



HAL
open science

Déterminants multi-échelles de la dynamique spatio-temporelle des coléoptères carabiques prédateurs de graines d'adventices

Sarah Duchazaubeneix Labruyere

► **To cite this version:**

Sarah Duchazaubeneix Labruyere. Déterminants multi-échelles de la dynamique spatio-temporelle des coléoptères carabiques prédateurs de graines d'adventices. Sciences agricoles. Université de Bourgogne, 2016. Français. NNT : 2016DIJOS010 . tel-01424305v2

HAL Id: tel-01424305

<https://theses.hal.science/tel-01424305v2>

Submitted on 13 Feb 2017

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

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



UNIVERSITE DE BOURGOGNE

UFR Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement

THESE

Pour l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de Bourgogne

Ecole Doctorale Environnements – Santé

Discipline : Science Vie (Spécialité : Biologie des populations et Ecologie)

Institut National de la Recherche Agronomique

UMR 1347 Agroécologie – Pôle Gestion Durable des Adventices (GestAd)

Par **Sarah DUCHAZAUBENEIX LABRUYERE**

Déterminants multi-échelles de la dynamique spatio-temporelle des coléoptères carabiques prédateurs de graines d'adventices

Soutenue le **24 novembre 2016** devant le jury composé de :

Pr. Loïc BOLLACHE	Professeur, Université de Bourgogne	Président du Jury
Pr. Marc DUFRENE	Professeur, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, Belgique	Rapporteur
Dr. Claire LAVIGNE	Directrice de Recherche, INRA Avignon	Rapporteur
Dr. Stéphanie AVIRON	Chargée de Recherche, INRA SAD Paysage, Rennes	Examinatrice
Dr. Aude VIALATTE	Maître de Conférences, ENSA Toulouse	Examinatrice
Dr. Sandrine PETIT MICHAUT	Directrice de recherche, INRA Dijon	Directrice de thèse
Dr. Benoît RICCI	Chargé de Recherche, INRA Dijon	Co-encadrant de thèse

Remerciements

Evidemment, en tout premier lieu, je remercie chaleureusement Sandrine et Benoît de m'avoir aidé à mener cette thèse jusqu'au bout, malgré mes moments de doutes et mon manque de confiance en moi et d'avoir consacré du temps pour moi. Cette thèse n'est pas que la mienne, c'est aussi la vôtre. Benoît, je suis fière d'avoir été ta première thésarde. Malheureusement, je n'ai pas eu le temps de faire de la modélisation spatiale pendant la thèse, mais j'espère que tu as tout de même pris plaisir à bosser sur les carabes avec Sandrine et moi ! Sandrine, j'espère avoir été à la hauteur pendant ces 3 ans, je sais que tu as toujours voulu me pousser vers le haut... et même si ça me bouscule parfois, je t'en remercie, car grâce à toi, j'ai appris beaucoup de choses et tu es sincèrement une super chef !

Je remercie mon jury, Stéphanie Aviron, Aude Vialatte et Loïc Bollache d'évaluer mon travail et particulièrement à Marc Dufrière et Claire Lavigne pour avoir accepté d'en être les rapporteurs. J'espère que vous apprécierez la lecture !

Je remercie également les personnes de mon comité de pilotage Manuel Plantegenest, David Bohan (alias Dave, « c'est fun ! »), et Sylvain Poggi pour m'avoir suivie pendant ces années et avec qui les discussions ont été enrichissantes, notamment pour la mise en place de la manip de terrain.

Ces 3 ans de (dur) travail n'aurait pas pu se dérouler aussi sans l'aide de l'unité Agroécologie, et notamment de l'équipe CAPA, devenue ensuite ComPaRe.

Cyrille (à cause de toi je ne vois plus la pub « sport élec » de la même façon !) et Chantal, merci pour votre immense aide sur le terrain, j'en garde des sacrés souvenirs : chercher les pièges dans les parcelles de colza en fleur (c'était parfois très drôle), la mise en place des pièges directionnels dans un sol dur comme du béton, (c'était pas simple, hein Cyrille !), les pièges détruits par les sangliers, le tri parfois long des carabes au labo avec les limaces et les souris parfois au stade de décomposition, mettre le ciré et les bottes quand il pleuvait, ça me rendait hyper sexy (ahhh les joies du terrain). Merci Chantal pour ton organisation, tu m'as beaucoup aidé pour toutes ces petites choses auxquelles tu as pensé (faire les étiquettes, les solutions, diverses fiches...), et merci pour toutes les discussions qu'on a pu avoir ensemble, on se ressemble sur pas mal de points toutes les deux ! Et crois-moi, niveau reconnaissance des carabes, tu as beaucoup plus de compétences que tu ne le crois !

Aussi, en parlant de terrain, un grand merci aux agriculteurs de Fénay et du domaine expérimental d'Epoisses (notamment Pascal Farcy) qui m'ont permis de pouvoir échantillonner des carabes dans leur parcelle... et bien sûr je remercie aux 39000 carabes de s'être sacrifiés pour la science...

Merci à Luc qui m'a aussi beaucoup aidé sur le terrain et qui m'a sauvé la vie plusieurs fois pour que ma manip se passe au mieux avec les agris... merci aussi pour les cartes SIG (je sais que je t'ai un peu embêté avec ça !). Merci à Fabrice, pour les conseils niveau stats, j'espère ne pas avoir trop pris de ton temps, parfois je suis un peu longue à la détente pour comprendre !

Merci Bruno, mon chef d'équipe préféré, j'ai été fière d'être ta vice-présidente pendant les réunions d'équipe. Merci pour ton soutien, ta bonne humeur car c'est aussi grâce à toi que je n'ai pas laissé tomber un certain samedi 10 septembre 2016.

Merci aussi à ceux qui ne sont pas restés très longtemps au sein du labo, mais qui ont tout de même laissé une trace dans ma mémoire : James, Chloé, Marilou, Willian, Clément, Nicolas. Un merci tout particulier va à Laura, « ma » stagiaire, qui a mesuré et pesé beaucoup de carabes pendant son stage...

Je pense aussi à ceux que j'ai croisé lors de mes heures d'enseignements, comme Karine, Marie-Jeanne ou Paul, merci pour les bons moments passés ensemble à la combe à la serpent lors des TP avec les étudiants !

Merci à Lionel, Coralie, Juliette, Elise... et à tous ceux que j'ai pu rencontrer à l'Expérimentarium. Ça a été pour moi une véritable bouffée d'air ces rencontres avec les scolaires et le grand public pour expliquer ma démarche de recherche. Cette transmission de la science aux gens « non experts » est devenue pour moi une véritable passion !

Aussi, lors de ma thèse, j'ai effectué une formation absolument géniale, qui m'a permis de rencontrer des gens vraiment adorables, qui me soutiennent encore aujourd'hui avec leurs petits mots positifs dans une petite enveloppe. Merci à Talent Campus, j'ai passé une semaine d'enfer en février 2015, avec parfois des larmes mais beaucoup de sourires, de bienveillance... et aussi de chant (n'est-ce pas Etienne ?)... A bientôt pour un prochain parcours avancé !

Les personnes qui viennent ensuite dans les remerciements sont les personnes pour qui le nombre de mercis ne sera jamais suffisant.

Martin, Morgane, Florent, Floriane, Florence (bref, les 3 Flo !), Antoine (Alubac !), Olivia, Rémi, Quentin, Sébastien, Ophélie, Tossimidé, Violaine (la reine des cannelés et des tut tut !), Nawel, Alice, Orla, Rebecca, je ne vous dirai jamais assez « merci » pour tous les bons moments passés ensemble que ce soit au Beer time, au Capucc' (RIP, sniff), au Barbarian's, au Flan's, au Aki, au restaurant indien, au cinéday, à Europapark, aux divers apéros/soirées... mais aussi lors de nos tournages vidéos ☺ ! Merci pour votre soutien, votre bonne humeur, votre amitié, votre sincérité, votre écoute, vos conseils... Cette thèse n'aurait pas pu voir le jour sans vous ! Des amitiés très fortes se sont tissées entre nous et qui j'espère ne s'estomperont pas de sitôt !

Un ENORME merci à Annette, qui m'a soutenue depuis le début. Tu es devenue une de mes meilleures amies. Tu as été tellement adorable avec moi surtout ces derniers temps, je ne sais vraiment pas comment te remercier. Merci à toi, ma chère Diane, même si on se voit peu, je sais que tu seras toujours là pour ton petit Pikachu. Merci à vous aussi Natacha et Yann pour votre soutien (Yann pour la musique !), vous êtes des amis en or !

Merci aussi à mes coachs : Laure Lamy et Laurent Sauriat. Laure, notre travail ensemble vient juste de commencer. Un long travail sur moi m'attend, mais je suis sûre que ça va marcher ! Laurent (mon coach TOP « cocooning »), tu m'as vue rire, pleurer et tu as aussi vu mes yeux pétiller. Je ne peux oublier nos moments passés ensemble, le concert des Atomic cats à Lux, nos séances au cabinet, mais aussi à jouer au blind test dans ta voiture (d'ailleurs, tu me dois toujours une revanche !) ou autres. J'espère ne jamais te décevoir « maître »... (comprenez qui pourra !).

Enfin, merci à ma famille, notamment ma sœur et mes parents pour leur soutien, toujours sans faille. Merci de tout cœur à mon mari, Vincent, avec qui je partage ma vie depuis plus de 10 ans et qui m'a toujours soutenu quels que soient mes choix... je ne te remercierai jamais assez pour ça.

Une douce pensée va à ma chienne Pookie qui est partie en octobre 2015 et qui me manque énormément.

... Et toutes mes excuses à tous ceux que j'aurais pu oublier de remercier...

Résumé

Promouvoir le service de contrôle biologique des bio-agresseurs des cultures nécessite de comprendre le fonctionnement des populations d'ennemis naturels dans des mosaïques agricoles qui sont hétérogènes et dynamiques. Cette thèse porte sur l'étude des déterminants de l'abondance des carabes impliqués dans la régulation des adventices via la consommation de leurs graines. L'analyse des variations d'abondance des espèces à une échelle nationale nous a permis d'évaluer le rôle relatif des facteurs locaux et paysagers et de mettre en évidence le rôle important de la proportion de colza et de prairie dans le paysage sur l'abondance de carabes consommateurs de graines dans les parcelles cultivées. Le suivi expérimental de la composition des communautés de carabes ainsi que du statut nutritionnel et des mouvements de plusieurs espèces dans des dispositifs colza/blé et colza/bordure pérenne sur l'ensemble de la période d'activité des carabes nous a permis de mettre en évidence que (i) les carabes répondent à l'hétérogénéité de cette mosaïque agricole (type de culture, qualité de l'habitat au sein d'un même type de culture), avec des réponses souvent spécifiques (ii) que le colza d'hiver joue un rôle important dans le fonctionnement des populations de carabes consommateurs de graines du fait de sa haute qualité d'habitat pour ces espèces, (iii) que la variation de la qualité d'habitat peut jouer sur le mouvement des carabes vers l'habitat adjacent et (iv) que la présence d'une bordure pérenne au voisinage d'une culture favorise le maintien et le fonctionnement de plusieurs espèces consommatrices de graines d'adventices dans la mosaïque agricole.

Mots clés : Carabidae, Paysage agricole, Granivorie, Habitat adjacent, Distribution spatio-temporelle, Colza, bordure pérenne, Service écosystémique, Agroécologie.

Abstract

Promoting biological pest control in crops requires to understand the functioning of natural enemies in heterogeneous and dynamic agricultural mosaics. This thesis focuses on the study of the determinants that influence the abundance of ground beetles involved in the regulation of weeds via the consumption of their seeds. In an analysis of the variations of species abundance at a national scale we identified the respective role of local and landscape factors and showed that oilseed rape and grassland proportions in the landscape were key determinants of the abundance of carabid species in cultivated fields. We then studied carabid communities through combined measured of their abundance, nutritional status and between-habitat movements, during an entire cropping season, in pairs of habitats consisting in winter oilseed rape fields with either a crop (winter cereal fields) or a semi-natural habitat (grassy field margins) as adjacent habitat. We demonstrated that (i) ground beetles respond to the heterogeneity of arable mosaic (crop type, habitat quality within the same crop type), often with specific responses, (ii) winter oilseed rape plays an important role in the functioning of weed seed-eating carabid species due to its high habitat quality, (iii) variations in habitat quality can influence the movement of beetles to the adjacent habitat and (iv) the presence of a grassy field margin in the vicinity of a crop promotes the maintenance and functioning of several species in arable mosaics.

Keywords: Carabidae, Agricultural landscape, Granivory, Habitat adjacency, Spatio-temporal distribution, Oilseed rape, Grassy field margin, Ecosystem services, Agroecology.

