

Variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle biologique des pucerons du maïs

Nathalie Roullé^{(1)*}, Gérald Domon⁽²⁾ & Éric Lucas⁽³⁾

⁽¹⁾ Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP 8888, succ. Centre Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8, Canada.

⁽²⁾ Chaire en paysage et environnement, Faculté de l'aménagement, Université de Montréal, C.P. 6128, succ. Centre ville, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada.

⁽³⁾ Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP 8888, succ. Centre Ville, Montréal, Québec, H3C 3P8, Canada.

* E-mail: nathalieroulle@gmail.com; Tel: (+1) 514 274 8028; Fax: (+1) 514 987 4647

Reçu le 4 août 2014 et accepté le 10 octobre 2014.

La variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur la faune agricole est encore peu connue. Afin de déterminer si l'effet de la structure du paysage sur le contrôle biologique exercé conjointement par les prédateurs aériens et les parasitoïdes varie au cours de l'été, le ratio ennemis naturels/pucerons a été suivi en 2005 et 2006, dans 37 champs de maïs, de la fin juin à la mi-septembre. Parallèlement, une cartographie du paysage a été réalisée dans les secteurs de 500 m de rayon entourant chaque site d'échantillonnage. Une analyse en composantes principales (ACP) a tout d'abord permis de vérifier si le ratio ennemis naturels/pucerons restait élevé dans les mêmes champs durant toute la saison. Puis, grâce à une sélection de variables suivie d'une partition de la variation, l'effet des zones non cultivées et celui des cultures ont été comparés à chaque date d'échantillonnage. L'étude révèle que l'effet de la structure du paysage varie fortement au cours de l'été. En début d'été, seuls les habitats cultivés semblent influencer le contrôle biologique, alors que plus tard, les habitats non cultivés ont aussi une influence. Cette étude montre également que l'effet de la plupart des caractéristiques paysagères est temporaire au cours de la saison.

Mots-clés: variation intra-annuelle, composition paysage, configuration spatiale paysage, prédation, parasitisme.

The intra-annual variations in the effects of the landscape structure on the agricultural fauna are poorly known. To investigate if landscape structure effects on aphid biological control exercised by flying predators and parasitoids vary in the summer, natural enemies/aphids ratios were monitored, in 37 cornfields, from late June to mid-September in 2005 and 2006. Landscape composition and spatial configuration were characterized within a 500 m radius of each sampling site. First, a principal component analysis was performed to verify if the natural enemies/aphids ratios remain high in the same fields all the summer long. Then, to compare the noncrop and the crop habitats effects at each sampling dates, a variable selection procedure followed by variation partitioning were performed. The study revealed that the landscape structure effects vary during the summer. At the beginning of the summer, only crop habitats seem to influence the biological control of aphids whereas later in the summer, both crop and noncrop habitats have influence. In addition, the most influent landscape characteristics changed through the summer.

Keywords: intra-annual variation, landscape composition, landscape spatial configuration, predation, parasitism.

1 INTRODUCTION

La structure du paysage agricole joue un rôle déterminant dans la répartition de populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Maisonhaute *et al.*, 2010; Veres *et al.*, 2013) et influencerait également l'intensité du contrôle biologique de populations de ravageurs (Gardiner *et al.*, 2009; Rusch *et al.*, 2013). Pour les parasitoïdes, la présence de zones non cultivées influence fortement la survie des populations (Landis *et al.*, 2000) et favorise généralement le parasitisme des ravageurs (parasitisme de Lepidoptera, Homoptera, Coleoptera et Diptera: Kruess *et al.*, 2004; Veres *et al.*, 2013). Si l'effet de la structure du paysage sur le taux de parasitisme paraît bien établi, l'effet sur le taux de prédation reste encore peu connu. Néanmoins, d'après les premières études sur l'effet de la structure du paysage sur le taux de prédation, les zones non cultivées semblent également jouer un rôle important sur la prédation de ravageurs (prédation d'Hémiptera et Lepidoptera: Werling *et al.*, 2011; Rusch *et al.*, 2013). Ainsi, la présence de bois favoriserait la prédation des œufs de la noctuelle du chou, *Mamestra brassicae* (L. 1758) (Lepidoptera: Noctuidae) (Bianchi *et al.*, 2005) alors que la présence de cultures pérennes et celle de bordures de champs favoriseraient la prédation du puceron des céréales, *Rhopalosiphum padi* (L. 1758) (Hemiptera: Aphididae) (Ostman *et al.*, 2001).

Les paysages agricoles sont dynamiques (Domon *et al.*, 2007; Welch *et al.*, 2014). Au sein d'une même année, la qualité des différents types d'habitats qui les composent est en constante évolution (Burel *et al.*, 2005). En effet, la plupart des cultures sont des plantes annuelles, elles sont donc semées au printemps, croissent et fleurissent au cours de l'été puis sont récoltées en fin de saison. Pour leur part, même si les zones non cultivées sont des habitats pérennes, les ressources végétales qu'elles fournissent varient également en quantité et en qualité au cours de la saison. La variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur les populations a été mise en évidence chez des populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Allen *et al.*, 2009; Haenke *et al.*, 2009). Ainsi, dans les champs de coton, la présence d'œufs de noctuelles du coton, *Helicoverpa zea* (Boddie 1850) et *Heliothis virescens* (Fabricius 1777) (Lepidoptera: Noctuidae) est favorisée par la présence de maïs en juin, mais cet effet disparaît en juillet et août

(Allen & Luttrell, 2009). De la même manière, dans les champs de blé ainsi que leurs bordures, la présence et la diversité des syrphes (Diptera) augmentent avec la présence de culture à la mi-juillet alors que cet effet n'est pas constaté plus tôt ou plus tard dans la saison (Haenke *et al.*, 2009). Cependant, à notre connaissance, la variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle de ravageurs est encore peu connue.

Les pucerons du maïs (Hemiptera: Aphididae) causent des dommages aux cultures de céréales par la consommation de sève et la transmission de virus (Dixon, 1987). Ils sont connus pour se déplacer dans le paysage, car ils changent de plantes hôtes au cours de l'année. Trois des espèces les plus abondantes au Québec (*R. padi*, *Sitobion avenae* (Fabricius 1794) et *Metopolophium dirhodum* (Walker 1849)) hivernent sur des arbustes de la famille des rosacées ou sur des graminées (Blackman *et al.*, 2000) alors qu'une quatrième espèce (*Rhopalosiphum maidis* (Fitch 1856)) ne résiste pas au froid et émigre du sud chaque printemps (Richard *et al.*, 1994). Au printemps et en été, les pucerons du maïs se développent sur des graminées cultivées et non cultivées (Blackman & Eastop, 2000). Ils colonisent alors des cultures: champs de céréales et champs de foin contenant des graminées, mais aussi des zones non cultivées comme des bordures de champs, des pâturages et des friches. Plusieurs expérimentations en mésocosmes et en plein champ ont permis de mettre en évidence de fortes réductions des populations de pucerons en présence de leurs ennemis naturels (Costamagna *et al.*, 2008; Rusch *et al.*, 2013). Ces ennemis naturels peuvent se développer dans tous les habitats du paysage agricole, car la plupart des espèces sont polyphages (Völkl *et al.*, 2007). Cependant, les zones non cultivées sont reconnues comme des habitats déterminants, car une grande partie des ennemis naturels y passent l'hiver (Hodek *et al.*, 1996; Arrignon *et al.*, 2007) et une grande partie des adultes y trouvent le pollen et le nectar nécessaires à leur survie durant l'été (Völkl *et al.*, 2007; Lu *et al.*, 2014). D'après les études sur l'effet de la structure du paysage sur le contrôle des populations de pucerons du maïs, la pression de prédation augmenterait avec la densité en bordures et la proportion de cultures pérennes (Ostman *et al.*, 2001) alors que le parasitisme augmenterait avec la proportion de zones non

cultivées (Roschewitz *et al.*, 2005; Thies *et al.*, 2005). Cet effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons n'a toutefois été mesuré qu'une ou deux fois dans la saison. L'évolution de l'effet de la structure du paysage du semis jusqu'à la récolte du maïs n'est donc pas encore connue.

