



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



Étude des Sphécides en grandes cultures dans la moitié nord de la France : caractérisation des communautés, évaluation du potentiel auxiliaire et mise en évidence des habitats favorables (Hymenoptera Ampulicidae, Crabronidae et Sphecidae)

Romain Le Divelec¹, Jean-David Chapelin-Viscardi¹, Bénédicte Laborie², Alain Larivière³ et Véronique Tosser⁴

¹ Laboratoire d'Eco-Entomologie, 5 rue Antoine-Mariotte, 45000 Orléans
ledivelec@laboratoireecootomologie.com ; chapelinviscardi@laboratoireecootomologie.com

² Bayer CropScience, 16 Rue Jean-Marie Leclair, CP 90106, 69266 Lyon cedex 09
benedicte.laborie@bayer.com

³ 220 rue Monseigneur Joseph-Foucard, 45160 Olivet - alain.lariviere45@orange.fr

⁴ Arvalis-Institut du Végétal, Station expérimentale, 91720 Boigneville - v.tosser@arvalisinstitutduvegetal.fr

Résumé. – L'agriculture concerne une part importante du territoire métropolitain français. Elle joue un rôle majeur dans l'évolution de la biodiversité et des services écosystémiques. Les Sphécides sont des Hyménoptères prédateurs dont le potentiel auxiliaire est évoqué depuis des décennies. Cependant, les connaissances sur ce groupe en milieu agricole sont extrêmement limitées. Cette étude a pour but de caractériser les communautés de Sphécides en grandes cultures par leur composition spécifique et par leur structure fonctionnelle afin d'identifier leur potentiel auxiliaire et les habitats qui leur sont favorables. Une campagne de piégeage par l'emploi de tentes Malaise a été menée sur six sites répartis dans la moitié nord de la France. Au total, 1176 individus et 86 espèces ont été capturés. Les Sphécides se révèlent diversifiés. Les communautés sont essentiellement composées d'espèces tolérantes et présentent une certaine similitude avec les communautés urbaines. La plupart des individus sont des prédateurs d'Homoptères et plus particulièrement de Pucerons. Les Sphécides aphidiphages constituent un groupe complémentaire des autres auxiliaires prédateurs de Pucerons connus (Syrphes, Coccinelles...). Ils nichent essentiellement en bordure de parcelle, dans la végétation des haies et des lisières de bois. L'aménagement des bordures de parcelles en faveur des Sphécides pourrait ainsi renforcer les populations d'aphidiphages et permettre à d'autres Sphécides, telles les espèces terricoles, d'exprimer un potentiel auxiliaire.

Mots clés. – Aculéates, Guêpes prédatrices, Organismes auxiliaires, Agriculture, Tentés Malaise.

Study of Sphecids Wasps in the Northern half France's arable crops: community characterisation, evaluation of pest control potential and favorable habitats identification

Summary. – Agriculture affects an important part of the French metropolitan territory. It plays a key role in biodiversity evolution and ecosystemic services. The Sphecicid Wasps are predatory Hymenoptera whose pest control potential is mentioned for decades. However, knowledge on this group in agricultural environment is extremely poor. This study aims to characterize the Sphecids communities on arable crops by their species composition and their functional structure and to identify their pest control potential and favorable habitats. A trapping campaign through the use of Malaise traps was conducted on six sites in the Northern half of France. In total, 1176 specimens and 86 species were captured. So Sphecids Wasps are

a diversified group. Communities are mainly composed of tolerant species which show some similarities with urban communities. Most specimens and species are predators of Homoptera and especially Aphids. Aphidophagous species constitute a complementary group of other Aphids predators (Hoverflies, Ladybirds...). The Sphecids Wasps mainly nest on the field's border in the vegetation of hedges and forest edges. The development of crop's edges for the Sphecids Wasps could strengthen aphidophagous populations and allow other Sphecids such as soil-dwelling species to express their pest control potential.

Keywords. – Aculeata, Predacious Wasps, Beneficial organisms, Agriculture, Malaise traps.

INTRODUCTION

Le milieu agricole, par les pratiques et par les modifications paysagères qu'il connaît depuis des décennies, est un acteur essentiel de l'évolution de la biodiversité et de ses services écosystémiques (ROBINSON & SUTHERLAND, 2002). Le fonctionnement des écosystèmes est à l'origine de nombreux services écologiques menacés et de première importance pour l'agriculture comme la régulation des ravageurs, la fertilisation des sols et la pollinisation (ALTIERI, 1999). Il est reconnu aujourd'hui la nécessité d'une agriculture s'appuyant davantage sur ces fonctions et processus écologiques afin de minimiser les impacts environnementaux (BOMMARCO *et al.*, 2013). La biodiversité est une composante vitale d'une agriculture durable et la pérennité des services écosystémiques repose sur sa conservation (LOVEJOY, 1995 ; CHAPIN *et al.*, 2000). La régulation des ravageurs est un enjeu essentiel de l'agro-écologie (MARTIN *et al.*, 2013). De ce fait, maintes études ont été et sont actuellement menées sur les organismes qualifiés d'auxiliaires de cultures, comme par exemple les Carabes ou les Syrphes (e.g. KROMP, 1999 ; HOLLAND & LUFF, 2000 ; BENNEWICZ, 2011). Cependant, de nombreux groupes d'insectes, potentiellement régulateurs, n'ont pas encore été suffisamment étudiés en milieu agricole.

Les Hyménoptères prédateurs sont des groupes d'importance fondamentale car ils seraient des agents de contrôle biologique efficaces (JANVIER, 1956 ; BOHART & MENKE, 1976 ; GAULD *et al.*, 1990). Les Sphécides en font partie ; ils comptent environ 400 espèces connues en France, regroupées en 3 familles distinctes : les Ampulicidae, les Sphecidae et les Crabronidae (BITSCH & LECLERCQ, 1993 ; MELO, 1999). Les Sphécides sont l'un des groupes d'Hyménoptères Aculéates dont la systématique et l'écologie sont les mieux connues (DAY, 1991). Il s'agit essentiellement de guêpes prédatrices, mais il existe des groupes cleptoparasites, ainsi que des genres aux mœurs proches des parasitoïdes koïnobiontes (BOHART & MENKE, 1976 ; O'NEILL, 2001). Les femelles adultes chassent des araignées et/ou des insectes pour alimenter leurs larves dans les nids. Les mœurs alimentaires de ce groupe sont très variées avec des espèces plus ou moins spécialisées dans la chasse d'un ordre, d'une famille ou d'une espèce (BITSCH & LECLERCQ, 1993). L'écologie des larves et des imagos est très différente. Ces derniers sont notamment dépendants de la diversité végétale car ils se nourrissent essentiellement de jus sucrés et de proies dans une moindre mesure (JANVIER, 1956 ; DANKS, 1970 ; CORBET & BACKHOUSE, 1975 ; EBELING *et al.*, 2012). Environ la moitié des espèces nidifie dans le sol et l'autre moitié nidifie dans des substrats végétaux variés. Seuls les Sceliphronini construisent des nids de boue (BITSCH & LECLERCQ, 1993). Ils

constituent avec les autres Aculéates une faune parmi les plus menacées, fragilisée par les changements et l'intensification des usages des sols (GAULD *et al.*, 1990 ; DAY, 1991). La raison principale de leur déclin est la perte d'habitats possédant des sites de nidifications favorables et une ressource alimentaire suffisante (DANKS, 1971 ; GAULD *et al.*, 1990 ; SKIBINSKA, 1982, 1986a). Outre leur sensibilité aux changements de leur environnement, ils seraient de bons indicateurs de la biodiversité locale. Enfin, les Sphécides, de par leur comportement alimentaire, pourraient être des agents de biocontrôle de certains ravageurs. GAYUBO *et al.* (2005) ont proposé l'utilisation des Sphécides comme bio-indicateurs de l'état de la biodiversité en Europe.

De nombreuses observations *in natura* du comportement de chasse de ces guêpes et de la composition des rations alimentaires des larves indiquent chez certains Sphécides une consommation en grande quantité de Coléoptères, de Lépidoptères, de Thysanoptères, d'Orthoptères et surtout d'Homoptères nuisibles. Ces constats ont conduit plusieurs auteurs à évoquer un réel potentiel auxiliaire chez les Sphécides (JANVIER, 1956, 1960, 1961a ; DANKS, 1970, 1971 ; PULAWSKI, 1971 ; CHAUBET & PINAULT, 1987 ; CHAUBET, 1996). Bien que divers groupes présentent un intérêt potentiel, seuls les Crabronidae comportent des consommateurs d'Homoptères, dont des Pucerons. Une attention plus particulière a été portée aux Pemphredoninae composés essentiellement d'espèces consommatrices d'Homoptères et de Thysanoptères. Sous des conditions favorables, ils pourraient coloniser facilement les cultures et offrir une régulation efficace lors de pullulations de ravageurs (JANVIER, 1961a ; CORBET & BACKHOUSE, 1975). Les Pemphredoninae peuvent consommer une large gamme d'Aphidiens (Pucerons). Les femelles nidifieraient près des sources de nourriture et concentreraient leur chasse sur les colonies de Pucerons les plus abondantes (JANVIER, 1960, 1961a ; DANKS, 1970 ; CORBET & BACKHOUSE, 1975). Il s'agit de petites espèces aux distances de recherche de nourriture faibles (JANVIER, 1961a ; CORBET & BACKHOUSE, 1975). De plus, DANKS (1971) associe aux espèces à faible dispersion un pattern de nidification agrégatif. De telles espèces s'installeraient préférentiellement près du «nid parent» et peuvent réutiliser les anciens nids (JANVIER, 1956, 1961a ; CORBET & BACKHOUSE, 1975). Ces observations indiquent une fidélité au site ainsi qu'une action localisée et contrôlable de ces populations de petits aphidiphages (JANVIER, 1956, 1961a).

Les grandes cultures représentent 45,4% du sol cultivé et occupent ainsi une grande partie du territoire français (Agreste France, 2014). Elles peuvent se définir comme les cultures céréalières, oléo-protéagineuses, industrielles (légumes), fourragères et sarclées sur des parcelles de plus de 20 hectares (INSEE en ligne). Les études européennes sur les Sphécides sont peu nombreuses et portent rarement sur le milieu agricole. Les Sphécides constituent pourtant des communautés tolérantes et adaptables avec une grande capacité de cohabitation avec l'Homme et ses activités (SKIBINSKA, 1986a, 1986b ; GAULD *et al.*, 1990). Les Sphécides sont adaptés pour exploiter les caractéristiques des environnements de transition et sont donc prédisposés à profiter des perturbations induites par certaines activités humaines (SKIBINSKA, 1986a, 1986b ; DAY, 1991 ; SHLYAKHTENOK & AGUNOVICH, 2001). Ces guêpes forment des communautés riches et abondantes dans les milieux post-agricoles, abandonnés et sujets aux successions secondaires (STEFFAN-DEWENTER & LESCHKE, 2003 ; SZCEPKO & KOWALCYK, 2004). Elles y bénéficient d'une plus grande disponibilité en éléments

boisés divers et d'habitats plus variés (SZCEPKO & KOWALCYK, 2004). Les communautés de guêpes sont ainsi très sensibles à la densité et la connectivité des éléments boisés d'un paysage. Les haies et les lisières pourraient constituer des habitats favorables au maintien des Sphécides dans un paysage agricole et pourraient favoriser localement leur action dans les parcelles (JANVIER, 1956, 1961a ; SCHÜEPP *et al.*, 2011).

Jusqu'à présent, les quelques études synécologiques portant sur divers milieux indiquent que le groupe des Sphécides aphidiphages ou plus généralement des prédateurs d'Homoptères est parmi les guildes trophiques les plus abondantes et diversifiées (SKIBINSKA, 1982, 1986a ; GONZÁLEZ *et al.*, 1998, 2003 ; GAYUBO *et al.*, 2000, 2004 ; BAÑOS-PICÓN *et al.*, 2007 ; VIEIRA *et al.*, 2013). Une étude préliminaire à ce projet, menée dans les régions Centre et Île-de-France, rapporte la présence d'une majorité d'espèces auxiliaires, de plus de 40% d'individus chasseurs d'Homoptères et souligne l'intérêt d'approfondir les connaissances sur ce groupe en milieu agricole (LARIVIÈRE *et al.*, 2012). Si de nombreux auteurs soulèvent le potentiel auxiliaire des Sphécides, le manque de connaissances sur l'écologie, la structure et l'impact des communautés de Sphécides en milieu agricole est flagrant (CORBET & BACKHOUSE, 1975 ; CHAUBET & PINAULT, 1987).

Cette étude vise à développer des connaissances sur les communautés de Sphécides dans les paysages de grandes cultures de la moitié nord de la France.

- L'objectif premier est de caractériser les communautés de Sphécides par leur composition spécifique et leur structure d'abondance-dominance.

- Une approche fonctionnelle des communautés est adoptée pour analyser le potentiel auxiliaire du groupe sur la base des habitudes alimentaires connues. Une réflexion approfondie sur les Sphécides aphidiphages est entreprise.

- Afin de mettre en avant les habitats essentiels au maintien des Sphécides, les modes de nidification des Sphécides collectés sont étudiés. Les communautés présentes à proximité d'éléments boisés sont comparées avec des communautés plus isolées afin d'évaluer l'influence de ces aménagements sur les assemblages de Sphécides et sur leur potentiel auxiliaire.

- Enfin, des conseils d'aménagements et de gestion des bords de parcelles sont apportés afin de favoriser localement les communautés de Sphécides.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

La récolte des données

La tente Malaise est considérée comme une excellente méthode d'échantillonnage des communautés de Sphécides (SHLYAKHTENOK, 2000 ; GAYUBO *et al.*, 2004). Il s'agit d'un piège d'interception aérien sensible à l'activité des organismes capturés et dont le fonctionnement dépend des capacités de dispersion des insectes volants (Figure 1). Le détail des emplacements est précisé pour chaque site en Annexe 1. L'expérimentation porte sur six exploitations de grandes cultures réparties dans la moitié nord de la France (Figure 2) : quatre Fermes de Références de Bayer

CropScience et deux sites d'expérimentation d'Arvalis-Institut du végétal. Sur chaque site, deux tentes Malaise ont été mises en place à au moins 500 mètres l'une de l'autre (entre 500 et 1275 mètres). Elles ont été placées sur des bandes enherbées en bordure de parcelles agricoles à proximité ou non de haies ou de lisières forestières. Ces éléments paysagers correspondent à des couloirs de vol potentiels dans lesquels la tente Malaise est orientée perpendiculairement à la ligne de vol. Les têtes des tentes Malaise contenaient des pots collecteurs remplis d'alcool à 70° pour la conservation des insectes. Ils étaient relevés une fois par semaine pendant 4 mois, généralement de mi-avril à mi-août. Selon les sites, les durées et les années de piégeage sont variables (Annexe 1).



Figure 1. À gauche : Tente Malaise sur une bande enherbée entre une parcelle de colza et de maïs (Houville-la-Branche, Eure-et-Loir). À droite : Tente Malaise sur une bande enherbée à proximité d'une haie (Treffendel, Ille-et-Vilaine).