Table des matières

Remerciements	3
Résumé	7
Abstract	9
Table des matières	11
Liste des tableaux	16
Liste des Figures	18
Liste des annexes	24
Chapitre I : Introduction générale	26
1. Contexte général : Agriculture et biodiversité	27
2. La régulation biologique des bioagresseurs de culture	29
2.1. Principes généraux	29
2.2. Fonctionnement des populations d'ennemis naturels dans la mosaïque agricole.....	29
2.2.1. Des habitats cultivés dynamiques	29
2.2.2. Le paysage agricole, un écosystème hétérogène et dynamique	30
2.2.3. Hétérogénéité du paysage et processus écologiques gouvernant le fonctionnement des populations d'auxiliaires de cultures.....	32
2.3. Un exemple de régulation biologique : la prédation de graines d'adventices par les coléoptères Carabidae	34
2.3.1. Les carabes, insecte à haut potentiel agroécologique.....	34
2.3.2. La prédation de graines d'adventices par les Carabidae	34
2.3.3. Plus d'abondance de carabes dans une parcelle pour un meilleur service de prédation dans les cultures.....	36
3. Etat des connaissances sur la distribution spatio-temporelle des carabes dans le paysage agricole .	37
3.1. Ecologie des coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes	37
3.1.1. Cycle de vie et rythme saisonniers.....	37
3.1.2. Capacité de dispersion chez les carabes.....	39
3.2. Une distribution spatio-temporelle influencée par des facteurs à multi-échelles spatiales	40
3.2.1. Facteurs locaux agissant sur la dynamique des populations	40
3.2.2. Influence du voisinage sur le fonctionnement des populations.....	41
3.2.3. Influence du paysage sur la dynamique spatio-temporelle	43
3.2.4. En conclusion, un fonctionnement assez complexe... ..	44
4. Démarche générale de la thèse.....	44
4.1. Hypothèses de travail	44
4.2. Plan de la thèse.....	45
Chapitre II – Influence du colza et des prairies à différentes échelles spatiales sur l'abondance de 9 espèces de carabes.	48

1. Introduction au chapitre	49
2. Article 1	51
Abstract	52
A. Introduction.....	53
B. Materials and methods	55
C. Results	59
D. Discussion.....	65
E. Acknowledgments	67
F. Annexes	68
3. Conclusion du chapitre	70
Chapitre III - Etude empirique du fonctionnement spatio-temporel des carabes au sein de paires d'habitats: Présentation de l'expérience de terrain.	72
1. Problématique et objectifs	73
2. Lieux d'échantillonnage	73
3. Piégeage et détermination des carabes.....	80
3.1. Le piège à fosse.....	80
3.2. Les pièges directionnels	81
3.3. Discussion sur la méthode de piégeage.....	83
3.4. Dates d'échantillonnage et synchronisation selon la date de récolte	84
3.5. Indentification, détermination du groupe trophique et stockage des carabes.....	85
4. Choix des espèces étudiées et sexage des individus	85
5. Définition des périodes pour l'étude des de la dynamique de ces trois espèces	88
6. Mesures effectuées.....	88
6.1. Activité densité moyenne par pot.....	89
6.2. Statut nutritionnel des carabes	89
6.2. Utilisation de l'interface au cours du temps et proportion de carabes sortant de la culture	90
Chapitre IV - Distribution spatio-temporelle des communautés de carabes dans les paires d'habitats	91
1. Introduction.....	92
2. Matériels et méthodes	94
2.1. Echantillonnage des carabes	94
2.2. Découpage de l'échelle temporelle en 4 périodes.....	94
2.3. Analyses statistiques	95
3. Résultats.....	96
3.1. Etude globale de la structure des communautés des carabes au sein des paires d'habitats.....	96
3.2. Evolution temporelle des communautés de carabes dans les différentes paires d'habitats.....	104
4. Discussion.....	120

5. Conclusion	122
6. Annexes	124
Chapitre V - Caractérisation de la qualité d'habitat via la mesure de l'abondance et du statut nutritionnel	129
1. Introduction au chapitre	130
2. Article 2	133
Abstract	134
A. Introduction.....	135
B. Materials and methods	137
C. Results	140
D. Discussion.....	150
E. Acknowledgements.....	152
F. Annexes	153
3. Conclusion du chapitre	158
Chapitre VI : Fonctionnement spatio-temporel des 3 espèces de carabes dans les paires d'habitats	159
1. Introduction au chapitre	160
2. Article 3	162
Abstract	163
A. Introduction.....	164
B. Materials and methods	165
C. Results	169
D. Discussion.....	178
E. Acknowledgements.....	180
3. Conclusion du chapitre	181
Chapitre VII - Discussion générale et perspectives	182
1. Réflexions <i>a posteriori</i> sur les méthodes utilisées.....	183
1.1. Mesure du statut nutritionnel par le Condition Factor	183
1.2. Dispositif par paire d'habitat et utilisation des pièges directionnels.....	184
2. Déterminants spatio-temporelle de la distribution des carabes : synthèse des résultats par échelle spatiale	185
2.1. Une influence majoritaire du type d'habitat et des systèmes de cultures associés.....	185
2.2. Un rôle des parcelles avoisinantes différente selon les espèces et selon le type d'habitat voisin	187
2.3. Une influence non négligeable de l'échelle paysagère sur l'abondance de carabes	192
3. Apports et perspectives de la thèse : quelle gestion agroécologique du paysage pour maximiser le service de prédation des graines d'adventices ?.....	193
3.1. Gestion des paysages agricoles afin de favoriser l'abondance de carabes dans une parcelle donnée	193

3.2. Pour aller plus loin : développement d'un modèle spatialement explicite avec différents scénarios de paysage.....	194
3.3. Quelle contribution des espèces à la prédation de graines ?	194
Références bibliographiques	196
Publications et communications scientifiques.....	214
Articles acceptés :	214
Article en preparation.....	214
Communications orales :	214
Posters :	215
Enseignements et vulgarisations scientifiques :	215

Liste des tableaux

Chapitre II : Influence du colza et des prairies à différentes échelles spatiales sur l'abondance de 9 espèces de carabes

Page 57: Table 2.1 - Characteristics of the 9 selected carabid species. Legend for trophic groups: O: omnivores and G: granivores.

Page 59: Table 2.2 - Distribution of the records over the different modalities of sampling, local and neighbor variables and mean values of landscape variables.

Page 64: Table 2.3 - Results of linear mixed models. Only models where there were significant effects are shown. For each model, marginal R-squared (variance explained by fixed effects) and conditional R-squared (variance explained by fixed and random effects) are mentioned. Results for *Amara similata* and *Amara ovata* are not mentioned because there were no significant effects.

Chapitre III : Etude empirique du fonctionnement spatio-temporel des carabes au sein de paires d'habitats: Présentation de l'expérience de terrain

Page 78: Tableau 3.1a - Récapitulatif des pratiques réalisées dans les parcelles de céréales d'hiver. DSH méca: désherbage mécanique ; FERTI : Fertilisation, REC : Récolte ; T-INSECT : Traitement insecticides ; T-FONG : Traitement Fongicides ; T-HERB : Traitement Herbicides ; T-LIM : Traitement molluscicides ; TSS : Travail du sol superficiel (5-10 cm dont déchaumage, passage de la herse) ; LAB : Labour, DECOMPACT : Décompactage (Travail du sol profond) ; S : Semis

Page 79: Tableau 3.1b - Récapitulatif des pratiques réalisées dans les parcelles de colza d'hiver. DSH méca: désherbage mécanique ; FERTI : Fertilisation, REC : Récolte ; T-INSECT : Traitement insecticides ; T-FONG : Traitement Fongicides ; T-HERB : Traitement Herbicides ; T-LIM : Traitement molluscicides ; TSS : Travail du sol superficiel (5-10 cm dont déchaumage, passage de la herse) ; LAB : Labour, DECOMPACT : Décompactage (Travail du sol profond) ; S : Semis

Page 80: Tableau 3.2 - Indices de Fréquence de Traitement pour chaque parcelle choisie pour l'échantillonnage des carabes

Page 84: Tableau 3.3 - Dates d'échantillonnage des carabes au sein des paires d'habitats

Chapitre V : Caractérisation de la qualité d'habitat via la mesure de l'abondance et du statut nutritionnel

Page 146: Table 5.1 - Characteristics of studied carabid species all habitat type confounded: Means (\pm SD) of length, weight and nutritional state (CF) per sex and p-value of analysis of variance to see differences among sex. Significant models were printed in bold. N = number of individuals measured, M=males and Fem= Females.

Page 147: Table 5.2 - Results of mixed models for testing the presence of grass field margin (GFM) effect on mean activity density (AD) per trap (log transformed) and nutritional state (CF per individual). For *A. similata*, the effect of presence of GFM on AD and CF was studied only in oilseed rape (OSR) because there were not enough individuals in Cereal habitat. M = Males, Fem = Females.

Page 148: Table 5.3- Effect of Treatment Frequency Index of insecticide (TFI Insecticides) on mean activity density (AD) per trap (log transformed) per site and nutritional state (CF) per individual of carabids in OSR testing with linear models for AD and linear mixed models for CF (sampling date as

random variable). Signs of effect were written in brackets. Significant models were printed in bold. + positive response, - negative response. M = Males, F = Females.

Page 149: Table 5.4 - Pearson correlation coefficients between mean AD per trap of species studied, and their nutritional state (CF) for each habitat. Significant models were printed in bold. M = Males, F = Females; OSR = oilseed rape, GFM=grass margin

Chapitre VI: Fonctionnement spatio-temporel des 3 espèces de carabes dans les paires d'habitats

Page 172: Table 6.1 - Number of records of each indicator measured in oilseed rape fields: activity density (AD_{OSR}), nutritional state for each sex (CF_M for males and CF_F for females) and the proportion of carabids leaving oilseed rape (P_o).

Liste des Figures

Chapitre I : Introduction générale

Page 28: Figure 1.1 - Classification des services écosystémiques d'après le Millenium Ecosystem Assesment (MEA, 2005). Le contrôle biologique, classé comme service de régulation et indiqué en rouge, a une influence sur le bien être humain mais également sur les services d'approvisionnement via leur augmentation. Schéma repris de Zhang et al., 2007.

Page 30: Figure 1.2 - Dynamique au sein d'une parcelle pendant une année culturale. Exemple du colza d'hiver.

Page 31: Figure 1.3 - Schéma représentant les deux composantes de l'hétérogénéité spatiale : composition et configuration. Chaque carré représente un paysage, et les différentes couleurs les différentes occupations du sol. L'hétérogénéité de composition augmente avec une augmentation du nombre des types de couverts. L'hétérogénéité de configuration augmente avec une augmentation de la complexité de l'organisation spatiale de ces couverts (repris de Fahrig et al., 2011).

Page 32: Figure 1.4 - Illustration de la dynamique interannuelle du paysage agricole liée à la rotation des cultures. Cartographie des assolements la zone Atelier de Fénay en Côte d'Or (Bourgogne) de 2004 à 2011. Chaque couleur représente une culture donnée.

Page 35: Figure 1.5 - Consommation journalière par individu pour 5 espèces (test en cafétéria). Les espèces bleues représentent les omnivores et les rouges les granivores. Repris de Petit et al., 2014.

Page 38: Figure 1.6 - Schéma du cycle de vie des espèces à reproduction printanière ("spring breeders"). A droite : exemple de la dynamique d'activité densité (ici *Poecilus cupreus*, repris de Roger et al., 2010)

Page 38: Figure 1.7 - Schéma du cycle de vie des espèces à reproduction automnale ("autumn breeders"). A droite : exemple de la dynamique d'activité densité (ici *Pseudoophonus rufipes*, repris de Roger et al., 2010)

Page 43: Figure 1.8 - Représentation des deux modèles d'utilisation des cultures et de la bordure pérenne. L'espèce A passe l'ensemble de son cycle de vie dans la parcelle cultivée alors que l'espèce B hiverne dans la bordure et occupe la parcelle uniquement pendant la croissance de la culture (modèle de colonisation cyclique de Wissinger 1997), adapté de Rand et al., 2006 et Petit et al., 2015.

Page 47: Figure 1.9 - Schéma général de l'organisation du manuscrit de thèse

Chapitre II : Influence du colza et des prairies à différentes échelles spatiales sur l'abondance de 9 espèces de carabes

Page 56: Figure 2.1 - Map of sampling sites in England (source: Farm Scale Evaluation database) by crop type: beet, maize, spring oilseed rape and winter oilseed rape.

Page 61: Figure 2.2 -Frequency of occurrence (%) in transects for the 9 selected species by crop type and by sampling date. Frequency of occurrence of all species differed among these two variables (χ^2 tests p-value < 0.05, n=1747). (A) Beet, (B) Maize, (C) Spring Rape, (D) Winter Rape. Colors represent sampling season: White: spring, dark grey: summer; light grey: autumn. See Material and methods for more information about sampling date.