Notre étude vise à tester l'hypothèse suivante: les caractéristiques paysagères qui favorisent le contrôle biologique des pucerons du maïs exercé par les prédateurs aériens et les parasitoïdes varient durant l'été. Nous prédisons qu'en début d'été, l'intensité du contrôle biologique des pucerons dépend très fortement de la présence et de la configuration spatiale des zones non cultivées. En effet, en début d'été, les pucerons et les ennemis naturels colonisent les champs à partir de leur site d'hivernation qui sont, le plus souvent, dans des zones non cultivées (Hodek & Honek, 1996; Blackman & Eastop, 2000). En milieu et fin d'été, nous prédisons que l'intensité du contrôle biologique est influencée par la nature et la

configuration spatiale des zones non cultivées, mais aussi des cultures annuelles. En effet, alors que les zones non cultivées conserveraient une forte influence en raison du fait qu'elles permettent une meilleure survie des ennemis naturels en fournissant du pollen et du nectar aux adultes qui en consomment, les cultures annuelles auraient également un effet en raison des migrations d'ennemis naturels entre elles.

2 MÉTHODES

2.1 Site d'étude

Situé sur les basses terres du Saint-Laurent, à quelques dizaines de kilomètres au nord-est de Montréal, le sud du bassin versant de la rivière L'Assomption constitue un territoire représentatif des zones d'agriculture intensive du Québec (Figure 1: Ruiz *et al.*, 2005; Arrignon *et al.*, 2007).

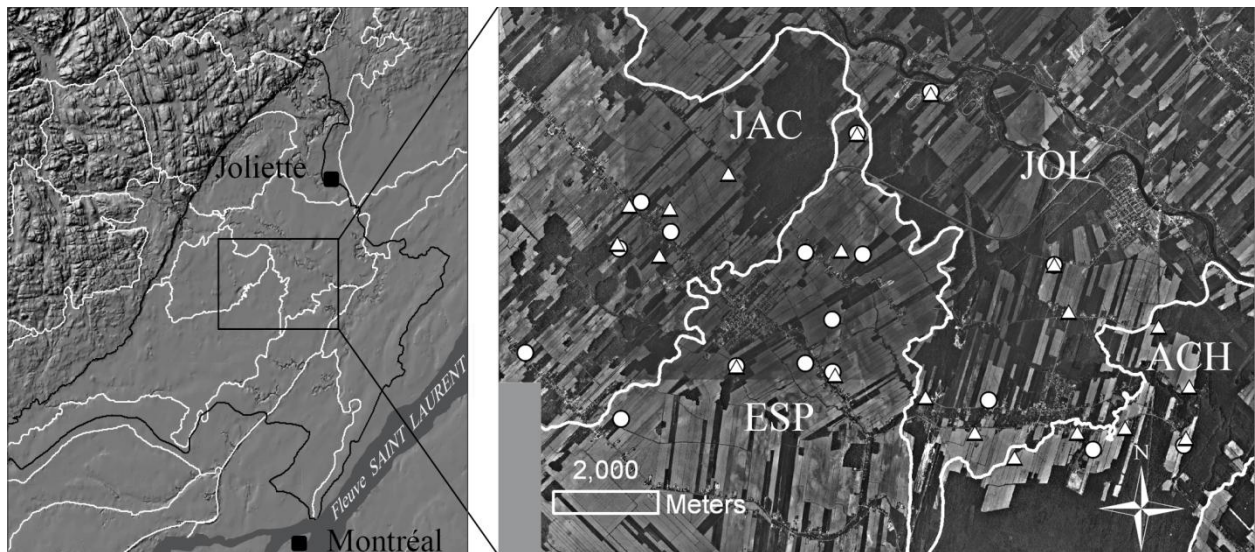


Figure 1: Localisation de la partie agroforestière du bassin versant de la rivière Assomption (ligne noire), des unités écologiques du CER (ligne blanche) et des zones d'échantillonnages. Les quatre unités écologiques du site d'étude sont: JAC: "les Monticules de Saint-Jacques", ESP: "la Plaine Saint-Esprit", JOL: "la Plaine de Joliette" et ACH: "la Terrasse l'Achigan-Ouareau". Les points sont les 17 zones d'échantillonnages de 2005 et les triangles, les 20 de 2006.

Les cultures dominantes y sont le maïs, le foin, le soya et les céréales. Dans le sud de ce bassin versant, quatre unités écologiques aux structures du paysage diversifiées (districts écologiques) ont été identifiées, sur la base de la classification écologique (CER: Cadre écologique de Référence; Beauchesne *et al.*, 1998) et d'une étude

préliminaire réalisée par Ruiz *et al.* (2008). La plaine de Saint-Esprit (ESP) est occupée par 62% de cultures annuelles et des champs de grande taille, le district des Monticules de Saint-Jacques (JAC), par 44% de cultures annuelles et des champs de taille moyenne, la plaine de Joliette (JOL), par 43% de cultures annuelles et des

champs de petite taille, et la terrasse l'Achigan-Ouareau (ACH) par 17% de cultures annuelles et des champs de petite taille. Parmi ces quatre districts écologiques, 17 zones d'échantillonnages ont été réparties en 2005 et 20 en 2006 (9 dans JAC, 12 dans ESP, 8 dans JOL et 8 dans ACH). Les zones d'échantillonnage sont toutes situées dans des champs de maïs grain. La distance minimale moyenne séparant les zones d'échantillonnage est de 1439 ± 646 en 2005 et de 1163 ± 429 en 2006. Enfin, la distance maximum entre les zones d'échantillonnages est de 13 km afin d'éviter les différences climatiques.

2.2 Échantillonnage dans les champs de maïs

Les populations de pucerons et d'ennemis naturels (prédateurs aériens et parasitoïdes) ont été suivies toutes les deux semaines, de la mi-juin à la mi-septembre en 2005 et 2006 (sept dates d'échantillonnage par an). L'échantillonnage a pris fin avant que les plants de maïs ne commencent à sécher. Les zones d'échantillonnage étaient de même taille (45 x 14 m) et localisées dans un coin du champ. Aucun échantillonnage n'était effectué à moins de 20 mètres des bordures afin d'éviter l'effet de bordure de champs. En raison de la répartition agrégative des pucerons dans les champs, un échantillonnage linéaire sur plusieurs rangs de maïs a été choisi (Fievet *et al.*, 2007). Les plants de maïs considérés étaient situés à une distance minimale de 5 m des autres plants échantillonnés et n'avaient jamais été inspectés auparavant. Pour chaque zone d'échantillonnage, la tige, les feuilles et les épis de 20 plants de maïs ont été inspectés pour dénombrer les pucerons et leurs ennemis naturels. Les stades immatures et adultes des pucerons ont été comptabilisés et identifiés grâce au guide de Blackman & Eastop (2000). Seuls les pucerons non momifiés par des parasitoïdes ont été comptabilisés. Pour les prédateurs, aériens seuls les individus des stades prédateurs ont été comptés: larves et adultes pour les coccinelles (Coleoptera: Coccinellidae) et les hémérobes (Neuroptera: Hemerobiidae); larves pour les chrysopes (Neuroptera: Chrysopidae), les cécidomyiies et les syrphes (Diptera: Cecidomyiidae et Syrphidae). Enfin, pour les parasitoïdes, les pucerons momifiés ont été dénombrés. Aucun insecticide n'a été répandu dans les champs de maïs pendant la durée de l'étude.

2.3 Variables environnementales

La structure du paysage a été mesurée dans chacun des 37 secteurs circulaires de 500 m de rayon, centrés sur les zones d'échantillonnage (17 en 2005 et 20 en 2006). Une cartographie de la zone d'étude a été réalisée sur la base de photographies aériennes (orthophotos de 1998, taille des pixels: 0,5 m) et d'observations directes. Notons que la proportion de zones non cultivées couvrant les 37 secteurs paysagers variait de 0 à 61% en 2005 et de 0 à 64% en 2006 ce qui garantit une forte variabilité de la structure du paysage entre ces secteurs. En raison de la rotation des cultures, les champs étudiés en 2005 et 2006 n'étaient pas les mêmes (sauf cinq champs). Cependant, les secteurs circulaires étudiés en 2005 et 2006 présentaient des compositions et des configurations spatiales comparables, car seule la diversité en type de cultures diffère significativement entre les deux années (plus grande diversité dans les secteurs circulaires de 500 m de rayon en 2005). L'échelle d'analyse considérée (500 m de rayon) présente l'intérêt d'être une échelle à laquelle les producteurs agricoles peuvent agir. C'est également une échelle à laquelle la structure du paysage influence les pucerons et les ennemis naturels car ils répondent à des échelles allant de 200 m à 3,5 km de rayon (Thies *et al.*, 2005; Gardiner *et al.*, 2009; Maisonhaute *et al.*, 2010).