Figure 2. Localisation des sites d'étude (carte tronquée de la France représentant approximativement la moitié nord).

Traitement des échantillons en laboratoire et classement des espèces

Chaque échantillon a été trié sous la loupe binoculaire. Les individus capturés par piégeage ont été conditionnés dans des piluliers étiquetés (code de la tente, date) contenant de l'alcool ménager à 70°. Les Sphécides ont été identifiés au rang spécifique dans la limite du possible à l'aide des faunes de France et de nouvelles publications parues depuis 2001, pour tenir compte des changements taxonomiques sur ce groupe (e.g. BITSCH & LECLERCQ, 1993, 2009 ; BITSCH *et al.*, 1997, 2001, 2007 ; NORÉN, 2000 ; SMISSEN, 2003 ; BITSCH, 2010). Pour chaque espèce, une guildes trophique a été attribuée, selon ses habitudes alimentaires (chasseurs d'Arachnides, de Coléoptères, de Diptères, d'Orthoptères...). Pour les chasseurs d'Homoptères, les familles consommées ont été précisées et chaque taxon a été désigné comme consommateur d'Homoptères Auchenorrhynches (Issidae, Cercopidae, Cicadellidae...), Psyllidés, Aphidiens ou polyphage s'il consomme plusieurs de ces groupes. Enfin, chaque espèce a été rattachée à un mode de nidification particulier en fonction des connaissances disponibles (terricoles, xylicole, rubicole, mixte, généraliste). Les Sphécides terrioles nichent dans le sol, dans les vieux murets de pierres, les murs de torchis... Les xylicoles au sens strict construisent leur nid dans le bois mort et/ou réutilisent d'anciens nids de xylophages. Les rubicoles au sens strict construisent leur nid dans les tiges et petits rameaux creux ou à moelle tendre. Les Sphécides à nidification mixte nichent dans toutes les cavités pré-existantes de la végétation. Elles sont à la fois xylicoles et rubicoles. Les généralistes correspondent aux Sphécides nichant indifféremment dans tous types de substrats, c'est-à-dire dans la végétation, dans le sol et dans d'autres substrats. Il s'agit notamment d'espèces établissant leur nid dans des cavités, interstices préexistants de toute nature (fissures, anciens nids dans le sol ou le bois, sous l'écorce...). Ces traits de vie ont été obtenus à l'aide d'une littérature diversifiée sur le sujet (JANVIER, 1960, 1961a, 1961b, 1962, 1977a, 1977b ; DANKS, 1970 ; JACOB-REMACLE, 1987 ; BITSCH & LECLERCQ, 1993 ; BITSCH *et al.*, 1997 ; BITSCH *et al.*, 2001 ; GONZÁLEZ *et al.*, 1998, 2003 ; GAYUBO *et al.*, 2000, 2004 ; SMISSEN, 2003 ; BAÑOS-PICÓN *et al.*, 2007 ; BITSCH, 2010 ; TISCHENDORF *et al.*, 2011 ; BWARS en ligne). Les prélèvements des tentes Malaise que nous étudions ici ont déjà fait l'objet d'une l'objet d'une précédente analyse qui ciblait cinq groupes d'auxiliaires. Ainsi, les Cantharides et Coccinelles (Coléoptères), les Chrysopes et Hémérobos (Neuroptères) et les Syrphes (Diptères) présents dans les relevés d'Erceville, Houville-la-Branche, Treffendel, Querrieu et Gerland ont été analysés antérieurement.

Analyse des données

Les comparaisons de moyennes ont été menées sous R 3.1.1. (R Development Core Team, 2008).

- **Caractérisation des communautés de Sphécides de grandes cultures**

Les moyennes par relevé des abondances et de la richesse spécifique des genres les plus abondants (abondance > 1% de l'abondance totale) ont été comparées à l'aide du test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de comparaison multiple avec correction de Holm pour identifier les différences significatives. Les abondances moyennes des espèces les plus abondantes ont été comparées de la même façon. Les abondances et richesses de ces classes ont été comparées par un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de comparaison multiple.

Les espèces ont été classées en 3 groupes selon leur ubiquité et leur abondance relative (e.g. BAÑOS-PICÓN *et al.*, 2007) afin d'identifier les plus courantes :

- les espèces dominantes (D) : il s'agit des espèces ubiquistes (présentes sur au moins 3 sites) dont l'abondance relative est supérieure à 5% de l'abondance totale.
- les espèces subdominantes (SD) : il s'agit des espèces ubiquistes dont l'abondance relative correspond à 1-5% de l'abondance totale.
- les espèces compagnes (C) : il s'agit des espèces qui ne peuvent être comprises dans les deux classes précédentes car elles sont localisées (présentes sur 1 ou 2 sites) ou leur abondance relative est inférieure à 1% de l'abondance totale.

- **La structure trophique des communautés de Sphécides et leur potentiel auxiliaire**

L'objectif est de mettre en évidence l'importance relative des différentes guildes trophiques. L'abondance et la richesse spécifique moyenne par relevé des guildes trophiques de Sphécides suffisamment abondantes (abondance > 1% de l'abondance totale) ont été comparées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de comparaison multiple. Les moyennes des abondances et des richesses spécifiques des différentes guildes consommatrices d'Homoptères ont été comparées de la même façon.

L'abondance moyenne et la richesse spécifique moyenne par relevé des Sphécides ont été comparées à celles d'autres groupes auxiliaires (Cantharides, Chrysopes, Coccinelles, Hémiérobies et Syrphes) étudiés sur les sites d'Erceville, de Houville-la-Branche, de Treffendel, Querrieu et de Gerland par un test de Kruskal-Wallis et de comparaison multiple. Les abondances et richesses en aphidiphages de ces groupes ont également été comparées.

- **Influence des éléments boisés et habitats utilisés par les Sphécides pour la nidification**

Le premier objectif est de comparer des communautés de Sphécides proches et isolées des éléments boisés du paysage. Pour cela, des sites présentant à la fois une tente à proximité et une tente à distance d'éléments boisés ont été choisis. Seuls trois sites, proches géographiquement, disposaient chacun d'une tente à proximité et d'une tente isolée d'un élément boisé (distante d'au moins 170 mètres d'un élément boisé) : Erceville, Houville-la-Branche et Boigneville. L'abondance moyenne et la richesse

spécifique moyenne des relevés ont été comparées entre les tentes à proximité et à distance d'un élément boisé par des tests de Mann-Whitney.

Le second objectif est de mettre en évidence les substrats de nidification utilisés par les Sphécides. L'abondance moyenne et la richesse spécifique moyenne par relevé associées aux différents modes de nidifications ont été comparées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de comparaison multiple. Les abondances relatives totales des différents modes de nidification utilisés ont été calculées pour chaque guildes trophique identifiée. Cette même information est précisée pour les différents chasseurs d'Homoptères. Les abondances des Sphécides aphidiphages utilisant différents substrats de nidifications ont été comparées à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de comparaison multiple.

RÉSULTATS

Composition spécifique et structure de dominance

Lors de l'étude, 199 relevés de tentes Malaise ont été analysés. Parmi ces relevés, 106 contenaient des Sphécides. 1176 Sphécides ont été recensés, correspondant à 86 espèces différentes (Annexe 2). Ces dernières se répartissent au sein de 28 genres. Les femelles de *Trypoxylon clavicerum* Lepeletier & Serville, 1828 et de *Trypoxylon kostylevi* Antropov, 1985 ne sont pas distinguables pour le moment (TISCHENDORF *et al.*, 2011). Les deux espèces sont présentes dans les relevés (LE DIVELEC *et al.*, 2015) et ont donc été groupées en un seul taxon, *Trypoxylon clavicerum/kostylevi* afin de simplifier l'analyse. La codification utilisée par la suite pour désigner les espèces est précisée en Annexe 2.

Sur les 28 genres présents, 10 ne sont représentés que par une espèce et 8 par deux espèces (Annexe 3). Les *Trypoxylon*, représentés par 8 espèces au total, ont un nombre moyen d'espèces rencontrées par semaine significativement supérieur à tous les autres genres ($p < 0,05$). En moyenne moins diversifié, le genre *Crossocerus* est au total le plus riche avec 14 espèces. Les autres genres aux diversités moyennes élevées sont les *Psenulus*, *Passaloecus*, *Didineis*, *Pemphredon* et les *Spilomena* qui se détachent visuellement (Figure 3). Ils ne sont pas significativement différents les uns des autres ($p > 0,05$). Chacun, pris individuellement, ne présente pas de différences significatives avec d'autres taxons moins diversifiés ($p > 0,05$).

Les *Psenulus* et les *Trypoxylon* sont les genres pour lesquels le plus d'individus ont été récoltés avec respectivement 315 et 257 spécimens, soit 48,7% de l'abondance totale (Annexe 3). L'abondance moyenne par relevé des *Trypoxylon* est significativement supérieure à celles de tous les autres genres ($p < 0,01$). Les *Psenulus*, dont l'abondance totale est supérieure à celle des *Trypoxylon*, constituent le genre à l'abondance la plus variable sur l'ensemble des relevés (Figure 4).

Les genres abondants et diversifiés en moyenne sont également les plus fréquents (Figure 5). Le genre *Trypoxylon* est de loin le plus fréquent. Les autres genres mentionnés précédemment se distinguent bien avec un saut remarquable entre le genre *Spilomena* et *Ectemnius*.

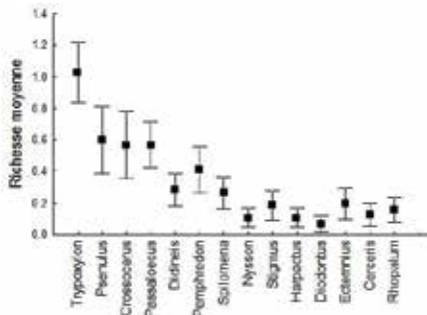


Figure 3. Richesses moyennes et intervalles de confiance (95%) des genres de Sphécidés les plus abondants (N=102 relevés).

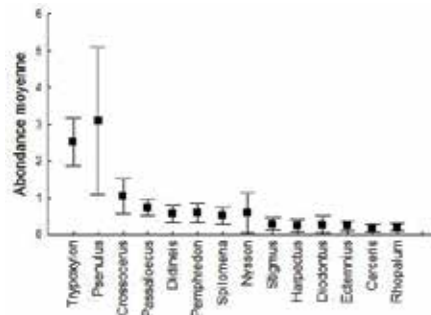


Figure 4. Abondances moyennes et intervalles de confiance (95%) des genres de Sphécidés les plus abondants (N=102 relevés).

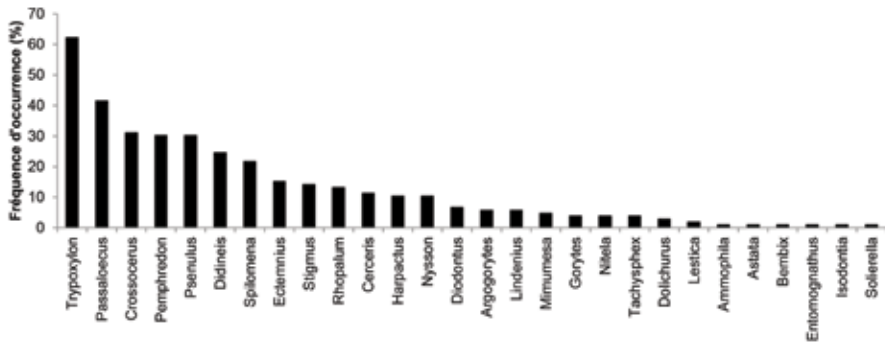


Figure 5. Fréquence d'occurrence de tous les genres de Sphécidés rencontrés dans les relevés (N=106 relevés).

Les analyses statistiques exercées au niveau spécifique n'ont pas permis la discrimination d'espèces plus ou moins abondantes. Seul le taxon *T. clavicerm/kostylevi* est en moyenne plus abondant que toutes les autres espèces ($p < 0,01$) (Figure 6). De la même façon que pour les genres, mis à part pour *T. clavicerm/kostylevi* qui est largement le taxon le plus fréquent, les fréquences d'occurrence des autres espèces sont proches (Figure 7).

Sur la base de leur abondance et de leur présence dans les 6 sites de l'étude, trois groupes d'espèces peuvent être distingués (Tableau I). Les espèces dominantes comptent deux taxons, *T. clavicerm/kostylevi* et *Psenulus pallipes* (Panzer, 1798) qui regroupent à eux seuls près de 30% de l'abondance totale. Les espèces subdominantes comptent 10 espèces et comptabilisent 24,6% de l'abondance totale. Enfin les espèces compagnes comprennent 73 espèces pour 45,4% de l'abondance totale. Au sein de ce groupe, 40 espèces ne sont représentées que par un ou deux individus. L'abondance des espèces compagnes et subdominantes est en moyenne supérieure à celle des espèces dominantes ($p < 0,05$). Le nombre d'espèces compagnes et d'espèces subdominantes par relevé est en moyenne supérieur à celui des espèces dominantes ($p < 0,01$).

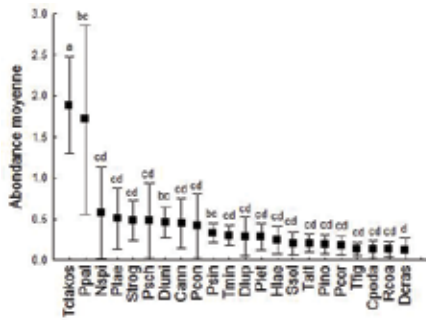


Figure 6. Abondances moyennes et intervalles de confiance des Sphécides les plus abondants (N=98 relevés). Les modalités marquées par des lettres différentes sont significativement différentes ($p < 0.05$).

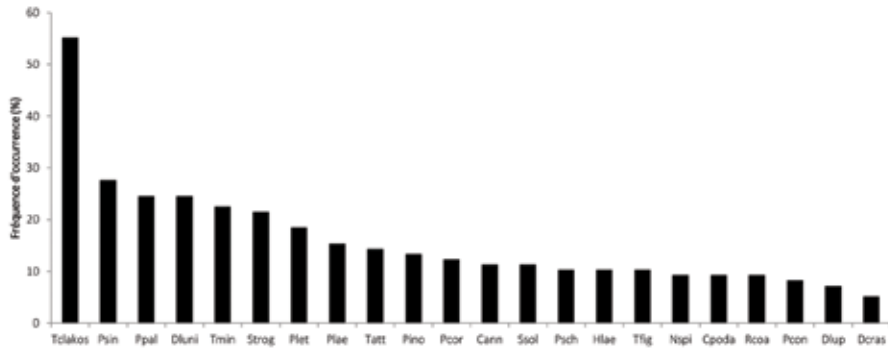


Figure 7. Fréquence d'occurrence des espèces de Sphécides les plus abondantes (N=98 relevés).