Page 62: Figure 2.3 - Activity density (AD) of each granivore and omnivore species according to crop types (transects with AD=0 were removed). Linear mixed models showed that there was an effect of

crop type on the abundance of all species except for *A. aenea* and *H. affinis* (see Results). Letters indicate significant differences between crop types identified with multi comparison tests (Tukey post-hoc tests)

Chapitre III : Etude empirique du fonctionnement spatio-temporel des carabes au sein de paires d'habitats: Présentation de l'expérience de terrain

Page 74: Figure 3.1 - Localisation des zones d'études © Google Earth

Page 76: Figure 3.2 - Carte des zones d'études avec l'assolement de l'année culturale 2013/ 2014 et la localisation des parcelles choisies pour l'échantillonnage des carabes (paires d'habitats encadrés en noir). Les réplicats sont numérotés de 1 à 15 et chaque couleur donne un type de paire d'habitat : Bleu = Colza / Bordure pérenne, Orange = Céréales / Colza et Vert = Céréales / Bordure pérenne. Les zooms montrent la localisation des pièges au niveau des interfaces entre les deux habitats et à l'intérieur des habitats

Page 77: Figure 3.3 - Exemple d'une bordure pérenne adjacent d'une parcelle de blé d'hiver sur le domaine expérimental d'Epoisses (photo du 3 juin 2014)

Page 81 : Figure 3.4 - Photo d'une ligne de 5 pièges barber mis en place dans une parcelle de blé (photo prise le 2 septembre 2014)

Page 81: Figure 3.5 - Photo d'un piège barber mis en place avec son toit en plexiglass (protection contre la pluie) et le contenu lors du relevé de terrain (photo de droite : A. Trichard)

Page 82: Figure 3.6 - Exemple d'un piège directionnel mis en place sur une interface pour le suivi de la dynamique des carabes

Page 83: Figure 3.7 - Schéma du design expérimental mis en place. Les ronds noirs représentent les pièges barbers et les pièges directionnels sont représentés par les lignes formant un "Z". Les flèches représentent le sens des flux mesurés par les pièges directionnels.

Page 87: Figure 3.8 - Présentation des trois espèces de carabes étudiées avec leur taille respective.

Page 87: Figure 3.9 - Critères de sexage de carabes (exemple sur *P. cupreus*) : tibias de la première paire de pattes (en haut) et les organes reproducteurs (en bas). la photo de gauche présente le mâle, celle de droite la femelle. Observation par loupe binoculaire avec un grossissement x6,5.

Chapitre IV : Distribution spatio-temporelle des communautés de carabes dans les paires d'habitats

Page 97: Figure 4.1 - Effet de l'habitat sur l'activité densité (A), la richesse spécifique (B) et la diversité de Shannon (C) et effet de l'interaction entre le type de culture et de la présence de la bordure pérenne sur l'activité densité (D), la richesse spécifique (E) et la diversité de Shannon (F). Les lettres donnent les résultats des tests de Tukey post hoc.

Page 98: Figure 4.2 - Plan des axes 1 et 2 de l'analyse des coordonnées principales (PCoA) sans prise en compte de l'échelle temporelle pour décrire les communautés de carabes suivant l'habitat et l'habitat adjacent. Les espèces représentées sont les 25 espèces les plus abondantes avec un focus sur *Poecilus cupreus* (poe_cup), *Amara similata* (ama_sim) et *Pseudoophonus rufipes* (pse_ruf). Les couleurs représentent les groupes trophiques auxquelles ils appartiennent : bleu pour les prédateurs, vert pour les omnivores et rouge pour les granivores. Les barycentres des groupes trophiques sont également représentés : P=prédateurs, O=omnivores et G=granivores. Les points gris représentent chaque site.

Page 99: Figure 4.3 - Proportion (en %) de chaque groupe trophique (en moyenne \pm SD) suivant les combinaisons d'habitats. Les lettres représentent les différences significatives entre les proportions de groupes trophiques au sein de chaque paire d'habitat (Tests Tukey post hoc).

Page 101: Figure 4.4A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans les parcelles de colza suivant le type d'habitat adjacent (Céréales ou bordure pérenne). Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 102: Figure 4.4B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans les parcelles de céréales suivant l'habitat adjacent (colza ou bordure pérenne.) Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 103: Figure 4.4C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans les bordures pérennes suivant le type de culture adjacent (Colza ou Céréales). Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 105: Figure 4.5 - Plan des axes 1 et 2 de l'analyse des coordonnées principales (PCoA) pour décrire les communautés de carabes suivant l'habitat et la période (P1 à P4) considérée pour chaque combinaison d'habitat : Cereal/GFM (A), Cereal/OSR (B) et OSR/GFM (C). Chaque segment de couleur représente l'évolution de chaque habitat dans le temps. Rouge=Céréales (Cereal), Rose = colza (OSR), Vert=bordure pérenne (GFM), Bleu=interface entre les deux habitats adjacents (int).

Page 106: Figure 4.6A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 1**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 109: Figure 4.6B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 2**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 110: Figure 4.6C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 3**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 111: Figure 4.6D - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 4**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 112: Figure 4.7A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la **période 1**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 113: Figure 4.7B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la **période 2**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 113: Figure 4.7C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la **période 3**. Les couleurs représentent

les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateurs, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 115: Figure 4.7D - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la **période 4**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 116: Figure 4.8A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 1**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 117: Figure 4.8B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 2**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 118: Figure 4.8C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 3**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 119: Figure 4.8D - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la **période 4**. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

Page 123: Figure 4.9 – Reprise de l'analyse des coordonnées principales (PCoA) avec un focus sur les trois espèces choisies pour la suite de la thèse : *Poecilus cupreus* (poe_cup), *Amara similata* (ama_sim) et *Pseudoophonus rufipes* (pse_ruf). Les couleurs représentent les groupes trophiques auxquelles ils appartiennent : bleu pour les prédateurs, vert pour les omnivores et rouge pour les granivores. Les barycentres des groupes trophiques sont également représentés : P=prédateurs, O=omnivores et G=granivores.

Chapitre V : Caractérisation de la qualité d'habitat via la mesure de l'abondance et du statut nutritionnel

Page 143: Figure 5.1 - Variations of mean activity density (AD) per trap (+/- SE) during sampling sessions for each habitat. a. *P. cupreus*, b. *A. similata* and c. *P. rufipes*. Legend of habitats: bold line: Cereal, bold dashed line: oilseed rape, thin dashed line: grass margin

Page 144: Figure 5.2 - Effect of habitat on the mean activity density (AD) per trap (log transformed) \pm SD for each species and sex during the peak of AD (two successive weeks, see material and methods). a. *P. cupreus*, b. *A. similata* and c. *P. rufipes*. Significant effects were marked with an asterisk near the name of species: *P < 0.05; **P < 0.01, *** P < 0.001. Dots gave the log(mean AD per trap +1) for each replicate and for the two weeks selected. Results of Tukey HSD post hoc tests were given by little letters for each habitat.

Page 145: Figure 5.3 - Effect of habitat on the nutritional state (CF) (mean \pm SD) per species and sex. a. *P. cupreus*, b. *P. rufipes* during the peak of activity density (two successive weeks, see material and methods). Significant effects were marked with an asterisk near the name of species: *P < 0.05; **P <

0.01, *** $P < 0.001$. Dots represented the CF of each individual measured. Results of Tukey HSD post hoc tests were given by little letters for each habitat

Chapitre VI: Fonctionnement spatio-temporel des 3 espèces de carabes dans les paires d'habitats

Page 167: Figure 6.1 - Sampling design. Black circles represent barbers traps "simple" and lines with a "Z" shape represent the directional traps. Each pair of habitat (Oilseed rape (OSR)/Cereal and OSR/Grassy field margin (GFM)) is repeated 5 times each. Arrows indicate the carabid movement assessed. Not to scale.

Page 173: Figure 6.2 - Activity density of species (mean \pm SE) in oilseed rape with sampling sessions centered on the harvest date (week 0) and definition of the four periods for spring breeding species (*P. cupreus* (A) and *A. similata* (B)) and two periods (*P. rufipes* (C)).

Page 174: Figure 6.3 - Mean AD per trap (mean \pm SE) in oilseed rape (differentiated by type of adjacent habitat) per period. Legend of adjacent habitat: Full line: Cereal as neighbor habitat, dashed line: Grassy Field Margin (GFM) as neighbor habitat. a. *Poecilus cupreus*, b. *Amara similata*, c. *Pseudoophonus rufipes*. Significant effect of presence of GFM per period were marked with an asterisk: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Positive signs represented the significant increase of mean AD per trap among two consecutive periods for each pair of habitat: + $P < 0.05$; ++ $P < 0.01$; +++ $P < 0.001$ and negative signs represented the significant decrease of mean AD per trap among two consecutive periods for each pair of habitat: - $P < 0.05$; -- $P < 0.01$; --- $P < 0.001$

Page 175: Figure 6.4 - Condition Factor (CF) (mean \pm SE) in oilseed rape (differentiated by type of adjacent habitat) per period. Legend of adjacent habitat: Full line: Cereal as neighbor habitat, dashed line: Grassy Field Margin (GFM) as neighbor habitat. Graphs to the left represent males and graphs to the right represent females. (a) *Poecilus cupreus*, (b) *Amara similata*, (c) *Pseudoophonus rufipes*. Significant effect of presence of GFM per period were marked with an asterisk: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Positive signs represented the significant increase of CF among two consecutive periods for each pair of habitat: + $P < 0.05$; ++ $P < 0.01$; +++ $P < 0.001$ and negative signs represented the significant decrease of CF among two consecutive periods for each pair of habitat: - $P < 0.05$; - - $P < 0.01$; - - - $P < 0.001$.

Page 176: Figure 6.5 - Ratio of use of OSR and interface (see material and methods for the calculation) per period for each species and each pairs of habitat. When ratio is negative, carabids mostly use oilseed rape and when the ratio is positive, carabids mostly use the interface between OSR and the adjacent habitat. Grey areas represent the confidence interval (95%) calculated via permutation tests. Graphs to the left represent OSR/Cereal sites and graphs to the right represent OSR/GFM sites. (a) *Poecilus cupreus*, (b) *Amara similata*, (c) *Pseudoophonus rufipes*

Page 177: Figure 6.6 - Proportion of carabids leaving OSR (P_o) (mean \pm SE) (differentiated by type of adjacent habitat) per period. Legend of adjacent habitat: Full line: Cereal as neighbor habitat, dashed line: Grassy Field Margin (GFM) as neighbor habitat. (a) *Poecilus cupreus*, (b) *Amara similata*, (c) *Pseudoophonus rufipes*. Significant effect of presence of GFM per period were marked with an asterisk: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Positive signs represented the significant increase of P_o among two consecutive periods for each pair of habitat: + $P < 0.05$; ++ $P < 0.01$; +++ $P < 0.001$ and negative signs represented the significant decrease of P_o among two consecutive periods for each pair of habitat: - $P < 0.05$; - - $P < 0.01$; - - - $P < 0.001$.

Chapitre VII: Discussion et perspectives

Page 191: Figure 7.1 - Récapitulatif du fonctionnement spatio-temporel des 3 espèces de carabes étudiés dans les paires d'habitats

Page 192: Figure 7.2 - Récapitulatif des effets des variables paysagères sur l'abondance de carabes dans une parcelle donnée (Résultats du chapitre II)

Liste des annexes

Chapitre II : Influence du colza et des prairies à différentes échelles spatiales sur l'abondance de 9 espèces de carabes

Page 68: Appendix A. - Interaction plot of the effect of Intensity of management (local variable) and area of grasslands (landscape variable) on the abundance of *P. cupreus* (log-transformed) for the model B-spring.

Page 69: Appendix B. - Interaction plot of the effect of Intensity of management (local variable) and area of oilseed rape (landscape variable) on the abundance of *H. affinis* (log-transformed) for the model SR-Spring.

Chapitre IV : Distribution spatio-temporelle des communautés de carabes dans les paires d'habitats

Page 124: Annexe 1 - Liste des espèces capturées pendant l'expérience de terrain, avec leur code associé pour la PCoA (voir Figure 4.2) et le groupe trophique auquel chacun appartient. P=prédateurs, O=omnivores, G=Granivores. Voir la section Matériels et méthodes pour plus d'informations.

Page 126: Annexe 2 - Plan des axes 2 et 3 (à gauche) et 1 et 3 (à droite) de l'analyse en coordonnées principales sans prise en compte de l'échelle temporelle. Les espèces représentées sont les 25 espèces les plus abondantes avec un focus sur *Poecilus cupreus* (poe_cup), *Amara similata* (ama_sim) et *Pseudophonus rufipes* (pse_ruf). Les couleurs représentent les groupes trophiques auxquelles ils appartiennent : bleu pour les prédateurs, vert pour les omnivores et rouge pour les granivores. Les barycentres des groupes trophiques sont également représentés : P=prédateurs, O=omnivores et G=granivores. Les points gris représentent chaque site.

Page 127: Annexe 3 - Evolution de l'AD (moyenne par pot), de la richesse spécifique, et la diversité totale (indice de Shannon) pendant les quatre périodes suivant les paires d'habitats : A. Paires d'habitats Cereal/GFM, B : Paires d'habitats Cereal/OSR, C : paires d'habitats GFM/OSR. Les couleurs représentent les habitats ou l'interface, les points les moyennes et les barres d'erreur sont les écarts types.

Page 128: Annexe 4 - Evolution de la proportion des groupes trophiques pendant les quatre périodes dans chaque paire d'habitats (interface incluse): A : Cereal/GFM, B : Cereal/OSR, C : OSR/GFM. Chaque couleur représente un groupe trophique : vert = omnivores, rouge= granivores, bleus = prédateurs carnivores, les points représentent les moyennes et les barres d'erreur sont les écarts types.

Chapitre V: Caractérisation de la qualité d'habitat via la mesure de l'abondance et du statut nutritionnel

Page 153: Appendix A - Field sampling design with and carabid sampling of the study. There were five replicates of three types of habitat pairs (local sites). In each habitat type, carabids were sampled using 5 pitfall traps. OSR = Oilseed rape, GFM= grass margin

Page 154: Appendix B - Number of individuals of carabid beetles measured for the nutritional state (CF). The number in brackets specifies the number of local sites (max =5) in which a species' sex was present. M = Males, F = Females.