La structure du paysage a été évaluée par des indices de composition du paysage (surface des différentes occupations du sol et diversité en habitats du paysage) et par des indices de configuration spatiale (arrangement spatial des éléments du paysage) avec l'aide des logiciels ArcGis® et FRAGSTATS® (McGarigal *et al.*, 2002; ESRI, 2003). Seules les occupations du sol qui représentent plus de 1% de la surface totale ont été considérées dans les analyses. Les habitats cultivés ont été caractérisés par huit variables: surfaces en maïs, en soya, en céréale (blé, orge ou avoine), en foin (graminées, trèfle ou luzerne), diversité des cultures (indice de Shannon, SHDI), taille moyenne des champs de maïs, forme moyenne des champs de maïs et distance moyenne entre les champs de maïs. Les habitats non cultivés ont été caractérisés par huit variables: surfaces boisées, en friches, en pâturages, densité en bordure de champs, diversité des habitats non cultivés (indice de Shannon, SHDI), taille moyenne des zones non cultivées, forme moyenne

des zones non cultivées et distance moyenne entre les zones non cultivées. Si la nature et le calcul des premiers indices vont de soi, précisons que l'indice de diversité des cultures (indice de Shannon) a été calculé en prenant en compte toutes les cultures, même celles qui occupent moins de 1% de la surface des 37 secteurs paysagers. La taille moyenne des champs, ou des zones non cultivées, est la moyenne de la taille des champs, ou zones non cultivées, qui sont présents dans les secteurs circulaires de 500 m de rayon. Pour sa part, l'indice de forme des taches d'habitats est égal au périmètre de la tâche d'habitat divisé par le périmètre minimum possible pour une tache d'habitat de même aire, mais la plus compacte possible (McGarigal *et al.*, 2002). Il ne varie pas avec la taille des habitats, au contraire du ratio périmètre/surface. Intuitivement, plus l'indice est grand et plus les champs de maïs ou les zones non cultivées présentent de bords (un champ de forme rectangle aura un indice de forme plus élevé qu'un champ de forme carrée) et donc de surfaces d'échange avec les autres habitats. La distance moyenne entre les champs de maïs ou entre les zones non cultivées est la distance euclidienne moyenne du plus proche voisin entre les champs de maïs ou entre les zones non cultivées; elle informe sur la possibilité d'échange entre ces habitats. Enfin, la densité en bordure de champs est la longueur totale de bordures de champs divisée par la surface totale en culture.

2.4 Analyse des données

Les analyses ont toutes été réalisées grâce au langage statistique R (R Development core team, 2011). Afin d'estimer l'intensité du contrôle biologique dans les champs de maïs, le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(\text{abondance en ennemis naturels} + 1) / (\text{abondance en pucerons} + 1)$. Le ratio ennemis naturels-pucerons a été calculé pour chaque champ et chaque date d'échantillonnage (somme des abondances de 20 plants). Une transformation logarithmique du ratio a permis de rendre les données normales. Ce ratio permet de prendre en compte le fait que le nombre de proies ou d'hôtes qu'un ennemi naturel est capable d'ingérer ou parasiter est limité (Holling, 1959). De fait, si ce ratio est élevé, l'intensité du contrôle est élevée alors que s'il est faible, l'intensité du contrôle est faible. Comme les zones d'échantillonnage n'étaient pas les mêmes en 2005 et 2006, les données des deux années ont été analysées

séparément. Précisons aussi que les données de la première date d'échantillonnage (22.06) n'ont pas été considérées dans la suite des analyses, car les pucerons avaient colonisé moins du quart de l'ensemble des champs. Par ailleurs, seuls les champs colonisés par les pucerons ont été considérés (deux champs non considérés pour le 06.07.2006 et un champ pour le 20.07.2006). Étant donné que les zones d'échantillonnage étaient proches les unes des autres et afin de vérifier l'indépendance des observations, la présence d'autocorrélation spatiale a été évaluée en utilisant le test de Moran sur les ratios ennemis naturels/pucerons (fonction Moran.I de la librairie ape). Les ratios ennemis naturels/pucerons du 17.08 présentent une corrélation spatiale en 2005 mais pas en 2006 ($I_{\text{obs}} = -0.15$, $I_{\text{the}} = -0.06$, $p > 0.01$). Aucune corrélation spatiale n'a été constatée pour les autres dates d'échantillonnage.

Afin de vérifier si le ratio ennemis naturels/pucerons restait élevé dans les mêmes champs durant toute la saison, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur la série temporelle des ratios ennemis naturels/pucerons (six dates d'échantillonnage) en utilisant la fonction RDA de la bibliothèque vegan de R. Puis, l'identification des caractéristiques paysagères qui influencent le ratio ennemis naturels/pucerons aux six dates d'échantillonnage a été réalisée par une sélection de variables sur le groupe des huit variables caractérisant les cultures puis sur celui des huit variables caractérisant les zones non cultivées (bibliothèque packfor, sélection progressive avec test de permutation basé sur 999 permutations, $p\text{-value} < 0.05$). Les variables caractérisant les cultures et celles caractérisant les zones non cultivées n'étant généralement pas indépendantes, la sélection de variables permet de retenir dans chacun de ces deux groupes uniquement les variables qui ont un effet significatif et indépendant. Par la suite, afin de comparer l'effet des cultures à celui des zones non cultivées pour chacune des dates d'échantillonnage, la variation du ratio ennemis naturels/pucerons entre les champs a été séparée entre celle due aux zones cultivées et celle due aux zones non cultivées grâce à une partition de la variation entre ces deux groupes de variables (fonction varpart de la bibliothèque vegan de R, voir Peres-Neto *et al.* (2006) pour la description de la méthode). Comme chacune des dates d'échantillonnage a été analysée séparément (une variable réponse par analyse), les analyses de

partition de la variation sont basées sur des régressions multiples. Notons qu'afin de réduire la colinéarité des variables au sein des groupes, seules ont été incluses dans les partitions, les variables préalablement sélectionnées. Pour finir, afin de vérifier si l'effet des variables sélectionnées était présent les deux années, pour chacune des variables sélectionnées une des deux années, le degré de son association avec le ratio ennemis naturels/pucerons (coefficient de détermination R^2) a été mesurée l'autre année. Cette mesure a permis de révéler les relations significatives masquées lors de la sélection de variables (colinéarité) ainsi que d'identifier les relations plus faibles ($0.05 < p < 0.1$).

Annexe: Fortes corrélations de Pearson entre une variable paysagère sélectionnée et les autres variables (variables paysagères, caractéristiques agronomiques et caractéristiques des champs). Seules les corrélations de plus de 0.80 sont indiquées.

Variabiles paysagères sélectionnées	Variabiles corrélées	Corrélation
2005 Surface boisée	Taille des zones non cultivées	0.87
Taille des zones non cultivées	Surface boisée	0.87
	Forme des zones non cultivées	0.81

3 RÉSULTATS

3.1 Dynamique des populations

En moyenne, 512 ± 1856 pucerons par date ont été trouvés dans les 37 champs de maïs (612 ± 1844 en 2005 et 427 ± 1868 en 2006). Ils occupaient en moyenne 34% des plants. Les espèces les plus abondantes étaient le puceron bicolore des céréales, *R. padi* (87,5% du nombre total de pucerons) et le puceron des céréales et du rosier, *M. dirhodum* (10,9% du nombre total de pucerons). Le puceron vert du maïs, *R. maidis* (1,1% du nombre total de pucerons) et le puceron des épis de céréales, *S. avenae* (0,5% du nombre total de pucerons) étaient moins abondants. En moyenne, 5.41 ± 10.09 ennemis naturels ont été trouvés par date dans les 37 champs de maïs; ils étaient 2,7 fois plus nombreux en 2005 qu'en 2006 (8.23 ± 13.74 en 2005 et 3.02 ± 4.04 en 2006). Les ennemis naturels occupaient en moyenne 20% des plants de maïs des champs. 92% des ennemis naturels sont des prédateurs et 8%, des parasitoïdes. Les familles les plus abondantes étaient les coccinelles (74% des ennemis naturels), les cécidomyies (9%), les chrysopes et les hémérobes (7%) et les syrphes

L'examen des corrélations a permis de vérifier la présence de fortes corrélations entre les variables sélectionnées et les autres variables paysagères, mais aussi avec les caractéristiques agronomiques des champs (rotation des cultures, résistance à la pyrale du maïs, tolérance à un herbicide, enrobage des semences avec un insecticide, type de contrôle des adventices, type de fertilisation, apport total d'azote et type de travail du sol) et les caractéristiques des champs (type de dépôt, taille des plants, précocité du développement du maïs et pourcentage de recouvrement en adventices). L'**Annexe** présente les variables fortement corrélées avec les variables paysagères sélectionnées (corrélation supérieure à 0.80).