Taxons	Abondance relative (%)
DOMINANTES	2 espèces / 29,9% individus
<i>Trypoxylon clavicerum/kostylevi</i>	15,6
<i>Psenulus pallipes</i>	14,3
SUBDOMINANTES	10 espèces / 24,6% individus
<i>Spilomena troglodytes</i>	4
<i>Didineis lunicornis</i>	3,8
<i>Psenulus concolor</i>	3,5
<i>Passaloecus singularis</i>	2,8
<i>Trypoxylon minus</i>	2,5
<i>Pemphredon lethifer</i>	2,3
<i>Stigmus solskyi</i>	1,7
<i>Passaloecus corniger</i>	1,5
<i>Trypoxylon figulus</i>	1,4
<i>Crossocerus podagricus</i>	1,1
COMPAGNES	73 espèces / 45,4% individus
Voir Annexe 2	

Tableau I. Liste des espèces dominantes et subdominantes.

Structure trophique et potentiel auxiliaire

- La structure trophique générale

Au total, 12 guildes trophiques sont présentes. La guilde trophique la plus diversifiée est celle des chasseurs d'Homoptères, avec 31 espèces ($p=0,000$). Suivent les prédateurs de Diptères et d'Araignées dont les diversités moyennes sont statistiquement supérieures à celles des autres groupes ($p<0,01$) (Figure 8).

Les chasseurs d'Homoptères sont le groupe le plus abondant avec 55% de l'abondance totale ($p<0,05$). Les chasseurs d'Araignées représentent le deuxième groupe le plus abondant avec 22% de l'abondance totale ($p<0,001$). Les prédateurs de Diptères constituent le troisième groupe d'importance. Ces trois groupes ont une abondance moyenne supérieure à celle de tous les autres ($p<0,05$) (Figure 9).

Au sein des chasseurs d'Homoptères, trois groupes principaux sont consommés : les Aphidiens (Pucerons), les Auchenorrhynches (Cicadelles, Cercopes...) et les Psyllidés (Psylles). Les prédateurs d'Aphidiens sont en moyenne le groupe le plus diversifié et regroupent 17 espèces sur les 31 que compte les chasseurs d'Homoptères ($p=0,000$). Ils sont également les plus abondants et représentent 64% de l'abondance des chasseurs d'Homoptères ($p=0,000$). Ainsi, toutes guildes trophiques confondues, les Sphécides comptent 38% d'individus aphidiphages. Les chasseurs d'Auchenorrhynches représentent 15,6% des individus prédateurs d'Homoptères et sont en moyenne plus abondants ($p=0,000$) et diversifiés que les chasseurs de Psylles (13,3%) ($p=0,000$). *Crossocerus annulipes* (Lepeletier & Brullé, 1835) est le seul prédateur d'Homoptères généraliste qui a été rencontré. Il n'a été réellement abondant que sur le site de Querrieu.

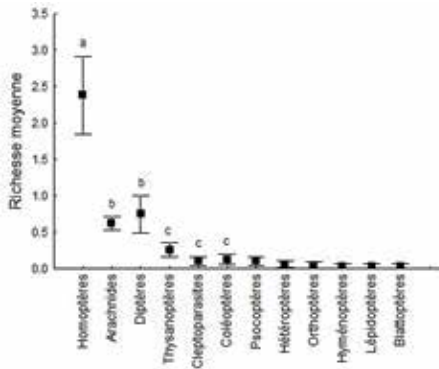


Figure 8. Richesses moyennes et intervalles de confiance (95%) des guildes trophiques (N=104 relevés). Les modalités marquées par des lettres différentes sont significativement différentes ($p<0,05$).

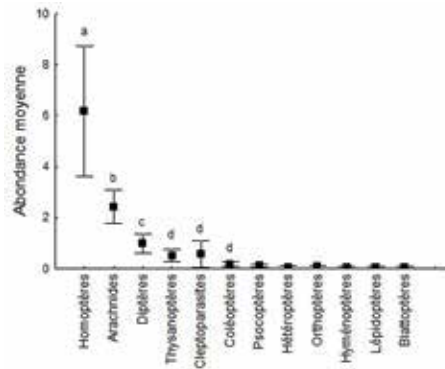


Figure 9. Abondances moyennes et intervalles de confiance (95%) des guildes trophiques (N=104 relevés). Les modalités marquées par des lettres différentes sont significativement différentes ($p<0,001$).

- Les Sphécides parmi les autres groupes auxiliaires

Les Sphécides aphidiphages sont présents de la mi-avril à la mi-août (fin de la période d'échantillonnage). Ils sont plus abondants au mois de juin et de juillet.

En comparant nos résultats à ceux obtenus pour d'autres groupes d'auxiliaires, il ressort que les Syrphes et les Sphécides sont les deux groupes les plus diversifiés avec 92 et 75 espèces (Tableau II). Les Syrphes sont le groupe en moyenne le plus abondant ($p=0,000$) et le plus diversifié ($p=0,000$). Ils sont suivis par l'ensemble des Coccinelles, Cantharides et Sphécides qui sont significativement plus abondants ($p=0,000$) et diversifiés que les Chrysopes et les Hémérobés ($p=0,000$).

Groupe	S	moyenne	p-value*	N	moyenne	p-value*
SYRPHES	92	5,5 ± 4	a	5064	30 ± 48	a
CANTHARIDES	15	1,2 ± 1,3	b	946	5,6 ± 11,6	b
COCCINELLES	28	1,4 ± 1,6	b	440	2,6 ± 3,9	b
SPHECIDES	75	2,6 ± 4,5	b	1025	6,1 ± 15,6	b
CHRYSOPE	8	0,22 ± 0,5	c	51	0,3 ± 0,7	c
HEMEROBES	4	0,15 ± 0,4	c	37	0,22 ± 0,6	c

* Les modalités dont les moyennes sont marquées par des lettres différentes sont significativement différentes (Test de Kruskal-Wallis ; $p<0,05$).

Tableau II. Diversité (S) et Abondance (N) de différents groupes auxiliaires.

En considérant uniquement les insectes aphidiphages, les Syrphes sont également le groupe le plus abondant ($p=0,000$) et le plus diversifié avec 48 espèces (Tableau III). Les Coccinelles, Cantharides et Sphécides ont des diversités globales proches. Cependant, les Coccinelles et Cantharides présentent en moyenne plus d'individus ($p=0,000$) et plus d'espèces aphidiphages dans les relevés que les Sphécides ($p<0,001$). Ces derniers sont plus abondants, plus diversifiés que les Chrysopes et Hémérobés ($p<0,01$). Parmi l'ensemble des groupes auxiliaires de nos relevés, les Sphécides ont une proportion d'individus aphidiphages de 38%. Cette proportion oscille entre 83% et 100% chez les autres groupes.

Groupe	S	moyenne	p-value*	N	moyenne	p-value*
SYRPHES	48	4,1 ± 3	a	4674	27,8 ± 47	a
CANTHARIDES	15	1,2 ± 1,3	b	946	5,6 ± 11,6	b
COCCINELLES	18	1,15 ± 1,3	b	369	2,2 ± 3,5	b
SPHECIDES	17	0,9 ± 1,8	c	391	2,3 ± 7,6	c
CHRYSOPE	8	0,22 ± 0,5	d	51	0,3 ± 0,7	d
HEMEROBES	4	0,15 ± 0,4	d	37	0,22 ± 0,6	d

* Les modalités dont les moyennes sont marquées par des lettres différentes sont significativement différentes (Test de Kruskal-Wallis ; $p<0,05$).

Tableau III. Diversité (S) et Abondance (N) des aphidiphages parmi différents groupes auxiliaires.

Nidification et localisation des Sphécides

- Influence des éléments boisés

Cette analyse porte sur 319 individus capturés sur 3 sites. Environ 90% des individus ont été contactés en bordure d'éléments boisés. De ce fait, le nombre de Sphécides capturés sur les bandes enherbées à proximité des lisières est en moyenne 9,5 fois plus élevé que sur les bandes enherbées isolées des éléments boisés ($p=0,000$). Sur les 45 espèces identifiées sur l'ensemble des 3 sites, seules 9 ont été trouvées sur les bandes enherbées isolées. De la même façon, le nombre d'espèces capturées près d'éléments boisés est significativement différent, en moyenne 7 fois plus grand ($p=0,000$).

- Les substrats de nidification

Les terricoles sont le groupe le plus diversifié avec 36 espèces au total. Les Sphécides mixtes, xylicoles et rubicoles ont une diversité d'ensemble proche avec, respectivement, 16, 16 et 11 espèces. Les généralistes comptent 5 espèces. Les Sphécides à nidification mixte sont en moyenne plus diversifiés que les autres ($p=0,000$), à l'exception des terricoles ($p=0,079$) (Figure 10). En général, l'ensemble des Sphécides nichant dans la végétation (M, R, X) est statistiquement plus diversifié que les Sphécides terricoles (T) et généralistes (G) avec respectivement, en moyenne, 2,75 et 10 fois plus d'espèces rencontrées par semaine ($p=0,000$).

Les Sphécides à nidification mixte regroupent près de 49% des individus capturés. Statistiquement, ce groupe a une abondance moyenne supérieure à celle de tous les autres ($p=0,000$), sauf des terricoles ($p=0,14$) (Figure 11). Pris dans leur ensemble, les Sphécides nichant dans la végétation constituent près de 74% des individus et sont en moyenne nettement plus abondants que les terricoles (21% des individus) et les généralistes (4,5% des individus) ($p=0,000$).

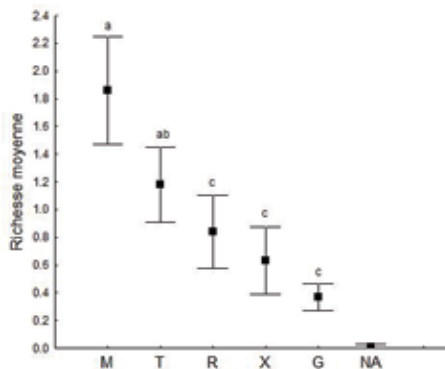


Figure 10. Comparaison des richesses spécifiques moyennes des différents groupes de nidifications (N=106 relevés) : Mixte (M), Terricoles (T), Rubicole (R), Xylicole (X), Généraliste (G), Inconnu (NA). Les modalités marquées par des lettres différentes sont significativement différentes ($p<0,05$).

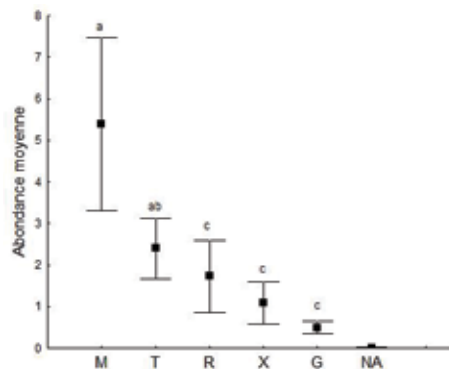


Figure 11. Comparaison des abondances moyennes des différents groupes de nidifications (N=106 relevés) : Mixte (M), Terricoles (T), Rubicole (R), Xylicole (X), Généraliste (G), Inconnu (NA). Les modalités marquées par des lettres différentes sont significativement différentes ($p<0,05$).

- Les substrats de nidification utilisés selon les guildes trophiques

Certains groupes tels les chasseurs de Thysanoptères nichent uniquement dans la végétation (M, R, X). Chez d'autres groupes, tels les chasseurs d'Araignées, d'Homoptères et de Diptères, la végétation est l'habitat principalement utilisé (Figure 12). La nidification dans les cavités préexistantes dans la végétation (nidification mixte) est majoritaire chez ces derniers, sauf chez les chasseurs de Diptères, qui utilisent surtout le bois mort. À l'inverse, de nombreux groupes, tels les cleptoparasites et les chasseurs de Coléoptères, sont exclusivement ou essentiellement composés d'espèces terricoles.

La plupart des chasseurs d'Homoptères nichent dans la végétation. Seuls les chasseurs d'Auchenorrhynches nichent essentiellement dans le sol (Figure 13). Ici, 97% des aphidiphages nichent dans la végétation. Ces derniers sont en moyenne beaucoup plus nombreux à nidifier dans les cavités préexistantes de la végétation (mixte) ($p < 0,01$). Les aphidiphages rubicoles sont le deuxième groupe le plus abondant ($p < 0,001$). Le sol et le bois mort sont les deux habitats comptant le moins d'aphidiphages.

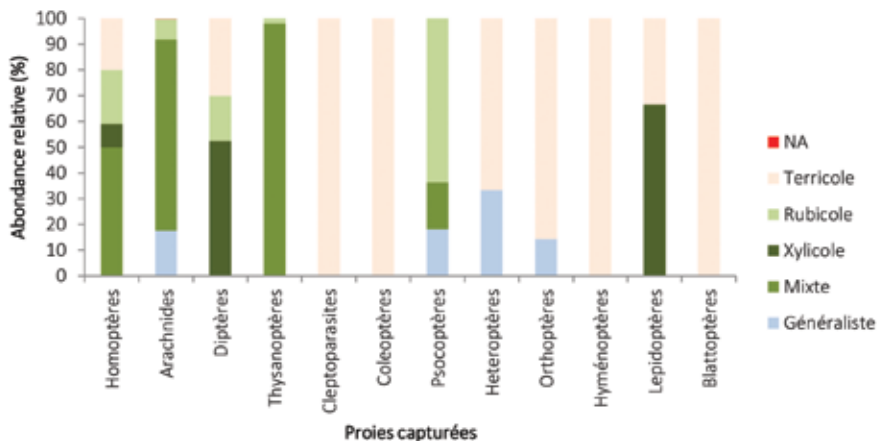


Figure 12. Abondance relative des différents modes de nidification au sein des guildes trophiques (N=1176 individus).

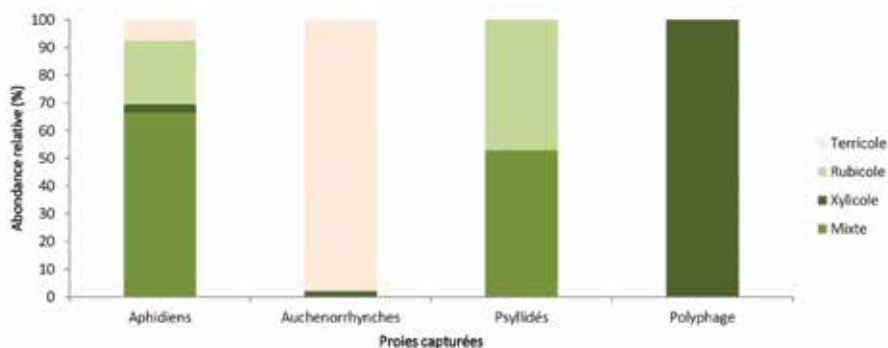


Figure 13. Abondance relative des différents modes de nidification au sein des chasseurs d'Homoptères (N=652 individus).

DISCUSSION

Composition des communautés de Sphécides en grandes cultures

- La composition spécifique

La mise en place de 12 tentes Malaise réparties dans la moitié nord de la France a permis de récolter 1176 individus. Au total 86 espèces ont été recensées ; il a été estimé que 99 à 106 espèces auraient pu être idéalement échantillonnées par l'intermédiaire de notre protocole (LE DIVELEC *et al.*, 2016). Les communautés de Sphécides semblent bien diversifiées dans les exploitations.