Page 155: Appendix C - Percentage of activity density (AD) (mean \pm SE) in grass margins (GFM) during sampling sessions for each species (ratio between AD in GFM and total catches (Crop + GFM))

in habitat pairs) all sex confounded. 1: *Poecilus cupreus*; 2. *Amara similata*; 3. *Pseudoophonus rufipes*. Letters indicate significant differences between sampling weeks identified with multi comparison tests (Tukey post hoc tests).

Page 156: Appendix D- Plots of dry weight W (mg) versus elytra length L (mm) of *Poecilus cupreus* for each sex and their power regression curve for calculation of condition factor (see material and methods). Each point is noted by the type of habitat (Cereal, oilseed rape (OSR), grass margin (GFM)). M=males, F=females. The power regression curve formula were $W=0.1152*L^{2.6216}$, $R^2=0.32$ for males and $W=0.0512*L^{3.0106}$, $R^2=0.47$ for females).

Page 157: Appendix E - Plots of dry weight W (mg) versus elytra length L (mm) of *Amara similata* for each sex and their power regression curve for calculation of condition factor (see material and methods). Each point is noted by the type of habitat (Cereal, oilseed rape (OSR), grass margin (GFM)). M=males, F=females. The power regression curves formula were $W=0.0767*L^{2.8151}$, $R^2=0.32$ for males and $W=0.0389*L^{3.2302}$, $R^2=0.32$ for females.

Page 158: Appendix F - Plots of dry weight W (mg) versus elytra length L (mm) of *Pseudoophonus rufipes* for each sex and their power regression curve for calculation of condition factor (see material and methods). Each point is noted by the type of habitat (Cereal, oilseed rape (OSR), grass margin (GFM)). M=males, F=females. The power regression curve formula were: $W=0.1951*L^{2.4658}$, $R^2=0.44$ for males and $W=0.2602*L^{2.3843}$, $R^2=0.31$ for females.

Chapitre I : Introduction générale

1. Contexte général : Agriculture et biodiversité

Depuis la moitié du 20^{ème} siècle, la population mondiale a augmenté de façon importante. De 1960 à 2015, la population française est passée d'environ 42 à 65 millions (Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques (INSEE)). Ainsi, le secteur agricole a dû trouver des moyens pour augmenter les rendements agricoles et ainsi assurer une sécurité alimentaire. Cette intensification agricole a été marquée par de nouvelles techniques de production : la mécanisation, les améliorations génétiques ainsi que la lutte chimique contre les bioagresseurs (organismes vivants qui attaquent les plantes cultivées) via l'utilisation massive de produits phytosanitaires.

Cette mutation de l'agriculture a eu de nombreux effets sur les paysages agricoles (Stoate et al., 2001 ; De Fries et al., 2004). Les parcelles ont été significativement agrandies pour assurer le passage d'engins agricoles de plus grande taille, ce qui a conduit à la suppression d'éléments semi-naturels tels que bordures enherbées, haies, boisements ou encore zones humides (Meeus, 1993 ; Haines-Young et al., 2003). Ceci s'est souvent accompagné d'une simplification des rotations et des assolements liée à la spécialisation croissante des exploitations agricoles. On a donc observé une réduction majeure de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages agricoles sur les dernières décennies (Benton et al., 2003). Au sein des parcelles cultivées, le recours croissant aux intrants de synthèse a également eu un impact sur la qualité écologique de ces habitats (Tilman et al., 2001). La prise de conscience des effets néfastes de l'utilisation massive de produits phytosanitaires sur l'environnement (contamination des milieux aquatiques de surface et souterrains, pollution des sols) a d'ailleurs été l'un des principaux facteurs de la remise en cause du modèle agricole 'intensif'.

Les effets négatifs de l'intensification agricole sur la biodiversité ont été décrits par de nombreux auteurs ces dernières années (Robinson & Sutherland, 2002 ; Benton et al., 2003, Le Roux et al., 2008 ; Firbank et al., 2008, Geiger et al., 2010). Ce déclin avéré de la biodiversité agricole n'est pas sans poser problème, ce que soit en termes de conservation des espèces, par exemples de plantes messicoles rares (Fried et al., 2009) ou d'avifaune inféodée aux paysages agricoles (Chamberlain et al., 2000) ou bien en terme d'impact de cette perte de diversité sur le fonctionnement de l'agroécosystème (Loreau et al., 2001 ; Hooper et al., 2005)

La biodiversité agricole contribue en effet au fonctionnement des agroécosystèmes grâce aux fonctions écologiques qui sont remplies par les différents éléments qui la composent. En ce sens, on peut considérer l'agroécosystème comme tout autre écosystème et utiliser le cadre général fourni par le Millenium Ecosystem Assessment, (2005). Dans ce cadre conceptuel, la biodiversité fournit divers services écosystémiques, définis comme « tout bénéfice matériel ou immatériel que l'Homme retire des écosystèmes ». On différencie les services de soutien (formation des sols, production primaire etc.), d'approvisionnement (production des biens liés à la consommation), de régulation (climat, maladies, ravageurs...) et culturels (Figure 1.1).

Beaucoup des services rendus par la biodiversité agricole sont d'une importance économique majeure (Pimentel et al., 1997). Parmi ceux-ci, la régulation naturelle des bioagresseurs de culture par des ennemis naturels est un service important à plusieurs titres. Les pertes de rendement attribuables aux bioagresseurs sont encore aujourd'hui considérables, avec des taux variant entre 25% et 40%, en fonction des cultures (Oerke, 2006). La valeur économique du service de régulation biologique a été estimée à 417 milliards de dollars par an à l'échelle du globe (Costanza et al., 1997). Dans le contexte actuel d'une nécessaire réduction de la dépendance de l'agriculture à la lutte chimique, on peut s'attendre à ce que le recours aux régulations biologiques s'intensifie, avec pour corollaire une importance économique accrue pour ce service écosystémique.

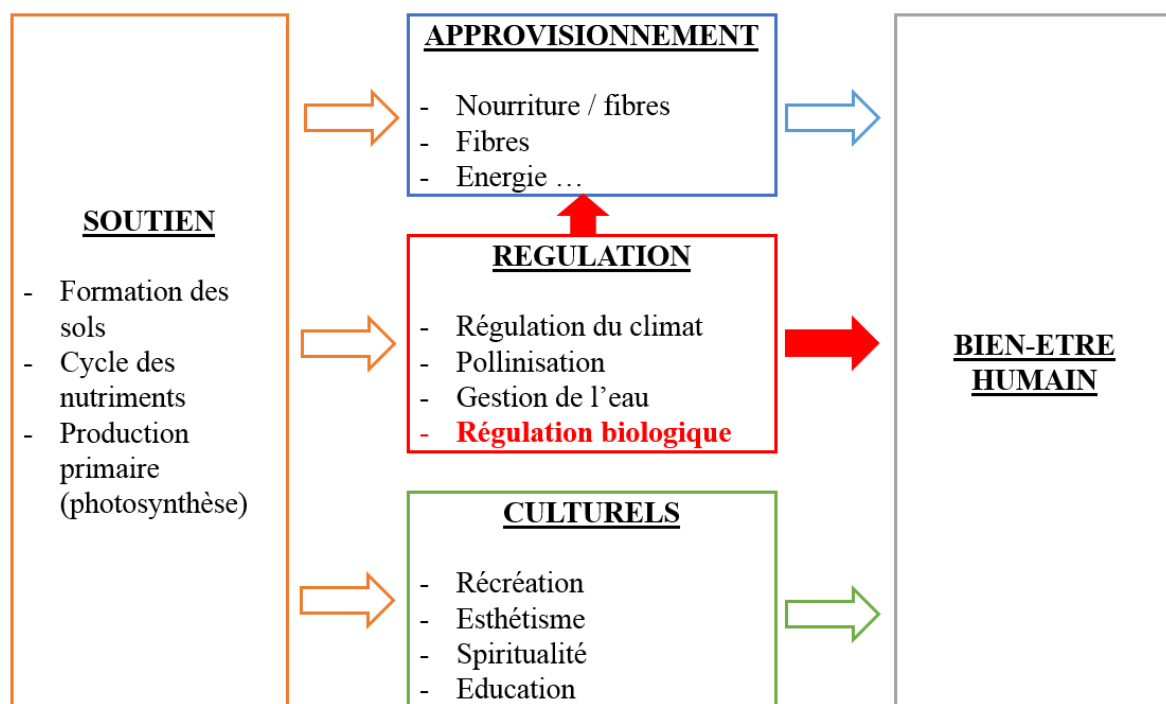


Figure 1.1 - Classification des services écosystémiques d'après le Millenium Ecosystem Assesement (MEA, 2005). Les flèches représentent les liens entre les différents types de services fournis par la biodiversité. Par exemple, la régulation biologique, classé comme service de régulation et indiqué en rouge, a une influence sur le bien être humain mais également sur les services d'approvisionnement (flèches rouges) via leur augmentation. Schéma repris de Zhang et al., 2007.

2. La régulation biologique des bioagresseurs de culture

2.1. Principes généraux

La régulation biologique des bioagresseurs peut s'apparenter à la lutte biologique (« biological control » ou « biocontrol »), définie par l'Organisation Internationale de Lutte Biologique (OILB) comme « l'utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les dégâts causés par des ravageurs » (Ferron, 1999). Ce service écosystémique est lié aux interactions complexes au sein des chaînes trophiques. Ces interactions s'effectuent entre la plante hôte (e.g. la culture), le bioagresseur (e.g. un herbivore) et son ennemi naturel (par prédation ou parasitisme). De ce fait, deux types de régulation peuvent coexister au sein du système : la régulation « bottom-up » et la régulation « top-down ».

La régulation « bottom-up » est une régulation ascendante où l'abondance d'un niveau trophique est limitée par le manque de ressources aux niveaux inférieurs. Dans les agroécosystèmes, la régulation « bottom-up » est un processus important pour le contrôle des herbivores (Power, 1992). Ce contrôle peut être renforcé par exemple en manipulant la diversité des plantes au sein de la culture (Dassou & Tixier, 2016 pour une méta-analyse).

La régulation « top-down » est une régulation descendante où chaque niveau trophique a le potentiel de réguler une proie appartenant au niveau trophique inférieur via une relation de prédation ou de parasitisme, indépendamment des ressources de la proie/de l'organisme parasité. Les organismes qui régulent les bioagresseurs sont appelés ennemis naturels ou auxiliaires de culture. La relation top-down peut être renforcée par la lutte biologique classique (par inondation) où l'agent de lutte ou auxiliaire est relâché en masse dans les cultures mais le renouvellement régulier de cette opération est un inconvénient. Aujourd'hui, la recherche en agroécologie s'oriente plutôt vers des approches de type lutte biologique par « conservation », c'est-à-dire que l'on va chercher à renforcer et maintenir durablement les populations d'auxiliaires indigènes présents dans les agroécosystèmes. Pour cela, il est nécessaire de comprendre la répartition et la dynamique des espèces auxiliaires au sein de l'écosystème agricole et c'est le cadre de ce travail de thèse.

2.2. Fonctionnement des populations d'ennemis naturels dans la mosaïque agricole

Le fonctionnement des populations d'ennemis naturels est affecté par le caractère très hétérogène et dynamique de la mosaïque agricole et ce à plusieurs échelles d'espace et de temps.

2.2.1. Des habitats cultivés dynamiques

Les conditions écologiques qui prévalent dans une parcelle cultivée sont hétérogènes et dynamiques et ceci va affecter la distribution des ennemis naturels dans l'habitat, dans l'espace et dans le temps. Au niveau spatial, les conditions abiotiques (e.g. microclimat) et biotiques (e.g. disponibilité en ressources)

sont distribués de façon hétérogène. Au cours du temps, le passage entre différents stades phénologiques de la culture (ex. floraison, fructification) implique que les ressources trophiques végétales changent au cours du temps, et parallèlement, on observe également des dynamiques de disponibilité en proies animales (Östman et al., 2005). De plus, la conduite des cultures se traduit par des interventions (épandage de pesticides et d'engrais, travail du sol) qui se succèdent au cours du temps et dont la répartition spatiale peut être ciblée. La croissance de la culture et la récolte modifient le microclimat (Figure 1.2). Tous ces facteurs vont influencer la répartition spatiale des ennemis de culture et son évolution au cours de l'année culturale (Landis et al., 2000). Par exemple, les araignées linyphiidae se retrouvent dans des localisations ayant de fortes densités de pucerons (Harwood et al., 2001), phénomène également observé chez les carabes avec des agrégations spatiales d'individus à l'intérieur des champs cultivés (Thomas et al., 2001). Dans certains cas, l'évolution défavorable des conditions écologiques dans l'habitat local peut induire les populations d'ennemis naturels à changer d'habitat, à courte distance (échelle du voisinage) ou à échelle plus grande, l'échelle paysagère.



Figure 1.2 - Dynamique au sein d'une parcelle pendant une année culturale. Exemple du colza d'hiver.