(2%). Les espèces les plus abondantes de coccinelles étaient la coccinelle maculée, *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake 1943 (44% des ennemis naturels) et la coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* (Pallas 1773) (16%). Les abondances en pucerons et ennemis naturels ainsi que la proportion de plants occupés par ces insectes a fluctué pendant l'été: un premier pic d'abondance et d'occupation des plants a eu lieu fin juillet début août et un deuxième pic plus important, en fin de saison (**Figures 2a et 2b**).

Les ratios ennemis naturels/pucerons des champs ont varié de 0.0002 à 9 ennemis naturels par pucerons (0.004 et 9 en 2005; 0.0002 et 6 en 2006). Les valeurs les plus fortes (> 1 ennemis naturels par puceron) ont été atteintes lorsqu'il y avait moins de dix pucerons dans le champ alors que les valeurs les plus faibles (< 1 ennemi naturel pour 100 pucerons) ont été atteintes lorsqu'il y avait plus de 400 pucerons dans le champ. Les valeurs les plus faibles ont été observées à la fin du mois de juillet et en fin de saison (**Figure 2c**). Le ratio ennemis naturels/pucerons diminue avec l'abondance en pucerons (**Figure 3**; 2005: R^2 ajusté=0.85, $F=649.7$, $p<0.01$; 2006: R^2 ajusté=0.87, $F=901.2$, $p<0.01$).

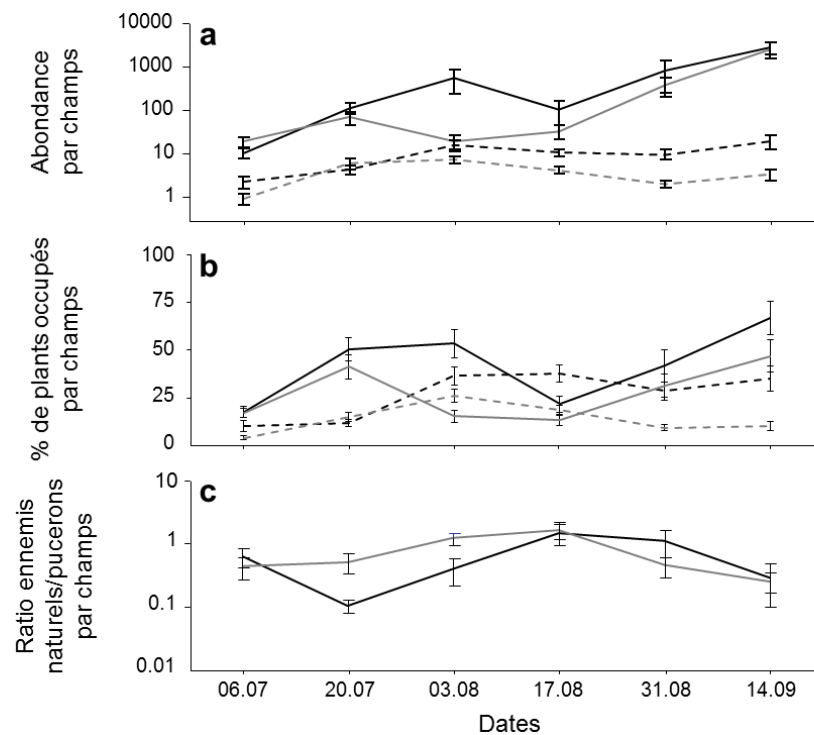


Figure 2: Dynamique des moyennes (\pm erreurs types) par champ (a) des abondances des populations de pucerons (ligne pleine) et d'ennemis naturels (ligne pointillée), (b) du pourcentage de plants de maïs qu'ils occupent et (c) du ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 (en noir) et 2006 (en gris). Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

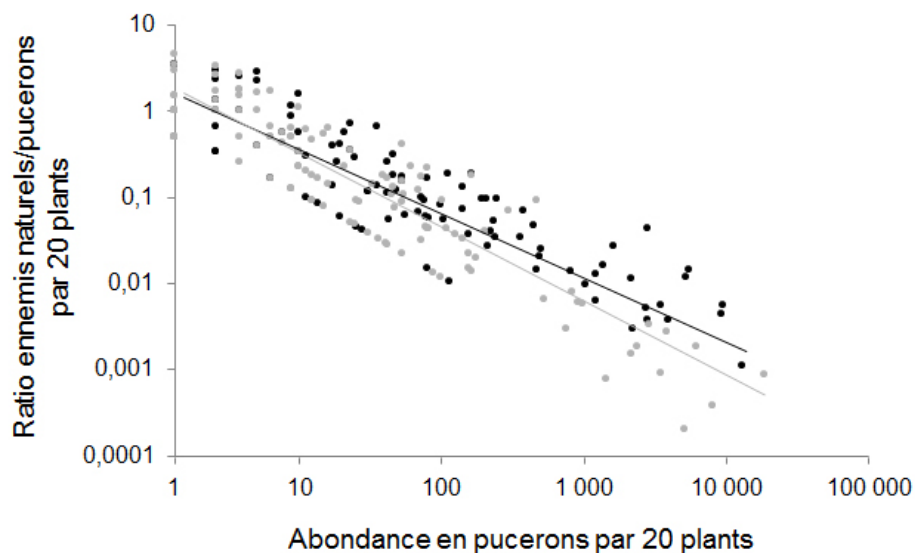


Figure 3: Relation du ratio ennemis naturels/pucerons avec l'abondance en pucerons en 2005 (noir) et 2006 (gris). Droite de régression: $p < 0.05$. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

3.2 Évolution temporelle de l'effet du paysage

Les deux premières composantes principales de l'ACP expliquent 78% de la variation du ratio ennemis naturels/pucerons des champs au cours de la saison en 2005 et 80% en 2006 (**Figure 4**). Les diagrammes de double projection des champs et des dates d'échantillonnage sur les deux

premiers axes de l'ACP montrent que la valeur du ratio varie entre les champs au cours des étés 2005 et 2006. En particulier, les champs dans lesquels le ratio est le plus élevé en début de saison ne sont pas les mêmes que ceux dans lesquels le ratio est élevé en fin de saison. Ces résultats suggèrent que les facteurs qui déterminent le ratio ennemis naturels/pucerons varient dans le temps.

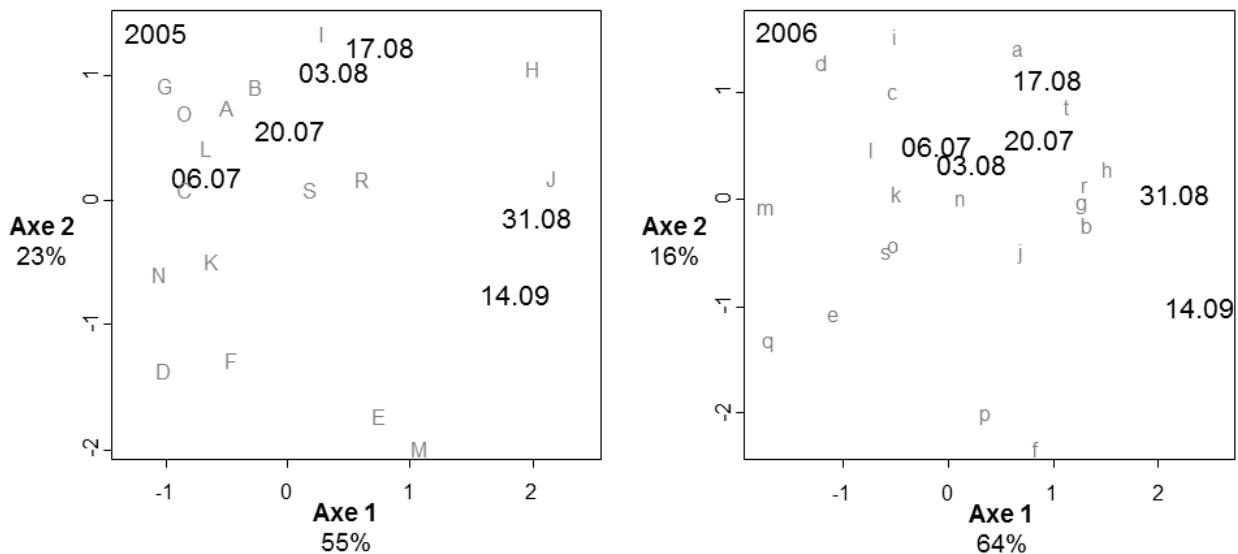


Figure 4: Diagrammes de double projection des champs (lettres) et des 7 dates d'échantillonnage sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales sur les ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 et 2006. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

Début de l'été (06.07 et 20.07)

Les habitats non cultivés n'influencent pas significativement le ratio ennemis naturels/pucerons (**Figure 5** et **Tableau 1**).