Les Crabroninae et les Pemphredoninae sont les sous-familles les plus largement représentées. Les classes d'espèces dominantes et subdominantes permettent de connaître les espèces les plus fréquentes en grandes cultures. Les deux taxons dominants, *T. clavicerum/kostylevi* et *P. pallipes*, ainsi que les 10 espèces subdominantes couvrent environ 55% de l'abondance totale. Le groupe des espèces compagnes est particulièrement abondant (45% des individus) et rassemble la plus grande partie des espèces rencontrées (73 espèces).

Sur l'ensemble des espèces détectées durant l'étude, 42 sont déjà connues des milieux agricoles conventionnels. Parmi celles-ci, nos taxons dominants et l'essentiel de nos espèces subdominantes ont été retrouvées régulièrement (GATHMANN *et al.*, 1994, STEFFAN-DEWENTER, 2002, ARCHER, 2003, SCHÜEPP *et al.*, 2011, LARIVIÈRE *et al.*, 2012 ; données non publiées). Seule *Didineis lunicornis* (Fabricius, 1798) n'y a pas été retrouvée car elle serait rare (BITSCH *et al.*, 1997, BWARS en ligne).

Le genre *Trypoxylon* semble constituer le genre dominant en grandes cultures tant par sa fréquence, son abondance que par le nombre d'espèces présentes en moyenne sur les sites. Il s'agit d'un genre abondant et dominant dans les milieux agricoles et les milieux urbains (SKIBINSKA, 1982 ; JACOB-REMACLE, 1987 ; GATHMANN *et al.*, 1994 ; STEFFAN-DEWENTER & LESCHKE, 2003). Les *Trypoxylon* sont toujours représentés par au moins deux ou trois taxons récurrents et souvent associés dans les relevés (*T. clavicerum/kostylevi*, *T. figulus*, *T. minus*). En l'état actuel de nos connaissances, le regroupement de *T. clavicerum* et *T. kostylevi* au sein du taxon *T. clavicerum/kostylevi* est inévitable. Dans les pays proches où les deux espèces sont connues, les mâles de *T. kostylevi* sont réputés pour être bien moins fréquents que ceux de *T. clavicerum* (SCHMID-EGGER, 2010 ; ESSER *et al.*, 2011). *T. clavicerum* serait donc vraisemblablement l'espèce dominante en grandes cultures. Il faut toutefois être vigilant car les abondances entre les deux sexes d'une même espèce peuvent être très différentes.

Les *Crossocerus*, *Psenulus*, *Passaloecus*, *Didineis*, *Pemphredon* et les *Spilomena* sont d'autres genres abondants et fréquents. Cependant, il existe une variation importante de leur richesse et de leur abondance entre les sites qui expliquerait l'absence de différences significatives entre ces genres et d'autres numériquement moins importants. Le genre *Psenulus* en est le meilleur exemple car il connaît la plus importante variation en constituant de 5,6% à 41,5% de l'abondance totale selon les sites et n'est dominant que sur l'exploitation de Querrieu. *Psenulus pallipes* est le deuxième taxon dominant en grandes cultures. Sous ce nom, deux espèces courantes

pourraient être confondues : *P. pallipes* et *Psenulus chevrieri* (Tournier, 1889). Le statut taxonomique de ce complexe n'est pas encore résolu en France et il n'existait pas de moyen de les distinguer de manière certaine au moment de l'étude (SCHMID-EGGER, 2016). *P. pallipes* est un taxon très courant en milieu agricole (GATHMANN *et al.*, 1994 ; STEFFAN-DEWENTER, 2002 ; ARCHER, 2003 ; LARIVIÈRE *et al.*, 2012). Il s'agit d'un taxon très tolérant qui devient particulièrement dominant dans des milieux très perturbés et pollués (SKIBINSKA, 1986b). C'est pourquoi il est souvent abondant dans les milieux urbains et qu'il représente par exemple 70% des Sphécides capturés dans un village abandonné de la région de Tchernobyl (SKIBINSKA, 1986a, 1986b ; SHLYAKHTENOK, 2007).

L'importante variabilité des autres genres assez fréquents ne permet pas de tirer de généralités sur leur place dans la communauté car le nombre de sites étudiés paraît trop faible. Toutefois, de par leurs abondances et diversités relativement remarquables, il serait bon de considérer les *Crossocerus*, *Psenulus*, *Passaloeus*, *Didineis*, *Pemphredon* et les *Spilomena* comme des genres potentiellement importants. Ces genres sont bien représentés parmi les espèces subdominantes et compagnes. Mis à part *D. lunicornis*, les espèces subdominantes sont des espèces communes et abondantes en France (BITSCH & LECLERCQ, 1993 ; BITSCH *et al.*, 1997, 2001).

- Analogie entre les communautés agricoles et urbaines

La plupart des genres et des espèces recensés sont également présents dans les communautés urbaines. Parmi l'ensemble des espèces contactées dans cette étude, au moins 65 sont déjà connues du milieu urbain. Toutes les espèces dominantes et toutes les espèces subdominantes à l'exception de *D. lunicornis* ont ainsi été retrouvées régulièrement en ville dans les parcs, jardins, cimetières et autres plates-bandes (JACOB-REMACLE, 1976, 1985, 1986, 1987 ; SKIBINSKA, 1982, 1986b ; PAULY, 1989 ; STANDFUSS & STANDFUSS, 2006 ; ARCHER, 2012, 2014 ; données non publiées). Elles ont également presque toutes été capturées via des tentes Malaise dans un village abandonné de la région de Tchernobyl (SHLYAKHTENOK, 2007).

Les communautés de Sphécides seraient abondantes dans les habitats modifiés et des assemblages particulièrement diversifiés ont déjà pu être observés dans des habitats à proximité d'agrosystèmes. La diversité et l'abondance de ces guêpes évolueraient positivement avec le degré de perturbation jusqu'à un certain seuil (SKIBINSKA, 1982, 1986a, 1986b). L'importance de ces communautés dans les milieux agricoles pourrait s'expliquer par la diversité fonctionnelle de ce groupe qui aurait de ce fait une grande capacité de colonisation et d'adaptation aux perturbations (SKIBINSKA, 1986a ; LUCK *et al.*, 2013). Cependant, il s'agit essentiellement de genres et d'espèces banales, donc largement répandues. Certaines sont déjà connues pour leur grande amplitude écologique et leur capacité à se maintenir dans les milieux anthropisés (SKIBINSKA, 1982, 1986a, 1986b). D'ailleurs, un grand nombre d'espèces de cette étude semble être régulièrement capturées dans des biotopes variés des régions limitrophes du Nord de la France (PAULY, 1989 ; SCHNEIDER & CARRIÈRES, 2004). Si ces assemblages semblent très diversifiés, le cortège d'espèces courantes (dominantes et subdominantes) est plus réduit. La dominance de quelques taxons est classique dans les agrosystèmes (LUDY & LANG, 2004). Il se peut que l'anthropisation de ces milieux

conduise à une simplification du peuplement. Les communautés de Sphécides en milieux urbains très perturbés sont déséquilibrées et seraient, à pression anthropique croissante, de plus en plus dominées par des espèces tolérantes et déjà abondantes dans la plupart des habitats (SKIBINSKA, 1986b). Les communautés de Sphécides urbaines et de grandes cultures sont toutes deux des communautés d'écosystèmes perturbés et anthropisés. Pour cette raison, leurs compositions peuvent sembler proches comme c'est le cas pour divers groupes d'Arthropodes (SATTler *et al.*, 2001). La banalité des assemblages de Sphécides, le nombre important d'espèces compagnes, le nombre restreint d'espèces abondantes et leurs similarités avec les assemblages de milieux urbains pourrait être des conséquences d'une homogénéisation biotique. Ce phénomène touche de nombreux groupes d'animaux et serait surtout lié à l'impact de l'Homme : pollution atmosphérique, développement des transports, urbanisation et culture intensive des terres (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999 ; SMART *et al.*, 2006).

La structure trophique des communautés de Sphécides en grandes cultures

Les proies principales des Sphécides

La structure trophique des communautés est composée de trois guildes trophiques principales :

- Les chasseurs d'Homoptères sont la gilde trophique dominante. Ils constituent 55% de l'abondance totale et 36% des espèces. Cette gilde est essentiellement composée de genres relativement abondants comme les *Psenulus*, *Passaloecus*, *Pemphredon* et *Didineis* entre autres.
- Les chasseurs d'Araignées constituent la deuxième gilde trophique d'importance avec près de 22% de l'abondance totale et 10% des espèces. Elle est représentée par le genre dominant des *Trypoxylon*.
- Les chasseurs de Diptères sont le troisième groupe d'importance. Il rassemble 9% des individus et est particulièrement diversifié (27% des espèces). Ils sont représentés par une majorité d'espèces compagnes peu fréquentes (*Crossocerus* et *Ectemnius* surtout).

D'après la littérature, les chasseurs d'Homoptères, d'Araignées et de Diptères apparaissent le plus souvent parmi les guildes les plus importantes, quel que soit l'environnement. Mis à part dans les environnements relativement ouverts et sableux, où les guêpes terricoles consommatrices d'Orthoptères peuvent être autant ou plus abondantes, les chasseurs d'Homoptères et de Diptères semblent constituer généralement les deux groupes principaux. Les chasseurs d'Araignées auraient des proportions variables selon les milieux et sembleraient être généralement bien moins abondants que les deux groupes précédents, notamment dans les milieux ouverts et sableux (SKIBINSKA, 1982, 1986a ; GONZÁLEZ *et al.*, 1998, 2003 ; GAYUBO *et al.*, 2000, 2004 ; SZCEPKO & KOWALCYK, 2004 ; BAÑOS-PICÓN *et al.*, 2007 ; VIEIRA *et al.*, 2013). Il est donc remarquable que, dans notre étude, les chasseurs de Diptères constituent une petite gilde tandis que les chasseurs d'Araignées sont particulièrement abondants.

Les ravageurs consommés par les Sphécides

Le rôle auxiliaire des Hyménoptères prédateurs et notamment celui des Sphécides est rarement considéré au même titre que d'autres auxiliaires « classiques » comme les Coccinelles et les Syrphes (CHAUBET, 1992). Il est le plus souvent absent des études et des ouvrages pratiques traitant des problématiques ravageurs-auxiliaires (e.g. RIEUX *et al.*, 1999 ; SENTENAC, 2011). Pourtant, en grandes cultures, la plupart d'entre eux consomment des Homoptères qui sont un groupe de ravageurs particulièrement nuisibles à toutes les plantes cultivées (BONNEMAISON, 1953 ; CANTOT & PHALIP, 1997 ; SENTENAC, 2011). Parmi ces chasseurs d'Homoptères, les aphidiphages représentent la majorité des individus (64%) et des espèces (55%). De plus, 15,6% des individus sont des guêpes terricoles consommatrices d'Auchenorrhynches comme les Cercopidae (Cercopes), les Cicadellidae, les Delphacidae et les Issidae (Cicadelles au sens large). Il s'agit de ravageurs qui peuvent transmettre des virus dommageables aux grandes cultures et aux vignes (BONNEMAISON, 1953 ; SENTENAC, 2011). Les chasseurs de Pysilles ont été réellement abondants (13,3%) sur le seul site de Querrieu, dans une tente située au bord d'une haie. Au vu du nombre limité de sites et de la variabilité des captures entre les tentes, il est difficile de savoir si cette observation est généralisable. Les Pysilles sont surtout dommageables aux arbres (arbres fruitiers, ormes, etc.) et sont principalement nuisibles en verger et non en parcelles céréalières. Il se pourrait donc que des arbres hôtes de Pysilles soient présents à proximité de la tente Malaise concernée, ce qui expliquerait l'abondance des Sphécides qui les consomment. Il est surprenant de constater que ces guêpes n'aient pas été évoquées dans les études de lutte par conservation contre le Pysille du Poirier entre autres (RIEUX *et al.*, 1999 ; DEBRAS & RIEUX, 2001).

Parmi les autres ravageurs consommés, se trouvent les Thysanoptères qui sont principalement nuisibles aux plantations de fleurs et de légumes, sous serres, en vigne et dans une moindre mesure en grandes cultures (BONNEMAISON, 1953 ; FRAVAL, 2006 ; SENTENAC, 2011). Cette guilda trophique est aussi plus particulièrement abondante sur le site de Querrieu. Enfin, une petite partie des Sphécides collectés consomment des Coléoptères Curculionidae (Charançons), Chrysomelidae (Altises), Bruchidae (Bruches) et Nitidulidae (Mélégèthes), qui sont tous des groupes potentiellement nuisibles aux cultures (BONNEMAISON, 1953). Presque tous ces Sphécides ont été capturés à Boigneville où les guêpes terricoles sont les plus abondantes et où de nombreuses parcelles de colza sont présentes.

Les Sphécides sont un groupe d'auxiliaires remarquable par le fait qu'ils peuvent potentiellement agir sur plusieurs groupes de ravageurs dans un même milieu. Aucun autre groupe de prédateurs ne dispose d'une gamme aussi variée d'auxiliaires spécialisés. Si l'action des Sphécides sur les Pucerons semble généralisée, leur action sur les autres ravageurs paraît plutôt variable selon les sites et dépendrait de facteurs locaux tels que la présence de proies et d'habitats favorables à la nidification.

Les Sphécides : des auxiliaires aphidiphages non négligeables

Les Sphécides aphidiphages sont présents de la mi-avril à la mi-août. Ils seraient ainsi actifs sur la même période que les autres groupes auxiliaires. Ils connaissent un pic d'activité en juin et juillet. Il n'est pas possible de préciser l'intégralité de la

période d'activité des Sphécides aphidiphages car l'échantillonnage a été stoppé à la mi-août. Il est admis que les Sphécides peuvent être contactés jusqu'à l'automne. Si l'échantillonnage s'était poursuivi nous aurions certainement trouvé des aphidiphages à des périodes plus tardives.

Divers Pemphredoninae et autres Crabronidae comptent plusieurs générations : une génération de printemps (nidification en juin-juillet), une génération d'été (nidification en août-septembre) et parfois une troisième génération automnale partielle (JANVIER, 1960, 1961a, 1962 ; DANKS, 1970). Le nombre de générations et leur importance dépendent du climat (DANKS, 1970 ; CORBET & BACKHOUSE, 1975). Le réchauffement climatique en cours est évidemment susceptible d'affecter la phénologie de ces espèces. Elles pourraient apparaître plus précocement et faire l'objet d'un plus grand nombre de générations.

