# Concilier la production agricole et la préservation de la biodiversité : les insectes au coeur de ce défi

Isabelle Badenhausser

▶ **To cite this version:**

Isabelle Badenhausser. Concilier la production agricole et la préservation de la biodiversité : les insectes au coeur de ce défi. Sciences de l'environnement. Université de Poitiers, 2014. tel-01087653

**HAL Id: tel-01087653**
**https://hal.science/tel-01087653**

Submitted on 26 Nov 2014

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

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

UNIVERSITE DE POITIERS

MEMOIRE D'HABILITATION A DIRIGER LES RECHERCHES

# Concilier la production agricole et la préservation de la biodiversité : les insectes au cœur de ce défi

**Isabelle Badenhausser**

Ingénieur de Recherche à l'INRA

Soutenance le 3 juillet 2014
devant le jury composé de

| | | |
|---|---|---|
| Luc Barbaro | Chargé de Recherche INRA, UMR BIOGECO, Cestas | Examinateur |
| Didier Bouchon | Professeur, Université de Poitiers, UMR EBI, Poitiers | Rapporteur |
| Raphaël Boulay | Professeur, Université de Tours, UMR IRBI, Tours | Examinateur |
| Michel Duru | Directeur de recherche INRA, UMR AGIR, Castanet-Tolosan | Rapporteur |
| Manu Plantegenest | Professeur, Agrocampus-Ouest, UMR IGEPP, Rennes | Rapporteur |

# Remerciements

Je remercie chaleureusement les membres du jury de mon HDR pour le temps précieux qu'ils ont accepté de consacrer à l'examen de mon dossier : Didier Bouchon, Michel Duru et Manuel Plantegenest en tant que rapporteurs et Luc Barbaro et Raphaël Boulay en tant qu'examinateurs.

Trente années de recherche, ce sont beaucoup de personnes avec lesquelles j'ai travaillées avec plaisir, avec qui j'ai partagé le quotidien, des bons et moins bons moments ; des personnes qui m'ont fait confiance, qui m'ont aidée, qui n'ont pas été avares de leur savoir, de travail et d'échanges.

Tout d'abord René Bournoville que je remercie pour son soutien indéfectible tout au long de ces années et pour la confiance qu'il m'a accordée. Merci aux collègues de l'ancienne unité de Zoologie pour l'ambiance des premiers temps à une époque où la recherche était plus détendue : Claude Beaubeau, Jean-Pierre Frankowski, Christine Girousse, Eric Rivault, Jean-Noël Taséi. Un merci particulier à Serge Carré pour son amitié durable et les photos d'insectes qui ont illustré tous nos posters et nos bureaux. Merci à Jacques Lerin pour les échanges en statistiques, en informatique et en anglais, pour la complicité dans le travail et des moments mémorables de terrain. Un merci tout particulier à Marilyn Vandier pour son travail technique de grande qualité, sa constante bonne humeur, son passage enthousiaste des pucerons et des séances de câblage aux lancers de biocénomètre et à la reconnaissance des criquets. Merci pour les discussions de « mamans ». Merci à Laurent Bruneteau pour son investissement quand nous avons commencé le programme avec Chizé et la qualité de son travail. Un seul regret, c'est de vous avoir perdus.

Merci aux collègues du Centre Inra Poitou-Charentes.

Merci aux personnes qui m'ont aidée pour reconstruire un projet scientifique et un projet d'équipe quand l'unité de zoologie a fermé : Jean-Yves Rasplus et Olivier LeGall pour m'avoir permis de choisir et pour m'en avoir donné les moyens, Christian Huyghe pour la confiance qu'il m'a accordée dans la gestion matérielle et humaine de l'équipe jusqu'à mon départ pour le CEBC en 2007.

Et bien sûr merci à Vincent Bretagnolle pour m'avoir accueillie au CEBC, pour les nombreuses discussions et les échanges qui ont permis à ce programme de naître et de se développer. Le pari n'était pas gagné d'avance. Merci pour la confiance qu'il m'accorde. Et peut-être surtout merci pour l'énergie déployée pour cette cause, la protection de la biodiversité, qui a résonné avec mes aspirations personnelles et qui donne du sens à ma contribution.

Un grand merci à Nadine Guillon pour son travail, l'intérêt qu'elle a maintenant pour les insectes et la qualité de nos relations amicales. Merci à Marilyn Roncoroni pour son efficacité et son investissement, pour la curiosité qu'elle porte aux six pattes (à quand les huit pattes ?) et pour la qualité de notre communication. Une pensée particulière pour Nicolas Gross pour sa fraicheur scientifique et l'enthousiasme qu'il a montré à l'étude des criquets qui pourtant dévorent ses plantes autant que lui dévore mes bonbons et mes chewing-gums. Merci à Bertrand Gauffre pour les discussions sur la génétique des populations et le fonctionnement des populations de carabes, pour les moments de détente où il n'a cependant pas réussi à m'intéresser aux résultats du club de foot de Montpellier. Merci à Sylvie Houte pour son investissement dans la promotion de la biodiversité

auprès du grand public et pour sa générosité. Merci à Patrick Duncan pour nos échanges. Merci à Pascal Monestiez pour nos collaborations d'antan avec Joël Chadoeuf, et pour avoir rejoint l'équipe récemment. Un mot pour Hélène Deraison, Gaetane Leprovost et Ronan Marrec pour les remercier de m'avoir fait découvrir des joies du terrain que je n'avais pas encore vécues : que chacun trouve sa contribution parmi les embourbages à répétitions, l'entrainement à ramper en conditions extrêmes et les séances de sauna. Merci aux autres personnes de l'équipe : Adriana, Alexis, Carine, Damien, Edo, Gaël, Kevin, Laura, Marco, Mathieu, Paul, Pierrick, Thierry, Vincent ; à tous les contractuels qui ont fait le lourd travail d'acquisition des données sans lequel nous ne disposerions pas de cette mine ; aux étudiants et aux post-docs.

Merci à tous les collègues du CEBC, en particulier les personnes des services collectifs Evelyse, André, Annie, Arnaud P., Arnaud V., Cécile, Charline, Christian, Christophe, Colette, David, Delphine, Martine, Mina, Pascale, Patrice, Simon, Stéphanie, Xavier.

Merci à Catherine Souty-Grosset pour les recherches menées ensemble sur l'écologie des cloportes et pour les bons moments passés. Merci à des titres divers à Stéphane Cordeau, Helmut Meiss, Alban Thomas, Nadège Edouard, Joël Chadoeuf, Victor Turpaud, Jean Vaillant, Charles Dedryver, Pascale Pracros.

Merci à mes amis orthoptéristes Laurent Desbordes (un merci particulier pour ses très belles photos), Florian Doré, Benoit Rochelet pour les actions que nous menons pour faire connaitre et protéger les orthoptères.

Une pensée pour mes Amis, mon père, Juliette, Jean et Vincent.

# Sommaire

CURRICULUM-VITAE

RESUME DES TRAVAUX DE RECHERCHE
**Concilier la production agricole et la préservation de la biodiversité : les insectes au cœur de ce défi**

Introduction

1ère Partie – Contributions à la lutte raisonnée contre les ravageurs des grandes cultures

1. Les ravageurs ne sont pas toujours nuisibles
    1.1. Analyse d'effets différés dans le temps
    1.2. Analyse d'effets instantanés
2. Estimer la pression parasitaire, une étape souvent oubliée
    2.1. Echantillonnage de la forme nuisible du ravageur
    2.2. Mise au point d'une échelle de notation de symptômes spécifiques du ravageur
    2.3. Echantillonnage des formes contaminantes du ravageur, représentatives du développement de sa forme nuisible et de ses dégâts
3. Bilan

2ème Partie – Les effets de l'agriculture sur la biodiversité dans les agrosystèmes intensifs

1. Les pratiques agricoles, des déterminants majeurs du fonctionnement des populations et des communautés d'insectes dans les paysages agricoles intensifs
    1.1. Le suivi des populations sur le long terme et à grande échelle spatiale
    1.2. Effet des pratiques à l'échelle parcellaire et effet du contexte paysager
    1.3. Les plantes : des médiatrices de l'effet des pratiques
2. La dispersion, un processus clé pour le maintien des populations d'insectes dans les paysages agricoles intensifs
    2.1. Evidence empirique de la colonisation des habitats
    2.2. Analyse expérimentale de la dispersion
    2.3. Patrons d'autocorrélation spatiale : effets densité-dépendants et effets de la disponibilité en habitats
    2.4. Patrons de structuration génétique et spatiale : effet de la structure du paysage
3. Bilan

3ème Partie – Projet de recherche : Des prairies pour concilier agriculture et biodiversité dans les agroécosystèmes

Cadre général
Objectif scientifique : question de recherche principale et démarche
Plan de recherche
    Axe 1 – La diversité prairiale : quantification et déterminants
    Axe 2 – Effet de la diversité prairiale sur la dynamique de la biodiversité
    Axe 3 – Effet de la biodiversité prairiale sur des fonctions de l'agroécosystème
    Axe 4 – Quels outils de pilotage pour augmenter la diversité prairiale ?
    Données disponibles et à acquérir
Conclusion

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

ACTIVITES D'ANIMATION DE LA RECHERCHE

ACTIVITES D'ENCADREMENT

JURYS DE THESE, REFEREE, EXPERTISES

FORMATIONS ET STAGES SPECIALISES

INFORMATION SCIENTIFIQUE, TECHNIQUE ET DE VULGARISATION

# CURRICULUM-VITAE

**Isabelle BADENHAUSSER**

Née le 15 avril 1959
à La Garenne-Colombes (92)
PACS, 2 enfants (1994, 1998)

**Coordonnées professionnelles**
USC 1339 INRA CNRS
UMR 7279 CEBC
Villiers en Bois
79360 Beauvoir sur Niort
Tél : 05 49 09 96 15
Email : isabelle.badenhausser@cebc.cnrs.fr

Ingénieur de recherche 1ère classe INRA

## CURSUS

Diplôme de Docteur-Ingénieur obtenu le 22 février 1993 à l'E.N.S.A. de Rennes.

Diplôme d'Ingénieur Agronome de l'ENSAIA en 1983

Diplôme d'Agronomie Approfondie, spécialisation « Protection des Plantes », en 1983.

Diplôme d'Etudes Approfondies, spécialisation « Sciences agronomiques » en 1983.

## DEROULEMENT DE CARRIERE

2011 à maintenant – USC 1339 INRA-CNRS au CEBC, Villiers en Bois - En charge du programme « Rôle des prairies dans le maintien de la biodiversité ordinaire dans les paysages agricoles ».

2008 à 2011 – Détachée au CEBC, Villiers en Bois - En charge du programme « Rôle des prairies dans le maintien de la biodiversité ordinaire dans les paysages agricoles ».

2003 à 2008 – INRA URP3F Lusignan - En charge du programme «Déterminants de la structure des communautés de criquets dans les paysages agricoles intensifs aux échelles locale et paysagère ».

Jusqu'en 2002 – INRA URP3F Lusignan - En charge de programmes : « Echantillonnage des populations de ravageurs (modèles puceron du tournesol *Brachycaudus helichrysi*, puceron du pois *Acyrthosiphon pisum*, Baris du colza *Baris coerulescens*) », et en collaboration : «Relations Plantes-Insectes : quantification de l'action des pucerons sur la croissance et sur la production végétale », « Sélection de sources de résistance chez les luzernes cultivée et diploïde vis-à-vis du puceron du pois, *A. pisum* ».

Ingénieur de Recherches de 1ère classe depuis le 1/1/2000

Thèse de Docteur-Ingénieur soutenue le 22 février 1993 (*Etude de la répartition du puceron Brachycaudus helichrysi (KALT.) à l'échelle de la parcelle et de la plante de tournesol Helianthus annuus (L.). Apports pour l'échantillonnage.*

Recrutée à l'Institut National de la Recherche Agronomique le 1/12/1983, avec le statut d'Ingénieur de recherches de 2ème classe au Laboratoire de Zoologie de Lusignan. Responsable du programme sur l'échantillonnage et l'appréciation des risques liés aux ravageurs des cultures oléo-protéagineuses.

# CONTEXTE

En Europe, les zones agricoles représentent la majorité de l'espace. La France suit cette répartition avec une superficie occupée par l'agriculture qui était en 2010 de 27 millions d'hectares soit 53% du territoire national métropolitain (Source : SSP, Agreste), ce qui la place sur la partie « intensive » du schéma d'évolution théorique d'usage des sols pour l'agriculture (Le Roux et al. 2008). Selon ce rapport, l'agriculture intensive se définit par la superficie du territoire dédiée à l'agriculture, par l'usage important d'intrants pour maximiser la production et se caractérise par un ensemble de pratiques au niveau parcellaire, l'introduction de nouvelles cultures, un recours important à la monoculture, l'évolution du travail du sol et des calendriers de travaux.

## LA PROTECTION DES CULTURES

Composante essentielle de la production végétale, la protection des cultures contre les ravageurs, les maladies et les adventices est au cœur de la logique des systèmes de production agricole intensifs qui ont posé comme base la lutte chimique depuis plus d'un demi-siècle (Ricci et al. 2011). Ricci et al. (2011) retracent l'histoire de la protection des cultures contre les bioagresseurs en France en distinguant quatre périodes. La première période est caractérisée par le développement des pesticides chimiques dans les années **1960 à 1970,** et leur emploi de plus en plus marqué malgré une grande diversité des stratégies phytosanitaires disponibles dès le début du XXème siècle (pratiques culturales, traitements chimiques, biologiques ou biotechniques, sélection variétale, agriculture biologique). Cette période est caractérisée par la découverte de molécules de synthèse à efficacité immédiate et faciles à mettre en œuvre mais d'autres faits concomitants notamment dans le domaine de la création variétale ont conduit à augmenter l'usage des pesticides, notamment l'apparition sur les marchés de variétés très productives (chez le blé par exemple) mais plus sensibles aux bioagresseurs et la modification des règles régissant l'inscription au catalogue des variétés commercialisables (rendement mis au premier rang des critères alors qu'auparavant la résistance aux maladies et aux ravageurs et l'adaptation aux conditions pédoclimatiques étaient les deux critères privilégiés; nouveau dispositif d'évaluation des variétés en conditions traitées alors qu'auparavant elle se faisait en conditions non traitées). La convergence de ces changements s'est opérée entre **1978 et 1984**, époque à laquelle les pesticides sont devenus une composante centrale des itinéraires techniques en grande culture avec pour but unique de maximiser les rendements, objectif soutenu conjointement par la recherche, l'encadrement agricole, les politiques publiques et les industries. Le choix du tout chimique a cependant été contesté et tout au long des années **1990 à 2000** des stratégies intermédiaires ou alternatives ont été élaborées. Certaines innovations ont émergé pour diminuer la dépendance aux pesticides, comme la mise au point d'itinéraires bas intrants. La pression de la société vis-à-vis de l'impact environnemental des produits phytosanitaires s'est faite grandissante et les politiques agricoles ont commencé à accorder leur soutien aux pratiques respectueuses de l'environnement. Malgré cela, la tendance dominante de l'agriculture en France et plus généralement en Europe de l'ouest n'a pas été infléchie car elle s'est heurtée à l'efficacité de l'innovation agrochimique, aux lobbies de cette industrie, aux conflits d'intérêt des coopératives à la fois vendeuses de produits phytosanitaires et conseillères sur les pratiques auprès des agriculteurs, et à des effets de verrouillage complexes observés à différents niveaux de la société. Les années **2000**, bien que s'inscrivant dans la continuité de la logique des systèmes de production intensifs, ont vu la démonstration des externalités négatives des pesticides. Sur le plan environnemental, l'utilisation intensive des pesticides a conduit à une contamination quasi-généralisée

des eaux continentales de surface et souterraines, à la présence de pesticides dans toutes les phases atmosphériques et à une pollution chronique des sols par certaines substances minérales et par des résidus de pesticides (Aubertot et al. 2005). Les pesticides ont également été reconnus comme étant un des facteurs majeurs responsable de la crise mondiale de la biodiversité (Le Roux et al.2008) au travers de leurs effets directs (toxicité des substances pour des espèces non cibles) et indirects (perturbation de processus écologiques) sur les organismes et les écosystèmes, peu d'études portant sur cette ultime échelle d'analyse. En matière de santé humaine, la prise de conscience des risques liés à l'exposition des agriculteurs est plus récente et s'étend à l'ensemble des consommateurs via les résidus présents dans les aliments. Parallèlement à ces effets, on observe depuis 2000 la stagnation, voire la baisse des rendements (étude menée sur le blé d'hiver en GB (Sciences 2013)) expliquée entre autres par les résistances aux pesticides développées par certains bioagresseurs (observées dans tous les types de production) et par l'appauvrissement des sols. Cette conjonction de faits négatifs, en dépassant le seul cadre de la production agricole, a conduit à un questionnement généralisé de la société sur les stratégies de production agricole intensive, qui s'est traduit depuis 2005 par le développement des mesures agri-environnementales, par un durcissement européen des règlementations sur l'utilisation des pesticides en 2009, par l'adoption d'un cadre d'actions en France (Grenelle de l'environnement en 2007, plan Ecophyto2018 en 2009), par la mobilisation de la recherche autour du double constat 1/ que la production d'aujourd'hui pourrait compromettre celle de demain et 2/ que les systèmes de production actuels sont figés dans l'opposition des enjeux environnementaux aux enjeux de production. C'est ainsi que des objectifs de durabilité de l'agriculture basés sur la recherche de solutions innovantes qui s'appuient sur la prise en compte des processus écologiques sont maintenant affichés, notamment au travers du développement de l'agroécologie. La réalité de l'usage des pesticides demeure cependant comme l'atteste l'augmentation continue des montants des ventes de pesticides en France et sur tous les continents (Science, 2013). En France, les tonnages de substances actives vendues diminuent depuis 15 ans mais cette tendance est à nuancer par deux faits. D'une part, les nouvelles molécules sont très actives à très faibles doses (Aubertot et al. 2005) ; D'autre part, ces molécules sont très utilisées pour les traitements de semences dont la hausse importante (+30% entre 2010 et 2011 (Source: UIPP)) indique un engouement pour les traitements « non raisonnés » puisqu'ils sont appliqués avant la mise en place du peuplement végétal. En 2011, 62700 tonnes de substances actives (essentiellement des produits de synthèse) pour la protection des cultures ont été vendues en France (Source: UIPP), ce qui représentait 6.6% (2888 millions d'euros) des consommations intermédiaires de la branche agriculture (Source : INSEE 2012). Ces chiffres actuels font de la France le premier consommateur européen de pesticides.

Malgré leur rôle primordial dans les écosystèmes, les insectes restent encore mal connus mais surtout demeurent perçus au travers de leurs relations avec l'homme, c'est-à-dire des bénéfices ou des méfaits dont ils sont à l'origine pour l'homme. Eléments dominants au sein de la diversité des organismes animaux vivants connus à ce jour, les insectes représentent plus de 80% des espèces animales connues dans le monde avec plus d'un million d'espèces décrites. Dans les zones agricoles, ils ont beaucoup été étudiés au travers de leurs effets sur la production végétale : les ravageurs pour leurs effets négatifs sur la production végétale qu'elle soit appréciée quantitativement (rendement) ou qualitativement (aspect pour les productions maraichères, fruitières ou horticoles) ; les pollinisateurs pour leurs effets positifs sur les rendements ou les flux géniques; les auxiliaires des cultures pour les fonctions de régulation qu'ils remplissent comme le contrôle biologique des ravageurs par la prédation, le parasitisme. Historiquement, de très nombreuses études portent sur ces groupes pour

quantifier leurs effets, gérer leurs populations aux échelles parcellaires et paysagères. Depuis la crise de la biodiversité, la prise de conscience du rôle de la biodiversité se généralise mais elle reste perçue par le filtre des services qu'elle rend à l'échelle des écosystèmes. Cette perception intègre maintenant la complexité des interactions entre la biodiversité et la production agricole, mais aussi les bénéfices récréatifs dont elle est à l'origine.

## MON PARCOURS DE RECHERCHE

C'est en 1983 que j'ai été recrutée comme Ingénieur de Recherche au Laboratoire de Zoologie de l'I.N.R.A. à Lusignan, dirigé par René Bournoville, où j'ai mené jusqu'en 2002 des recherches contribuant au raisonnement de la lutte contre les insectes ravageurs des cultures d'oléo-protéagineux, selon deux de ses composantes: l'estimation des risques et la quantification des effets des ravageurs sur la production. J'ai alors travaillé à la mise au point de méthodes d'échantillonnage permettant d'estimer les risques associés à l'entomofaune de trois cultures : le tournesol dont le développement en France était tout récent et pour lequel on ne disposait d'aucun élément permettant de situer les risques entomologiques, le lupin dont les potentialités intéressaient la recherche, et le pois protéagineux pour lequel on cherchait à mettre en œuvre un réseau national de suivi et de lutte raisonnée contre les ravageurs principaux. Parallèlement, j'ai collaboré aux programmes de recherche du laboratoire sur l'analyse de l'effet des insectes sur la production de ces trois cultures. A partir de 1989, je me suis presque entièrement consacrée à un programme de recherche sur les structures spatiales et l'échantillonnage du puceron vert du prunier, principal ravageur du tournesol en France, et c'est sous la direction de Jean-Pierre Masson, Professeur à l'E.N.S.A.R., que j'ai commencé mon travail de thèse sur ce sujet. Peu d'équipes s'étaient investies sur ces thématiques, et la prise en compte de la composante spatiale pour la description des processus écologiques était assez nouvelle. Après avoir soutenu ma thèse en 1993, j'ai adapté les outils statistiques et informatiques que j'avais développés, pour traiter des questions d'échantillonnage sur d'autres modèles biologiques d'intérêt agronomique: le Baris du colza, l'Eudemis de la Vigne et le puceron vert du pois, ravageur de la luzerne. Parallèlement, nos recherches sont devenues moins finalisées ce qui est à mettre en relation d'une part avec l'évolution des missions et des structures des Instituts techniques et des organismes de protection des végétaux qui étaient nos partenaires, et d'autre part avec les orientations stratégiques de l'I.N.R.A. Nos recherches ont alors porté sur l'identification des processus physiologiques modifiés par l'action des ravageurs et sur la modélisation de leur effet instantané sur la croissance végétale en interaction avec un stress hydrique. J'ai également contribué à l'analyse des mécanismes impliqués dans la résistance variétale des plantes vis-à-vis des ravageurs. C'est sur cet ensemble de recherches que porte la première partie de ce rapport.

Après un bilan mitigé de l'impact sur les stratégies de protection des cultures d'oléo-protéagineux de mes presque vingt ans de recherches et suite à l'évolution des contours administratifs et scientifiques de mon laboratoire en 2002, je me suis investie dans une démarche prenant en compte les enjeux de production agricole et de préservation de la biodiversité. En collaboration dès 2003 puis dans le cadre d'une Unité Sous Contrat entre le C.N.R.S. et l'I.N.R.A. créée en 2011, j'ai construit et mené un programme de recherche sous la direction scientifique de Vincent Bretagnolle, chercheur C.N.R.S. au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé. Le cadre général du programme est l'étude de la dynamique de la biodiversité dans les écosystèmes perturbés par les activités humaines, en particulier dans les agro-écosystèmes intensifs. J'ai alors développé des recherches sur le fonctionnement à différentes échelles spatio-temporelles de populations d'insectes à la base des réseaux trophiques. Les

criquets ont été choisis car ce sont des éléments centraux de la biodiversité ordinaire au sein des réseaux trophiques. Après avoir posé les bases nécessaires à l'analyse du fonctionnement de leurs populations (échantillonnage, dynamique des abondances spécifiques), des questions de recherche ont été définies selon deux axes : l'effet des pratiques agricoles et de la structure des paysages sur la structure des communautés de criquets et le fonctionnement de leurs populations; l'analyse de la dispersion, des processus de colonisation et des patrons de structuration spatiale et génétique chez ces insectes, processus centraux pour le maintien des populations dans les systèmes fortement perturbés où les habitats favorables, les prairies, sont rares. La deuxième partie de mon rapport présentent ces recherches.

C'est sur l'importance des prairies et des éléments semi-naturels pour la production agricole et le maintien de la biodiversité et de ses fonctions au sein de l'agro-écosystème que portent mes perspectives présentées dans la troisième partie de mon rapport. Celles-ci visent à établir à l'échelle des territoires 1/ la diversité de ces milieux (diversité végétale, diversité des fonctions) et les facteurs qui en sont responsables (itinéraires techniques de gestion et d'exploitation, variables pédologiques et paysagères, effets feed-back de la biodiversité) ; 2/ l'effet de cette diversité sur la dynamique spatiale et temporelle de la diversité et de l'abondance de différents taxa (insectes Carabidae, Syrphidae, Orthoptera, Rhopalocera, araignées) et des espèces dominantes ou menacées qui composent leurs communautés; les échanges entre les compartiments prairiaux et semi-naturels et les grandes cultures; 3/ le rôle de la diversité prairiale dans le fonctionnement de l'agrosystème ; 4/ la mise en œuvre d'outils de pilotage de la diversité prairiale selon deux orientations : l'évaluation de prairies multispécifiques vis-à-vis des arthropodes et l'introduction d'habitats semi-naturels en bordure de champs.

# SYNTHESE DES TRAVAUX

## CONCILIER LA PRODUCTION AGRICOLE ET LA PRESERVATION DE LA BIODIVERSITE : LES INSECTES AU CŒUR DE CE DEFI

### 1ère PARTIE : CONTRIBUTIONS à LA LUTTE RAISONNEE CONTRE LES RAVAGEURS DES GRANDES CULTURES

Les plantes cultivées hébergent naturellement de nombreux parasites (animaux, champignons, bactéries, virus) dont les effets sur la production agricole sont extrêmement variables. La **lutte raisonnée** contre ceux qui sont qualifiés de ravageurs s'appuie sur l'idée de substituer à une lutte chimique systématique une lutte chimique i/ dont la nécessité se raisonne en fonction de seuils de tolérance des cultures ii/ utilisant des pesticides à faible répercussion écologique iii/ sauvegardant les organismes auxiliaires existants (Ferron 1999). Elle repose moins sur le concept unique de lutter contre les ravageurs que sur celui d'un système de gestion de leurs populations. Cette approche pose en postulat que la présence de ravageurs sur une culture n'implique pas qu'on les élimine et consiste en une analyse rationnelle du besoin d'intervention ou de protection, déclinée en termes technique et économique. La lutte raisonnée ainsi définie est une composante de la protection intégrée qui va plus loin dans ses exigences écologiques et toxicologiques (Ferron 1999). Cette dernière utilise prioritairement dans ses stratégies des moyens de lutte biologique, physiques, biotechniques, culturaux et de contrôle génétique, et la lutte raisonnée y est employée en dernier recours.

Raisonner la lutte implique d'évaluer le niveau de la pression parasitaire, d'en apprécier les conséquences pour la culture et enfin de décider si celles-ci sont acceptables pour un objectif de production ou de qualité fixé. Des outils d'aide à la décision existent dont certains atteignent des niveaux de complexité élevés comme les systèmes expert. Ces outils intègrent en fonction des stratégies de production, les connaissances sur la nuisibilité et sur le fonctionnement des cultures, les informations concernant le niveau de pression parasitaire sur la parcelle, et d'autres variables comme des paramètres climatiques, épidémiologiques au niveau régional par exemple, ou encore la présence d'auxiliaires régulateurs des populations de ravageurs. Ces éléments existent rarement tous car ils nécessitent des modèles de production des cultures et des études spécifiques. Ainsi, dans la grande majorité des cas, on se contente encore d'approches plus empiriques où on confronte simplement le niveau de la pression parasitaire d'une parcelle cible et les connaissances qu'on a de la nuisibilité du ravageur.

**L'action des ravageurs peut être directe ou indirecte**. Le premier cas correspond à des dégâts dus à l'action même du ravageur sur la physiologie de la plante : consommation des tissus végétaux aériens (cas des défoliateurs par exemple) qui conduit à une diminution de la photosynthèse totale, prélèvement d'assimilats (cas des suceurs de sève) qui modifie la quantité et la distribution des assimilats dans la plante, consommation des tissus racinaires ou conducteurs (cas des insectes à développement endophyte) qui altère la circulation de l'eau dans la plante, etc. Ce type d'attaque, dont je développerai plus loin les modalités d'action sur la valeur d'usage de la plante, conduit à des dommages correspondant à une manifestation visible des effets de l'insecte sur la physiologie de la

plante (décoloration du feuillage, flétrissement, etc), mais n'induit pas obligatoirement de perte mesurable de rendement ou de qualité, et encore moins systématiquement de perte économique (Pedigo et al. 1986, Binns et al. 2000). En effet, la plante modifie son fonctionnement quand elle est soumise à des contraintes et peut compenser une réduction de sa photosynthèse par une modification de la distribution des assimilats (Girousse et al. 2003) entre les compartiments aériens, racinaires, végétatifs, reproducteurs, qui *in fine* se traduit, par exemple, par la même quantité et le même poids de graines qu'une plante non attaquée. Cette distinction entre dommages, pertes de rendement et pertes économiques est à la base des concepts de différents seuils utilisés dans le raisonnement de la lutte phytosanitaire. Ainsi, le seuil de nuisibilité correspond au niveau de dommage (souvent traduit en une densité de population du ravageur) à partir duquel survient une perte. Cette perte n'est pas forcément d'importance économique, ce qui introduit le seuil de dommage économique c'est-à-dire la plus petite densité de population du ravageur conduisant à des pertes économiques. Pour éviter de subir ces pertes, on doit anticiper et le seuil d'intervention a été défini comme étant le niveau de dommage ou de densité auquel on doit intervenir pour éviter qu'il n'atteigne le seuil de dommage économique. Ces derniers concepts incluant le coût des traitements, ils ne sont pas strictement le reflet de la relation « plante-insecte ». Pour les autres seuils, la relation fondamentale à établir pour les estimer est celle qui existe entre le niveau de dommages et la production végétale. Elle n'existe parfois pas. Généralement, elle s'avère complexe.

Les dégâts indirects, quant à eux, bien que liés à la présence du ravageur sur la plante, surviennent soit du fait que le ravageur est vecteur d'une maladie virale (cas des viroses transmises par les pucerons), soit du fait que la présence du ravageur sur la plante crée un environnement local qui favorise l'implantation d'un pathogène ou d'une bactérie (production de fumagine et de miellat par les pucerons favorisant le développement des pathogènes, perforation offrant une entrée facile des spores de pathogènes dans les tissus végétaux, etc). Pour ce type de dégâts, la relation entre un niveau de population du ravageur et les pertes soit n'existe pas (il suffit de quelques individus pour transmettre et répandre la maladie), soit est difficile à établir car elle nécessite la prise en compte d'éléments de démographie qui précèdent parfois sur des pas de temps longs l'expression de la maladie. De plus, pour les viroses, elle dépend des capacités vectrices du ravageur et de l'agressivité des virus, composantes qui peuvent varier entre différentes populations du ravageur.

**L'échantillonnage** représente le moyen d'acquérir l'information sur le niveau de la pression parasitaire, à un ou des stades clés de la prévision qui ne sont pas nécessairement les mêmes que les stades clés de l'induction des dégâts. Cette première précision montre bien qu'on ne peut pas déconnecter la question de l'échantillonnage de celle de la nuisibilité et que des connaissances préalables sur ce point doivent être disponibles. Ainsi, les conséquences du stade phénologique auquel doit survenir l'échantillonnage sont nombreuses en terme par exemple de technique de prélèvement, celle-ci conditionnant le coût de l'échantillonnage.

L'identification des utilisateurs et des niveaux d'information recherchés (précision par exemple) est une étape déterminante pour la mise au point d'une méthode d'échantillonnage. De celle-ci vont découler le choix des techniques de prélèvement et de dénombrement, le temps donc le coût de l'échantillonnage. A l'issue de cette première analyse, l'unité d'échantillonnage est définie (l'organe, la plante, le $m^2$, la parcelle), ainsi que la ou les variables à mesurer, les échelles d'observation dans l'espace et dans le temps, les méthodes de validation et de traitement de l'information. La définition

d'un protocole d'échantillonnage est alors possible en fonction des contraintes techniques (méthode de prélèvement possible, méthodes d'estimation statistique) et financières (coût de l'information). Il s'agit de définir un protocole de sélection des unités après avoir si besoin stratifié l'espace ou le temps et de calculer le nombre d'unités à observer. Cette démarche est générique et s'applique aux questions d'échantillonnage en écologie (Williams et al. 2002).

Dans le cadre de la lutte raisonnée, l'appréciation des risques peut se faire à l'échelle de la parcelle ou à des échelles plus grandes (mini région, région). Dans le 1er cas, elle est réalisée par l'agriculteur ou par un technicien qui réalise le diagnostic dont l'objectif est d'obtenir des informations sur l'abondance du ravageur de sorte qu'elles puissent être confrontées aux éléments de nuisibilité. Dans le second cas elle repose sur un relai d'information des agriculteurs, comme les systèmes d'avertissement agricole qui sont diffusés par des structures professionnelles ou sur des systèmes expert qui donnent le niveau de risque global sur la base de modèles épidémiologiques ou de prévision des risques qui intègrent des données climatiques, de phénologie des cultures, de piégeage des formes contaminantes aux échelles auxquelles fonctionnent les populations du ravageur.

**Le processus de décision** suit la confrontation du niveau parasitaire et de la nuisibilité. Théoriquement, si on dispose d'un seuil économique, il suffit de comparer la densité du ravageur à ce seuil. Dans la réalité les incertitudes qui surviennent et qui amènent à la notion de risque ont deux origines : le processus d'échantillonnage qui conduit à des estimations entachées d'erreur, et la valeur du seuil qui peut fluctuer en fonction des stratégies de production, des prix, et de tout ce qui peut agir sur la relation perte-densité du ravageur. Ainsi, prendre une décision est associé à un risque de se tromper. Celui-ci peut être quantifié en fonction de la pression parasitaire, pour un plan d'échantillonnage particulier. En agissant sur le plan d'échantillonnage, on modifie cette fonction ce qui permet de favoriser telle ou telle stratégie vis-à-vis de la gestion du risque (par exemple minimisation des coûts totaux, ou minimisation des risques d'occurrence d'une situation qui serait particulièrement grave).

Une partie de **mes recherches** a porté sur l'établissement des relations entre les dommages directs, immédiats ou différés, causés par les ravageurs et leur abondance pendant une période plus ou moins bien définie de la vie de la plante. Le second axe de mes recherches a consisté à élaborer des outils permettant de construire, simuler, et qualifier des procédures d'échantillonnage pour estimer la pression parasitaire à l'échelle de la parcelle.