Au début de l'été, les variables caractérisant les cultures expliquent 25% de la variation du ratio ennemis naturels/pucerons le 06.07 en 2005, mais ne semblent pas avoir une influence significative en 2006. De fait, le ratio ennemis naturels/pucerons augmente avec la surface en céréales en 2005 (**Figure 6**). L'examen du coefficient de détermination de 2006 suggère que le ratio ennemis naturels/pucerons augmente également avec la surface en céréales en 2006,

mais que cette relation serait moins forte qu'en 2005 (**Tableau 2**, $R^2=0.15$, $F=3.33$, $p=0.09$).

Milieu de l'été (03.08 et 17.08)

Au milieu de l'été, les habitats non cultivés expliquent 33% de la variation du ratio ennemis naturels/pucerons le 03.08 en 2005 et 42%, le 17.08 en 2006. De fait, le ratio ennemis naturels/pucerons augmente avec la surface boisée en 2005 et diminue avec la surface en pâturages en 2006. D'après l'examen des coefficients de détermination, ces deux caractéristiques paysagères ne semblent avoir un effet sur le ratio ennemis naturels/pucerons qu'une année sur deux.

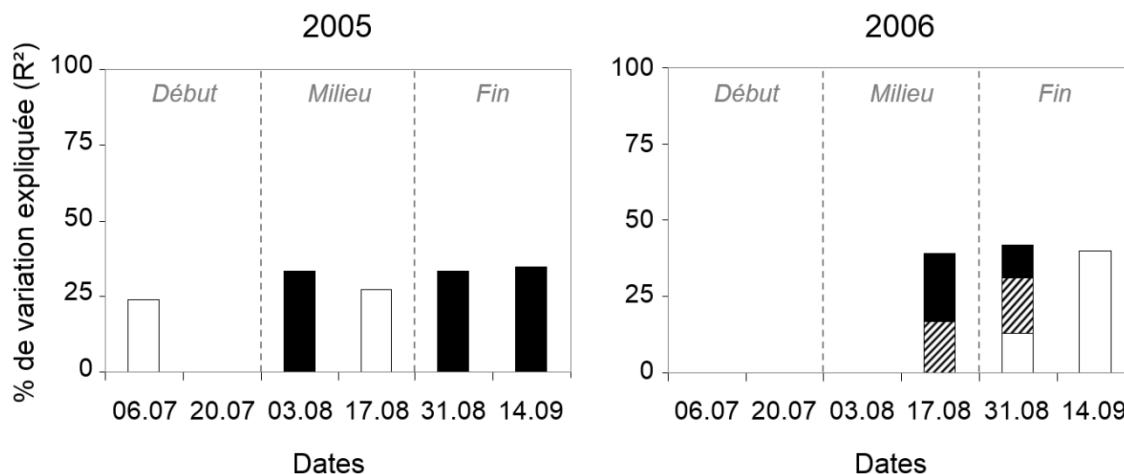


Figure 5: Analyses de partition de la variation des effets des zones cultivées (blanc), non cultivées (noir) et partagées entre ces deux types de zones (rayé) sur le ratio ennemis naturels/pucerons des champs aux six dates d'échantillonnage. Seules ont été incluses dans ces analyses les variables préalablement sélectionnées. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

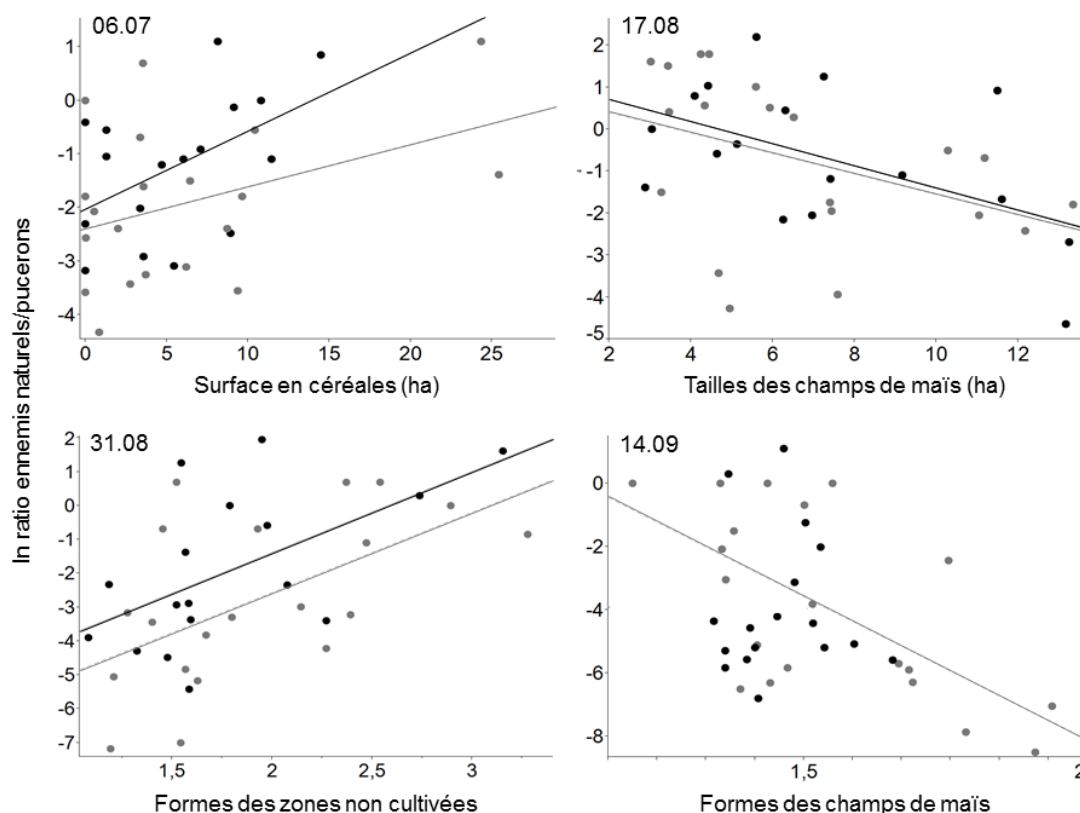


Figure 6: Relation du ratio ennemis naturels/pucerons avec la surface en céréales, la taille des champs de maïs, la forme des zones non cultivées et la forme des champs de maïs dans les secteurs de 500 m de rayon en 2005 (noir) et 2006 (gris). Droite de régression: $p < 0.05$. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

Tableau 1: Variables paysagères influençant le ratio ennemis naturels/pucerons à chacune des dates d'échantillonnage en 2005 et 2006. Ces variables ont été sélectionnées parmi les huit variables caractérisant les cultures et parmi les huit caractérisant les zones non cultivées (sélection progressive, $p < 0.05$). ES: erreur standard de la pente. CM: champs de maïs. ZNC: zones non cultivées. *n.s.*: aucune variable sélectionnée. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