2.2.2. Le paysage agricole, un écosystème hétérogène et dynamique

Un paysage agricole peut être défini comme une mosaïque, composée de « patches » ou éléments structurels (ayant chacun des fonctions écologiques propres) inclus dans une « matrice » paysagère (Forman & Gordon, 1981). Le paysage agricole apparaît également comme une mosaïque spatialement hétérogène composé d'un mélange de types d'usage des sols. Au sein de ce paysage, on peut distinguer les éléments en s'intéressant à leur utilisation (« land-use ») et à leur végétation (« land-cover »). Ainsi, on distingue des éléments semi-naturels comme les bois, prairies permanentes, bordures de champs herbeuses ou les haies et des éléments cultivés. Les habitats cultivés présentent de même une grande diversité du fait de la diversité des types de cultures et, au sein d'un même type de culture, de différences dans la conduite de culture. Ainsi, à un moment donné, la mosaïque agricole se compose de patches de différentes cultures, à des stades phénologiques différents et subissant une gestion agricole particulière. La taille de ces patches et leur allocation d'usage par les agriculteurs est source d'hétérogénéité (Thenail

et al., 2009). Cette hétérogénéité paysagère a deux composantes: un paysage plus hétérogène est un paysage qui a une plus grande variété de types de couvert (hétérogénéité dite de composition) et/ou un agencement spatial plus ou moins complexe de ses couverts (hétérogénéité de configuration, Fahrig et al., 2011, Figure 1.3).

Comme vu précédemment chaque patch d'habitat cultivé a sa propre dynamique intra-annuelle, et ainsi, à l'échelle de la mosaïque, la distribution spatiale des conditions d'habitats est dynamique sur ce pas de temps court. A échelle temporelle plus longue, la mosaïque agricole change du fait de la succession des cultures annuelles dans la rotation. Ceci va faire varier le type d'habitat au sein des « patches », ce qui par conséquent affecte la composition du paysage. De ce fait, les paysages agricoles sont continuellement en mouvement avec des types d'habitat apparaissant ou disparaissant selon les années culturales (Figure 1.4).

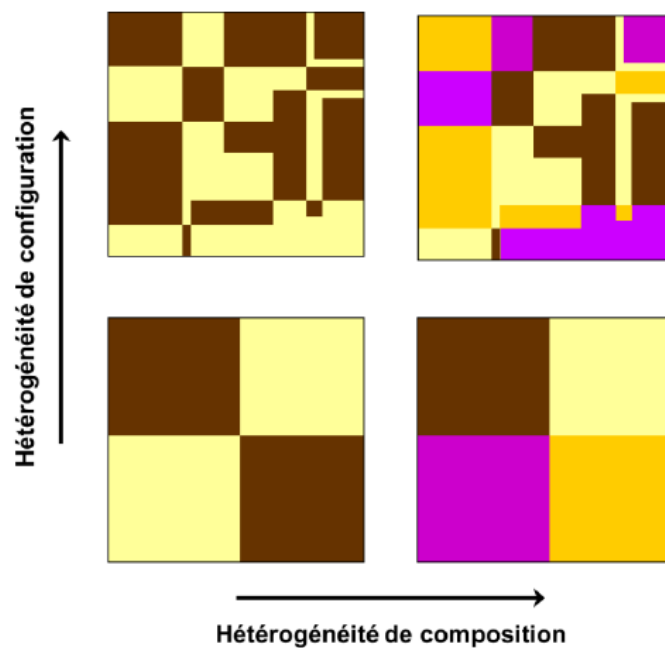


Figure 1.3 - Schéma représentant les deux composantes de l'hétérogénéité spatiale : composition et configuration. Chaque carré représente un paysage, et les différentes couleurs les différentes occupations du sol. L'hétérogénéité de composition augmente avec une augmentation du nombre des types de couverts. L'hétérogénéité de configuration augmente avec une augmentation de la complexité de l'organisation spatiale de ces couverts (repris de Fahrig et al., 2011).

Les effets de l'hétérogénéité spatiale du paysage sur les ennemis naturels est surtout documentée en termes d'effets sur la richesse spécifique. La proportion d'éléments semi-naturels dans le paysage (souvent utilisée comme une mesure du degré de complexité du paysage) a un effet positif sur cette richesse (Thies & Tschardtke, 1999 ; Bianchi et al., 2006 ; Tschardtke et al., 2007 ; Veres et al., 2013), et peut avoir un impact sur l'efficacité du service de régulation (Thies et al., 2003). Ces habitats non cultivés peuvent fournir des ressources trophiques, des abris, des sites de reproduction ou d'hivernation (Landis et al., 2000 ; Chaplin-Kramer et al., 2011 ; Rusch et al., 2011). Par exemple, la composition et

configuration du paysage en termes de lisières forestières influence la présence de syrphes aphidiphages dans les paysages agricoles via une facilitation de leur hibernation (Arrignon et al., 2007).

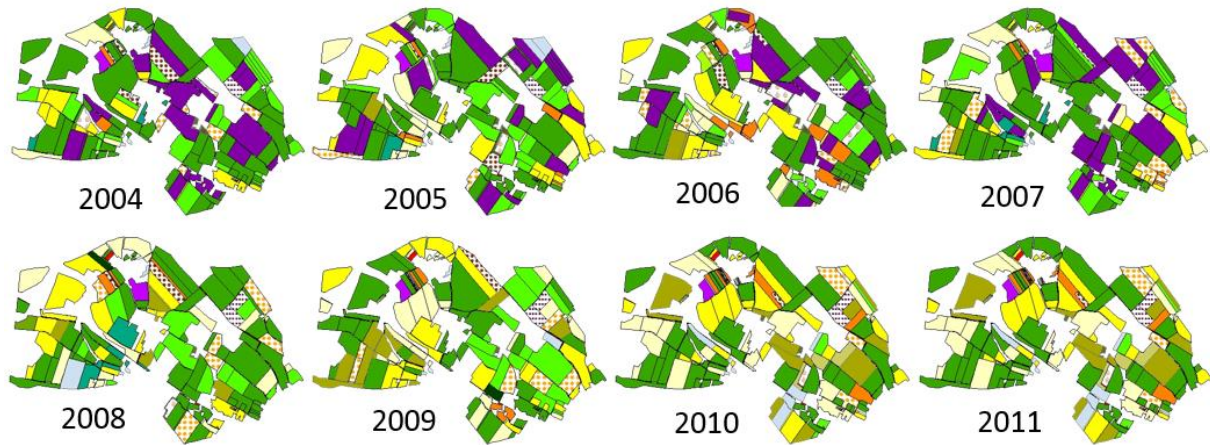


Figure 1.4 - Illustration de la dynamique interannuelle du paysage agricole liée à la rotation des cultures. Cartographie des assolements la zone Atelier de Féney en Côte d'Or (Bourgogne) de 2004 à 2011. Chaque couleur représente une culture donnée.

2.2.3. Hétérogénéité du paysage et processus écologiques gouvernant le fonctionnement des populations d'auxiliaires de cultures

Ces effets du paysage traduisent le fait que de nombreuses populations fonctionnent à des échelles supra-parcellaires. Le mouvement est donc un processus clé et la capacité des individus à se déplacer est une condition majeure à leur maintien dans les paysages hétérogènes et dynamiques. Dunning et al. (1992) ont formalisé quatre grands types de processus écologiques affectant la dynamique des populations à l'échelle d'un paysage : la complémentation, la supplémentation, les relations source-puits et les effets de voisinage.

Au cours de leur cycle de vie, que ce soit de façon journalière ou au rythme des saisons, une espèce peut avoir besoin d'utiliser plusieurs éléments du paysage. S'il s'agit d'éléments de même nature, utilisés pour la même ressource, on parle alors de **supplémentation** (Dunning et al., 1992). La disponibilité au sein de l'élément étant insuffisante, les individus ont besoin de se déplacer à la recherche d'un autre élément pour la trouver. Cela a été démontré chez des papillons tels que *Maniola jurtina* où les adultes vont exploiter plusieurs prairies permanentes ou pelouses calcaires dans les paysages agricoles (Ouin et al., 2004). Lorsqu'il s'agit d'éléments de nature différente, utilisés pour des ressources différentes (abri, nourriture, reproduction...), on parle alors de **complémentation**. Les individus doivent migrer d'un type de couvert à un autre pour pouvoir boucler leur cycle de vie (Dunning et al., 1992). Ce type de processus a été largement décrit pour certaines espèces de ravageurs de cultures et leurs ennemis naturels, qui en règle générale passent l'hiver dans les couverts semi-naturels puis se nourrissent et se reproduisent dans

les cultures (Kromp, 1999; Griffiths et al., 2007; Chaplin-Kramer et al., 2011). Ces phénomènes de complémentation sont le plus souvent observés entre les couverts semi-naturels et les cultures (Tscharntke et al., 2005; Rand et al., 2006; Tscharntke et al., 2007; Blitzer et al., 2012), mais des études récentes suggèrent que le processus de complémentation pourrait également avoir lieu entre différents types de couverts cultivés car ils présentent des ressources éphémères et à des périodes différentes (Burel et al., 2013 ; Vasseur et al., 2013). Les paysages hétérogènes, composés de plusieurs types de couvert, hébergent donc les espèces présentes dans chacun des couverts et des espèces qui ont besoin de se déplacer entre ces différents couverts (Fahrig et al., 2011).

Le **processus de source-puits** (variante du concept de métapopulation, Levins, 1969) résulte de la différence de qualité entre deux habitats, les habitats de qualité inférieure (comme des habitats ayant moins de ressources ou plus perturbés) pouvant constituer des puits pour les habitats environnants de qualité supérieure (Dunning et al., 1992). Ainsi, il peut se créer des flux de migration depuis les habitats sources vers les habitats puits (Dunning et al., 1992 ; Dias, 1996 ; Kleijn et al. 2011). Les flux de populations de ce type sont décrits par Rand et al. (2006) comme des “spillovers” résultants des différences de « productivité ». La survie d’une population au sein des puits dépend de l’immigration d’individus des habitats sources.

Les **effets de bordure** sont un type **d’effet de voisinage**. L’effet de voisinage se produit lorsqu’un individu présent dans une unité paysagère subit une influence beaucoup plus importante de la part des unités adjacentes que de la part des unités plus distantes dans le paysage. Les effets de bordure sont très dépendants de la constitution des limites entre unités paysagères, limites variant de la simple démarcation (interface entre deux habitats) à la constitution d’une nouvelle unité paysagère à part entière (exemple d’une lisière forestière) selon les organismes étudiés. Les individus se dispersent d’un patch central vers les patches voisins si les bordures sont perméables ou semi-perméables. Si la bordure avec un autre habitat est imperméable, il est impossible de coloniser cet habitat.

Il existe également le processus de **dilution/concentration** des populations entre les patches dans le paysage. Lorsque la quantité d’habitats favorables (disponibilité de ressources) est importante dans la mosaïque paysagère, les individus d’une population peuvent se répartir à faible densité sur l’ensemble de la surface en habitat disponible, par un « effet de dilution » (Tscharntke et al., 2012). Cette distribution sur une grande surface (par exemple dominance d’un habitat favorable) peut entraîner une réduction de la densité de population localement (Parsa et al., 2011; Vasseur et al., 2013; Haenke et al., 2014). Il existe également le phénomène inverse, lorsque la quantité d’habitat favorable ou une ressource diminue dans le paysage, la population se concentre dans ces rares patches disponibles (« effet concentration » – Tscharntke et al., 2012). Ces phénomènes de concentration-dilution sont donc liés à des dynamiques temporelles de la disponibilité des habitats.

En résumé, les écosystèmes agricoles sont des paysages fortement dynamiques, à la fois au cours de l'année mais également d'une année sur l'autre. Les populations d'insectes auxiliaires de cultures exploitant ces milieux sont dépendantes de la présence d'habitats favorables à des moments clés pour réaliser leur cycle de vie. Les perturbations et modifications du milieu, liées aux pratiques agricoles, peuvent potentiellement avoir de forts impacts sur les dynamiques de ces populations. Il est donc nécessaire, lors de l'étude de ces populations d'auxiliaires, de considérer les différentes échelles spatiales afin de pouvoir étudier l'ensemble des interactions et processus influençant les dynamiques de population.

2.3. Un exemple de régulation biologique : la prédation de graines d'adventices par les coléoptères Carabidae

2.3.1. Les carabes, insectes à haut potentiel agroécologique

Les carabidés sont considérés comme des prédateurs généralistes/polyphages d'où leur statut d'auxiliaire de culture d'une variété de bioagresseurs: pucerons, limaces, diptères, coléoptères et lépidoptères (Kromp, 1999, Bohan et al., 2000 ; Winder et al., 2005), mais aussi des graines d'adventices (Honěk et al., 2003 ; Bohan et al., 2011). Trois guildes trophiques sont définies dans la littérature sur la base du régime alimentaire des adultes (Lövei et Sunderland, 1996; Brooks et al., 2012) : les carnivores, qui se nourrissent principalement de proies animales comme les limaces, pucerons, larves de diptères, de coléoptères ou de lépidoptères (Kromp, 1999) ; les phytophages, ou granivores se nourrissant principalement des graines d'adventices ; et les omnivores, qui ont un régime mixte (animal/végétal). On reconnaît toutefois que cette classification est simpliste (Kamenova, 2013). Par exemple, les genres *Harpalus* ou *Amara* sont considérés comme granivores mais semblent avoir un régime parfois plus diversifié (notamment chez *Amara spp.* : Jørgensen & Toft 1997, Haschek et al., 2012 ; Kamenova, 2013). Le régime alimentaire peut également être modifié pendant certaines périodes du cycle de vie (Jørgensen & Toft, 1997 ; Honěk et al., 2006) et il semblerait que toutes les espèces aient une flexibilité plus ou moins grande de leur régime alimentaire en fonction des ressources disponibles (Roume, 2011).

