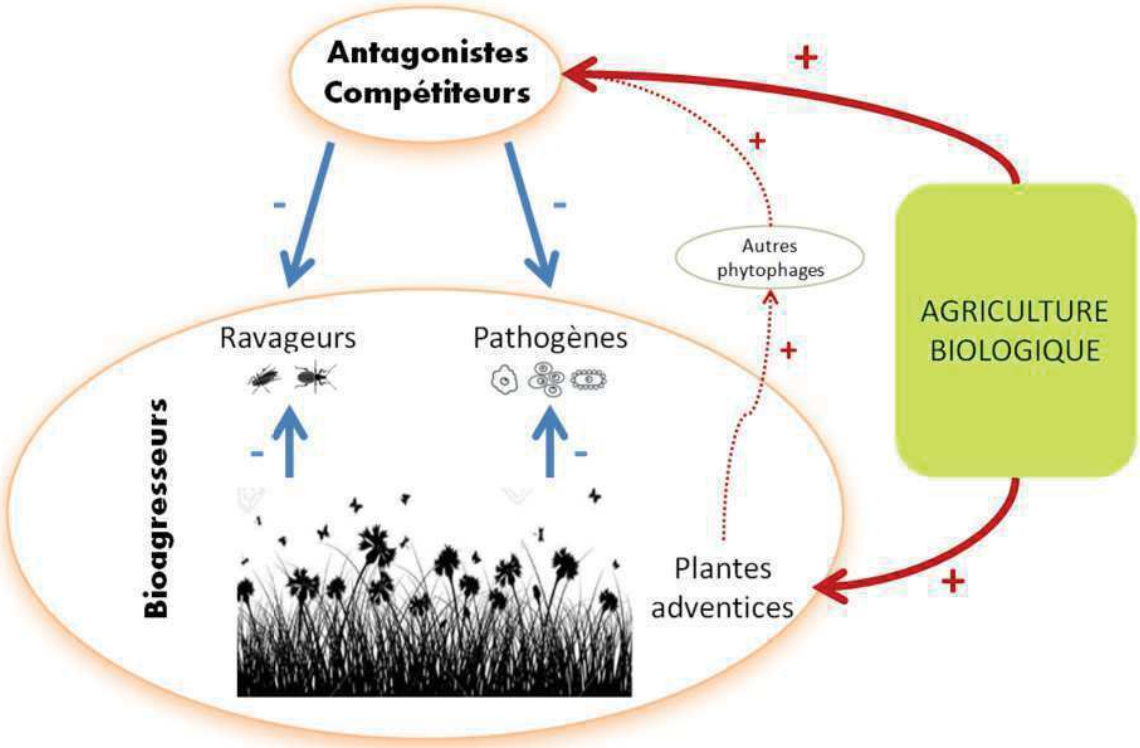


Figure 2 | Effet de l'AB sur la stimulation des processus *bottom up* et *top down* pour contrôler les taux d'infestations des pathogènes et des ravageurs.

Il est également possible que les produits phytosanitaires autorisés en AB aient des niveaux d'efficacité comparables aux produits phytosanitaires de synthèse (*e.g.* Nash *et al.*, 2010) voire même supérieurs. On peut également supposer que, comme les méthodes utilisées en AB reposent principalement sur des applications préventives, il est probable que les agriculteurs en AB fassent preuve d'une plus grande vigilance comparés aux agriculteurs en AC qui peuvent utiliser des produits phytosanitaires curatifs avec une bonne efficacité.

Les importances relatives des différents mécanismes (processus écologiques et traitements phytosanitaires) en jeu pourraient, cependant, varier en fonction de la pérennité de l'agrosystème. En effet, dans les cultures annuelles, les IFT moyens sont très faibles (presque nuls en AB et environ 4 en AC en France; Pillet *et al.*, 2014) ce qui suggère que l'augmentation de la complexification spatio-temporelle du milieu en AB, par augmentation de la couverture végétale, pourrait être plus importante (Clark *et al.*, 1999). De plus, il a été démontré que la rotation des cultures et leur diversité étaient généralement plus élevées dans les fermes certifiées en AB (Pimentel *et al.*, 2005). Les processus écologiques impliqués dans la gestion des bioagresseurs sont donc fortement stimulés en AB dans les cultures annuelles.

En revanche, dans les cultures pérennes, les milieux sont en général plus complexes, avec des couverts végétaux plus importants qui entrent beaucoup moins en compétition avec la culture. En outre, au sein des cultures pérennes, les IFT sont beaucoup plus élevés en AB et en AC (comparés aux cultures annuelles). De ce fait, même si le milieu est plus complexe en AB, c'est l'efficacité de l'application des produits phytosanitaires qui pourrait être le levier majeur de la gestion efficace des ravageurs et pathogènes dans les cultures pérennes. Pour autant, il ne faut pas négliger le rôle que peut jouer le couvert végétal au sein des vignobles, qui peut être associé positivement à la réduction du taux d'infestation par les tordeuses de la vigne (Rusch *et al.*, 2017).

II 2 B. Au de la de l'effet systeme de culture: Impacts des pratiques a l'echelle de l'itineraire technique

Au delà de l'effet des systèmes de culture, nous avons identifié des pratiques et conditions locales qui influencent la structure des communautés de la provision de services. L'IFT, l'âge des parcelles et le niveau de rendement ont eu des effets significatifs sur la structure des communautés et sur la provision des services de régulation alors que l'intensité du travail du sol ne s'est pas révélée être un facteur important.

Nous avons mis en évidence que l'IFT a eu un effet négatif sur l'abondance des araignées échantillonnées dans le feuillage et sur la régulation des œufs de tordeuses alors qu'il a eu un effet positif sur la richesse spécifique des staphylins. Des effets négatifs de l'utilisation de produits phytosanitaires ont déjà été démontrés chez les araignées (Pasquet *et al.*, 2016) et des effets neutres des insecticides ont déjà été mis en évidence pour les staphylins (Everts *et al.* 1989; Holland *et al.*, 2000). De ce fait, des sensibilités variables face à l'utilisation des produits phytosanitaires peuvent ainsi conduire à des réponses contrastées des ennemis naturels. Ces résultats laissent également penser que les arthropodes évoluant à la surface du sol (d'autant plus nocturnes), pourraient être moins exposés que les arthropodes évoluant dans le feuillage. Par ailleurs, la relation négative que nous avons détectée entre les niveaux de régulation des œufs de tordeuses et l'IFT suggère que concilier la stimulation des services de régulation et l'utilisation de produits phytosanitaires n'est peut-être pas la stratégie la plus facile à mettre en œuvre, comme cela a été proposé dans le cadre de l'intensification écologique (Bommarco *et al.*, 2013).

L'âge des parcelles a eu un effet positif sur la richesse taxonomique des ennemis naturels de la surface du sol et sur la taille moyenne des araignées présentes dans le feuillage.

Ainsi, les parcelles plus anciennes pourraient héberger des espèces bien adaptées aux micro-conditions locales et des espèces ayant des capacités de dispersion importantes. Ces résultats suggèrent également que les parcelles les plus anciennes pourraient favoriser le développement d'individus de plus grande taille, comme il a été montré dans la littérature (Gámez-Viruès *et al.*, 2015). Nous n'avons pas détecté d'effet de saturation (nombre maximum d'espèces pouvant être hébergées par un milieu) lié à l'âge des parcelles, ce qui suggère que des niches pourraient encore être vacantes dans les vignobles les plus anciens (Mouquet *et al.*, 2003b). Ces effets fortement structurant de l'âge des agrosystèmes a été mis en évidence dans d'autres études empiriques conduites en prairies (Siemann *et al.*, 1999; Le Provost *et al.*, 2017).

Le rendement a également été un facteur structurant fortement les communautés d'ennemis naturels et la provision des services. Ses effets sur la richesse taxonomique des communautés d'ennemis naturels de la surface du sol ont toujours été négatifs, ce qui signifie qu'il existe bien un trade-off entre l'optimisation du rendement et la préservation de la biodiversité au sein des vignobles, comme il a déjà été mis en évidence dans des cultures annuelles (German *et al.*, 2017). Ces résultats supposent donc qu'un ensemble de pratiques favorisant la productivité des vignobles conduisent à une relation négative entre la biodiversité et la productivité.

Par ailleurs, nous n'avons pas mis en évidence d'effet fort de l'intensité de travail du sol, ni sur la fourniture de services de régulation, ni sur la structure des communautés d'ennemis naturels (excepté un seul effet négatif sur l'abondance des araignées présentes dans le feuillage), contrairement à d'autres études (Thorbek et Bilde, 2004; Sharley *et al.*, 2008). Une explication possible pourrait provenir du fait que nous n'avons pas construit le dispositif expérimental avec cet objectif et que la gamme de variation de l'intensité du travail sol dans notre dispositif n'est pas suffisamment large pour permettre d'observer des effets sur la biodiversité et la régulation.

Notre étude a révélé que des éléments de l'itinéraire technique tels que l'utilisation de produits phytosanitaires ont des effets plutôt ponctuels et assez variables sur les communautés d'ennemis naturels et les services de régulation. Cependant, nos résultats indiquent qu'à l'échelle locale il semblerait que ce soit plutôt des combinaisons de pratiques (effet « systèmes de culture ») plutôt que des éléments de l'itinéraire technique seuls qui façonnent les communautés d'ennemis naturels et les services de régulation. Globalement, nos résultats sont cohérents avec les résultats de trois études récentes ayant montré que la dichotomie entre AB et AC avait du sens pour expliquer la structure des communautés d'ennemis naturels ou les niveaux de régulation naturelle des ravageurs. Une description plus fine des pratiques agricoles peut donc permettre de comprendre des réponses parfois idiosyncratiques (Gosme *et al.*, 2012; Renaud-Gentié *et al.*, 2014; Puech *et al.*, 2014).

II 3. L'HETEROGENEITE "CACHEE" DOIT ETRE PRISE EN COMPTE POUR LA CONCEPTION DE PAYSAGES VITICOLES

Sur la base de nos analyses, nous avons montré que les échanges d'ennemis naturels entre habitats semi-naturels et agrosystèmes viticoles semblaient peu importants, ce qui nous a permis d'émettre l'hypothèse que les services de régulation naturelle étaient principalement assurés par des espèces agrobiontes. Parallèlement, nous avons montré que la proportion d'AB était un facteur structurant la distribution des communautés d'ennemis naturels et la fourniture des services de régulation. Ces résultats mettent en évidence le rôle majeur de "l'hétérogénéité cachée", générée par la diversité des pratiques agricoles appliquées dans les paysages agricoles, sur les dynamiques de la biodiversité et les foncions qu'elle assure. Ces résultats sont importants car la prise en compte des pratiques agricoles à l'échelle des paysages a longtemps été ignorée dans les études en écologie du paysage et un manque de connaissance important existe dans la littérature sur le sujet. En effet, ces études se sont principalement, et historiquement, concentrées sur les effets des habitats semi-naturels sur la biodiversité et les services écosystémiques (Tscharntke *et al.*, 2005; 2012b; Fahrig *et al.*, 2011). Nous pensons que la prise en compte de ces facteurs permettrait d'expliquer, pour partie, l'importante variabilité observée dans les études examinant le lien entre contexte paysager et régulation naturelle (Rusch *et al.*, 2016a) et donc d'améliorer le pouvoir prédictif de ces approches. **Nous apportons une preuve empirique que l'hétérogénéité spatiale générée par les pratiques agricoles doit être prise en compte pour la compréhension des dynamiques de la biodiversité dans les paysages agricoles et la conception de paysages agricoles fonctionnels.**

L'hétérogénéité cachée, façonnée par les pratiques culturales à l'échelle des paysages, crée **des dynamiques sources-puits** et **des effets de concentration-dilution** entre les différents patches cultivés (Vasseur *et al.*, 2013). La nature de ces relations peut varier en fonction du temps, du contexte paysager (Vasseur *et al.*, 2013) et du taxon d'intérêt (Gabriel *et al.*, 2010). L'ensemble des études ayant cherché à évaluer l'effet de la proportion d'AB ont notamment mis en évidence **une grande variabilité dans les effets** (Tableau 1).

Ainsi, dans les trois études qui ont été conduites sur les communautés végétales, l'effet de la proportion d'AB sur la diversité des plantes apparait toujours positif. Il est même suggéré par Henckel *et al.* (2015) et Petit *et al.* (2016) que les parcelles conduites en AB seraient probablement des sources pour les parcelles conduites en AC. Par ailleurs, la densité des adventices serait davantage expliquée par des pratiques locales que par la composition du paysage (Petit *et al.*, 2016). En ce qui concerne les quatre études s'étant focalisées sur les pollinisateurs, la proportion d'AB dans le paysage a toujours eu un effet positif (ou nul) sur la diversité et l'abondance des pollinisateurs. **Ainsi, la proportion d'AB semble avoir un effet positif sur la diversité des plantes, les parcelles conduites en AB pourraient même jouer le rôle de sources pour les plantes. Concernant les pollinisateurs, les parcelles conduites en AB pourraient fournir plus de ressources (i.e. plus de plantes). De ce fait, l'effet positif de la proportion d'AB pourrait donc être du à un effet de concentration des ressources pour ce groupe (Rundlöf *et al.*, 2008a,b).**

Concernant les études qui se sont intéressées à l'effet de la proportion d'AB sur l'abondance ou la diversité des ennemis naturels et les services de régulation, les résultats apparaissent moins tranchés. La proportion d'AB a eu un effet positif sur la diversité des parasitoïdes (Inclán *et al.*, 2015), pas d'effet sur différents groupes de prédateurs (Puech *et al.*, 2015) ou d'omnivores (Diekötter *et al.*, 2010; 2016), et pas d'effet sur la prédation des graines d'adventices (Diekötter *et al.*, 2010; Tableau 1). Les résultats de notre travail sont en accord avec ces résultats issus de la littérature, très variables en fonction des groupes. Nous avons, par exemple, montré que la proportion d'AB dans le paysage augmentait les services de régulation des graines alors qu'elle avait plutôt un impact négatif sur l'abondance des carabes[2]. Ces résultats suggèrent donc que les services sont rendus par un nombre restreint d'espèces.

Par ailleurs, nos résultats ont mis en évidence qu'il existait de nombreuses interactions entre la proportion d'AB dans le paysage et le système de culture local sur les communautés d'ennemis naturels et les régulations, ce qui suggère des mouvements d'individus importants entre parcelles cultivées. Gabriel *et al.* (2010), s'intéressant aux communautés de syrphes dans les paysages agricoles, suggèrent que les parcelles conduites en AB pourraient être des sources d'individus pour les parcelles conduites en AC. Les prédateurs pourraient peut-être bénéficier de conditions plus favorables (i.e. plus de proies liées à l'augmentation du couvert végétal, plus de matière organique et pas de produits phytosanitaire de synthèse) au sein des parcelles en AB sans qu'ils soient suffisants pour pouvoir être observer à l'échelle d'un paysage (voir Schreber *et al.*, 2010; Schneider *et al.*, 2014).

Il est difficile à ce jour d'identifier les habitats sources et les habitats puits ainsi que de quantifier les effets de concentration-dilution entre les patches cultivés pour l'ensemble des groupes dans notre travail. Cependant, les résultats obtenus concernant l'analyse de la structure fonctionnelle des communautés d'araignées laisse à penser que la proportion d'AB pourrait permettre de maintenir de la diversité fonctionnelle au sein des paysages viticoles. Ainsi, des analyses complémentaires, concernant les réponses de taxons cibles ou indicateurs sont indispensables pour nous aider à comprendre dans le détail les dynamiques sources-puits entre les différents patchs cultivés.

[2] Les carabes sont connus pour êtres des organismes fortement impliqués dans la régulation des graines dans les paysages agricoles (Kulkarni *et al.*, 2015; 2017)

Tableau 1 | Liste des études ayant analysé les effets de la proportion d'AB dans le paysage sur la biodiversité et les services écosystémiques. La colonne "effet" rapportent la nature des effets de la proportion d'AB dans le paysage sur les objets d'étude: positifs (+), négatifs (-), neutres (0), positifs et négatifs (+/-).

Autheurs	Année	Journal	L'objet de l'étude	Effet
Holzschuh *et al.*	2008	*Oïkos*	pollinisateurs	+
Rundlöf *et al.*	2008	*Journal of Applied Ecology*	pollinisateurs	+
Rundlöf *et al.*	2008	*Biological Conservation*	pollinisateurs	+
Ricci *et al.*	2009	*Landscape Ecology*	bioagresseur (ravageur)	0
Diekötter *et al.*	2010	*Agriculture, Ecosystems and Environment*	prédateurs, décomposeurs, omnivores, services	+/-
Gabriel *et al.*	2010	*Ecology Letters*	plantes, arthropodes, oiseaux, pollinisateurs	+/-
Gosme *et al.*	2012	*Agriculture, Ecosystems and Environment*	bioagresseurs (pathogènes et ravageurs)	-
Henckel *et al.*	2015	*Proceeding of the Royal Society B*	plantes	+
Inclán *et al.*	2015	*Journal of Applied Ecology*	parasitoïdes	+
Puech *et al.*	2015	*Landscape Ecology*	prédateurs	0
Diekötter *et al.*	2016	*Agricultural and Forest Entomology*	omnivores	+
Petit *et al.*	2016	*Agriculture, Ecosystems and Environment*	plantes	+

Pour conclure concernant les effets de la proportion d'AB, nous avons montré que la proportion d'AB ne s'est jamais avérée être un facteur expliquant les taux d'infestations des bioagresseurs. Ces résultats rendent peu prégnante l'hypothèse selon laquelle les parcelles conduites en AB profiteraient de la protection de synthèse épandues par leurs voisins en AC ("hypothèse du parapluie chimique"). La littérature disponible à l'heure actuelle suggère que l'augmentation de la proportion d'AB pourrait entrainer des niveaux de populations de bioagresseurs plus important en raison de pratiques agricoles et de conditions d'habitats pouvant profiter au développement des bioagresseurs (Adl *et al.*, 2011; Bianchi *et al.*, 2013). Cependant, ces résultats issus d'études utilisant des approches par modélisation dans des paysages agricoles dominés par les cultures annuelles émettent l'hypothèse sous-jacente que les pratiques utilisées en AB seraient moins performantes que les pratiques utilisées dans le cadre de l'AC, ce qui n'est clairement pas le cas dans notre étude. Pour rappel, nous avons mis en évidence que la gestion des bioagresseurs dans les parcelles conduites en AB et en AC étaient d'efficacité similaire.

III. IMPLICATIONS ET LIMITES DE CE TRAVAIL

Implications de notre travail concernant l'organisation spatiale des paysages viticoles. Nous avons montré que la proportion d'habitats semi-naturels était un facteur moins structurant que la proportion d'AB. Nous avons cependant observé quelques interactions significatives entre le système de culture local et la proportion d'habitats semi-naturels. Ces résultats concernant les interactions entre le système de culture local et la proportion d'habitats semi-naturels ne supportent pas l'hypothèse de la complexité intermédiaire du paysage (Tscharntke *et al.*, 2005; Concepción *et al.*, 2008). Nous avons seulement observé un cas (taux d'infestation des cochenilles) pour lequel l'AB semblait plus favorable dans les

milieux simples que dans les milieux plus complexes. Sinon, concernant le taux d'infestation de l'érinose, la stabilité du taux de régulation des œufs de tordeuses et l'abondance ou la diversité des ennemis naturels, nous avons observé que l'AB locale était d'autant plus bénéfique dans les paysages complexes que dans les paysages simples. Ces résultats suggèrent donc que, malgré un pool d'espèces plus important dans les paysages complexes, la mise en œuvre de l'AB a tout de même présenté des avantages dans ces paysages. De plus, nos résultats concernant les effets synergiques entre la proportion d'agriculture et la proportion d'habitats semi-naturels sur la structure des communautés d'ennemis naturels suggèrent également que les bénéfices de la mise en œuvre de l'AB seraient plus importants au sein des paysages complexes pour certains taxons. **Pour ces raisons, nos résultats suggèrent que les bénéfices de la mise en œuvre de l'AB, seule, est un bon levier pour stimuler la régulation naturelle. Cependant, pour les paysages viticoles, sa mise en œuvre au sein de paysages complexes pourrait être plus bénéfique que sa mise en œuvre au sein de paysages simples, contrairement à ce qui a été montré dans la littérature pour tous types de culture (Tuck *et al.*, 2014).**

Nous avons majoritairement observé des relations négatives entre le rendement et les services ou la diversité des ennemis naturels ce qui suggère qu'il existe un trade-off entre la productivité et la préservation de la biodiversité dans ces paysages viticoles. Cependant, une des limites de notre étude est de ne pas avoir pu décrire les communautés au sein des habitats semi-naturels, ce qui nous empêche de réellement conclure sur les effets des stratégies de partage des terres ou de la séparation des terres en terme de préservation de la biodiversité et des services. A titre d'exemple, Schneider *et al.* (2014) ont présenté des résultats issus de 205 fermes en Europe et en Afrique et ont montré que le bénéfice de la mise en œuvre de l'AB à l'échelle du champ ne se retrouvait pas l'échelle de la ferme. Les effets des habitats semi-naturels sur la biodiversité étaient beaucoup plus forts que ceux des systèmes de culture. La conduite d'études similaires, conduites à l'échelle des paysages et intégrant la caractérisation des communautés et des services dans l'ensemble des habitats, est donc indispensable pour établir les stratégies optimales de gestion des paysages agricoles conciliant productivité et préservation de la biodiversité.