	Zones cultivées					Zones non cultivées									
	ddl	F	slope	ES	p	R ² ajusté	ddl	F	slope	ES	p	R ² ajusté			
2005															
Début d'été	06.07	Surface en céréales	16	4.90	0.15	0.07	0.04	0.24	<i>n.s.</i>						
	20.07	<i>n.s.</i>							<i>n.s.</i>						
Milieu d'été	03.08	<i>n.s.</i>							Surface boisée	16	7.54	0.08	0.02	0.01	0.33
	08.17	Taille CM	16	5.48	-0.26	0.11	0.04	0.27	<i>n.s.</i>						
Fin d'été	08.31	<i>n.s.</i>							Surface en friches	16	7.46	0.61	0.22	<0.01	0.33
	09.14	<i>n.s.</i>							Taille ZNC	16	8.08	0.04	0.02	0.02	0.35
2006															
Début d'été	06.07	<i>n.s.</i>							<i>n.s.</i>						
	20.07	<i>n.s.</i>							<i>n.s.</i>						
Milieu d'été	03.08	<i>n.s.</i>							<i>n.s.</i>						
	08.17	Forme CM	19	4.58	-3.72	1.74	0.04	0.20	Surface en pâturages	19	13.18	-0.28	0.08	<0.01	0.42
Fin d'été	08.31	Forme CM	19	9.48	-6.21	2.02	<0.01	0.34	Forme des ZNC	19	8.45	2.37	0.81	<0.01	0.31
	09.14	Forme CM	19	11.85	-7.85	2.28	<0.01	0.40	<i>n.s.</i>						

Tableau 2: Coefficients de détermination (R^2) donnant une mesure du degré d'association entre les variables paysagères sélectionnées et le ratio ennemis naturels/pucerons à chacune des dates d'échantillonnage des deux années. Bois: Surface boisée, Fric: Surface en friches, Patu: Surface en pâturages, Tznc: Taille des zones non cultivées, Fznc: Forme des zones non cultivées, Céré: Surface en céréales, Tmai: Taille des champs de maïs, Fmai: Forme des champs de maïs. En gras: coefficients pour lesquels $p < 0.1$ (** : $p < 0.01$; * : $p < 0.05$; · : $p < 0.1$). Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

	Dates	Bois	Fric	Patu	Tznc	Fznc	Céré	Tmai	Fmai
2005	06.07	0.00	0.05	0.01	0.09	0.08	0.25 *	0.00	0.18 ·
	20.07	0.15	0.02	0.00	0.02	0.00	0.00	0.07	0.02
	03.08	0.33 *	0.10	0.00	0.16	0.13	0.00	0.15	0.03
	17.08	0.09	0.20 ·	0.03	0.10	0.06	0.04	0.27 *	0.00
	31.08	0.15	0.33 *	0.01	0.25 *	0.32 *	0.09	0.05	0.01
	14.09	0.15	0.13	0.01	0.35 *	0.20 ·	0.12	0.01	0.00
2006	06.07	0.01	0.01	0.03	0.03	0.00	0.15 ·	0.10	0.01
	20.07	0.00	0.01	0.04	0.00	0.06	0.05	0.05	0.17 ·
	03.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.01	0.07
	17.08	0.04	0.00	0.42 **	0.04	0.20 *	0.02	0.17 ·	0.20 *
	31.08	0.02	0.09	0.25 *	0.10	0.32 **	0.01	0.00	0.35 **
	14.09	0.01	0.04	0.08	0.13	0.14	0.01	0.00	0.40 **

Au milieu de l'été, les cultures exercent également une influence sur le ratio ennemis naturels/pucerons; elles expliquent 27% de la variation le 17.08 en 2005 et 20%, le 17.08 en 2006. Le ratio ennemis naturels/pucerons est plus élevé quand les champs de maïs sont petits en 2005 et quand ils sont de forme compacte en 2006. L'examen des coefficients de détermination suggère que ces deux caractéristiques du paysage influencent le ratio ennemis naturels/pucerons les deux années, car il augmente avec la taille des champs en 2006 ($R^2=0.17$, $F=3.64$, $p=0.07$) et quand les champs sont compacts en 2005 (07.06: $R^2=0.18$, $F=3.33$, $p=0.09$).

Fin de l'été (31.08 et 14.09)

À la fin de l'été, les habitats non cultivés exercent une forte influence sur le ratio ennemis naturels/pucerons le 31.08 et le 14.09 en 2005 (33% et 35% respectivement) et le 31.08 en 2006 (32%). Le ratio ennemis naturels/pucerons

augmente avec la surface en friches et la présence de larges zones non cultivées en 2005 tandis qu'il augmente avec la présence de zones non cultivées de forme complexe en 2006. D'après l'examen des coefficients de détermination, l'effet de la forme des zones non cultivées sur le ratio ennemis naturels/pucerons est également observé en 2005 ($R^2=0.32$, $F=7.05$, $p=0.02$). Toutefois, la surface en friches et la présence de larges zones non cultivées ne semblent pas avoir d'influence en 2006.

En 2006, ce sont les cultures qui influencent le plus le ratio ennemis-naturels pucerons (31.08: 34%; 14.09: 40%) alors qu'en 2005, elles n'ont pas d'effet significatif. Comme constaté en milieu de saison en 2006, les champs de maïs de forme compacte ont un effet positif sur le ratio ennemis naturels/pucerons

4 DISCUSSION

Notre étude révèle que l'effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons du maïs (ratio ennemis naturels/pucerons) varie fortement au cours de la saison et entre les années. En début d'été (06.07 et 20.07), contrairement à notre prédiction, la présence et la configuration spatiale des zones non cultivées ne semblent pas influencer l'intensité du contrôle biologique. Seule la nature des cultures influence fortement l'intensité du contrôle biologique (24%, le 06.07.2005). Plus tard dans la saison (03.08, 17.08, 31.08 et 14.09), en accord avec notre prédiction, la nature et la configuration spatiale des zones non cultivées et des cultures exercent une forte influence sur l'intensité du contrôle biologique (selon la date, zones non cultivées: 0 à 42%, cultures: 0 à 40%). Notons par ailleurs que la plupart des caractéristiques paysagères n'ont qu'un effet temporaire au cours de la saison. Seule l'influence de la forme des champs de maïs persiste pendant 6 semaines (3 dates d'échantillonnage).

Comme constaté dans d'autres études sur plusieurs années (Schmidt *et al.*, 2005; Noma *et al.*, 2010), l'effet de la structure du paysage sur les populations d'insectes agricoles varie fortement entre les années. Cette variation est très probablement due aux effets directs et indirects des changements inter-annuels de températures sur les insectes, mais aussi aux différences de structures du paysage entre les secteurs circulaires étudiés les deux années. De fait, d'année en année, si la composition et l'arrangement des zones non cultivées changent peu, en revanche la mosaïque des cultures change fortement. Il est donc quasiment impossible d'étudier des secteurs paysagers similaires deux années de suite. Dans notre étude, même si la différence entre les secteurs paysagers étudiés en 2005 et 2006 a été minimisée (seule la diversité en type de cultures diffère significativement), cette différence contribue vraisemblablement à la variabilité de nos résultats.

Des variations intra-annuelles de l'effet de la structure du paysage ont déjà été montrées sur des populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Allen & Luttrell, 2009; Haenke *et al.*, 2009). De telles variations ont aussi été mises en évidence sur le contrôle biologique de ravageurs par l'étude de Roschewitz *et al.* (2005) qui indique que la

structure du paysage influence le taux de parasitisme des pucerons des céréales en juillet, mais pas en juin. Cependant, jusqu'à maintenant, l'effet de la structure du paysage sur le contrôle de ravageurs n'a été mesuré qu'une ou deux fois par an. Dans notre étude, le suivi tout au long de l'été vient donc confirmer que l'effet du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons varie dans l'été. Cette variation intra-annuelle suggère que la quantité de ravageurs et d'ennemis naturels que les champs de maïs échangent avec les habitats présents dans les 500 m change au cours de l'été. Par ailleurs, le suivi de l'effet du paysage au cours de l'été révèle que les caractéristiques paysagères déterminantes peuvent fortement varier du début à la fin de la saison. De fait, les caractéristiques paysagères déterminantes changent à chaque date d'échantillonnage. Seule l'influence de la forme des champs de maïs persiste plus d'une date d'échantillonnage. Nos résultats rejoignent ceux de Goulson *et al.* (2010) selon lesquels l'influence de la structure du paysage dépend de la période de l'été. Ainsi, leur comparaison de l'effet du paysage à deux périodes de l'année a montré que le nombre de nids du bourdon *Bombus pascuorum* (Scopoli 1763) (Hymenoptera, Apidae) augmente avec la présence de boisés en mai-juin alors qu'il augmente avec la présence de jardins en juillet-août. Dans notre étude, les changements de caractéristiques paysagères déterminantes suggèrent que les habitats qui sont source de pucerons ou d'ennemis naturels pour les champs de maïs ne le sont généralement que de manière temporaire.