2.3.2. La prédation de graines d'adventices par les Carabidae

Le contrôle des adventices est un enjeu majeur dans le monde agricole car les « mauvaises herbes » constituent un obstacle majeur à la production agricole (Marshall et al., 2003; Oerke, 2006) et le recours à la lutte chimique demeure élevé en dépit des effets négatifs reconnus sur l'environnement et la biodiversité (Paoletti & Pimentel, 2000; Geiger et al., 2010). De plus, l'apparition des résistances aux molécules herbicides rend cette gestion de plus en plus difficile (Chauvel et al., 2001 ; Dauer, 2009). Dans le contexte général d'un objectif de réduction de l'utilisation des intrants chimiques, l'intérêt se porte de plus en plus vers les carabes qui sont connus pour être les principaux consommateurs de graines d'adventices parmi les invertébrés (Honěk et al., 2003 ; Lundgren, 2013). La prédation des adventices

par les carabidés est un processus générique observé dans toutes les parcelles agricoles du printemps à l'automne et qui est épisodique; elle a lieu de façon brève et intense quand les graines tombent de la plante mère, avant un enfouissement qui les rendra indisponibles pour les prédateurs. Les carabes prélèvent ainsi une part de la pluie de graines avant que celles-ci n'intègrent le stock semencier du sol. Cela reste une part non négligeable car sur la base d'une dizaine d'études menées en Europe et aux Etats-Unis qui fournissent des mesures de prédation répétées au champ, on estime que le taux de perte de graines lié à la prédation est d'environ 50% (Davis et al., 2011). En Bourgogne, les taux moyens de prédation est de 28,2% variant de 2,7 à 73,7% selon les parcelles de blé mesurées (Trichard et al. 2013a). Une telle régulation biologique des mauvaises herbes par ces auxiliaires pourrait donc potentiellement réduire la dépendance à l'égard des herbicides.

Des études en laboratoire ont montré que cette prédation est préférentielle, c'est-à-dire que certaines adventices sont très consommées tandis que d'autres le sont peu, ceci pour différentes raisons : taille, épaisseur des téguments, toxicité, valeur nutritionnelle (Hulme, 1998, Trichard et al. 2013a), ce qui peut avoir comme conséquence une modification de la composition de la communauté adventice en place car certaines espèces seront plus affectées que d'autres (Petit et al., 2015). Les espèces les plus consommées dans la région bourguignonne sont dans l'ordre *Capsella bursa pastoris*, *Poa pratensis*, *Viola arvensis* et *Alopecurus myosuroides* (Trichard et al., 2013b). Il a été observé que les granivores consomment plus de graines que les omnivores avec plus de 10 graines par jour pour les uns et 6 graines pour les autres (Boursault, 2012 ; Petit et al., 2014, Figure 1.5). Cependant, les omnivores étant souvent plus abondants que les granivores au sein des parcelles, les espèces omnivores contribuent de façon importante à la prédation des graines adventices.

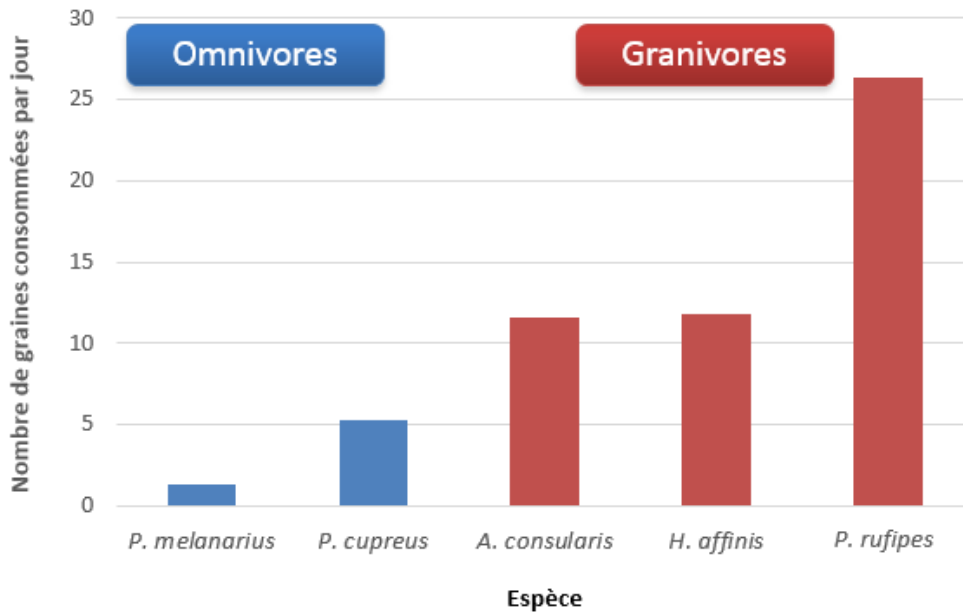


Figure 1.5- Consommation journalière par individu pour 5 espèces (test en cafétéria¹). Les espèces bleues représentent les omnivores et les rouges les granivores. Repris de Petit et al., 2014.

2.3.3. Plus d'abondance de carabes dans une parcelle pour un meilleur service de prédation dans les cultures

Plusieurs études menées au champ suggèrent un lien clair entre l'abondance de carabes granivores et omnivores et le taux de prédation de graines (O'Rourke et al., 2006 ; Menalled et al., 2007), même si cette relation 'générique' est évidemment variable en fonction du contexte de l'étude (présence de granivores autres que les carabes), de la résolution spatio-temporelle des études menées (Saska et al., 2008), de l'existence de densité-dépendance ou de prédation intra-gilde. Cette relation positive est confirmée par une étude récente menée sur 257 parcelles à l'échelle de la Grande Bretagne (base de données anglaise Farm Scale Evaluation (FSE), Bohan et al., 2011) qui démontre qu'il existerait un réel impact des carabidés consommateurs de graines sur la dynamique de population des adventices : plus on observe de carabes dans un champ, plus la quantité de graines qui intègre le stock semencier du sol d'une année sur l'autre est faible. Ce signal est robuste et existe dans les différents types de culture (quatre types de cultures étudiées), sous différents itinéraires techniques et dans toutes les régions de Grande Bretagne.

Dans ce travail, nous partons ainsi du postulat que l'augmentation de l'abondance de carabes consommateurs de graines dans une parcelle cultivée va se traduire par une intensification de la régulation biologique des adventices. L'enjeu de ce travail est donc d'identifier les facteurs déterminants l'abondance de carabes dans les parcelles et le fonctionnement spatio-temporel de ces espèces

¹ Les tests en cafétéria (en laboratoire) consistent à proposer diverses proies (animales et/ou végétales) à un carabe afin de déterminer quels sont leur régime et préférences alimentaires.

granivores dans la mosaïque agricole. Ceci pose la question de savoir comment les espèces de carabes perçoivent leur environnement et également à quelle échelle spatiale.

3. Etat des connaissances sur la distribution spatio-temporelle des carabes dans le paysage agricole

3.1. Ecologie des coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes

Cette famille de coléoptères est l'une des plus riches et diverses puisque l'on dénombre environ 1000 espèces en France (Dajoz, 2002). Ces insectes sont présents dans de nombreux écosystèmes naturels comme les forêts ou les milieux humides mais il s'agit aussi du groupe d'arthropodes les plus abondants dans les agroécosystèmes (Kromp, 1999). Ces insectes sont étudiés depuis de nombreuses années notamment du fait de leur abondance mais aussi de leur facilité de piégeage grâce au piège à fosse, ce qui a permis d'acquérir des connaissances sur leur taxonomie, biologie, écologie, répartition spatiale... Les carabes possèdent une grande diversité de traits ou caractéristiques écologiques ce qui leur confère une adaptation à des milieux variés (Lövei & Sunderland, 1996 ; Dajoz, 2002). Toutes ces connaissances ont permis la parution d'ouvrages tels que celui de Thiele en 1977, Holland en 2002 ou encore celui de Dajoz la même année, ainsi que des articles scientifiques faisant des synthèses de ces savoirs (Lövei & Sunderland, 1996 ; Kromp, 1999 ; ou Kotze et al., en 2011, qui fait un état de l'art sur 40 ans de recherche sur les carabes).

3.1.1. Cycle de vie et rythme saisonniers

Les carabes possèdent deux à trois stades larvaires successifs, un stade nymphal (vivants à quelques centimètres dans le sol), peu mobiles, et un stade adulte durant lequel ils sont actifs à surface du sol. Les larves et les nymphes sont plus sensibles que les adultes aux conditions abiotiques, mais aussi au manque de nourriture ou à la présence de prédateurs (Dajoz, 2002).

Dans les milieux tempérés, l'activité des adultes commence au début du printemps (vers le mois de mars) jusqu'en automne (environ octobre) ; les différentes espèces se succèdent sur ces six mois en fonction de la période d'émergence des adultes. La période de reproduction dépend de l'espèce. En hiver et en été (pour certaines espèces), les carabes peuvent se mettre en diapause (c'est-à-dire une période de dormance) en étant enterrés dans le sol et cessent d'être actifs.

Certaines espèces dites « *spring breeders* », commencent leur période d'activité (stade adulte) dès le début du printemps et se reproduisent. Le développement larvaire s'effectue durant l'été et l'automne et l'hivernation a donc lieu au stade adulte (Figure 1.6). Pour d'autres, la reproduction se fait à l'automne (« *autumn breeders* »), ainsi ce sont les larves qui hivernent puis poursuivent leur développement au printemps, les adultes émergeant durant l'été (Figure 1.7).

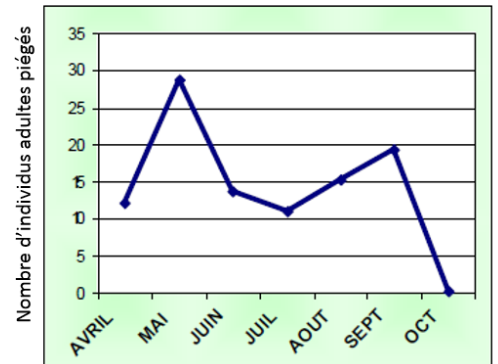
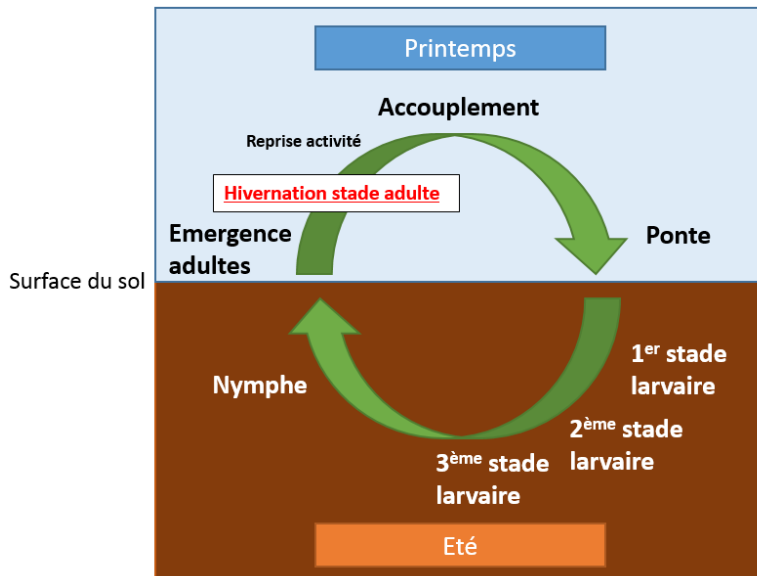


Figure 1.6 - Schéma du cycle de vie des espèces à reproduction printanière ("spring breeders"). A droite : exemple de la dynamique d'activité densité (ici *Poecilus cupreus*, repris de Roger et al., 2010)

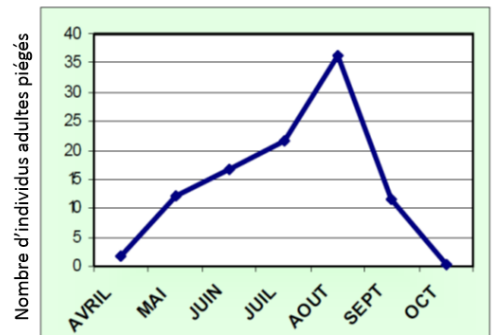
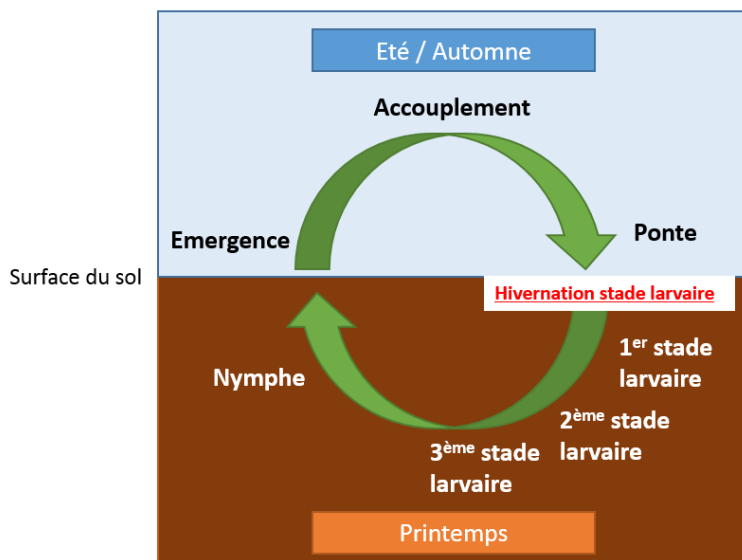


Figure 1.7 - Schéma du cycle de vie des espèces à reproduction automnale ("autumn breeders"). A droite : exemple de la dynamique d'activité densité (ici *Pseudoophonus rufipes*, repris de Roger et al., 2010)

Cette division en deux groupes est quelque peu critiquée car elle serait trop simpliste et il existerait une certaine plasticité individuelle (den Boer et den Boer-Daanje, 1990 ; Lövei & Sunderland, 1996). De plus, certaines espèces possèderaient une flexibilité dans leur cycle de vie (variabilité intra-spécifique), *Pterostichus melanarius* et *Anchomenus dorsalis* sont notamment capables d'adapter leur activité selon la culture, la décalant dans le temps dans les cultures de printemps (Hance, 1990). Néanmoins, cette

classification reste très utilisée dans la littérature (French & Elliott, 1999 ; Cole et al., 2002 ; Purtauf et al., 2005a ; Cole et al., 2012 en sont quelques exemples).