Implication concernant l'objectif de réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires. Dans la littérature, nous n'avons pas trouvé de comparaisons directes d'IFT entre systèmes en AB ou en AC mais il a été montré qu'en moyenne, le nombre d'applications de produits phytosanitaires était plus faible en AB qu'en AC (Pillet *et al.*, 2014; Schneider *et al.*, 2014). La gestion des bioagresseurs en vigne est donc en accord avec la littérature. Il a également été montré que des réductions de l'utilisation de produits phytosanitaires pouvaient atteindre 50% sans qu'il n'y ait de conséquences sur le rendement (Hossard *et al.*, 2014; Gaba *et al.*, 2016; Lechenet *et al.*, 2017). **Ainsi, l'AB semble être plus performante que l'AC pour atteindre l'objectif strict de la réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires au vignoble.**

Pour autant, l'IFT est un indicateur de niveau de pression phytosanitaire et en aucun cas un indicateur d'impact environnemental des pratiques phytosanitaires. De plus, il ne tient pas compte de la toxicité des produits ou de leur rémanence. A ce titre, le cuivre, utilisé comme fongicide, peut s'accumuler dans les sols (Brun *et al.*, 1998) et avoir des effets

négatifs directs sur la faune du sol et indirects sur les processus écologiques tels que la décomposition de la matière organique (Bogomolov *et al.*, 1996; Bünemann *et al.*, 2006). Ainsi, si l'objectif sous-jacent à la réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires concerne la réduction de leurs effets toxiques sur la biodiversité et la santé humaine (Alavanja *et al.*, 2004; Jones *et al.*, 2013), la toxicité et la rémanence des produits utilisés doivent être prises en compte. Une étude récente démontre d'ailleurs que l'omniprésence des produits phytosanitaires au sein de tous les écosystèmes doit être considérée comme un déterminant majeur du changement global (Bernhardt *et al.*, 2017). De ce fait, les méthodes employées en AB sont à analyser attentivement et doivent évoluer vers de nouvelles approches probablement moins dépendantes de l'utilisation de cuivre[3].

Ainsi, les performances de l'AB à l'échelle parcellaire en terme de gestion des pathogènes et des ravageurs apparaissent égales voir supérieures aux performances des systèmes en AC. Nos résultats suggèrent une forte dépendance des performances entre types de bioagresseurs (animaux, pathogènes et adventices), basée sur les effets positifs d'un couvert végétal (adventices) plus complexe. Ainsi, les adventices peuvent restreindre la productivité de certains systèmes mais pourraient par ailleurs contribuer de manière significative à la régulation des pathogènes et des animaux ravageurs. Des travaux complémentaires sur les effets ascendants du maintien des communautés d'adventices sur les niveaux trophiques supérieurs ainsi que sur la nuisibilité réelle des différents groupes de bioagresseurs apparaissent donc comme des pistes importantes pour poursuivre ce travail. De plus, nous avons mis en évidence qu'une utilisation plus parcimonieuse de l'utilisation des produits phytosanitaires ne nuirait en rien à la productivité des systèmes viticoles.

Autres limites de l'étude. Une des limites de notre étude concerne la gamme de variation du gradient de proportion d'AB dans le paysage exploré dans notre dispositif expérimental. En effet, elle varie entre 0% et 25%. Il nous est donc impossible d'extrapoler nos résultats et de faire des prédictions sur les effets de l'expansion de l'AB sur les communautés d'ennemis naturels et de bioagresseurs au delà de ce seuil. De plus, notre étude et ses conclusions reposent sur les données acquises lors d'une seule année d'échantillonnage, ce qui implique que ces résultats doivent être validés sur plusieurs années pour prendre en compte la variabilité inter-annuelle dans les processus observés.

En outre, à ce jour, nous n'avons pas précisément identifié les ennemis naturels prédateurs agissant réellement sur la régulation naturelle des bioagresseurs de la vigne. Ceci ajoute probablement du bruit concernant les interprétations que nous pouvons faire autour des relations entre la structure des communautés d'ennemis naturels et les niveaux de services de régulation. Cependant, ce volet est la perspective phare de notre étude et est détaillé ci-après.

Enfin, la dernière limite majeure de notre travail concerne notre difficulté à identifier les sources et les puits au sein de la matrice agricole, notamment en raison du grain d'analyse

[3] Une étude collective vient d'ailleurs d'être réalisée à l'INRA pour discuter des alternatives à l'utilisation du cuivre et met l'accent sur le développement de 1) préparations naturelles biocides, 2) agents microbiologiques de lutte biologique, 3) résistances variétales, 4) stimulateurs de défense naturelles des plantes, 5) isothérapie, préparations homéopathiques et biodynamiques (Andviron *et al.*, 2017).

que nous avons choisi. Nous avons analysé les effets des facteurs environnementaux sur la communauté d'ennemis naturels considérée à l'échelle de l'année. Une description des communautés d'ennemis naturels à l'échelle de chaque campagne, couplée à une estimation du turn-over des communautés tout au long de l'année aurait probablement pu nous permettre de décrire un peu plus finement les mouvements des organismes au sein de la matrice agricole.

IV. PERSPECTIVES

IV 1. A COURT TERME

Les perspectives à court terme de ce travail ne sont que la continuité du travail engagé pendant cette thèse et était déjà envisagé au début de la thèse (Figure 3).

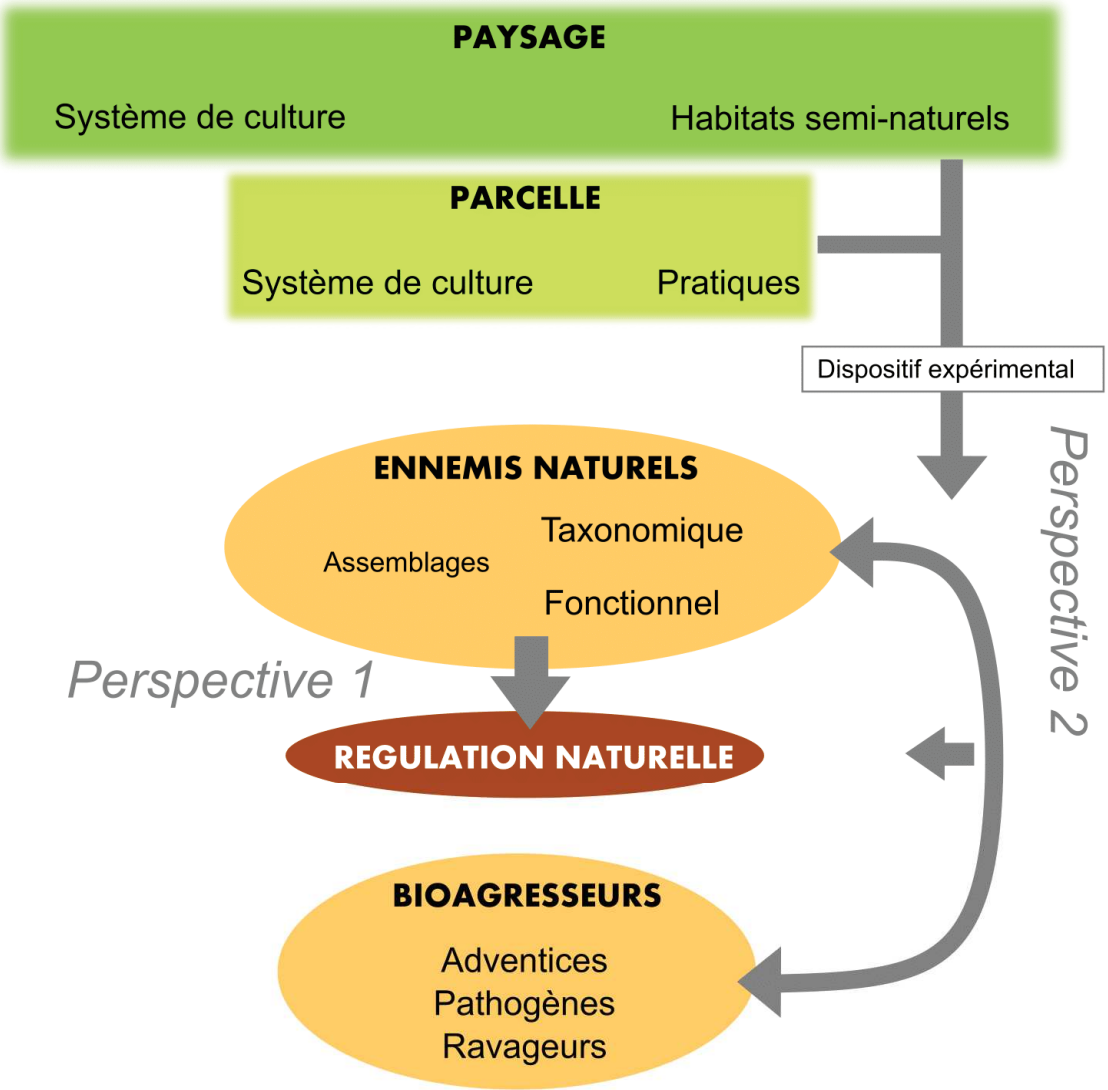


Figure 3 | Schéma permettant de situer les deux perspectives à court terme que nous nous proposons d'explorer à l'issue de ce travail.

IV 1 a. Relation entre la composition des ennemis naturels et les services de regulation naturelle

Nous avons évoqué à plusieurs reprises que la composition de la communauté d'ennemis naturels était un facteur pouvant expliquer la variabilité de la fourniture des services de régulation (Bannar-Martin *et al.*, 2018). Ainsi, la première perspective de cette thèse consiste à explorer comment différentes facettes de la structure des communautés d'ennemis naturels affectent les services de régulation naturelle des bioagresseurs. En effet, sur ce point différentes analyses sont à envisager. Tout d'abord, nous souhaiterions poursuivre en explorant quelle part de variabilité des services de régulation naturelle les descripteurs d'ordre taxonomique, et notamment le nombre d'espèces, la distribution relative des espèces, la composition des communautés ou leurs abondances, permettent d'expliquer. Ensuite, dans un second temps, nous explorerons comment les caractéristiques fonctionnelles (mono-trait ou multi trait) affectent les niveaux de régulation et leur stabilité temporelle. En effet, en plus de la variabilité taxonomique des communautés, la diversité des traits et leurs distributions dans les communautés sont supposées affecter fortement les interactions trophiques et les niveaux de régulation. L'idée serait donc de renforcer/prolonger les analyses présentées dans le chapitre 5. Par ailleurs, nous chercherons également à mettre en évidence les impacts relatifs des espèces dominantes et des espèces rares sur les niveaux de régulation. Nous pourrons ainsi statuer au sujet de notre hypothèse concernant la contribution plus importante des espèces dominantes à expliquer les taux de régulation. De plus, nous pensons qu'il serait intéressant de développer une approche visant à identifier des espèces indicatrices des niveaux de régulation naturelle. En effet, des méthodes récentes permettant la mise en évidence d'espèces indicatrices de niveau de fonction ont été développées et il serait intéressant de les appliquer sur nos jeux de données. Enfin, en plus de l'analyse de la diversité alpha, nous estimons qu'il serait intéressant d'analyser la diversité Béta pour notamment explorer les effets du turn-over des communautés d'ennemis naturels (diversité ß temporelle) pour chaque parcelle sur les niveaux de régulation et leur stabilité temporelle. Ces approches pourront également nous permettre de décrire plus finement la réponse des ennemis naturels à la composition du paysage et au système de culture local.

IV 2. Reconstruire les reseaux trophiques

Les pratiques culturales locales ainsi que l'intensification de l'exploitation des paysages agricoles modifient la structure des réseaux trophiques (Macfadyen *et al.*, 2009; Gagic *et al.*, 2012; Lohaus *et al.*, 2013; Tylianakis *et al.*, 2007). Par exemple, Macfadyen *et al.* (2011) ont observé une diminution du nombre de liens entre les modules d'un réseau hôtes-parasitoïdes dans des agrosystèmes conduits en AC, comparés à des réseaux établis dans des agrosystèmes conduits en AB. Une modification de la structure des réseaux trophiques impacte les services de régulation tels les taux de parasitisme (Montoya *et al.*, 2003; Tylianakis *et al.*, 2007). Cependant, à ce jour très peu d'études se sont intéressées aux réseaux trophiques entre proies et prédateurs au sein des agrosystèmes (e.g. Mollot *et al.* 2014) alors que leur compréhension peut représenter un levier fort de la stimulation des services de régulation naturelle (Bohan *et al.*, 2013). Très peu d'études ont cherché à analyser de manière empirique l'effet du contexte paysager sur la structure de ces réseaux trophiques alors que ces

questions animent fortement la communauté scientifique (Pellissier *et al.*, 2017). Ces manques proviennent en partie de la difficulté technique qu'est la détermination du régime alimentaire des prédateurs (Kamenova, 2013; Pompanon, 2012). Ainsi, une perspective de ce travail serait de produire des connaissances autour de la structure des réseaux trophiques au sein des agrosystèmes viticoles le long de nos différents gradients environnementaux. Ce travail a d'ailleurs déjà commencé car il représentait un des objectifs initiaux. En raison de l'ampleur de la tâche et du travail important de mise au point préalable, ce travail n'a pu être conduit à terme et intégré dans ce manuscrit. L'objectif était de reconstruire les interactions trophiques entre les principales espèces d'ennemis naturels et de ravageurs et de caractériser les motifs limitant la régulation naturelle au sein des réseaux trophiques. Les questions sous-jacentes étaient : La proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage et le système de culture local ont-ils un impact sur la structure des réseaux trophiques? La structure des réseaux trophiques impacte-t-elle les niveaux de régulation naturelle? Notre hypothèse principale était que la complexité du paysage et/ou les pratiques de l'AB affecteraient la structure des réseaux trophiques à travers leurs effets positifs sur le nombre d'espèces de prédateurs et leur équitabilité. Ces changements pourraient entrainer une plus grande modularité et une plus grande stabilité dans les réseaux d'interactions trophiques. Par ailleurs, ce travail, une fois mené à terme, nous permettra d'identifier la communauté d'ennemis naturels réellement impliquée dans la régulation des bioagresseurs de la vigne ainsi que les situations favorisant la prédation intra-guilde et donc limitant les niveaux de régulation naturelle. Pour répondre à ces questions et tester nos hypothèses, nous avons souhaité développer une approche par metabarcoding que nous détaillons dans l'encadré 1 ci-après.

A terme, il sera également question de mettre en lien les approches reposant sur la reconstruction des réseaux trophiques et les approches fonctionnelles car il a déjà été démontré que le rôle occupé par une espèce au sein du réseau trophique pouvait être mis en relation avec l'originalité fonctionnelle de l'espèce (Coux *et al.*, 2016). Ceci pourrait nous permettre d'identifier des taxons clefs (répondant à différentes caractéristiques paysagères et locales) pour le maintien de réseaux trophiques opérationnels dans les agrosystèmes.

Encadré 1 : Méthodologie utilisée pour reconstituer les réseaux trophiques (Figure 4)

En parallèle de la campagne de prélèvement effectuée en 2015, nous avons également capturé des prédateurs et omnivores sur 10 parcelles avec l'objectif de reconstituer les réseaux trophiques. Ces 10 parcelles appartiennent à cinq couples de parcelles se répartissant le long du gradient d'habitats semi-naturels seulement (proportion d'AB proche de zéro). Nous avons capturé plus de 600 arthropodes par battage et chasse à vue. Les piégeages ont eu lieu sur l'intégralité des 24h d'une journée pour avoir une vision plus représentative des réseaux d'interactions.

Nous avons ensuite pesé 10 individus appartenant aux espèces les plus abondantes et nous avons calculé la contribution à la biomasse totale de chacun de ces taxons. Ensuite, nous avons sélectionné les taxons contribuant le plus à la biomasse totale en établissant un seuil minimal de 10 individus prélevés par taxon pour une parcelle donnée. Au final, nous avons sélectionnés 3047 individus appartenant à six taxons majeurs constituant la faune d'arthropodes des vignobles.

Pour décrire le régime alimentaire de ces individus, nous avons décidé d'utiliser une approche par séquençage haut débit. Pour cela, nous avons extrait l'ADN de ces individus et réalisé des amplifications sur deux zones de type minibarcode (156 et 157 paires de bases). Ces zones sont localisées sur les gènes 16S et CO1 (Clarke *et al.*, 2014; Zeale *et al.*, 2011). Nous avons choisi deux zones différentes afin de maximiser la détectabilité des proies dans les tractus digestifs des individus.

En parallèle, nous avons construit une base de séquences de référence qui regroupe 194 taxons arthropodes les plus abondants en vignobles et vergers de pommiers*. Deux stratégies ont été développées pour la mise au point de cette base. Une première approche par screening relativement exhaustif des séquences disponibles pour les taxons ciblés et les gènes CO1 et 16S dans les bases de données publiques (BOLD, Genbank). L'analyse de ces données nous ont permis d'établir une liste de taxons pour lesquels suffisamment d'informations fiables étaient disponibles et directement utilisables pour une approche de mini-barcoding. Nous avons également eu recours à une approche complémentaire d'extraction d'ADN et séquençage du gène CO1 (Folmer *et al.*, 1994) et du gène 16S (Simon *et al.*, 1994) pour les taxons sur lesquels aucune information n'existe par ailleurs ou sur lesquels nous souhaitions obtenir une référence locale.

Ce travail a été réalisé en collaboration avec Pascale Roux et Daciana Papura qui ont pris en charge la partie technique de biologie moléculaire. Adrien Rusch a également fortement contribué sur la stratégie générale et sur le plan théorique.

* Le travail a été conduit dans le cadre du projet QUINTRO en collaboration avec Pierre Franck et Jérôme Solivares (INRA Avignon), Jean-Claude Streito (INRA Montpellier), Elsa Canard (INRA de Rennes). C'est pour cette raison que la banque de séquences contient des espèces présentes dans les vignobles bordelais et dans les vergers de pommier. Certains taxons sont communs aux deux types d'agrosystèmes.