L'effet des zones non cultivées (boisés, friches, pâturages et bordures de champs) sur l'intensité du contrôle biologique varie fortement au cours de l'été. En effet, en début de saison, aucune influence significative des zones non cultivées n'a été montrée par notre étude alors qu'en milieu et en fin de saison, les zones non cultivées exercent une forte influence sur l'intensité du contrôle biologique. L'absence d'effet des zones non cultivées en début de saison est étonnante, car ces zones sont connues pour être des réservoirs d'ennemis naturels (Hodek & Honek, 1996; Arrignon *et al.*, 2007; Bianchi *et al.*, 2013;) qui leur permettent de coloniser les cultures à cette période de l'année (Wissinger, 1997; Roschewitz *et al.*, 2005). Nos résultats suggèrent donc que la majorité des ennemis naturels qui colonisent les champs ne proviendraient pas des zones non

cultivées dans les 500 m autour des champs, mais plutôt de zones non cultivées plus lointaines. De fait, en début d'été, la plupart des prédateurs sont connus pour effectuer des vols de migration qui leur permettent de coloniser des habitats à plusieurs kilomètres de leur site d'hivernation (Aubert *et al.*, 1976; Iperti, 1999; Canard *et al.*, 2001). Une hypothèse alternative serait qu'en début de saison, la localisation des zones non cultivées n'aurait qu'un effet temporaire sur la répartition des ennemis naturels, comme Honek (1982) l'a observé sur les coccinelles. Ainsi, après leur vol de dispersion, la plupart des ennemis naturels se disperseraient rapidement dans le paysage agricole et leur répartition ne serait déjà plus influencée au début du mois de juillet par la localisation de leur site d'hivernation. Au milieu de l'été, une forte diminution du nombre total de pucerons a lieu entre le 03.08 et le 17.08 en 2005 et entre le 20.07 et le 03.08 en 2006. Ce rapide déclin des populations de pucerons en milieu d'été est connu sur plusieurs plantes cultivées et non cultivées dans les régions tempérées et serait attribuable au contrôle exercé par les ennemis naturels, mais aussi à des changements dans la qualité des plants de maïs ou à des événements climatiques (changement de la photopériode, températures élevées) (Karley *et al.*, 2004). À ce moment de l'été, les habitats non cultivés exercent une influence qu'ils n'avaient pas en début de saison, ce qui suggère des échanges d'individus entre ces habitats et les champs de maïs. La présence de boisés a alors un effet positif sur l'intensité du contrôle biologique alors que la présence de pâturages a un effet négatif. Cependant, l'influence de ces deux composantes paysagères n'a été observée qu'une année sur deux et nécessite donc d'être vérifiée par d'autres études. En fin d'été, le nombre de pucerons et d'ennemis naturels dans les champs de maïs augmente ainsi que le nombre de plants qu'ils occupent. Nos analyses révèlent qu'à cette période de l'année, les zones non cultivées de forme complexe (beaucoup de bords) favorisent le contrôle biologique des pucerons en 2005 et 2006. Le partage d'une plus grande surface d'échange des zones non cultivées avec les champs permettrait alors une meilleure colonisation des champs de maïs par les ennemis naturels et donc un meilleur contrôle des populations de pucerons. Enfin, nos résultats suggèrent un meilleur contrôle des pucerons dans un paysage avec beaucoup de friches ainsi que des zones non cultivées de grande taille. Toutefois, ces effets n'ont été

mesurés qu'en 2005 et n'ont pas été confirmés en 2006.

Les zones cultivées (maïs, soya, céréales et foin) influencent l'intensité du contrôle des pucerons par les ennemis naturels, pendant tout l'été. Cet effet varie au cours du temps. En début d'été, c'est la présence de cultures de céréales qui favorise le contrôle des pucerons en 2005 et 2006 ($p=0.09$ en 2006). Ce résultat serait dû à l'attraction des pucerons colonisateurs pour les champs de céréales. Comme le blé, l'avoine et l'orge sont des hôtes des pucerons du maïs (Blackman & Eastop, 2000), leur présence dans le paysage ferait en sorte qu'il y ait moins de pucerons qui colonisent les champs de maïs. Une hypothèse alternative serait que la présence de cultures de céréales faciliterait la colonisation des champs de maïs par les ennemis naturels, en début d'été. En effet, comme cela a été observé au nord-est des États-Unis, les cultures de céréales sont les premiers champs de grandes cultures à être colonisés par les coccinelles maculées (Maredia *et al.*, 1992; Nault *et al.*, 2000). Les céréales faciliteraient alors la colonisation des champs environnants par les ennemis naturels. Au milieu de la saison, les populations de pucerons ont diminué dans les champs de maïs. À cette période, c'est la taille et la forme des champs de maïs qui sont déterminantes. L'intensité du contrôle biologique est plus forte dans les secteurs paysagers composés de petits champs en 2005 et 2006 ($p=0.07$ en 2006). La présence de petits champs semble alors profiter davantage aux ennemis naturels qu'aux pucerons. Un effet positif des petits champs avait d'ailleurs été montré précédemment sur d'autres prédateurs (araignées et carabes) (Duelli *et al.*, 1989). Par ailleurs, l'intensité du contrôle biologique est plus forte dans les secteurs paysagers composés de champs de maïs de forme compacte (peu de bords relativement à la surface). À cette période de l'été (17.08), la colonisation par les pucerons est importante, car le nombre de plants qu'ils occupent augmente à nouveau. Il est donc probable que les faibles abondances de pucerons constatées dans les secteurs paysagers composés de champs de forme compacte soient dues à la faible colonisation par les pucerons ailés des champs de maïs qui présentent moins de bords de champ. En effet, les ailés du puceron bicolore des céréales sont connus pour coloniser préférentiellement les zones proches des bords de champs (Dean *et al.*, 1970; Klueken *et al.*, 2012)

probablement en raison de leur attraction pour les discontinuités visuelles que représentent ces bords (A'Brook, 1968). Pour finir, en fin de saison, dans un contexte où la densité et la répartition des pucerons augmentent dans les champs de maïs, la forme de champs conserve son influence sur l'intensité du contrôle biologique. Les champs de maïs dans les secteurs paysagers composés de champs de forme compacte (peu de bords) continuent alors à présenter un plus fort contrôle biologique. Le degré d'association s'accroît même avec le temps (R^2 de 20% le 17.08, de 34% le 31.08 et de 40% le 14.09) probablement en raison de nouvelles colonisations préférentielles des zones proches des bords de champs, mais aussi de la croissance des populations de pucerons.

En conclusion, notre étude montre que l'effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons du maïs varie fortement au cours de l'été et entre les années. De fait, l'influence relative des cultures et des zones non cultivées ainsi que les caractéristiques paysagères déterminantes changent au cours de l'été et entre les deux années de notre étude. Ces variations suggèrent que les mesures d'aménagements du paysage agricole dans le but de limiter les pertes de rendement dues aux ravageurs des cultures, doivent être établies de manière à favoriser le contrôle biologique des ravageurs lors des périodes de vulnérabilité des cultures.

5 REMERCIEMENTS

Nous remercions tous les agriculteurs qui ont accepté que notre étude soit menée dans leurs champs ainsi que le club agri-environnemental pour son aide bien appréciée. Nous remercions également Julie Ruiz et Bernard Estevez pour leurs apports au projet ainsi que Julie Maisonhaute, Karine Gauthier, Julie Bourgeault, Hugo Trottier, Noémie Charet-Bourdon, Olivier Castonguay, Daniel Balistic, Jennifer de Almeida, Simon Paradis et Maryse Desrochers pour leur aide sur le terrain. Cette recherche a été financée par le Fonds Québécois pour la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) du Ministère de la Recherche du Québec.