**Les espèces support** de mon travail ont surtout été des aphides (Homoptera, Aphididae). Ce choix a plusieurs raisons : l'historique du laboratoire de Lusignan qui avait focalisé ses recherches sur les aphides, et sa spécialisation sur les ravageurs des cultures oléo-protéagineuses très représentées en Poitou-Charentes. Il s'est avéré que les cultures françaises de pois, de tournesol et de lupin avaient pour ravageurs principaux des pucerons, et qu'aucune équipe ne travaillait ni sur leur action, ni sur leur échantillonnage. Parmi les pucerons sur lesquels j'ai travaillé figure le puceron vert du pois qui est devenu à l'échelle internationale l'espèce modèle de puceron en biologie évolutive et en génomique. Les pucerons se caractérisent par leur parfaite adaptation à une exploitation rapide de la plante hôte. Elle a pour origine leur morphologie, leur biologie (fécondité élevée, vitesse de développement, aptitude à la dispersion) et la complexité de leur cycle biologique qui voit une alternance de phases faisant intervenir des formes saisonnières ayant des fonctions particulières dans le cycle annuel. Les phases du cycle qui se déroulent sur les plantes cultivées représentent en général une faible partie de la

vie de ces insectes. Ainsi, la contamination d'une parcelle est-elle assurée par des morphes ailés dont la répartition et les effectifs sont déterminants pour l'avenir de la population sur la culture. La contamination est généralement suivie d'une phase de reproduction asexuée réalisée par des femelles parthénogénétiques aptères. Le déroulement d'une génération y est très rapide puisque les jeunes larves à peine nées portent les embryons qui formeront la génération suivante. Elle peut conduire à une véritable explosion des populations si les conditions climatiques et biotiques le permettent. Selon les conditions, les populations font l'objet d'une régulation biotique (prédation, maladies). Les conséquences de ces éléments sur les stratégies d'intervention concernent essentiellement les délais d'intervention.

## 1. LES RAVAGEURS NE SONT PAS TOUJOURS NUISIBLES

*L'estimation du risque repose sur une double capacité : celle qu'on a à apprécier la densité des populations du parasite, et celle qui permet d'évaluer son incidence. Cette dernière implique une relation essentielle à connaître entre la densité d'insectes et l'expression des pertes. Quand la relation existe, elle apparaît dans bien des cas très complexe (Figure 1) car elle fait intervenir des processus dynamiques qui concernent le ravageur, la plante et leur environnement. Ces dynamiques doivent être mises en coïncidence dans le temps et dans l'espace où elles interagissent avec beaucoup d'autres facteurs du milieu. Les paragraphes qui suivent ont pour objectif de montrer la démarche adoptée sur le plan expérimental et sur le plan analytique pour traiter des effets différés des pucerons sur des productions grainières. L'analyse d'effets immédiats, quant à elle, est présentée pour un puceron infestant la luzerne fourragère soumise à une contrainte hydrique.*

Recherches soutenues dans le cadre de 6 années de contrats avec les instituts techniques CETIOM, FNAMS et par les contrats de plan état région.

Les plantes répondent en général très rapidement à l'attaque des prédateurs, en modifiant leur fonctionnement. Les conséquences de ces modifications pour la valeur d'usage de la plante peuvent être immédiates ou au contraire différées dans le temps, et dépendent de la production recherchée : matière verte, graines. De plus, les modalités d'action des ravageurs sur les plantes varient en fonction de la dynamique de l'infestation caractérisée par le niveau des effectifs du ravageur, sa durée d'action, son positionnement par rapport à des stades clés de la production à laquelle on s'intéresse, son état sanitaire (bio-agresseurs parasités ou sains) et selon les conditions environnementales qui agissent sur les capacités des plantes à supporter des contraintes. Ainsi, de manière plutôt générale, des plantes subissant déjà des contraintes parasitaires ou des contraintes hydriques, compensent moins la perte des tissus consommés ou des nutriments détournés que des plantes saines (Schowalter 2013), mais des réponses inverses peuvent être observées comme par exemple la défoliation de pousses de pin Douglas qui conduit à une diminution de la biomasse produite mais réduit l'effet du stress hydrique en stimulant l'activité photosynthétique, ce qui conduit au final à une meilleure survie des pousses (Schwalter 2013). Dans certains cas, l'herbivorie a même des effets positifs sur la production, en accélérant les cycles du C et N (Belovsky et Slade 2000). En effet, les plantes produisent souvent plus de feuillage que nécessaire pour l'activité photosynthétique et cet excès de tissus peut inhiber sur le plus long terme la croissance ; les enlever permet alors à la plante une réallocation des ressources vers les zones les plus productives. C'est le cas des graminées pour lesquelles la consommation de tissus par les herbivores ou les pratiques agricoles (pâturage, fauche) a des effets positifs sur la biomasse produite (Belovsky et Slade 2000). Au final, il ressort que les pullulations ont souvent des effets moins négatifs sur la production primaire et les autres fonctions si on considère des périodes de temps un peu plus longues que celle de la culture (accumulation de matière organique sur le sol, quantité de

fécès des insectes très riches en N qui augmentent les quantités et les flux d'N) (Schowalter 2013). Les insectes exercent aussi des fonctions régulatrices de la production, résultats des interactions plantes-insectes qui conduisent à des consommations plus ou moins sélectives des espèces végétales et à des effets retour qui évitent à la fois les explosions d'une espèce végétale ou d'une espèce d'insecte.

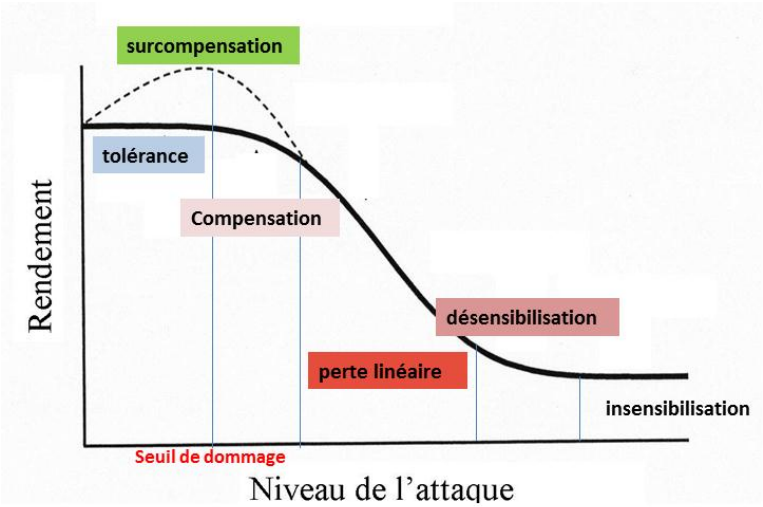


**Figure 1: Schéma théorique de l'effet des ravageurs sur la production végétale (Pedigo et al., 1986) – De nombreuses variantes à ce schéma existent.**

Sur le plan théorique et de manière synthétique on peut présenter les différentes modalités de réponses possibles par la courbe (Figure 1) qui décrit le rendement en fonction de l'intensité de l'attaque (Pedigo et al. 1986) : la tolérance (absence de perte), la stimulation (augmentation de la production), la compensation (expression de pertes très limitées), la perte reliée par une fonction à la densité du ravageur, la désensibilisation (diminution de la perte en fonction de la densité du ravageur), l'insensibilisation (stabilisation du rendement malgré l'accroissement de la densité du ravageur). Toutes ces modalités de réponse ne sont pas observées pour toutes les espèces végétales, mais toutes les réponses potentielles sont contenues dans ce schéma, qu'on peut établir à différentes périodes de la vie de la plante. Une difficulté majeure est d'identifier la ou les périodes pendant lesquelles l'action d'un ravageur peut conduire à des pertes.

## 1.1. Analyse d'effets différés dans le temps

Les études que nous avons réalisées se fondent sur des approches empiriques, soit en pratiquant des infestations sous des cages grillagées en plein champ, soit en bénéficiant d'observations menées en conditions d'infestation naturelle au champ. Dans le premier cas, la difficulté essentielle a été de restituer des dynamiques des populations qui étaient observées couramment en conditions naturelles [1.4]. En effet, il n'est pas forcément intéressant d'appliquer la dynamique la plus contraignante car elle n'existe pas dans la nature où des régulations biotiques interviennent. De plus, elle conduit souvent à la mort des plantes. Les avantages de cette approche sous cage sont de ne pas être dépendant des conditions d'infestation de l'année et de maîtriser dans une certaine mesure la variabilité entre plantes. L'approche en plein champ sous infestations naturelles s'est avérée intéressante quand la manipulation des pucerons était trop délicate (espèce aphidienne trop petite et fragile) ou quand la productivité des plantes sous cage était aberrante (espèce végétale sensible aux conditions de compétition). Deux espèces de pucerons agissant sur des plantes dont on récolte les graines à maturité ont fait l'objet de mes recherches pour les raisons précédemment données.

Dans le cas du **puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* Harris et du pois protéagineux**, différentes modalités d'action ont été observées en conditions d'infestations artificielles sous cage au champ depuis la stimulation de la production de certains niveaux fructifères quand les infestations sont précoces, faibles et de courtes durées, jusqu'à la tolérance. Des pertes très limitées ont été mises

en évidence pour des infestations élevées, quand elles surviennent du début de la phase végétative à la pleine floraison [1.4]. On n'est pas parvenu à restituer dans nos conditions des dynamiques tardives centrées sur la phase de remplissage des graines. Elles sont observées dans le Bassin parisien, mais dans les conditions du Poitou-Charentes la régulation des populations de pucerons par les entomophtorales est fréquente et assez précoce. On a pu conclure sur ce cas, à de faibles effets différés des infestations de pucerons sur la production grainière et à l'absence de risque pour des infestations qui s'arrêtent en début de floraison.

Ce n'est pas ce que l'on a démontré **pour le puceron *Brachycaudus helichrysi* Kalt. sur le tournesol** lors d'infestations naturelles et dans des dispositifs sous cages au champ. Dans ce cas, les infestations qui s'établissent précocement conduisent à des pertes de rendement. Des populations moyennes de l'ordre de 100 pucerons par plante survenant durant la phase végétative et qui s'arrêtent au début de la floraison quand toutes les feuilles sont en place et les graines en formation, conduisent à une diminution du poids de graines produites mais pas de leur nombre [1.8]. Les pertes résultent alors d'une action passée du ravageur qui a affecté la croissance de la plante, et ainsi modifié son fonctionnement et ses capacités à mobiliser des ressources pour la formation et le remplissage des graines. Si les populations disparaissent ou sont contrôlées au début du bourgeonnement, aucune perte ne survient conduisant ainsi à définir un seuil d'intervention de 100 pucerons par plante au bourgeonnement. Les éléments disponibles, la méthodologie employée qui se fondait sur une variété de tournesol ancienne et sur des infestations naturelles, ne nous ont pas permis d'évaluer les risques liés à la prise de décision quand elle se fonde sur ce seuil. Nous avons montré par ailleurs que des infestations même très élevées (plusieurs milliers d'aphides par capitule) survenant après la floraison comme on a pu l'observer certaines années, ne conduisent à aucune altération du rendement grainier ou en huile [3.1].

Sur le plan méthodologique, on peut souligner l'importance de la prise en compte de covariables intégrant la capacité des plantes à supporter des contraintes [1.8]. Sur l'exemple du puceron du tournesol, on a montré que les pucerons choisissaient préférentiellement les plantes de tournesol les plus vigoureuses [1.5] et s'y multipliaient davantage. Les résultats sur les pertes de production occasionnées par les pucerons étaient ambigus du fait que les plantes les plus productives étaient aussi les plus colonisées. La correction du rendement par plante par une variable non affectée par les pucerons et bien corrélée à la vigueur de la plante s'avérait nécessaire pour mettre en évidence les pertes. On a établi que le diamètre de la tige mesuré à la récolte entre le 3$^{ème}$ et le 4$^{ème}$ entre-nœud au-dessus du sol était une excellente covariable, permettant d'optimiser l'analyse des pertes en fonction de la densité des pucerons au stade clé de la production.

## 1.2. Analyse d'effets instantanés

Les deux exemples précédents illustrent certaines des difficultés liées à une approche empirique et agronomique de l'impact des ravageurs sur la production végétale. Cette approche ne se fonde pas sur des modèles de fonctionnement de la plante et d'élaboration du rendement (ces modèles n'existaient pas à cette époque et demeurent indisponibles pour certaines cultures), ni sur l'identification des fonctions qui sont atteintes par l'action du ravageur. En cela, les résultats qu'elle engendre sont parfois difficilement généralisables, comme l'illustre le cas du puceron du pois et son action sur les facteurs de production du pois protéagineux. Deux années d'expérimentation portant sur la même variété de pois, mettant en œuvre des infestations aphidiennes qui commencent au même stade de développement de

la plante (8 entre-nœuds) et qui s'achèvent au bourgeonnement impliquent une diminution du poids individuel des graines pour l'une tandis que pour l'autre aucune perte n'est observée malgré des effectifs de pucerons plus élevés (300 pucerons par plante contre 83 pour la première expérimentation) [1.4]. La sensibilité du pois aux contraintes hydriques est connue, et les deux années diffèrent sur les conditions d'alimentation hydrique avec un fort déficit hydrique dans le 1er cas et une année humide dans le second.

C'est ce qui a motivé le recrutement au sein du laboratoire de C. Girousse, écophysiologiste de la plante, dont le programme de recherche était d'identifier les fonctions atteintes par l'action immédiate du puceron *A. pisum* sur la luzerne. En préliminaire à ces études nous avons cherché à modéliser l'action du puceron vert du pois sur la luzerne fourragère en interaction avec une contrainte hydrique. Contrairement aux cas précédents, nous nous sommes intéressés à l'action immédiate du puceron sur la luzerne fourragère puisqu'elle se traduit par une réduction de la vitesse d'élongation de la tige, qui est la variable écophysiologique pertinente à prendre en compte pour estimer le rendement fourrager. Sur la base d'un dispositif en conditions contrôlées de chambre de culture permettant de maîtriser et de connaître température, éclairement et potentiel hydrique foliaire, nous avons relié par une fonction simple le taux relatif d'élongation des tiges de luzerne et la population aphidienne estimée par son effectif instantané par tige dans deux situations différentes d'alimentation hydrique [1.6]. Nous avons montré qu'en conditions limitantes en eau les pucerons se multipliaient moins. Une première approche de la modélisation de l'interaction aphidienne avec la contrainte hydrique a été proposée, relative à des conditions précises de cinétiques aphidiennes et de développement du déficit hydrique [1.6] (Figure 2).

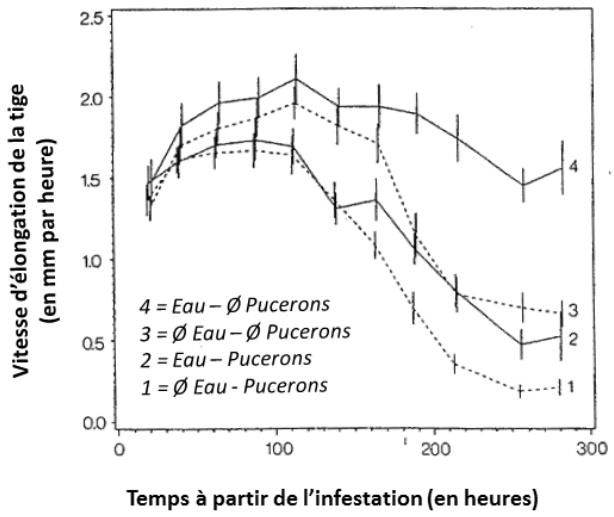


**Figure 2: Evolution dans le temps de la vitesse d'allongement de la tige de luzerne sous l'effet d'une infestation d'*A. pisum* (modalités 1 et 2) et d'une contrainte hydrique (modalités 1 et 3)**

Elle a été poursuivie par une approche dynamique de la relation entre la croissance de la tige et les processus démographiques chez le puceron (colonisation, multiplication et dispersion). Cette approche a montré que la modélisation de l'action du puceron sur la vitesse de croissance de la luzerne devait prendre en compte la localisation des pucerons sur la tige de luzerne. En effet, les pucerons sont localisés principalement sur les zones de croissance des tiges [3.15] et ils n'occasionnent pas les mêmes effets que les pucerons distribués sur les autres organes de la tige (Girousse 1998). En relation avec le laboratoire de Biométrie de l'Inra d'Avignon, nous avons cherché à établir en quoi l'architecture de la tige agissait sur la répartition des pucerons. Au stade végétatif, 90% de la population de pucerons d'une tige sont situés sur une portion de l'axe qui correspond à la zone en croissance principale au moment de l'observation et à celle qui l'était durant l'infestation [2.5]. Afin de fournir des éléments sur les mécanismes de la nuisibilité en relation avec la localisation, les techniques d'électropénétrographie ont permis d'étudier les phases du comportement alimentaire des aphides.

Nous avons quantifié en particulier la durée de l'ingestion de sève en fonction de la localisation imposée aux pucerons et nous avons montré qu'elle est maximale quand les pucerons se trouvent sur les entre-nœuds en croissance. Au début du stade floral, l'architecture des tiges est plus complexe et les zones de croissance sont distribuées d'une part sur l'axe principal comme au stade végétatif, et d'autre part sur les ramifications qui poussent à chaque nœud et qui présentent elles aussi des zones de croissance. Les pucerons se distribuent alors entre ces éléments de structure, et plus de 60% de la population de pucerons d'une tige se localisent sur les ramifications [2.5]. L'adaptation des procédures de test de Monte-Carlo (Besag et Diggle 1977), a permis de montrer que la position des ramifications, dès lors qu'elles sont en dehors de la zone en croissance de la tige principale, n'intervient pas dans leur colonisation, et que l'infestation d'une ramification est indépendante de celle des ramifications voisines. Ces éléments ont fourni des résultats qui ont été intégrés dans des études ultérieures menées avec des écophysiologistes de la plante pour identifier les mécanismes d'action des pucerons sur le fonctionnement de la plante (Girousse et al. 2003, Girousse et al. 2005).

## 2. ESTIMER LA PRESSION PARASITAIRE, UNE ETAPE SOUVENT OUBLIEE

*Les travaux présentés ont contribué à différents aspects de la mise au point de l'échantillonnage de ravageurs selon les connaissances déjà disponibles et les couples plantes-insectes. Ils ont concerné soit la forme nuisible du ravageur, soit des symptômes qui révèlent son activité sur la plante, soit sa forme contaminante. L'échantillonnage de la forme nuisible a été développé pour différents couples plantes-insectes pour lesquels on ne disposait pas d'éléments précis sur la nuisibilité au moment des études. Il a eu pour objectif d'estimer pour la parcelle échantillonnée la moyenne du nombre d'insectes par unité d'échantillonnage avec une précision fixée. Il s'est basé sur des comptages ou sur des variables de présence-absence des insectes, mesurés in situ ou après dissection des plantes. Dans ces cas, il a fallu définir la fiabilité et la robustesse de la méthode de comptage in situ quand c'était possible, la procédure de tirage des unités au sein des parcelles, la taille de l'échantillon, la faisabilité et la fiabilité des procédures que j'ai proposées. L'échantillonnage d'un symptôme a été abordé uniquement pour le puceron du tournesol afin de définir l'échelle de notation du symptôme sur la plante et d'établir la relation (et ce qui l'affecte) entre cette échelle et le nombre de pucerons par plante. L'échantillonnage de la forme contaminante a été développé dans le cas de la prévision des risques associés à la tordeuse du pois. Il s'est basé sur une technique de piégeage sexuel et l'objectif était d'établir la liaison quantitative entre le niveau des captures de ce lépidoptère et le risque pour la culture car il était connu.*

Recherches soutenues dans le cadre de 6 années de contrats avec les instituts techniques CETIOM, FNAMS et par les contrats de plan état région.

### 2.1. Echantillonnage de la forme nuisible du ravageur

Les travaux présentés visent à estimer à l'échelle d'une parcelle, la moyenne du nombre d'insectes par plante. Cette unité s'est imposée du fait qu'elle représente une entité naturelle bien identifiée pour les couples plante/insecte que j'ai étudiés : le puceron du pois *A. pisum* et le pois protéagineux, le puceron vert *B. helichrysi* et le tournesol, l'eudemis de la vigne *Lobesia botrana* et le baris du colza *Baris coerulescens*. Les variables considérées sont des effectifs d'insectes par plante (variable de comptages) ou la notation de présence/absence d'au moins *T* insectes par plante (variable qualitative).

Les dénombrements d'individus présentent des caractéristiques, en particulier le phénomène d'hétéroscédasticité, qui rendent impropres les approximations habituelles utilisées dans le cadre de l'échantillonnage aléatoire simple (EAS) sur l'indépendance entre la variance et la moyenne (Elliott 1971). Ce phénomène a pour origine la structuration spatiale des populations animales dans leur environnement. La structuration dans l'espace et dans le temps est liée entre autres au mode de

reproduction des espèces et aux variations locales des qualités de l'environnement vis-à-vis de l'alimentation, de la protection contre les prédateurs, introduisant ainsi un lien entre les unités observées. Par ailleurs, dès lors que les unités ne sont pas occupées indépendamment les unes des autres, l'emploi de l'EAS conduit à des estimateurs biaisés. En effet, l'EAS comporte du fait du hasard des relevés proches et d'autres éloignés, ce qui entraîne des redondances ou des défauts d'information. Un préalable a donc été d'étudier ces dépendances spatiales au sein des parcelles et d'établir des relations permettant de modéliser la variance et la moyenne des dénombrements.

Remplacer un dénombrement d'individus par la simple notation de présence - absence d'au moins *T* individus représente une alternative aux comptages quand ils sont laborieux. En général, on recherche cette solution pour T=1 qui correspond à la proportion d'unités occupées. Utiliser cette notation suppose qu'il existe une relation entre le taux d'unités occupées et la moyenne d'infestation ou les pertes de rendement.

Je me suis intéressée à établir ces relations.

### *2.1.1. Analyse de la distribution spatiale des populations d'insectes*

La prise en compte de l'espace dans l'analyse des processus écologiques date des années 90 et recouvre des niveaux de prise en compte de l'espace plus ou moins explicites. De nombreuses méthodes d'analyse des distributions spatiales sont maintenant disponibles en écologie (Dale et al. 2002, Perry et al. 2002) qui n'existaient pas à l'époque où ont été réalisés ces travaux. Certaines méthodes ne prennent pas en compte la dépendance spatiale des données. C'est le cas par exemple des méthodes qui se fondent sur des lois de distribution statistiques du nombre d'individus par unité d'échantillonnage. Les plus utilisées dans ce contexte sont les lois de Poisson, quasi-Poisson, binomiale négative, qui permettent de prendre en compte la surdispersion. Ces méthodes requièrent que les observations soient indépendantes et non structurées dans l'espace, ce qui est rarement vérifié. D'autres modèles existent pour prédire la probabilité de présence ou l'abondance d'individus en fonction du voisinage et reposent sur des modèles linéaires généralisés ou des modèles additifs généralisés (Guisan et al. 2002). Enfin, certaines analyses prennent en compte de manière explicite la structure dans l'espace et la dépendance spatiale des données. Ce type de traitement recouvre les domaines de la géostatistique quand la variable est continue, et de l'analyse des processus ponctuels pour des variables binomiales ou quantitatives, discrètes ou continues. Il s'agit alors de tests d'agrégation (indices d'agrégation) et d'indépendance (indices d'autocorrélation spatiale, distances entre points), de méthodes de caractérisation de la répartition (géostatistique, distances entre points) ou de méthodes d'estimation spatiale (modèles de Gibbs, Markov). Les données requises pour ce type de traitement font appel à des dispositifs expérimentaux plus ou moins exhaustifs (Wackernagel 1995).

J'ai choisi les méthodes prenant en compte de manière explicite l'espace et permettant de tester les processus de dépendance spatiale. En effet, les populations aphidiennes qui ont fait l'objet des recherches sont caractérisées par des effectifs parfois très élevés et une structuration presque systématiquement détectée à l'échelle de la plante en raison du mode de reproduction parthénogénétique. Ces caractéristiques rendent inappropriées les méthodes basées sur les distances, et peu performantes celles basées sur les indices d'agrégation (cas du **puceron du pois** dans les cultures de pois [1.3]). En effet, ces tests qui consistent à détecter les écarts à la distribution au hasard

conduisent au rejet de cette hypothèse dès l'échelle de la plante. Sur la base de ces résultats et en collaboration avec le laboratoire de Biométrie de l'Inra de Versailles [1.2], nous avons adapté les procédures de test de Monte-Carlo qui permettent de confronter les observations à des données simulées sous certaines hypothèses de dépendance spatiale (Manly 1998). L'emploi de ces méthodes dans le cadre spatial nécessite la prise en compte de la position géographique des unités échantillonnées. Dans les années 1990, aucun logiciel n'était disponible pour traiter ces questions, et j'ai élaboré avec le logiciel Splus une bibliothèque assez complète d'outils pour l'étude des structures spatiales (indices d'agrégation, indices de Moran, ajustements à des lois de probabilités, procédures de permutation et de redistribution de Monte-Carlo).

Les formes aptères **du puceron *B. helichrysi* sur le tournesol** présentent des structures spatiales qui ne sont pas stables d'une semaine à l'autre. Ainsi, des variations de densités d'infestation observées par exemple entre des zones de la parcelle ne se maintiennent pas dans le temps [1.5]. La variabilité de l'infestation à l'échelle de la plante est très élevée, et en général les effectifs observés sur des plantes voisines sont indépendants [1.5]. Un résultat intéressant est que la vigueur des plantes de tournesol intervient de manière déterminante sur l'infestation initiale et le développement des colonies [1.5], les plantes les plus vigoureuses étant les plus colonisées par les individus ailés puis les plus infestées par les pucerons aptères. Sur le plan pratique, le coût de l'échantillonnage dépend du nombre de plantes à observer, mais aussi du protocole de collecte des plantes au sein de la parcelle. On a ainsi intérêt à limiter la collecte d'informations redondantes (unités corrélées) et les déplacements dans la parcelle. Les éléments acquis ont permis de préconiser des unités statistiques d'échantillonnage constituées de 2 plantes contiguës sur le rang puisqu'elles sont indépendantes. Le fait qu'il y ait des variations de structure à des échelles de temps de l'ordre de quelques jours rend difficile la prise en compte de l'espace pour cibler des interventions. Par ailleurs, l'amplitude des variations de densité à l'échelle de la parcelle ne justifie pas de moduler l'intervention. Ces deux éléments ont conduit à proposer une procédure d'EAS des unités statistiques [1.9] et d'évaluer par simulation ses effets sur les estimateurs qu'elle fournit.

Ces outils ont été utilisés dans le cadre d'une collaboration concernant l'échantillonnage de **l'Eudemis de la vigne *Lobesia botrana*** (Lepidoptera, Tortricidae), sur la base du dénombrement des larves ou des dégâts par cep. On a mis en évidence que les structures spatiales des populations larvaires sont très proches de celles des dégâts, qu'elles peuvent être très différentes d'un vignoble à l'autre, que des ceps voisins sur un rang ne sont pas infestés indépendamment l'un de l'autre tandis qu'ils le sont quand ils appartiennent à des rangs voisins. Ces éléments sont à rapprocher de la biologie de l'Eudemis, et notamment de son comportement de vol privilégié d'un cep à l'autre le long d'un rang, et de son comportement de ponte. Des variations importantes de densité peuvent s'observer entre rangs d'un même vignoble, et l'infestation d'un cep est liée à sa disponibilité en grappes et à celle des ceps immédiatement voisins [1.13]. Ces conclusions peuvent être exploitées pour l'échantillonnage des populations en préconisant de ne pas se limiter à l'échantillonnage de certains rangs, de ne pas observer des ceps contigus sur le rang mais au contraire des ceps isolés sur l'ensemble du vignoble. Ces recommandations amènent à promouvoir plutôt un échantillonnage de type aléatoire systématique, mais celui-ci soulève des difficultés pour estimer la variance d'échantillonnage.

Sur le plan méthodologique, on a démontré l'intérêt dans ce cadre des procédures de Monte-Carlo basées sur des permutations aléatoires partielles ou totales des unités ou des groupes d'unités, et sur des redistributions d'effectifs conditionnelles à certains modèles [3.12]. Elles ont pu être adaptées à des questions qui ne relèvent pas de l'analyse spatiale, comme celle de la description des séquences de dépôt de pollen par les bourdons en fonction de l'ordre de visite des fleurs. Différents patrons de dépôts ont été révélés, avec une dominance des patrons d'indépendance entre la taille du dépôt et l'ordre de visite, des patrons pour lesquels le dépôt sur une fleur est suivi par un dépôt nul sur la fleur visitée immédiatement après, et des cas où la taille des dépôts décroît avec l'ordre de visite [1.7].

### *2.1.2. Modèles reliant la moyenne et la variance des comptages d'insectes par plante*

Plusieurs modèles reliant la variance à la moyenne existent. Certains se fondent sur les lois de distribution discrètes des effectifs (loi de Poisson, loi binomiale négative,…) et sur leurs paramètres estimés, d'autres sur des relations empiriques. Il apparaît que dans beaucoup de cas, le ou les paramètres des lois de distribution varient eux-mêmes avec la moyenne des effectifs, sans d'ailleurs qu'on puisse le modéliser. C'est pourquoi, les relations empiriques sont de loin les plus répandues, et en particulier la loi de Taylor (1961). Son emploi dans le cadre de l'échantillonnage des populations repose sur la mise en œuvre de plans d'EAS avec l'hypothèse généralement non vérifiée que les unités sont indépendantes les unes des autres et que la population n'est pas structurée dans l'espace (périodicité, gradient, …). L'estimation des paramètres de la relation est simple sur le plan statistique, et requiert sur le plan expérimental des couples moyenne-variance obtenus dans des conditions variées d'environnement (années, lieux, parcelles) permettant d'avoir une panoplie des situations possibles. En effet, de la validité du modèle dépendent les caractéristiques des plans d'échantillonnage construits sur cette base.

Cette démarche a été appliquée à plusieurs ravageurs. Dans les cas du **puceron du pois dans les cultures de pois**, et du **puceron du tournesol**, un plan aléatoire a pu être employé [1.3] [1.9]. La relation moyenne-variance n'a pas été établie en se fondant sur des lois de distribution, notamment la loi binomiale négative car l'un de ses paramètres variait avec la moyenne [1.3]. Le modèle de Taylor a été choisi pour modéliser la variabilité des effectifs entre unités échantillonnées pour le couple *A.pisum*/pois [1.3] et pour le couple *B.helichrysi*/tournesol [1.9]. Les paramètres des relations ont été estimés sur la base d'un grand nombre de données acquises durant respectivement 7 et 6 années d'observations menées en plusieurs lieux, à plusieurs stades de développement des cultures et pour différentes variétés cultivées. Nous nous sommes également intéressés au cas du **Baris du colza, *Baris coerulescens* Scop.** (Coleoptera, Curculionidae), charançon dont les œufs et les larves sont situés dans le pivot racinaire et qui perturbent l'alimentation hydrique de la plante. Les populations sont dommageables pour des niveaux d'infestation dépassant 7 larves par pivot. Contrairement aux cas précédents, on ne disposait pas d'éléments sur la distribution spatiale des insectes à l'échelle de la parcelle, mais uniquement de sondages aléatoires acquis durant 6 années pour différents lieux, variétés cultivées, stades de développement et pour une gamme étendue de densités d'infestation (de 0 à une vingtaine d'insectes par pivot). En faisant l'hypothèse que les pivots sont infestés indépendamment, nous avons montré que la relation de Taylor décrivait bien ces données [1.14].

### *2.1.3. Modèle de description de la relation entre le taux d'unités occupées et la moyenne des comptages par plante*

De manière similaire aux dénombrements, cette relation peut être calculée facilement si on connait la loi de distribution des effectifs. On dispose en fait rarement d'un tel modèle et d'une estimation fiable de son ou ses paramètres. On a donc recours à des relations empiriques pour lesquelles le calcul de la variance des prédictions a été établi. Cette possibilité a été étudiée dans le cas de deux insectes pour lesquels l'obtention d'un effectif par unité est lourd à obtenir soit parce que les effectifs sont particulièrement élevés (le puceron *B.helichrysi* sur le tournesol), soit parce qu'elle nécessite une dissection fastidieuse du pivot racinaire (le Baris du colza). Pour ce qui concerne ***B. helichrysi***, le taux de plantes infestées augmente très rapidement avec la moyenne d'infestation et l'ensemble des plantes sont colonisées quand la moyenne d'infestation est de l'ordre de 20 pucerons par plante [1.5]. Ce niveau est très inférieur au seuil d'intervention d'environ 100 pucerons par plante, et la rend donc inexploitable dans ce cadre. Dans le cas du **Baris du colza**, et sur la base des nombreux jeux de données disponibles, nous avons modélisé la relation entre le taux de pivots occupés par au moins une larve et la moyenne des comptages avec le modèle de Gerrard et Chiang (1970) [1.14]. La variance des estimations a été calculée en utilisant les approximations de Schaalje et al. (1991) mais il est apparu qu'elle était très élevée et qu'au mieux la précision de l'estimation de la moyenne d'infestation était d'environ 40% [1.14]. Ce niveau de précision correspondant à la dissection d'au moins 70 plantes, il était totalement exclu. L'analyse a alors été reconduite en utilisant le taux de pivots occupés par au moins deux larves. Dans ce cas, la précision des estimations atteint 30% et la taille de l'échantillon est raisonnable (moins de 40 plantes) pour des moyennes pas trop faibles ni trop élevées [1.14].

### *2.1.4. Plans d'échantillonnage*

Sur la base des relations moyenne-variance de Taylor établies pour *A. pisum* et le pois [1.3] et pour *B. helichrysi* et le tournesol [1.9], une procédure d'échantillonnage séquentiel a pu être développée. Il s'agit d'un échantillonnage aléatoire qui permet de réajuster au fur et à mesure de l'échantillonnage la taille de l'échantillon selon les informations issues des unités déjà observées (Green 1970). Les procédures proposées dans les cas des deux espèces de pucerons conduisent à des tailles théoriques d'échantillons qui sont compatibles avec la pratique agronomique dès lors que la précision recherchée est de l'ordre de 20%.

Une stratégie d'échantillonnage du Baris du colza a été établie. Elle se fonde sur une première estimation grossière du niveau d'infestation qui conduit à poursuivre l'échantillonnage soit en procédant à une dissection complète des pivots et au comptage exhaustif des larves soit en notant simplement la présence-absence d'au moins 2 larves par pivot [1.14]. Deux fonctions de coût d'acquisition de la donnée de base ont été calculées pour permettre l'optimisation de la stratégie par simulation.