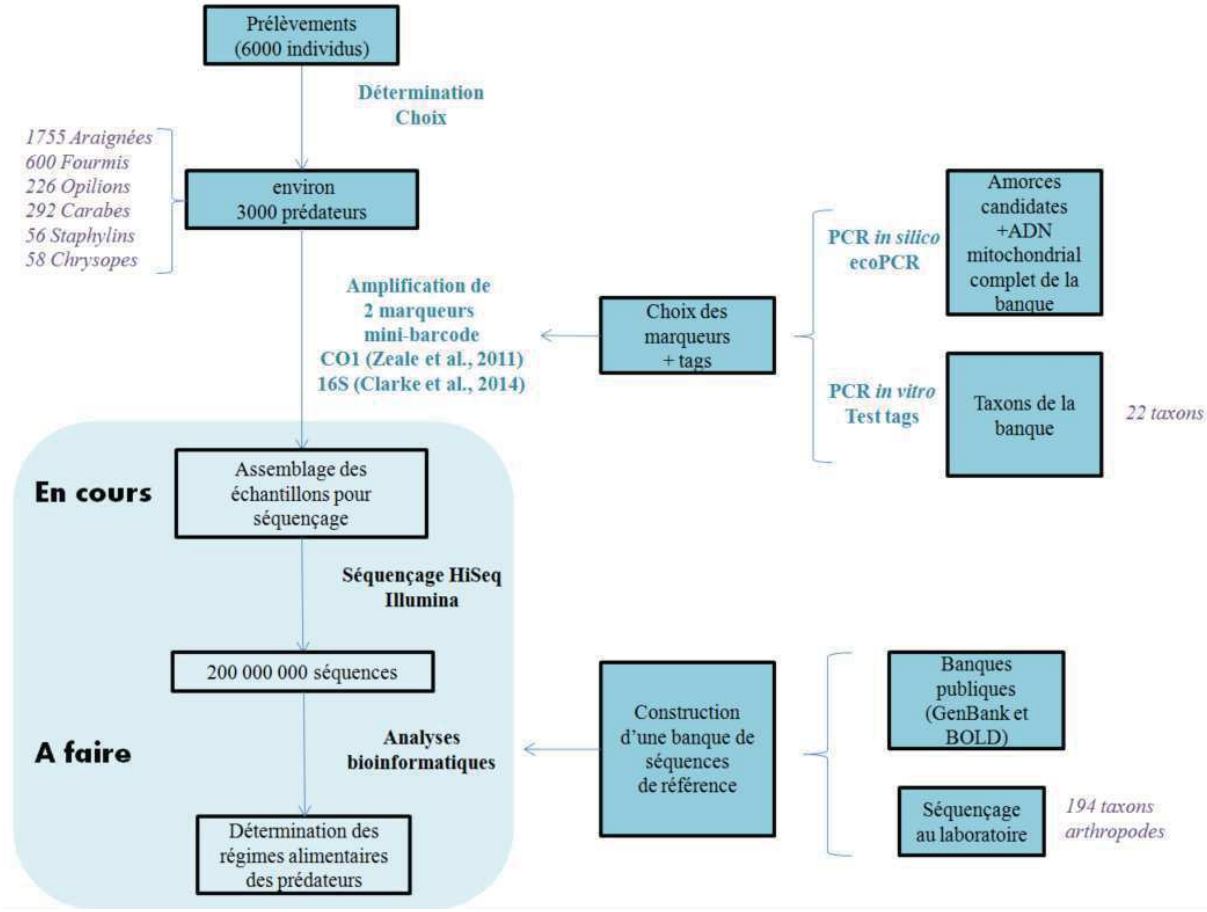


Figure 4 | Description de la stratégie générale pour définir les régimes alimentaires des arthropodes dominants au vignoble. Les actions colorées en bleu turquoise ont déjà été effectuées alors que les actions colorées en bleu pâle sont en cours.

IV 2. PERSPECTIVES A PLUS LONG TERME

Comme notre dispositif expérimental ne nous a pas permis d'identifier finement les sources et les puits entre les parcelles conduites en AB et les parcelles conduites en AC, nous pourrions envisager de réaliser un échantillonnage permettant de quantifier la variabilité des émergences au sein des différents systèmes de culture. Comme les habitats semi-naturels sont souvent utilisés comme site d'hivernation par les ennemis naturels, cette expérimentation pourrait nous permettre de confirmer notre hypothèse concernant le maintien des ennemis au sein des parcelles tout au long de leur cycle de vie. Ces données pourraient ensuite être couplées à des données que nous aurions acquises concernant la description de la qualité des différents systèmes de culture. La qualité des parcelles pourrait être définie par le biais 1) d'une description plus fine du couvert végétal et de son évolution au cours de l'année, 2) d'une quantification de l'abondance des proies alternatives présentes dans la parcelle au cours de l'année et 3) d'une description de la composition du sol. Nous pourrions ainsi mettre en lien les micro-conditions locales favorisant le maintien d'ennemis naturels au sein des agrosystèmes et identifier des leviers culturaux permettant de favoriser l'abondance et la diversité des ennemis naturels dans les agrosystèmes.

Bien que nous ayons montré qu'il y avait un trade-off entre productivité et préservation de la biodiversité dans les vignobles, nous n'avons pas réellement pu répondre à la question suivante : pour préserver la biodiversité, est-il préférable de produire de manière intensive sur de petites surfaces ou de produire de manière extensive sur de grandes surfaces? En effet, nous ne savons pas si le recours à des méthodes culturales permettant d'optimiser les rendement ont des impacts sur la biodiversité à l'échelle des paysages car nous avons seulement effectué nos échantillonnages dans les vignobles. Ainsi, pour quantifier les trade-off réels entre productivité et préservation de la biodiversité globale présente au sein des paysages, nous pourrions construire un nouveau dispositif. Il consisterait à échantillonner la biodiversité le long d'une grille régulière dans cette région, couvrant des zones contenant une large proportion d'habitats semi-naturels et des zones contenant une large proportion de vignes. Ceci nous permettrait d'échantillonner la biodiversité présente dans les habitats semi-naturels, plus ou moins grands, et dans des parcelles viticoles ayant des productivités variables. Nous pourrions ainsi identifier dans quelle mesure les paysages les plus productifs ont un impact négatif sur la préservation de la biodiversité.

V. CONCLUSIONS GENERALES

Notre travail a montré que l'hétérogénéité "cachée", générée par la diversité des pratiques culturales appliquées à l'échelle d'un paysage est un facteur structurant fortement les communautés d'ennemis naturels au vignoble. La variation de la proportion d'AB dans le paysage entraine des mouvements d'arthropodes entre les différents systèmes de culture (AB vs AC). Cependant, nous avons montré que les communautés de bioagresseurs ne sont pas impactées par la proportion d'AB dans le paysage. Les bioagresseurs sont davantage influencés par la proportion d'habitats semi-naturels qui, la plupart du temps, diminue leurs taux d'infestations, lorsqu'ils ont un effet. Par ailleurs, l'AB conduite à une échelle parcellaire est un système de culture stimulant les services de régulation naturelle des bioagresseurs, ce qui en fait un bon modèle d'intensification écologique de ce point de vue. Parallèlement, l'AB s'est révélée être un moyen opérationnel de réduction de l'utilisation de produits phytosanitaires au vignoble. Notre méta-analyse (conduite sur tous types de culture et à une échelle mondiale), nous a permis de confirmer que les effets bénéfiques de l'AB sur le contrôle des pathogènes et des bioagresseurs animaux étaient avérés pour l'ensemble des cultures. Les mécanismes liés à l'augmentation des services de régulation naturelle en AB pourraient être liés à une augmentation de la complexité spatio-temporelle du milieu (i.e. notamment par l'augmentation de l'abondance des adventices) et à l'utilisation de méthodes facilitant le maintien d'ennemis naturels dans les agrosystèmes. Au delà de la différence de systèmes de culture, un certain nombre de facteurs locaux (e.g., âge des parcelle, fréquence de traitements, productivité) ont également permis d'expliquer la structure des communautés d'ennemis naturels et la fourniture des services de régulation naturelle. Ainsi, l'ensemble de ces facteurs, à échelles locale et paysagère, doivent être pris en compte pour la conception de paysages agricoles fonctionnels. Pour autant, l'augmentation du nombre de parcelles en AB au sein des paysages agricoles est en adéquation avec les objectifs de réduction de l'utilisation des produits phytosanitaires et de stimulation des services de régulation des bioagresseurs. Des études complémentaires sont nécessaires pour évaluer ses effets sur d'autres composantes de la biodiversité.

REFERENCES

Adl, S., Iron, D. & Kolokolnikov, T. (2011) A threshold area ratio of organic to conventional agriculture causes recurrent pathogen outbreaks in organic agriculture. *Science of the Total Environment*, **409**, 2192–2197.

Agreste. (2013) Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - Agreste - La statistique, l'évaluation et la prospective agricole - Pratiques culturales dans la viticulture, http://agreste.agriculture.gouv.fr/enquetes/pratiques-culturales/pratiques-culturales-dans-la/

Alavanja, M.C., Hoppin, J.A. & Kamel, F. (2004) Health Effects of Chronic Pesticide Exposure: Cancer and Neurotoxicity* 3. *Annu. Rev. Public Health*, **25**, 155–197.

Alignier, A. & Aviron, S. (2017) Time-lagged response of carabid species richness and composition to past management practices and landscape context of semi-natural field margins. *Journal of environmental management*, **204**, 282–290.

Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N. & Klaus, V.H. (2015) Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology letters*, **18**, 834–843.

Altieri, M.A. (1989) Agroecology: A new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **27**, 37–46.

Altieri, M.A. (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes*, pp. 19–31. Elsevier.

Altieri, M.A. & Letourneau, D.K. (1982) Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop protection*, **1**, 405–430.

Altieri, M.A., Rosset, P. & Thrupp, L.A. (1998) The potential of agroecology to combat hunger in the developing world.

Anderson, D.R. & Burnham, K.P. (2002) Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*, 912–918.

Andersson, G.K.S., Rundlöf, M. & Smith, H.G. (2010) Time lags in biodiversity response to farming practices. *Aspects of Applied Biology*, **100**, 381–384.

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.

Avelino, J., Romero-Gurdián, A., Cruz-Cuellar, H.F. & Declerck, F.A. (2012) Landscape context and scale differentially impact coffee leaf rust, coffee berry borer, and coffee root-knot nematodes. *Ecological applications*, **22**, 584–596.

Balmford, A., Green, R. & Phalan, B. (2012) What conservationists need to know about farming. *Proc. R. Soc. B*, p. rspb20120515. The Royal Society.

Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters*, **9**, 1146–1156.

Bannar-Martin, K.H., Kremer, C.T., Ernest, S.K., Leibold, M.A., Auge, H., Chase, J., Declerck, S.A., Eisenhauer, N., Harpole, S. & Hillebrand, H. (2018) Integrating community assembly and biodiversity to better understand ecosystem function: the Community Assembly and the Functioning of Ecosystems (CAFE) approach. *Ecology letters*, **21**, 167–180.

Barbaro, L., Rusch, A., Muiruri, E.W., Gravellier, B., Thiery, D. & Castagneyrol, B. (2017) Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*.

Barnes, A.D., Jochum, M., Lefcheck, J.S., Eisenhauer, N., Scherber, C., O'Connor, M.I., de Ruiter, P. & Brose, U. (2018) Energy Flux: The Link between Multitrophic Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Trends in ecology & evolution*.

Barnes, A.D., Jochum, M., Mumme, S., Haneda, N.F., Farajallah, A., Widarto, T.H. & Brose, U. (2014) Consequences of tropical land use for multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Nature communications*, **5**.

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L. & Maguire, K.C. (2011) Has the Earth/'s sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51–57.

Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A. & Bernard-Verdier, M. (2016) A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*, **30**, 1894–1903.

Bartoń, K. (2016) *MuMIn: Multi-Model Inference*.

Bascompte, J. & Solé, R.V. (1998) Effects of habitat destruction in a prey–predator metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*, **195**, 383–393.

Batáry, P., Báldi, A., Kleijn, D. & Tscharntke, T. (2011) Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **278**, 1894–1902.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2014) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.

Begum, M., Gurr, G.M., Wratten, S.D., Hedberg, P.R. & Nicol, H.I. (2006) Using selective food plants to maximize biological control of vineyard pests. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 547–554.

Bell, J.R., Bohan, D.A., Shaw, E.M. & Weyman, G.S. (2005) Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of entomological research*, **95**, 69–114.

Bell, J.R., Mead, A., Skirvin, D.J., Sunderland, K.D., Fenlon, J.S. & Symondson, W.O. (2008) Do functional traits improve prediction of predation rates for a disparate group of aphid predators? *Bulletin of entomological research*, **98**, 587–597.

Bengtsson, J., Ahnström, J. & WEIBULL, A.-C. (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of applied ecology*, **42**, 261–269.

Bennett, E.M. (2017) Changing the agriculture and environment conversation. *Nature Ecology and Evolution*, **1**, 1–2.

Bennett, E.M., Peterson, G.D. & Gordon, L.J. (2009) Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology letters*, **12**, 1394–1404.

Berndt, L.A., Wratten, S.D. & Scarratt, S.L. (2006) The influence of floral resource subsidies on parasitism rates of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand vineyards. *Biological Control*, **37**, 50–55.

Bernhardt, E.S., Rosi, E.J. & Gessner, M.O. (2017) Synthetic chemicals as agents of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **15**, 84–90.

Berthet, E. (2013) *Contribution à Une Théorie de La Conception Des Agro-Écosystèmes: Fonds Écologique et Inconnu Commun*. PhD Thesis, Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris.

Bianchi, F., Booij, C.J.H. & Tscharntke, T. (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 1715–1727.

Bianchi, F.J.J., Ives, A.R. & Schellhorn, N.A. (2013) Interactions between conventional and organic farming for biocontrol services across the landscape. *Ecological Applications*, **23**, 1531–1543.

Binet, F., Hallaire, V. & Curmi, P. (1997) Agricultural practices and the spatial distribution of earthworms in maize fields. Relationships between earthworm abundance, maize plants and soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry*, **29**, 577–583.

Birkhofer, K., Arvidsson, F., Ehlers, D., Mader, V.L., Bengtsson, J. & Smith, H.G. (2016) Organic farming affects the biological control of hemipteran pests and yields in spring barley independent of landscape complexity. *Landscape Ecology*, **31**, 567–579.

Birkhofer, K., Bylund, H., Dalin, P., Ferlian, O., Gagic, V., Hambäck, P.A., Klapwijk, M., Mestre, L., Roubinet, E., Schroeder, M. & others. (2017) Methods to identify the prey of invertebrate predators in terrestrial field studies. *Ecology and Evolution*.

Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A. & Tscharntke, T. (2012) Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **146**, 34–43.

van Bniggen, A.H. & Termorskuizen, A.J. (2003) Integrated approaches to root disease management in organic farming systems. *Australasian Plant Pathology*, **32**, 141–156.

Bogomolov, D.M., Chen, S.-K., Parmelee, R.W., Subler, S. & Edwards, C.A. (1996) An ecosystem approach to soil toxicity testing: a study of copper contamination in laboratory soil microcosms. *Applied soil ecology*, **4**, 95–105.

Bohan, D.A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddoni-Nezhad, A., Bluthgen, N., Pocock, M.J., Muggleton, S., Evans, D.M. & Astegiano, J. (2013) Networking agroecology: integrating the diversity of agroecosystem interactions. *Advances in Ecological Research*, pp. 1–67. Elsevier.

Bommarco, R., Kleijn, D. & Potts, S.G. (2013) Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in ecology & evolution*, **28**, 230–238.

Bommarco, R., Miranda, F., Bylund, H. & Björkman, C. (2011) Insecticides suppress natural enemies and increase pest damage in cabbage. *Journal of Economic Entomology*, **104**, 782–791.

Borenstein, M., Hedges, L.V., Higgins, J. & Rothstein, H.R. (2009) *References*. Wiley Online Library.

Breitburg, D., Levin, L.A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F.P., Conley, D.J., Garçon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D. & Isensee, K. (2018) Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, **359**, eaam7240.

Briar, S.S., Wichman, D. & Reddy, G.V. (2016) Plant-Parasitic Nematode Problems in Organic Agriculture. *Organic Farming for Sustainable Agriculture*, pp. 107–122. Springer.

Bruggisser, O.T., Schmidt-Entling, M.H. & Bacher, S. (2010) Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels. *Biological Conservation*, **143**, 1521–1528.

Brun, L.A., Maillet, J., Richarte, J., Herrmann, P. & Remy, J.C. (1998) Relationships between extractable copper, soil properties and copper uptake by wild plants in vineyard soils. *Environmental pollution*, **102**, 151–161.

Bünemann, E.K., Schwenke, G.D. & Van Zwieten, L. (2006) Impact of agricultural inputs on soil organisms—a review. *Soil Research*, **44**, 379–406.

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.

Butchart, S.H., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P., Almond, R.E., Baillie, J.E., Bomhard, B., Brown, C. & Bruno, J. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, **328**, 1164–1168.

Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, **48**, 1079–1087.

Camargo, J.A. & Alonso, Á. (2006) Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: a global assessment. *Environment international*, **32**, 831–849.

Caprio, E., Nervo, B., Isaia, M., Allegro, G. & Rolando, A. (2015) Organic versus conventional systems in viticulture: Comparative effects on spiders and carabids in vineyards and adjacent forests. *Agricultural Systems*, **136**, 61–69.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A. & others. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.

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.

Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R. & Coddington, J.A. (2011) Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PloS one*, **6**, e21710.

Carpenter, S.R., Caraco, N.F., Correll, D.L., Howarth, R.W., Sharpley, A.N. & Smith, V.H. (1998) Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological applications*, **8**, 559–568.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M. & Palmer, T.M. (2015) Accelerated modern human–induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances*, **1**, e1400253.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R. & Dirzo, R. (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114**, E6089–E6096.

Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E. & Hobbie, S.E. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234.

Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J. & Kremen, C. (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology letters*, **14**, 922–932.

Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N.J. & Kremen, C. (2013) Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agriculture, ecosystems & environment*, **181**, 206–212.

Chappell, M.J. & LaValle, L.A. (2011) Food security and biodiversity: can we have both? An agroecological analysis. *Agriculture and Human Values*, **28**, 3–26.

Chase, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, **136**, 489–498.

Chase, J.M. & Myers, J.A. (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **366**, 2351–2363.

Chevet, J.-M. (2003) Le rôle des caves coopératives dans le groupement de l'offre en France au XXème siècle.

CITEPA. (2015) Rapport CCNUCC

Clark, S., Klonsky, K., Livingston, P. & Temple, S. (1999) Crop-yield and economic comparisons of organic, low-input, and conventional farming systems in California's Sacramento Valley. *American journal of alternative agriculture*, **14**, 109–121.

Clark, M. & Tilman, D. (2017) Comparative analysis of environmental impacts of agricultural production systems, agricultural input efficiency, and food choice.

Clarke, L.J., Soubrier, J., Weyrich, L.S. & Cooper, A. (2014) Environmental metabarcodes for insects: in silico PCR reveals potential for taxonomic bias. *Molecular ecology resources*, **14**, 1160–1170.

Concepción, E.D., Díaz, M. & Baquero, R.A. (2008) Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, **23**, 135–148.

Cong, L., Wu, B., Morrison, A.M., Shu, H. & Wang, M. (2014) Analysis of wildlife tourism experiences with endangered species: An exploratory study of encounters with giant pandas in Chengdu, China. *Tourism Management*, **40**, 300–310.

Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302–1310.

Connor, D.J. (2008) Organic agriculture cannot feed the world. *Field Crops Research*, **106**, 187–190.

Cooper, H., Hedges, L.V. & Valentine, J.C. (2009) *The Handbook of Research Synthesis and Meta-Analysis*. Russell Sage Foundation.

Costamagna, A.C., Venables, W.N. & Schellhorn, N.A. (2015) Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. *Ecological Applications*, **25**, 1114–1130.

Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R.V. & Paruelo, J. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *nature*, **387**, 253.

Cottenie, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, **8**, 1175–1182.

Coux, C., Rader, R., Bartomeus, I. & Tylianakis, J.M. (2016) Linking species functional roles to their network roles. *Ecology letters*, **19**, 762–770.

Crowder, D.W., Northfield, T.D., Strand, M.R. & Snyder, W.E. (2010) Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature*, **466**, 109–112.

Crowder, D.W. & Reganold, J.P. (2015) Financial competitiveness of organic agriculture on a global scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 7611–7616.

Crutzen, P.J. (2006) The "anthropocene". *Earth system science in the anthropocene*, pp. 13–18. Springer.

Daane, K.M., Almeida, R.P., Bell, V.A., Walker, J.T., Botton, M., Fallahzadeh, M., Mani, M., Miano, J.L., Sforza, R., Walton, V.M. & others. (2012) Biology and management of mealybugs in vineyards. *Arthropod Management in Vineyards:*, pp. 271–307. Springer.

Daily, G. (1997) *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press.

Dallimer, M., Irvine, K.N., Skinner, A.M.J., Davies, Z.G., Rouquette, J.R., Maltby, L.L., Warren, P.H., Armsworth, P.R. & Gaston, K.J. (2012) Biodiversity and the Feel-Good Factor: Understanding Associations between Self-Reported Human Well-being and Species Richness. *BioScience*, **62**, 47–55.

Darnhofer, I., Schneeberger, W. & Freyer, B. (2005) Converting or not converting to organic farming in Austria: Farmer types and their rationale. *Agriculture and human values*, **22**, 39–52.

Delière, L., Burgun, X., Lafond, D., Mahé, H., Métral, R., Serrano, E., Scholtus, M., Rougier, M., Emonet, E. & Pillet, E. (2016) *Réseau DEPHY EXPE : Synthèse Des Résultats à Mi-Parcours à l'échelle Nationale - Filière Viticulture.* Cellule d'Animation Nationale DEPHY Ecophyto.