REFERENCES

- A'Brook J. (1968). The effect of plant spacing on the numbers of aphids trapped over the groundnut crop. *Annals of Applied Biology* **61**, p. 289-294.
- Allen K.C. & Luttrell R.G. (2009). Spatial and temporal distribution of heliothines and tarnished plant bugs across the landscape of an Arkansas farm. *Crop Protection* **28**(9), p. 722-727.
- Arrignon F., Deconchat M., Sarthou J.P., Balent G. & Monteil C. (2007). Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecological Modelling* **205**(3-4), p. 423-436.
- Aubert J., Aubert J.J. & Goeldin P. (1976). Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Bulletin de la Société entomologique Suisse* **49**, p. 115-142.
- Beauchesne P., Côté M.J., Allard S., Ducruc J.P. & Lachance Y. (1998). *Atlas écologique du bassin versant de la rivière l'Assomption. La partie des Basses Terres du saint Laurent*. Rapport d'expertise de la Direction de la conservation et du patrimoine écologique et environnement canada, Ministère de l'environnement et de la Faune du Québec, 42 p.
- Bianchi F., Schellhorn N.A. & Cunningham S.A. (2013). Habitat functionality for the ecosystem service of pest control: reproduction and feeding sites of pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* **15**(1), p. 12-23.
- Bianchi F.J.J.A., van Wingerden W.K.R.E., Griffioen A.J., van der Veen M., van der Straten M.J.J., Wegman R.M.A. & Meeuwse H.A.M. (2005). Landscape factors affecting the control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in brussels sprout. *Agriculture Ecosystems & Environment* **107**(2-3), p. 145-150.
- Blackman R.L. & Eastop V.F. (2000). *Aphids on the world's crops. An identification and information guide*. In Blackman R.L. & Eastop V.F., New York, John Wiley and Sons, 466 p.
- Burel F. & Baudry J. (2005). Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators* **5**(4), p. 305-313.
- Canard M. & Volkovich T.A. (2001). Outlines of lacewing development. In McEwen F.K., New T.R. & Whittington A.E. (dir.), *Lacewings in the crop environment* (p. 130-153). Cambridge university press, New York.
- Costamagna A.C., Landis D.A. & Brewer M.J. (2008). The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biological Control* **45**(3), p. 368-379.

- Dean G.J. & Luuring B.B. (1970). Distribution of aphids in cereal crops. *Annual Applied Biology* **66**, p. 485-496.
- Dixon A.F.G. (1987). Cereal aphids as an applied problem. *Agricultural Zoology Reviews* **2**, p. 1-57.
- Domon G. & Bouchard A. (2007). The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landscape Ecology* **22**(8), p. 1201-1214.
- Duelli P., Studer M. & Marchand I. (1989). The influence of the surroundings on arthropod diversity in maize fields. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* **24**(1-2), p. 73-76.
- ESRI (2003). ArcGis. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California.
- Fievet V., Dedryver C.A., Plantegenest M., Simon J.C. & Outreman Y. (2007). Aphid colony turn-over influences the spatial distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* over the wheat growing season. *Agricultural and Forest Entomology* **9**(2), p. 125-134.
- Gardiner M.M., Landis D.A., Gratton C., DiFonzo C.D., O'Neal M., Chacon J.M., Wayo M.T., Schmidt N.P., Mueller E.E. & Heimpel G.E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications* **19**(1), p. 143-154.
- Gardiner M.M., Landis D.A., Gratton C., Schmidt N., O'Neal M., Mueller E., Chacon J., Heimpel G.E. & DiFonzo C.D. (2009). Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions* **15**(4), p. 554-564.
- Goulson D., Lepais O., O'Connor S., Osborne J., Sanderson R.A., Cussans J., Goffe L. & Darvill B. (2010). Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival. *Journal of Applied Ecology* **47**(6), p. 1207-1215.
- Haenke S., Scheid B., Schaefer M., Tschardt T. & Thies C. (2009). Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *Journal of Applied Ecology* **46**(5), p. 1106-1114.
- Hodek I. & Honek A. (1996). *Ecology of Coccinellidae*. Netherland, Kluwer Academic Publishers, 464 p.
- Honek A. (1982). Factors which determine the composition of field communities of adult aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera). *Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie-Journal of Applied Entomology* **94**(2), p. 157-168.
- Iperti G. (1999). Biodiversity of predaceous Coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture Ecosystems & Environment* **74**(1-3), p. 323-342.
- Karley A.J., Parker W.E., Pitchford J.W. & Douglas A.E. (2004). The mid-season crash in aphid populations: why and how does it occur? *Ecological Entomology* **29**(4), p. 383-388.
- Klueken A.M., Simon J.C., Hondelmann P., Mieuze L., Gilabert A., Poehling H.M. & Hau B. (2012). Are primary woody hosts 'island refuges' for host-alternating aphids and important for colonization of local cereals? *Journal of Applied Entomology* **135**(5), p. 347-360.
- Kruess A., Eber S., Kluth S. & Tschardt T. (2004). Plant-Insect-Pathogen Interactions on Local and Regional Scales. *Ecological Studies* **173**, p. 155-173.
- Landis D.A., Wratten S.D. & Gurr G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* **45**, p. 175-201.
- Lu Z.X., Zhu P.Y., Gurr G.M., Zheng X.S., Read D.M.Y., Heong K.L., Yang Y.J. & Xu H.X. (2014). Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture. *Insect Science* **21**(1), p. 1-12.
- Maisonhaute J.E., Peres-Neto P. & Lucas E. (2010). Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **139**(4), p. 500-507.
- Maredia K.M., Gage S.H., Landis D.A. & Wirth T.M. (1992). Ecological observations on predatory Coccinellidae (Coleoptera) in southwestern Michigan. *Great Lakes Entomologist* **25**(4), p. 265-270.
- McGarigal K., Cushman S.A., Neel M.C. & Ene E. (2002). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts. Amherst, Massachusetts.
- Nault B.A. & Kennedy G.G. (2000). Seasonal changes in habitat preference by *Coleomegilla maculata*: Implications for Colorado potato beetle management in potato. *Biological Control* **17**(2), p. 164-173.
- Noma T., Gratton C., Colunca-Garcia M., Brewer M.J., Mueller E.E., Wyckhuys K.A.G., Heimpel G.E. & O'Neal M.E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology* **39**(1), p. 31-41.

- Ostman O., Ekbom B. & Bengtsson J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology* **2**(4), p. 365-371.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006). «Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions». *Ecology* **87**(10), p. 2614-2625.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Richard C. & Boivin G. (1994). *Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada*. Ottawa, Société canadienne de phytopathologie et la Société d'entomologie du Canada, 590 p.
- Roschewitz I., Hucker M., Tschardt T. & Thies C. (2005). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment* **108**(3), p. 218-227.
- Roschewitz I., Thies C. & Tschardt T. (2005). Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agriculture Ecosystems & Environment* **105**(1-2), p. 87-99.
- Ruiz J. & Domon G. (2005). Paysages de l'agriculture en mutation. In Poullaouec-Gonidec P., Domon G. & Paquette S. (dir.) *Paysages en perspective* (p. 47-97). Montréal, Presse de l'Université de Montréal.
- Ruiz J., Domon G., Lucas E. & Côté M.-J. (2008). Vers des paysages multifonctionnels en zone d'intensification agricole : une recherche interdisciplinaire au Québec (Canada). *Revue Forestière Française* **60**, p. 589-602.
- Rusch A., Bommarco R., Jonsson M., Smith H.G. & Ekbom B. (2013). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* **50**(2), p. 345-354.
- Schmidt M.H. & Tschardt T. (2005). Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography* **32**, p. 467-473.
- Thies C., Roschewitz I. & Tschardt T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**(1559), p. 203-210.
- Veres A., Petit S., Conord C. & Lavigne C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **166**, p. 110-117.
- Völkl W., Mackauer M., Pell J.K. & Brodeur J. (2007). Predators, parasitoids and pathogens. In van Emden H. & Harrington R. (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 187-234). Harpenden, UK : CABI.
- Welch K.D. & Harwood J.D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy-pest interactions in a changing environment. *Biological Control* **75**, p. 18-27.
- Werling B.P., Meehan T.D., Robertson B.A., Gratton C. & Landis D.A. (2011). Biocontrol potential varies with changes in biofuel-crop plant communities and landscape perennality. *Global Change Biology Bioenergy* **3**(5), p. 347-359.
- Wissinger A.W. (1997). Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats : a template for biological control un annual crop systems. *Biological control* **10**, p. 4-15.

(50 réf.)