Les Syrphes, Cantharides, Coccinelles et autres Neuroptères sont les groupes d'auxiliaires prédateurs aphidiphages les plus étudiés (e.g. MIGNON *et al.*, 2003 ; BURGIO *et al.*, 2006 ; BENNEWICZ, 2011). Dans leur ensemble, c'est-à-dire tout régime confondu, les Syrphes ont été le groupe le plus diversifié et, en moyenne, au moins cinq fois plus abondants que les autres groupes étudiés. Parmi ces groupes, les Sphécides apparaissent comme très diversifiés, aussi importants par l'abondance et la fréquence de leurs espèces que les Cantharides et les Coccinelles. Sur l'ensemble des Sphécides capturés, 38% sont des aphidiphages. Il s'agit de la plus faible proportion d'aphidiphages parmi les groupes auxiliaires étudiés. D'après nos résultats, les Sphécides représentent tout de même un groupe aphidiphage d'importance intermédiaire entre les deux familles de Coléoptères aphidiphages et les Neuroptères interceptés. La comparaison de différents groupes échantillonnés nécessite de prendre des précautions. Selon l'écologie, l'activité et la distribution spatiale d'un groupe, une méthode d'échantillonnage aura une efficacité variable. Cette inégalité se traduit par une distorsion de la vision d'une communauté et il est nécessaire de superposer les protocoles pour pallier ce problème (ROTH, 1971). Par exemple, les Syrphes sont de bons voiliers qui se dispersent beaucoup et ils pourraient ainsi être «sur-représentés». Les Syrphes, Cantharides et Coccinelles semblent bien représentés dans les diverses tentes Malaise, qu'elles soient isolées ou non d'éléments boisés. L'échantillonnage aurait pu désavantager les groupes localisés dans l'espace comme les Sphécides, qui n'étaient réellement présents que dans une tente sur deux sur chaque site (LE DIVELEC *et al.*, 2016). Il se peut que leur comportement et le caractère localisé de leurs populations soient l'explication. Nous avons d'ailleurs pu constater que, dans des milieux où les éléments boisés sont plus largement distribués (arboriculture), les Syrphes pouvaient être trois fois moins abondants que les Sphécides (données non publiées). Enfin, il convient de noter que les Neuroptères semblent ici anecdotiques, alors qu'ils peuvent être aussi localement et visuellement nombreux (CANARD *et al.*, 2015 ; observations personnelles).

L'activité des Sphécides femelles est essentiellement limitée à l'élaboration du nid et à la chasse. Le nid serait préférentiellement placé près des sources de nourriture et les aphidiphages, étant des guêpes de petite taille, auraient des déplacements

limités (JANVIER, 1956, 1960, 1961a ; CORBET & BACKHOUSE, 1975). Ces derniers se disperseraient peu car ils nidifieraient de préférence près des nids parents et de manière agrégée si les conditions locales sont favorables. Pour ces raisons, leur action de prédation serait localisée et s'exercerait sur les populations de proies abondantes, régulièrement revisitées (JANVIER, 1956, 1961a ; DANKS, 1970, 1971 ; CORBET & BACKHOUSE, 1975 ; PICKARD, 1975 ; YEO & CORBET, 2015). JANVIER (1961a) constate que certaines femelles de *Pemphredon* recherchent tout d'abord des Pucerons près de leur nid dans un rayon d'une dizaine de mètres mais d'autres peuvent s'éloigner et étendre leur rayon d'action en fonction de l'abondance des proies dans le milieu. Cependant, la distance croissante du nid aux sources de nourriture diminue l'efficacité de prédation d'une femelle (JANVIER, 1956). L'avantage de ce comportement localisé et agrégatif est que les Sphécides peuvent avoir localement une action de régulation intense comme l'illustrent les propos de JANVIER (1960, 1961a) et nos observations personnelles. Les autres groupes auxiliaires qui ne sont pas sédentarisés par un nid sont susceptibles d'avoir une action plus diffuse dans l'agrosystème. Dans le cadre d'une lutte biologique par conservation, il est important de ne pas compter uniquement sur un groupe principal d'auxiliaires. Il serait plus pertinent de considérer la guildes des aphidiphages dans sa globalité, comme un ensemble complexe d'organismes aux écologies, actions et réponses complémentaires. Il est important de prendre en compte les Sphécides car ils constituent un pan important de la guildes des aphidiphages tant par leur diversité, leurs effectifs que par leur écologie remarquable.

Les habitats utilisés par les Sphécides en grandes cultures

Les substrats de nidification

En milieu agricole, la plus grande partie des individus semble nicher préférentiellement dans la végétation. Les trois guildes trophiques principales, comme la plupart des espèces dominantes et subdominantes, nidifient principalement dans les tiges ou le bois de végétaux ligneux. La plupart d'entre eux ont une conduite mixte, c'est-à-dire qu'ils nichent dans toute cavité végétale préexistante. Ces Sphécides ont une grande amplitude écologique par rapport aux rubicoles et xylicoles stricts qui sont bien moins abondants en comparaison.

Les espèces terricoles constituent dans leur globalité un ensemble très diversifié, mais elles sont en moyenne près de trois fois moins abondantes que celles nichant dans la végétation. Ce groupe est essentiellement constitué d'espèces compagnes qui sont soit peu fréquentes, soit localisées. Il n'a été réellement abondant qu'à Boigneville où des surfaces sableuses nues étaient à proximité des tentes Malaise.

Les communautés de Sphécides sont localisées près des éléments boisés

En bordure des cultures, l'essentiel des Sphécides est détecté en lisière de bois ou à proximité de haies. Il est difficile de parler de communautés dans les bandes enherbées isolées où seulement neuf espèces ont été capturées de manière sporadique. Les communautés de Sphécides seraient donc localisées aux éléments boisés et buissonnants en bordure de parcelle. Les haies ou les lisières forestières seraient

des milieux offrant une plus grande diversité d'habitats propices et abriteraient en conséquence des assemblages de guêpes plus diversifiés et abondants que sur de simples bandes enherbées (HOLZSCHUH *et al.*, 2009 ; SCHÜEPP *et al.*, 2011). L'absence de réelle communauté au-delà de 170 mètres d'éléments boisés pourrait s'expliquer par les processus de colonisation des guêpes nichant dans la végétation qui sont fortement réduits dans des bandes enherbées isolées (HOLZSCHUH *et al.*, 2009 ; SCHÜEPP *et al.*, 2011). Les haies joueraient alors un rôle de corridor et de réservoir pour ces guêpes en facilitant leur dispersion et leur colonisation dans le paysage (SCHÜEPP *et al.*, 2011). L'abondance et la diversité des communautés de guêpes sont corrélées positivement à la quantité d'éléments boisés, à la quantité et à la connectivité des surfaces non-cultivées et autres milieux semi-naturels (STEFFAN-DEWENTER, 2002 ; HOLZSCHUH *et al.*, 2009 ; SCHÜEPP *et al.*, 2011). En milieu agricole intensif, les habitats boisés sont moins soumis aux perturbations que les cultures et constitueraient un refuge pour la faune (MARSHALL & MOONEN, 2002 ; HOLZSCHUH *et al.*, 2009 ; SCHÜEPP *et al.*, 2011). Un réseau dense de haies et de boisements serait donc favorable au maintien et au développement des populations de guêpes et de leur potentiel auxiliaire en grandes cultures (DAY, 1991, HOLZSCHUH *et al.*, 2009).

Les habitats : un facteur limitant qui structure les communautés

La structure trophique et spécifique des communautés est très étroitement liée à la disponibilité des habitats (SKIBINSKA, 1982 ; GAYUBO *et al.*, 2000). La plus grande part des Sphécides de l'étude niche surtout dans la végétation. Les proportions d'aphidiphages, de chasseurs d'Araignées et de Diptères nichant dans les éléments boisés augmenteraient avec le vieillissement et la fermeture des milieux (TROJAN *et al.*, 1994 ; SZCEPKO & KOWALCYK, 2004). Or, les grandes cultures modernes constituent des milieux ouverts qui sont plutôt défavorables aux Aculéates (DAY, 1991 ; WESTRICH *in* Jones *et al.*, 1998). Ainsi, la densité des boisements n'expliquerait pas la forte proportion de ces guildes trophiques dans notre étude. En milieu urbain, SKIBINSKA (1982, 1986a, 1986b) remarque également une dominance des espèces aphidiphages et des chasseurs de Diptères qui augmente le long du gradient d'urbanisation. La plupart de ces Sphécides nichant dans le bois des arbres et des buissons, SKIBINSKA (1986a) en conclut qu'en milieu urbain, où les perturbations anthropiques et les pollutions sont importantes, les substrats végétaux ligneux seraient le substrat de nidification le plus protecteur. En milieu agricole, les habitats boisés en bord de parcelles pourraient être, de la même manière, l'habitat le plus sûr et induire cette plus grande proportion de Sphécides nichant dans la végétation. Parmi ces derniers, les rubicoles et xylicoles stricts sont les moins abondants et leurs proportions sont très variables d'un site à un autre par rapport aux Sphécides à nidification mixte. En effet, 81% des Sphécides xylicoles ont été capturés uniquement à Querrieu. Pourtant, des Sphécides rubicoles ou xylicoles, tels les *Pemphredon*, peuvent former rapidement des populations denses si des substrats de nidifications favorables sont fournis (JANVIER, 1960, 1961a). Ces indications laisseraient penser que la présence de bois mort et, dans une moindre mesure, la disponibilité en tiges favorables seraient des facteurs structurants en grandes cultures.

Nidification, aménagement et potentiel auxiliaire

Divers groupes de Sphécides au potentiel auxiliaire nichent essentiellement dans la végétation. Elle accueille environ 93% des aphidiphages ainsi que tous les prédateurs de Psylles et de Thysanoptères rencontrés. Un avantage de leur comportement localisé et agrégatif réside dans la capacité de fixation des populations. En effet, il serait possible de favoriser localement et de fidéliser les Sphécides en aménageant les bordures de parcelles (JANVIER, 1956, 1961a). L'aménagement et l'entretien des haies et des lisières boisées, entre autres, semblent essentiels au développement et au maintien des populations de Sphécides auxiliaires.

En raison de la présence d'habitats favorables très localisés, les Sphécides terricoles sont peu abondants dans notre étude. Pourtant, certains pourraient avoir une action de régulation de ravageurs (Auchenorrhynches, Coléoptères...). En effet, les Sphécides terricoles formeraient des colonies denses sur plusieurs années dans des conditions favorables (GAULD *et al.*, 1990 ; EVANS & O'NEILL 2007). Des populations de Sphécides aphidiphages, entre autres, ont pu d'ailleurs se développer en milieu agricole par un simple dépôt de sable (JANVIER, 1956). Dans notre étude, nous avons identifié une espèce localement abondante de *Diodontus* (*Diodontus luperus* Shuckard, 1837) qui est un genre terricole composé d'espèces aphidiphages. Les chasseurs d'Auchenorrhynches ont été les guêpes terricoles les plus abondantes. Les chasseurs de Coléoptères évoqués précédemment parmi les auxiliaires potentiels sont également tous des Sphécides terricoles et donc peu représentés. La création ou la restauration d'habitats favorables aux terricoles pourraient permettre de diversifier les auxiliaires rencontrés en grandes cultures et de renforcer le développement des populations terricoles.

Les moyens de favoriser les Sphécides en bordure de parcelles

Les Sphécides ont des besoins de nidification proches de ceux des Abeilles solitaires et les aménagements leur profiteraient fortement. Tous ces aménagements en faveur des Sphécides pourraient également être favorables aux autres groupes d'auxiliaires en grandes cultures. Ils doivent être réfléchis à une large échelle de manière à s'inscrire dans un réseau d'habitats connectés (SAUVION *et al.*, 2013).

La disponibilité des habitats est un facteur limitant fondamental chez les Sphécides (DANKS, 1971 ; SKIBINSKA, 1982). La conservation des habitats déjà colonisés dans le paysage est essentielle. Leur destruction, largement tributaire du remembrement des terres agricoles, a déjà des répercussions négatives sur les populations d'Aculéates en Angleterre (FALK, 1991). Il serait possible de compenser les contraintes liées aux cultures en aménageant et en gérant les bordures de parcelle de façon à créer des habitats favorables (JANVIER, 1956 ; SAUVION *et al.*, 2013). Il serait en effet aisé de favoriser les Sphécides par des aménagements car ces derniers forment des populations dès lors qu'un habitat favorable est disponible (JANVIER 1956, 1961a ; EVANS, 1974). Les Sphécides sont des guêpes thermophiles et tout aménagement sera plus efficace s'il est exposé plein sud (DAY, 1991).

Des haies fonctionnelles et des nichoirs

La réintroduction des éléments boisés dans les milieux agricoles est une nécessité pour les Aculéates (DAY, 1991). Les haies sont des éléments boisés essentiels à la nidification des Sphécides en grandes cultures. Il serait ainsi intéressant de mettre en place des haies pluristratifiées.

La strate arborescente pourrait être composée d'espèces de feuillus indigènes comme des chênes, des hêtres, des saules. Ils produiront, avec le temps, du bois mort qui doit être laissé sur place dans la mesure du possible (DAY, 1991). Les grosses pièces de bois mort pourront jouer un rôle essentiel dans la fixation et la multiplication d'espèces xylophages aphidiphages entre autres (JANVIER, 1961a).

Les plantes ligneuses à moelle tendre offrent des environnements particulièrement intéressants pour la nidification des prédateurs de Pucerons, Psylles et Auchenorrhynches (JANVIER, 1956, 1961a). Pour cette raison, la strate arbustive pourrait être composée de ronces, de sureaux, de nerpruns ou encore d'églantiers dont les tiges coupées sont souvent habitées par les Sphécides (JANVIER, 1956, 1960, 1961a, 1961b, 1962 ; DANKS, 1970, 1971). Parmi ces plantes, les ronces seraient très favorables (JANVIER, 1961a ; JACOB-REMACLE, 1987 ; CHAUBET, 1996). Il s'agit de plantes abondantes qui se développent spontanément dans les zones non entretenues. Toutefois, une attention particulière doit leur être portée afin de limiter la colonisation des parcelles par certaines plantes, à caractère envahissant.

L'entretien des haies et notamment leur taille est une pratique importante pour multiplier et renouveler les sites de nidification (CHAUBET, 1996). La coupe des rameaux de plantes ligneuses offre de nombreuses extrémités de tiges à nu dans lesquelles de nombreuses guêpes comme certains Pemphredoninae pourront pénétrer pour nidifier. Nombreux sont les chasseurs de Pucerons et de Psylles qui préfèrent nidifier dans des tiges coupées ou avec un accès à la zone médullaire préexistant (JANVIER, 1956, 1961a). L'entretien des haies peut être fait par un fauchage mécanique à l'aide d'une débroussailluse lors de la saison morte (décembre à février) (PETIT, 1997). Il faut cependant rester vigilant car les larves passent la mauvaise saison dans les nids qui sont peu visibles. Si un entretien régulier et échelonné dans le temps est fortement bénéfique au développement des populations d'Hyménoptères prédateurs, la perturbation profonde des sites de nidification et les coupes trop fréquentes des ronciers font partie des menaces qui pèsent sur les Aculéates (Else *et al.*, 1979 in GAULD *et al.*, 1990). Dans l'idéal, il faudrait laisser les produits de fauche au sol car des guêpes peuvent également y nicher (JANVIER, 1956).