Delmotte, S., Tittonell, P., Mouret, J.-C., Hammond, R. & Lopez-Ridaura, S. (2011) On farm assessment of rice yield variability and productivity gaps between organic and conventional cropping systems under Mediterranean climate. *European Journal of Agronomy*, **35**, 223–236.

Den Boer, P.J. (1970) On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, **4**, 1–28.

Denholm, I., Devine, G.J. & Williamson, M.S. (2002) Insecticide resistance on the move. *Science*, **297**, 2222–2223.

Denno, R.F., McClure, M.S. & Ott, J.R. (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual review of entomology*, **40**, 297–331.

Deraison, H., Badenhausser, I., Börger, L. & Gross, N. (2014) Herbivore effect traits and their impact on plant community biomass: an experimental test using grasshoppers. *Functional Ecology*.

Deraison, H., Badenhausser, I., Loeuille, N., Scherber, C. & Gross, N. (2015) Functional trait diversity across trophic levels determines herbivore impact on plant community biomass. *Ecology letters*.

Desneux, N., Decourtye, A. & Delpuech, J.-M. (2007) The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, **52**, 81–106.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S. & Tilman, D. (2006) Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology*, **4**, e277.

Diaz, R.J. & Rosenberg, R. (2008) Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *science*, **321**, 926–929.

Diekötter, T., Wamser, S., Dörner, T., Wolters, V. & Birkhofer, K. (2016) Organic farming affects the potential of a granivorous carabid beetle to control arable weeds at local and landscape scales. *Agricultural and Forest Entomology*.

Diekötter, T., Wamser, S., Wolters, V. & Birkhofer, K. (2010) Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. *Agriculture, ecosystems & environment*, **137**, 108–112.

Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J. & Collen, B. (2014) Defaunation in the Anthropocene. *science*, **345**, 401–406.

Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'malley, R.E. & Thomson, D. (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, **151**, 264–276.

Donald, P.F., Green, R.E. & Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **268**, 25–29.

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J. & Van Bommel, F.P. (2006) Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **116**, 189–196.

Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M. & Tittonell, P. (2011) Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy*, **34**, 197–210.

Douglas, M.R., Rohr, J.R. & Tooker, J.F. (2015) EDITOR'S CHOICE: Neonicotinoid insecticide travels through a soil food chain, disrupting biological control of non-target pests and decreasing soya bean yield. *Journal of applied ecology*, **52**, 250–260.

Drews, S., Neuhoff, D. & Köpke, U. (2009) Weed suppression ability of three winter wheat varieties at different row spacing under organic farming conditions. *Weed Research*, **49**, 526–533.

Duelli, P. & Obrist, M.K. (2003) Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and applied ecology*, **4**, 129–138.

Duffy, J.E., Godwin, C.M. & Cardinale, B.J. (2017) Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, **549**, 261–264.

Edwards-Jones, G. & Howells, O. (2001) The origin and hazard of inputs to crop protection in organic farming systems: are they sustainable?☆. *Agricultural Systems*, **67**, 31–47.

Eilenberg, J., Hajek, A. & Lomer, C. (2001) Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, **46**, 387–400.

Ekroos, J., Ödman, A.M., Andersson, G.K.S., Birkhofer, K., Herbertsson, L., Klatt, B.K., Olsson, O., Olsson, P.A., Persson, A.S., Prentice, H.C., Rundlöf, M. & Smith, H.G. (2016) Sparing Land for Biodiversity at Multiple Spatial Scales. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **3**.

English-Loeb, G., Rhainds, M., Martinson, T. & Ugine, T. (2003) Influence of flowering cover crops on Anagrus parasitoids (Hymenoptera : Mymaridae) and Erythroneura leafhoppers (Homoptera : Cicadellidae) in New York vineyards. *Agricultural and Forest Entomology*, **5**, 173–181.

Entling, W., Schmidt-Entling, M.H., Bacher, S., Brandl, R. & Nentwig, W. (2010) Body size–climate relationships of European spiders. *Journal of Biogeography*, **37**, 477–485.

Eurostat. (2017) http://ec.europa.eu/eurostat/fr/home.

Everts, J.W., Aukema, B., Hengeveld, R. & Koeman, J.H. (1989) Side-effects of pesticides on ground-dwelling predatory arthropods in arable ecosystems. *Environmental Pollution*, **59**, 203–225.

Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, **34**, 487–515.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M. & Martin, J.-L. (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, **14**, 101–112.

Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S. & Tischendorf, L. (2015) Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **200**, 219–234.

Finke, D.L. & Denno, R.F. (2004) Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, **429**, 407–410.

Flynn, D.F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerck, F. (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, **12**, 22–33.

Foelix, R. (2011) *Biology of Spiders*. OUP USA.

Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C. & others. (2011a) Solutions for a cultivated planet. *Nature*, **478**, 337–342.

Foley, J.A. (2011b) Can we feed the world & sustain the planet? *Scientific American*, **305**, 60–65.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K. & others. (2005) Global consequences of land use. *science*, **309**, 570–574.

Folmer, O., Hoeh, W.R., Black, M.B. & Vrijenhoek, R.C. (1994) Conserved primers for PCR amplification of mitochondrial DNA from different invertebrate phyla. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3**, 294–299.

Fontaine, M.C., Austerlitz, F., Giraud, T., Labbé, F., Papura, D., Richard-Cervera, S. & Delmotte, F. (2013) Genetic signature of a range expansion and leap-frog event after the recent invasion of Europe by the grapevine downy mildew pathogen Plasmopara viticola. *Molecular ecology*, **22**, 2771–2786.

Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2008) The state of food and agriculture.

Forneck, A., Anhalt, U.C., Mammerler, R. & Griesser, M. (2015) No evidence of superclones in leaf-feeding forms of austrian grape phylloxera (Daktulosphaira vitifoliae). *European Journal of Plant Pathology*, **142**, 441–448.

Fox, J.W. (2013) The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in ecology & evolution*, **28**, 86–92.

Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T.A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D. & Salvador, R. (2003) Agroecology: the ecology of food systems. *Journal of sustainable agriculture*, **22**, 99–118.

Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R. & Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology letters*, **8**, 1283–1290.

Fuller, R.J., Norton, L.R., Feber, R.E., Johnson, P.J., Chamberlain, D.E., Joys, A.C., Mathews, F., Stuart, R.C., Townsend, M.C., Manley, W.J. & others. (2005) Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biology letters*, **1**, 431–434.

Gaba, S., Gabriel, E., Chadø euf, J., Bonneu, F. & Bretagnolle, V. (2016) Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species. *Scientific Reports*, **6**.

Gabriel, D., Carver, S.J., Durham, H., Kunin, W.E., Palmer, R.C., Sait, S.M., Stagl, S. & Benton, T.G. (2009) The spatial aggregation of organic farming in England and its underlying environmental correlates. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 323–333.

Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E. & Benton, T.G. (2010) Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology letters*, **13**, 858–869.

Gabriel, D., Sait, S.M., Kunin, W.E. & Benton, T.G. (2013) Food production vs. biodiversity: comparing organic and conventional agriculture. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 355–364.

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M. & Potts, S.G. (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**, 20142620.

Gagic, V., Hänke, S., Thies, C., Scherber, C., Tomanović, Ž. & Tscharntke, T. (2012) Agricultural intensification and cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid food webs: network complexity, temporal variability and parasitism rates. *Oecologia*, **170**, 1099–1109.

Gagic, V., Riggi, L.G., Ekbom, B., Malsher, G., Rusch, A. & Bommarco, R. (2016) Interactive effects of pests increase seed yield. *Ecology and evolution*.

Gaigher, R. & Samways, M.J. (2010) Surface-active arthropods in organic vineyards, integrated vineyards and natural habitat in the Cape Floristic Region. *Journal of Insect Conservation*, **14**, 595–605.

Gaigher, R. & Samways, M.J. (2014) Landscape mosaic attributes for maintaining ground-living spider diversity in a biodiversity hotspot. *Insect Conservation and Diversity*, **7**, 470–479.

Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.-M., Krauss, J. & Maier, G. (2015) Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, **6**, 8568.

Garibaldi, L.A., Gemmill-Herren, B., D'Annolfo, R., Graeub, B.E., Cunningham, S.A. & Breeze, T.D. (2017) Farming approaches for greater biodiversity, livelihoods, and food security. *Trends in ecology & evolution*, **32**, 68–80.

Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H. & Greenleaf, S.S. (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology letters*, **14**, 1062–1072.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A. & others. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.

Garratt, M.P.D., Wright, D.J. & Leather, S.R. (2011) The effects of farming system and fertilisers on pests and natural enemies: a synthesis of current research. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **141**, 261–270.

Gascon, C. & Lovejoy, T.E. (1998) Ecological impacts of forest fragmentation in central Amazonia. *Zoology*, **101**, 273–280.

Gattinger, A., Muller, A., Haeni, M., Skinner, C., Fliessbach, A., Buchmann, N., Mäder, P., Stolze, M., Smith, P. & Scialabba, N.E.-H. (2012) Enhanced top soil carbon stocks under organic farming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 18226–18231.

van der Geest, L.P. & Evenhuis, H.H. (1991) *Tortricid Pests: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier Science Publishers.

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C. & others. (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 97–105.

German, R.N., Thompson, C.E. & Benton, T.G. (2017) Relationships among multiple aspects of agriculture's environmental impact and productivity: a meta-analysis to guide sustainable agriculture. *Biological Reviews*, **92**, 716–738.

Gianessi, L.P. (2013) The increasing importance of herbicides in worldwide crop production. *Pest Management Science*, **69**, 1099–1105.

Gilligan, C.A. (2008) Sustainable agriculture and plant diseases: an epidemiological perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **363**, 741–759.

Glémin, S. & Bataillon, T. (2009) A comparative view of the evolution of grasses under domestication. *New phytologist*, **183**, 273–290.

Gliessman, S.R. (2007) Agroecology: the ecology of sustainable food systems 2nd Edition CRC Press. *Boca Ratón*.

Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M. & Toulmin, C. (2010) Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *science*, **327**, 812–818.

Goodwin, S.B., Cohen, B.A. & Fry, W.E. (1994) Panglobal distribution of a single clonal lineage of the Irish potato famine fungus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **91**, 11591–11595.

Gosme, M., De Villemandy, M., Bazot, M. & Jeuffroy, M.-H. (2012) Local and neighbourhood effects of organic and conventional wheat management on aphids, weeds, and foliar diseases. *Agriculture, ecosystems & environment*, **161**, 121–129.

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.

Gotelli, N.J., Ulrich, W. & Maestre, F.T. (2011) Randomization tests for quantifying species importance to ecosystem function. *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 634–642.

Grasswitz, T.R. & James, D.G. (2008) Movement of grape mealybug, Pseudococcus maritimus, on and between host plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **129**, 268–275.

Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P. & Balmford, A. (2005) Farming and the fate of wild nature. *science*, **307**, 550–555.

Griffin, J.N., Byrnes, J.E. & Cardinale, B.J. (2013) Effects of predator richness on prey suppression: a meta-analysis. *Ecology*, **94**, 2180–2187.

Grime, J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**, 344.

Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.

Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N.J. & Maestre, F.T. (2017) Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, **1**, 0132.

Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of evolutionary biology*, **24**, 699–711.

Guerrero, I., Martínez, P., Morales, M.B. & Oñate, J.J. (2010) Influence of agricultural factors on weed, carabid and bird richness in a Mediterranean cereal cropping system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **138**, 103–108.

Guichard, L., Dedieu, F., Jeuffroy, M.-H., Meynard, J.-M., Reau, R. & Savini, I. (2017) Le plan Ecophyto de réduction d'usage des pesticides en France: décryptage d'un échec et raisons d'espérer. *Cahiers Agricultures*, **26**, 14002.

Gurib-Fakim, A. (2006) Medicinal plants: traditions of yesterday and drugs of tomorrow. *Molecular aspects of Medicine*, **27**, 1–93.

Gurr, G.M., Lu, Z., Zheng, X., Xu, H., Zhu, P., Chen, G., Yao, X., Cheng, J., Zhu, Z. & Catindig, J.L. (2016) Multi-country evidence that crop diversification promotes ecological intensification of agriculture. *Nature Plants*, **2**, 16014.

Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M. & Tilman, D. (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, **12**, 1029–1039.

Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J. & Tilman, D. (2011) Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology letters*, **14**, 42–46.

Halberg, N., Verschuur, G. & Goodlass, G. (2005) Farm level environmental indicators; are they useful? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **105**, 195–212.

Hartig, F. (2017) *DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*.

Hautier, Y., Isbell, F., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Lind, E.M., MacDougall, A.S., Stevens, C.J., Adler, P.B. & Alberti, J. (2018) Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. *Nature ecology & evolution*, **2**, 50.

Hector, A. & Bagchi, R. (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, **448**, 188–190.

Hedges, L.V. & Olkin, I. (1985) Statistical methods for meta ${$analysis. Academic Press, Orlando (Flor.).

Henckel, L., Börger, L., Meiss, H., Gaba, S. & Bretagnolle, V. (2015) Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proc. R. Soc. B*, p. 20150002. The Royal Society.

Henri, D.C., Jones, O., Tsiattalos, A., Thébault, E., Seymour, C.L. & Veen, F.J. (2015) Natural vegetation benefits synergistic control of the three main insect and pathogen pests of a fruit crop in southern Africa. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1092–1101.

Hibbing, M.E., Fuqua, C., Parsek, M.R. & Peterson, S.B. (2010) Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. *Nature Reviews Microbiology*, **8**, 15–25.

Hodgson, J.A., Kunin, W.E., Thomas, C.D., Benton, T.G. & Gabriel, D. (2010) Comparing organic farming and land sparing: optimizing yield and butterfly populations at a landscape scale. *Ecology Letters*, **13**, 1358–1367.

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., Winder, L. & Perry, J.N. (2000) The impact of dimethoate on the spatial distribution of beneficial arthropods in winter wheat. *Annals of Applied Biology*, **136**, 93–105.

Holmes, R.J. & Froud-Williams, R.J. (2005) Post-dispersal weed seed predation by avian and non-avian predators. *Agriculture, ecosystems & environment*, **105**, 23–27.

Holt-Giménez, E., Shattuck, A., Altieri, M., Herren, H. & Gliessman, S. (2012) *We Already Grow Enough Food for 10 Billion People… and Still Can't End Hunger*. Taylor & Francis.

Holyoak, M., Leibold, M.A. & Holt, R.D. (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press.

Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2008) Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, **117**, 354–361.

Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L. & O'Connor, M.I. (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, **486**, 105–108.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M. & Naeem, S. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, **75**, 3–35.

Hossard, L., Philibert, A., Bertrand, M., Colnenne-David, C., Debaeke, P., Munier-Jolain, N., Jeuffroy, M.H., Richard, G. & Makowski, D. (2014) Effects of halving pesticide use on wheat production. *Scientific Reports*, **4**, 4405.

Hubbell, S.P. (2001) The unified neutral theory of species abundance and diversity. *Princeton University Press, Princeton, NJ. Hubbell, SP (2004) Quarterly Review of Biology*, **79**, 96–97.

Hudson, E.E. & Stiling, P. (1997) Exploitative competition strongly affects the herbivorous insect community on Baccharis halimifolia. *Oikos*, 521–528.

Huston, M.A. (2014) Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*, **95**, 2382–2396.

Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93**, 145–159.

IFOAM. https://www.ifoam.bio/.

INAO. https://www.inao.gouv.fr.

Inclan, D.J., Cerretti, P., Gabriel, D., Benton, T.G., Sait, S.M., Kunin, W.E., Gillespie, M.A. & Marini, L. (2015) Organic farming enhances parasitoid diversity at the local and landscape scales. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1102–1109.

International Organization of Vine and Wine. http://www.oiv.int/.

Isaia, M., Bona, F. & Badino, G. (2006) Influence of landscape diversity and agricultural practices on spider assemblage in Italian vineyards of Langa Astigiana (Northwest Italy). *Environmental entomology*, **35**, 297–307.

Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., Mace, G.M., Wardle, D.A., O'Connor, M.I. & Duffy, J.E. (2017) Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, **546**, 65.

Isbell, F.I., Polley, H.W. & Wilsey, B.J. (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecology letters*, **12**, 443–451.

Jackson, H.B. & Fahrig, L. (2012) What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*, **27**, 929–941.

Jackson, H.B. & Fahrig, L. (2015) Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 52–63.

Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, **19**, 101–108.

Jonason, D., Andersson, G.K.S., Öckinger, E., Rundlöf, M., Smith, H.G. & Bengtsson, J. (2011) Assessing the effect of the time since transition to organic farming on plants and butterflies. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 543–550.

Jonason, D., Smith, H.G., Bengtsson, J. & Birkhofer, K. (2013) Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Landscape ecology*, **28**, 487–494.

Jones, B.A., Grace, D., Kock, R., Alonso, S., Rushton, J., Said, M.Y., McKeever, D., Mutua, F., Young, J., McDermott, J. & Pfeiffer, D.U. (2013) Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 8399–8404.

Jørgensen, L.N., Noe, E., Nielsen, G.C., Jensen, J.E., Ørum, J.E. & Pinnschmidt, H.O. (2008) Problems with disseminating information on disease control in wheat and barley to farmers. *European journal of plant pathology*, **121**, 303–312.

Kamenova, S. (2013) *Réseaux d'interactions, Biodiversité et Services Éco-Systémiques En Milieu Agricole : Que Nous Apprennent Les Coléoptères Carabiques ?*

Kaplan, I. & Denno, R.F. (2007) Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology letters*, **10**, 977–994.

Karp, D. & al. (submitted) Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D. & others. (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology letters*, **16**, 584–599.

Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Diaz, M., Esteban, J. de, Fernández, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A. & Jöhl, R. (2006) Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology letters*, **9**, 243–254.

Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E.D., Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A. & Knop, E. (2009) On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **276**, 903–909.

Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G. & Tscharntke, T. (2011) Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in ecology & evolution*, **26**, 474–481.

Koricheva, J., Gurevitch, J. & Mengersen, K. (2013) *Handbook of Meta-Analysis in Ecology and Evolution*. Princeton University Press.

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 broad-spectrum, selective, or organic insecticides. *Environmental Entomology*, **34**, 87–95.

Kotiaho, J.S., Kaitala, V., Komonen, A. & Päivinen, J. (2005) Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 1963–1967.

Kremen, C. & Miles, A. (2012) Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: benefits, externalities, and trade-offs. *Ecology and Society*, **17**, 40.

Kremen, C. & Ostfeld, R.S. (2005) A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 540–548.

Kuefler, D., Hudgens, B., Haddad, N.M., Morris, W.F. & Thurgate, N. (2010) The conflicting role of matrix habitats as conduits and barriers for dispersal. *Ecology*, **91**, 944–950.

Lafage, D., Maugenest, S., Bouzillé, J.-B. & Pétillon, J. (2015) Disentangling the influence of local and landscape factors on alpha and beta diversities: opposite response of plants and ground-dwelling arthropods in wet meadows. *Ecological research*, **30**, 1025–1035.

Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.

Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. & Laliberté, M.E. (2014) Package 'FD'. *Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*.

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.

Langellotto, G.A. & Denno, R.F. (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia*, **139**, 1–10.

Lavorel, S. & Garnier, É. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, **16**, 545–556.

Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474–478.

Le Provost, G. (2016) *Effets Des Changements d'utilisation Des Terres Sur La Biodiversité Fonctionnelle Des Prairies En Paysage Agricole*.

Le Provost, G., Gross, N., Börger, L., Deraison, H., Roncoroni, M. & Badenhausser, I. (2017) Trait-matching and mass effect determine the functional response of herbivore communities to land-use intensification. *Functional Ecology*, **31**, 1600–1611.

Lechenet, M., Dessaint, F., Py, G., Makowski, D. & Munier-Jolain, N. (2017) Reducing pesticide use while preserving crop productivity and profitability on arable farms. *Nature Plants*, **3**, 17008.

Lee, D.-J., Kruger, S., Whang, M.-J., Uysal, M. & Sirgy, M.J. (2014) Validating a customer well-being index related to natural wildlife tourism. *Tourism Management*, **45**, 171–180.

Lefcheck, J.S. & Duffy, J.E. (2015) Multitrophic functional diversity predicts ecosystem functioning in experimental assemblages of estuarine consumers. *Ecology*, **96**, 2973–2983.

Lefebvre, M., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C. & Lavigne, C. (2016) The impact of landscape composition on the occurrence of a canopy dwelling spider depends on orchard management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **215**, 20–29.