### *2.1.5. Simulations et validations des procédures d'échantillonnage*

Un des critères d'évaluation d'un plan d'échantillonnage est l'effort d'échantillonnage. Il s'agit de la taille moyenne des échantillons à observer en fonction de la moyenne d'infestation. On peut accéder à cette fonction soit par le calcul soit par simulation. Cette approche peut être précisée si on dispose d'une fonction de coût de l'obtention des observations. Par ailleurs, d'autres caractéristiques sont importantes pour évaluer la robustesse des plans d'échantillonnage vis-à-vis par exemple d'écarts de la population observée aux modèles qui ont servi de base à l'élaboration des plans. Ainsi, il est très intéressant d'évaluer la précision atteinte réellement, de même que les biais d'estimation. La simulation

est souvent le seul moyen dont on dispose pour établir ces critères (Binns et al. 2000). Les méthodes de simulation bootstrap (Manly 1998) sont largement utilisées dans ce contexte (Naranjo et Hutchinson 1997) [1.1]. Elles reposent sur la disponibilité de jeux de données de validation qui n'ont pas servi à l'établissement des différentes relations.

**Pour le puceron du tournesol,** le niveau de précision de 30% apparaît comme peu recommandable car il conduit du fait de la petite taille des échantillons à des distributions asymétriques des moyennes estimées. L'élément constant observé est une relativement forte variabilité des critères d'échantillonnage, en particulier des moyennes estimées ainsi que des précisions réellement atteintes [1.9]. Celle-ci est signalée dans la bibliographie et s'explique pour une faible part par le caractère stochastique des procédures séquentielles et de manière prédominante par les écarts des populations échantillonnées au modèle moyenne-variance.

Pour le **Baris du colza,** les simulations de la stratégie d'échantillonnage donnent en fonction de la moyenne à estimer la procédure qui convient le mieux entre le dénombrement exhaustif des larves d'un pivot ou la notation en présence-absence des pivots qui ont au moins 2 larves. Cette stratégie est définie pour minimiser le temps d'échantillonnage et pour fournir des estimations non biaisées [1.14]. Les simulations de cette stratégie conduisent dans la majorité des cas à des estimations non biaisées (Figure 3A), tandis que la précision recherchée est atteinte pour 70% des simulations (Figure 3C).

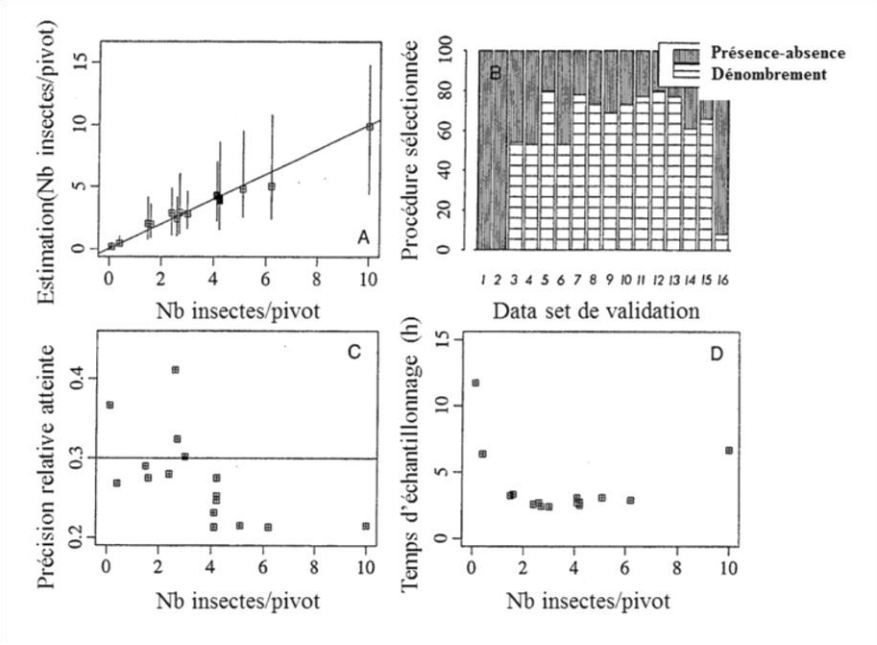


**Figure 3: Simulation de la stratégie d'échantillonnage du Baris du colza sur 16 jeux de validation (A) : densité estimée = f(densité vraie) (B) Procédure choisie : dénombrement ou notation en présence-absence (C) précision réellement atteinte=f(densité vraie) (D) temps d'échantillonnage =f(densité vraie)**

## 2.2. Mise au point d'une échelle de notation de symptômes spécifiques du ravageur

Le coût de l'échantillonnage dépend du degré de visibilité de l'espèce, qui est fonction notamment de sa morphologie, du site végétal occupé, de sa mobilité, de son mode de reproduction qui induit des fluctuations plus ou moins importantes de ses populations. Le port, la taille, l'architecture du végétal sont également déterminantes. De ces caractéristiques, découlent les méthodes qu'on peut envisager, mais aussi leur fiabilité et leur répétabilité d'un observateur à l'autre. L'emploi de méthodes indirectes d'estimation des effectifs d'insectes par unité d'échantillonnage s'avère intéressant quand les méthodes directes sont très fastidieuses, ou peu fiables. On peut ainsi parfois exploiter l'extériorisation de

symptômes révélateurs de l'activité du ravageur. L'utilisation de ce genre de méthodes repose sur la spécificité du symptôme, sur la variabilité de son expression et sur l'existence d'une liaison quantitative entre les effectifs de ravageurs ou les dégâts et le niveau d'expression du symptôme.

Cette possibilité a été étudiée dans le cas du **puceron du tournesol** car sa localisation préférentielle sur le bouton et dans les pseudo-galles qu'ils provoquent sur les feuilles en croissance, rend l'effort de recherche élevé. Quand plusieurs notateurs agissent, on observe des différences qui peuvent être importantes dans leurs performances, et qui impliquent des variations tant sur les moyennes que sur les distributions de fréquence des effectifs (Badenhausser 1993). Chez les populations aphidiennes, on a souvent recours aux méthodes de dénombrement visuel qui consistent à affecter une note semi-quantitative généralement selon une échelle log ou puissance. Cette solution n'a pas été envisagée chez cette espèce en raison de son faible degré de visibilité. Chez les pucerons, l'ingestion de sève s'accompagne d'injection de salive dans les tubes criblés de la plante. Celle de *B. helichrysi* est toxique pour le tournesol et provoque des déformations plus ou moins intenses du feuillage (Schmelzer 1970). C'est sur la base de ces observations qu'on a établi une échelle de notation en 5 classes, qui se définissent en fonction des proportions de feuilles (parmi les 10 dernières formées) présentant des cloques et un enroulement du limbe sur lui-même [3.10] [6.4] (Figure 4). Les relations instantanées et dynamiques entre cette variable semi-quantitative et les populations d'aphides, ainsi que l'expression variétale de ces relations ont été étudiées en conditions naturelles durant 3 années d'observations. L'approche instantanée s'est avérée décevante car l'intensité des déformations décrit l'état d'infestation avec un décalage temporel entre l'infestation (début, intensité, arrêt) et ses effets sur la plante [3.10]. L'approche dynamique a été plus pertinente. Elle s'est appuyée sur une adaptation de l'analyse en composantes principales (non centrée non réduite) pour rendre compte de manière synthétique de la dynamique des populations de pucerons, sur la base d'un tableau d'effectifs à différentes dates d'observation. Grâce à des simulations d'affectation de plantes à des classes définies en termes de déformation ou en termes d'effectifs, nous avons testé la relation entre les 2 dynamiques et comparé cette relation entre différentes variétés de tournesol [1.11] [2.1]. Pour environ 65% des plantes, on peut prédire correctement la dynamique de l'infestation par la dynamique des déformations. Par ailleurs, sans pour autant qu'on puisse parler de résistance variétale, on observe des dynamiques d'infestation différentes pour les 4 cultivars de tournesol observés. Celles-ci se traduisent par des dynamiques de déformations différentes. Par ailleurs, à dynamiques d'infestation équivalentes, des sensibilités différentes entre cultivars sont observées, très vraisemblablement attribuables à des différences de vitesse de croissance. Sur le plan pratique, l'intérêt de la notation symptomatique a été démontré quel que soit le cultivar pour les situations d'absence complète de risque, ou au contraire de risques importants pour la culture. Cette échelle est actuellement utilisée par la profession (http://www.cetiom.fr/fileadmin/cetiom/kiosque/brochures_tournesol/brochuresTO2013/TOouest2013/ravageur_TOURNESOL_ouest2013.pdf)

**Figure 4: Symptôme de déformation du feuillage du tournesol lié à l'action de *B. helichrysi* (note 5)**

## 2.4. Echantillonnage des formes contaminantes du ravageur, représentatives du développement de sa forme nuisible, ou de ses dégâts

Cette situation s'étudie quand la forme contaminante du ravageur est plus facile à échantillonner que sa forme nuisible (endophytes, souterrains,…), et qu'il existe une liaison quantitative entre les niveaux de populations des deux formes, ou entre le niveau de la contamination et les dégâts.

Sur les modèles de ravageurs que j'ai étudiés, seul le cas de la **tordeuse du pois, *Cydia nigricana* (Lepidoptera, Tortricidae)**, a conduit à la mise en œuvre d'une méthode de prévision des risques dans ce cadre [5.2] [6.3]. Ce lépidoptère pond ses œufs sur les gousses du pois et les chenilles qui en éclosent, pénètrent dans les gousses vertes et dévorent leurs graines. Notre méthode se fonde sur le piégeage sexuel de la tordeuse par un attractif sexuel spécifique déposé dans un piège englué. Un piège par parcelle donne des résultats extrapolables pour la parcelle entière. Une analyse des résultats de piégeage portant sur plusieurs années et dans quatorze départements a permis d'utiliser les données de captures cumulées en culture pour prévoir les dégâts définis en pourcentage de gousses attaquées. On a ainsi établi deux relations, l'une entre les captures totales sur l'ensemble de la saison de production et les dégâts, l'autre entre les captures à un stade de la culture permettant les interventions, le stade gousse verte du second niveau de fructification, et les dégâts. Cette méthode employée pour les avertissements agricoles est un des rares exemples de liaison quantitative entre le niveau des captures d'un lépidoptère par la technique du piégeage sexuel au moyen de phéromones sexuelles de synthèse et le risque pour la culture. Son application a sans doute été favorisée par la stabilité du composé attractif qui demeure en place durant six semaines.

## 3. BILAN

Nos recherches ont contribué à une meilleure connaissance des relations plantes-insectes au travers de l'identification des mécanismes d'action des insectes sur les plantes qu'on a pu mettre en relation avec le choix de la plante hôte et des sites d'alimentation. Ils ont été insuffisamment valorisés sous cet angle. Ils ont cependant conduit à conceptualiser notre approche de l'impact et ont fait l'objet de recherches originales menées dans le cadre disciplinaire de l'écophysiologie végétale. Ils ont montré que la modélisation de l'action d'un ravageur seul ou associé à d'autres contraintes comme le stress hydrique nécessitait de prendre en compte les relations dynamiques entre les facteurs interagissant sur le fonctionnement des plantes et de la culture. Les mécanismes d'action du puceron du pois ont été identifiés et ils sont assimilés à un puits supplémentaire pour la plante. Cette démarche s'appuie sur l'identification des fonctions végétales altérées par les ravageurs, et sur des modèles de fonctionnement des cultures qui imposent de considérer les contraintes parasitaires parmi d'autres facteurs de l'environnement. Les études menées sur les structures spatiales et l'échantillonnage ont permis d'explorer des situations diverses grâce à la diversité des modèles biologiques étudiés: hétérométaboles ou holométaboles, modes de reproduction parthénogénétique avec des générations chevauchantes ou sexuée avec une ou deux générations par an, localisation ectophyte ou développement endophyte de la forme larvaire responsable des dégâts, action dommageable immédiate, cumulée ou différée dans le temps par rapport à la présence du ravageur. Les principales conséquences de ces caractéristiques ont porté sur la technique d'acquisition des informations (directe ou par dissection), sur les effectifs à échantillonner (faible densité ou forte densité), sur la nature de la variable mesurée (un effectif, la présence ou l'absence du ravageur, un symptôme), et sur la nécessité

ou non d'une approche dynamique. Cette diversité des situations a nécessité des réflexions conséquentes sur les choix à opérer et sur les outils d'analyse statistique appropriés dans plusieurs domaines (les statistiques spatiales, les procédures de test de Monte-Carlo, les analyses multivariées, les méthodes de simulation), à les modifier si besoin et à développer parfois les outils logiciels quand ils n'existaient pas. Ils ont été mieux valorisés. Dans le cas des outils logiciels, cette valorisation est restée informelle car ils ont été diffusés directement à plusieurs collègues.

L'impact agronomique de ces recherches, même s'il est difficile à établir dans un contexte qui a fortement évolué avec les modifications des structures du développement encadrant la production agricole et les autorisations d'utilisation des produits phytosanitaires, est mitigé. Les études sur **la nuisibilité des insectes** ont consisté selon qu'on disposait ou non d'éléments publiés antérieurement, soit à préciser les seuils d'intervention existants soit à définir les conditions dans lesquelles s'exprime la nuisibilité. Le premier point a concerné le puceron du pois sur le pois, pour lequel nos travaux ont démontré que les seuils d'intervention qui étaient préconisés étaient largement en deçà de ce qu'ils devaient être. Nos résultats ont donc conduit à restreindre le nombre des situations justifiant une intervention. Pour le second point, nous avons cherché à établir les bases de la lutte phytosanitaire pour des couples plantes-insectes qui n'avaient pas fait l'objet d'études auparavant. Les raisons de cette méconnaissance tenaient soit à l'introduction récente du ravageur en France : cas du puceron *Macrosiphum albifrons* ESSIG sur le lupin blanc [3.11] soit au développement de la culture dans de nouvelles zones géographiques de France : cas du tournesol et deux insectes piqueurs suceurs, les punaises du genre Lygus (Heteroptera, Miridae) et le puceron *B. helichrysi*, cas du lupin blanc et des punaises du genre Adelphocoris (Heteroptera, Miridae) et cas du soja et de la punaise *Nezara viridula* (Heteroptera, Pentatomidae) [3.3.] [3.4] [3.5] [6.5]. Pour les Hétéroptères, nos études ont montré à quels stades de développement des plantes et à quels effectifs de ravageurs des pertes étaient à craindre. La confrontation de ces éléments avec les conditions naturelles ont conduit à conclure que les risques de coïncidence entre le stade sensible des plantes et les effectifs de ravageurs étaient faibles en France. Ces résultats ont été portés à l'attention des organismes techniques des productions concernées avec lesquels nous avions des contrats de recherche (ITCF, CETIOM, FNAMS) et ils ont été diffusés et respectés. Pour certains couples plantes-insectes étudiés, j'ai fait cependant le constat que malgré nos efforts de communication et la collaboration effective avec les instituts techniques concernés par ces productions et qui nous finançaient, les résultats de nos recherches avaient été insuffisamment pris en compte dans les pratiques agricoles. Par exemple, les préconisations faites par l'ITCF (ARVALIS) auprès des agriculteurs et des techniciens agricoles concernant l'appréciation des risques liés au puceron du pois pour le pois protéagineux mentionnent (encore maintenant) que le traitement systématique contre le puceron du pois n'est pas approprié et que le respect du seuil d'intervention est la meilleure solution (Taupin et al. 1999). Toutefois, ce seuil d'intervention est très en deçà de celui que nous avions déterminé. Pour le puceron du tournesol, certaines de nos préconisations ont été bien diffusées mais le seuil que nous avions déterminé a été diminué et surtout est devenu obsolète avec l'usage massif des semences traitées à l'imidachlopride. **Nos procédures d'échantillonnage** ont été utilisées dans le cadre du raisonnement de la lutte contre le puceron du pois et contre la tordeuse du pois car elles ont été relayées par les instituts techniques et par le service de la protection des végétaux (SRPV) avec lequel nous collaborions, mais aussi car elles étaient assez simples à mettre en œuvre. Pour le puceron du tournesol, la lourdeur des comptages a conduit à ce qu'ils ne soient pas faits. L'échelle de notation du symptôme de crispation du feuillage a en revanche été bien accueillie car simple. Son usage encore recommandé dans les guides CETIOM de la culture

du tournesol s'est cependant résumé à un pourcentage de plantes avec des pucerons ou avec des symptômes qui conduit à une surestimation des risques. Les méthodes mises au point ont également été utilisées dans d'autres contextes que celui du raisonnement de la lutte : élaboration d'une méthode standardisée pour la réalisation d'essais biologiques concernant le puceron du tournesol (méthode CEB : Commission des Essais Biologiques) ; base pour les expérimentations menées par la FNAMS (Fédération Nationale des Agriculteurs Multiplicateurs de Semences) pour *A. pisum* et la luzerne.

De manière plus générale, l' « échec » de la lutte raisonnée a été reconnu au niveau français (Aubertot et al. 2005, Ricci et al. 2011) et notre expérience le confirme pour des cultures majeures comme le tournesol. Il est à mettre en relation avec des facteurs techniques comme par exemple la difficulté de mise en œuvre des méthodes d'estimation (trop longues à réaliser et trop compliquées), mais aussi avec des facteurs dont l'analyse relève des sciences humaines; le refus de l'incertitude et de la prise de risques liée aux erreurs de diagnostic. Ces éléments sont pointés de manière générale comme des obstacles à la lutte raisonnée (Aubertot et al. 2005), ce qui est confirmé par l'utilisation croissante et généralisée des traitements systématiques basés sur le traitement des semences depuis les années 1995. En étant utilisés avant que la végétation soit en place ils rendent inutile tout diagnostic. Les molécules utilisées dans ces traitements, les néonicotinoides (dont la célèbre imidachlopride), ont été mises sur le marché au début des années 1990, et sont actuellement les insecticides les plus utilisés au monde (Goulson 2013). Ce sont des insecticides systémiques qui agissent à des doses très faibles et qu'on retrouve dans toutes les parties des plantes, comme le nectar, le pollen, la sève. Ils sont dénoncés pour leur persistance et leur accumulation dans les sols, pour leur présence généralisée dans les eaux et pour leurs effets sur de nombreux organismes (Goulson 2013). Depuis quelques années, la règlementation et l'homologation des produits notamment par rapport aux abeilles, ont conduit à certaines restrictions pour certaines cultures. On peut donc espérer revenir au moins pour certains cas à des évaluations réelles du risque. Mais cela suppose que des études soient conduites sur ces sujets. Or, sur les couples plante-insecte que nous avons étudiés, il n'y a pas de nouvelles connaissances sur les mécanismes d'action, les fonctions atteintes ou la nuisibilité des ravageurs. Ainsi, sur une culture majeure comme le tournesol, les seules publications portant sur la nuisibilité ou les mécanismes d'action du puceron du tournesol sont encore les nôtres. Pour les intégrer à des modèles de production, il faudrait que ces modèles existent et que des connaissances supplémentaires sur l'action des insectes sur le fonctionnement de la plante soient acquises.

Une alternative à la lutte raisonnée est l'utilisation de la résistance variétale. Celle-ci a été largement explorée. Dans mon bilan, je n'ai pas fait apparaitre les études auxquelles j'ai participé sur ce sujet. Celles-ci ont été menées en collaboration avec René Bournoville. Elles ont porté principalement sur la résistance de la luzerne au puceron *A. pisum*, avec le développement de recherche de sources de résistance [1.18] [3.16] [5.4] [3.18], la mise au point des méthodologies pour des tests standardisés de caractérisation variétale [1.12] [1.15] [3.19], l'analyse de la structuration génétique des populations d'*A. pisum* [1.16] et la mise en évidence de races d'hôtes [2.4] [4.2] [2.3] et l'identification des mécanismes de la résistance notamment par l'analyse du comportement alimentaire d'*A. pisum*. Les résultats acquis montrent un vrai potentiel de ces méthodes de lutte contre les ravageurs des cultures, qui devraient retrouver une place primordiale dans l'agriculture de demain.

## 2ème PARTIE : LES EFFETS DE L'AGRICULTURE SUR LA BIODIVERSITE DANS LES AGROECOSYSTEMES INTENSIFS

Le néologisme « biodiversité » est de construction récente (invention par W.G. Rosen en 1985) à partir des mots biologie et diversité et a été consacré lors du sommet de Rio en 1992. Depuis cette date, deux niveaux d'organisation du vivant que représentent les gènes et les écosystèmes s'ajoutent à celui des espèces pour constituer ensemble la biodiversité. Toutefois, c'est au niveau des espèces que portent la majorité des études la concernant (Le Roux et al. 2008). La planète a connu de nombreuses extinctions de la biodiversité qui ont joué un rôle déterminant dans la diversification des êtres vivants mais elles diffèrent de la crise de la biodiversité actuelle par le rythme et par l'origine des extinctions. Ainsi, la perte de biodiversité actuelle s'observe à un rythme plus rapide qu'à aucune période de l'histoire de la vie (perte chaque année de 0.5 à 1.5% d'espèces sauvages selon Balmford et al. (2003)), et est attribuée aux activités humaines. La destruction des habitats naturels, l'exploitation excessive des ressources et l'introduction d'espèces exotiques ont été identifiées comme les principales causes de disparition d'espèces observée depuis 1700, engendrant des taux d'extinction comparables à ceux des cinq grands événements d'extinction du passé géologique. L'ensemble des causes actuelles est désigné aujourd'hui par le changement global qui se décline en trois composantes, la surexploitation des ressources naturelles, le changement climatique et le changement d'usages des sols. Ce dernier est considéré comme le principal moteur de la **perte de biodiversité dans les agrosystèmes** (Sala et al. 2000) qui sont particulièrement impactés, notamment en Europe (Robinson et Sutherland 2002, Benton et al. 2003) depuis l'intensification agricole et la mise en place de la Politique agricole Commune en 1962 (Gras et al. 1989). La perte de biodiversité dans les agrosystèmes est générale (Kleijn et al. 2009) et touche les plantes, les invertébrés et les vertébrés, avec des effets en cascades au sein des réseaux trophiques. Les arthropodes y sont particulièrement menacés (Donald et al. 2001, Tscharntke et al. 2005, Wilson et al. 1999). Ils sont impactés par les pratiques agricoles intensives à plusieurs échelles, dont les plus couramment étudiées sont celles de la parcelle et du paysage (Benton et al. 2003), celles aux échelles régionales et continentales étant plus difficile à évaluer (Le Roux et al. 2008). A l'échelle de la parcelle, Tscharntke et al. (2005) mentionne le raccourcissement des rotations culturales, la diminution de la diversité des espèces cultivées, l'augmentation des engrais minéraux et des pesticides, le labour profond, les monocultures de variétés à fort rendement, l'augmentation de la taille des parcelles, la mécanisation accrue (vitesse et puissance des machines, rendement). A l'échelle des paysages, l'intensification est caractérisée par la spécialisation des exploitations agricoles, la diminution des types de cultures, la simplification de l'organisation spatiale des parcelles et la destruction des habitats semi-naturels (haies, zones boisées) et des prairies, (Tscharntke et al. 2005). Par exemple, en France entre 1970 et 1997, ce sont 3.5 Millions d'hectares de prairies permanentes qui ont été retournés au profit de cultures annuelles (Dussol et al. 2003). Cet ensemble a conduit à une perte d'hétérogénéité des habitats à la fois au niveau spatial et au niveau temporel, à des environnements instables et de mauvaise qualité (Vickery et al. 2001) et à une altération des connexions entre les différents habitats de la matrice agricole conduisant à une importante fragmentation des paysages (Fahrig 2003). Les populations d'arthropodes (Tscharntke et al. 2005), en particulier celles des insectes, sont particulièrement sensibles à ces facteurs notamment à la disparition des milieux prairiaux et à la dégradation de la qualité de ceux qui subsistent (Barker 2004). En étant

moins perturbées que les cultures annuelles, les prairies fournissent des zones de refuge, d'alimentation, de reproduction et de survie pendant l'hiver (Pywell et al 2005) pour de nombreuses espèces.

**La dispersion** apparait comme un facteur déterminant de la persistance des espèces dans les paysages soumis à des régimes de perturbations importants et récurrents. En effet, elles y sont soumises à des extinctions locales de leurs populations liées à l'action des facteurs de mortalité directe (pesticides, interventions mécaniques) ou indirecte comme la dégradation de la qualité des habitats qui va au stade ultime jusqu'à la destruction complète de l'habitat pour l'implantation de la culture suivante. Les perturbations jouent un rôle important dans la structuration des espèces et des communautés (par exemple sélection d'espèces à croissance rapide et à fort taux de reproduction). A l'échelle des espèces, la persistance des populations dans le paysage ne peut être assurée que par des flux d'individus entre les habitats détruits et les habitats disponibles, la survie de la majorité des espèces aux perturbations mécaniques majeures étant faible. La colonisation est donc un processus majeur pour le maintien des populations dans ces paysages instables dans le temps et dans l'espace. En compensant la perte de populations locales, la colonisation diminue les risques d'extinction de la population à plus grande échelle (Hanski 1999). Ces processus de colonisation sont possibles à condition que les individus soient suffisamment mobiles pour assurer des flux de populations entre les patches d'habitats (Hanski 1999). Cela est d'autant plus difficile que les espèces sont spécialisées ou inféodées à certains types d'habitats comme les habitats prairiaux qui du fait de leur faible représentation dans le paysage sont éloignés les uns des autres et sont séparés par une matrice d'habitats plus ou moins défavorables. Il a été démontré théoriquement que les perturbations influençaient l'évolution des traits d'histoire de vie des population, notamment qu'une forte fréquence d'extinction locale dans les habitats éphémères ou instables, entrainait une évolution vers de forts taux de dispersion (Olivieri et al. 1995), mais d'autres auteurs mentionnent des effets retour des perturbations sur la croissance des populations qui peuvent complexifier cette relation en réduisant la dispersion du fait d'une diminution de la compétition (Ronce 2007). Outre l'influence des capacités et du comportement de dispersion des individus, la structure du paysage en termes de quantité, de distribution et de connexion des habitats favorables affecte également la dispersion et son succès (Fahrig et al 2007).

**Mes recherches** ont visé à expliquer la structure de communautés d'insectes (diversité, abondance, distribution) et le fonctionnement des populations des espèces qui les composent dans des agro-écosystèmes soumis à des régimes de perturbation importants au travers des pratiques agricoles. En étant intégrées à la problématique plus vaste de l'équipe sur l'effet du changement global sur la biodiversité, elles ont pris du sens tant sur le plan fondamental qu'appliqué. Elles ont également bénéficié de nombreuses données déjà acquises. Elles ont été structurées autour de deux questions forces permettant d'allier des objectifs fondamentaux et finalisés : (1) Comment sont structurées spatialement et temporellement les populations et les communautés d'insectes? (2) Comment optimiser la biodiversité support des réseaux trophiques dans ces écosystèmes ? Pour le premier volet les objectifs étaient d'établir des modèles statistiques liant la répartition spatiale et l'abondance des espèces à la disponibilité de leurs habitats et à la qualité de ces habitats. Ce volet s'est appuyé sur des analyses empiriques issues d'observations menées en grandeur réelle dans des parcelles agricoles gérées de manière conventionnelle ou soumises à des cahiers des charges à visée environnementale comme les Mesures Agri-Environnementales. Elles ont concerné l'analyse des effets directs de

certaines pratiques et les effets médiés par les plantes. Un élément important de ce travail a été de prendre en compte certains traits paysagers comme la quantité d'habitats mais aussi les éléments semi-naturels du paysage permettant de les connecter ou représentant des habitats alternatifs. Un point crucial dans notre approche a été d'analyser la dispersion et les patrons de colonisation des parcelles par les insectes. L'analyse et la quantification de la dispersion (taux, distance) est complexe en particulier dans un système agricole composé de milliers de parcelles ayant des statuts d'habitats plus ou moins favorables. C'est pourquoi, l'analyse de la dispersion a été appréhendée par une approche expérimentale mais surtout de manière indirecte au travers des patrons d'autocorrélation spatiale et de structuration génétique des populations. Les éléments essentiels de ma démarche sont représentés sur la figure 5.

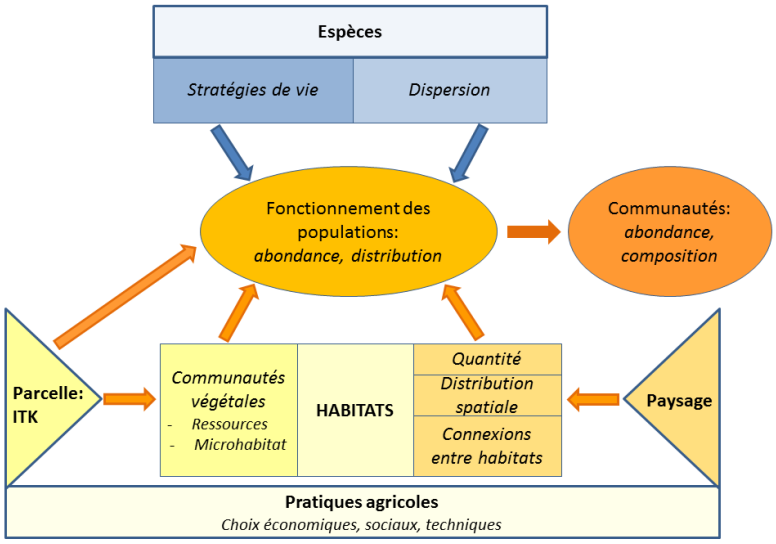


**Figure 5: Démarche de recherche pour expliquer le fonctionnement des populations d'insectes et la structure de leurs communautés dans un paysage agricole – Effets des pratiques agricoles et rôle de la dispersion**

Les insectes en étant des proies pour de nombreux organismes vertébrés et invertébrés remplissent des fonctions de support des réseaux trophiques. Maintenir cette biodiversité fonctionnelle représente donc un enjeu important pour la conservation de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, mais les moyens d'y parvenir dans les agro-écosystèmes restent à développer (Butler et al. 2007). C'est ce que nous avons commencé à aborder dans le cadre du second volet. Celui-ci bénéficie des connaissances produites par le premier volet au travers de l'identification des pratiques favorables *vs* défavorables mais il se décline surtout à des échelles spatio-temporelles plus larges. En effet, il est maintenant admis que maintenir ou restaurer la biodiversité passe davantage par une combinaison entre aménagements paysagers et systèmes de culture (Tscharntke et al. 2005) que par la mise en place de mesures à l'échelle de la parcelle (Kleijn et Sutherland 2003). Il passe par la modélisation qui intègre ces différentes échelles. Même si le rôle de l'hétérogénéité et de la mosaïque paysagère dans la dynamique des populations, en lien avec les systèmes de culture a été abordé dans nos études, ce volet reste à développer.

**Les insectes** supports des recherches ont été principalement les criquets (Orthoptera, Acrididae). Ces insectes strictement herbivores sont associés aux prairies en raison de leur cycle biologique qui inclue une diapause hivernale obligatoire réalisée dans le sol au stade œuf. Les criquets sont des éléments importants des chaines trophiques en étant des consommateurs de la production primaire et des proies pour de nombreux organismes vertébrés et invertébrés dont ils constituent le régime alimentaire (Barker 2004). De ce fait, leur rôle est important car ils participent au recyclage de la matière organique et contribuent au bon fonctionnement des réseaux trophiques. Ils apparaissent en particulier comme ayant un rôle clé pour expliquer le déclin des populations aviaires en Europe dans les zones cultivées. Au-delà de la diminution des habitats de nidification, l'hypothèse d'une diminution des disponibilités alimentaires est mise en avant par certains auteurs (Wilson et al. 1999, Barker 2004)

qui l'expliquent par la transformation des prairies en cultures annuelles et par l'utilisation trop importante d'intrants. De nombreux oiseaux ont pour régime alimentaire des invertébrés dont le cycle de vie se déroule dans les milieux peu intensifs ou dans les milieux prairiaux (Barker 2004). L'hypothèse d'une faible survie des poussins qui ne trouvent pas dans les cultures où ils éclosent les insectes nécessaires à leur alimentation à cause des traitements insecticides et herbicides, est à la base des mesures mises en œuvre pour stopper le déclin de l'emblématique outarde canepetière en Poitou-Charentes [1.22]. Wilson et al. (1999) montre sur la base d'un grand nombre d'études que les espèces d'oiseaux en déclin en Europe sont des grands consommateurs de criquets. Sur le plan biologique, les criquets des régions tempérées ont généralement une génération par an, le passage de l'hiver se faisant à l'état d'œufs pondus en amas dans les trois premiers centimètres du sol, ce qui les rend vulnérables aux labours et donc dépendants des milieux herbacés pérennes. Leurs capacités de dispersion sont contrastées entre espèces mais demeurent limitées, les déplacements des espèces se faisant de manière privilégiée par la marche et le saut, parfois en s'aidant du vol pour certaines espèces. Plus récemment, dans le cadre de la thèse de Ronan Marrec, je me suis intéressée à l'effet de la dynamique spatiale et temporelle des cultures sur la dynamique de l'abondance de deux espèces dominantes d'insectes carabiques.

## 1. LES PRATIQUES AGRICOLES, DES DETERMINANTS MAJEURS DU FONCTIONNEMENT DES POPULATIONS ET DES COMMUNAUTES D'INSECTES DANS LES PAYSAGES AGRICOLES INTENSIFS

*Ces recherches s'appuient sur des observations de terrain menées sur un territoire labellisé par le CNRS « Zone atelier » (http://www.zaplainevaldesevre.fr/). Ce site (Figure 6) est situé dans la plaine agricole au Sud de Niort dans la région Poitou-Charentes. Il mesure 450 km² et est constitué de 19000 parcelles agricoles. Historiquement territoire de polyculture élevage, cette plaine s'est spécialisée sur les grandes cultures et les prairies n'y représentent plus que 12% de la superficie en 2013 contre 78% en 1958. La zone d'étude englobe sur 2/3 de sa surface une ZPS désignée en 2003 pour des enjeux de conservation des oiseaux de plaine agricole, en particulier de l'outarde canepetière (Tetrax tetrax), espèce ayant un statut de conservation défavorable en Europe. C'est grâce à la forte instrumentalisation du site depuis 1994, à la mise en place du monitoring de plusieurs taxa depuis cette date et à une politique forte de communication et de collaboration avec les acteurs du territoire, en particulier avec les agriculteurs, qu'il offre la capacité à établir des données sur le long terme et à grande échelle spatiale sur la biodiversité et son évolution en relation avec l'occupation des sols et les pratiques.*

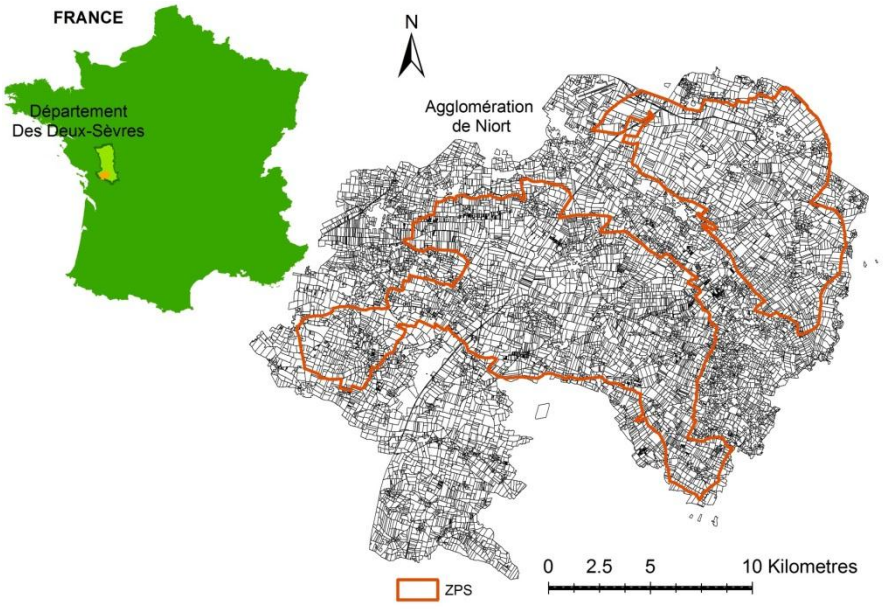


**Figure 6: Site d'étude, la Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre**

Recherches soutenues dans le cadre des projets ANR-INRA Ecoger, ANR-INRA Praiterre, ANR-BiodivAgriM, Diva2, CG79 – Principales collaborations : V. Bretagnolle, S. Cordeau, B. Gauffre, N. Gross, S. Mediène – Thèse de Ronan Marrec co-encadrée avec B. Gauffre).