Enfin, à la manière des « hôtels à abeilles solitaires », il serait possible de peupler un environnement en Sphécides dans un objectif de lutte biologique par la mise en place de nichoirs composés de morceaux de bois morts perforés et de tiges diverses (Bambou, Ronces, Sureaux, Phragmites...) (JANVIER, 1961a ; TERZO & VERECKEN, 2014) ou de matériaux artificiels dont la densité serait proche de celle de la moelle (CHAUBET, 1996). Favoriser le peuplement des milieux en Sphécides par un tel procédé devrait cependant être expérimenté au préalable de manière approfondie.

Du sable et des talus pour les guêpes terricoles

Les habitats favorables aux terricoles sont généralement rares en milieu agricole mais il est possible de leur fournir des milieux de substitution. La plupart des guêpes

terricoles nichent dans des substrats plats ou en pente et préfèrent des substrats légers et sableux (JANVIER, 1956 ; BITSCH & LECLERCQ, 1993). Les parois abruptes et les étendues de sols nus dans les milieux perturbés comptent parmi les sites de nidification les plus importants pour les Aculéates (BELLMANN, 1999).

Il serait possible de créer des zones de nidification artificielles par le simple dépôt de terre et/ou de sable (JANVIER, 1956 ; BELLMANN, 1999 ; TRIPOTIN, 2012). Il est envisageable de mettre en place des talus de terre plus ou moins sableuse à l'occasion de la plantation d'une haie.

Les Sphécides terrioles nichent sur des substrats à faible recouvrement en végétation (WESTRICH *in* JONES *et al.*, 1998 ; BELLMANN, 1999). Il convient donc d'entretenir également ces milieux de manière à éviter un recouvrement dense et définitif des aménagements par la végétation (PETIT, 1997 ; LEMOINE, 2014). Il faudrait pour cela mettre périodiquement la terre à nue ou arracher/faucher progressivement la végétation.

Des ressources florales pour les adultes

Les communautés de guêpes prédatrices seraient sensibles à la diversité et l'abondance de la ressource florale (JACOB-REMACLE, 1987 ; EBELING *et al.*, 2012). Le nectar des fleurs est une ressource alimentaire essentielle aux adultes qui couvre les besoins énergétiques de leur activité (WESTRICH *in* JONES *et al.*, 1998 ; BELLMANN, 1999). Il conviendrait de planter les haies et aménager les bandes enherbées de sorte à avoir un cortège de plantes abondantes et diversifiées avec une floraison étalée sur toute l'année. Il serait judicieux de prévoir des bandes de terre en jachère (DAY, 1991). Laisser la végétation spontanée des bandes se développer et fleurir est un moyen simple de contribuer à une plus grande ressource florale (CHAUBET, 1996). Pour optimiser ces recommandations, notamment en termes d'espèces florales à favoriser, des connaissances plus robustes seraient à développer sur les exigences alimentaires des Sphécides.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les grandes cultures abritent des communautés de Sphécides diversifiées. Parmi les espèces recensées, seules quelques espèces dominantes et subdominantes sont largement distribuées et fréquentes. Les assemblages de grandes cultures se composent essentiellement d'espèces tolérantes et courantes dans les milieux anthropisés. Ces communautés seraient, en ce sens, proches des communautés urbaines.

Deux guildes trophiques principales sont distinguées : les chasseurs d'Homoptères (55% des effectifs) et d'Araignées (22% des effectifs). Parmi les chasseurs d'Homoptères, les aphidiphages sont les plus abondants (64%). Les Sphécides représentent une part non-négligeable des aphidiphages en grandes cultures. De par le caractère localisé de leurs populations et leur comportement de chasse, ils représentent un groupe d'auxiliaires entomophages complémentaires des Syrphes, Cantharides, Coccinelles, Hémérobes et Chrysopes.

La plupart des Sphécides, et notamment les aphidiphages, nidifient dans les substrats végétaux des haies et des lisières de bois. Les populations sont ainsi localisées essentiellement au niveau des bordures de parcelles présentant des strates arbustive et arborée. Le développement des populations de Sphécides semble limité par la densité des éléments boisés en grandes cultures et par la rareté des sites de nidification favorables aux terricoles. Aménager les bordures de parcelles en faveur de ces guêpes pourrait amplifier leur potentiel auxiliaire, et ce, plus particulièrement pour les groupes d'auxiliaires terricoles. La favorisation de ce groupe semble possible par la mise à disposition de substrats de nidification adéquats et d'une ressource florale abondante.

La favorisation des Abeilles solitaires par la pose de nichoirs artificiels est bien acceptée mais, concernant les Sphécides, peu d'études ont porté sur ce sujet depuis les travaux de JANVIER (1961a) et de CHAUBET (1987, 1996). Leurs résultats étant encourageants, il serait pertinent de poursuivre les études portant sur leur incidence en lutte biologique. La mise en relation des communautés de Sphécides avec la typologie des haies apporterait des éléments de conservation supplémentaires et permettrait de mieux apprécier leur influence sur les auxiliaires.

Les résultats obtenus au cours de notre étude sont une première approche relative aux Sphécides de milieux agricoles. Il est en effet essentiel d'apporter des connaissances complémentaires sur d'autres périodes de l'année, sur d'autres sites et avec d'autres méthodes d'échantillonnage. Ce type d'étude pourrait également être développé en viticulture et arboriculture, où certains ravageurs seraient des proies de prédilection des Sphécides. Certaines espèces de l'étude, n'ayant pas pu être rattachées aux différents groupes fonctionnels, gagneraient à être mieux connues. Ainsi, afin de faciliter les études sur ces guêpes, les connaissances biologiques, écologiques et chorologiques pourraient être améliorées. Ces futures études apporteront certainement des informations décisives sur les exigences spécifiques, sur la capacité de régulation des organismes nuisibles et sur des moyens pertinents de favorisation durable de ces Hyménoptères dans les agrosystèmes.

Remerciements. – Merci à Alain Adamski pour ses avis précieux sur les identifications de spécimens et à Daniel Rougon pour ses conseils relatifs à l'agro-écologie.

Merci aux personnes qui ont réalisé les relevés de terrain ainsi que le conditionnement des échantillons : Sophie Boucher, Charlotte Dor, Jessie Dourlens, Carole Faure, Aurélie Geille, Pascal Goffart, Adrien Jean, Julie Maillet-Mezeray, Annabelle Maurin, Clarisse Payet, Arnaud Roncier, Claire Seguin, Inès Teetaert, Mickaël Tenailleau et Delphine Wartelle.

Nous remercions vivement Messieurs Hermann Dollfuss et Jacques Bitsch qui ont répondu à nos questions concernant la systématique des Pemphredoninae et Julien Pétilion pour ses conseils concernant les analyses statistiques.

Enfin, merci à Jocelyne Guglielmi de nous avoir aidés dans notre recherche bibliographique et à Yvan Barbier pour la relecture attentive du manuscrit et ses judicieux conseils.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGRESTE France, 2014. Statistique Agricole Annuelle. Mémento 2014 : Le territoire, 5p.
- ALTIERI M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 19-31.
- ARCHER M.E., 2003. The Wasps and Bees (Hymenoptera: Aculeata) of remnant sites in intensive agricultural countryside in Watsonian Yorkshire: Brayton Barff, Ringhay Wood, South Cliffe Common and Thornton Ellers. *Naturalist* 128: 49-59.
- ARCHER M.E., 2012. The wasps, ants and bees (aculeate Hymenoptera) of the 'Green Spaces' of Scarborough Town. *The Naturalist* 137: 128-131.
- ARCHER M.E., 2014. The solitary Wasps and Bees (Hymenoptera: Aculeata) of urban and suburban gardens. *Entomologist's Monthly Magazine* 150: 169-179.
- BAÑOS-PICÓN L., GAYUBO S.F., ASÍS J.D., TORMOS J. & GONZÁLEZ J.A., 2007. Diversidad de la comunidad de avispas Spheciformes de una zona agrícola abandonada del oeste español (Hymenoptera : Apoidea : Ampulicidae, Sphecidae y Crabronidae). *Nouvelle revue d'Entomologie* 23 : 249-266.
- BARBIER Y., 2013. Fauna Europaea : Ampulicidae, Crabronidae, Sphecidae. In Mitroiu M.-D., 2013. Fauna Europaea : Hymenoptera, Apoidea, [en ligne], <http://fauna.naturkundemuseum-berlin.de/>, Version 2.6.2 (Consulté le 14/08/2015).
- BELLMANN H., 1999. *Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris, 336 p.
- BENNEWICZ J., 2011. Aphidivorous hoverflies (Diptera: Syrphidae) at field boundaries and woodland edges in an agricultural landscape. *Polskie pismo entomologiczne* 80 (1): 129-149.
- BITSCH J., 2010. Complément au volume 2 des Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale (Faune de France 82). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 115 (1) : 99-136.
- BITSCH J., 2014. Spheciformes nouveaux ou peu connus de la faune de France et d'Europe occidentale (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 119 (3) : 391-419.
- BITSCH J., BARBIER Y., GAYUBO S.F., SCHMIDT K. & OHL M., 1997. Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale. Volume 2. *Faune de France* 82 : 429 p.
- BITSCH J., DOLLFUSS H., BOUCEK Z., SCHMIDT K., SCHMID-EGGER C., GAYUBO S.F., ANTROPOV A.V. & BARBIER Y., 2001. Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale. Volume 3. *Faune de France* 86 : 459 p.
- BITSCH J., DOLLFUSS H., BOUCEK Z., SCHMIDT K., SCHMID-EGGER C., GAYUBO S.F., ANTROPOV A.V. & BARBIER Y., 2007. Sphecidae d'Europe occidentale. Volume 3. Seconde édition mise à jour. *Faune de France* 86 : 479 p.
- BITSCH J. & LECLERCQ J., 1993. Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale. Volume 1. *Faune de France* 79 : 325 p.
- BITSCH J. & LECLERCQ J., 2009. Complément au volume 1 des Hyménoptères Sphecidae d'Europe occidentale (Faune de France 79). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 114 (2) : 211-244.
- BOHART R.M. & MENKE A.S., 1976. *Sphecid Wasps of the World: A generic Revision*. Univ. California Press, Berkeley, 695 p.
- BOMMARCO R., KLEIN D. & POTTS S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 230-238.
- BONNEMAISON L., 1953. *Les parasites animaux des plantes cultivées et des forêts*. Société d'Édition des Ingénieurs Agricoles, Paris, 668 p.
- BURGIO G., FERRARI R., BORIANI L., POZZATI M. & LENTEREN J., 2006. The role of ecological infrastructures on Coccinellidae (Coleoptera) and other predators in weedy field margins within northern Italy agroecosystems. *Bulletin of Insectology* 59 (1): 59-67.
- BWARS. Bees, Wasps & Ants Recording Society, [en ligne], <http://www.bwars.com/>, Version 2014 (consulté le 17/07/2015).
- CANARD M., JACQUEMIN G. & VALLET A., 2015. Nuées de Chrysopes (Neuropterida Chrysopidae). *L'Entomologiste* 71 (4) : 261-264.
- CANTOT P. & PHALIP M., 1997. *Les insectes de nos jardins et cultures*. Atlantiques, Poitiers, 159 p.
- CARELESS P., MARSHALL S.A. & GILL B.D., 2014. The use of *Cerceris fumipennis* (Hymenoptera: Crabronidae) for surveying and monitoring emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae) infestations in eastern North America. *Canadian Entomologist* 146: 90-105.
- CHAPIN III F.S., ZAVALA E.S., EVINER V.T., NAYLOR R.L., VITOUSEK P.M., REYNOLDS H.L., HOOPER D.U., LAVOREL S., SALA O.E., HOBBIÉ S.E., MACK M.C. & DIAZ S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-342.

- CHAUBET B. & PINAULT P., 1987. Composition faunistique, place et rôle des invertébrés dans une exploitation maraichère en agrobiologie C. Résultats préliminaires et perspectives de travail sur les peuplements d'Hyménoptères. *Cahiers de liaison de l'O.P.I.E* 21 (3) : 15-20.
- CHAUBET B., 1992. Diversité écologique, aménagement des agro-écosystèmes et favorisation des ennemis naturels des ravageurs : cas des aphidiphages. *Courrier de la cellule environnement de l'I.N.R.A.* 18 : 45-63.
- CHAUBET B., 1996. Observations sur *Pemphredon lethifera* (Schuckard) en Bretagne (Hymenoptera, Sphecidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 101 (2) : 113-120.
- CORBET S.A. & BACKHOUSE M., 1975. Aphid-hunting wasps: a field study of *Passaloeus*. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 127 (1): 11-30.
- DANKS H.V., 1970. Biology of some stem-nesting Aculeate Hymenoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 122 (11): 323-399.
- DANKS H.V., 1971. Populations and nesting-sites of some Aculeate Hymenoptera nesting in *Rubus*. *Journal of Animal Ecology* 40 (1) : 63-77.
- DAY M.C., 1991. *Pour la conservation des Hyménoptères aculéates en Europe*. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 80 p.
- DEBEVEC A.H., CARDINAL S. & DANFORTH B.N., 2012. Identifying the sister group to the bees: a molecular phylogeny of Aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. *Zoologica Scripta* 41 (5) : 527-535.
- DEBRAS J.F. & RIEUX P., 2001. Incidence des haies sur les peuplements d'arthropodes prédateurs en verger de Poiriers. *Integrated Fruit Production* 24 (5): 349-352.
- EBELING A., KLEIN A.-M., WEISSER W.W. & TSCHARNTKE T., 2012. Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity nesting bees, wasps, and their parasitoids. *Oecologia* 169: 453-465.
- EVANS H. E., 1974. Digger Wasps as Colonizers of New Habitat (Hymenoptera: Aculeata). *Journal of the New York Entomological Society* 82 (4) : 259-267.
- EVANS H. E. & O'NEILL K. M., 2007. *The sand wasps*. Natural history and behavior. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England. ix + 340 p.
- ESSER J., FUHRMANN M. & VENNE C., 2010. Rote liste und Gesamtartenliste der Wildbienen und Wespen (Hymenoptera: Apidae, Crabronidae, Sphecidae, Ampulicidae, Pompilidae, Tiphiidae, Sapygidae, Mutillidae, Chrysididae) Nordrhein-Westfalens. *Ampulex* 2: 5-60.
- FALK S., 1991. A review of the scarce and threatened bees, wasps and ants of Great Britain. *Research and Survey in Nature Conservation* 35: 1-342.
- FRAVAL A., 2006. Les thrips. *Insectes* 143 (4) : 29-34.
- GATHMANN A., GREILER H.-J. & TSCHARNTKE T., 1994. Trap-nesting Bees and Wasps colonizing set-aside fields: Succession and body size, Management by cutting and sowing. *Oecologia* 98 (1): 8-14.
- GAULD I.D., COLLINS N.M. & FITTON M.G., 1990. *L'importance biologique et la conservation des Hyménoptères en Europe*. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 52 p.
- GAYUBO S.F., ALDREY J.L.N., GONZÁLEZ J.A., TORMOS J., REY DEL CASTILLO C. & ASÍS J.D., 2004. Diversidad de avispa Spheciformes (Hymenoptera, Apoidea, Ampulicidae, Sphecidae y Crabronidae) colectadas mediante trampa Malaise en el Monte de El Pardo (Madrid, España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* 99 (1-4) : 105-113.
- GAYUBO S.F., GONZÁLEZ J.A., ASÍS J.D. & TORMOS J., 2005. Conservation of European environments: The Spheciformes wasps as biodiversity indicators (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae and Crabronidae). *Journal of Natural History* 39 (29): 2705-2714.
- GAYUBO S.F., GONZÁLEZ J.A. & TORRES F., 2000. Estudio de una comunidad de esfécidos en la zona natural de «Las Arribes del Duero» (Salamanca, Oeste Español) (Hymenoptera, Sphecidae). *Fragmenta entomologica* 32 (1) : 181-209.
- GONZÁLEZ J.A., GAYUBO S.F., ASÍS J.D., TORMOS J. & GARCÍA C., 2003. Estructura y dinámica temporal de la comunidad de avispa esféciformes (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae y Crabronidae) en un pastizal de la Cuenca Alta del Duero (España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 32 : 59-65.
- GONZÁLEZ J.A., GAYUBO S.F. & TORRES F., 1998. Diversidad y abundancia de esfécidos (Hymenoptera, Sphecidae) en un sector arenoso de la Submeseta Norte (España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)* 94 (3-4) : 71-85.
- HOLLAND J.M. & LUFF M.L., 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews* 5: 109-129.