Lehman, C.L. & Tilman, D. (2000) Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist*, **156**, 534–552.

Leibold, M.A. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, **76**, 1371–1382.

Leibold, M.A., Chase, J.M. & Ernest, S.K. (2017) Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. *Ecology*, **98**, 909–919.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R. & Tilman, D. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, **7**, 601–613.

Lescourret, F., Magda, D., Richard, G., Adam-Blondon, A.-F., Bardy, M., Baudry, J., Doussan, I., Dumont, B., Lefèvre, F. & Litrico, I. (2015) A social–ecological approach to managing multiple agro-ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **14**, 68–75.

Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D. & others. (2011) Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, **21**, 9–21.

Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G. & Moreno, C.R. (2009) Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 573–592.

Lichtenberg, E.M., Kennedy, C.M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N.A., Carvalheiro, L.G., Snyder, W.E. & Williams, N.M. (2017) A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology*.

Lindemann-Matthies, P., Junge, X. & Matthies, D. (2010) The influence of plant diversity on people's perception and aesthetic appreciation of grassland vegetation. *Biological Conservation*, **143**, 195–202.

Liu, B., Tu, C., Hu, S., Gumpertz, M. & Ristaino, J.B. (2007) Effect of organic, sustainable, and conventional management strategies in grower fields on soil physical, chemical, and biological factors and the incidence of Southern blight. *Applied Soil Ecology*, **37**, 202–214.

Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H. & Group, M.W. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, **26**, 482–491.

Lohaus, K., Vidal, S. & Thies, C. (2013) Farming practices change food web structures in cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid communities. *Oecologia*, **171**, 249–259.

Loreau, M. (1998) Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 600–602.

Loreau, M. & Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**, 72–76.

Loreau, M. & de Mazancourt, C. (2008) Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist*, **172**, E48–E66.

Loreau, M., Mouquet, N. & Gonzalez, A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 12765–12770.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B. & others. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science*, **294**, 804–808.

Losey, J.E. & Vaughan, M. (2006) The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, **56**, 311–323.

Maalouly, M., Franck, P., Bouvier, J.-C., Toubon, J.-F. & Lavigne, C. (2013) Codling moth parasitism is affected by semi-natural habitats and agricultural practices at orchard and landscape levels. *Agriculture, ecosystems & environment*, **169**, 33–42.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) The theory of island biography. *Princeton, New jersey*.

Macfadyen, S., Craze, P.G., Polaszek, A., van Achterberg, K. & Memmott, J. (2011) Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20102673.

Macfadyen, S., Gibson, R., Polaszek, A., Morris, R.J., Craze, P.G., Planque, R., Symondson, W.O. & Memmott, J. (2009) Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters*, **12**, 229–238.

Maeder, P., Fliessbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P. & Niggli, U. (2002) Soil Fertility and Biodiversity in Organic Farming. *Science*, **296**, 1694–1697.

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.

Martin, E.A., Reineking, B., Seo, B. & Steffan-Dewenter, I. (2013) Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 5534–5539.

Martin, E.A., Seo, B., Park, C.-R., Reineking, B. & Steffan-Dewenter, I. (2016a) Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecological applications*, **26**, 448–462.

Martin, E.A., Seo, B., Park, C.-R., Reineking, B. & Steffan-Dewenter, I. (2016b) Scale-dependent effects of landscape composition and configuration on natural enemy diversity, crop herbivory, and yields. *Ecological Applications*, **26**, 448–462.

Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112–118.

Mazzola, M., Andrews, P.K., Reganold, J.P. & Levesque, C.A. (2002) Frequency, virulence, and metalaxyl sensitivity of Pythium spp. isolated from apple roots under conventional and organic production systems. *Plant Disease*, **86**, 669–675.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, **21**, 178–185.

McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution*, **14**, 450–453.

Meehan, T.D., Werling, B.P., Landis, D.A. & Gratton, C. (2011) Agricultural landscape simplification and insecticide use in the Midwestern United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 11500–11505.

Mehrabi, Z., Seufert, V. & Ramankutty, N. (2017) The Conventional Versus Alternative Agricultural Divide: A Response to Garibaldi et al. *Trends in Ecology & Evolution*, **32**, 720–721.

Mgocheki, N. & Addison, P. (2010) Spatial distribution of ants (Hymenoptera: Formicidae), vine mealybugs and mealybug parasitoids in vineyards. *Journal of Applied Entomology*, **134**, 285–295.

Miguet, P., Gaucherel, C. & Bretagnolle, V. (2013) Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological modelling*, **266**, 10–18.

Miguet, P., Jackson, H.B., Jackson, N.D., Martin, A.E. & Fahrig, L. (2016) What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, **31**, 1177–1194.

Millenium Ecosystem Assessment. (2005) Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis. *World Resources Institute, Washington, DC*.

Mitchell, E.A.D., Mulhauser, B., Mulot, M., Mutabazi, A., Glauser, G. & Aebi, A. (2017) A worldwide survey of neonicotinoids in honey. *Science*, **358**, 109–111.

Mitchell, M.G., Suarez-Castro, A.F., Martinez-Harms, M., Maron, M., McAlpine, C., Gaston, K.J., Johansen, K. & Rhodes, J.R. (2015) Reframing landscape fragmentation's effects on ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 190–198.

Miyashita, T., Chishiki, Y. & Takagi, S.R. (2012) Landscape heterogeneity at multiple spatial scales enhances spider species richness in an agricultural landscape. *Population ecology*, **54**, 573–581.

Mollot, G., Duyck, P.-F., Lefeuvre, P., Lescourret, F., Martin, J.-F., Piry, S., Canard, E. & Tixier, P. (2014) Cover cropping alters the diet of arthropods in a banana plantation: a metabarcoding approach. *PloS one*, **9**, e93740.

Montoya, J.M., Rodríguez, M.A. & Hawkins, B.A. (2003) Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology letters*, **6**, 587–593.

Moreau, J., Villemant, C., Benrey, B. & Thiéry, D. (2010) Species diversity of larval parasitoids of the European grapevine moth (Lobesia botrana, Lepidoptera: Tortricidae): the influence of region and cultivar. *Biological control*, **54**, 300–306.

Moretti, M., Dias, A.T., Bello, F., Altermatt, F., Chown, S.L., Azcárate, F.M., Bell, J.R., Fournier, B., Hedde, M. & Hortal, J. (2017) Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, **31**, 558–567.

Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, **24**, 867–876.

Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M. & Mason, N.W. (2011) Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS one*, **6**, e17476.

Mouquet, N. & Loreau, M. (2002) Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist*, **159**, 420–426.

Mouquet, N. & Loreau, M. (2003a) Community patterns in source-sink metacommunities. *The american naturalist*, **162**, 544–557.

Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J.M. & Miller, T.E. (2003b) Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, **103**, 618–626.

Muller, A., Schader, C., Scialabba, N.E.-H., Brüggemann, J., Isensee, A., Erb, K.-H., Smith, P., Klocke, P., Leiber, F. & Stolze, M. (2017) Strategies for feeding the world more sustainably with organic agriculture. *Nature communications*, **8**, 1290.

Mundt, C.C. (2002) Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual review of phytopathology*, **40**, 381–410.

Muneret, L., Thiéry, D., Joubard, B. & Rusch, A. (2017) Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards. *Journal of Applied Ecology*.

Munodawafa, A. (2007) Assessing nutrient losses with soil erosion under different tillage systems and their implications on water quality. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C*, **32**, 1135–1140.

Muscas, E., Cocco, A., Mercenaro, L., Cabras, M., Lentini, A., Porqueddu, C. & Nieddu, G. (2017) Effects of vineyard floor cover crops on grapevine vigor, yield, and fruit quality, and the development of the vine mealybug under a Mediterranean climate. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **237**, 203–212.

Nakagawa, S., Noble, D.W., Senior, A.M. & Lagisz, M. (2017) Meta-evaluation of meta-analysis: ten appraisal questions for biologists. *BMC biology*, **15**, 18.

Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013) A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.

Nascimbene, J., Marini, L. & Paoletti, M.G. (2012) Organic farming benefits local plant diversity in vineyard farms located in intensive agricultural landscapes. *Environmental management*, **49**, 1054–1060.

Nash, M.A., Hoffmann, A.A. & Thomson, L.J. (2010) Identifying signature of chemical applications on indigenous and invasive nontarget arthropod communities in vineyards. *Ecological Applications*, **20**, 1693–1703.

Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S.L., Hoskins, A.J., Lysenko, I. & Phillips, H.R. (2016) Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, **353**, 288–291.

Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A. & Collen, B. (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, **520**, 45.

Nicholls, C.I., Parrella, M. & Altieri, M.A. (2001) The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape ecology*, **16**, 133–146.

Noble, D.W., Lagisz, M., O'dea, R.E. & Nakagawa, S. (2017) Nonindependence and sensitivity analyses in ecological and evolutionary meta-analyses. *Molecular Ecology*, **26**, 2410–2425.

Norton, L., Johnson, P., Joys, A., Stuart, R., Chamberlain, D., Feber, R., Firbank, L., Manley, W., Wolfe, M., Hart, B. & others. (2009) Consequences of organic and non-organic farming practices for field, farm and landscape complexity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **129**, 221–227.

Nowak, B., Nesme, T., David, C. & Pellerin, S. (2013) To what extent does organic farming rely on nutrient inflows from conventional farming? *Environmental Research Letters*, **8**, 044045.

Öberg, S. (2009) Influence of landscape structure and farming practice on body condition and fecundity of wolf spiders. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 614–621.

OECD. (2001) Environmental Indicators for Agriculture Volume 3/2001.

Oerke, E.-C. (2006) Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, **144**, 31–43.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2013) Package 'vegan'. *Community ecology package, version*, **2**.

Östman, Ö., Ekbom, B. & Bengtsson, J. (2001) Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, **2**, 365–371.

Ostrom, E. (2009) A general framework for analyzing sustainability of social-ecological systems. *Science*, **325**, 419–422.

Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Guillaume Blanchet, F., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T. & Abrego, N. (2017) How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology letters*, **20**, 561–576.

Pasquet, A., Tupinier, N., Mazzia, C. & Capowiez, Y. (2016) Exposure to spinosad affects orb-web spider (Agalenatea redii) survival, web construction and prey capture under laboratory conditions. *Journal of pest science*, **89**, 507–515.

Paumgarten, F. & Shackleton, C.M. (2009) Wealth differentiation in household use and trade in non-timber forest products in South Africa. *Ecological Economics*, **68**, 2950–2959.

Pellissier, L., Albouy, C., Bascompte, J., Farwig, N., Graham, C., Loreau, M., Maglianesi, M.A., Melián, C.J., Pitteloud, C. & Roslin, T. (2017) Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*.

Pereira, H.M., Navarro, L.M. & Martins, I.S. (2012) Global biodiversity change: the bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, **37**.

Pérès, G., Cluzeau, D., Curmi, P. & Hallaire, V. (1998) Earthworm activity and soil structure changes due to organic enrichments in vineyard systems. *Biology and Fertility of Soils*, **27**, 417–424.

Pertot, I., Caffi, T., Rossi, V., Mugnai, L., Hoffmann, C., Grando, M.S., Gary, C., Lafond, D., Duso, C., Thiery, D. & others. (2017) A critical review of plant protection tools for reducing pesticide use on grapevine and new perspectives for the implementation of IPM in viticulture. *Crop Protection*.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, **9**, 741–758.

Petit, S., Gaba, S., Grison, A.-L., Meiss, H., Simmoneau, B., Munier-Jolain, N. & Bretagnolle, V. (2016) Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **223**, 41–47.

Phalan, B., Onial, M., Balmford, A. & Green, R.E. (2011) Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science*, **333**, 1289–1291.

Pillet & al. (2014) Réseau DEPHY Ferme : synthèse des premiers résultats à l'échelle nationale.

Pimentel, D., Hepperly, P., Hanson, J., Douds, D. & Seidel, R. (2005) Environmental, energetic, and economic comparisons of organic and conventional farming systems. *BioScience*, **55**, 573–582.

Plantegenest, M., Le May, C. & Fabre, F. (2007) Landscape epidemiology of plant diseases. *Journal of the Royal Society Interface*, **4**, 963–972.

Podgaiski, L.R., Joner, F., Lavorel, S., Moretti, M., Ibanez, S., Mendonça Jr, M. de S. & Pillar, V.D. (2013) Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands. *PloS one*, **8**, e60207.

Pompanon, F., Deagle, B.E., Symondson, W.O., Brown, D.S., Jarman, S.N. & Taberlet, P. (2012) Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular ecology*, **21**, 1931–1950.

Ponisio, L.C., M'Gonigle, L.K., Mace, K.C., Palomino, J., de Valpine, P. & Kremen, C. (2015) Diversification practices reduce organic to conventional yield gap. *Proc. R. Soc. B*, p. 20141396. The Royal Society.

de Ponti, T., Rijk, B. & Van Ittersum, M.K. (2012) The crop yield gap between organic and conventional agriculture. *Agricultural Systems*, **108**, 1–9.

Prenter, J., Fanson, B.G. & Taylor, P.W. (2012) Whole-organism performance and repeatability of locomotion on inclines in spiders. *Animal behaviour*, **83**, 1195–1201.

Pretty, J. (2008) Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 447–465.

Puech, C., Baudry, J., Joannon, A., Poggi, S. & Aviron, S. (2014) Organic vs. conventional farming dichotomy: Does it make sense for natural enemies? *Agriculture, ecosystems & environment*, **194**, 48–57.

Puech, C., Poggi, S., Baudry, J. & Aviron, S. (2015) Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landscape ecology*, **30**, 125–140.

Pulliam, H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, **132**, 652–661.

Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M. & Bullock, J.M. (2015) Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proc. R. Soc. B*, p. 20151740. The Royal Society.

Qiu, L., Lindberg, S. & Nielsen, A.B. (2013) Is biodiversity attractive?—On-site perception of recreational and biodiversity values in urban green space. *Landscape and Urban Planning*, **119**, 136–146.

R Core Team. (2016) R: The R Project for Statistical Computing, https://www.r-project.org/

Rand, T.A., Tylianakis, J.M. & Tscharntke, T. (2006) Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology letters*, **9**, 603–614.

Raskin, I., Ribnicky, D.M., Komarnytsky, S., Ilic, N., Poulev, A., Borisjuk, N., Brinker, A., Moreno, D.A., Ripoll, C. & Yakoby, N. (2002) Plants and human health in the twenty-first century. *TRENDS in Biotechnology*, **20**, 522–531.

Rates, S.M.K. (2001) Plants as source of drugs. *Toxicon*, **39**, 603–613.

Raup, D.M. & Sepkoski, J.J. (1982) Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**, 1501–1503.

Raymond, L., Ortiz-Martínez, S.A. & Lavandero, B. (2015) Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, **90**, 148–156.

Reganold, J.P. & Wachter, J.M. (2016) Organic agriculture in the twenty-first century. *Nature Plants*, **2**, 15221.

Reiss, E.R. & Drinkwater, L.E. (2017) Cultivar mixtures: a meta-analysis of the effect of intraspecific diversity on crop yield. *Ecological Applications*.

Renaud-Gentié, C., Burgos, S. & Benoît, M. (2014) Choosing the most representative technical management routes within diverse management practices: Application to vineyards in the Loire Valley for environmental and quality assessment. *European Journal of Agronomy*, **56**, 19–36.

Requier, F., Odoux, J.-F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A. & Bretagnolle, V. (2015) Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications*, **25**, 881–890.

Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C., Sauphanor, B. & Lavigne, C. (2009) The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecology*, **24**, 337–349.

Riggi, L.G., Gagic, V., Bommarco, R. & Ekbom, B. (2016) Insecticide resistance in pollen beetles over 7 years–a landscape approach. *Pest management science*, **72**, 780–786.

Roberts, M.J. (2009) *Guide Des Araignées de France et d'Europe: Plus de 450 Espèces Décrites et Illustrées*. Delachaux et Niestlé.

Root, R.B. (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (Brassica oleracea). *Ecological monographs*, **43**, 95–124.

Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, T. & Thies, C. (2005a) The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 873–882.

Roschewitz, I., Hücker, M., Tscharntke, T. & Thies, C. (2005b) The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture, ecosystems & environment*, **108**, 218–227.

Rossetti, M.R., Tscharntke, T., Aguilar, R. & Batáry, P. (2017) Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology letters*, **20**, 264–272.

Rundlöf, M., Andersson, G.K., Bommarco, R., Fries, I., Hederström, V., Herbertsson, L., Jonsson, O., Klatt, B.K., Pedersen, T.R. & Yourstone, J. (2015) Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature*, **521**, 77.

Rundlöf, M., Bengtsson, J. & Smith, H.G. (2008) Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 813–820.

Rundlöf, M., Nilsson, H. & Smith, H.G. (2008) Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. *Biological Conservation*, **141**, 417–426.

Rusch, A., Bommarco, R. & Ekbom, B. (2017) Chapter Ten-Conservation Biological Control in Agricultural Landscapes. *Advances in Botanical Research*, **81**, 333–360.

Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tscharntke, T., Weisser, W.W., Winqvist, C. & others. (2016a) Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **221**, 198–204.

Rusch, A., Delbac, L., Muneret, L. & Thiéry, D. (2015a) Organic farming and host density affect parasitism rates of tortricid moths in vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **214**, 46–53.

Rusch, A., Delbac, L. & Thiéry, D. (2017) Grape moth density in Bordeaux vineyards depends on local habitat management despite effects of landscape heterogeneity on their biological control. *Journal of Applied Ecology*.

Rusch, A., Binet, D., Delbac, L. & Thiéry, D. (2016b) Local and landscape effects of agricultural intensification on Carabid community structure and weed seed predation in a perennial cropping system. *Landscape ecology*, **31**, 2163–2174.

Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G. & Ekbom, B. (2015b) Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic and Applied Ecology*.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J. (2013) Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. *Agriculture, ecosystems & environment*, **166**, 118–125.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Roger-Estrade, J. & others. (2010) 6 Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. *Advances in agronomy*, **109**, 219.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B. & Kinzig, A. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, **287**, 1770–1774.

Sanders, D., Vogel, E. & Knop, E. (2015) Individual and species-specific traits explain niche size and functional role in spiders as generalist predators. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 134–142.

Savary, S., Delbac, L., Rochas, A., Taisant, G. & Willocquet, L. (2009) Analysis of nonlinear relationships in dual epidemics, and its application to the management of grapevine downy and powdery mildews. *Phytopathology*, **99**, 930–942.

Savary, S., Teng, P.S., Willocquet, L. & Nutter Jr, F.W. (2006) Quantification and modeling of crop losses: a review of purposes. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **44**, 89–112.

Schellhorn, N.A., Parry, H.R., Macfadyen, S., Wang, Y. & Zalucki, M.P. (2015) Connecting scales: Achieving in-field pest control from areawide and landscape ecology studies. *Insect science*, **22**, 35–51.

Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Roscher, C., Weigelt, A. & Allan, E. (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, **468**, 553.

Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103–113.

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.

Schmitz, O.J. (2007) Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, **88**, 2415–2426.

Schmitz, O.J. (2008) Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science*, **319**, 952–954.

Schmitz, O.J. (2009) Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecology*, **90**, 2339–2345.

Schneider, M.K., Lüscher, G., Jeanneret, P., Arndorfer, M., Ammari, Y., Bailey, D., Balázs, K., Báldi, A., Choisis, J.-P. & Dennis, P. (2014) Gains to species diversity in organically farmed fields are not propagated at the farm level. *Nature communications*, **5**, 4151.

Senior, A.M., Grueber, C.E., Kamiya, T., Lagisz, M., O'Dwyer, K., Santos, E.S. & Nakagawa, S. (2016) Heterogeneity in ecological and evolutionary meta-analyses: its magnitude and implications. *Ecology*, **97**, 3293–3299.

Sentenac, G. (2011) *La faune auxiliaire des vignobles de France*. Éd. France agricole, Paris.

Serna-Chavez, H.M., Schulp, C.J.E., Van Bodegom, P.M., Bouten, W., Verburg, P.H. & Davidson, M.D. (2014) A quantitative framework for assessing spatial flows of ecosystem services. *Ecological Indicators*, **39**, 24–33.

Settle, W.H., Ariawan, H., Astuti, E.T., Cahyana, W., Hakim, A.L., Hindayana, D. & Lestari, A.S. (1996) Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology*, **77**, 1975–1988.