## 1.1. Le suivi des populations sur le long terme et à grande échelle spatiale

Comprendre à la fois l'évolution du nombre d'espèces qui composent les communautés, les tendances populationnelles des espèces sur le long terme sous l'effet des pressions anthropiques, mais aussi l'évolution éventuelle des relations entre les espèces et les habitats représente un objectif majeur des études portant sur la biodiversité qui implique de disposer de séries de données acquises sur des pas de temps longs, c'est-à-dire sur plusieurs dizaines d'années (Magurran et al. 2010). Le monitoring de la biodiversité a montré tout l'intérêt qu'il pouvait avoir à travers des travaux majeurs. Il impose d'étudier ces tendances à de grandes échelles spatiales pour ne pas les confondre avec des processus locaux. Le monitoring de la biodiversité représente un travail de fond lourd et couteux, dont la production de résultats livrables instantanément est faible, expliquant que peu de séries dépassent la décade et que certains écosystèmes du globe en soient exclus (Magurran et al. 2010). La durée, la fréquence de l'échantillonnage, l'étendue spatiale des observations, le nombre de taxa étudiés sont autant de facteurs qu'il est difficile de maintenir constant sur de très longues périodes mais qui rendent les séries de données plus ou moins riches (Magurran et al. 2010). Certains dispositifs d'acquisition de ce type de données sur le long terme existent dans les agrosystèmes mais ils demeurent peu fréquents. Le plus ancien est le dispositif de Rothamsted initié en 1856 pour étudier l'effet de la fertilisation sur la production fourragère, dispositif dont l'exploitation a largement dépassé ce cadre notamment pour établir les liens entre l'évolution des communautés et les perturbations climatiques. La zone d'étude sur laquelle nous nous appuyons, initiée en 1994 par Vincent Bretagnolle, comporte maintenant près de 20 ans de données sur l'usage des sols et de données multi-taxa qui vont permettre d'établir les liens entre l'évolution de la biodiversité et le changement d'usage des sols dans les agrosystèmes. Cela a nécessité pour chaque taxon de standardiser la méthodologie, c'est-à-dire définir la technique d'échantillonnage, sa fiabilité et sa précision, le nombre d'unités d'échantillonnage à observer, comment les répartir dans l'espace, à quelle(s) période(s) mener l'échantillonnage et cela de manière durable pour permettre la continuité des séries de données déjà acquises. Une partie de mes recherches a été consacrée à cette mise au point pour les criquets, dont j'ai établi que les communautés à l'échelle de la zone d'étude étaient composées d'une trentaine d'espèces.

Les criquets présentent la principale caractéristique d'être des insectes sauteurs ou volants dont l'activité est fortement liée à la température. De plus, les milieux dans lesquels ils évoluent, en particulier dans les agrosystèmes intensifs, sont très divers allant de couverts simples mais fragiles comme par exemple les cultures de luzerne monospécifique, à des couverts beaucoup plus complexes comme les prairies permanentes, les bandes enherbées, ou encore les bords de route. De nombreuses méthodes d'échantillonnage existent pour déterminer la composition ou l'abondance des communautés de criquets dans des gammes variées de milieux (Gardiner et al. 2005) mais parmi ces méthodes ce sont les biocénomètres qui sont la référence pour estimer des abondances même si elles sont encore peu utilisées (5% des études publiées utilisent cette méthode selon Gardiner et al. 2005). Il s'agit d'une enceinte grillagée de surface déterminée qu'on lance devant soi, et qui emprisonne les criquets. En grimpant le long des parois, on peut alors les capturer avec un petit filet puis les identifier et les compter. Cette méthode choisie, nous avons mis en place des protocoles spécifiques permettant d'établir la taille de l'enceinte, d'en estimer la robustesse vis à vis des conditions météorologiques et

vis-à-vis d'observateurs différents. L'enceinte d'1 m² de base est un bon compromis entre le temps d'échantillonnage et le bais d'estimation lié à la fuite des individus quand l'enceinte est plus petite [1.21]. Cette technique est insensible aux conditions climatiques et à des observateurs multiples [1.21] [1.23]. Sur la base de 6 années de données acquises dans la zone d'étude, nous avons établi des plans d'échantillonnage permettant d'estimer la densité de criquets par m², en distinguant 2 groupes d'espèces : le criquet italien et les Gomphocerinae [1.19]. Cette espèce et cette sous-famille sont numériquement dominants (90%). Des plans d'échantillonnage aléatoire établis sur la base de données de comptage fournissent des niveaux de précision relative de l'ordre de 20 à 30% pour des tailles d'échantillon raisonnables (10 à 20 lancers par parcelle) et cela pour les deux groupes d'espèces. Un plan d'échantillonnage du criquet italien se fondant sur des données en présence-absence de l'espèce par m², conduit au mieux à des précisions de 30% pour l'estimation de la densité au m². Une fonction de coût de l'échantillonnage pour les 2 types de procédures en fonction de la densité à échantillonner a été établie. Enfin, nous avons comparé les 2 types de procédures (présence-absence ou comptage exhaustif) pour l'échantillonnage du criquet italien. L'échantillonnage binomial apparaît plus économe quand les densités sont inférieures à 2 individus/m² et quand la précision est moins bonne que 35%. Nous avons montré que la surface de la parcelle n'a pas d'effet sur la taille de l'échantillon, ce qui implique qu'on n'a pas à moduler l'effort d'échantillonnage en fonction de cette variable.

### *1.1.1. Dynamique des populations de criquets*

En Europe centrale et de l'ouest, les populations des espèces majoritaires de criquets (les Gomphocerinae) présentent des dynamiques saisonnières de l'abondance fortement marquées (Richard et Waloff 1954) dont les principaux déterminants sont météorologiques (Kohler et al. 1999) et densité-dépendants (Reinhardt et al. 2005). En l'absence de données disponibles sur nos espèces nous avons établi la dynamique de leur abondance depuis l'éclosion des œufs à la fin du printemps jusqu'à la mort des adultes à la fin de l'automne grâce au suivi bi-mensuel ou hebdomadaire d'une cinquantaine de parcelles de 2003 à 2006. Sur le plan de la phénologie des espèces, les principaux résultats acquis sont la modélisation de la cinétique saisonnière du criquet italien*, C. italicus*, et des Gomphocerinae en fonction de la date julienne, et l'estimation de paramètres intéressants pour situer dans le temps le pic des effectifs aux stades larvaires et adulte [1.21]. Ces paramètres sont apparus assez proches pour les 2 taxa et pour les 3 années, ce qui peut s'expliquer par des conditions météorologiques voisines. Cependant, une forte variabilité entre parcelles d'une même année a été mise en évidence, qu'on interprète par les variations des conditions locales de typologie et de couverts végétaux. Ces travaux ont permis de préciser les conditions d'échantillonnage pour le monitoring des criquets, c'est-à-dire de situer la période pic des populations de criquets adultes et de définir la durée sur laquelle pouvait s'étaler son échantillonnage sans avoir de facteur de correction lié au temps à apporter.

### *1.1.2. Analyse des tendances et relations trophiques*

Les modalités du monitoring annuel des criquets de la zone d'étude ont été précisées. Deux protocoles ont ainsi été définis, l'un permettant de connaitre la phénologie des populations de criquets de l'année, en particulier la date du maximum des populations d'adultes, l'autre permettant d'estimer la densité de criquets par m² de prairies de la zone d'étude à ce pic de densité. Un effectif minimum de 100 prairies aléatoirement tirées parmi les prairies de la zone d'étude a été défini pour estimer cette densité. Les échantillonnages nous offrent donc déjà plus de 10 années de données (Figure 7). La

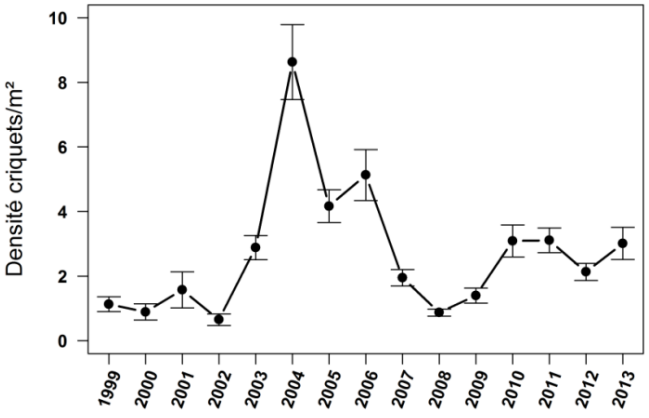


**Figure 7: Evolution de l'abondance des criquets (densité/m²) dans les prairies de la ZA Plaine et Val de Sèvre de 1999 à 2013 au maximum des populations d'adultes**

tendance générale montre des années pic : 2004 qui présente une densité de plus de 8 criquets/m², et 2011 de plus faible amplitude (données non publiées). Le pic observé en 2004 pourrait s'expliquer par les fortes températures de 2003. La plus faible amplitude du pic de 2011 pourrait s'expliquer par des températures plus faibles qu'en 2003 et par une augmentation de la représentation des prairies de luzerne dans la zone d'étude, celles-ci étant en moyenne moins favorables aux criquets que les prairies de graminées.

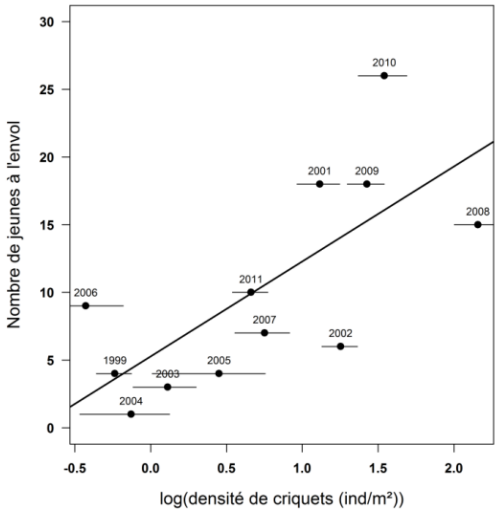


**Figure 8: Relation entre la productivité de l'outarde canepetière et l'abondance des criquets (densité/m²) dans la ZA Plaine et Val de Sèvre de 1999 à 2010 (un point = une année)**

Ces données de monitoring ont été exploitées pour mettre en relation les effectifs annuels de poussins d'outarde canepetière âgés de 45 jours, c'est-à-dire près pour l'envol, et la disponibilité alimentaire annuelle en criquets au pic des populations d'adultes (Figure 8). La productivité de l'outarde canepetière est fortement corrélée à la densité de criquets pendant la période d'alimentation des jeunes [1.22] soutenant l'hypothèse d'une raréfaction de la ressource alimentaire pour en expliquer le déclin.

## 1.2. Effet des pratiques à l'échelle parcellaire et effet du contexte paysager

Les études mises en place ont pour objectif d'évaluer l'effet des pratiques qui sont conduites à l'échelle de la prairie sur deux composantes de la structure des communautés de criquets : la richesse spécifique et l'abondance, mais aussi sur l'abondance des différentes espèces. Elles concernent les pratiques menées dans le cadre de l'agriculture conventionnelle de la zone d'étude mais aussi celles menées dans le cadre des politiques environnementales avec la désignation des sites Natura 2000 et les Mesures Agri-Environnementales (MAE prairies) et certaines mesures règlementaires comme les bandes enherbées. L'effet du contexte paysager dans lequel ces mesures ont été appliquées a été pris en compte.

### *1.2.1. Rôle des différents habitats prairiaux, durée d'implantation, surface*

De nombreuses études concernent l'effet des pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle sur la structure des communautés de criquets (essentiellement sur la diversité spécifique). Les études traitant de leurs effets sur des variables d'abondance (d'une espèce donnée ou de la communauté) se font plus rares (Gardiner et al. 2005). De manière convergente, ces études montrent un effet négatif de l'intensité d'exploitation des prairies et de la fertilisation azotée sur la richesse spécifique et l'abondance des criquets expliqué par une température défavorable aux criquets dans ces couverts très denses et productifs qui se réchauffent lentement (Wingerden et al. 1992, Berner et al. 2005, Oedekoven et Joern 2000). Mis à part ces facteurs, peu de résultats convergent sur l'effet des pratiques. Par exemple, les effets des modes d'exploitation (pâturage *vs* fauche *vs* mixte) sont à moduler par l'intensité d'exploitation, par ses modalités, par la vitesse des machines utilisées, par l'identité des espèces et par la coïncidence entre les évènements d'exploitation et le stade de développement des criquets (Tatin et al. 2000, Fielding et Brusven 1995, Kruess et Tscharntke, 2002 ; Humbert et al. 2009). Ainsi, étudier l'effet des modes d'exploitation nécessite des informations précises sur les itinéraires techniques. Nous nous sommes intéressés dans une première phase, à caractériser l'effet de certaines pratiques qui sont spécifiques aux agrosystèmes intensifs, c'est-à-dire la nature de l'habitat prairial qui recouvre des prairies très différentes (prairies de luzerne pure, prairies de graminées, prairies spontanées suivant une culture annuelle), son âge (de quelques années à plus de 20 ans) et sa surface (de moins d'1 ha à plus de 10 ha).

Sur la base de l'analyse des données de monitoring et grâce à la base de données géoréférencées de la zone d'étude qui fournit l'historique de l'occupation des sols de chaque parcelle donc leur âge et leur surface, nous avons montré pour la sous-famille des Gomphocerinae que les densités de criquets dans les prairies de graminées et dans les prairies spontanées sont très supérieures à celles observées dans les prairies de luzerne [1.22]. Le régime surtout graminivore de ces espèces explique partiellement ce résultat. L'analyse de l'effet de la durée d'implantation des prairies montre un effet quadratique de l'âge des habitats sur l'abondance des Gomphocerinae [1.25] qu'on peut expliquer par le temps nécessaire à la colonisation après l'implantation de la prairie puis à la multiplication des criquets. Passés sept à huit ans on note l'arrêt ou le ralentissement de l'augmentation de l'abondance des criquets, interprété par un effet médié par la structure de la végétation et par l'effet du temps sur les communautés de prédateurs qui augmentent dans les prairies anciennes (Denys et Tscharntke 2002). L'effet de la surface des parcelles ne s'observe que dans les luzernes : les Gomphocerinae sont peu nombreux dans les grandes luzernes. La corrélation positive entre la taille des parcelles et le degré d'intensification des pratiques dans la parcelle pourrait expliquer ce résultat. Les analyses conduites sur l'espèce *Calliptamus italicus* L. ne mettent en évidence aucun effet des facteurs que nous avons testés (in prep.). Cette espèce apparentée aux locustes est extrêmement mobile et ne présente pas de préférence pour un type de couvert, quel que soit son âge et sa surface.

### *1.2.2. Effets de mesures contractuelles ou règlementaires*

Natura 2000 et les Mesures Agri-Environnementales

La mise en place de politiques environnementales à l'échelle de l'Europe a débouché sur la Directive Oiseaux en 1979 et la Directive Habitats en 1992. Ces directives de protection des espèces et des habitats menacés en Europe sont à la base du réseau de sites d'intérêts écologiques « **Natura**

**2000 »**. Il s'agit des Zones de Protections Spéciales (ZPS) au titre de la Directive Oiseaux et des Zones Spéciales de Conservation (ZCS) au titre de la Directive Habitats. Aujourd'hui, le réseau Natura 2000 couvre près de 20% des territoires français et européen et constitue le plus vaste réseau de zones protégées dans le monde (Kettunen et al. 2010). Les évaluations concernant spécifiquement les sites Natura 2000 sont encore peu nombreuses dans la littérature (Araujo et al. 2006). Toutefois, une 1ère évaluation européenne de l'état de conservation (période 2001-2006) des types d'habitats et espèces mentionnées dans les Directives a été réalisée en 2009 et montre que l'objectif d'enrayer le déclin de la biodiversité en 2010 auquel devait contribuer Natura 2000 est loin d'être atteint par les états européens, notamment dans les zones agricoles (Kettunen et al. 2010).

Or, c'est précisément dans ces zones que la désignation de sites Natura 2000 est peu fréquente. C'est pourquoi l'analyse de la situation de Poitou-Charentes avec huit ZPS désignées dans des plaines agricoles intensives présentant des enjeux de conservation pour l'Outarde canepetière, est particulièrement intéressante. Nous avons réalisé celle-ci dans le cadre du programme Diva2 pour établir si les stratégies de conservation centrées sur cette espèce étaient pertinentes, pour cette espèce mais aussi pour d'autres espèces patrimoniales. Une autre question importante, et c'est à elle que je me suis intéressée, était de savoir si les mesures mises en place pour la persistance des espèces patrimoniales assuraient celle de la « biodiversité ordinaire », à la base des chaines alimentaires. Le dispositif mis en œuvre a permis de disposer de données écologiques réalisées de 2008 à 2010 sur une zone d'étude englobant les 8 ZPS de Poitou-Charentes et des zones adjacentes, et quadrillée en 511 stations échantillonnées. Les analyses (jusqu'ici très incomplètes) réalisées sur des taxa représentant la biodiversité ordinaire (notamment les araignées, isopodes, insectes) font apparaitre que seuls les insectes présentent des tendances numériques supérieures en ZPS par rapport aux espaces alentours, sans pour autant que leur richesse spécifique soit modifiée. Parmi eux, les invertébrés associés aux cultures annuelles (les insectes carabiques) réagissent positivement à la localisation en ZPS. Ceux des milieux prairiaux représentés par leur composante dominante, les Orthoptères, présentent une réponse qui varie selon les taxa, mais l'abondance globale n'est pas plus élevée en ZPS qu'hors ZPS (Rapport Diva2). On observe de plus des réponses de la biodiversité qui varient selon les ZPS. Ces résultats mitigés sont cependant à pondérer par certains éléments déjà soulignés dans d'autres études, notamment la difficulté d'interprétation liée à l'absence de données sur l'état de la biodiversité avant la mise en œuvre de Natura 2000 et sur les mesures réellement mises en place pour préserver la biodiversité dans ces zones. En effet, les outils développés dans le cadre de Natura 2000 pour favoriser la biodiversité dans les espaces agricoles sont les **Mesures Agri-environnementales** (MAE). Ces mesures existaient déjà en 1992 mais leur forme a évolué au fil des réformes de la PAC pour aboutir à partir de 2003 à des mesures ciblant spécifiquement les zones Natura 2000 autour des enjeux de conservation de la biodiversité et de qualité des eaux (Contrats CAD puis MAET). Ces mesures sont contractuelles, la France ayant choisi cette voie pour parvenir aux objectifs européens de restauration de la biodiversité, et sont donc basées sur le volontariat d'agriculteurs qui perçoivent une rémunération en échange de pratiques favorables à l'environnement. Ainsi, d'une ZPS à l'autre, l'effort de contractualisation peut différer et ainsi expliquer l'absence d'effet sur la biodiversité si peu de MAE couvrent la ZPS ou au contraire des effets bénéfiques si les surfaces en MAE sont élevées. Nous n'avons pas cette information pour les ZPS étudiées en dehors de la nôtre.

L'impact des MAE sur la biodiversité a été bien étudié. Bien que certaines mesures agro-environnementales semblent avoir eu des effets positifs (Berendse et al. 2004), d'autres synthèses

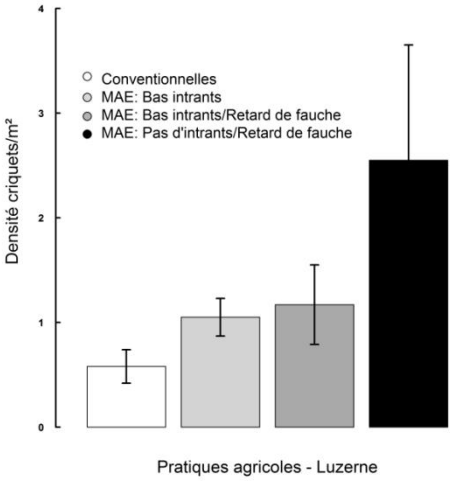


**Figure 9: Effets de trois types de MAE sur la densité de criquets/m² dans les prairies de luzerne en comparaison avec une gestion conventionnelle (moyennes ±SE)**

(Kleijn et Sutherland 2003, Kleijn et al. 2004, 2006) suggèrent que les effets de ces mesures sur la biodiversité sont difficiles à démontrer de façon rigoureuse. Il a été montré en effet que les MAE ont une efficacité sur la biodiversité des agrosystèmes qui diffère selon les taxa, les échelles spatiales et les régions (Kohler et al. 2007) mais aussi selon les pratiques et les conditions paysagères dans lesquelles elles s'intègrent (Concepcion et al. 2008, Fahrig et al. 2011). En étant l'opérateur de la contractualisation des MAE sur la ZPS de notre zone d'étude, le CEBC a pu concevoir les cahiers des charges et les mettre en œuvre sur le terrain. Différents types de MAE ont ainsi été mises en place, principalement à partir de 2005. Elles visent à augmenter la survie des poussins d'outarde en réduisant la mortalité liée d'une part à la destruction des nids et d'autre part à la raréfaction de la ressource alimentaire. Celles dont nous avons étudié les effets portent sur les prairies de graminées et sur les luzernes. Elles consistent à retarder la fauche et (ou) à limiter ou interdire les intrants dans ces habitats. Actuellement, près d'un tiers de la surface de la zone d'étude est occupé par des parcelles sous contrat MAE (dont celles des exploitations en agriculture biologique et celles associées à d'autres enjeux environnementaux). Les études menées de 2007 à 2010 ont visé 1/ à évaluer si les mesures MAE appliquées dans les prairies de graminées et les luzernes avaient un effet positif sur la diversité et l'abondance des communautés de criquets, et sur l'abondance des espèces qui les composent dans ces parcelles contractualisées, 2/ à étudier les interactions entre les MAE et le contexte paysager de la parcelle contractualisée, 3/ à quantifier les effets médiés par les communautés végétales. Dans les prairies de graminées gérées avec des MAE quelles qu'elles soient, la richesse spécifique et l'abondance des criquets ne sont pas plus élevées que dans les autres prairies de graminées de la zone d'étude. Une hypothèse est que les pratiques dans les prairies non MAE de la zone d'étude ne diffèrent pas ou peu de celles dans les prairies MAE. Une autre hypothèse est qu'elles n'ont pas d'effet sur les criquets. Un résultat très différent est observé pour les luzernes. La richesse spécifique et l'abondance des criquets sont plus élevées (Figure 9) dans les luzernes MAE que dans les luzernes conventionnelles, et cela quel que soit le contrat [1.22] [2.8] [2.9] [2.10]. Ainsi dans des luzernes ayant un retard de fauche et aucun intrant, les effectifs de criquets par m² sont multipliés par 5 par rapport à une luzerne conventionnelle. C'est l'absence d'intrants (fertilisation P, désherbage et insecticide) qui a l'effet le plus fort. L'effet du contexte paysager est le même pour les deux types de prairies en MAE. Il est assez complexe. Ainsi, une forte proportion de prairies dans le voisinage proche (500 m) des parcelles contractualisées conduit à une augmentation de la richesse spécifique en criquets dans ces prairies. Une explication pourrait être que l'hétérogénéité (des modes d'exploitation et de conduite) des prairies augmente avec leur quantité dans le paysage et que cette hétérogénéité est favorable à la diversité. A plus grande échelle, une augmentation de la quantité de prairies dans le paysage (2000 m) conduit à une diminution de la densité de criquets par m². L'hypothèse d'un effet de dilution est posée pour expliquer ce résultat.

Les bandes enherbées

Installer en bordure de parcelle des bandes de végétation ne recevant aucun herbicide est une mesure à visée environnementale qui s'est développée dans de nombreux pays européens depuis 2003 (Frampton et Dorne 2007). En France, ces bandes de 5 m de large, semées avec des espèces recommandées, ont pris le nom de bandes enherbées. Elles ont été implantées de manière règlementaire à partir de 2005 principalement le long des cours d'eau et des fossés pour piéger les pesticides et les nitrates avant qu'ils n'atteignent les cours d'eau et pour limiter l'érosion des sols. La durée de vie de ces habitats (au moins de 5 ans) et les pratiques extensives dont ils font l'objet (aucun intrant) ont laissé penser qu'ils pouvaient avoir un rôle bénéfique supplémentaire pour la biodiversité. Cela a été démontré pour certaines espèces de plantes et d'insectes (Marshall et al. 2006, Delattre et al. 2010), mais là encore, les effets diffèrent selon les taxa et le contexte paysager (Ernoult et al 2013). Dans le cas des criquets, nous avons montré sur un dispositif quasi exhaustif des bandes enherbées de la zone d'étude, qu'elles abritaient des densités de criquets deux fois plus élevées que les prairies de cette zone au maximum des populations [1.25]. Ce sont les densités d'adultes qui sont plus élevées tandis que les densités d'immatures sont identiques dans les deux habitats. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce résultat, dont des meilleurs taux de développement des espèces dans les bandes enherbées en raison d'une meilleur qualité de l'habitat (Wingerden et al. 1992) ; ou un rapport entre l'immigration et l'émigration qui serait plus élevé dans les bandes enherbées à cause de leur géométrie, celle-ci influençant les processus de dispersion (Tscharntke et Brandl 2004) plus importants au stade adulte qu'aux stades larvaires. Dans cette étude menée en collaboration avec Stéphane Cordeau (UMR Agroécologie de Dijon), l'abondance des criquets dans les bandes enherbées varie en fonction des pratiques, celles expliquant le mieux les variations étant la composition du mélange semé (voir § 3 de cette partie) et le devenir des coupes, l'exportation des coupes étant plus favorable que le broyage sur place. Le contexte paysager n'explique pas directement l'abondance des criquets. La richesse spécifique en criquets, quant à elle, dépend également du devenir des coupes mais aussi de l'environnement des bandes enherbées. Contrairement à nos hypothèses, la présence d'un cours d'eau adjacent n'augmente pas la richesse spécifique en criquets dans les bandes enherbées mais lui est défavorable. A plus large échelle (dans un rayon de 400 m), c'est la connectivité du paysage, décrit par la longueur cumulée des chemins/routes de moins de 4 m de large, qui explique le plus la richesse en espèces, suggérant que les bandes enherbées permettent de connecter entre eux des habitats différents. La richesse en espèces dépend également de la quantité de prairies dans ce même rayon, beaucoup de prairies ayant un effet négatif. Cela pourrait s'expliquer par le fait qu'une disponibilité élevée en prairies augmente la probabilité d'en rejoindre une pendant la dispersion plutôt qu'une bande enherbée dont la surface est faible et qui est peu présente dans le paysage. Enfin, une forte disponibilité en habitats peut conduire à un investissement moindre dans les traits de dispersion et donc à une dispersion moindre dans les zones où les prairies sont nombreuses (Tscharntke et Brandl 2004).

## 1.3. Les plantes : des médiatrices de l'effet des pratiques

La végétation est reconnue comme un déterminant majeur de la structure des communautés d'arthropodes dans les habitats prairiaux (Schaffers et al. 2008), en particulier des herbivores qui s'en alimentent. Des communautés végétales diverses sont structurellement complexes et offrent spatialement et temporellement plus de niches pour les herbivores. Les fonctions qu'elles remplissent sont nombreuses depuis l'alimentation, la fourniture d'abris vis-à-vis des prédateurs, de la pluie ou du soleil, jusqu'à la capacité à trouver son optimum thermique pour la thermorégulation en se cachant ou

au contraire en s'exposant. Il en découle que des communautés végétales diverses abritent une plus grande diversité et une plus grande abondance d'arthropodes (Otway et al. 2005). L'effet de la diversité végétale est cependant difficile à séparer de l'effet d'une espèce particulière de plantes ou d'un groupe fonctionnel d'espèces. En effet, une forte diversité végétale augmente la probabilité pour un herbivore de trouver l'espèce végétale qu'il consomme de manière privilégiée (sampling effect) (Rzanny et Voigt 2012). Mais la diversité peut avoir un effet direct si l'herbivore a besoin de ressources multiples pour atteindre son équilibre nutritionnel. Ces deux effets de la diversité peuvent vraisemblablement coexister chez les criquets. En effet, pour la majorité des espèces européennes, les Poacées constituent la ressource alimentaire principale avec des niveaux de spécialisation plus ou moins stricts, mais chez certaines espèces des effets bénéfiques de la présence de légumineuses ou de dicotylédones ont également été montrés (Unsicker et al. 2008). Cette relation a été étudiée dans le cadre de l'analyse de l'effet des MAE luzerne et des bandes enherbées sur les criquets, en collaboration avec Safia Médiène, Stéphane Cordeau et Nicolas Gross. Dans des luzernes MAE (sans aucun intrant et pas de coupe entre le mois de juin et le mois d'août), la richesse spécifique des plantes est presque double de celle des luzernes conventionnelles (au moins un herbicide et un insecticide annuellement); l'effet de l'augmentation de la richesse spécifique végétale s'y exprime par une augmentation linéaire de la densité de criquets, tandis que cette relation n'existe pas dans les luzernes conventionnelles [2.8] [1.22]. Ce résultat suggère que les pratiques dans les luzernes conventionnelles masquent l'effet de la diversité végétale en induisant une mortalité directe, ou que l'identité des

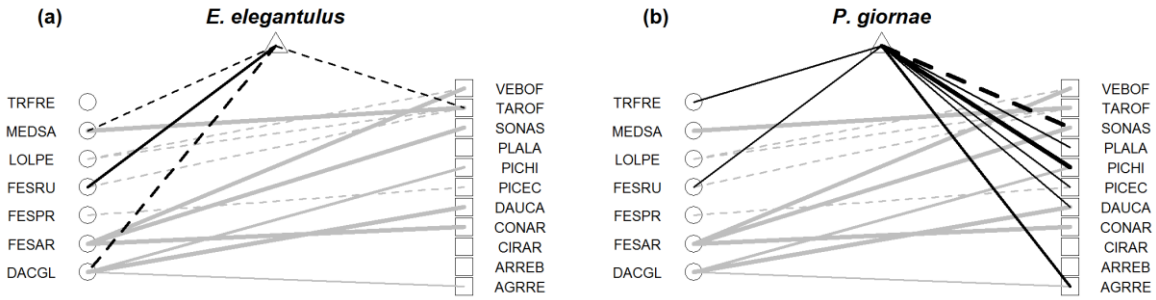


**Figure 10: Co-occurrence (traits pleins) ou évitement (traits pointillés) entre les espèces de plantes cultivées (à gauche) et adventices (à droite) (en gris) et deux espèces de criquets aux réponses contrastées (en noir).**

espèces végétales diffère entre les deux types de communautés, ce qui n'a pas été analysé sur ce jeu de données. Dans le cas des bandes enherbées, la richesse spécifique végétale et l'identité des espèces déterminent la structure des communautés de criquets [1.30] (soumis). L'effet de la diversité végétale est médié par la présence d'une espèce, la fétuque rouge *Festuca rubra*, ayant un impact positif sur plusieurs espèces de criquets (e.g. Figure 10a) et par un pur effet de la diversité sur d'autres espèces de criquets (e.g. Figure 10b) dont l'abondance augmente avec la diversité des adventices. A l'échelle de la communauté, ces réponses contrastées des espèces se traduisent par une relation quadratique entre la diversité végétale et la diversité en criquets, parce que l'abondance de la fétuque rouge est inversement corrélée à la diversité en adventices. Ce résultat montre que l'effet de la diversité végétale est complexe et peut expliquer que certaines études aient établi des effets positifs ou nuls sur les communautés de criquets. Dans ce travail, nous avons également montré que le mélange semé pour l'implantation des bandes enherbées conduisait à des communautés végétales plus ou moins diverses selon le mélange, même cinq ans après. Certaines associations entre espèces semées et espèces adventices ont été mises en évidence (Figure 10) indiquant que l'abondance de certaines

adventices était déterminée par l'identité des espèces semées. Ainsi, le mélange semé, et les pratiques de manière plus générale, peuvent être des leviers pour agir sur la diversité et l'identité des espèces végétales et *in fine* sur les communautés de criquets, ou sur d'autres taxa.

# 2. LA DISPERSION, UN PROCESSUS CLE POUR LE MAINTIEN DES POPULATIONS D'INSECTES DANS LES PAYSAGES AGRICOLES INTENSIFS

*Dans cet axe de mes recherches, plusieurs approches ont été combinées. L'importance des processus de colonisation a tout d'abord été démontrée en conditions naturelles avec l'étude des facteurs paysagers influençant la colonisation des prairies par les criquets. Concernant spécifiquement la dispersion, l'approche expérimentale a permis d'étudier dans des conditions très contrôlées l'effet de la densité intra-spécifique et du stade de développement des criquets sur l'émigration d'un patch d'habitat favorable. En conditions naturelles, plusieurs tentatives d'études de la dispersion ont été menées en utilisant des techniques de capture/marquage/recapture ou de suivis au radar harmonique. La technique du radar harmonique a échoué à cause de la structure des communautés végétales trop complexes. Les techniques de CMR ont montré leurs limites pour une interprétation des résultats à des échelles pertinentes (un cycle de vie, le paysage) supérieures à celles de l'étude qui était menée durant quelques jours dans une parcelle. Ces difficultés méthodologiques expliquent la rareté des études empiriques sur la dispersion dans des vrais paysages. Nous nous sommes donc surtout intéressés à des méthodes indirectes comme l'analyse des patrons de structuration spatiale et génétique qui intègrent des échelles spatiales et temporelles auxquelles les populations fonctionnent et qui permettent d'inférer le rôle de la dispersion.*

Recherches soutenues dans le cadre des projets INRA Ecoger, CG79, Région Poitou-Charentes – Principales collaborations : V. Bretagnolle, B. Gauffre, I. Litrico, L. Börger – Thèse de Mirabelle Gouat en co-encadrement avec Vincent Bretagnolle).