Compte tenu des perturbations agricoles fréquentes (produits phytosanitaires, divers travaux du sol...), qui affectent leur survie (Blake et al., 1994 ; Holland & Luff, 2000), la plupart des espèces de carabes des zones tempérées vivent seulement une année culturale, même si certaines peuvent vivre deux ans (Matalin, 2008).

3.1.2. Capacité de dispersion chez les carabes

Chez les carabes, il existe une variabilité dans la capacité de dispersion. En effet, il existe deux types de locomotion chez les carabes, la marche et le vol, les différences de morphologie alaires pourraient ainsi être un proxy de la capacité de dispersion (Kotze et al., 2011). De nombreuses espèces sont aptères (ou brachyptères) et n'ont que la marche pour moyen de locomotion. Ces espèces brachyptères sont dominantes dans les milieux stables, comme les forêts. D'autres espèces, souvent de taille plus petite, possèdent des ailes fonctionnelles et sont capables de se disperser par le vol (macroptères), ce qui constitue une adaptation aux milieux perturbés (den Boer, 1970). Enfin, il existe des espèces dimorphiques c'est-à-dire que les deux phénotypes existent pour une même espèce, certains individus possédant des ailes fonctionnelles et d'autres non (Lovei & Sunderland, 1996 ; Matalin, 2003). Par ailleurs, certaines espèces possèdent des ailes développées mais n'ont pas les muscles alaires nécessaires à leur fonctionnement. Hendrickx et al. (2009) ont utilisé ces deux variables (morphologie alaire et développement de la musculature associée) pour créer un indice de capacité de dispersion qui comprend quatre niveaux, allant de la plus faible à la plus forte.

La plupart des carabes vivant dans les paysages agricoles se caractérisent par une forte capacité de dispersion (Ribera et al., 2001), ce qui leur permet de coloniser les champs agricoles constamment perturbés (Desender, 1989). Néanmoins, les coléoptères carabiques se déplacent généralement à la surface du sol pour se nourrir ou se reproduire avec des déplacements pouvant atteindre 20 mètres par heure (Wallin & Ekbohm, 1988). Leur capacité de dispersion est fonction de la taille de leurs pattes (Roume, 2011) mais aussi fonction de la couverture végétale mis en place. En effet, la vitesse de déplacement par la marche est plus importante dans les champs de culture ou sur un sol nu que dans sous-bois ou une prairie (Lys & Nentwig, 1992, Frampton et al., 1995, Mauremootoo et al., 1995). Toutefois, dans les communautés de carabes présentes dans les agroécosystèmes, certaines espèces ont des faibles capacités de dispersion, et une augmentation de la diversité locale de ces espèces liée à une meilleure proximité de l'habitat semi naturel a été observée (Hendrickx et al., 2009). Ce qui montrerait que les carabes se déplacent ainsi dans les habitats de proche en proche.

L'utilisation et la fonctionnalité du vol chez les carabes restent peu documentées. Celui-ci peut être lié au cycle de vie. En effet, chez *Amara plebeja*, les muscles liés au vol subissent un double cycle

d'autolyse/régénération. Les muscles alaires apparaissent avant la période de reproduction (avril/mai) puis après la période de reproduction en automne et ces muscles disparaissent pendant le développement des œufs chez les femelles. Chez cette espèce, il existerait ainsi deux périodes de vol qui seraient dûs à des fonctionnalités différentes des habitats (habitat de reproduction et habitat d'hivernation) (van Huizen, 1977). Néanmoins, les observations directes des vols de carabes sont rares (den Boer, 1970) et on ne sait pas si les perturbations agricoles, telles que la récolte des cultures, peuvent notamment déclencher le vol des carabes.

3.2. Une distribution spatio-temporelle influencée par des facteurs à multi-échelles spatiales

Malgré les différences de capacités de dispersion existant entre espèces de carabes des agroécosystèmes, toutes sont suffisamment mobiles pour être capable au cours de leur vie d'utiliser plusieurs habitats de la mosaïque. Les déterminants de la distribution spatio-temporelle de ces espèces sont donc potentiellement multi-échelles, allant de l'échelle locale (la parcelle cultivée) à celle du paysage agricole.

3.2.1. Facteurs locaux agissant sur la dynamique des populations

Outre les caractéristiques du sol (notamment pH et humidité) (Holland & Luff, 2000 ; Pffifner & Luka, 2000 ; Holland et al., 2007), le type d'habitat semble être un déterminant majeur de la distribution des carabes. Le type de culture est fortement relié à d'autres variables tels que le microclimat (température et humidité) ou encore le couvert de végétation. En effet, selon le type de culture, la structure de la végétation varie de façon importante, ce qui influence les conditions climatiques au sein de ce milieu (Honěk, 1988), contrôlant ainsi l'assemblage et l'abondance de carabes. La phénologie de la culture détermine la période à laquelle celle-ci constitue un habitat favorable pour les différentes espèces. Les cultures de printemps présentent une abondance et une diversité plus faible que les cultures d'hiver (Hance et al., 1990 ; Booij & Noorlander, 1992). La diversité en carabes serait plus importante dans les cultures fournissant un couvert végétal plus tôt et ayant peu de perturbations liées aux pratiques culturales au début de la croissance de la culture (Booij, 1994 ; Baguette & Hance, 1997). Suivant les exigences écologiques des espèces, certaines espèces généralistes se retrouvent dans divers types de cultures. C'est le cas notamment de *Poecilus cupreus*, ou *Pterostichus melanarius*, que l'on retrouve aussi bien dans les céréales d'hiver que dans le pois (Wallin, 1988a ; Thomas et al., 1998 ; Holland et al., 2005) ou les parcelles de colza (Schlein & Büchs, 2004; Langmaack et al., 2001; Haschek et al., 2012, Warner et al., 2008 ; Marrec et al., 2015). D'autres espèces ont des préférences d'habitat plus marquées, par exemple, les espèces du genre *Amara*, seraient très abondants dans les parcelles de colza (Thiele, 1977 ; Warner et al., 2008 ; Eyre et al., 2013).

Les pratiques agricoles associées à ces types de cultures (régime et profondeur de travail du sol, traitements phytosanitaires) peuvent être des facteurs importants avec une plus forte abondance et diversité de carabes plus élevées dans les systèmes moins intensifs (Attwood, 2008 ; Maisonhaute et al., 2010). Les pratiques peuvent affecter l'abondance des carabes directement en provoquant la mortalité ou de l'émigration et / ou indirectement en affectant microclimat ou la disponibilité des proies (Holland & Luff, 2000; Thorbek & Bilde, 2004 ; Hatten et al., 2007 ; Trichard et al., 2014). En effet, la disponibilité en ressources alimentaires au sein de l'habitat est également un facteur important pouvant jouer sur l'abondance de carabes (Lövei & Sunderland, 1996 ; Thomas et al., 2002). Au sein d'une même parcelle, la distribution des carabes est hétérogène; ceci pourrait en partie refléter la distribution des proies (Bommarco et al., 2007; Haschek et al., 2012). En effet, des analyses spatiales de type SADIE (Spatial Analysis by Distance Indices) montrent également qu'il existe des agrégats d'espèces de carabes liés à la distribution spatio-temporelle de proies (Bohan et al., 2000 ; Winder et al., 2001 ; 2005). Cette hétérogénéité de distribution intra-parcellaire peut également être liée à des effets de bordure (Holland et al., 2005 ; 2009).

3.2.2. Influence du voisinage sur le fonctionnement des populations

Plusieurs études suggèrent l'existence d'effets de voisinage, qui résultent de flux de carabes entre deux habitats voisins. Ces mouvements peuvent s'effectuer entre cultures. Un suivi temporel des populations de *Pterostichus melanarius* de mai à septembre montre que les déplacements de cette espèce seraient dus à la croissance différenciée des cultures entre culture de printemps et d'hiver, ainsi qu'à la récolte. Cette espèce passe des cultures de pois/orge/blé qui ont un couvert dense au printemps vers les cultures de maïs qui ont un couvert dense en été. Ceci prouverait l'existence d'un effet de complémentation entre les deux types de couverts sur un pas de temps infra-annuel, cette complémentation pouvant même être plus importante qu'entre cultures et habitats semi-naturels (Vasseur, 2012). Les flux de populations de ce type sont décrits par Rand et al., 2006 comme des spillover résultant de différences de productivité.

La présence d'un habitat semi-naturel (haies, bandes enherbées, bandes fleuries) au voisinage a également une influence sur la distribution des espèces de carabes au sein d'une parcelle. En effet, Saska et al. (2007) ont classé des espèces appartenant au genre *Amara sp.*, *Harpalus affinis* ou encore *Harpalus distinguendus* comme « espèces de bordures ». *Poecilus cupreus* serait aussi plus abondante en bordure des parcelles qu'à l'intérieur même de l'habitat (Holland et al., 2005). Une interprétation est que ces espèces utilisent les bordures pour aller hiverner puis la culture comme habitat servant à se nourrir (Holland et al., 2005). Ces habitats de bordures pourraient également fournir des ressources alimentaires supplémentaires et/ou servir de refuge face aux perturbations liées aux pratiques agricoles au sein de la parcelle (Landis et al., 2000; Pfiffner & Luka, 2000 ; Woodcock et al., 2010). On aurait donc des processus de spillover entre les parcelles cultivées et ces habitats semi-naturels (Tschardt et al., 2005 ; Rand et al., 2006 ; Blitzer et al., 2012).

Deux types de fonctionnement sont envisagées pour décrire la stratégie des carabes au sein de la mosaïque hétérogène : soit les espèces font la totalité de leur cycle de vie dans une culture ; soit elles dépendent au contraire d'autres milieux (par exemple les habitats semi-naturels) pour une partie de leur cycle de vie (notamment lors de la saison hivernale; Kromp, 1999). Dans le premier modèle de fonctionnement, les espèces doivent être résistantes aux perturbations et adaptées à des conditions de vie très variables entre la période où la culture est présente et après la récolte. Dans le deuxième modèle, les perturbations et les conditions hivernales ne permettent pas la survie des espèces dans les cultures, qui constituent des habitats favorables seulement pendant la période de croissance de la culture. Les habitats de bordure fournissent alors des sites pour l'hivernation et /ou la ponte et les espèces ont des mouvements cycliques (i.e. théorie de la colonisation cyclique, Wissinger, 1997). Au printemps, les carabes ayant hiverné dans les milieux semi-naturels adjacents aux cultures colonisent les parcelles cultivées et y circulent pour s'alimenter et se reproduire. Après la récolte, ils reviennent dans les milieux semi-naturels adjacents des cultures pour hiverner ou pondre des œufs, et les formes hivernantes, larves ou adultes suivant le cycle de vie (Figures 1.6 et 1.7), y survivent jusqu'à la mise en place de la culture suivante (Figure 1.8).

Les parts respectives de chacun des deux modèles pour expliquer le maintien des assemblages de carabes dans les cultures sont peu connues. Certaines études ont constaté une hivernation plus importante de carabes dans les habitats semi-naturels que dans les cultures elles-mêmes (Sotherton, 1984; Lys & Nentwig, 1994; Andersen, 1997; Pfiffner & Luka, 2000), ou dans les bordures des cultures par rapport qu'à l'intérieur de celles-ci (Dennis et Fry, 1992; Saska et al., 2007; Holland et al., 2009), alors que d'autres rapportent une hivernation importante au sein des cultures (Noordhuis et al., 2001; Holland et al., 2007; Holland et al., 2009), ne trouvent pas de mouvements orientés de colonisation entre les bordures et les cultures adjacentes (French et al., 2001) ou ne rapportent pas ou peu d'effet de la présence de bandes enherbées sur l'activité-densité des carabes dans les cultures (Carmona et Landis, 1999; Eyre et al., 2009). Roume (2011) a émis l'hypothèse que la capacité d'une espèce à boucler son cycle de vie dans la parcelle cultivée pourrait dépendre du régime de perturbation dans la parcelle cultivée, notamment en termes de travail du sol.