Seufert, V., Ramankutty, N. & Mayerhofer, T. (2017a) What is this thing called organic?–How organic farming is codified in regulations. *Food Policy*, **68**, 10–20.

Seufert, V. & Ramankutty, N. (2017b) Many shades of gray—The context-dependent performance of organic agriculture. *Science Advances*, **3**, e1602638.

Seufert, V., Ramankutty, N. & Foley, J.A. (2012) Comparing the yields of organic and conventional agriculture. *Nature*, **485**, 229–232.

Sexson, D.L. & Wyman, J.A. (2005) Effect of crop rotation distance on populations of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae): development of areawide Colorado potato beetle pest management strategies. *Journal of economic entomology*, **98**, 716–724.

Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C. & Sait, S.M. (2013) Comparison of pollinators and natural enemies: a meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews*, **88**, 1002–1021.

Sharley, D.J., Hoffmann, A.A. & Thomson, L.J. (2008) The effects of soil tillage on beneficial invertebrates within the vineyard. *Agricultural and Forest Entomology*, **10**, 233–243.

Shennan, C., Krupnik, T.J., Baird, G., Cohen, H., Forbush, K., Lovell, R.J. & Olimpi, E.M. (2017) Organic and Conventional Agriculture: A Useful Framing? *Annual Review of Environment and Resources*, **42**, 317–346.

Shields, M.W., Tompkins, J.-M., Saville, D.J., Meurk, C.D. & Wratten, S. (2016) Potential ecosystem service delivery by endemic plants in New Zealand vineyards: successes and prospects. *PeerJ*, **4**, e2042.

Shurin, J.B. (2000) Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology*, **81**, 3074–3086.

Siemann, E., Haarstad, J. & Tilman, D. (1999) Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography*, **22**, 406–414.

Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the entomological Society of America*, **87**, 651–701.

Smith, B.D. & Zeder, M.A. (2013) The onset of the Anthropocene. *Anthropocene*, **4**, 8–13.

de Snoo, G.R. & de Wit, P.J. (1998) Buffer zones for reducing pesticide drift to ditches and risks to aquatic organisms. *Ecotoxicology and environmental safety*, **41**, 112–118.

Soliveres, S., Van Der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M.M., Renner, S.C., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Binkenstein, J. & others. (2016a) Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, **536**, 456–459.

Soliveres, S., Manning, P., Prati, D., Gossner, M.M., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Binkenstein, J., Birkhofer, K. & Blaser, S. (2016b) Locally rare species influence grassland ecosystem multifunctionality. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **371**, 20150269.

Staudacher, K., Rennstam Rubbmark, O., Birkhofer, K., Malsher, G., Sint, D., Jonsson, M. & Traugott, M. Habitat heterogeneity induces rapid changes in the feeding behaviour of generalist arthropod predators. *Functional Ecology*, n/a-n/a.

Stavi, I., Bel, G. & Zaady, E. (2016) Soil functions and ecosystem services in conventional, conservation, and integrated agricultural systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **36**, 1–12.

Stephens, A.E., Srivastava, D.S. & Myers, J.H. (2013) Strength in numbers? Effects of multiple natural enemy species on plant performance. *Proc. R. Soc. B*, p. 20122756. The Royal Society.

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.

Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T. & NAVAS, M.-L. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125–1140.

Summerville, K.S. (2004) Do smaller forest fragments contain a greater abundance of lepidopteran crop and forage consumers? *Environmental entomology*, **33**, 234–241.

Sunderland, T.C. (2011) Food security: why is biodiversity important? *International Forestry Review*, **13**, 265–274.

Tamburini, G., De Simone, S., Sigura, M., Boscutti, F. & Marini, L. (2016) Conservation tillage mitigates the negative effect of landscape simplification on biological control. *Journal of applied ecology*, **53**, 233–241.

Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 571–573.

Theiling, K.M. & Croft, B.A. (1988) Pesticide side-effects on arthropod natural enemies: a database summary. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **21**, 191–218.

Thiéry, D. & Moreau, J. (2005) Relative performance of European grapevine moth (Lobesia botrana) on grapes and other hosts. *Oecologia*, **143**, 548.

Thies, C., Roschewitz, I. & Tscharntke, T. (2005) The landscape context of cereal aphid–parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 203–210.

Thomson, L.J. & Hoffmann, A.A. (2009) Vegetation increases the abundance of natural enemies in vineyards. *Biological Control*, **49**, 259–269.

Thomson, L.J. & Hoffmann, A.A. (2013) Spatial scale of benefits from adjacent woody vegetation on natural enemies within vineyards. *Biological Control*, **64**, 57–65.

Thorbek, P. & Bilde, T. (2004) Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 526–538.

Thrupp, L.A. (2000) Linking agricultural biodiversity and food security: the valuable role of agrobiodiversity for sustainable agriculture. *International affairs*, **76**, 283–297.

Tilman, D. & Clark, M. (2014) Global diets link environmental sustainability and human health. *Nature*, **515**, 518–522.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001) Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, **292**, 281–284.

Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J.M. (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**.

Tittonell, P. (2014) Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **8**, 53–61.

Trewavas, A. (2001) Urban myths of organic farming. *Nature*, **410**, 409.

Tribot, A.-S., Mouquet, N., Villéger, S., Raymond, M., Hoff, F., Boissery, P., Holon, F. & Deter, J. (2016) Taxonomic and functional diversity increase the aesthetic value of coralligenous reefs. *Scientific reports*, **6**, 34229.

Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L. & Petit, S. (2013) The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and applied ecology*, **14**, 235–245.

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.

Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T.C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J. & Whitbread, A. (2012a) Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological conservation*, **151**, 53–59.

Tscharntke, T., Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A. & others. (2016) When natural habitat fails to enhance biological pest control–Five hypotheses. *Biological Conservation*, **204**, 449–458.

Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters*, **8**, 857–874.

Tscharntke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T.V., Sodhi, N.S., Hoehn, P. & Tylianakis, J.M. (2008) Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, **89**, 944–951.

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O. & Dormann, C.F. (2012b) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, **87**, 661–685.

Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A. & Bengtsson, J. (2014) Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *Journal of applied ecology*, **51**, 746–755.

Tuomisto, H.L., Hodge, I.D., Riordan, P. & Macdonald, D.W. (2012) Does organic farming reduce environmental impacts?–A meta-analysis of European research. *Journal of environmental management*, **112**, 309–320.

Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'neill, R.V. (2001) *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer.

Tuxill, J. (1999) Appreciating the benefits of plant biodiversity. *State of the World*, 96–114.

Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1351–1363.

Tylianakis, J.M., Tscharntke, T. & Lewis, O.T. (2007) Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, **445**, 202–205.

UK Department for Environment, Food and Rural Affairs. (2017) Wild bird population in the UK, 1970 to 2016.

UNESCO. (2016) http://whc.unesco.org/fr/nouveauxbiens/date=2016&mode=shortlist.

Van Bruggen, A.H.C. & Finckh, M.R. (2016) Plant Diseases and Management Approaches in Organic Farming Systems. *Annual review of phytopathology*, **54**, 25–54.

Van Dyck, H., Van Strien, A.J., Maes, D. & Van Swaay, C.A. (2009) Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. *Conservation Biology*, **23**, 957–965.

Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M. & Baudry, J. (2013) The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, ecosystems & environment*, **166**, 3–14.

Verchot, L.V., Franklin, E.C. & Gilliam, J.W. (1997) Nitrogen cycling in Piedmont vegetated filter zones: II. Subsurface nitrate removal. *Journal of Environmental Quality*, **26**, 337–347.

Veres, A., Petit, S., Conord, C. & Lavigne, C. (2013) Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **166**, 110–117.

Viechtbauer, W. (2010) Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *J Stat Softw*, **36**, 1–48.

Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.

Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F. & Mouillot, D. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, **20**, 1512–1522.

Voigt, W., Perner, J. & Hefin Jones, T. (2007) Using functional groups to investigate community response to environmental changes: two grassland case studies. *Global Change Biology*, **13**, 1710–1721.

Vorholt, J.A. (2012) Microbial life in the phyllosphere. *Nature Reviews Microbiology*, **10**, 828–840.

Waldron, A., Miller, D.C., Redding, D., Mooers, A., Kuhn, T.S., Nibbelink, N., Roberts, J.T., Tobias, J.A. & Gittleman, J.L. (2017) Reductions in global biodiversity loss predicted from conservation spending. *Nature*, **551**, 364.

Wallace, K.J. (2007) Classification of ecosystem services: problems and solutions. *Biological conservation*, **139**, 235–246.

Wezel, A. & Soldat, V. (2009) A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability*, **7**, 3–18.

Wheeler, S.A. (2008) The barriers to further adoption of organic farming and genetic engineering in Australia: Views of agricultural professionals and their information sources. *Renewable agriculture and food systems*, **23**, 161–170.

Wicke, B., Sikkema, R., Dornburg, V. & Faaij, A. (2011) Exploring land use changes and the role of palm oil production in Indonesia and Malaysia. *Land use policy*, **28**, 193–206.

Willer, H. & Lernoud, J. (2016) *The World of Organic Agriculture. Statistics and Emerging Trends 2016*. Research Institute of Organic Agriculture FiBL and IFOAM Organics International.

Winqvist, C., Bengtsson, J., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Eggers, S., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J. & others. (2011) Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *Journal of applied ecology*, **48**, 570–579.

Winqvist, C., Bengtsson, J., Öckinger, E., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J. & others. (2014) Species' traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in Europe. *Journal of Insect Conservation*, **18**, 837–846.

Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A. & Guisan, A. (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, **88**, 15–30.

Xuéreb, A. & Thiéry, D. (2006) Does natural larval parasitism of Lobesia botrana (Lepidoptera: Tortricidae) vary between years, generation, density of the host and vine cultivar? *Bulletin of entomological research*, **96**, 105–110.

Yachi, S. & Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 1463–1468.

Zeale, M.R., Butlin, R.K., Barker, G.L., Lees, D.C. & Jones, G. (2011) Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces. *Molecular ecology resources*, **11**, 236–244.

Zehnder, G., Gurr, G.M., Kühne, S., Wade, M.R., Wratten, S.D. & Wyss, E. (2007) Arthropod pest management in organic crops. *Annu. Rev. Entomol.*, **52**, 57–80.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Gail M, Krickeberg K, Samet JM, Tsiatis A, Wong W, editors. *New York, NY: Spring Science and Business Media.*

ANNEXES

ANNEXE 1

Chapitre 1 : Table contenant la liste des publications ayant fourni des données pour la méta-analyse.

Table| List of the studies included in the meta-analyses. The table reports information about the publication, (*i.e.*, the authors, the title, the journal and the publication year). It also reports in which meta-analysis has been used the data (for pest infestation "Pest", biological control "Biocontrol" or both), the type of pest studied in the paper (pathogen, animal pest, weed), the country where has been conducted the study and the number of effect sizes extracted from the paper for each meta-analysis (pest infestation - biological control).

Reference name	Authors	Title	JOURNAL	Year	Which meta-analysis	Animal pest type	Country	Number of effect sizes
Avila-Rodriguez et al., 2016	Avila-Rodriguez, V; Vacio-Fraga, CA; Nava-Camberos, U; Marquez-Hernandez, C; de la Pena, CG; Olalde-Portugal, V; Garcia-Hernandez, JL	Identification, population dynamics and parasitism of aphids in pecan in the Comarca Lagunera, Mexico	PHYTON-INTERNATIONAL JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY	2016	Pest	Animal pest	Mexico	2 - 0
Aviron et al., 2016	Aviron, S; Poggi, S; Varennes, YD; Lefevre, A	Local landscape heterogeneity affects crop colonization by natural enemies of pests in protected horticultural cropping systems	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2016	Pest	Animal pest	France	2 - 0
Aviron, 2016, unpublished data	NA	NA	NA	NA	Biocontrol	Animal pest	France	0 - 1
Barberi et al., 1998	Barberi, P; Cozzani, A; Macchia, M; Bonari, E	Size and composition of the weed seedbank under different management systems for continuous maize cropping	WEED RESEARCH	1998	Pest	Weed	Italy	1 - 0
Batary et al., 2012	Batary, P; Holzschuh, A; Orci, KM; Samu, F; Tscharntke, T	Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2012	Pest	Weed	Germany	2 - 0
Benaragama et al., 2016	Benaragama, D; Shirtliffe, SJ; Gossen, BD; Brandt, SA; Lemke, R; Johnson, EN; Zentner, RP; Olfert, O; Leeson, J; Moulin, A; Stevenson, C	Long-term weed dynamics and crop yields under diverse crop rotations in organic and conventional cropping systems in the Canadian prairies	FIELD CROPS RESEARCH	2016	Pest	Weed	Canada	3 - 0
Berkelmans et al., 2003	Berkelmans, R; Ferris, H; Tenuta, M; van Bruggen, AHC	Effects of long-term crop management on nematode trophic levels other than plant feeders disappear after 1 year of disruptive soil management	APPLIED SOIL ECOLOGY	2003	Pest & Biocontrol	Animal pest	The United States	2 - 1

Bernard et al., 2014	Bernard, E; Larkin, RP; Tavantzis, S; Erich, MS; Alyokhin, A; Gross, SD	Rapeseed rotation, compost and biocontrol amendments reduce soilborne diseases and increase tuber yield in organic and conventional potato production systems	PLANT AND SOIL	2014	Pest	Pathogen	The United States	3 - 0
Bettiol et al., 2004	Bettiol, W; Ghini, R; Galvao, JAH; Siloto, RU	Organic and conventional tomato cropping systems	SCIENTIA AGRICOLA	2004	Pest	Pathogen & Animal pest	Brazil	6 - 0
Bilalis et al., 2011	Bilalis, D; Karkanis, A; Konstantas, A; Patsiali, S; Triantafyllidis, V	Arbuscular Mycorrhizal Fungi: A Blessing or A Curse for Weed Management in Organic Olive Crops?	AUSTRALIAN JOURNAL OF CROP SCIENCE	2011	Pest	Weed	Greece	4 - 0
Bilsborrow et al., 2013	Bilsborrow, P; Cooper, J; Tetard-Jones, C; Srednicka-Tober, D; Baraniski, M; Eyre, M; Schmidt, C; Shotton, P; Volakakis, N; Cakmak, I; Ozturk, L; Leifert, C; Wilcockson, S	The effect of organic and conventional management on the yield and quality of wheat grown in a long-term field trial	EUROPEAN JOURNAL OF AGRONOMY	2013	Pest	Pathogen	England	2 - 0
Birkhöfer et al., 2016	Birkhofer, K; Arvidsson, F; Ehlers, D; Mader, VL; Bengtsson, J; Smith, HG	Organic farming affects the biological control of hemipteran pests and yields in spring barley independent of landscape complexity	LANDSCAPE ECOLOGY	2016	Pest & Biocontrol	Animal pest	Sweden	4 - 6
Birkhöfer et al., 2008	Birkhofer, K; Bezemer, TM; Bloem, J; Bonkowski, M; Christensen, S; Dubois, D; Ekelund, F; Fliessbach, A; Gunst, L; Hedlund, K; Mader, P; Mikola, J; Robin, C; Setala, H; Tatin-Froux, F; Van der Putten, WH; Scheu, S	Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity	SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY	2008	Pest	Animal pest	Switzerland	4 - 0
Borovinova et al., 2012	Borovinova, M; Petrova, V; Maneva, S	Effect of Different Growing Systems of Apple on Trunk and Branch Diseases and Pests	NOTULAE BOTANICAE HORTI AGROBOTANICI CLUJ-NAPOCA	2012	Pest	Pathogen	Bulgaria	3 - 0
Boutin et al., 2009	Boutin_2009	Arthropod diversity as affected by agricultural management (organic and convnetional farming), plant species, and landscape context	ECOSCIENCE	2009	Pest	Animal pest	Canada	13 - 0
Bruggisser et al., 2010	Bruggisser, OT; Schmidt-Entling, MH; Bacher, S	Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels	BIOLOGICAL CONSERVATION	2010	pest	Weed	Switzerland	1 - 0

Caballero-Lopez et al., 2012	Caballero-Lopez, B; Blanco-Moreno, JM; Perez-Hidalgo, N; Michelena-Saval, JM; Pujade-Villar, J; Guerrieri, E; Sanchez-Espigares, JA; Sans, FX	Weeds, aphids, and specialist parasitoids and predators benefit differently from organic and conventional cropping of winter cereals	JOURNAL OF PEST SCIENCE	2012	Pest	Animal pest	Spain	2 - 0
Campos-Herrera et al., 2008	Campos-Herrera, R; Gomez-Ros, JM; Escuer, M; Cuadra, L; Barrios, L; Gutierrez, C	Diversity, occurrence, and life characteristics of natural entomopathogenic nematode populations from La Rioja (Northern Spain) under different agricultural management and their relationships with soil factors	SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY	2008	Biocontrol	Animal pest	Spain	0 - 2
Castejon et al., 2012	Castejon, M; Arroyo, FT; Garcia-Galavis, PA; Santamaria, C; Daza, A	Susceptibility of Japanese Plum Cultivars to Tranzschelia pruni-spinosae under Organic and Conventional Management in Southern Spain	XXVIII INTERNATIONAL HORTICULTURAL CONGRESS ON SCIENCE AND HORTICULTURE FOR PEOPLE (IHC2010): INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON ORGANIC HORTICULTURE: PRODUCTIVITY AND SUSTAINABILITY	2012	Pest	Pathogen	Spain	1 - 0
Cavigelli et al., 2008	Cavigelli, MA; Teasdale, JR; Conklin, AE	Long-term agronomic performance of organic and conventional field crops in the mid-Atlantic region	AGRONOMY JOURNAL	2008	Pest	Weed	The United States	6 - 0
Chamorro et al., 2016	Chamorro, L; Masalles, RM; Sans, FX	Arable weed decline in Northeast Spain: Does organic farming recover functional biodiversity?	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2016	Pest	Weed	Spain	1 - 0
Champeil et al., 2004	Champeil, A; Fourbet, JF; Dore, T; Rossignol, L	Influence of cropping system on Fusarium head blight and mycotoxin levels in winter wheat	CROP PROTECTION	2004	Pest	Pathogen	France	1 - 0
Chellemi, 2006	Chellemi, DO	Effect of urban plant debris and soil management practices on plant parasitic nematodes, Phytophthora blight and Pythium root rot of bell pepper	CROP PROTECTION	2006	Pest	Animal pest	The United States	4 - 0
Chellemi et al., 2012	Chellemi, DO; Wu, TH; Graham, JH; Church, G	Biological Impact of Divergent Land Management Practices on Tomato Crop Health	PHYTOPATHOLOGY	2012	Pest	Pathogen & Animal pest	The United States	5 - 0

Chroboková et al., 2014	Chrobokova, E; Sucha, J; Ludvikova, H; Lauterer, P	Occurrence of potential vectors of phytoplasma in pear orchards with different plantation management	HORTICULTURAL SCIENCE	2014	Pest	Animal pest	Czech Republic	9 - 0
Clark et al., 1998	Clark, MS; Ferris, H; Klonsky, K; Lanini, WT; van Bruggen, AHC; Zalom, FG	Agronomic, economic, and environmental comparison of pest management in conventional and alternative tomato and corn systems in northern California	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	1998	Pest	Animal pest	The United States	6 - 0
Daamen et al., 1989	Daamen_1989	Epidemics of diseases and pests of winter wheat at different levels of agrochemical input. A study on the possibilities of designingg an integrated cropping system.	Journal of Phytopathology	1989	Pest	Pathogen	The Netherlands	14 - 0
Davis et al., 2005	Davis, AS; Renner, KA; Gross, KL	Weed seedbank and community shifts in a long-term cropping systems experiment	WEED SCIENCE	2005	Pest	Weed	The United States	8 - 0
de Medeiros et al., 2011	de Medeiros, MA; Sujii, ER; de Morais, HC	Mortality factors at egg stage of Tuta absoluta (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) on organic tomato system and on conventional tomato system	BRAGANTIA	2011	Biocontrol	Animal pest	Brazil	0 - 1
Delate et al., 2008	Delate, K; Cambardella, C; McKern, A	Effects of organic fertilization and cover crops on an organic pepper system	HORTTECHNOLOGY	2008	Pest	Animal pest	The United States	2 - 0
Dias et al., 2011	Dias, JPT; Filho, JD; Carmo, EL; Simoes, JC; Padua, JG	Population Fluctuation of Spider Mite Tetranychus urticae in Different Production Systems of Strawberry	XXVIII INTERNATIONAL HORTICULTURAL CONGRESS ON SCIENCE AND HORTICULTURE FOR PEOPLE (IHC2010): INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON BERRIES: FROM GENOMICS TO SUSTAINABLE PRODUCTION, QUALITY AND HEALTH	2011	Pest	Animal pest	Brazil	1 - 0
Dib et al., 2016	Dib, H; Sauphanor, B; Capowiez, Y	Effect of management strategies on arthropod communities in the colonies of rosy apple aphid, Dysaphis plantaginea Passerini (Hemiptera: Aphididae) in south-eastern France	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2016	Pest & Biocontrol	Animal pest	France	2 - 2