## 2.1. Evidence empirique de la colonisation des habitats

La colonisation des nouveaux habitats dépend de facteurs propres aux espèces comme leurs capacités et leurs comportements de dispersion en interaction avec les facteurs du milieu. Hanski (1999) démontre que la probabilité d'occupation et de colonisation d'un patch d'habitat dépend de son isolement et de sa taille. Selon Tscharnkte et al. (2004), les grands patches, en fournissant aux espèces un milieu généralement plus hétérogène que les petits patches, ont un taux élevé d'immigration, donc une probabilité d'être colonisé plus grande et une plus faible probabilité d'extinction. De plus, quelle que soit l'espèce considérée et sa mobilité, si la quantité d'habitats favorables diminue dans le paysage, sa population globale tend à diminuer aussi (Tscharnkte et al. 2004). La distribution spatiale de cette quantité revêt une importance particulière. En effet, une surface en prairies donnée peut être atteinte par une multitude de petites prairies comme par une prairie unique. Ainsi, plus le nombre de prairies est élevé, plus la distance qui les sépare est petite ce qui augmente la probabilité qu'un nouveau patch soit colonisé (Whittaker et al. 2008). Ce sont ces hypothèses que nous avons testées par une étude sur la colonisation de plus de 200 prairies en première année (les effectifs de criquets observés ne proviennent que de l'immigration) par les différentes espèces de criquets. Il ressort de cette étude qu'une très forte proportion des prairies nouvellement implantées sont colonisées dès leur 1ère année par les espèces en fonction de ce qui est connu ou supposé de leurs capacités de dispersion et cela d'autant plus que la densité intra spécifique de l'année est élevée à l'échelle de la zone d'étude (Figure 11). Pour toutes les espèces, il ressort que les prairies les plus grandes ne sont pas plus colonisées que les petites prairies ce qui pourrait s'expliquer par le lien entre la taille des parcelles et le niveau d'intensification qui agissent de manière

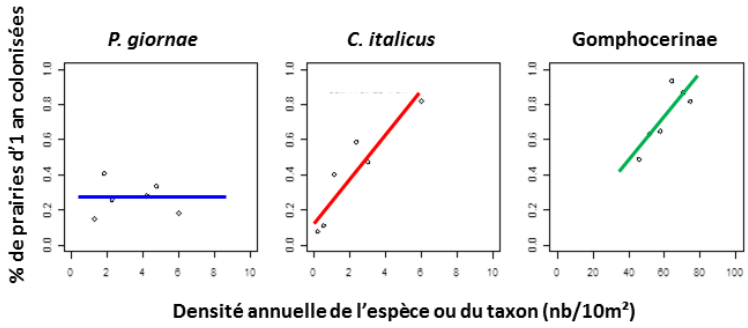


**Figure 11: Colonisation des prairies de 1ère année par les criquets en fonction de la densité de criquets/m² de l'année (un point = une année) dans la zone atelier. *P. giornae* est une espèce aptère, *C. italicus* est une espèce apparentée aux locustes, les Gomphocerinae ont des capacités de déplacement intermédiaires (Reinhardt et al. 2005).**

inverse. A l'échelle paysagère, la proportion des prairies d'1 an qui sont colonisées dépend de la surface en prairies et du nombre de prairies dans le voisinage. Cet effet varie selon les taxa et le voisinage considéré. Pour l'espèce aptère, la proportion de prairies colonisées augmente avec le nombre de prairies dans un voisinage de 500 m. Pour les espèces ailées, c'est la surface en prairies dans un voisinage de 2000 m qui explique la proportion de prairies colonisées. Pour ces espèces, un effet de seuil est observé au-delà duquel les prairies nouvellement implantées sont moins vite colonisées quand elles sont entourées de beaucoup de prairies. Plusieurs interprétations peuvent être envisagées : un effet de dilution ou une réduction à la fois du comportement et des distances de dispersion quand il y a une forte disponibilité en habitats favorables (Bartomeus et Winfree 2011).

## 2.2. Analyse expérimentale de la dispersion

Grâce à la maitrise des conditions d'élevage pour plusieurs espèces du site d'étude, nous avons mis en place dans le cadre de la thèse de Mirabelle Gouat une expérimentation en conditions de chambre climatisée pour étudier l'effet de plusieurs paramètres sur le comportement d'émigration de l'espèce majoritairement présente, *Euchorthippus elegantulus*. Nous avons testé l'hypothèse que la densité de congénères perçue pendant l'élevage depuis l'éclosion des œufs (densités de 5, 10 ou 20 par cage) ou perçue de manière instantanée au moment de l'expérimentation (densités de 5, 10 ou 20 par cage) était un facteur déterminant pour cette étape de la dispersion à l'échelle individuelle, et que son effet variait en fonction du stade de développement des criquets (juvéniles de 15 jours, juvéniles de 25 jours, adultes pré-reproducteurs). Toutes les modalités de densités ont été croisées. Le dispositif d'étude (Figure 12) a permis de réaliser chaque test sur une durée de 2 jours, en notant toutes les ½ heures la position des individus dans ou à l'extérieur du patch. Les principaux résultats acquis sont que les juvéniles de 15 et 25 jours dispersent très peu et moins fréquemment que les jeunes adultes. La densité durant l'élevage affecte peu la décision de quitter le patch d'habitat, qui dépend davantage de la densité de congénères au moment du test. Sur le plan biométrique, la taille corporelle des criquets augmente avec la densité à l'élevage, ainsi que la longueur du tegmen. Ces résultats suggèrent que la densité, en augmentant la taille des ailes, agit positivement sur les capacités de dispersion des individus (Börger et al., in prep).

**Figure 12: dispositif expérimental pour l'étude de l'effet de la densité et de l'âge des individus sur l'émigration d'*E. elegantulus***

## 2.3. Patrons d'autocorrélation spatiale : effets densité-dépendants et effets de la disponibilité en habitats

La dépendance spatiale en écologie peut avoir plusieurs origines : elle peut être due aux effets connus ou méconnus de variables environnementales comme la température, la pluviométrie ou l'altitude qui sont structurées spatialement et qui agissent sur l'abondance des organismes (Legendre 1993). Elle peut également provenir de processus biologiques comme l'extinction, la compétition, la dispersion, les interactions entre espèces (Dormann et al. 2007). Parmi les processus écologiques, la limitation de la dispersion est reconnue comme une cause majeure de dépendance spatiale dans les populations animales (Dormann et al. 2007). Ainsi, étudier les patrons de dépendance spatiale représente un moyen de décrire quantitativement la distribution spatiale des populations et d'inférer des processus écologiques (Palma et al. 1999). La modélisation des dépendances spatiales est possible à travers les outils de la géostatistique (Wackernagel 1995), par exemple à l'aide de semi-variogrammes (Dormann et al. 2007) qui mesurent l'autocorrélation d'une variable (l'abondance en un point par exemple) en fonction de la distance qui sépare les points. Les valeurs prises par l'autocorrélation spatiale peuvent être plus proches (autocorrélation positive) ou au contraire moins proches (autocorrélation négative) qu'attendu si les individus étaient distribués aléatoirement entre les points. C'est la méthode que nous avons déployée en l'adaptant à nos données (résidus d'un GAM, utilisation d'une méthode de « declustering » pour tenir compte de la structure des données) dans le cadre de la thèse de Mirabelle Gouat en bénéficiant des données issues du monitoring de l'abondance des différents taxa de criquets de 2003 à 2010 ainsi que de données provenant de différents protocoles mis en place dans la zone d'étude, l'ensemble représentant un jeu de données de 1715 prairies échantillonnées. Notre postulat était que la dépendance spatiale de l'abondance des criquets dans le paysage agricole résultait principalement des processus de dispersion. Ainsi, nous avons testé l'hypothèse qu'en raison de capacités de dispersion limitées (en terme de distance), la distribution des criquets était contrainte par celle des prairies. Du point de vue de l'autocorrélation spatiale, cela se traduit par une structuration attendue forte à petite échelle, c'est à dire à une autocorrélation spatiale positive et élevée entre points proches, qui diminue quand la distance entre les points est plus grande jusqu'à l'indépendance à partir d'une certaine distance (la portée). Chez les criquets, de nombreux processus sont densité-dépendants (Uvarov 1977) dont la distance parcourue (Gardiner et Hill 2004) qui augmente quand la densité intra spécifique augmente. De ce fait, nous avons également posé comme hypothèse que la portée de l'autocorrélation spatiale augmentait avec la densité de criquets. Nous avons étudié ces patrons d'autocorrélation spatiale pour deux taxa de criquets, l'espèce *C. italicus* et la sous-famille des Gomphocerinae. Nous avons montré qu'à petite échelle les patrons d'autocorrélation spatiale étaient de très faible intensité chez les deux taxa [1.24]. Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer ce résultat : un trop faible nombre de paires de points à petite échelle (Tobin 2004) ; un effet des

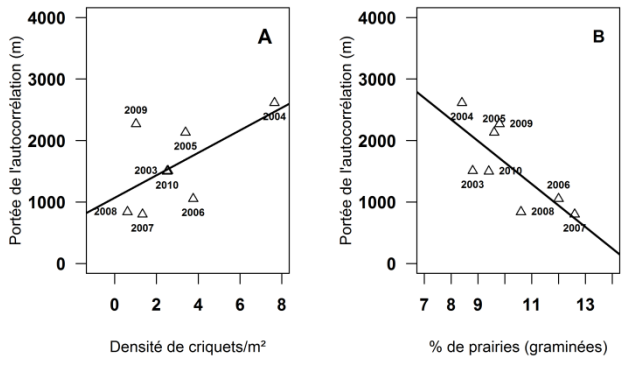


**Figure 13: Effet de la densité annuelle de criquets/m² (A) et de la disponibilité en habitats (B) dans la zone atelier sur l'autocorrélation spatiale de l'abondance des Gomphocerinae**

paysages fragmentés qui induit un fort investissement dans la dispersion à plus grande échelle (Tscharntke et Brandl 2004) ; une forte hétérogénéité des pratiques entre prairies qui conduit à des voisinages de qualités contrastées pour les criquets qui peuvent avoir des abondances nulles ou très élevées dans des prairies voisines. Des patrons d'autocorrélation positive sont observés aux échelles intermédiaires chez les deux taxa. Pour *C. italicus*, ces patrons diffèrent entre années (pas de structure ou portée qui varie de 670 m à 6800 m) et cela indépendamment de la quantité de prairies dans le paysage et de la densité de l'espèce. Une hypothèse pour expliquer ce résultat serait les faibles densités observées de 2003 à 2010. Pour les Gomphocerinae, la portée de l'autocorrélation spatiale varie de 800 m à 2600 m selon les années (Figure 13). Ces variations s'expliquent par la densité des populations de l'année et par la quantité de prairies de graminées dans la zone d'étude qui a varié de 9% à 13% selon les années. La distance entre prairies est inversement corrélée à cette quantité. Ainsi, une plus faible disponibilité en habitats impose davantage de déplacements pour en rejoindre un en utilisant davantage des habitats alternatifs comme on l'a montré dans le cas des bandes enherbées.

## 2.4. Patrons de structuration génétique et spatiale : effet de la structure du paysage

Définir le nombre d'unités populationnelles et leurs caractéristiques d'un point de vue génétique renseigne de manière indirecte sur la dispersion. L'existence de plusieurs populations génétiquement différenciées suppose des flux géniques limités et à l'inverse, plusieurs populations génétiquement semblables voire une seule population traduisent des flux géniques importants et homogènes dans l'espace. Les contraintes agissant sur la dispersion comme la structure du paysage engendrent une structuration spatiale de la variabilité génétique, reflet de l'organisation des individus dans l'espace. Etudier cette structuration spatiale de la variabilité génétique, en intégrant la position des individus échantillonnés permet de détecter d'éventuelles barrières aux flux géniques et d'identifier les contraintes qui les régulent et donc le déplacement des individus. La génétique paysagère est une discipline récente qui associe la génétique des populations et l'écologie du paysage. Elle permet d'étudier la dispersion de manière intégrée en couplant des données génétiques et des informations spatiales (Manel et al. 2005). C'est dans le cadre d'une collaboration avec Bertrand Gauffre et Isabelle Litrico que nous avons conduit une étude sur la structuration génétique et spatiale d'une espèce de criquet, *Pezotettix giornae* Rossi, fréquente dans la zone d'étude et qui a la particularité de ne se déplacer qu'avec le saut car ses ailes sont très petites et inaptes au vol. En choisissant cette espèce, nous avons cherché à maximiser les chances d'observer des structures spatiales et génétiques à l'échelle de la zone d'étude. Sur le plan méthodologique cette étude repose sur le prélèvement de 400 individus dans 190 prairies de la zone d'étude, sur l'estimation de la densité de l'espèce et sur le test de 48 marqueurs microsatellites dont 11 ont été sélectionnés. Ils se sont révélés peu polymorphes, ce qui est surprenant car

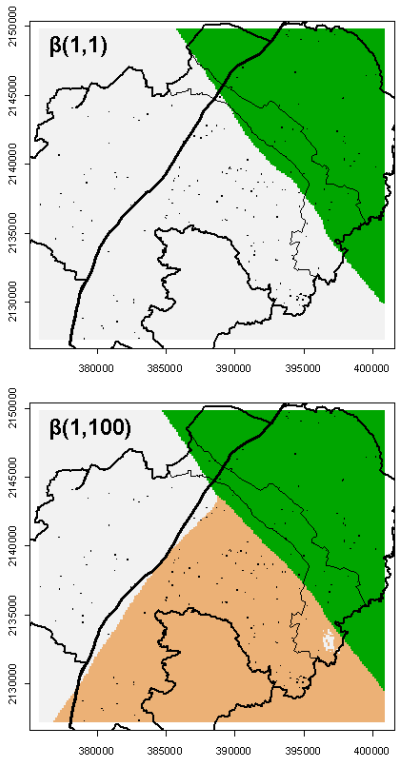


**Figure 14: Cartes des probabilités d'appartenance aux différents clusters (Résultats de Geneland) (en haut : 2 populations, en bas : 3 populations)**

communément les orthoptères présentent un fort polymorphisme (Chapuis et al. 2012). Ce résultat suggère une très petite taille de population effective, ce qui pourrait être confirmé par les faibles densités observées dans la zone d'étude, ou un effet fondation le site d'étude étant en limite de répartition de cette espèce méditerranéenne. De manière très intéressante et malgré cette faible diversité génétique, l'étude de la structuration génétique par différentes approches Bayésiennes de partitionnement des individus (Manel et al. 2005) a révélé avec une très forte probabilité l'existence de deux populations génétiquement distinctes séparées par un cordon bocager qui traverse la zone d'étude (Figure 14– En haut) [1.28] (soumis). De manière moins certaine, l'une de ces populations peut être subdivisée en deux (Figure 14 – En bas). C'est l'autoroute A10 qui traverse la zone d'étude du nord-est vers le sud-ouest qui marque géographiquement la limite avec cette 3$^{ème}$ population. Plusieurs interprétations sont avancées pour le rôle de la zone bocagère dans la structuration en 2 populations : elle est caractérisée par un linéaire de haies trois fois plus élevé qu'ailleurs et par le double de surfaces en prairies. Les haies pourraient limiter la dispersion entre parcelles rendant les déplacements entre parcelles difficiles. Pour les prairies, on pourrait penser selon le principe de Circe que la forte disponibilité en habitats favorables réduit à la fois le comportement et les distances de dispersion, et les flux de gènes. Un patron d'isolement par la distance a également été mis en évidence, ce qui suggère des capacités de dispersion limitées pour cette espèce. L'analyse de l'autocorrélation génétique et de l'autocorrélation spatiale des abondances confirment une structuration spatiale et génétique à l'échelle de 600 m à 1 km. La dispersion de cette espèce à petite échelle doit donc être intense pour assurer une colonisation des nouvelles prairies dès leur année d'implantation.

## 3. BILAN

Les recherches présentées sont le fruit d'un travail collectif à la fois de réflexion sur les problématiques, les dispositifs d'observations à mettre en œuvre, et de collecte de données à de grandes échelles spatiales et temporelles. Elles ont mobilisé beaucoup de personnes et d'énergie mais la contrepartie est immense car elles ont produit beaucoup de données de qualité. Certaines restent encore à valoriser, d'autres restent à exploiter. Pour les criquets, elles ont d'ores et déjà permis d'établir des connaissances sur la dynamique des populations, la biologie et l'écologie de ce groupe d'insectes qui était assez peu étudié dans les pays tempérés. Elles ont mis en évidence le rôle majeur des habitats prairiaux et des éléments semi-naturels du paysage pour la distribution et la structuration de leurs populations. Elles ont permis d'identifier certains leviers de pilotage aux échelles de la parcelle et du paysage. De nombreuses questions restent cependant posées notamment en termes d'intégration des échelles auxquelles fonctionne ce maillon de la biodiversité et auxquelles elles se gèrent depuis la parcelle, l'exploitation agricole et le paysage et qui ne sont pas naturellement connectées. Mon approche a surtout été mono-taxon et les seules interactions biotiques prises en compte ont été celles avec les communautés végétales grâce à plusieurs collaborations. Avec l'arrivée dans l'équipe de Nicolas Gross, nous avons abordé de nouvelles questions comme celles de la structure fonctionnelle des communautés de criquets et l'effet de ces insectes sur le fonctionnement de l'écosystème au travers de leur action sur les communautés végétales, la production végétale et des effets retour sur les communautés de criquets. Ces questions constituent une partie de mes perspectives de recherche. Celles-ci restent finalisées, centrées sur la biologie des populations d'insectes et mettent au centre un objet déjà bien identifié et étudié au sein de notre équipe pour son importance majeure à la fois pour l'agriculture et son maintien, pour la biodiversité et pour la société en général : la prairie.

# DES PRAIRIES MULTIFONCTIONNELLES POUR CONCILIER L'AGRICULTURE ET LA BIODIVERSITE DANS LES AGROECOSYSTEMES

## CADRE GENERAL

Mes perspectives de recherche s'appuient sur l'idée que concilier l'agriculture et l'environnement passe par la nécessité de ne plus découpler la production agricole de la protection de l'environnement dans les agroécosystèmes, et d'éviter ainsi les conflits d'objectifs (Nemecek et al. 2005). Elles posent comme postulat que la prairie représente un moyen d'atteindre cet objectif au travers des relations complexes et parfois non identifiées entre la biodiversité et les processus écologiques qui sous-tendent la production et de nombreux services écosystémiques. La prairie agglomère des enjeux environnementaux, agronomiques et sociétaux car elle est le support de nombreuses fonctions et elle n'existe sous nos latitudes que par son usage par l'homme, associé à l'élevage qui est au cœur du maintien de l'agriculture et des agriculteurs dans les territoires agricoles où elle est source d'activités. En plus d'être garantes d'autonomie fourragère dans les systèmes de polyculture élevage, les prairies assurent des fonctions de régulation importantes dans les systèmes céréaliers comme la séquestration du $C0_2$ atmosphérique et l'immobilisation de l'N (Lemaire et al. 2005). Elles jouent également un rôle fonctionnel positif comme précédent cultural dans ces systèmes: économie d'azote, effet sur les populations d'adventices et de bio-agresseurs (Sebillotte 1980, Viaux et al. 1999) permettant une réduction de l'usage des pesticides. De plus, la prairie en se distinguant radicalement des cultures annuelles sur le plan du niveau et de la fréquence des perturbations représente un habitat clé pour le maintien de la biodiversité, en particulier de nombreux arthropodes dont une partie du cycle de vie se déroule dans le sol. Ces arthropodes remplissent de nombreuses fonctions comme la pollinisation, le contrôle biologique ou supportent les réseaux trophiques au-delà du périmètre des prairies elles-mêmes c'est-à-dire dans le paysage, permettant un meilleur fonctionnement de l'agro-écosystème dans son ensemble.

Ce rôle multifonctionnel de la prairie est admis mais peu quantifié. Il est également reconnu qu'il n'existe pas un type unique de prairie et que toutes les prairies ne contribuent pas de manière équivalente à la réalisation de fonctions écosystémiques. On peut donc se demander si optimiser le fonctionnement de l'agrosystème en maintenant ou en introduisant des prairies passe par la promotion d'un prototype de prairie unique qui remplirait un certain nombre de fonctions à un niveau intermédiaire ou par celle de prairies de natures complémentaires dédiées à certains usages/fonctions qui seraient maximisés. Certains compromis pourraient s'exprimer à l'échelle de la parcelle mais être résolus à l'échelle du paysage, conduisant alors à une synergie des fonctions à cette échelle. Etablir comment résoudre ces compromis aux différentes échelles représente un défi majeur. Cela implique non seulement d'étudier l'effet de la biodiversité prairiale sur les fonctions de l'écosystème, mais aussi d'étudier les relations entre fonctions et d'identifier s'il existe effectivement des antagonismes et dans quelles conditions et à quelles échelles ils s'expriment.

Une hypothèse sur laquelle se fonde mon projet de recherche est que le caractère divers de la prairie à l'échelle intra-parcellaire mais aussi aux échelles inter-parcellaire et inter-exploitations est une condition au couplage des différentes fonctions que les arthropodes prairiaux remplissent de l'échelle

parcellaire à l'échelle paysagère. Cette hypothèse repose sur le fait que des écosystèmes divers représentent une plus grande variété de stratégies écologiques qui confèrent une plus grande résistance et une plus grande résilience aux changements environnementaux (Tilman et Downing 1994). Ainsi, des communautés végétales prairiales plus diverses sont davantage capables de maintenir à des mêmes niveaux des fonctions écologiques comme la production primaire, la couverture végétale, la structure du sol, (Tilman et Downing 1994, Spehn et al. 2005, Roscher et al. 2013), ont une résistance accrue à l'herbivorie et aux pathogènes et contiennent une faune plus abondante et plus diverse (Spehn et al. 2005). Cette faune plus diverse est elle-même davantage capable qu'une communauté simple de garantir différentes fonctions en réponse à des conditions changeantes qui favorisent certaines espèces mais en défavorisent d'autres. C'est ce qui a été démontré par exemple pour les communautés de pollinisateurs et la pollinisation (Klein et al. 2003). Dans les agrosystèmes intensifs, la majorité des prairies sont des prairies semées, généralement avec un faible nombre d'espèces fourragères sélectionnées selon des critères de productivité et leur durée de vie est de l'ordre de quelques années. On peut donc se demander si les mêmes relations entre la diversité végétale, la diversité de la faune des arthropodes et le maintien des fonctions écologiques remplies par ces arthropodes s'expriment pour la gamme de variation de la diversité prairiale dans ces conditions, et si oui sur quels leviers agir pour augmenter la diversité prairiale sur ce pas de temps court.

## OBJECTIFS SCIENTIFIQUES : QUESTION DE RECHERCHE PRINCIPALE ET DEMARCHE

Le projet de recherches que je souhaite mener va tester l'hypothèse que la diversité spécifique, fonctionnelle et d'usage des prairies semées appréhendée à différentes échelles spatiales permet de maximiser la biodiversité et des fonctions qu'elle remplit dans les agro-écosystèmes intensifs. Mon projet se décline en quatre axes (Figure 15).

Le premier axe va quantifier la diversité prairiale et identifier les déterminants de cette diversité à différentes échelles de la parcelle, à l'exploitation agricole et au paysage dans le contexte d'agriculture intensive. Le second axe étudiera l'effet de cette diversité prairiale aux différentes échelles sur la diversité et l'abondance de communautés d'insectes/arthropodes et sur le fonctionnement des populations d'espèces dominantes ou menacées. Le troisième axe quantifiera l'effet de la diversité prairiale sur le fonctionnement de l'agro-écosystème au travers de l'étude de certaines fonctions : la production de biomasse, la pollinisation et le support des réseaux trophiques. Dans le quatrième axe, je propose de contribuer à la définition de pratiques permettant d'augmenter la diversité prairiale à travers l'évaluation de prairies semées multispécifiques et d'habitats semi naturels implantés dans les espaces non productifs du paysage.

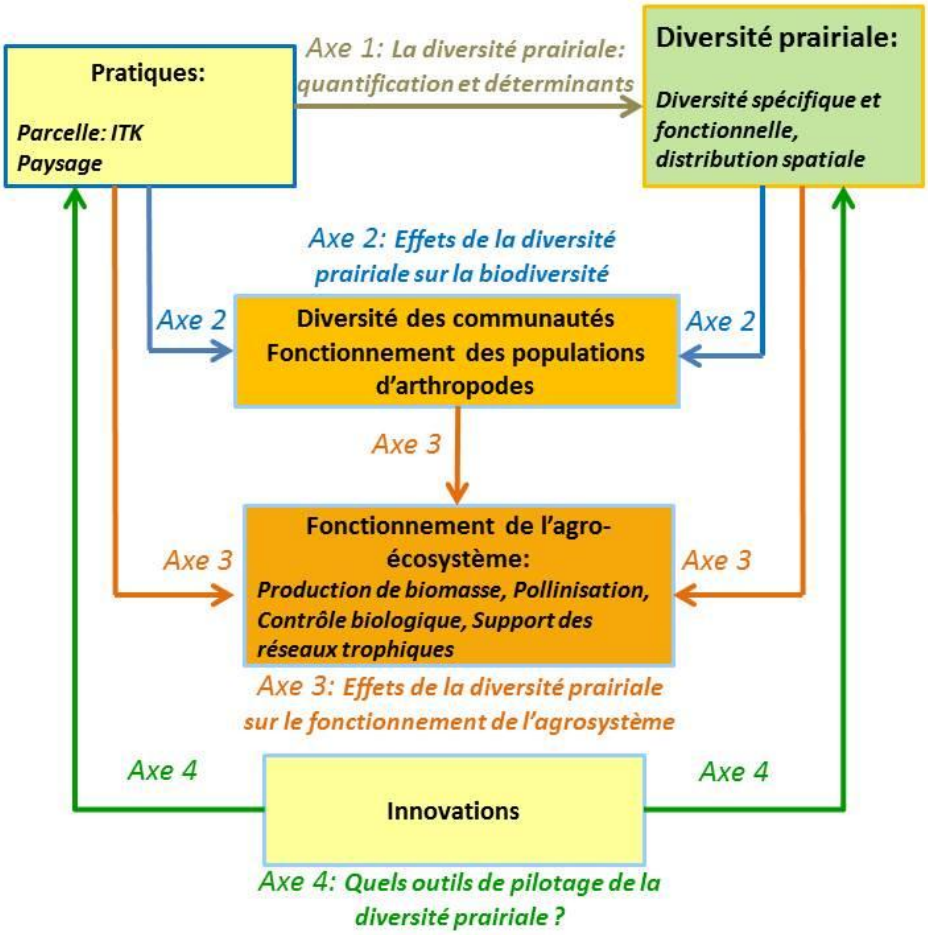


**Figure 15: Démarche de mon projet de recherche décliné en quatre axes pour établir le rôle de la diversité prairiale dans la conciliation de la production agricole et du maintien de la biodiversité et de ses fonctions**

## PLAN DE RECHERCHE

## Axe 1 – La diversité prairiale : quantification et déterminants

Collaborations internes : Nicolas Gross, Vincent Bretagnolle, Pascal Monestiez
Collaborations extérieures : Yvon Billon (UE Magneraud, INRA)
Projets : PRAIR'INNOV (2012-2014), ANR ERANET FARMLAND (2012-2015), ANR NetGRASS (soumis)
Thèse : Gaetane leProvost (2013-2016); co-encadrement Nicolas Gross

La diversité prairiale peut être évaluée à différentes échelles (Andrieu et al. 2007) et se définit par la diversité génétique, la diversité spécifique, la diversité fonctionnelle ou la diversité des caractères (McGill et al. 2007) des communautés végétales mais aussi par la diversité des modes de conduites et des usages des prairies dans le territoire agricole. A l'échelle de la parcelle, sa trajectoire d'évolution dépend des pratiques, elles-mêmes diverses, du contexte pédo-climatique et du paysage (Andrieu et al. 2007). Les mécanismes qui expliquent la diversité des communautés végétales reposent sur plusieurs théories. L'une d'elle est la théorie du filtre d'habitat (Diaz et al. 1998) qui dit que la composition des communautés résulte de filtres biotiques et abiotiques qui sélectionnent des espèces aux caractéristiques similaires (Grime 2006). Une deuxième théorie est la différentiation de niche qui avance que pour coexister les espèces peuvent également se différencier fonctionnellement les unes par rapport aux autres. Ainsi, la différentiation de niche permet aux espèces de limiter leurs

interactions négatives en utilisant les ressources de façon complémentaires dans le temps et l'espace (Maire et al. 2012). Ces théories sont mobilisées pour expliquer les impacts des modes de conduites sur la structuration des communautés végétales prairiales, notamment dans les prairies permanentes (Andrieu et al. 2007) et sur les relations entre la productivité et la diversité végétale (Roscher et al. 2013). Les études portant sur les prairies semées sont plus rares et cela malgré le nombre relativement faible d'espèces utilisées dans ces milieux (Malezieux et al. 2009). Dans ce type de prairie, caractérisée par une faible diversité semée, par un régime de perturbation important et par une durée de vie courte, on peut se demander si les processus cités précédemment ont le temps de s'exprimer. A l'échelle des exploitations agricoles et du paysage, la diversité végétale prairiale peut se décliner par son organisation spatiale. Une hypothèse est que celle-ci est liée à celle des pratiques de gestion et d'exploitation et à la variabilité environnementale (Andrieu et al. 2007, Duru et al. 2007). Ces auteurs montrent pour des prairies de montagne que le type de végétation est créé par la fonction qui en est attendue, c'est-à-dire son usage pour l'alimentation animale (quantité et qualité de foin stocké, pâturage intensif pour des animaux très productifs ou extensifs pour des animaux non productifs). Ainsi, en octroyant différentes fonctions à des prairies et en les gérant pour qu'elles remplissent ces fonctions, on crée une diversité de prairies à l'échelle de l'exploitation et du paysage (Andrieu et al. 2007, Duru et al. 2007). Ces résultats sont à vérifier dans le cas des prairies des paysages agricoles intensifs où les pas de temps sont beaucoup plus courts.

### *Les questions de recherches*

Dans un premier temps, nous allons avec Nicolas Gross et Gaetane Leprovost caractériser la diversité des communautés végétales prairiales à l'échelle du paysage agricole. Nous ferons un état des lieux de la diversité prairiale dans la zone d'étude, notamment telle que l'appréhendent les arthropodes qui en dépendent. On s'intéressera à la diversité et à la composition spécifiques du fait des relations parfois étroites entre les arthropodes phytophages ou pollinisateurs et leurs plantes hôtes, et à la diversité fonctionnelle en utilisant des traits de stature des plantes, de qualité et de quantité de la ressource en biomasse et en fleurs. Tandis que Nicolas s'intéressera aux mécanismes qui expliquent l'assemblage des espèces dans les communautés, je m'attacherai davantage à caractériser et à quantifier à différentes échelles l'étendue de la diversité spécifique locale et régionale (et de la diversité fonctionnelle) des communautés végétales prairiales. Peut-on faire une typologie des prairies à l'échelle paysagère selon leur structure fonctionnelle ou spécifique ? Est-elle en relation avec les espèces fourragères semées? Quel est le lien entre la typologie des prairies établie d'après la diversité spécifique et celle d'après la diversité fonctionnelle ? Quelle est la gamme de variation de la productivité/biomasse produite des prairies ? Quelle est la dynamique de la disponibilité florale ? Dans le cadre du projet NetGrass, s'il est financé, nous pourrons positionner cette diversité le long d'un gradient plus vaste établi grâce à un réseau de sites en prairies permanentes sur le territoire français.

Une fois des typologies des prairies établies selon la structure spécifique ou fonctionnelle des communautés végétales, il s'agit de vérifier l'hypothèse que ces typologies sont déterminées par les modes de conduite et les fonctions/usages des prairies. Dans le cas des luzernes, nous disposons déjà de données et d'études encadrées par Vincent Bretagnolle qui ont permis d'établir la variabilité de la production fourragère dans la zone d'étude (Bernard 2007, Billon 2012), les relations entre la production fourragère, le contexte pédo-climatique et les pratiques à l'échelle des parcelles et des

systèmes d'exploitation et le rôle de la luzerne dans les rotations pour la gestion des communautés adventices (Meiss et al. 2010). En collaboration avec Nicolas Gross et d'autres partenaires à mobiliser, je m'investirai donc davantage sur l'établissement de ces relations pour les prairies temporaires et permanentes. Une des premières étapes que je prendrai en charge sera la mise au point et la réalisation d'enquêtes auprès des exploitants agricoles pour identifier les pratiques à l'échelle de la zone d'étude et à l'échelle de prairies cibles pour lesquelles on évaluera les communautés végétales et la biodiversité. Les enquêtes viseront à connaitre la période d'implantation, la méthode de travail du sol, le précédent cultural, le respect d'un contrat agri-environnemental, les intrants, les variétés semées, l'usage fait de la prairie au travers du nombre de coupes ou de la charge en animaux et comment il évolue avec le temps, la durée d'implantation de la prairie avant son retournement, les pratiques de sursemis. A partir de cela, on pourra réaliser une typologie des prairies selon les pratiques et les facteurs pédologiques. On cherchera alors à établir les relations entre les typologies de prairies établies selon la structure de leurs communautés végétales et la typologie définie selon les pratiques. Le contexte paysager tels que les linéaires de haies, les surfaces de bois ou de prairies dans l'environnement, la quantité de linéaires, de routes et chemins, à différentes échelles sera pris en compte.

En collaboration avec Pascal Monestiez, on analysera à l'échelle de l'agro-écosystème la distribution spatiale des prairies en lien avec les typologies réalisées de la diversité végétale prairiale et de la diversité des modes de conduite. Notre hypothèse est que la distribution des différents types de prairies n'est pas homogène dans l'espace mais dépend de leur usage/fonction qui est lié par exemple au système de culture, à l'exploitation agricole, à la distance aux villages, aux infrastructures du paysage et aux conditions environnementales (pédologie, topographie). Cette structuration en engendrant des agrégats fonctionnels dans le paysage pourrait impacter la dynamique des populations et des communautés d'arthropodes à l'échelle parcellaire.