- HOLZSCHUH A., STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE T., 2009. Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary Wasps. *Ecological Applications* 19 (1): 123-132.
- INSEE. Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques : mesurer pour comprendre, [en ligne], <http://www.insee.fr/fr/default.asp> (consulté le 24/05/2015)
- JACOB-REMACLE A., 1976. Une opération nichoirs artificiels pour Hyménoptères dans trois jardins de Liège. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 112 : 219-242.
- JACOB-REMACLE A., 1985. L'occupation plurispécifique des rameaux constituant des nichoirs-pièges pour Hyménoptères Aculéates solitaires et son incidence sur la mortalité des occupants. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 121 : 396-408.
- JACOB-REMACLE A., 1986. Mortalité de quelques Hyménoptères Aculéates nidifiant dans des nichoirs des nichoirs-pièges. *Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie* 122 : 107-118.
- JACOB-REMACLE A., 1987. Influence de l'urbanisation sur les populations d'Hyménoptères Aculéates xylocoles : étude effectuée à Liège par la méthode des nichoirs-pièges. *Natura Mosana* 40 (1) : 3-18.
- JANVIER H., 1956. Hymenopterous predators as biological control agents. *Journal of Economical Entomology* 49: 202-205.
- JANVIER H., 1960. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 12 (2) : 281-321.
- JANVIER H., 1961a. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores II. Le genre *Pemphredon*. *Annales des Sciences Naturelles : Zoologie* 12 (3) : 1-51.
- JANVIER H., 1961b. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores III. Le genre *Passaloecus* (Schuckard). *Annales des Sciences Naturelles : Zoologie* 12 (3) : 847-883.
- JANVIER H., 1962. Recherches sur les Hyménoptères nidifiants aphidivores IV. Le genre *Diodontus* (Curtis). V. Le genre *Stigmus* (Panzer). VI. Le genre *Psen* (Latreille). VII. Le genre *Nitela* (Latreille). *Annales des Sciences Naturelles : Zoologie* 12 (4) : 489-516.
- JANVIER H., 1977a. *Comportements des Crabroniens (Hymenoptera)*. Ouvrage en reprographie, édité par l'auteur, 1, 279 p.
- JANVIER H., 1977b. *Comportements des Crabroniens (Hymenoptera)*. Ouvrage en reprographie, édité par l'auteur, 2, 272 p.
- KROMP B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 187-228.
- LARIVIÈRE A., CHAPELIN-VISCARDI J.-D. & MAILLET-MEZERAY J., 2012. Sur des Hyménoptères Crabronidae en milieux agricoles de Beauce et du Gâtinais (Essonne et Loiret, France). *L'Entomologiste* 68 (5) : 295-304.
- LE DIVELEC R., CHAPELIN-VISCARDI J.-D. & LARIVIÈRE A., 2015. *Trypoxylon kostylevi* Antropov, 1985 et *Spilomena enslini* Blüthgen, 1953 : deux espèces présentes en France (Hymenoptera Crabronidae). *L'Entomologiste* 71 (5) : 287-290.
- LE DIVELEC R., CHAPELIN-VISCARDI J.-D. & LARIVIÈRE A., 2016. Etude des Sphécides en grandes cultures dans la moitié nord de la France : apports entomologiques et méthodologiques (Hymenoptera Ampulicidae, Crabronidae et Sphecidae). *L'Entomologiste* 72 (2).
- LEMOINE G., 2014. Des talus raides aux murs de torchis : des habitats pour les Hyménoptères Aculéates. *Bulletin de la Société Entomologique du Nord de la France* 353 : 5-11.
- LOVEJOY T.E., 1995. The quantification of biodiversity: an esoteric quest or a vital component of sustainable development In: Hawksworth, D.L. (Ed.), *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Chapman & Hall, London, 81-87.
- LUCK G.W., CARTER A. & SMALLBONE L., 2013. Changes in Bird functional diversity across multiple land uses: Interpretations of Functional redundancy depend on functional group identity. *PLoS ONE* 8 (5) : e63671. doi:10.1371/journal.pone.0063671.
- LUDY C. & LANG A., 2004. How to catch foliage-dwelling spiders (*Araneae*) in maize fields and their margins: a comparison of two sampling methods. *Journal of Applied Entomology* 128 (7): 501-509.
- MARTIN A.A., REINEKING B., SEO B. & STEFFAN-DEWENTER I., 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110 (14): 5534-5539.
- McKINNEY M.L. & LOCKWOOD J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *TREE* 14 (11): 450-453.
- MARSHALL E.J.P. & MOONEN A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 89: 5-21.

- MELO G.A.R., 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers, Natural History Museum of the University of Kansas* 14:1-55.
- MIGNON J., COLIGNON P., HAUBRUGE E. & FRANCIS F., 2003. Effet des bordures de champs sur les populations de chrysopes [Neuroptera : Chrysopidae] en culture maraîchères. *Phytoprotection* 84 : 212-128.
- NORÉN L., 2000. Über *Ceratothorus (Pemphredon?) clypealis* (Thomson). *Bembix* 13: 11-12.
- O'NEILL K., 2001. *Solitary Wasps: Behavior and natural history*. Comstock Publishing Associates, United States, 416 p.
- PAULY A., 1989. Hyménoptères Aculéates récoltés dans un réseau de 15 pièges Malaise en Hesbaye (Belgique). *Bulletin et annales de la société royale belge d'entomologie* 125 : 14-146.
- PETTIT J., 1997. La frayère de Lanaye (Province de Liège, Belgique). Colonisation d'un milieu neuf par les Hyménoptères Aculéates (Hymenoptera Aculeata). *Lambilliona* XCVII (3) : 343-354.
- PICKARD R. S., 1975. Relative abundance of Syrphid species in a nest of the wasp *Ectemnius cavifrons* compared with that in the surrounding habitat. *Entomophaga* 20 (2): 143-151.
- PULAWSKI W., 1971. *Les Tachysphex Kohl (Hym., Sphecidae) de la région paléarctique occidentale et centrale*. Panstwowe Wydawn Naukowe, Pologne, 464 p.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RIEUX R., SIMON S. & DEFRANCE H., 1999. Role of edgerows and ground cover management on arthropod populations in pear orchards. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 73: 119-127.
- 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.
- ROTH M., 1971. Contribution à l'étude éthologique du peuplement d'insectes en milieu herbacé. *Mémoires ORSTOM* 53 : 118 p.
- SATTLER T., OBRIST M.K., DUELLI P. & MORETHI M., 2011. Urban arthropod communities: added value or just a blend of surrounding biodiversity? *Landscape and Urban Planning* 103 (3-4): 347-361.
- SAUVION N., CALATAYUD P.-A., THIÉRY D. & MARION-POLL F. (Coord.), 2013. *Interactions insectes-plantes*. IRD éditions et Quae éditions, France, 749 p.
- SCHMID-EGGER C., 2010. Rote liste der Wespen Deutschland. *Ampulex* 1: 5-40.
- SCHMID-EGGER C., 2016. The *Psenulus pallipes* species group in Central Europe (Hymenoptera, Crabronidae). *Ampulex* 8: 40-44.
- SCHNEIDER N. & CARRIÈRES E., 2004. Capture de crabronides, sphécides et euménides au Bon-Pays (Luxembourg) à l'aide de pièges Malaises (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois* 105 : 95-104.
- SCHÜEPP C., HERRMANN J.D., HERZOG F. & SCHMIDT-ENTLING M.H., 2011. Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees and their enemies. *Oecologia* 165: 713-721.
- SENTENAC G. (Coord.), 2011. *La faune auxiliaire des vignobles de France*. France Agricole, Paris, 422 p.
- SHLYAKHTENOK A.K., 2000. Effectiveness of Malaise traps for collection of Wasps (Hymenoptera: Aculeata). *Pakistan Journal of Zoology* 32 (1): 45-47.
- SHLYAKHTENOK A.K. & AGUNOVICH R.G., 2001. The dynamics of species composition and abundance of Wasps from the families Pompilidae, Sphecidae and Vespidae (Hymenoptera: Aculeata) in successional pine biogeocenoses of the Berezinskii biosphere reserve. *Russian Journal of Ecology* 32 (2): 126-129.
- SHLYAKHTENOK A.K., 2007. Dynamics of the Fauna of Digger Wasps (Hymenoptera, Sphecidae) in the Chernobyl Zone. *Russian Journal of Ecology* 38 (5): 363-366.
- SKIBINSKA E., 1982. Sphecidae (Hymenoptera) of Warsaw and Mazovia. *Memorabilia Zoologica* 36: 103-127.
- SKIBINSKA E., 1986a. Structure of Sphecidae (Hymenoptera) communities in urban areas of Warsaw. *Memorabilia Zoologica* 41: 125-186.
- SKIBINSKA E., 1986b. Effect of anthropogenic pressure on Vespoidea and Sphecidae communities. *Memorabilia Zoologica* 42: 55-66.
- SMART S.M., THOMPSON K., MARRS R.H., LE DUC M.K., MASKELL L.C. & FIRBANK L.G., 2006. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2659-2665.
- SMISSEN J., 2003. Zur Kenntnis der Untergattung *Cemonus* Jurine 1807 (Hymenoptera : Sphecidae, Pemphredon), mit Schlüssel zur Determination und Hinweis auf ein gemeinsames Merkmal untersuchter Schilfbewohner (Hymenoptera : Sphecidae, Pompilidae). *Notes fauniques de Gembloux* 52 : 53-101.

- STANDFUSS K. & STANDFUSS L., 2006. Hautflügler eines Großstadtgartens nach zwanzigjähriger Florenzförderung (Insecta: Hymenoptera). *Entomofauna* 27 (6): 81-92.
- STEFFAN-DEWENTER I., 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps and their natural enemies. *Ecological Entomology* 27: 631-637.
- STEFFAN-DEWENTER I. & LESCHKE K., 2003. Effects of habitat management on vegetation and above-ground nesting bees and wasps of orchard meadows in Central Europe. *Biodiversity and Conservation* 12: 1953-1968.
- SZCZEPKO K. & KOWALCZYK J.K., 2004. Post-agriculture habitats as a refuge area for sphecoid wasps (Hymenoptera: Sphecidae) in the forest territory of the Kampinos national park. *Ecological questions* 4: 123-132.
- TERZO M. & VEREECKEN N., 2014. *Un jardin pour les Abeilles sauvages : Comment les accueillir, les observer et les protéger*. Université libre de Bruxelles, Université de Mons, Universiteit Gent, Apis bruocsella, 48 p.
- TISCHENDORF S., FROMMER U. & FLÜGEL H.-J., 2011. *Kommentierte Rote Liste der Grabwespen Hessens (Hymenoptera: Crabronidae, Ampulicidae, Sphecidae) - Artenliste, Verbreitung, Gefährdung*. Hessische Ministerium für Umwelt, Energie, Landwirtschaft und Verbraucherschutz, Wiesbaden, 240 p.
- TRIPOTIN P., 2012. Un site artificiel remarquable pour les Hyménoptères dans l'estuaire de la Seine (Hymenoptera Sphecidae). *L'entomologiste Haut-Normand* 1 : 22-26.
- TROJAN P., BANKOWSKA R., CHUDZICKA E., PILIPIUK I., SKIBINSKA E., STERZYNSKA M. & WYTWER J., 1994. Secondary succession of fauna in the pine forests of Puszcza Bialowieska. *Fragmenta faunistica* 37 (1): 1-105.
- VIEIRA L.C., OLIVEIRA N.G. & GAYUBO S.F., 2011. On the use of Apiformes and Spheciformes (Insecta: Hymenoptera) populations as a management tool. *Biodiversity Conservation* 20: 519-530.
- VIEIRA L.C., OLIVEIRA N.G., BREWSTER C.C. & GAYUBO S.F., 2013. Faunistic inventory of Spheciformes wasps at three protected areas in Portugal. *Journal of Insect Science* 13: 113.
- WESTRICH P., 1998. Habitats requirements of British bees and wasps. In : JONES R., MUNN P. & HOPKIN M., *Habitat management for wild bees and wasps*. International Bee Research Association, Cardiff: 4-12.
- YEO P.F. & CORBET S.A., 2015. *Solitary wasps. Naturalist's Handbooks* 3 (2nd ed.). Pelagic Publishing, Exeter, 68 p.

Sites	Erceville (Loiret, 45)	Houville-La-Branche (Eure-et-Loir, 28)	Treffendel (Ille-et-Vilaine, 35)	Querrieu (Somme, 80)	Gerland (Côte-d'Or, 21)	Boigneville (Essonne, 91)
Contexte paysager	Paysage agricole ouvert (openfield) (6%)	Paysage agricole ouvert (openfield) (2,4%)	Paysage agricole peu boisé (12,2%)	Paysage agricole peu boisé (13,4%) associant cultures et espaces « naturels »	Paysage agricole relativement boisé (22,5%)	Paysage agricole boisé (45,9%)
Conduite agricole	Conventionnelle	Conventionnelle	Conventionnelle	Conventionnelle	Conventionnelle	Mixte (conventionnelle, intégrée, biologique...)
Période d'échantillonnage	15/04/2010-07/09/2010	08/04/2014-12/08/2014	08/04/2014-12/08/2014	08/04/2014-12/08/2014	08/04/2014-12/08/2014	15/04/2015 - 12/08/2015
Distance inter-tentes	1000 mètres	1275 mètres	713 mètres	1114 mètres	500 mètres	1100 mètres
Position T1	Bord d'une parcelle céréalière, en lisière d'un bois	Entre une parcelle de colza et de maïs, à 535 mètres d'un bosquet	Entre deux parcelles de maïs et à 20 mètres d'une haie	Bord d'une parcelle de blé, à proximité d'une haie jouxtant un vaste ensemble naturel	Bord d'une culture d'orge de printemps en bordure d'une haie	Bord de parcelles conduites en agriculture biologique, en lisière d'un bois
Position T2	Entre deux parcelles céréalières, à 470 mètres d'un bosquet	Bord d'une parcelle céréalière, en lisière d'un bois	Bord d'une parcelle céréalière à proximité d'une haie	Entre une parcelle de colza et de betterave séparées par une fine haie	Bord d'une culture d'orge de printemps à proximité d'une haie	Entre des parcelles de colza et de blé tendre d'hiver, à 170 mètres d'une haie

Annexe 1. Tableau descriptif des sites expérimentaux. Recouvrement en éléments boisés mesuré sur un rayon de 2 kilomètres depuis le barycentre des deux tentes.