Diekötter et al., 2010	Diekotter, T; Wamser, S; Wolters, V; Birkhofer, K	Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2010	Biocontrol	Weed	Germany	0 - 1
Doring et al., 2015	Doring_2015	Growth, yield and fruit quality of grapevines under organic and biodynamic management	PLOS ONE	2015	Pest	Pathogen	Germany	6 - 0
Duarte et al., 2012	Duarte, RT; Galli, JC; Pazini, WC; Calore, RA	POPULATION DYNAMICS OF Triozoida limbata, Costalimaita ferruginea AND NATURAL ENEMIES IN ORGANIC AND CONVENTIONAL ORCHARD OF GUAVA	REVISTA BRASILEIRA DE FRUTICULTURA	2012	Pest	Animal pest	Brazil	2 - 0
Eberlein et al., 2016	Eberlein, C; Heuer, H; Westphal, A	Impact of cropping sequences and production strategies on soil suppressiveness against cereal cyst nematodes	APPLIED SOIL ECOLOGY	2016	Biocontrol	Animal pest	Germany	0 - 2
Edesi et al., 2012	Edesi, L; Jarvan, M; Adamson, A; Lauringson, E; Kuht, J	Weed species diversity and community composition in conventional and organic farming: a five-year experiment	ZEMDIRBYSTE-AGRICULTURE	2012	Pest	Weed	Estonia	2 - 0
Eilers et Klein, 2009	Eilers, EJ; Klein, AM	Landscape context and management effects on an important insect pest and its natural enemies in almond	BIOLOGICAL CONTROL	2009	Pest	Pathogen, Animal pest & Other	The United States	5 - 0
Ekroos et al., 2010	Ekroos, J; Hyvonen, T; Tiainen, J; Tiira, M	Responses in plant and carabid communities to farming practises in boreal landscapes	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2010	Pest	Weed	Sweden	2 - 0
Feber et al., 1997	Feber, RE; Firbank, LG; Johnson, PJ; Macdonald, DW	The effects of organic farming on pest and non-pest butterfly abundance	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	1997	Pest	Animal pest	England	2 - 0
Fermaud et al., 2016	Fermaud, M; Smits, N; Merot, A; Roudet, J; Thiery, D; Wery, J; Delbac, L	New multipest damage indicator to assess protection strategies in grapevine cropping systems	AUSTRALIAN JOURNAL OF GRAPE AND WINE RESEARCH	2016	Pest	Pathogen & Animal pest	France	8 - 0
Ferris et al., 1996	Ferris_1996	Dynamics of nematode communities in tomatoes grown in conventional and organic farming systems and their impact on soil fertility	APPLIED SOIL ECOLOGY	1996	Pest	Animal pest	The United States	10 - 0
Fischer et al., 2011	Fischer, C; Thies, C; Tscharntke, T	Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal	PERSPECTIVES IN PLANT ECOLOGY EVOLUTION AND SYSTEMATICS	2011	Biocontrol	Weed	Germany	0 - 1

Fisher et Zanette, 2013	Fischer, IH; Zanette, MM	Injuries in 'Valencia' oranges cultivated in organic and conventional systems	SEMINA-CIENCIAS AGRARIAS	2013	Pest	Pathogen	Brazil	2 - 0
Fusaro et al., 2016	Fusaro, S; Gavinelli, F; Sommaggio, D; Paoletti, MG	Higher efficiency in organic than in conventional management of biological control in horticultural crops in north-eastern Italy	BIOLOGICAL CONTROL	2016	Pest & Biocontrol	Animal pest & Other	Italy	19 - 1
Gallandt et al., 1998	Gallandt, ER; Liebman, M; Corson, S; Porter, GA; Ullrich, SD	Effects of pest and soil management systems on weed dynamics in potato	WEED SCIENCE	1998	Pest	Weed	The United States	2 - 0
Girard et al., 2014	Girard, J; Mineau, P; Fahrig, L	Higher nestling food biomass in organic than conventional soybean fields in eastern Ontario, Canada	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2014	Pest	Weed	Canada	2 - 0
Gosme et al., 2012	Gosme, M; de Villemandy, M; Bazot, M; Jeuffroy, MH	Local and neighbourhood effects of organic and conventional wheat management on aphids, weeds, and foliar diseases	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2012	Pest	Animal pest, Weed & Pathogen	France	16 - 0
Graziani et al., 2012	Graziani, F; Onofri, A; Pannacci, E; Tei, F; Guiducci, M	Size and composition of weed seedbank in long-term organic and conventional low-input cropping systems	EUROPEAN JOURNAL OF AGRONOMY	2012	Pest	Weed	Italy	6 - 0
Greve et Redaelli, 2006	Greve, C; Redaelli, LR	Seasonal variation of immature stages of Phyllocnistis citrella Stainton (Lepidoptera : Gracillariidae) in Citrus sinensis orchards under two management systems	NEOTROPICAL ENTOMOLOGY	2006	Pest	Animal pest	Brazil	1 - 0
Grundwald et van Bruggen, 2000	Grundwald_2000	Short-term cover crop decomposition in organic and convnetional soils : characterization of soil C, N, microbial and plant pathogen dynamics	European Journal of Plant Pathology	2000	Pest	Pathogen	The United States	4 - 0
Hade et al., 2015	Hade, C; Bamford, KC; Entz, MH	Crop agronomic performance under a six-year continuous organic no-till system and other tilled and conventionally-managed systems in the northern Great Plains of Canada	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2015	Pest	Weed	Canada	1 - 0
Hannukkala et Tapio, 1990	HANNUKKALA, AO; TAPIO, E	CONVENTIONAL AND ORGANIC CROPPING SYSTEMS AT SUITIA .5. CEREAL DISEASES	JOURNAL OF AGRICULTURAL SCIENCE IN FINLAND	1990	Pest	Pathogen	Finland	6 - 0
Harbuck et al., 2009	Harbuck, KSB; Menalled, FD; Pollnac, FW	Impact of cropping systems on the weed seed banks in the northern Great Plains, USA	WEED BIOLOGY AND MANAGEMENT	2009	Pest	Weed	The United States	4 - 0

Hawes et al., 2010	Hawes, C; Squire, GR; Hallett, PD; Watson, CA; Young, M	Arable plant communities as indicators of farming practice	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2010	Pest	Weed	Scotland	1 - 0
He et al., 2010	He, MM; Ma, WJ; Tian, GM; Blok, W; Khodzaeva, A; Zelenev, VV; Semenov, AM; van Bruggen, AHC	Daily Changes of Infections by Pythium ultimum After a Nutrient Impulse in Organic Versus Conventional Soils	PHYTOPATHOLOGY	2010	Biocontrol	Pathogen	The Netherlands	0 - 2
Henriksen et Langer, 2013	Henriksen, CI; Langer, V	Road verges and winter wheat fields as resources for wild bees in agricultural landscapes	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2013	Pest	Weed	Denmark	1 - 0
Hesler et al., 1993	HESLER, LS; GRIGARICK, AA; ORAZE, MJ; PALRANG, AT	ARTHROPOD FAUNA OF CONVENTIONAL AND ORGANIC RICE FIELDS IN CALIFORNIA	JOURNAL OF ECONOMIC ENTOMOLOGY	1993	Pest	Animal pest & Other	The United States	5 - 0
Hiddink et al., 2005	Hiddink, GA; van Bruggen, AHC; Termorshuizen, AJ; Raaijmakers, JM; Semenov, AV	Effect of organic management of soils on suppressiveness to Gaeumannomyces graminis var. tritici and its antagonist, Pseudomonas fluorescens	EUROPEAN JOURNAL OF PLANT PATHOLOGY	2005	Biocontrol	Pathogen	The Netherlands	0 - 4
Hillger et al., 2006	Hillger, DE; Weller, SC; Maynard, ET; Gibson, KD	Emergent weed communities associated with tomato production systems in Indiana	WEED SCIENCE	2006	Pest	Weed	The United States	20 - 0
Hummel et al., 2002	Hummel, RL; Walgenbach, JF; Hoyt, GD; Kennedy, GG	Effects of production system on vegetable arthropods and their natural enemies	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2002	Pest & Biocontrol	Animal pest	The United States	4 - 2
Jaffee et al., 1998	Jaffee, BA; Ferris, H; Scow, KM	Nematode-trapping fungi in organic and conventional cropping systems	PHYTOPATHOLOGY	1998	Pest & Biocontrol	Animal pest	The United States	6 - 6
Jaffuel et al., 2016	Jaffuel, G; Mader, P; Blanco-Perez, R; Chiriboga, X; Fliessbach, A; Turlings, TCJ; Campos-Herrera, R	Prevalence and activity of entomopathogenic nematodes and their antagonists in soils that are subject to different agricultural practices	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2016	Biocontrol	Animal pest	Switzerland	0 - 6
Jerez Valle et al., 2015	Jerez-Valle, C; Garcia-Lopez, PA; Campos, M; Pascual, F	Methodological considerations in discriminating olive-orchard management type using olive-canopy arthropod fauna at the level of order	SPANISH JOURNAL OF AGRICULTURAL RESEARCH	2015	Pest	Animal pest	Spain	2 - 0
Jonason et al., 2013	Jonason, D; Smith, HG; Bengtsson, J; Birkhofer, K	Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae)	LANDSCAPE ECOLOGY	2013	Biocontrol	Weed	Sweden	0 - 1
Jones et al., 2016	Jones, MS; Halteman, WA; Drummond, FA	Predator- and Scavenger-Mediated Ecosystem Services Determined by Distance to Field-Forest Interface in the Maine Lowbush Blueberry Agroecosystem	ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY	2016	Biocontrol	Animal pest & Weed	The United States	0 - 16

José María et al., 2013	Jose-Maria, L; Armengot, L; Chamorro, L; Sans, FX	The conservation of arable weeds at crop edges of barley fields in northeast Spain	ANNALS OF APPLIED BIOLOGY	2013	Pest	Weed	Spain	8 - 0
José María et Sans, 2011	Jose-Maria, L; Sans, FX	Weed seedbanks in arable fields: effects of management practices and surrounding landscape	WEED RESEARCH	2011	Pest	Weed	Spain	1 - 0
Kauppila, 1990	KAUPPILA, R	CONVENTIONAL AND ORGANIC CROPPING SYSTEMS AT SUITIA .4. WEEDS	JOURNAL OF AGRICULTURAL SCIENCE IN FINLAND	1990	Pest	Weed	Finland	1 - 0
Keiser et al., 2012	Keiser, A; Haberli, M; Stamp, P	Quality deficiencies on potato (Solanum tuberosum L.) tubers caused by Rhizoctonia solani, wireworms (Agriotes ssp.) and slugs (Deroceras reticulatum, Arion hortensis) in different farming systems	FIELD CROPS RESEARCH	2012	Pest	Pathogen, Animal pest & Other	Switzerland	3 - 0
Knudsen et al., 1999	Knudsen, IMB; Debosz, K; Hockenhull, J; Jensen, DF; Elmholt, S	Suppressiveness of organically and conventionally managed soils towards brown foot rot of barley	APPLIED SOIL ECOLOGY	1999	Biocontrol	Pathogen	Denmark	0 - 4
Koch, 1991	KOCH, G	FUNGAL PATHOGENS ON WINTER-WHEAT IN COMPARISON OF 2 CONVENTIONAL FARMS AND ONE BIODYNAMIC FARM IN HESSE (FRG) 1986	Journal of plant diseases and protection	1991	Pest	Pathogen	Germany	3 - 0
Kolarova et al., 2013	Kolarova, M; Tyser, L; Soukup, J	Impact of site conditions and farming practices on the occurrence of rare and endangered weeds on arable land in the Czech Republic	WEED RESEARCH	2013	Pest	Weed	Czech Republic	3 - 0
Koocheki et al., 2009	Koocheki, A; Nassiri, M; Alimoradi, L; Ghorbani, R	Effect of cropping systems and crop rotations on weeds	AGRONOMY FOR SUSTAINABLE DEVELOPMENT	2009	Pest	Weed	Iran	4 - 0
Koss et al., 2005	Koss, AM; Jensen, AS; Schreiber, A; Pike, KS; Snyder, WE	Comparison of predator and pest communities in Washington potato fields treated with broad-spectrum, selective, or organic insecticides	ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY	2005	Pest	Animal pest	The United States	2 - 0
Krauss et al., 2011	Krauss, J; Gallenberger, I; Steffan-Dewenter, I	Decreased Functional Diversity and Biological Pest Control in Conventional Compared to Organic Crop Fields	PLOS ONE	2011	Pest	Animal pest	Germany	1 - 0

L-Baeckstrom et al., 2006	L-Baeckstrom, G; Lundegardh, B; Hanell, U	The interactions between nitrogen dose, year and stage of ripeness on nitrogen and trace element concentrations and seed-borne pathogens in organic and conventional wheat	JOURNAL OF THE SCIENCE OF FOOD AND AGRICULTURE	2006	Pest	Pathogen	Sweden	3 - 0
Lefebvre et al., 2017	Lefebvre, M; Franck, P; Olivares, J; Ricard, JM; Mandrin, JF; Lavigne, C	Spider predation on rosy apple aphid in conventional, organic and insecticide-free orchards and its impact on aphid populations	BIOLOGICAL CONTROL	2017	Pest & Biocontrol	Animal pest	France	2 - 2
Légère et al., 2013	Legere, A; Vanasse, A; Stevenson, FC	Low-Input Management and Mature Conservation Tillage: Agronomic Potential in a Cool, Humid Climate	AGRONOMY JOURNAL	2013	Pest	Weed	Canada	1 - 0
Lenc et al., 2015	Lenc, L; Kwasna, H; Sadowski, C; Grabowski, A	Microbiota in Wheat Roots, Rhizosphere and Soil in Crops Grown in Organic and Other Production Systems	JOURNAL OF PHYTOPATHOLOGY	2015	Pest	Pathogen	Poland	2 - 0
Letourneau et Goldstein, 2001	Letourneau, DK; Goldstein, B	Pest damage and arthropod community structure in organic vs. conventional tomato production in California	JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY	2001	Pest	Animal pest	The United States	4 - 0
Liu et al., 2007	Liu, B; Tu, C; Hu, SJ; Gumpertz, M; Ristaino, JB	Effect of organnic, sustainable, and conventional management strategies in grower fields on soil physical, chemical, and biological factors and the incidence of Southern blight	APPLIED SOIL ECOLOGY	2007	Pest	Pathogen	The United States	2 - 0
Lohaus et al., 2013	Lohaus, K; Vidal, S; Thies, C	Farming practices change food web structures in cereal aphid-parasitoid-hyperparasitoid communities	OECOLOGIA	2013	Pest & Biocontrol	Animal pest	Germany	9 - 3
Lotter et al., 1999	Lotter_1999	Differences in Grape Phylloxera-related grapevine root damage in organically and convnetionally managed vineyards in California	Hortscience	1999	Pest	Animal pest	The United States	3 - 0
Lu et al., 2015	Lu, ZZ; Perkins, LE; Li, JB; Wu, WY; Zalucki, MP; Gao, GZ; Furlong, MJ	Abundance of Aphis gossypii (Homoptera; Aphididae) and its main predators in organic and conventional cotton fields in north-west China	ANNALS OF APPLIED BIOLOGY	2015	Pest	Animal pest	China	3 - 0

Maalouly et al., 2013	Maalouly, M; Franck, P; Bouvier, JC; Toubon, JF; Lavigne, C	Codling moth parasitism is affected by semi-natural habitats and agricultural practices at orchard and landscape levels	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2013	Biocontrol	Animal pest	France	0 - 5
Macfadyen et al., 2011	Macfadyen, S; Craze, PG; Polaszek, A; van Achterberg, K; Memmott, J	Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms	PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES	2011	Biocontrol	Animal pest	England	0 - 1
Macfadyen et al., 2009	Macfadyen, S; Gibson, R; Polaszek, A; Morris, RJ; Craze, PG; Planque, R; Symondson, WOC; Memmott, J	Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control?	ECOLOGY LETTERS	2009	Biocontrol	Animal pest	England	1 - 2
Macfadyen et al., 2009	Macfadyen, S; Gibson, R; Raso, L; Sint, D; Traugott, M; Memmott, J	Parasitoid control of aphids in organic and conventional farming systems	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2009	Biocontrol	Animal pest	England	0 - 1
Mansour et al., 2014	Mansour, A; Al-Banna, L; Salem, N; Alsmairat, N	Disease management of organic tomato under greenhouse conditions in the Jordan Valley	CROP PROTECTION	2014	Pest	Pathogen	Jordan	2 - 0
Matusinsky et al., 2008	Matusinsky, P; Mikolasova, R; Klem, K; Spitzer, T; Urban, T	The role of organic vs. conventional farming practice, soil management and preceding crop on the incidence of stem-base pathogens on wheat	JOURNAL OF PLANT DISEASES AND PROTECTION	2008	Pest	Pathogen	Czech Republic	7 - 0
McBrien et al., 1994	MCBRIEN, HL; JUDD, GJR; BORDEN, JH	CAMPYLOMMA VERBASCI (HETEROPTERA, MIRIDAE) - PHEROMONE-BASED SEASONAL FLIGHT PATTERNS AND PREDICTION OF NYMPHAL DENSITIES IN APPLE ORCHARDS	JOURNAL OF ECONOMIC ENTOMOLOGY	1994	Pest	Animal pest	Canada	2 - 0
Medeiros et al., 2009	Medeiros, MA; Sujii, ER; Morais, HC	Effect of plant diversification on abundance of South American tomato pinworm and predators in two cropping systems	HORTICULTURA BRASILEIRA	2009	Pest	Animal pest	Brazil	1 - 0
Menalled et al., 2001	Menalled, FD; Gross, KL; Hammond, M	Weed aboveground and seedbank community responses to agricultural management systems	ECOLOGICAL APPLICATIONS	2001	Pest	Weed	The United States	5 - 0
Menalled et al., 2007	Menalled, FD; Smith, RG; Dauer, JT; Fox, TB	Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2007	Biocontrol	Weed	The United States	0 - 10

Messiha et al., 2009	Messiha, NAS; van Bruggen, AHC; Franz, E; Janse, JD; Schoeman-Weerdesteijn, ME; Termorshuizen, AJ; van Diepeningen, AD	Effects of soil type, management type and soil amendments on the survival of the potato brown rot bacterium Ralstonia solanacearum	APPLIED SOIL ECOLOGY	2009	Biocontrol	Pathogen	The Netherlands & Egypt	0 - 12
Meyling et al., 2013	Meyling, NV; Navntoft, S; Philipsen, H; Thorup-Kristensen, K; Eilenberg, J	Natural regulation of Delia radicum in organic cabbage production	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2013	Pest & Biocontrol	Animal pest	Denmark	27 - 30
Meyling et al., 2011	Meyling, NV; Thorup-Kristensen, K; Eilenberg, J	Below- and aboveground abundance and distribution of fungal entomopathogens in experimental conventional and organic cropping	BIOLOGICAL CONTROL	2011	Biocontrol	Animal pest	Denmark	0 - 10
Moorcroft et al., 2002	Moorcroft, D; Whittingham, MJ; Bradbury, RB; Wilson, JD	The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance	JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY	2002	Pest	Weed	England	4 - 0
Muneret et al., 2017	Muneret_2017	Deployement of organic farming at landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity	JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY	2017	Pest	Pathogen & Animal pest	France	27 - 0
Muneret, 2015, unpublished data	NA	NA	NA	NA	Biocontrol	Animal pest & Weed	France	0 - 18
Navntoft et al., 2009	Navntoft, S; Wratten, SD; Kristensen, K; Esbjerg, P	Weed seed predation in organic and conventional fields	BIOLOGICAL CONTROL	2009	Biocontrol	Weed	New Zealand	0 - 1
Neher et Olson, 1999	Neher_1999	Nematode communities in soils of four farm cropping management systems	Pedobiologia	1999	Pest	Animal pest	The United States	13 - 0
Nelson et al., 2012	Nelson, AG; Pswarayi, A; Quideau, S; Frick, B; Spaner, D	Yield and Weed Suppression of Crop Mixtures in Organic and Conventional Systems of the Western Canadian Prairie	AGRONOMY JOURNAL	2012	Pest	Weed	Canada	1 - 0
Ngouajio et McGiffen, 2004	Ngouajio, M; McGiffen, ME	Sustainable vegetable production: Effects of cropping systems on weed and insect population dynamics	SUSTAINABILITY OF HORTICULTURAL SYSTEMS IN THE 21ST CENTURY	2004	Pest	Animal pest	The United States	2 - 0
Ngouajio et al., 2003	Ngouajio, M; McGiffen, ME; Hutchinson, CM	Effect of cover crop and management system on weed populations in lettuce	CROP PROTECTION	2003	Pest	Weed	The United States	2 - 0
Ostergard et al., 2008	Ostergard, H; Kristensen, K; Pinnschmidt, HO; Hansen, PK; Hovmoller, MS	Predicting spring barley yield from variety-specific yield potential, disease resistance and straw length, and from environment-specific disease loads and weed pressure	EUPHYTICA	2008	Pest	Pathogen	Denmark	4 - 0