## Axe 2 – Effets de la diversité prairiale sur la dynamique de la biodiversité

Collaborations internes : Vincent Bretagnolle, Nicolas Gross, Pascal Monestiez
Projets : PRAIR'INNOV (2012-2014), ANR ERANET FARMLAND (2012-2015), ANR NetGRASS (soumis)
Thèse : Gaetane leProvost (2013-2016); co-encadrement Nicolas Gross

Les communautés d'arthropodes des prairies présentent de fortes variations de compositions spécifiques, de tailles corporelles, de préférences alimentaires, d'abondances spécifiques, de stratégies de vie, qui sont à mettre en relation avec leur forte sensibilité aux changements environnementaux dont ceux associés aux activités humaines (Joern & Laws 2013). Les principaux déterminants du fonctionnement de la prairie agissent sur les communautés et les populations d'arthropodes soit directement au travers de l'impact mécanique des machines ou des animaux, de la disparition de la ressource liée à la fauche ou au pâturage, de l'action des produits phytosanitaires (Tscharntke et Greiler 1995), soit au travers de leurs effets sur la végétation qui passent par sa structure, sa diversité et sa composition (Schaffers et al. 2008), soit en réponse aux interactions avec la composition, la configuration ou l'hétérogénéité du paysage (Fahrig 2003) ou sa structure fonctionnelle (Holzschuh et al. 2010). De nombreuses études ciblent la diversité spécifique des arthropodes prairiaux à différentes échelles comme variables de réponse (Joern & Laws 2013). Ces études montrent assez généralement un effet négatif des pratiques agricoles intensives (Hendrix et al. 2007). Concernant la végétation prairiale, il ressort que les variables clés sont la production primaire, le degré et l'hétérogénéité de la structure de la végétation, la richesse spécifique, la composition en espèces végétales, des composés secondaires émis par les plantes et des facteurs qui agissent sur les relations plantes-insectes ou qui

modifient les interactions entre espèces de différents niveaux trophiques (Joern & Laws 2013, Badenhausser et al. ([1.30] soumis)). La réponse des taxons à ces facteurs est variable. Par exemple, la diversité locale des abeilles et des araignées est très sensible à l'hétérogénéité de structure (Morris 2000, Joern & Laws 2013), tandis que pour ces auteurs la diversité des criquets, des insectes carabiques, des charançons, des cicadelles et des syrphes dépend davantage de la composition des communautés végétales (Joern & Laws 2013). A l'échelle paysagère et à ma connaissance, seules des études corrélatives existent pour relier le compartiment prairial au reste de la matrice paysagère. Cela s'explique par des problèmes méthodologiques pour quantifier les échanges et les mouvements à cette échelle. Ces études établissent que la quantité d'habitats prairiaux et leur diversité augmentent la diversité des arthropodes de l'ensemble de la matrice paysagère (Hendrix et al. 2007, Joern & Laws 2013). L'étude d'Hendrix et al. (2007) menée dans différents paysages agricoles de sept pays européens des zones tempérées montre que la diversité totale en arthropodes (abeilles sauvages (Apoidea), insectes carabiques (Carabidae), syrphes (Syrphidae), punaises (Heteroptera) et araignées (Araneae)) augmente avec le niveau de proximité des habitats semi-naturels et décroit avec l'intensité de la gestion agricole dans le paysage et notamment avec celle des prairies. L'effet de ces deux variables varie selon les taxa, les plus impactés étant les abeilles et les araignées. Dans cette étude, la diversité des habitats semi-naturels augmente la diversité des abeilles sauvages et des araignées et n'a pas d'effet sur les autres taxons. Au-delà des études corrélatives, établir si la biodiversité observée dans d'autres compartiments du paysage provient des prairies pose des problèmes méthodologiques car il est difficile de quantifier les échanges et les mouvements à cette échelle. Les études traitant des relations entre la diversité prairiale et l'abondance des communautés d'arthropodes ou la dynamique des populations mettent en avant la diversité des réponses des arthropodes aux pratiques agricoles, à la diversité végétale prairiale et au contexte paysager, ainsi que la complexité et la difficulté à généraliser les résultats notamment à des niveaux taxonomiques supérieurs aux espèces (di Guilio et al. 2001, Joern & Laws 2013, Morris 2000). Les approches basées sur les traits fonctionnels permettent de caractériser les communautés d'arthropodes selon leurs traits de réponse aux facteurs de l'environnement. Cette approche développée par Nicolas Gross a permis de montrer comme chez les plantes l'existence de trois axes de spécialisation fonctionnelle pour les espèces dominantes de criquets de la zone d'étude (un axe lié à la taille des organismes; un axe lié à la capacité de dispersion; un axe lié à l'acquisition des ressources alimentaires). Dans le cadre de la thèse d'Hélène Deraison, nous avons également montré que la structuration des communautés de criquets dépend de processus d'assemblage des communautés identiques à ceux observés chez les plantes (filtre d'habitat et différentiation de niche) et que la structure fonctionnelle des couverts de plantes (traits foliaires, statures) détermine directement la diversité spécifique des communautés de criquets, leur densité ainsi que leurs caractéristiques fonctionnelles.

Dans mon projet de recherche, je vais analyser les effets de la diversité prairiale sur la diversité spécifique et l'abondance des communautés d'arthropodes, ainsi que sur le fonctionnement des populations de certaines espèces dominantes ou menacées. Plusieurs groupes d'arthropodes contrastés par rapport aux relations qu'ils entretiennent avec les plantes et à leur position dans la chaine trophique pourront faire l'objet des études : des insectes herbivores stricts (les criquets), des pollinisateurs (les syrphes et les papillons) et des prédateurs (les syrphes, les insectes carabiques et les araignées). Pour les **criquets**, je poursuivrai les études engagées en les complétant pour certains aspects manquants. Les **syrphes** constitueront un groupe particulièrement intéressant à étudier pour moi. La plupart des espèces de syrphes ont des exigences écologiques connues dans leurs grandes

lignes ou avec précision (Speigh et Castella 2001, Sarthou et al. 2010) ; l'écologie des adultes et des larves est différente ce qui implique que leur persistance dans un paysage est liée à la disponibilité d'habitats favorables aux deux stades; de nombreuses espèces sont associées aux prairies mais leur champ d'action va bien au-delà, notamment dans les grandes cultures où les adultes participent activement à la pollinisation et où les larves de nombreuses espèces ont un régime zoophage (en particulier aphidiphage). De plus, ils présentent une diversité spécifique élevée. Ainsi, selon les dires d'experts (V. Sarthou) la diversité départementale pourrait dépasser 150 espèces. Le groupe des **araignées** m'intéresse également car ce sont des prédateurs, notamment des criquets ce qui permettra d'établir des liens entre 3 niveaux trophiques (plantes-criquets-araignées); les prairies sont un habitat clé pour des fonctions qu'ils remplissent à l'échelle de l'agroécosystème dans son ensemble (Tscharntke et al. 2005) ; la diversité des araignées a été reconnue comme un indicateur pertinent de l'état de l'écosystème et des changements qu'il subit (projet EU FP7 BIOBIO : Biodiversity indicators for organic and low input farming systems, KBBE-227161) ; la diversité spécifique est également élevée (dans la zone d'étude 136 espèces recensées en 2013). En revanche, l'écologie des espèces est peu connue.

### *Les questions de recherches*

Il s'agira d'établir par des méthodes corrélatives et par le biais d'expérimentations les effets des itinéraires techniques de conduites des prairies (fertilisation, produits phytosanitaires, mode d'implantation, variétés semées,…) sur la diversité spécifique et l'abondance des communautés d'arthropodes mentionnés ci-dessus dans les prairies artificielles, les prairies temporaires et permanentes mais aussi sur la dynamique des populations d'espèces à déterminer. L'analyse de l'effet de la diversité prairiale sera réalisée en utilisant les différentes métriques de diversité prairiale se basant sur les résultats acquis dans l'axe 1. Tout d'abord les réponses des communautés (richesse et abondance, relation richesse-abondance) et des populations de nos modèles d'études seront étudiées selon les différentes typologies de prairies définies par la structure spécifique de leurs communautés végétales, par les pratiques ou les usages ou encore par le mode de production (agriculture biologique *vs* agriculture conventionnelle). Les caractéristiques fonctionnelles des paysages dans lesquels sont intégrées les prairies seront prises en compte au travers des éléments qui permettent la connexion des habitats et des principales cultures du paysage agricole selon ce qu'ils représentent pour les espèces. Cette approche sera complétée par Nicolas pour caractériser la réponse fonctionnelle des communautés d'arthropodes à ces facteurs et nous développerons ensemble des bases de traits sur les espèces dominantes de l'agrosystème pour les taxa mentionnés.

Une autre question importante est de savoir si la présence de prairies dans le paysage améliore la biodiversité dans tous les habitats de la matrice paysagère. L'intensification agricole étant associée à la disparition des prairies au profit des cultures annuelles on étudiera la relation entre la quantité de prairies dans le paysage et la diversité et l'abondance des communautés d'arthropodes à cette échelle. Peut-on estimer un seuil de quantité de prairies minimal pour atteindre un niveau défini de diversité et d'abondance des communautés d'arthropodes à l'échelle du paysage ? Comment varie ce seuil selon les taxons ? Sous l'hypothèse que toutes les prairies n'ont pas la même valeur pour la biodiversité végétale et la diversité des arthropodes, nous chercherons à établir les bénéfices apportés par les différents types de prairies. Quel est l'effet sur la biodiversité mesurée dans les différents compartiments de la matrice paysagère d'introduire dans le paysage des prairies avec des contraintes

MAE, gérées dans des systèmes d'agriculture biologique, ou appartenant aux différentes catégories définies selon les typologies que nous avons établies dans l'axe 1 ? Peut-on associer ces prairies de différentes natures pour optimiser le fonctionnement de la biodiversité ? Quel est l'effet de la structuration spatiale des prairies sur la biodiversité ?

## Axe 3 – Effets de la diversité prairiale sur des fonctions de l'agro-écosystème

Collaborations internes : Vincent Bretagnolle et Nicolas Gross
Projets: ANR ERANET FARMLAND (2012-2015), ANR NetGRASS (soumis)
Thèse : Hélène Deraison (2011-2014); co-encadrement Nicolas Gross

Dans les agroécosystèmes, les insectes remplissent de nombreuses fonctions : ils sont à la base des réseaux trophiques, fournissent des produits consommés par l'homme (le miel), agissent positivement ou négativement sur de nombreuses fonctions de régulation (le contrôle biologique, la régulation des ravageurs, les cycles du C et N) et de support de l'écosystème (pollinisation, production primaire, qualité des sols) et cela de manière complexe avec des effets retour souvent importants mais mal quantifiés (Schowalter 2013).

L'effet de la diversité biologique sur le fonctionnement des écosystèmes a surtout été étudié chez les plantes dans les écosystèmes prairiaux (Cusens et al. 2012) au travers de la relation entre la production primaire et la richesse spécifique en plantes. Les nombreuses études à ce sujet font l'objet de controverses. Ainsi, certains auteurs établissent des patrons de réponses divers selon les écosystèmes et les échelles spatiales considérées (Hooper 2005) : l'absence de réponse à la diversité, associée à la dominance d'une espèce ; l'augmentation de la fonction avec l'augmentation de la diversité, qui peut s'observer quand un petit nombre d'espèces ont un effet majeur et qu'en augmentant la diversité on a donc une probabilité plus élevée de les trouver (sampling effect) ou s'il existe des interactions positives entre espèces (complémentarité, facilitation) ; Cusens et al. (2012) établissent la prédominance des relations positives entre la diversité (végétale et animale) et la productivité en l'étendant à l'ensemble de la biodiversité (animaux terrestres, aquatiques, vertébrés, invertébrés), et cela pour toutes les échelles spatiales. Si on considère d'autres fonctions de l'écosystème, il est admis qu'un large pool d'espèces est nécessaire pour assurer le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes dans les paysages soumis à un usage intensif (Loreau et al. 2001). Les mécanismes sont ceux cités précédemment : la fonction est remplie par un petit nombre d'espèces dont on augmente la probabilité d'être présentes si le pool d'espèces est élevé (sampling effect) ou de nombreuses espèces en ayant des sensibilités différentes aux conditions environnementales permettent un meilleur maintien des propriétés de l'écosystème (complémentarité). Dans le cas de la pollinisation, plusieurs études montrent que les rendements des cultures entomophiles baissent avec la diminution de la diversité des pollinisateurs spécialistes (Hoehn et al. 2008). D'autres études montrent que l'effet de la diversité des pollinisateurs sur la pollinisation varie en fonction des cultures, la pollinisation du colza par exemple est optimisée quand on maximise l'abondance et la diversité des pollinisateurs tandis que celle de la féverole est davantage liée à l'abondance d'un groupe de pollinisateurs, les bourdons (Garrat et al. 2014). Il ressort de ces études que 1/de nombreux champs restent à explorer en particulier l'intégration de différents niveaux trophiques et l'importance des mécanismes de feed-back car la biodiversité influence les propriétés de l'écosystème mais y répond également (Hooper 2005) et 2/ la difficulté méthodologique à étudier ces relations dans les conditions naturelles.

Une fois les effets de la diversité explorés, il reste la question de savoir comment optimiser le fonctionnement global du système. Quelles règles de distribution des usages et des modes de conduite et d'exploitation des prairies dans le territoire agricole permettraient de valoriser les complémentarités et les synergies entre les différents types prairiaux générés par l'activité agricole? Ces questions sont adressées à l'interface de plusieurs disciplines : la modélisation, les sciences sociales et agronomiques et l'écologie.

### *Les questions de recherches*

J'aborderai les effets de la diversité prairiale pour des fonctions qui sont remplies dans la prairie ou dans d'autres compartiments du paysage autour de trois questions.

Quelles sont les inter-relations entre la diversité végétale, la diversité des criquets et la production de biomasse fourragère ? Cette étude est menée depuis 2012 dans le cadre de la thèse d'Hélène Deraison sur la base d'un dispositif expérimental composé de 70 cages insect-proof d'1$m^3$ implantées dans une parcelle de prairie et soumises à l'action de 6 espèces de criquets présentées en communautés mono-spécifiques, en mélanges de trois espèces maximisant ou minimisant la diversité fonctionnelle et en mélange des 6 espèces. De nombreuses mesures ont été réalisées dans ces cages durant deux ans, tout au long de l'expérimentation: la composition et l'abondance relative des espèces végétales, l'herbivorie par espèce végétale, la biomasse produite, la teneur en N du sol, la survie des criquets, leur poids, leur rapport C/N. Les analyses réalisées ont tout d'abord permis de définir la niche fonctionnelle des espèces de criquets en relation avec la structure fonctionnelle des communautés végétales (Deraison et al., soumis). Des analyses préliminaires sur les relations entre la diversité des plantes, la diversité des criquets et la biomasse fourragère montrent que la biomasse consommée augmente quand on augmente la diversité des criquets (diversité des traits mandibulaires), suggérant un faible effet de la compétition inter-spécifique chez les criquets qui traduit que les espèces ne consomment pas les mêmes plantes. L'effet de la compétition intra-spécifique semble plus fort avec la consommation d'une ressource privilégiée qui est limitante et qui est entièrement consommée. Un autre résultat observé est une limitation de l'impact des criquets sur la biomasse produite quand la diversité en plantes est plus élevée dans les cages, suggérant un effet de dilution avec moins d'espèces consommées (Deraison et al., en prép.). Il s'agit de poursuivre ces analyses.

Tandis que de plus en plus d'études portent sur les apoïdes sauvages, moins de travaux quantifient l'apport des syrphes pour la pollinisation (Jauker et Wolters 2008, Rader et al. 2013). Quelle est la contribution des syrphes prairiales à la pollinisation d'une espèce cultivée ? Quel est l'effet de la diversité des syrphes (diversité spécifique et diversité fonctionnelle) sur la pollinisation ? Une première étude pourrait être réalisée en conditions expérimentales soit sous cages insect-proof soit en mésocosme insect-proof, pour quantifier l'effet de différentes espèces de syrphes de l'écosystème prairial sur la production de graines d'une grande culture entomophile à définir.

On pourra explorer par des études corrélatives, la nature des liens entre les différentes typologies de prairies et de modes d'exploitation développées dans l'Axe 1 et la pollinisation que nous mesurons dans les grandes cultures de la zone d'étude.

## Axe 4 – Quels outils de pilotage pour augmenter la diversité prairiale ?

Collaborations internes : Vincent Bretagnolle et Nicolas Gross
Collaborations extérieures: Isabelle Litrico (URP3F, INRA, 86600 Lusignan) ; Agroscope (Office Fédéral de l'Agriculture, Confédération Suisse), Jouffray-Drillau
Projet : en construction avec l'URP3F et Agroscope

Cet axe de recherche repose sur la validation de l'hypothèse que la diversité prairiale est source de bénéfices pour la biodiversité et pour les fonctions qu'elle remplit dans les agrosystèmes. Augmenter la diversité prairiale implique en premier lieu que des surfaces en prairies existent. Or c'est précisément dans les paysages agricoles intensifs qu'elles sont menacées. Ainsi, la priorité est-elle de maintenir des prairies. Une première idée est d'utiliser toutes les voies possibles permettant d'augmenter les surfaces en prairie notamment par des mesures contractuelles de type Mesures Agri-Environnementales. Une autre possibilité consiste à utiliser les espaces non ou peu productifs pour introduire des habitats semi-naturels comme les bandes enherbées ou les bandes fleuries. Ces espaces sont relativement bien acceptés par les agriculteurs et ont des effets bénéfiques sur la biodiversité comme on l'a montré dans le cas des bandes enherbées pour les criquets mais comme d'autres auteurs l'ont montré pour les papillons (Delattre et al. 2010), les abeilles, les araignées (Marshall et al. 2006), les insectes carabiques (Woodcock et al. 2008).

Une troisième voie est d'augmenter la diversité des prairies semées à la base c'est-à-dire en semant des prairies plurispécifiques. Or, jusqu'à très récemment, la recherche a peu ou pas travaillé sur ce thème et les producteurs de semences n'ont pas encouragé cette orientation (Duru et al. 2008). Ainsi, dans ses préconisations agronomiques pour les mélanges de semences pour prairies en France en 2014, l'Association Française pour la Production Fourragère (AFPF) mentionne que « réglementairement, les espèces du mélange doivent appartenir aux espèces à certification obligatoire parmi les plantes utilisées comme plantes fourragères » et « considère que les meilleurs mélanges seront obtenus à partir des meilleures variétés, en tenant compte de leur capacité à être associées ». Toutefois, la sélection variétale chez les espèces fourragères a toujours procédé par des schémas de sélection et d'évaluation en culture mono-spécifique, surtout orientée vers la production. De plus, elle a concerné peu d'espèces qui ont été choisies selon leurs capacités à valoriser les situations à forte disponibilité en éléments nutritifs (Duru et al. 2008). Malgré ce nombre relativement faible d'espèces utilisées dans les prairies semées, il y a peu de données disponibles sur les conséquences du choix des espèces et des variétés sur la dynamique de la diversité prairiale (Malezieux et al 2009). Ces études montrent que les espèces fourragères présentent de fortes variations intra-spécifiques pour leur dynamique dans les communautés végétales et leurs capacités à remplir les services de production et environnementaux (Turkington 1996). Par exemple des prairies associant du trèfle blanc et du raygrass permettent une production plus élevée et de meilleure qualité que celle des espèces cultivée en pur (Charles & Lehmann 1989) mais des incompatibilités entre les variétés de ces deux espèces ont été mises en évidence (Evans 1989). Il ressort donc de ces éléments 1/ l'importance du rôle de la composition génétique des variétés en mélange plurispécifique et 2/ le manque de méthodes pour définir les assemblages d'espèces permettant d'assurer une fonction donnée dans des milieux et les itinéraires techniques (gamme des usages) à mettre en œuvre pour les pérenniser (Duru et al. 2008). Pour la recherche, déterminer et sélectionner l'aptitude d'une variété à l'association peut être envisagée, mais cela semble difficile car il existe *a priori* un grand nombre de combinaisons de caractéristiques de milieu et de pratiques dont il faut tenir compte conjointement (disponibilité en eau, gammes de températures en été et en hiver, niveau des ressources en N et P et des éléments clefs des

modes d'exploitation). Créer des variétés fourragères pour les semer en mélange dans les buts de produire de manière régulière du fourrage de qualité et de remplir des fonctions environnementales pour lesquelles les critères restent à définir, représente donc un défi pour la recherche en amélioration des plantes.

### *Les questions de recherches*

Ma contribution à cet axe de recherche sera d'évaluer le bénéfice apporté par les dispositifs mentionnés en introduction de cette partie pour les communautés d'arthropodes. En particulier, la réflexion est déjà engagée avec l'URP3F de l'INRA de Lusignan avec laquelle notre équipe avait déposé en 2011 le projet DIGECO porté par Isabelle Litrico. Son objectif était de promouvoir des systèmes de production agricole basés sur des prairies temporaires semées qui remplissent des services environnementaux et des services fourragers pour des exploitations agricoles économiquement viables. L'une des composantes de ce projet portait sur la production de connaissances scientifiques sur la diversité génétique, fonctionnelle et spécifique des espèces prairiales pour créer des variétés et concevoir des mélanges d'espèces permettant aux prairies semées de rendre une diversité de services. Dans un nouveau projet en construction, ma contribution sera de mettre en place et de tester chez des agriculteurs de la zone d'étude des prairies semées avec des mélanges créés dans cet objectif de multifonctionnalité prairiale.

## Faisabilité du projet, données disponibles et à acquérir

Le projet proposé est un cadre pour mes recherches. Il bénéficie de réflexions collectives et de projets antérieurs comme Ecoger qui ciblait l'objet prairial pour garantir la durabilité des systèmes céréaliers. J'ai bien conscience qu'il est très vaste, imprécis sur plusieurs aspects, que je n'aborderai pas toutes les questions sur tous les taxons et qu'au fur et à mesure des avancées il nécessitera de préciser les questions de recherche et les hypothèses. Mon goût personnel, plus tourné vers la recherche appliquée que vers l'analyse des processus écologiques, orientera les choix à venir. J'ai de nombreuses connaissances à acquérir sur les nouveaux modèles biologiques, l'analyse des pratiques et le fonctionnement des prairies ; de plus les collaborations ne sont pas encore établies sur ces deux aspects ce qui implique qu'elles devront être recherchées. De la même manière, certains projets sont déjà déposés pour financer ces recherches mais ne sont pas encore acquis. D'autres sont en perspectives.

D'ores et déjà cependant, de nombreuses données existent dans l'équipe ou sont en cours d'acquisition dans le cadre de programmes de recherches financés ou non.

Un jeu de 240 prairies (permanentes, temporaires de graminées ou de mélanges, prairies artificielles de luzerne) géo-référencées ont été échantillonnées en 2012 sur le site d'étude. On dispose pour chacune de ces parcelles de 10 relevés d'1 m² géo-référencés où l'abondance des différentes espèces végétales semées et spontanées a été notée. Des facteurs paysagers et pédologiques (nature des sols, linéaires de haies, surfaces de bois, de prairies, linéaires de routes et chemins,…) à différentes échelles et des facteurs liés à la conduite des prairies (surface de la parcelle, date d'implantation, précédent cultural, signature d'un contrat agri-environnemental) sont déjà disponibles pour ces parcelles grâce à la base de données géo-référencée de la zone d'étude. L'abondance des différentes espèces de criquets a été estimée. Ce jeu de données nous permettra d'établir une typologie des

prairies selon la structure de leurs communautés végétales et de la mettre en relation avec les facteurs pédologiques, paysagers et de conduite et avec les communautés de criquets.

Les luzernes de la zone d'étude ont fait l'objet de plusieurs études visant à mettre en relation les communautés végétales, les communautés de criquets et les modes de conduite des parcelles en 2007, 2010 et en 2012. Nous allons donc analyser l'ensemble de ces données, en particulier celles de 2012 qui a été une année favorable aux criquets. Cette année-là Yvon Billon a réalisé un stage encadré par Vincent Bretagnolle visant à modéliser la production de biomasse de luzerne et sa qualité en relation avec les itinéraires techniques obtenus par voie d'enquêtes auprès des agriculteurs (Programme Prair'innov). Au cours de ce stage 100 parcelles ont été suivies par Yvon. Nous avons évalué les communautés de criquets de ces 100 parcelles à deux dates d'échantillonnage (nombre d'individus de chaque espèce). Nous pourrons donc établir les inter-relations entre les itinéraires techniques, la biomasse produite et les criquets.

Le dispositif mis en oeuvre dans le cadre du projet ANR Biodiversa Eranet FARMLAND (Figure 16) a pour objectif d'étudier l'effet de l'hétérogénéité des paysages agricoles sur la biodiversité et les services qu'elle rend à l'agriculture. Il consiste en un maillage de la zone d'étude en 120 carrés paysagers de 1 km x 1 km chacun (60 carrés échantillonnés en 2013, et 60 en 2014), définis selon cinq gradients paysagers : un gradient d'hétérogénéité des cultures (Indice de Shannon des cultures), un gradient d'hétérogénéité de configuration (quantité de linéaires de bordures de champs), un gradient de surfaces occupées par les prairies, un gradient de bois, un gradient de mesures agri-Environnementales/Agriculture biologique.

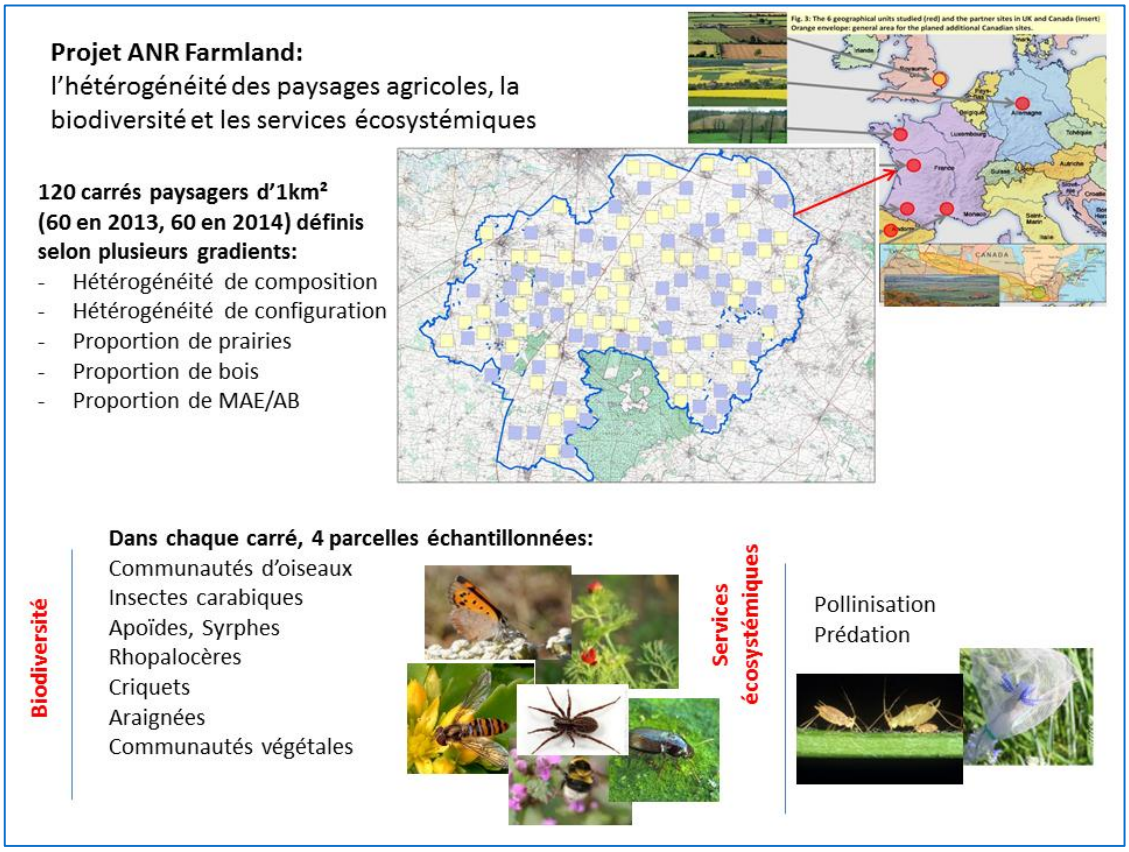


**Figure 16: Projet ANR Biodiversa Eranet FARMLAND (2012-2015)**

De nombreux taxons sont échantillonnés sur quatre parcelles par carré (2 blés, 1 prairie, 1 autre culture annuelle) : les plantes adventices et prairiales, les syrphes, papillons, insectes carabiques, araignées, criquets (hors projet), abeilles et oiseaux, permettant de connaitre la diversité des communautés et les abondances spécifiques des différents taxa. La prédation des pucerons et la pollinisation sur des plantes en pots (colza, bleuet, radis) soumises à la pollinisation sont évaluées dans chaque parcelle du dispositif. Ce dispositif fournit donc une quantité considérable de données que nous pourrons exploiter à l'échelle de la prairie elle-même et à l'échelle du paysage.

Les données à acquérir en 2014 concernent 1/ la dynamique de la disponibilité florale et la productivité des prairies temporaires et permanentes de la zone d'étude. Ces deux variables sont déterminées en 2014 sur les prairies (temporaires, luzerne, permanentes) du dispositif FARMLAND. 2/ A l'automne 2014, je mettrai au point une enquête destinée à connaitre les pratiques que les agriculteurs réalisent dans les prairies temporaires et permanentes de la zone d'étude. Elles cibleront dans un premier temps toutes les prairies échantillonnées en 2013 et en 2014 du dispositif FARMLAND. A plus long terme, des analyses plus fines à l'échelle des espèces nécessiteront d'acquérir des données complémentaires notamment en utilisant des méthodes d'échantillonnage plus ciblées, comme par exemple les pièges cornets pour les syrphes ou la technique du DVAC (aspirateur) pour les araignées.

# CONCLUSION

Les insectes possèdent des rôles essentiels à l'équilibre de la planète et à celui de l'humain : maillons primaires de la chaine alimentaire, pollinisateurs, laboureurs, décomposeurs, parasites, prédateurs mais aussi producteurs de miel, cire, soie, laque, colorant sans présumer de ce que l'on ignore encore. Les interactions entre l'homme et les insectes existent depuis les débuts de l'humanité et les considérations à leur égard varient dans le temps et selon les lieux et les cultures. Dans les agrosystèmes des pays européens, l'agriculture productiviste a conduit à les considérer principalement au travers de leurs effets sur la production agricole, la majorité des études étant tourné vers ceux qui potentiellement diminuent les rendements, les ravageurs, ou vers ceux dont on peut tirer un bénéfice : les pollinisateurs, les parasites et prédateurs de ravageurs. Beaucoup a été mis en œuvre pour se protéger des uns et dans une moindre mesure pour promouvoir les autres. Hélas la systématisation de la lutte chimique contre les insectes ravageurs a eu d'une part des effets néfastes indésirables sur les espèces non cibles; d'autre part cette posture a conduit à ignorer et à sous-estimer le rôle de l'immense majorité des espèces qui ne sont ni ravageurs ni identifiées comme bénéfiques à la production, mais qui entretiennent au sein des écosystèmes des relations complexes qui permettent à l'ensemble de fonctionner et de résister aux changements et aux perturbations. Le concept de l'agroécologie est de s'appuyer sur cette complexité, d'accroitre la diversité biologique, de renforcer les régulations biologiques pour produire durablement. Cela sous-entend cependant qu'il soit compris et mis en œuvre à des échelles de temps et d'espace supérieures à celles de l'exploitation agricole, c'est-à-dire collectivement. Et peut-être aussi que la valeur du vivant et de sa diversité ne doit pas être uniquement perçue par le filtre de son utilité visible immédiate. En ce sens, les insectes sont réellement au cœur du défi de réconciliation de la production agricole et de la protection de la biodiversité.

# PUBLICATIONS ET COMMUNICATION

## [1] ARTICLES DANS DES REVUES INTERNATIONALES OU NATIONALES A COMITE DE LECTURE

### *Soumis ou en révision*

**[1.30]** Badenhausser I., Gross N., Cordeau S., Bruneteau L., Vandier M. Enhancing grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities in sown margin strips: the role of plant diversity and identity. Soumis à Arthropod-Plant Interactions.

**[1.29]** Deraison H., Badenhausser I., Börger L., Gross, N. Linking herbivore effect traits to their impact on plant community biomass: an experimental test using grasshoppers. Soumis à Functional Ecology.

**[1.28]** Gauffre B., Mallez S., Litrico I., Delaunay S., Badenhausser I. Effects of landscape structure on the spatial and genetic patterns of a flightless grasshopper (Orthoptera : Acridiae). Re-soumis à Molecular Ecology.

**[1.27]** Marrec R., Badenhausser I., Roncoroni M., Borger L., Gauffre B. Crop rotation influences the dynamics of abundance of two dominant carabid beetles in Western France. Soumis à Agriculture, ecosystems and environment.

**[1.26]** Taséi J.N., Badenhausser I., Odoux J.F., Aupinel P. Variation in pollen collection by *Bombus terrestris* colonies in natural conditions. Soumis à Apidologie.

### *Publiés*

**[1.25]** Badenhausser I., Cordeau S. Sown grass strip – A stable habitat for acridids in dynamic agricultural landscapes. Agriculture, Ecosystem and Environment, 2012, 159, 105-111.

**[1.24]** Badenhausser I., Gouat M., Goarant A., Cornulier T., Bretagnolle V. Spatial autocorrelation in farmland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) assemblages in Western France Environmental Entomology, 2012, 41, 5, 1050-1061.

**[1.23]** Badenhausser I. Estimation d'abondance des criquets (Orthoptera : Acrididae) dans les écosystèmes prairiaux. Annales de la société entomologique de France, 2012, 48, 3-4, 397-406.

**[1.22]** Bretagnolle V. Villers A., Denonfoux L., Cornulier T., Inchausti P., Badenhausser I. Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of Alfalfa through an agri-environment scheme. Ibis, 2011, 153, 4-13.

**[1.21]** Badenhausser I., Amouroux P., Lerin J., Bretagnolle V. Acridid (Orthoptera: Acrididae) Abundance in Western European Grasslands: Sampling Methodology and Temporal Fluctuations. Journal of Applied Entomology, 2009, 133, 720-732.

**[1.20]** Badenhausser I., Chauvel B., Cosson J.F., Darmency H., Houte S., Lemaire G., Lazrak E.G., Mediene S., Bretagnolle V. 2009. Réconcilier agriculture et environnement dans les paysages céréaliers. Biofutur, 305, 27-30.