TAXON	Abréviations	91	45	21	28	80	35	Abondance relative (%)	Classe de Dominance
AMPULICIDAE									
Dolichurinae									
<i>Dolichurus bicolor</i> Lepeletier, 1845	Dbic	0	0	0	1	0	0	0.1	C
<i>Dolichurus corniculatus</i> (Spinola, 1808)	Dcor	1	0	0	0	0	1	0.2	C
SPHECIDAE									
Ammophilinae									
<i>Ammophila sabulosa</i> (Linnaeus, 1758)	Asab	0	0	0	0	0	1	0.1	C
Sphecinae									
<i>Isodontia mexicana</i> (Saussure, 1867)	Imex	0	0	1	0	0	0	0.1	C
CRABRONIDAE									
Astatinae									
<i>Astata boops</i> (Schrank, 1781)	Aboo	0	1	0	0	0	0	0.1	C
Bembicinae									
<i>Didineis crassicornis</i> Handlirsch, 1888	Dcras	11	0	0	0	0	1	1.0	C
<i>Didineis lunicornis</i> (Fabricius, 1798)	Dluni	19	8	8	9	0	1	3.8	SD
<i>Bembix rostrata</i> (Linnaeus, 1758)	Bros	1	0	0	0	0	0	0.1	C
<i>Argogorytes mystaceus</i> (Linnaeus, 1761)	Amys	0	0	0	2	8	0	0.9	C
<i>Gorytes laticinctus</i> (Lepeletier, 1832)	Glat	1	0	0	0	1	0	0.2	C
<i>Gorytes planifrons</i> (Wesmael, 1852)	Gpla	0	0	1	0	0	0	0.1	C
<i>Gorytes quinquecinctus</i> (Fabricius, 1793)	Gquc	0	0	0	0	1	0	0.1	C
<i>Harpactus laevis</i> (Latreille, 1792)	Hlae	22	2	0	0	0	0	2.0	C
<i>Harpactus tumidus</i> (Panzer, 1801)	Htum	0	0	0	0	0	1	0.1	C
<i>Nysson spinosus</i> (J. Forster, 1771)	Nspi	0	0	0	0	56	0	4.8	C
<i>Nysson trimaculatus</i> (Rossi, 1790)	Ntri	0	0	0	0	4	0	0.3	C
Crabroninae									
<i>Entomognathus brevis</i> (Vander Linden, 1829)	Ebre	1	0	0	0	0	0	0.1	C
<i>Crossocerus acanthophorus</i> (Kohl, 1892)	Cacan	0	0	0	1	0	0	0.1	C
<i>Crossocerus annulipes</i> (Lepeletier & Brullé, 1835)	Cann	0	0	0	0	44	0	3.7	C

<i>Crossocerus assimilis</i> (F. Smith, 1856)	Cass	0	0	0	0	1	0	0.1	C
<i>Crossocerus binotatus</i> Lepeletier & Brullé, 1835	Cbino	0	0	0	0	1	0	0.1	C
<i>Crossocerus capitosus</i> (Shuckard, 1837)	Ccap	0	0	0	0	2	0	0.2	C
<i>Crossocerus cetratus</i> (Shuckard, 1837)	Ccet	0	0	0	0	5	2	0.6	C
<i>Crossocerus distinguendus</i> (A. Morawitz, 1866)	Cdis	0	0	0	0	3	0	0.3	C
<i>Crossocerus exiguus</i> (Vander Linden, 1829)	Cexi	0	0	0	0	2	0	0.2	C
<i>Crossocerus megacephalus</i> (Rossi, 1790)	Cmega	0	2	0	0	9	0	0.9	C
<i>Crossocerus nigrinus</i> (Lepeletier & Brullé, 1835)	Cnig	0	1	0	0	0	0	0.1	C
<i>Crossocerus ovalis</i> Lepeletier & Brullé, 1835	Cova	0	0	0	0	2	7	0.8	C
<i>Crossocerus podagricus</i> (Vander Linden, 1829)	Cpoda	0	1	1	0	8	3	1.1	SD
<i>Crossocerus quadrimaculatus</i> (Fabricius, 1793)	Cqumc	1	1	1	0	3	5	0.9	C
<i>Crossocerus varus</i> Lepeletier & Brullé, 1835	Cvar	0	0	1	0	0	0	0.1	C
<i>Ectemnius cavifrons</i> (Thomson, 1870)	Eeav	0	0	0	0	5	0	0.4	C
<i>Ectemnius cephalotes</i> (Olivier, 1792)	Ecep	0	0	0	0	0	5	0.4	C
<i>Ectemnius dives</i> (Lepeletier & Brullé, 1835)	Ediv	0	0	0	0	2	0	0.2	C
<i>Ectemnius lapidarius</i> (Panzer, 1804)	Elap	0	0	0	0	6	0	0.5	C
<i>Ectemnius lituratus</i> (Panzer, 1804)	Elit	0	0	0	0	4	0	0.3	C
<i>Ectemnius rubicola</i> (Dufour & Perris, 1840)	Erub	0	0	0	0	2	0	0.2	C
<i>Lestica clypeata</i> (Schreber, 1759)	Lcly	2	0	0	0	0	0	0.2	C
<i>Lindenius albilabris</i> (Fabricius, 1793)	Lalbi	1	0	0	0	1	1	0.3	C
<i>Lindenius panzeri</i> (Vander Linden, 1829)	Lpan	1	0	0	0	0	0	0.1	C
<i>Lindenius pygmaeus</i> (Rossi, 1794)	Lpyg	2	0	0	0	0	0	0.2	C
<i>Lindenius subaeneus</i> Lepeletier & Brullé, 1835	Lsub	0	0	1	0	0	0	0.1	C
<i>Rhopalum clavipes</i> (Linnaeus, 1758)	Rcla	0	1	2	0	4	0	0.6	C
<i>Rhopalum coarctatum</i> (Scopoli, 1763)	Rcoa	0	0	0	0	13	0	1.1	C

<i>Tachysphex pompiliiformis</i> (Panzer, 1805)	Tpom	6	0	0	0	0	0	0.5	C
<i>Nitela borealis</i> Valkeila, 1974	Nbor	0	0	2	0	0	0	0.2	C
<i>Nitela spinolae</i> Latreille, 1809	Nspl	1	0	0	0	1	0	0.2	C
<i>Solierella compedita</i> (Piccioli, 1969)	Scomp	0	0	0	0	0	2	0.2	C
<i>Trypoxylon attenuatum</i> F. Smith, 1851	Tatt	0	0	8	0	12	0	1.7	C
<i>Trypoxylon beaumonti</i> Antropov, 1991	Tbea	1	0	0	0	0	0	0.1	C
<i>Trypoxylon clavicerum/ kostylevi</i>	Tclakos	20	60	8	5	59	31	15.6	D
<i>Trypoxylon figulus</i> (Linnaeus, 1758)	Tfig	3	0	3	0	0	10	1.4	SD
<i>Trypoxylon kolazyi</i> Kohl, 1893	Tkol	0	0	0	0	1	0	0.1	C
<i>Trypoxylon medium</i> Beaumont, 1945	Tmed	0	0	0	1	0	6	0.6	C
<i>Trypoxylon minus</i> Beaumont, 1945	Tmin	6	8	1	1	13	0	2.5	SD
Pemphredoninae									
<i>Diodontus luperus</i> Shuckard, 1837	Dlup	0	26	0	0	0	2	2.4	C
<i>Passaloecus corniger</i> Shuckard, 1837	Pcor	0	5	1	1	8	3	1.5	SD
<i>Passaloecus gracilis</i> Curtis, 1834	Pgra	0	0	1	0	8	1	0.9	C
<i>Passaloecus insignis</i> (Vander Linden, 1829)	Pins	0	0	0	0	11	0	0.9	C
<i>Passaloecus pictus</i> Ribaut, 1952	Ppic	1	0	0	0	1	1	0.3	C
<i>Passaloecus singularis</i> Dahlbom, 1844	Psin	7	7	9	1	5	4	2.8	SD
<i>Pemphredon inornata</i> Say, 1824	Pino	0	0	0	0	17	2	1.6	C
<i>Pemphredon lethifer</i> (Schuckard, 1837)	Plet	11	0	0	5	10	1	2.3	SD
<i>Pemphredon lugubris</i> (Fabricius, 1793)	Plug	0	0	0	0	4	4	0.7	C
<i>Pemphredon morio</i> Vander Linden, 1829	Pmori	0	0	0	0	1	0	0.1	C
<i>Pemphredon mortifer</i> Valkeila, 1972	Pmort	0	0	1	0	0	0	0.1	C
<i>Pemphredon rugifer</i> (Dahlbom, 1844)	Prug	0	0	0	0	3	0	0.3	C
<i>Spilomena beata</i> Bluthgen, 1953	Sbea	0	0	0	0	5	0	0.4	C
<i>Spilomena enslini</i> Bluthgen, 1953	Sens	0	0	0	0	0	1	0.1	C

<i>Spilomena troglodytes</i> (Vander Linden, 1829)	Strog	6	3	2	0	34	2	4.0	SD
<i>Stigmus pendulus</i> Panzer, 1804	Spen	0	0	0	0	8	2	0.9	C
<i>Stigmus solskyi</i> A. Morawitz, 1864	Ssol	0	3	0	0	15	2	1.7	SD
<i>Mimusesa dahlbomi</i> (Wesmael, 1852)	Mdahl	1	0	0	0	1	0	0.2	C
<i>Mimusesa unicolor</i> (Vander Linden, 1829)	Muni	2	2	0	0	0	0	0.3	C
<i>Psenulus concolor</i> (Dahlbom, 1843)	Pcon	1	1	0	0	39	0	3.5	SD
<i>Psenulus fulvicornis</i> (Schenck, 1857)	Pful	0	0	0	0	0	3	0.3	C
<i>Psenulus fuscipennis</i> (Dahlbom, 1843)	Pfus	6	0	0	0	0	1	0.6	C
<i>Psenulus laevigatus</i> (Schenck, 1857)	Plae	0	4	0	0	46	0	4.3	C
<i>Psenulus pallipes</i> (Panzer, 1798)	Ppal	1	3	0	0	157	7	14.3	D
<i>Psenulus schencki</i> (Tournier, 1889)	Psch	0	0	0	0	45	1	3.9	C
Philanthinae									
<i>Cerceris flavilabris</i> (Fabricius, 1793)	Cfla	2	0	0	0	0	0	0.2	C
<i>Cerceris quadricincta</i> (Panzer, 1799)	Cqcc	1	1	0	0	0	0	0.2	C
<i>Cerceris quinquefasciata</i> (Rossi, 1792)	Cqfc	1	1	0	0	0	0	0.2	C
<i>Cerceris ruficornis</i> (Fabricius, 1793)	Cruf	9	0	0	0	0	0	0.8	C
<i>Cerceris rybyensis</i> (Linnaeus, 1771)	Cryb	2	0	0	0	0	0	0.2	C

Annexe 2 : Liste détaillée des espèces capturées sur chaque site et leur classe de dominance.

Les sites sont représentés par leur numéro de départements.

Systématique selon Pulawski (2013) in Bitsch (2014) et nomenclature d'après Norén (2000), Smissen (2003) et Barbier (2013).

Les noms d'espèces et de sous-familles sont rangés par ordre alphabétique au sein de chaque groupe.

Classe de dominance : D.- Dominante ; SD.- Subdominante ; C.- Compagne.

Genre	Richesse Spécifique	Abondance totale	Abondance relative totale (%)
AMPULICIDAE			
Dolichurinae			
<i>Dolichurus</i>	2	3	0.3
SPHECIDAE			
Ammophilinae			
<i>Ammophila</i>	1	1	0.1
Sphecinae			
<i>Isodontia</i>	1	1	0.1
CRABRONIDAE			
Astatinae			
<i>Astata</i>	1	1	0.1
Bembicinae			
<i>Didineis</i>	2	57	4.8
<i>Bembix</i>	1	1	0.1
<i>Argogorytes</i>	1	10	0.9
<i>Gorytes</i>	3	4	0.3
<i>Harpactus</i>	2	25	2.1
<i>Nysson</i>	2	60	5.1
Crabroninae			
<i>Entomognathus</i>	1	1	0.1
<i>Crossocerus</i>	14	107	9.1
<i>Ectemnius</i>	6	24	2.0
<i>Lestica</i>	1	2	0.2
<i>Lindenius</i>	4	7	0.6
<i>Rhopalum</i>	2	20	1.7
<i>Tachysphex</i>	1	6	0.5
<i>Nitela</i>	2	4	0.3
<i>Solierella</i>	1	2	0.2
<i>Trypoxylon</i>	8	257	21.9
Pemphredoninae			
<i>Diodontus</i>	1	28	2.4
<i>Passaloecus</i>	5	75	6.4
<i>Pemphredon</i>	6	59	5.0
<i>Spilomena</i>	3	53	4.5
<i>Stigmaeus</i>	2	30	2.6
<i>Mimumesa</i>	2	6	0.5
<i>Psenulus</i>	6	315	26.8
Philanthinae			
<i>Cerceris</i>	5	17	1.4

Annexe 3. Tableau récapitulatif de la richesse spécifique et de l'abondance des genres. Systématique selon Pulawski (2013) in Bitsch (2014).

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL - Directeur de publication : Bernard GUÉRIN

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 86 Fascicule 1-2 Janvier - Février 2017

SOMMAIRE

Dupuy C. - De la domestication du mil aux récoltes de grains excédentaires : données archéologiques associées.....	3-18
Trichies G. - Occultifur rivoirei, mycoparasite auricularioïde nouveau découvert sur <i>Hyphodontia arguta</i>	19-28
Le Divelec R. et al. - Étude des Sphécides en grandes cultures dans la moitié nord de la France	29-64

Couverture : *Illecebrum verticillatum* L., au lieu dit Les Mouilles (commune de Thel, Rhône) à 820 m d'altitude, le 4 juin 2016. Crédit : Véronique Guérin-Faublée

CONTENTS

Dupuy C. - From pearl millet domestication to harvests of surplus grains: associated archaeological data	3-18
Trichies G. - <i>Occultifur rivoirei</i> , as a mycoparasite auricularioid newly discovered on <i>Hyphodontia arguta</i>	19-28
Le Divelec R. et al. - Study of Sphecids Wasps in the Northern half France's arable crops.....	29-64

Prix 10 euros

ISSN 0366-1326 - N° d'inscription à la CPPAP : 0418G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : Janvier 2017

Copyright © 2017 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.