Ostman et al., 2001	Ostman, O; Ekbom, B; Bengtsson, J	Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control	BASIC AND APPLIED ECOLOGY	2001	Pest & Biocontrol	Animal pest	Sweden	1 - 2
Ostman et al., 2003	Ostman, O; Ekbom, B; Bengtsson, J	Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden	ECOLOGICAL ECONOMICS	2003	Biocontrol	Animal pest	Sweden	0 - 1
O'Sullivan et Gormally, 2002	O'Sullivan, CM; Gormally, MJ	A comparison of ground beetle (Carabidae : coleoptera) communities in an organic and conventional potato crop	BIOLOGICAL AGRICULTURE & HORTICULTURE	2002	Pest	Weed	Irland	1 - 0
Peixoto et al., 2017	Peixoto, ML; Fernandes, LG; Carvalho, MAC; de Oliveira, ML; Putti, FF; dos Reis, AR	Assessment of mite fauna in different coffee cropping systems in Brazil	BIOCONTROL SCIENCE AND TECHNOLOGY	2017	Pest	Animal pest	Brazil	2 - 0
Penvern et al., 2010	Penvern, S; Bellon, S; Fauriel, J; Sauphanor, B	Peach orchard protection strategies and aphid communities: Towards an integrated agroecosystem approach	CROP PROTECTION	2010	Pest	Animal pest	France	5 - 0
Phelan et al., 1995	Phelan, PL; Mason, JF; Stinner, BR	Soil-fertility management and host preference by European corn borer, Ostrinia nubilalis (Hubner), on Zea mays L: A comparison of organic and conventional chemical farming	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	1995	Pest	Animal pest	The United States	3 - 0
Picchi et al., 2017	Picchi, MS; Bocci, G; Petacchi, R; Ending, MH	Effects of local and landscape factors on spiders and olive fruit flies	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2016	Pest	Animal pest	Italy	1 - 0
Pokharel et al., 2015	Pokharel, R; Marahatta, SP; Handoo, ZA; Chitwood, DJ	Nematode community structures in different deciduous tree fruits and grape in Colorado, USA and impact of organic peach and apple production practices	EUROPEAN JOURNAL OF SOIL BIOLOGY	2015	Pest	Animal pest	The United States	4 - 0
Pollnac et al., 2008	Pollnac, FW; Rew, LJ; Maxwell, BD; Menalled, FD	Spatial patterns, species richness and cover in weed communities of organic and conventional no-tillage spring wheat systems	WEED RESEARCH	2008	Pest	Weed	The United States	2 - 0
Ponce et al., 2011	Ponce, C; Bravo, C; Leon, DG; Magana, M; Alonso, JC	Effects of organic farming on plant and arthropod communities: A case study in Mediterranean dryland cereal	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2011	Pest	Weed	Spain	1 - 0
Poudel et al., 2002	Poudel, DD; Horwath, WR; Lanini, WT; Temple, SR; van Bruggen, AHC	Comparison of soil N availability and leaching potential, crop yields and weeds in organic, low-input and conventional farming systems in northern California	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2002	Pest	Weed	The United States	2 - 0

Poveda et al., 2006	Poveda, K; Steffan-Dewenter, I; Scheu, S; Tscharntke, T	Belowground effects of organic and conventional farming on aboveground plant-herbivore and plant-pathogen interactions	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2006	Pest	Pathogen & Animal pest	Germany	2 - 0
Raworth et al., 2008	Raworth, DA; Pike, KS; Tanigoshi, LK; Mathur, S; Graf, G	Primary and secondary parasitoids (Hymenoptera) of aphids (Hemiptera : Aphididae) on blueberry and other Vaccinium in the Pacific Northwest	ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY	2008	Biocontrol	Animal pest	The United States	0 - 8
Rhainds et al., 2002	Rhainds, M; Kovach, J; English-Loeb, G	Impact of strawberry cultivar and incidence of pests on yield and profitability of strawberries under conventional and organic management systems	BIOLOGICAL AGRICULTURE & HORTICULTURE	2002	Pest	Animal pest & Other	The United States	9 - 0
Ricci et al., 2009	Ricci, B; Franck, P; Toubon, JF; Bouvier, JC; Sauphanor, B; Lavigne, C	The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France	LANDSCAPE ECOLOGY	2009	Pest	Animal pest	France	2 - 0
Romero et al., 2008	Romero, A; Chamorro, L; Sans, FX	Weed diversity in crop edges and inner fields of organic and conventional dryland winter cereal crops in NE Spain	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2008	Pest	Weed	Spain	1 - 0
RosadoMay et al., 1994	Rosado-May, FJ; Werner, MR; Gliessman, SR; Webb, R	Incidence of strawberry root fungi in conventional and organic production systems	APPLIED SOIL ECOLOGY	1994	Pest	Pathogen	The United States	18 - 0
Roschewitz et al., 2005	Roschewitz, I; Hucker, M; Tscharntke, T; Thies, C	The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2005	Pest & Biocontrol	Animal pest	Germany	6 - 6
Rotchés-Ribalta et al., 2017	Rotches-Ribalta, R; Armengot, L; Mader, P; Mayer, J; Sans, FX	Long-Term Management Affects the Community Composition of Arable Soil Seedbanks	WEED SCIENCE	2017	Pest	Weed	Switzerland	2 - 0
Rusch et al., 2015	Rusch, A; Delbac, L; Muneret, L; Thiery, D	Organic farming and host density affect parasitism rates of tortricid moths in vineyards	AGRICULTURE ECOSYSTEMS & ENVIRONMENT	2015	Pest & Biocontrol	Animal pest	France	1 - 1
Rusch, 2012, unpublished data	NA	NA	NA	NA	Biocontrol	Animal pest	Sweden	0 - 2
Ryan et al., 2010	Ryan, MR; Mortensen, DA; Bastiaans, L; Teasdale, JR; Mirsky, SB; Curran, WS; Seidel, R; Wilson, DO; Hepperly, PR	Elucidating the apparent maize tolerance to weed competition in long-term organically managed systems	WEED RESEARCH	2010	Pest	Weed	The United States	4 - 0

Ryan et al., 2010	Ryan, MR; Smith, RG; Mirsky, SB; Mortensen, DA; Seidel, R	Management Filters and Species Traits: Weed Community Assembly in Long-Term Organic and Conventional Systems	WEED SCIENCE	2010	Pest	Weed	The United States	4 - 0
Salonen et Hyvonen, 2002	Salonen, J; Hyvonen, T	Perennial weeds in conventional and organic cropping of spring cereals in Finland	ZEITSCHRIFT FUR PFLANZENKRANKHEITEN UND PFLANZENSCHUTZ-JOURNAL OF PLANT DISEASES AND PROTECTION	2002	Pest	Weed	Finland	4 - 0
Salonen et al., 2011	Salonen, J; Hyvonen, T; Jalli, H	Composition of weed flora in spring cereals in Finland - a fourth survey	AGRICULTURAL AND FOOD SCIENCE	2011	Pest	Weed	Finland	1 - 0
Sandhu et al., 2015	Sandhu, H; Wratten, S; Costanza, R; Pretty, J; Porter, JR; Reganold, J	Significance and value of non-traded ecosystem services on farmland	PEERJ	2015	Biocontrol	Animal pest	New Zealand	0 - 4
Sandhu et al., 2010	Sandhu, HS; Wratten, SD; Cullen, R	The role of supporting ecosystem services in conventional and organic arable farmland	ECOLOGICAL COMPLEXITY	2010	Biocontrol	Animal pest	New Zealand	0 - 2
Sedlacek et al., 2009	Sedlacek, JD; Friley, KL; Hillman, SL	Ear Pests and Damage to Organic, Conventional and Bt-Protected Sweet Corn Grown in Central Kentucky	JOURNAL OF ENTOMOLOGICAL SCIENCE	2009	Pest	Animal pest	The United States	9 - 0
Shresta et al., 2014	Shrestha_2014	Plant diseases and their managmeent practices in commercila organic and conventional vegetable farms in Kathmandu valley	Nepalese Journal of Agricultural Science	2014	Pest	Pathogen	Nepal	2 - 0
Sigsgaard et al., 2014	Sigsgaard, L; Naulin, C; Haukeland, S; Kristensen, K; Enkegaard, A; Jensen, NL; Eilenberg, J	The effects of strawberry cropping practices on the strawberry tortricid (Lepidoptera: Tortricidae), its natural enemies, and the presence of nematodes	JOURNAL OF INSECT SCIENCE	2014	Pest & Biocontrol	Animal pest	Denmark	4 - 3
Smith et Gross, 2006	Smith, RG; Gross, KL	Weed community and corn yield variability in diverse management systems	WEED SCIENCE	2006	Pest	Weed	The United States	8 - 0
Souza et al., 2015	Souza_2015	A time series analysis of brown eye spot progress in conventional and organic coffee production systems	PLANT PATHOLOGY	2015	Pest	Pathogen	Brazil	1 - 0
Steffen et al., 1995	STEFFEN, KL; DANN, MS; HARPER, JK; FLEISCHER, SJ; MKHIZE, SS; GRENOBLE, DW; MACNAB, AA; FAGER, K; RUSSO, JM	EVALUATION OF THE INITIAL SEASON FOR IMPLEMENTATION OF 4 TOMATO PRODUCTION SYSTEMS	JOURNAL OF THE AMERICAN SOCIETY FOR HORTICULTURAL SCIENCE	1995	Pest	Pathogen & Animal pest	The United States	2 - 0

Sugiyama et al., 2010	Sugiyama, A; Vivanco, JM; Jayanty, SS; Manter, DK	Pyrosequencing Assessment of Soil Microbial Communities in Organic and Conventional Potato Farms	PLANT DISEASE	2010	Pest	Pathogen	The United States	3 - 0
Susaj et al., 2013	Susaj, L; Susaj, E; Belegu, M; Mustafa, S; Dervishi, B; Ferraj, B	Effects of different weed management practices on production and quality of wine grape cultivar Kallmet in North-Western Albania	JOURNAL OF FOOD AGRICULTURE & ENVIRONMENT	2013	Pest	Weed	Albania	2 - 0
Swezey et al., 2007	Swezey, SL; Goldman, P; Bryer, J; Nieto, D	Six-year comparison between organic, IPM and conventional cotton production systems in the Northern San Joaquin Valley, California	RENEWABLE AGRICULTURE AND FOOD SYSTEMS	2007	Pest	Animal pest	The United States	2 - 0
Tamm et al., 2010	Tamm, L; Thurig, B; Bruns, C; Fuchs, JG; Kopke, U; Laustela, M; Leifert, C; Mahlberg, N; Nietlispach, B; Schmidt, C; Weber, F; Fliessbach, A	Soil type, management history, and soil amendments influence the development of soil-borne (Rhizoctonia solani, Pythium ultimum) and air-borne (Phytophthora infestans, Hyaloperonospora parasitica) diseases	EUROPEAN JOURNAL OF PLANT PATHOLOGY	2010	Pest	Pathogen	Switzerland	4 - 0
Tamosiunas et al., 2014	Tamosiunas, R; Valiuskaite, A; Surviliene, E; Duchovskiene, L; Rasiukeviciute, N	Variety-specific population density and infestation levels of apple sawfly (Hoplocampa testudinea Klug) in two differently managed apple orchards in Lithuania	ZEMDIRBYSTE-AGRICULTURE	2014	Pest	Animal pest	Lithuania	1 - 0
Teasdale et Cavigelli, 2010	Teasdale, JR; Cavigelli, MA	Subplots facilitate assessment of corn yield losses from weed competition in a long-term systems experiment	AGRONOMY FOR SUSTAINABLE DEVELOPMENT	2010	Pest	Weed	The United States	19 - 0
Tein et al., 2015	Tein, B; Kauer, K; Runno-Paurson, E; Eremeev, V; Luik, A; Selge, A; Loit, E	The Potato Tuber Disease Occurrence as Affected by Conventional and Organic Farming Systems	AMERICAN JOURNAL OF POTATO RESEARCH	2015	Pest	Pathogen	Estonia	8 - 0
Togni et al., 2009	Togni, PHB; Frizzas, MR; de Medeiros, MA; Nakasu, EYT; Pires, CSS; Sujii, ER	Population dynamic of Benisua tabaci B biotype in monoculture tomato crop and consortium with coriander in organic and conventional crop system	HORTICULTURA BRASILEIRA	2009	Pest	Animal pest	Brazil	3 - 0
Tomita et al., 2016	Tomita, CK; Uesugi, CH; Blum, LEB; Ferreira, MADV	PRUNING TIME IN TWO PRODUCTION SYSTEMS IN THE GUAVA TREE BACTERIAL BLIGHT CONTROL	REVISTA BRASILEIRA DE FRUTICULTURA	2016	Pest	Pathogen	Brazil	9 - 0

Ulber et al., 2009	Ulber, L; Steinmann, HH; Klimek, S; Isselstein, J	An on-farm approach to investigate the impact of diversified crop rotations on weed species richness and composition in winter wheat	WEED RESEARCH	2009	Pest	Weed	Germany	2 - 0
van Bruggen et al., 2016	van Bruggen, AHC; Narouei-Khandan, HA; Gravel, V; Blok, WJ	Corky root severity, root knot nematode galling and microbial communities in soil, rhizosphere and rhizoplane in organic and conventional greenhouse compartments	APPLIED SOIL ECOLOGY	2016	Pest	Pathogen	The Netherlands	6 - 0
van Bruggen et Termorshuizen, 2003	van Bruggen, AHC; Termorshuizen, AJ	Integrated approaches to root disease management in organic farming systems	AUSTRALASIAN PLANT PATHOLOGY	2003	Pest	Pathogen	The United States	3 - 0
van Bueren et al., 2012	van Bueren, ETL; Osman, AM; Tiemens-Hulscher, M; Struik, PC; Burgers, SLGE; van den Broek, RCFM	Are specific testing protocols required for organic onion varieties? Analysis of onion variety testing under conventional and organic growing conditions	EUPHYTICA	2012	Pest	Pathogen	The Netherlands	11 - 0
van Diepeningen et van Bruggen, 2006	van Diepeningen_2006	Effects of organic versus conventional management on chemical and biological parameters in agricultural soils	APPLIED SOIL ECOLOGY	2006	Pest	Animal pest	The Netherlands	2 - 0
van Bruggen et al., 2015	van Bruggen, AHC; Sharma, K; Kaku, Eiri; Karfopoulos, S; Zelenev, VV; Blok, WJ	Soil health indicators and Fusarium wilt suppression in organically managed greehouse soils	APPLIED SOIL ECOLOGY	2015	Biocontrol	Pathogen	The Netherlands	0 - 2
Wang et al., 2008	Wang, G; Ngouajio, M; McGiffen, ME; Hutchinson, CM	Summer Cover Crop and Management System affect Lettuce and Cantaloupe Production System	AGRONOMY JOURNAL	2008	Pest	Weed	Germany	1 - 0
Westerman et Gerowitt, 2012	Westerman, PR; Gerowitt, B	The probability of maize biomass contamination with weed seeds	JOURNAL OF PLANT DISEASES AND PROTECTION	2012	Pest	Weed	Germany	1 - 0
Winqvist et al., 2011	Winqvist, C; Bengtsson, J; Aavik, T; Berendse, F; Clement, LW; Eggers, S; Fischer, C; Flohre, A; Geiger, F; Liira, J; Part, T; Thies, C; Tscharntke, T; Weisser, WW; Bommarco, R	Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe	JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY	2011	Pest & Biocontrol	Weed	Europe	1 - 1
Workneh et van Bruggen, 1994	WORKNEH, F; VANBRUGGEN, AHC	SUPPRESSION OF CORKY ROOT OF TOMATOES IN SOILS FROM ORGANIC FARMS ASSOCIATED WITH SOIL MICROBIAL ACTIVITY AND NITROGEN STATUS OF SOIL AND TOMATO TISSUE	PHYTOPATHOLOGY	1994	Biocontrol	Pathogen	The United States	0 - 2

Wortman et al., 2010	Wortman, SE; Lindquist, JL; Haar, MJ; Francis, CA	Increased weed diversity, density and above-ground biomass in long-term organic crop rotations	RENEWABLE AGRICULTURE AND FOOD SYSTEMS	2010	Pest	Weed	The United States	14 - 0
Yogev et al., 2011	Yogev_2011	Does organic farming increase soil suppression against Fusarium wilt in melon ?	ORGANIC AGRICULTURE	2011	Biocontrol	Pathogen	Israel	0 - 1
Zalai et al., 2014	Zalai, M; Dorner, Z; Keresztes, Z	SEASONAL WEED STRUCTURE OF MAIZE IN THE LIGHT OF FARMING SYSTEMS	APPLIED ECOLOGY AND ENVIRONMENTAL RESEARCH	2014	Pest	Weed	Hungary	2 - 0

ANNEXE 2

Biological protection against grapevine moths. A review

Denis Thiéry[1*, 2] | Philippe Louâpre[3] | Lucile Muneret[1] | Adrien Rusch[1] | Gilles Sentenac[4] | Fanny Vogelweith[5] | Corentin Iltis[3] | Jérôme Moreau[3]

[1] INRA UMR 1065 Santé et Agroecologie du Vignoble, Institut des Science de la Vigne et du Vin, Villenave d'Ornon Cedex, France
[2] UMT Seven INRA-IFV, Villenave d'Ornon Cedex, France
[3] Université Bourgogne Franche-Comté, Equipe Ecologie Evolutive, UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Dijon, France
[4] IFV Beaune, 6, rue du 16è Chasseurs, F-21200, Beaune, France
[5] Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Institut für Zoologie, Abt. Evolutionsbiologie, Johannes-von-Müller-Weg 6, 55128 Mainz, Germany

Accepted in *Agronomy for Sustainable Development*

Abstract

Grape is a major crop, covering 7.5 M ha worldwide, that is currently being confronted by three main challenges: intensive pesticide use that must be reduced, invasion by new pests/diseases, and climate change. The biological control of pests and vectors would help address these challenges. Here, we review the scientific literature on the biological control of grape moths by macroorganisms (excluding nematodes). Two components, biological control with an active human role, mainly using biocontrol agents through inundation or inoculation, and conservation biological control, are considered. The major points are the following. (1) Tortricid grape moths seriously damage grapes worldwide, causing yield losses and quality reduction. The more geographically widespread species, *Lobesia botrana*, continues to extend its range, invading South American and, more recently, North American vineyards. (2) Parasitoids and predators (including arthropods, birds and bats) that can control grape pests are very diverse. (3) Different methods exist to assess pest control efficiency in the field but some of them remain to be developed. (4) Environmental factors, including host plants, landscape, grass or floral covers and organic practices, affect the natural control of grape moths. (5) Pest resistance to parasitoids strongly depends on their immune system, which is controlled by the host plant. Future climate changes may modify this tritrophic interaction and thus affect biological control strategies. We conclude that biological control has a great deal of potential in viticulture and that addressing these key factors would improve the efficiency levels of biological control strategies. This would help growers and stakeholders to significantly reduce insecticide use in vineyards.

K E Y W O R D S

Lobesia botrana, *Eupoecillia ambiguella*, biodiversity, agroecology, viticulture, agricultural practices, landscape architecture, parasitoids, predators