**[1.19]** Badenhausser I., Amouroux P., Bretagnolle V. Estimating acridid abundance in grassland habitats: a comparison between presence-absence and abundance sampling designs. Environmental Entomology, 2007, 36, 6, 1494-1503.

**[1.18]** Badenhausser, I., Bournoville, R., Carre, S., Fortini, D. Identification de sources de résistance au puceron du pois chez des Medicago annuelles. Fourrages, 2006, 184, 567-578.

**[1.17]** Souty-Grosset C., Badenhausser I., Reynolds J.D., Morel A. Initial investigations on the potential of woodlice as bioindicators of Atlantic grassland habitat quality. European Journal of Soil Biology, 2005, 41, 109-116.

**[1.16]** Bournoville R., Simon J.C., Badenhausser I., Girousse C., Guilloux Th., Andre S. Clones of Pea Aphid, (*Acyrthosiphon pisum :* Hemiptera : Aphididae) distinguished using genetic markers, differ in their damaging effect on a resistant alfalfa cultivar. Bulletin of Entomological Research, 2000, 90, 33-39.

**[1.15]** Girousse C., Bournoville R., Badenhausser I. Evaluation of alfalfa resistance to the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* (Homoptera, Aphididae). Methodological aspects to improve a standardized seedling test. Phytoprotection, 1999, 79, 139-148.

**[1.14]** Badenhausser I., Lerin J. Binomial and numerical sampling for predicting density of *Baris coerulescens* (Coleoptera : Curculionidae) on oilseed rape. Journal of Economic Entomology, 1999, 92, 875-885.

**[1.13]** Badenhausser I., Lecharpentier P., Delbac L., Pracros P. Contributions of Monte-Carlo Test procedures for the study of the spatial distribution of the European Vine Moth *Lobesia botrana* Den. and Schiff. (Lepidoptera : Tortricidae) in European vineyards. European Journal of Entomology, 1999, 96, 375-380.

**[1.12]** Bournoville R., Landre B., Aupinel P., Girousse C., Badenhausser I. Test en conditions contrôlées de la résistance variétale de la luzerne au puceron du pois. Fourrages, 1999, 158, 157-168.

**[1.11]** Badenhausser I., J. Lerin. Comparison of two methods, based on counts and damage symptoms, to assess population dynamics of the leaf-curling plum aphid *Brachycaudus helichrysi* (Hom., Aphididae) on sunflower. Journal of Applied Entomology, 1998, 122, 323-330.

**[1.10]** Carre S., Tasei J.N., Badenhausser I., Le Guen J., Morin G., Pierre J. Gene dispersal by bumblebees between two lines of Faba bean. Crop Science, 1998, 38, 2, 322-325.

**[1.9]** Badenhausser I. Sequential sampling of *Brachycaudus helichrysi* (Homoptera : Aphididae) in sunflower field. Journal of Economic Entomology, 1996, 89, 6, 1460-1467.

**[1.8]** Lerin J., Badenhausser I. Influence of the leaf curling plum aphid (*Brachycaudus helichrysi*) on stem diameter, seed yield and their relationship in sunflower. Journal of Agricultural Sciences, 1995, 125, 211-221.

**[1.7]** Carre S., Badenhausser I., Tasei J.N., Le Guen J., Mesquida J. Pollen deposition by *Bombus terrestris* L., between male-fertile and male-sterile plants in *Vicia faba L.* Apidologie, 1994, 25, 338-349.

**[1.6]** Badenhausser I., Bournoville R., Deval R., Durand J.L., Lerin J. Pea aphid (Homoptera : Aphididae) and water deficit interaction on Alflafa stem growth. Journal of Economic Entomology, 1994, 87, 6, 1689-1695.

**[1.5]** Badenhausser I. Spatial patterns of alate and apterous morphs of the leaf-curling plum aphid (Homoptera : Aphididae) in sunflower fields. Environmental Entomology, 1994, 23, 6, 1381-1390.

**[1.4]** Badenhausser I., Bournoville R., et la collaboration technique de Cantot P., Rivault E., Giraud E. Action du puceron *Acyrthosiphon pisum* (Harris) (Hom. *aphididae*) sur les facteurs de production du pois protéagineux de printemps, en phase de floraison. Journal of Applied Entomology, 1991, 11, 1-19.

**[1.3]** Badenhausser I. Echantillonnage séquentiel et répartition spatiale des insectes : fondements méthodologiques et application au cas du puceron du pois. Acta Oecologica, 1989, 10,1, 81-97.

**[1.2]** Vaillant J., I. Badenhausser. Etude de répartition d'individus sur transect ou grille régulière par tests de Monte-Carlo. Biométrie-Praximétrie 1989, 29, 153-172.

**[1.1]** Badenhausser I., J. Vaillant. Echantillonnage séquentiel de populations distribuées dans l'espace. Comptes-Rendus de l'Académie d'Agriculture de France, 1987, 73, 7, 83-92.

## [2] OUVRAGES ET ARTICLES DANS DES OUVRAGES

**[2.10]** Julier B., Gastal F., Louarn G., Badenhausser I., Annicchiarico P., Crocq G., Le Chatelier D. Alfalfa (lucerne) in European cropping systems. In : Legume-supported cropping systems for Europe. (sous presse)

**[2.9]** Bretagnolle V., Gauffre B., Meiss H., Badenhausser I. 2011. The role of grassland areas within arable cropping systems for the conservation of biodiversity at the regional level. In: Grassland productivity and ecosystem services (eds G. Lemaire, Hodgson J., Chabbi A.)

**[2.8]** Badenhausser I., Mediene S., Paris le Clerc N., Bretagnolle V. 2008. Effects of agri-environnemental agreements on acridids and plant species richness in alfalfa crops. In : Biodiversity and Animal feed, Future Challenges for grassland production, Hopkins A., Gustafsson, Bertilsson J., Dalin G., Nilsdotter-Linde N., Spörndly E., Editors, 13, pp?.

**[2.7]** Badenhausser I., Bretagnolle V. 2005. Grasshopper abundance in grassland habitats in Western France. In : *Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity*, Lillak R., Viiralt R., Linke A., Geherman V., Editors , 10,445-448.

**[2.6]** Souty-Grosset C., Badenhausser I., Reynolds J., Morel A., Losdat S. 2005. Managed grassland habitats in relation to woodlouse biodiversity in Western France. In: *Integrating Efficient Grassland Farming and Biodiversity*, Lillak R., Viiralt R., Linke A., Geherman V., Editors, 10, 78-81.

**[2.5]** Badenhausser I., Durand J.L., Busquets M., Vandier M. 2004. Distribution of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* Harris, on the stems of alfalfa, *Medicago sativa* L. *In* : *Aphids in a new millennium,* Simon J-C, Dedryver C-A, Rispe C., Hullé M. Editors ,INRA Ed., 401-406.

**[2.4]** Bournoville R., Carre S., Badenhausser I., Simon J.C., Hennis C., Greze C. 2004. Host-races of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* : biological criteria and feeding behaviour of clones originating from legumes. In : *Aphids in a new millennium*, Simon J-C, Dedryver C-A, Rispe C., Hullé M., Editors, INRA Ed., 413-419.

**[2.3]** Bournoville R., Badenhausser I., Carre S., Gerbaud S. 2004. Evaluation of medics resistance to pea aphid clones of two host races. *In* : *Aphids in a new millennium,* Simon J-C, Dedryver C-A, Rispe C., Hullé M. Editors ,INRA Ed., 421-426.

**[2.2]** Bournoville R., Badenhausser I., Caubel G., Leyronas C., Raynal G., Rivoal R. 2001. Bilan de la recherche à l'INRA dans le contexte international du secteur phytosanitaire. *In : La recherche au niveau international dans la filière « fourrages », INRA éd.* : 26-34.

**[2.1]** Badenhausser I., Lerin J. 1998. Comparison of population dynamics of *Brachycaudus helychrisi* and damage symptoms in four sunflower cultivars. *In* «*Aphids in natural and managed ecosystems*», Nieto Nafria J.M. & Dixon A.F.G. (Eds), Universidad de Leon (Spain), 513-518.

## [3] PROCEEDINGS A DES CONGRES NATIONAUX ET INTERNATIONAUX AVEC COMITE DE LECTURE

**[3.19]** Bournoville R., Carre S., Badenhausser I., Landre B., Gerbaud S. 2002. Résistance de medics au puceron du pois: mise en œuvre de tests au stade plantule et effets sur les critères biologiques aphidiens. *In* : *2ème séminaire de « Génétique et génomique de la légumineuse modèle Medicago truncatula »*, 21-23 janvier 2002, Rennes, 82-85.

**[3.18]** Bournoville R., Girousse C., Badenhausser I., Blondeau P., Imwinkelried J., Ecalle C. 1999. Gain de résistance variétale de la luzerne au puceron du pois, estimé par deux critères lors de génération de sélection. *In : 5è Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture,* Montpellier, 7-9 Décembre 1999. éd. par ANPP (Paris) 2, 461-468.

**[3.17]** Badenhausser I., Lerin J. 1999. Echantillonnage de *Baris coerulescens*, ravageur du colza, *Brassica napus* L. *In : 5è Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture,* Montpellier, 7-9 Décembre 1999. éd. par ANPP (Paris) 2, 419-426.

**[3.16]** Landre B., Bournoville R., Aupinel P., Carre S., Badenhausser I., Girousse C., Julier B. 1999. Ranking of some lucerne and medics cultivars for pea aphid resistance. *In : Proceedings of the XIII Eucarpia Medicago sativa spp. Group Meeting : Lucerne and medics for the XXI century*. 13-16 septembre 1999, Perugia, Italy : 231-238.

**[3.15]** Badenhausser I. 1998. Répartition verticale du puceron *Acyrthosiphon pisum* sur la tige de luzerne *Medicago sativa. Actes des 6ème journées du groupe de travail relations «Insectes-Plantes»,* Lusignan, 4-5 Juin 1997. Ed. Bournoville R., Interactions «Insectes-Plantes», 15-18.

**[3.14]** Bournoville R., Badenhausser I., Lerin J. 1998. Aphides, impact sur la plante et interactions de contraintes. *Actes des 6ème journées du groupe de travail relations «Insectes-Plantes»,* Lusignan, 4-5 Juin 1997. Ed. Bournoville R., Interactions «Insectes-Plantes», 19-22.

**[3.13]** Badenhausser I. 1996. Distribution parameters and sampling of *Brachycaudus helichrysi* in sunflower fields. Proceedings of the 14th International Sunflower Conference, 11-17 Juin 1996, Beijing (Chine). 7p.

**[3.12]** Badenhausser I. 1994. Apports des procédures de Monte-Carlo pour l'étude de la répartition spatiale du puceron *Brachycaudus helichrysi* sur le tournesol. *Proceedings of the International Meeting "Ecology and Statistical Methods",* 5-6 Octobre 1994, Niort, 129-133.

**[3.11]** Badenhausser I., Bournoville R., Imwinkelried J. 1992. Effects on lupin production of *Macrosiphum albifrons* (Hom. *Aphididae*) infestation during the flowering period. Proceedings. *1st European Conference on grain legumes.* Angers (France), 1-3 June, 343-344.

**[3.10]** Badenhausser I., Lerin J. 1990. Symptômes de crispation du feuillage du tournesol dus à *Brachycaudus helichrysi. 2ème Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture*, 1990, Tome III, 1271-1276.

**[3.9]** Lerin J., Badenhausser I. 1990. Nuisibilité de *Brachycaudus helichrysi* sur tournesol. *2ème Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture,* 1990, Tome III, 1315-1322.

**[3.8]** Bournoville R., Badenhausser I., Cantot P. 1990. Appréciation des risques liés aux ravageurs principaux des cultures de pois protéagineux. *2ème Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture,* 1990, Tome III, 1075-1086.

**[3.7]** Bournoville R., Badenhausser I., Imwinkelried J., Sauvion N. 1990. Multiplication of the lupin aphid on different genotypes of white lupin. Communication affichée. *7th internat. Lupine Conference, Temuco (Chili)*, (25 Novembre-2 Décembre), 311-314.

**[3.6]** Bournoville R., Badenhausser I., Cantot P., Dupont P., Leclant F. 1989. Principaux insectes nuisibles aux cultures de protéagineux. *Journée nationale sur les protéagineux (9-2-89, Paris, ITCF-UNIP ed)* : 172-178.

**[3.5]** Badenhausser I., Lerin J., Bournoville R. 1988. Studies on yield losses caused by two sucking pests of sunflower in France *B. helichrysi* and *Lygus spp*. *In proceeding of the 12th international sunflower conference, Novi-Sad, Yougoslavia, Vol II* : 158-163.

**[3.4]** Bournoville R., Badenhausser I. 1987. Action des punaises *Miridae* sur les facteurs de production de lupin blanc de printemps. *ANPP, Paris, tome 2* : 375-380.

**[3.3]** Badenhausser I., Bournoville R. 1987. Action de *Lygus sp* sur les facteurs de production du tournesol. *ANPP, Paris, tome 2* : 411-416.

**[3.2]** Badenhausser I. 1987. Le puceron du pois et le pois protéagineux de printemps. *ANPP, Paris, tome 2* : 323-329.

**[3.1]** Badenhausser I., Lerin J. 1987. Etude des pertes de rendement du tournesol dues à *B. helichrysi. ANPP, Paris, tome2* : 417-424.

## [4] COMMUNICATIONS ORALES A DES CONGRES NATIONAUX ET INTERNATIONAUX, SYMPOSIA

**[4.11]** Deraison H., Borger L., Badenhausser I., Gross N. 2013. The impact of functionally contrasted herbivores on grasslands are mediated by their differences in feeding niches. Communication orale, INTECOL 2013 London, GB.

**[4.10]** Gauffre B., Badenhausser I., Litrico I., Ribout C., Marrec R. 2013. Spatial genetic structure of a dominant carabid beetle Poecilus cupreus in an agricultural landscape. Communication orale, XVIth European Carabidologist Meeting, Sept. 22-27 2013, Prague, Czech Republic.

**[4.9]** Marrec R., Gauffre B., Borger L., Badenhausser I. 2013. Dynamique d'occupation des habitats par un coléoptère carabique dominant des paysages agricoles d'Ouest de la France: Poecilus cupreus. SERL, 6èmes journées françaises de l'écologie du paysage, Rennes, France, 11-14th June.

**[4.8]** Marrec R., Badenhausser I., Borger L., Gauffre B. 2013. Abundance of *Poecilus cupreus* is driven by spatial and temporal dynamics of crops. XVIth European Carabidologist Meeting, Sept. 22-27 2013, Prague, Czech Republic.

**[4.7]** Mallez S., Delaunay S., Badenhausser I., Litrico I., Gauffre B. 2012. Structuration génétique d'une espèce de criquets dans un paysage agricole intensif. PPD : 34ème réunion du groupe de génétique des populations, Avignon, France Aout 2012.

**[4.6]** Badenhausser I., Bretagnolle V., Mediene S. 2010. La luzerne : un habitat pour la biodiversité ordinaire et patrimoniale dans les paysages intensifs de Poitou-Charentes. Colloque Légumineuses et Agriculture durable, Beauvais, 9 décembre 2010.

**[4.5]** Reynolds J.D., Souty-Grosset C., Badenhausser I., Morel A., Losdat S., Reynolds S. 2005. Evaluation of woodlice diversity and abundance in natural and managed Atlantic grasslands. XX International Grassland Congress, Dublin, Ireland, 26th June-1st July.

**[4.4]** Souty-Grosset C., Badenhausser I., Reynolds J., Reynolds S., Morel A., Losdat S. 2005. Using woodlice as surrogates for grassland biodiversity. Sixth International Crustacean Congress, Glasgow, Scotland, 18-22 July.

**[4.3]** Reynolds J.D., Wickenberg M., Badenhausser I., Morel A., & Souty-Grosset C. 2004. Potential of woodlice as bioindicators of Atlantic grassland habitat quality. 6th International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopods, Aveiro, Portugal, 12-15th July.

**[4.2]** Badenhausser I., Bournoville R. 1999. Pea aphid : sources of plant resistance in *Medicago*. Host races on leguminous plants. *In : A genetic model for legume crops*. AEP workshop on *Medicago truncatula*, CNRS Gif-sur-Yvette, 16-17 Décembre 1999, éd. par AEP (Paris).

**[4.1]** Badenhausser I., Bournoville R., Lerin J. 1986. Current researches on insect pests of sunflower in center west of France. *Séminaire international sur la production du tournesol, Budapest, 26 février.*

## [5] COMMUNICATIONS PAR AFFICHE

**[5.9]** Badenhausser I., Gauffre B., Gross N., Guillon N., Henckel L., Miguet P., Roncoroni M., Bretagnolle V. Farmland: un projet de recherché européens (ERA-Net) sur l'hétérogénéité des paysages agricoles, la biodiversité et les services écosystémiques. Colloque des Zones Atelier, Paris, 10-12 Décembre 2013.

**[5.8]** LeProvost G., Deraison H., Badenhausser I., Borger L., Gross N.. Relations plantes-criquets en milieu agricole: étude du lien entre l'abondance des criquets et les traits fonctionnels des plantes. Colloque des Zones Atelier, Paris, 10-12 Décembre 2013.

**[5.7]** Dupeyron A., Marrec R., Gauffre B., Badenhausser I., Gross N. Functional structure of carabid beetle communities in an agricultural landscape in Western France, XVIth European Carabidologist Meeting, Sept. 22-27 2013, Prague, Czech Republic.

**[5.6]** Baron E., Badenhausser I. 2011. Consequences of landscape context on Agri-Environmental Schemes effectiveness on Acridid communities in intensive agrosystems. SERL, 7th Ecology and Behaviour meeting, Rennes.

**[5.5]** Gouat M., Badenhausser I., Bretagnolle V. 2007. Grasshoppers facing tractor: do dispersal abilities matter? Poster aux Rencontres Ecologie et Comportement, SERL, Montpellier, 13-16 mars 2007.

**[5.4]** Bournoville R., Carre S., Badenhausser I., Girousse C., Aupinel P., Julier B. 2002. Trends about alfalfa resistance to the pea aphid in France. In *38th North American alfalfa improvement conference*, July 27-31, Sacramento (U.S.A.).

**[5.3]** Durand J.L., Badenhausser I., Girousse C., Bournoville R., 1996. Drought and pea aphids (*Acyrthosiphon pisum* Harris) interact on alfalfa production. Why ? Second international Crop Science congress (Nov. 17-24, New Dehli).

**[5.2]** Bournoville R., Badenhausser I. 1989. Les tordeuses du pois et de la luzerne : utilisation du piégeage sexuel pour la prévision des risques et l'organisation de la lutte en France. *Bulletin OILB/SROP Médiateurs chimiques et surveillance des insectes, Avignon,* communication affichée. *Bull. Srop. Sec. Ouest Paléartique,* 1989, 12, 2, 31-32.

**[5.1]** Bournoville R., Badenhausser I. 1986. Mirid bugs, pests of spring white lupin. *Proceedings of the 4ème Intern. lupin conf., Australie*.

## RAPPORTS DE FIN DE CONTRAT

Badenhausser, I., Bretagnolle, V., 2013. Rapport des activités de la Zone Atelier « Plaine et val de Sèvre » 2012.

Badenhausser, I., Bretagnolle, V. 2012. Rapport final du projet « BIODIVAGRIM » « Conservation de la biodiversité dans les agro-écosystèmes : une modélisation spatialement explicite des paysages.

Badenhausser, I., Bretagnolle, V., 2012. Rapport des activités de la Zone Atelier « Plaine et val de Sèvre » 2011.

Badenhausser, I., Bretagnolle, V. 2010. Rapport final du projet « DIVA2 » « Indicateurs de l'efficacité de Natura 2000 : Application à un réseau de Zones de Protection Spéciale en agriculture intensive.

Badenhausser, I., Bretagnolle, V. 2008 – Rapport final du projet « ECOGER » « Gestion durable des ressources naturelles en plaine céréalière : le rôle central des milieux pérennes dans les agro-écosystèmes céréaliers.

Bournoville R., Carre S., Badenhausser I., Fortini D., Raboteau D. 2004. Etude des interactions entre *Medicago truncatula* et le puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* – Prolongement de l'étude à d'autres médics apparentées. In Bilan de l'ATS «Génétique et génomique de la légumineuse modèle *Medicago truncatula*, 3 pages.

Badenhausser I., Bournoville R., Lerin J. 1993. CR de la convention INRA-Région Poitou-Charentes – Synthèse des travaux sur la modélisation du développement larvaire du *Baris coerulescens* – recherche de génotypes de lupin blanc résistants au puceron, 18 pages

Badenhausser I., Bournoville R. 1992. CR de la convention INRA-CETIOM sur la punaise *Nezara viridula*, 16 pages

Badenhausser I., Bournoville R., Lerin J. 1992. CR de la convention INRA-Région Poitou-Charentes – Synthèse des travaux sur la fécondité du Baris du colza – échantillonnage du puceron du tournesol – interférence du cultivar sur l'expression de la crispation due au puceron du tournesol – action du puceron sur le lupin, 29 p.

Badenhausser I., Bournoville R. 1991. CR de la convention INRA-CETIOM sur la punaise *Nezara viridula* nuisible au soja, 9 pages.

Badenhausser I., Bournoville R., Lerin J. 1991. CR de la convention INRA-Région Poitou-Charentes-Synthèse des travaux sur l'ovogénèse du Baris du colza et sur les relations entre le lupin et le puceron, 23 p.

Badenhausser I., Bournoville R. 1990. Incidence des insectes sur la manifestation d'une pourriture du tournesol. Contrat de recherche INRA-PROGRAIN Génétique, 8 pages

Badenhausser I., Bournoville R., Lerin J. 1990. CR de la convention INRA-Région Poitou-Charentes-Synthèse des travaux sur la dynamique du Baris du colza, sur la dynamique de crispation du feuillage du tournesol par le puceron, action des pucerons sur le pois et le lupin.

Badenhausser I., Bournoville R., Lerin J. 1989. CR de la convention INRA-Région Poitou-Charentes, 14 p. Synthèse des travaux sur le symptôme de déformation du tournesol par le puceron *B. helichrysi* – Action des pucerons sur le tournesol et le pois, résistance du pois et du lupin aux pucerons.

Badenhausser I., Bournoville R., Lerin J. 1989. CR de la convention INRA-CETIOM sur les insectes nuisibles au tournesol, 14p.

Badenhausser I., Bournoville R. 1987. CR de la convention INRA-Région Poitou-Charentes. Développement de la production de lupin : les insectes nuisibles

# ACTIVITES D'ANIMATION DE LA RECHERCE

Les années de mon recrutement sont maintenant bien loin ; certaines archives ont disparu. De ce fait, je ne suis pas sûre d'être exhaustive sur les activités les plus anciennes.

## PARTICIPATION A L'ADMINISTRATION DE LA RECHERCHE

Membre de la Commission d'Evaluation des Ingénieurs de l'INRA (2011, 2012, 2013, 2014)

Correspondante INRA de l'USC CEBC pour le Centre INRA Poitou-Charentes (RH, Formation, Communication, Entretiens annuels M. Roncoroni et N. Guillon, Rapports activité USC).

Membre du Conseil de Laboratoire du CEBC (2009-à présent).

Construction d'un programme de recherche avec le CEBC, gestion et encadrement de l'équipe INRA de l'ancienne Unité de Zoologie de 2003 à 2007 au sein de l'URP3F.

Directrice adjointe de l'Unité de Zoologie de l'INRA Poitou-Charentes de janvier 2002 à décembre 2003.

Membre élu, au niveau national, du Conseil Scientifique du Département de Zoologie puis du Département Santé des Plantes et Environnement (de 1994 à 2001).

Membre élu, au niveau national, du conseil de gestion du Département de Zoologie (Années 80).

## ANIMATION DE LA RECHERCHE, RESEAUX

Membre du comité scientifique d'organisation du colloque biennal des Zones Ateliers (2013)

Co-correspondante du CEBC pour le réseau des Zones Ateliers de l'INEE – CNRS (Rapports d'activité, labellisation)

Membre du Réseau Interaction Arthropodes Plantes.

Membre du Groupe Pucerons de l'INRA jusqu'en 2003.

Membre du Groupe d'Animation Scientifique de Lusignan (1999, 2000).

Animatrice du Groupe des Utilisateurs de l'Informatique Scientifique de Lusignan (de 1990 à 1996).

## PARTICIPATION A LA REDACTION ET A LA REALISATION DE PROJETS FINANCES

CASDAR CTPS (Projet soumis mars 2014)

ANR-NETGRASS (Pré-projet soumis): A research Network to understand the ecological bases of ecosystem services delivered by French permanent Grasslands in a context of global change (Porteur : P. Choler)

ANR–AGROBIOSE 2014-2017 : Biodiversité et services écosystémiques en agro-écosystèmes céréaliers intensifs : utilisation des concepts de l'agro-écologie pour atteindre les objectifs ECOHYTO 2018 (Porteur : V. Bretagnolle)

ANR–ERANET-FARMLAND 2013–2015: European Network on farmland heterogeneity, biodiversity and ecosystem services (Porteur: JL Martin)

Sebiopag- Ecophyto (soumis 2013)

PRAIR'INNOV 2012-2014 : La conception innovante d'une filière courte de luzerne pour optimiser les services écosystémiques à l'échelle d'un territoire (Porteur : V. Bretagnolle)

AAP département SPE INRA 2012-2013 : Evolution de la dispersion en réponse à la perturbation dans les agro-écosystèmes intensifs (Porteur : B. Gauffre)

AAP Equipement département SPE INRA 2011 : Mésocosme et cages insect-proof (Porteur : I. Badenhausser)

DIREN 2009 : Abondance des orthoptères et des autres invertébrés dans les plaines céréalières intensives de Poitou-Charentes : Evaluation de l'efficacité du dispositif Natura 2000. (Porteur : I. Badenhausser)

ANR– IFB–BIODIVAGRIM 2008–2011 : Conservation de la biodiversité dans les agro-écosystèmes : une modélisation spatialement explicite des paysages (Porteur : V. Bretagnolle)

DIVA2 2008–2011 : Indicateurs de l'efficacité de Natura 2000 : application à un réseau de Zones de Protection Spéciale en agriculture intensive. (Porteur : V. Bretagnolle)

PRAIRIAL (CNRS-INRA) (2008-2011) : Défis, enjeux et réponses aux changements globaux et à l'érosion de la biodiversité en agro-écosystème céréalier : rôles des prairies dans les territoires

ANR–ECOGER 2005-2008 : Gestion durable des ressources naturelles en plaine céréalière : le rôle central des milieux pérennes dans les agro-écosystèmes céréaliers (Porteur : V. Bretagnolle).

AS INRA 2000-2002 : Génétique et génomique de *Medicago truncatula*. Interactions aphides et *Medicago truncatula* (150 000 Francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

AS INRA 2000-2001 : Spécialisation alimentaire chez les pucerons (70 000 francs). (Coordinateur : I. Badenhausser).

XIIème plan Etat-INRA/Région 2000 : Durabilité des peuplements fourragers : maitrise des impacts biotiques liés aux pucerons (260 000 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

XIème plan Etat-INRA/Région 1994-1999 : Productions végétales en situations de contraintes dues aux insectes ravageurs (1184 000 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

ACVF 1994-1996 : Evaluation de la résistance variétale de la luzerne au puceron du pois (420 000 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

CETIOM 1992 : Réponse du tournesol à l'infestation par *B. helichrysi*, action de *Nezara viridula* sur la coulure du soja (54600 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

ACVF 1991-1993 : Evaluation de la résistance de la luzerne au puceron du pois (217 000 francs) (Coordinateur : R. Bournoville)

CETIOM 1991 : Nuisibilité du puceron du tournesol, action de la punaise Nezara viridula sur l'avortement des graines de soja (54600 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

PROGRAIN Génétique 1990: Incidence des insectes sur la manifestation d'une pourriture du tournesol (10 000 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

CETIOM 1990 : Puceron du tournesol : caractérisation des symptômes (36400 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

Xème plan Etat-INRA/Région 1989-1993 : Aspects entomologiques des productions de protéagineux et oléo-protéagineux (463 000 francs). (Coordinateur : R. Bournoville)

CETIOM 1986–1987–1988 : Pucerons et punaises nuisibles au tournesol (Coordinateur : R. Bournoville)

Convention INRA/Région 1986–1988 : Cultures oléo-protéagineux – Développement de la production de lupin. (Coordinateur : R. Bournoville)

EPR Poitou-Charentes 1984-1985: Conséquences phytosanitaires de l'extension des cultures d'oléprotéagineux – Développement de la production de lupin : insectes nuisibles. (Coordinateur : R. Bournoville)

## PROJETS DEPOSES NON FINANCES

AAP département SPE INRA 2013 – Functional linkage between invertebrates and plants (Porteur : D. Bohan)

AAP département SPE INRA 2011 : Evolution de la dispersion en réponse à la perturbation dans les agro-écosystèmes intensifs (Porteur : B. Gauffre)

ANR–DIGECO 2011 : De la diversité prairiale à l'amélioration génétique pour l'optimisation des services écosystémiques dans les systèmes culture/élevage face à la sécheresse. (Porteur : I. Litrico)

AAP département SPE INRA 2010 : Effets de la structure des paysages sur la biodiversité fonctionnelle dans les agro-écosystèmes – Analyse d'une communauté d'insectes herbivores, les acridiens (criquets) (Porteur : I. Badenhausser)

ANR Blanc POPLAND 2010 – Structure des populations naturelles et dispersion dans un paysage agricole hétérogène : rôle des éléments fixes dans le paysage (Porteur : V. Le Corre)

ANR Blanc POPLAND 2009 – Structure en populations et dispersion dans un paysage mosaïque : une étude pluri-spécifique de génétique du paysage (Porteur : V. Le Corre)

## PARTICIPATION A DES JURYS

Soutenances de stages de Master 2 Pro EBP (2008, 2009, 2010)

Membre de plusieurs jurys de recrutement dont le dernier concours externe TRA07 2013

# ACTIVITES D'ENCADREMENT

## THESES DE DOCTORAT (4)

LE PROVOST G. 2013 – 2016. Co-encadrement : N. Gross (50%), I. Badenhausser (50%).

DERAISON H. 2011 – 2014. Co-encadrement : N. Gross (50%), I. Badenhausser (50%). Dynamique de la diversité fonctionnelle au sein des réseaux trophiques et fonctionnement des écosystèmes anthropisés.

MARREC R. 2011 – 2014. Co-encadrement : I. Badenhausser (50%), B. Gauffre (50%). Effets de l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage sur les patrons de structuration des populations de *Poecillus cupreus* dans un agro-ecosystème agricole intensif.

GOUAT M. 2007 – 2010. Co-encadrement : V. Bretagnolle (50%), I. Badenhausser (50%). Dispersion et structure spatiale des populations de criquets dans les paysages de plaine céréalière intensive : effets de la densité de congénères.

## MEMOIRES DE MASTER 2, MEMOIRES DE SPECIALITES (15)

2014 – MARCHAND A. (Encadrement : I. Badenhausser, V. Bretagnolle). Effet de l'hétérogénéité du paysage sur la biodiversité dans les agro-écosystèmes intensifs. Master M2, Zones Humides Continentales et littorales, Université d'Angers

2014 – MEZERETTE F. (Encadrement : V. Bretagnolle, I. Badenhausser). Effets des modes de conduite de la luzerne sur les communautés de criquets d'une plaine agricole intensive. Master M2R, Eaux, Sols, Environnement, Biodiversité, parcours Biodiversité, Université de Rouen.

2013 – DUPEYRON A. (Encadrement : R. Marrec, I. Badenhausser, B. Gauffre, N. Gross). Caractérisation des communautés de *Coléoptères Carabidae* au sein des paysages agricoles par une approche fonctionnelle. Diplôme d'Ingénieur, Spécialité Agronomie et environnement, AgroSup Dijon. Note globale : 16/20.

2013 – LE PROVOST G. (Encadrement : H. Deraison, I. Badenhausser, N. Gross, L. Börger) Relations plantes-criquets en milieu agricole : étude du lien entre l'abondance des criquets et les traits fonctionnels des plantes. Master M2R, EBE, Paris 11 – Note globale : 15/20.

2011 – BARON E. (Encadrement : I. Badenhausser et L. Borger) Effets de l'organisation du paysage sur l'efficacité des Mesures Agri-Environnementales sur les populations de criquets d'un paysage agricole intensif. Master M2R, « Gestion & Evolution de la Biodiversité », université de Lille 1 – Note : 16/20 écrit, 15/20 oral

2011 – BOUDON E. (Encadrement : N. Gross et I. Badenhausser) - Dynamique de la diversité des orthoptères en milieu perturbé : importance des interactions plantes-orthoptères. Master M2R, « Environnements continentaux et hydrosciences », Université AgroParistech-UPMC – Note globale : 15/20

2011 – MALLEZ S. (Encadrement : I. Badenhausser, I. Litrico, B. Gauffre) Génétique paysagère et biodiversité : structuration génétique d'une espèce de criquets dans un paysage agricole intensif. Master M2R, EBE, Paris 11 – Note globale : 14/20

2010- ROLLIN O. (Encadrement : I. Badenhausser) - Effet des variables paysagères sur la colonisation des milieux prairiaux d'un paysage agricole intensif par des populations de criquets. Master M2R, EBE, parcours recherche. Paris XI – Note globale : 16/20

2009- NGUYEN K. (Encadrement : I. Badenhausser et S. Cordeau) - Les bandes enherbées dans les paysages agricoles intensifs : un habitat potentiel pour les criquets. Analyse des interactions avec le couvert végétal. Master M2R, EBE, Parcours recherche. Paris XI

2006 – AMOUROUX P. (Encadrement : I. Badenhausser) - Dynamique des populations de criquets en agro-écosystème intensif: Application à la gestion des milieux prairiaux. Master M2, spécialité Environnement, Milieux, Techniques et Société (EMTS), Parcours Développement Durable et Agriculture DDA, Paris.

2004 – AMOUROUX P. (Encadrement : I. Badenhausser) - Dynamique des populations de criquets en milieu prairial : mises au point méthodologiques pour l'estimation d'abondance et l'analyse de la dispersion. Ingénieur ISARA, Lyon, 74 pages.

2001 – LENOBLE S. (Encadrement : I. Badenhausser) - Etude statistique de la répartition des pucerons, *Acyrthosiphon pisum* Harris, sur la tige de luzerne, *Medicago sativa* L. Diplôme d'Ingénieur en Statistiques « Biostatistique », E.N.S.A.I de Rennes.

2000 – GERBAUD S. (Encadrement : R. Bournoville et I. Badenhausser) - Relations de clones du puceron du pois *Acyrthosiphon pisum*, avec des luzernes annuelles : variabilités biologique et comportementale. DEA « Biologie des Populations, Génétique et écoéthologie »). Université de Tours.

## STAGES DE MASTER 1, LICENCE, DUT, BTS (20)

2012 – SIMON N. (Encadrement : I. Badenhausser et B. Gauffre). Effets du contexte paysager sur l'abondance et les traits morphologiques d'une espèce de criquet d'un paysage agricole intensif. BTS Agricole en Gestion et Protection de la Nature, Montpellier.

2011 – DUCRET V. (Encadrement : I. Badenhausser et L. Borger) - Variation saisonnière et interannuelle de la taille corporelle chez une communauté de criquets d'un paysage agricole : effet de la densité de population. Master M1, Ecologie Fonctionnelle et évolutive, Université de Rennes – Note globale : 18/20

2010- AMOURET J. (Encadrement : I. Badenhausser) - Effets des mesures agri-environnementales sur les communautés de criquets des milieux prairiaux d'un paysage agricole intensif. Master M1, Ecologie Fonctionnelle comportementale et évolutive, Université de Rennes

2010- BARON E. (Encadrement : I. Badenhausser) - Structuration des communautés de criquets dans les bandes enherbées d'un agrosystème intensif : impact de conditions d'implantation et de gestion. Master M1, Ecologie Fonctionnelle comportementale et évolutive, Université de Rennes

2009 - ROLLIN O. (Encadrement : I. Badenhausser) - Analyse du rôle des ZPS Natura2000 en plaines céréalières intensives de Poitou-Charentes dans le maintien et la distribution des invertébrés terrestres. Master M1, Environnement Orsay.

2008- MAIER P. (Encadrement : V. Bretagnolle, I. Badenhausser, M. Gouat) – Effet du sex-ratio sur l'appariement et effet de la densité intra-spécifique sur la dynamique de ponte chez les criquets. Master M1, Ecologie, Evolution et plasticité des génomes, Université de Nice Sophia Antipolis.

2008- BONNEAU C. (Encadrement : I. Badenhausser) - Dynamique des populations de criquets dans des cultures de luzerne. Licence L3, BOP, Poitiers

2008- MOREL H. (Encadrement : I. Badenhausser) - Dynamique des populations de criquets dans un paysage agricole intensif : Analyse des relations de voisinage. Master M1, Ecologie, Orsay.

2007 – PARIS LECLERC N. (Encadrement : I. Badenhausser) - Dynamique des populations de criquets en agro-écosystème intensif. Effet de mesures agri-environnementales et effet de la diversité végétale. Master M1, Ecologie Orsay.

2004 – LORIOUX S. (Encadrement : I. Badenhausser) - Dynamiques des populations de deux espèces de criquets, Calliptamus italicus L., et Euchorthippus pulvinatus Marans, dans les prairies d'une zone atelier du Poitou-Charentes. Maîtrise BPE, Rennes, 19 pages.

2004- LOSDAT S. (Encadrement : I. Badenhausser) - Impact des pratiques agricoles sur la diversité des isopodes terrestres dans les milieux prairiaux du Poitou-Charentes. Licence BOP, Poitiers, 25 pages.

2004- MOREL A. (Encadrement : I. Badenhausser) - Impact des pratiques agricoles sur la diversité des isopodes terrestres dans les milieux prairiaux du Poitou-Charentes. Maîtrise BPE, Poitiers, 25 pages.

2004 – PUJOL S. (Encadrement : I. Badenhausser) - Variabilité spatio-temporelle des densités de criquets dans la plaine céréalière de Niort. Maîtrise BPE, Besançon, 20 pages.

2001 – JAMET C. (Encadrement : I. Badenhausser) - Etude de la variabilité génétique de la réponse, en terme de vitesse d'élongation, des tiges de luzerne, *Medicago sativa* L., à une infestation aphidienne, *Acyrthosiphon pisum* Harris. Brevet de Technicien Supérieur « Analyses biochimiques et biotechnologiques », Lycée Agricole de Melle.

1999 – BUSQUETS M. (Encadrement : I. Badenhausser) - Mise au point d'une méthodologie d'échantillonnage du puceron *Acyrthosiphon* pisum Harris sur la luzerne *Medicago sativa* L. Brevet de Technicien Supérieur « Technologies Végétales », Lycée Agricole d'Auxerre.

1999 – GREZE C. (Encadrement : I. Badenhausser) - Capacités de passage de lignées de puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* Harris sur 2 plantes hôtes, et variabilité du comportement alimentaire. Brevet de Technicien Supérieur « Analyses biochimiques et biotechnologiques », Lycée Agricole de Melle.

1997 – FAYE L. (Encadrement : I. Badenhausser) - Etude de la répartition du puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* Harris sur des tiges de luzerne *Medicago sativa* L. Effets du stade phénologique et de la densité d'infestation. Maitrise BPE, Poitiers.

1996 – LEVEQUE R. (Encadrement : I. Badenhausser) - Etude de la répartition du puceron du pois *Acyrthosiphon pisum* Harris sur des plantes de luzerne *Medicago sativa* L. Effets du cultivar et du stade phénologique. Maitrise de Biophysiologie appliquée aux productions végétales, Angers.

1990 – BECK N. (Encadrement : I. Badenhausser) - Le puceron *Brachycaudus helichrysi* KALT. sur le tournesol : études d'échantillonnage, multiplication en relation avec la qualité du végétal. DUT Biologie Appliquée, Strasbourg.

1987 - GIRAUD E. (Encadrement : I. Badenhausser) - Les relations du puceron du pois avec sa plante le pois protéagineux. Brevet de Technicien Supérieur « Productions Végétales », Venours.

# JURYS DE THESE, REFEREE, EXPERTISES

## STAGES DE MASTER 1, LICENCE, DUT, BTS (20)

Reviewer d'articles pour la revue Journal of Insect Conservation :

- habitat use and dispersal characteristic by Stethophyma grossum : the role of habitat isolation and stable habitat conditions towards low dispersal (2010)
- Minor changes on orthopteran assemblages of Central European protected dry grasslands during the last 40 years (2010)
- Mobility and microhabitat utilization on a flightless wetland grasshopper, Chorthippus montanus (2011)
- The pygmy mole cricket *Xya variegata* as an indicator for dynamic river systems (2012)
- Rapid resilience of Orthoptera assemblages after ecological restoration of an abandoned intensive orchard in a Mediterranean rangeland (2013)

Reviewer d'articles pour la revue Agriculture, ecosystem and environment :

- Delaying mowing and leaving uncut refuges boost orthopterans in extensively meadows: evidence drawn from real field-scale experimentation (2013)
- First outbreak of the springtail *Sminthurus viridis* in Europe and the implications for global agriculture (2014)

# ENSEIGNEMENTS ET STAGES SPECIALISES

## COURS DE MAITRISES, MASTER 1

**Année universitaire : 2005-2006 ; 2006-2007 ; 2007-2008 ; 2008-2009**

Les pucerons des grandes cultures. Master M1, Université de Poitiers. Durée : 4 heures.

## COURS DE DEA, DESS, MASTER 2

**Années universitaires : 2008-2009 ; 2009-2010 ; 2010-2011 ; 2011-2012 ; 2012-2013**

Fonctionnement des populations de criquets en zone céréalière intensive. Master M2, Ecologie et Biologie des Populations, parcours recherche, Université de Poitiers. Durée : 3 heures.

**Années universitaires : 2003-2004 ; 2004-2005 ; 2005-2006 ; 2006-2007 ; 2007-2008 ; 2008-2009 ; 2009-2010 ; 2010-2011**

Echantillonnage et estimation d'abondance des arthropodes terrestres. Master M2, Ecologie et Biologie des populations, parcours Pro et recherche, Université de Poitiers. Durée : 4 heures.

**Années universitaires : 2004-2005** (4 heures) **; 2005-2006** (4 heures)**; 2006-2007** (4 heures)**; 2007-2008** (4 heures)**; 2008-2009** (12 heures)**; 2009-2010** (8 heures)**; 2010-2011** (8 heures)

TD Echantillonnage. Master M2, Ecologie et Biologie des populations, parcours Pro et recherche. Université de Poitiers.

**Années universitaires : 2006-2007 ; 2007-2008**

Conservation de la biodiversité dans les plaines céréalières. Master M2, EBE, AgroParisTech. Durée 3 heures

**Année universitaire : 2006-2007**

Impact des pratiques agricoles sur le réseau trophique : exemple des communautés de criquets. Master M2 : Film animalier, IFFCAM et Université de Poitiers. Durée : 2 heures

**Années universitaires : 2004-2005 ; 2005-2006 ; 2006-2007**

Introduction aux méthodes d'étude des structures spatiales en biologie des populations. Master Génie Ecologique, Spécialité professionnelle M2 : Ecologie et Biologie des populations, Université de Poitiers. Durée : 2 heures.

**Années universitaires : 2004-2005 ; 2005-2006**

Echantillonnage et estimation d'abondance des arthropodes terrestres. Master Biologie évolutive et intégrative, infectiologie, Spécialité professionnelle M2 : Contrôle et conservation des populations d'insectes, Université de Tours. Durée : 4 heures.

**Années universitaires : 2004-2005 ; 2005-2006**

Les pucerons des grandes cultures. Master Biologie évolutive et intégrative, infectiologie, Spécialité professionnelle M2 : Contrôle et conservation des populations d'insectes, Tours. Durée : 4 heures.

**Année universitaire : 2003-2004**

Echantillonnage et estimation des densités de populations d'insectes en écologie et en entomologie agricole. DESS Gestion, Contrôle et conservation des populations d'insectes, Université de Tours. Durée : 4 heures.

**Année universitaire : 2001-2002** (3 heures); **2002-2003** (3 heures) **2003-2004** (4 heures)
Les pucerons des grandes cultures. DESS Gestion, contrôle et conservation des populations d'insectes, Université de Tours.

**Année universitaire : 2002-2003**
Conférence aux étudiants de D.E.S.S. « Gestion, contrôle et conservation des populations d'insectes », de l'Université de Tours (2002-2003). Thème : Prévision des risques en entomologie appliquée à l'agriculture (4 heures).

**Année universitaire : 2002-2003**
Conférence et débat à l'I.U.T. de Niort, Département « Statistique et traitement informatique des données ». Thème : L'Inra et les statistiques (2 heures).

**Année universitaire : 2000-2001**
Conférence à l'I.U.T. de Niort, Département « Statistique et traitement informatique des données » (2000-2001). Thème : Les méthodes d'analyse statistique pour l'étude des structures spatiales en écologie (5 heures).

**Année universitaire : 1990-1991**
Conférence et animation de TD aux étudiants de D.E.A. « Ecophysiologie et dynamique des populations d'invertébrés terrestres », de l'Université de Paris VI (1990). Thème : Répartition spatiale en écologie (5 heures).

## ANIMATION DE STAGES SPECIALISES

2008 à 2013 : tous les ans, formation à l'écologie et à la reconnaissance des Orthoptères, CEBC Villiers en Bois

De 1989 à 2001 : Tous les ans Formations aux logiciels de calcul scientifique sous Unix à l'INRA Lusignan.

1997- Protection intégrée en système de grande culture- Intervention d'une demie- journée sur les stratégies de traitement et de protection intégrée du tournesol, colza et pois auprès du CRPO de Rennes.

1996- Protection intégrée en système de grande culture- Intervention d'une demie- journée sur les stratégies de traitement et de protection intégrée du tournesol, colza et pois auprès du CRPO de Rennes.

# INFORMATION SCIENTIFIQUE, TECHNIQUE ET DE VULGARISATION

## [6] ARTICLES DE VULGARISATION


**[6.10]** Thiebeau P., Badenhausser I., Meiss H., Bretagnolle V., Carrère P., Chagué J., Decourtye A., Maleplate T., Médiène S., Lecompte P., Plantureux S., Vertès F. 2010. Contribution des légumineuses à la biodiversité des paysages ruraux. Innovations Agronomiques, 11, 187-204.

**[6.9]** Badenhausser I., Bretagnolle V., Mediene S. la luzerne : un habitat pour la biodiversité ordinaire et patrimoniale dans les paysages intensifs de Poitou-Charentes. 2010. Colloque Légumineuses et Agriculture durable, Beauvais, 9 décembre 2010.

**[6.8]** Badenhausser I. Fluctuations d'abondance inter et intra annuelles des populations de criquets dans les paysages céréaliers de la plaine de Niort. 2009. Revue Naturaliste des Deux-Sèvres.

**[6.7]** Badenhausser I., Bournoville R., Carre S., Girousse C. 2005. Un test d'évaluation de la résistance de la luzerne au puceron du pois, réalisé au stade plantule. Cahier des Techniques de l'Inra, N° spécial, 13-16.

**[6.6]** Bournoville R., Badenhausser I., Carre S., Girousse C. 2002. *Le puceron du pois goûte aussi la luzerne. In Bulletin semences*, 168, 19-20.

**[6.5]** Bournoville R., Badenhausser I., Cantot P. 1992. La punaise verte un ravageur du soja en France. *Phytoma,* 442 : 23-24.

**[6.4]** Badenhausser I., Lerin J., Ronssin S. 1989. Echelle de notation de la crispation du feuillage du tournesol par *B. helichrysi. Info techniques CETIOM IV*. 105, 9-14.

**[6.3]** Badenhausser I., Bournoville R., Monnet R., Thilieux J. 1988. Prévision des risques de dommages de la tordeuse du pois. *Phytoma, n° 403* : 21-26.

**[6.2]** Badenhausser I. 1986. Programme de saisie de données sur matériel de saisie portable Husky Hunter. *Cahier techn. INRA, n° 14* : 59-69.

**[6.1]** Badenhausser I., Lerin J.. 1985. Branchement d'une imprimante microprism ids modèle 480 sur un terminal questar dku 71202 d'un mini-6 mod 400 release 2.2. *Cahier techn. INRA, n° 10* : 45-48.


## INSTANCES DE DEVELOPPEMENT AGRICOLE

Groupe Commission des Essais Biologiques 1989–1990 : participation en tant qu'expert au Groupe CEB pour le puceron du tournesol.

Service Régional de la Protection des végétaux 1986-1987-1988: réunions de diffusion des résultats des recherches sur les insectes ravageurs du pois.

Réunions du comité technique du CETIOM 1985-1988 : présentations des résultats de la recherche

## ACTIONS RECENTES DE COMMUNICATION GRAND PUBLIC

Interventions sur la biodiversité :

- Classe de Maternelle de Tauché (79) (4h) – 2007
- Classe de 6ème, collège de Pamproux (79) (4h) – 2009
- Classe de 6ème, collège de Lusignan (86) (12h) – 2010
- Classe de terminale, Lycée Agricole de Venours (86) (2h)

Stand « Les insectes de la plaine céréalière », Zoodyssée, Fête de la science. Tous les ans depuis 2009.

Conférence grand public « La biodiversité de notre campagne : comment la concilier avec l'agriculture », projection du film « Le chant de la plaine » et débat – Espace culturel de Pamproux – 2010

Organisation et tenue du stand de l'équipe Agripop du CEBC au SIA 2010

Intervention à l'Université Populaire des Deux-Sèvres. Juin 2013. « Les insectes dans le monde vivant »

## Références citées


Araujo M.B., Lobo J.M., Moreno J.C. 2006. The effectiveness of Iberian protected areas in conserving terrestrial biodiversity. Conservation Biology 21 : 1423-1432.

Andrieu N., Josien E., Duru M. 2007. Relationships between diversity of grassland vegetation, field characteristics and land-use management practices assessed at the farm level. Agriculture, Ecosystems and Environment 120: 359-369.

Aubertot J.N., Barbier J.M., Carpentier A., Gril J.N., Guichard L., Lucas P., Savary S., Voltz M. 2005. Pesticides, agriculture et environnement – Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. Expertise scientifique collective Inra – Cemagref. Editions Quae, Versailles, France.

Badenhausser I. 1993. Etude de la répartition du puceron *Brachycaudus helichrysi* (KALT.) à l'échelle de la parcelle et de la plante de tournesol *Helianthus annuus* (L.). Apports pour l'échantillonnage. Thèse de Docteur Ingénieur, Université de Rennes.

Balmford A., Green R.E., Jenkins M. 2003. Measuring the changing state of nature. Trends in Ecology and Evolution 18: 326-330.

Barker A.M. 2004. Insects as food for farmland birds – is there a problem? pp. 37-50. *In* H. Van Emden and M. Rothschild (eds.), Insects and bird interactions. Intercept Ltd, Hampshire, UK.

Bartomeus I., Winfreeet R. 2011. The Circe principle: Are pollinators waylaid by attractive habitats? Current Biology 21: 652-654.

Batary P., Holzschuh A., Orci KM, Samu F., Tscharntke T. 2012. Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands. Agriculture, Ecosystems and Environment 146: 130-136.

Belovsky G.E., Slade J. 2000. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 97: 14412-14417

Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? Trends in Ecology and Evolution 18 : 182-188.

Berendse F., Chamberlain D., Kleijn D., Schekkerman H. 2004 Declining biodiversity in agricultural landscapes and the effectiveness of agri-environmental schemes. Ambio 33: 500-505.

Bernard F. 2007. Etude de la variabilité du rendement de la luzerne dans la plaine sur de Niort. Mémoire de fin d'étude : Ecole Supérieure d'Agriculture d'Angers. 92p.

Berner D., Blanckenhorn W.U., Korner C. 2005. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged. Oikos: 111: 525-533.

Besag J., Diggle P.J. 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. Applied Statistics 26: 327-333.

Billon Y. 2012. Effets des modes de conduite de la luzerne sur la production de biomasse en plaine agricole céréalière. Mémoire fin d'étude: Ecole Nationale Supérieure des Sciences Agronomiques de Bordeaux Aquitaine. 88p.

Binns M.R., Nyrop J.P., Van der Werf W. 2000. Sampling and monitoring in crop protection. The theoretical basis for developing practical decision guides. CABI Publishing, New York, 284 pp.

Butler S.J., Vickery J.A., Norris K. 2007. Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. Science 315 : 381-384.

Chapuis M.P., Streiff R., Sword G.A. 2012. Long microsatellites and unusually high levels of genetic diversity in the Orthoptera. Insect Molecular Biology 21 : 181-186.

Charles J.P., Lehmann 1989. Intérêt des mélanges de graminées et de légumineuses pour la production fourragères suisse ? Fourrages 199 : 311-320.

Concepcion, E.D., Diaz, M., Baquero, R.A. 2008. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. Landscape Ecology 23: 135-148.

Cusens J., Wright S.D., McBride P.D., Gillman L.N. 2012. What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis. Ecology 93: 2241-2252.

Dale M.R.T., Dixon P., Fortin M. J., Legendre P., Myers D. E., Rosenberg M. S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. Ecography 25: 558-577.

Delattre T., Pichancourt J. B., Burel F., Kindlmann P. 2010. Grassy field margins as potential corridors for butterflies in agricultural landscapes: A simulation study. Ecological Modelling 221: 370-377.

Denys C., Tscharntke T. 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. Oecologia 130: 315-324.

Díaz S., Cabido M., Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science: 113–122.

Di Giulio M., Edwards P.J., Meister E. 2001. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. Journal of Applied Ecology 38:310-319.

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 (London) B 268: 25-29.

Dormann C.F., McPherson J.M., Araujo M.B., Bivand R., Bollinger J., Carl G., Davis R.G., Hirzel A., Jetz W., Kissling W.D., Kühn I., Ohlemüller R., Peres-Neto P.R., Reineking B., Schröder B., Schurr F.M., Wilson R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. Ecography 30: 609-628.

Duelli P., Obrist M.K., Schmatz D.R. 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. Agriculture, Ecosystems and Environment 74: 33-64.

Duelli P., Obrist M.K. 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. Agriculture, Ecosystems and Environment 98: 87-98.

Duru M., Cruz P., Theau J.P., Jouany C., Absquer P., Al Haj Khaled R., Therond O. 2007. Typologies de prairies riches en espèces en vue d'évaluer leur valeur d'usage: bases agro-écologiques et exemples d'application. Fourrages 192: 453-475.

Duru M. 2008. Les prairies multispécifiques: vers la troisème revolution fourragère? Bilan des journées et pistes de travail. Fourrages 195: 331-342.

Dussol A.M., Hilal M., Kroll J.C. 2003. 30 ans de PAC: plus de grandes cultures, moins de fourrages, autant de disparités géographiques. Agreste cahiers 3: 27-33.

Ekroos J., Heliola J., Kuussaari, M. 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. Journal of Applied Ecology 47: 459-467.

Elliot J.M. 1971. Statistical Analysis of samples of benthic invertebrates.

Ernoult A., Vialatte A., Butet A., Michel N., Rantier Y., Jambon O., Burel F., 2013. Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. Agriculture, Ecosystems and Environment 166: 15-27.

Evans D. 1989 Variation in grass yield in cover grass mixure. Report of the Welsh Plant breeding Station, 14p. (cité dans le projet DIGECO)

Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annu.Rev.Ecol. Evol.Syst. 34:487-515.

Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. Functional Ecology 21: 1003-1015.

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.

Ferron P. 1999. Protection intégrée des cultures: evolution du concept et de son application. Cahiers Agricultures 8: 389-396.

Fielding D.J., Brusven M. 1995. Grasshopper densities on grazed and ungrazed rangeland under drought conditions in southern Idaho. Great Basin Naturalist 55:352-358.

Frampton G., Dorne J.L.C.M. 2007. The effects on terrestrial invertebrates of reducing pesticide inputs in arable crop edges: a meta-analysis. Journal of Applied Ecology 44: 362-373.

Gardiner T., Hill J. 2004. Directional dispersal patterns of *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) in patches of grazed pastures. Journal of Orthoptera Research 13 : 135-141.

Gardiner T., Hill J., Chesmore D. 2005. Review of the methods frequently used to estimate the abundance of Orthoptera in grassland ecosystems. Journal of Insect Conservation 9: 151-173.

Garrat M.P.D., Coston D.J., Truslove C.L., Lappage M.G., Polce C., Dean R., Biesmeijer J.C., Potts S.G. 2014. The identity of crop pollinators helps target conservation for improved ecosystem services. Biological Conservation 169: 128-135.

Gerrard D.J., Chiang H.C. 1970. Density estimation of corn rootworm egg populations based on frequency of occurrence. Ecology 51: 237-245.

Girousse C. 1998. Effect of controlled densities and locations of pea aphid populations on stem elongation rate of alfalfa. In J.M. Nieto Nafria and A.F.G. Dixon, Ed., Aphids in natural and managed ecosystems, Leon (Spain), 541-546.

Girousse C., Faucher M., Kleinpeter C., Bonnemain J.L. 2003. Dissection of the effects of the aphid *Acyrthosiphon pisum* feeding on assimilate partitioning in *Medicago sativa*. New Phytologist 157 : 83-92.

Girousse C., Moulia B., Silk W., Bonnemain J.L. 2005. Aphid infestation causes different changes in carbon and nitrogen allocation in alfalfa stems as well as different inhibitions of longitudinal and radial expansion. Plant Physiology 137 : 1474-1484.

Goulson D. 2013. An overiew of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. Journal of Applied Ecology 50: 977-987.

Gras R. *et al.* 1989. Le fait technique en agronomie. Activité agricole, concepts et méthodes d'étude. Paris, INRA L'Harmattan.

Green R.H. 1970. On fixed precision level sequential sampling. Research on Population Ecology 12:249-251.

Grime J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science 17: 255–260.

Guisan A., Edwards J., Hastie T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. Ecological Modelling 157: 89-100.

Hanski I. 1999. Metapopulation Ecology. Oxford University Press Inc., New York, USA.

Hendrickx F., Maelfait J.P., Van Wingerden W., Schweiger O., Speelmans M., Aviron S., Augenstein I., Billeter R., Bailey D., Bukacek R., Burel F., Diekotter T., Dirksen J., Herzog F., Liira J., Roubalova

M., Vandomme V., Bugter R. 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. Journal of Applied Ecology 44: 340-351.

Hoehn P., Tscharntke T., Tylianakis J.M., Steffan-Dewenter I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 275: 2283-2291.

Holzschuh A., Steffan-Dewenter I, Tscharnthe T. 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and theirparasitoids? Journal of Animal Ecology 79: 491-500.

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., Schmid B., Setala H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs 75: 3-35.

Humbert J-Y., Ghazoul J., Walter T. 2009. Meadow harvesting techniques and their impacts on filed fauna. Agriculture, Ecosystems and Environment 130: 1-8.

Jauker F., Wolters V. 2008. Hoverflies are efficient pollinators of oilseedrape. Oecologia 156, 819–823.

Joern A., Laws A.N. 2013. Ecological mechanisms underlying arthropod species diversity in grasslands. Annual Review of Entomology 58: 19-36

Kettunen et al. 2010

Klein et al. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees.

Kleijn D., Berendse F., Smit R., Gilissen N., Smit J., Brak B., Groeneveld R. 2004. Ecological effectiveness of agri-environment schemes in different agricultural landscapes in the Netherlands. Conservation Biology 18: 775-786.

Kleijn D., Baquero R.A., Clough Y., Diaz M., De Esteban J., Fernandez F., Gabriel D.,Herzog F., Holzschuh A., Johl R., Knop E., Kruess A., Marshall E.J.P., Steffan-Dewenter I., Tscharntke T., Verhulst J., West T.M., Yela J.L. 2006. Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five european countries. Ecology Letters 9: 243–254.

Kleijn D., Kohler F., Baldi A., Batary P., Concepcion E.D., Clough Y., Diaz M., Gabriel D., Holzschuh A., Knop E. 2009. On the relationship between farmland bioiversity and land-use intensity in Europe. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 276 : 903-909.

Kleijn D., Sutherland, W.J. 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? Journal of Applied Ecology 40: 947-969.

Kohler G., Perner J., Schumacher J. 1999. Grasshopper population dynamics and meteorological parameters - lessons from a case study. Ecography 22: 205-212.

Kohler F., Verhulst J., Knop E., Herzog F., Kleijn D. 2007. Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries, Biological Conservation 135 : 302-307.

Kruess A., Tscharntke T. 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. Conservation Biology 16: 1570-1580.

Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology 74: 1659-1673.

Lemaire G., Wilkins R., Hodgson J. 2005. Challenges for grassland science: managing research priorities. Agriculture, Ecosystems and Environment 108: 99-108.

Le Roux, X. (Coordinateur), Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.-P., Trommetter, M. 2008. Expertise scientifique collective UESC, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Ministère de l'Ecologie, du Développement et de l'Aménagement durables. Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertises Collectives. Chapitre 1.

Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. Science 294 : 804-808.

Magurran A.E., Baillie S.R., Buckland S.T., Dick J. McP., Elston D.A., Scott E.M., Smith R.I., Somerfield P.J., Watt A.D. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring : assessing change in ecological communities through time. Trends in Ecology and Evolution 25: 574-582.

Maire et al. 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. New phytologist 196: 497–509.

Malezieux et al. 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. Agronomy for Sustainable Development 29: 43–62.

Manel S., Gaggiotti O.E., Waples R.S. 2005. Assignment methods : matching biological questions with appropriate techniques. Trends in Ecology and Evolution 20: 136-142.

Manly B.F.J. 1998. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. 2nd edition, Chapman et hall, London, 399 pp.

Marshall E.J.P., West T. M., Kleijn D. 2006. Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. Agriculture, Ecosystems and Environment 113: 36-44.

McGill, B. J. et al. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. - Ecology Letters 10: 995–1015.

Meiss H., Médiène S., Waldhardt R., Caneill J., Munier-Jolain N. 2010. Contrasting weed species composition in perennial alfalfas and six annual crops : implications for integrated weed management. Agronomy for sustainable Development 30: 657-666.

Morris M.GM. 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in Bristish grasslands. Biological Conservation 95: 129-142.

Naranjo S.E., Hutchison W.D. 1997. Validation of arthropod sampling plans using a resampling approach: Sofware and analysis. American Entomologist 48-57.

Nemecek T., Huguenin-Elie O., Dubois D., Gaillard G. 2005. Ökobilanzierung von Anbausystemenim Schweizerischen Acker- und Futterbau. Schriftenreihe der FAL 58, Agroscope FAL Reckenholz, Zürich. (cité dans le projet DIGECO)

Ockinger E., Smith H. 2007. Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. Journal of Applied Ecology 44 : 50-59.

Oedekoven M.A., Joern A., 2000. Plant quality and spider predation affects grasshoppers (Acrididae): food-quality-dependent compensatory mortality. Ecology 81: 66-77.

Olivieri I., Michalakis Y., Gouyon P.H. 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. The American Naturalist 146: 202-228.

Otway S.J., Hector A., Lawton J.H. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. Journal of Animal Ecology 74: 234-240.

Palma L., Beja P., Rodrigues M. 1999. The use of sighting data to analyze the Iberian lynx habitat and distribution. Journal of Applied Ecology 36: 812-824.

Pedigo L.P., Hutchins S.H., Higley L.G. 1986. Economic injury levels in theory and practice. Annual Review of Entomology 31: 341-368.

Perry J.N., Liebhold A. M., Rosenberg M. S., Dungan J., Miriti M., Jakomulska A., Citron-Pousty S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. Ecography 25: 578-600.

Pywell R.F., Warman E.A., Hulmes L., Hulmes S., Nuttall P., Sparks T.H., Critchley C.N.R., Sherwood, A. 2006. Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. Biological Conservation 129 : 192–206.

Rader R., Edwards W., Westcott D.A., Cunningham S.A., Howlett B.G. 2013. Diurnal effectiveness of pollination by bees and flies in agricultural Brassica rapa: Implications for ecosystem resilience. Basic and Applied Ecology 14: 20-27

Reinhardt K., Kohler G., Maas S., Detzel P. 2005. Low dispersal ability and habitat specificity promote extinctions in rare but not in widespread species: the Orthoptera of Germany. Ecography 28: 593-602.

Ricci P., Bui S., Lamine C. 2011. Repenser la protection des cultures – Innovations et transition. Editions Quae, Versailles, France.

Richards O. W., Waloff M.A., Waloff A.1954. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. Anti-Locust bulletin 17.

Robinson R.A., Sutherland W.J. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology 39: 157– 176.

Ronce O. 2007. "How does it feel to be like a rolling stone? Ten question about dispersal evolution". Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 38: 231-253.

Roscher C., Schumacher J., Lipowsky A., Gubsch M., Weigelt A., Pompes, S., Kolle O., Buchmann N., Schmid B., Schulze E.D. 2013. A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity-productivity relationships over 7 years in experimental grasslands . Perspectives in plant ecology evolution and systematics 15: 139-149.

Rzanny M., Voigt W. 2012. Complexity of multitrophic interactions in a grassland ecosystem depends on plant species diversity. Journal of Animal Ecology 81: 614-627.

Sala O.E., Chapin F.S., Armestro J.J., Berlow E., Bloofield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A. 2000.Global biodiversity scenarios for the years 2100. Science 287:1770-1776.

Sarthou J.P., Fromage P., Genet B., Vinauger A., Heintz W., Monteil C. 2010. SYRFID vol. 4 : Syrphidae of France Interactive Data [On-Line URL : syrfid.ensat.fr].

Schaalje G.B., Butts R.A., Lysyk T.J. 1991. Simulation studies of binomial sampling: a new variance estimator and density predictor, with special reference to the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). Journal of economic Entomology 84: 140-147.

Schaffers A.P., Raemakers I.P., Sykora K.V., Ter Braak C.J.F. 2008. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. Ecology 89: 782-794.

Schmelzer K. 1970. The cause of curly mosaic in sunflowers. Narichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzdienstes 24:1-5.

Schowalter T.D. 2013. Insects and sustainability of Ecosystem Services. CRC Press, Boca Raton, USA.

Sciences 2013. Special section Smarter Pest Control, 341: 731.

Sebillotte M. 1980. The role of grasslands in crop rotations. Fourrage 83, 79–124.

Spehn et al 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulation in European grasslands. Ecological monographs 75: 37-63

Speigh M.C.D., Castella E. 2001. An approach to interpretation of lists of insects using digitised biological information about the species. Journal of Insect Conservation 5 : 131-139.

Tatin L., Dutoit T., Feh C. 2000. Impact of pasture grazing by Przewalski horses on Orthopteran population. Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie) 55 : 241-261.

Taupin P., Palluault M., Collin F., Garrigues O. 1999. Une lutte précoce systématique contre le puceron vert du pois, Acyrthosiphon pisum Harris, est-elle justifiée ? In ANPP, Ed., 5ème Conférence internationale sur les ravageurs en agriculture, Montpellier (FRA), 07-09 Dec. 1999, tome 2, 575-579.

Taylor L.R. 1961. Aggregation, variance and the mean. Nature 4: 732-735.

Tilman et Downing 1994. Biodiversity and stability in grasslands. Nature 367: 363-365.

Tobin P.C. 2004. Estimation of the spatial autocorrelation function: consequences of sampling dynamic populations in space and time. Ecography 27: 767-775.

Tscharntke T., Greiler H.J. 1995. Insect communities, grasses and grasslands. Annual Review of Entomology 40:535-558.

Tscharntke T, Rand T.A., Bianchi F. 2005. The landscape context of trophic interactions : insect spillover across the crop – non crop interface. Ann. Zoo Fen 42, 421-432.

Tscharntke T., Brandl R. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. Annual Review of Entomology 49:405-430.

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.

Turkington R. 1996. Intergenotypic interactions in plant mixtures. Euphytica 92:105-119.

Unsicker S.B., Oswald A., Köhler G., Weisser W.W. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. Oecologia 156, 313-324.

Uvarov B. 1977. Grasshoppers and locusts: a handbook of general acridology. Volume 2. University Press, Cambridge, UK.

Viaux, P., Bodet, J.M. Le Gall, A. 1999. Complémentarité herbe-cultures dans les rotations. Fourrages 160: 345–358.

Vickery J. A., Tallowin J. R., Feber R. E., Asteraki E. J., Atkinson P. W., Fuller R. J., Brown V.K. 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. Journal of Applied Ecology 38:647-664.

Wackernagel H. 1995. Multivariate geostatistics. An introduction with applications. Springer, Berlin, 256 pp.

Williams B.K., Nichols J.D., Conroy M.J. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, New-York.

Wilson J., A. Morris B. Arroyo S. Clark, Bradbury R. 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. Agriculture Ecosystems and Environment 75:13-30.

Wingerden W., Kreveld A., Bongers W. 1992. Analysis of species composition and abundance of grasshoppers (Orth., Acrididae) in natural and fertilized grasslands. Journal of Applied Entomology 113: 138-152.

Whittaker R.J., Trantis K.A. and Ladle R.J. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. Journal of biogeography 35:977-994.

Woodcock B. A., Westbury D. B., Tscheulin T., Harrison-Cripps J., Harris S. J., Ramsey A. J., Brown V. K., Potts S. G., 2008. Effects of seed mixture and management on beetle assemblages of arable field margins. Agriculture, Ecosystems and Environment 125: 246-254.