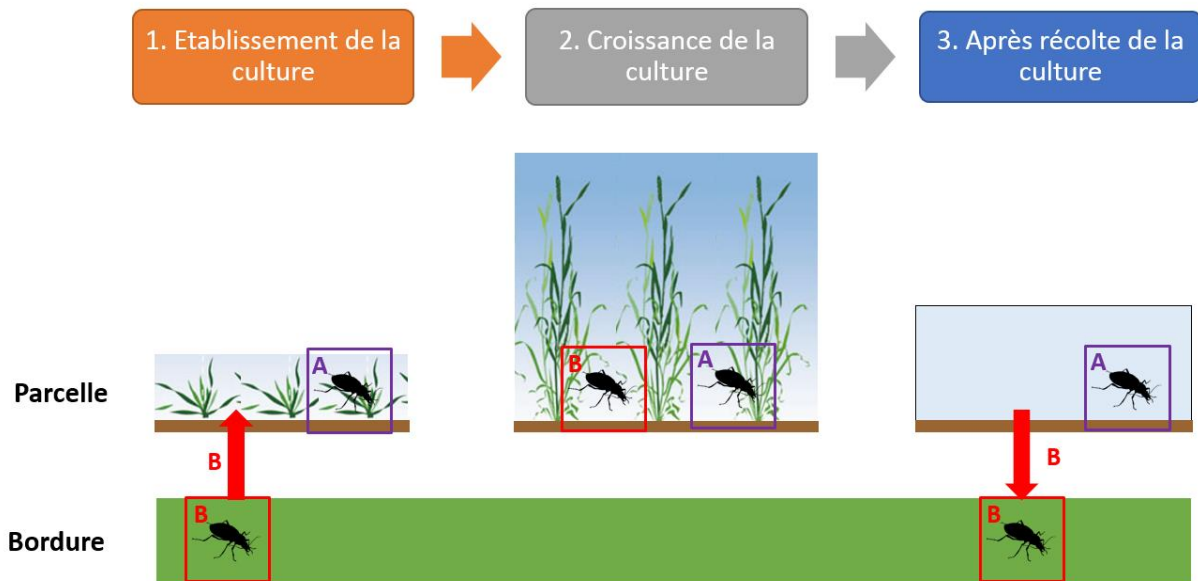


Figure 1.8- Représentation des deux modèles d'utilisation des cultures et de la bordure pérenne. L'espèce A passe l'ensemble de son cycle de vie dans la parcelle cultivée alors que l'espèce B hiverne dans la bordure et occupe la parcelle uniquement pendant la croissance de la culture (modèle de colonisation cyclique de Wissinger 1997), adapté de Rand et al., 2006 et Petit et al., 2015.

3.2.3. Influence du paysage sur la dynamique spatio-temporelle

A échelle plus large, de nombreuses études ont montré que l'hétérogénéité ou complexité du paysage jouent sur la richesse en espèces d'arthropodes et notamment en carabidés (Thies et al., 2003, Vanbergen et al., 2007 ; 2010, Chaplin-Kramer et al., 2011 pour une méta-analyse). Ces effets du paysage sur la richesse spécifique sont notables sur des étendues spatiales allant de 200m (Jeanneret et al., 2003) à 1km autour de la parcelle (Trichard et al., 2013b). Néanmoins, les effets du paysage sur l'abondance totale de carabes restent moins tranchés : s'il a été démontré qu'une plus forte proportion d'habitats semi-naturels au sein du paysage impacte positivement le nombre d'espèces, cela ne se traduit pas forcément par une abondance totale accrue (Purtauf et al., 2005a). Dans certains cas, on observe même une abondance totale plus importante dans des paysages simplifiés (Woodcock et al., 2010), ce qui montre que les espèces présentes dans ces paysages simples sont capables de se maintenir sans avoir besoin d'un habitat semi-naturel autour d'une parcelle cultivée. De plus, la réponse des carabes aux variables paysagères semble modulée suivant le groupe trophique : l'activité densité des granivores et des phytophages serait plus sensible que celle des carnivores à la simplification du paysage car l'absence d'habitat semi-naturels leur donnerait moins de disponibilités en ressources trophiques (Vanbergen et al., 2010) alors que les omnivores sont moins sensibles, du fait de leur opportuniste alimentaire. Leur capacité à se nourrir avec différentes ressources peut également expliquer leur dominance dans les communautés de carabes des milieux cultivés, et notamment dans les paysages simplifiés (Woodcock et al., 2010). Néanmoins, les processus écologiques mis en place par les populations de carabes à

l'échelle du paysage restent peu documentés. On peut notamment s'interroger sur la fréquence du vol chez les espèces ayant cette capacité et de fait sur l'importance de ce type de dispersion dans la dynamique des populations de carabes en milieu agricole.

3.2.4. En conclusion, un fonctionnement assez complexe...

Le fonctionnement des carabes au sein de la mosaïque agricole semble ainsi être assez complexe car relié à des facteurs intrinsèques à l'espèce (exigences écologiques pour boucler le cycle de vie, notamment pour l'hivernation mais aussi pour se nourrir ou encore pour aller pondre) qui ne sont pas si bien connus (la théorie de la colonisation cyclique semble remise en cause dans la thèse d'Anthony Roume (2011)) et qui pourraient être variables, selon les situations agricoles étudiées. Des facteurs extrinsèques à l'espèce peuvent également influencer sur la distribution spatio-temporelle des carabes tels que la qualité de l'habitat local et sa variation durant l'année culturale, ainsi que la composition et la structure de la mosaïque agricole au-delà de la parcelle à des échelles spatiales allant du voisinage au paysage plus large. Enfin, les études citées ci-dessus sont majoritairement portées sur la richesse spécifique mais finalement très peu sur l'abondance, et la littérature existante sur les facteurs influençant l'abondance apparaît souvent contradictoire.

4. Démarche générale de la thèse

4.1. Hypothèses de travail

Pour maximiser le service de régulation des populations d'adventices par prédation des graines, via une plus grande abondance de carabes au sein des parcelles cultivées, nous avons besoin d'une connaissance importante des dynamiques des populations de ces espèces dans les paysages agricoles qui sont eux-mêmes dynamiques. Cette connaissance passe par une compréhension des facteurs locaux et paysagers agissant sur les espèces qui se nourrissent de graines.

Les paysages agricoles en Europe sont assez simples et souvent peu diversifiés. Dans de nombreuses zones de production agricoles, le colza d'hiver et le blé d'hiver sont les cultures les plus communes et les bordures enherbées pérennes sont les habitats semi-naturels les plus représentés. La première question que l'on peut se poser concerne la perception de l'hétérogénéité de ce paysage agricole :

Est-ce que ce paysage est perçu comme un espace homogène par les carabes consommateurs de graines ou au contraire, ces habitats sont-ils différenciés ? Si oui à quel moment de l'année ? Existe-t-il un lien avec le cycle de vie, la phénologie des habitats ou le régime de perturbations agricoles ? On suppose ici que la réponse serait différente selon les espèces.

Plus spécifiquement, l'état des connaissances nous pousse à poser deux hypothèses majeures :

- (i) les espèces phytophages granivores pourraient bénéficier de la présence de milieux herbacés, comme il a été suggéré par Thiele (1977), néanmoins, on ne sait pas à quelle(s) échelle(s) cet effet se produit :
- il peut s'agir du voisinage avec la mise en place d'un processus de spillover/complémentation entre ces éléments du paysage s'exerçant pendant la saison culturale (hivernation, refuge aux perturbations agricoles) et dans ce cas, il est nécessaire d'étudier les utilisations des interfaces et de détecter de flux/mouvements entre les éléments de la mosaïque.
 - la perception de l'environnement à échelle plus large est également supposée : les patches d'habitats semi-naturels (comme des prairies) abriteraient des populations locales de phytophages et ainsi l'abondance de phytophages dans les cultures augmenterait avec la proportion de prairies dans le paysage.
- (ii) Parmi les cultures au sein du paysage, le colza d'hiver pourrait représenter un habitat de haute qualité car cette culture est caractérisée par la présence de bioagresseurs nombreux, donc une disponibilité en proie importante. Le colza serait en effet le deuxième type de culture subissant le plus de traitements phytosanitaires (Champeaux, 2006). Il serait donc possible que le colza soit un habitat 'source' ou pour le moins un habitat produisant des carabes en quantité. Il paraît donc ici important de s'intéresser non seulement à l'abondance mais aussi à la « fitness » des individus. De plus, il est intéressant de voir s'il est possible de détecter des flux du colza vers d'autres éléments afin d'apercevoir des processus de complémentation.

4.2. Plan de la thèse

Dans le **chapitre II**, nous étudierons l'effet du colza et des prairies à différentes échelles spatiales (locale, voisinage et paysage) sur l'abondance de carabes au sein d'une parcelle donnée. Pour cette étude, nous avons utilisé une base de données anglaise (Farm Scale Evaluation) afin de regarder si de tels signaux existent sur 9 espèces, à quelle échelle spatiale et à quelle période de l'année.

Ensuite, pour étudier la dynamique spatio temporelle des carabes durant une année culturale, nous avons mis en place un suivi temporel de 6 mois, de mars à septembre 2014, dans des paires d'habitats (de type culture/culture ou culture/bordure pérenne) avec des pièges barber classiques dans les habitats et des pièges directionnels aux interfaces (permettant des mesures de flux). Le dispositif expérimental est détaillé dans le **Chapitre III**. Les résultats de cette expérience de terrain se déclinent en trois chapitres :

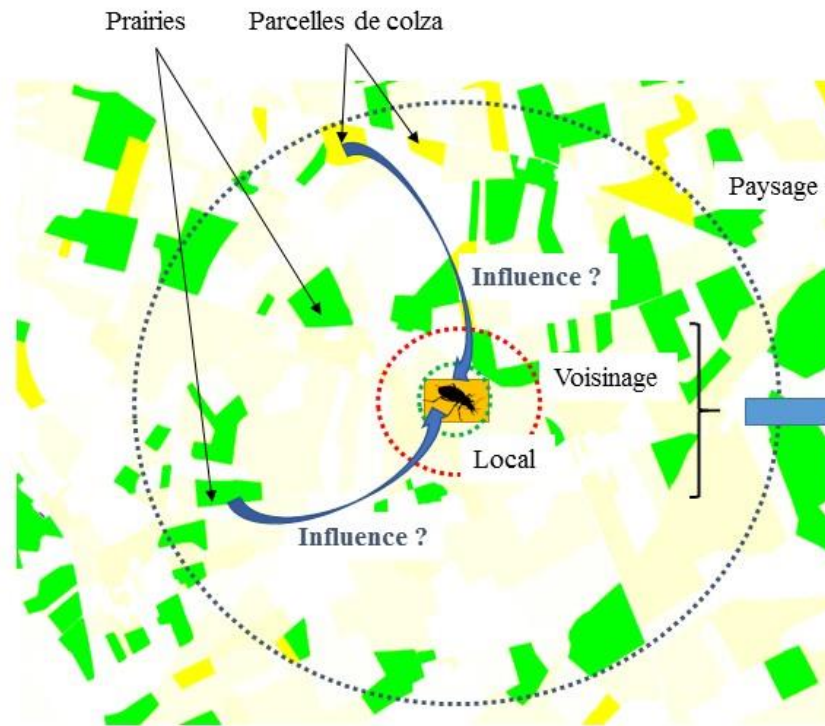
Le chapitre IV décrit les communautés de carabes au sein de chaque paire d'habitat et les différences de structures de communautés au sein de ceux-ci.

Les **chapitres V et VI** se focalisent sur le fonctionnement de trois espèces abondantes au sein des différentes paires d'habitats : *Poecilus cupreus*, *Amara similata* ainsi que *Pseudoophonus rufipes*. Ces espèces, ayant des différences de traits de vie (guilde trophique, période d'activité ou encore stade d'hivernation), nous supposons alors que ces différences de traits peuvent aboutir à une utilisation différente de ces paires d'habitats au cours du temps.

Le **chapitre V** se focalise sur la comparaison de la qualité d'habitat entre colza d'hiver, céréales d'hiver et bordures pérennes via des mesures d'activité densité et du statut nutritionnel. La disponibilité en proies étant un facteur important dans la répartition des auxiliaires, il serait alors intéressant de mesurer un indicateur pouvant être un proxy de cette disponibilité en proies au sein d'un type d'habitat. Le statut nutritionnel des carabes, calculé via un rapport entre le poids et la taille, permet de savoir si un carabe a reçu un apport alimentaire récent. Ainsi, la mesure de ces deux variables pourrait donner une meilleure estimation de la qualité d'habitat. Cette mesure sera effectuée pendant le pic d'activité densité des trois espèces. L'influence du type de voisinage (culture ou bordure pérenne) ainsi que de l'intensité de gestion de l'habitat (via une mesure d'IFT insecticides) sur ces deux mesures seront également étudiés.

Le **chapitre VI** a pour objectif d'étudier la variation de la qualité d'habitat (via les mesures d'abondance et du statut nutritionnel) et des flux sortant du colza vers les habitats voisins au cours de l'année culturale pour ces trois espèces. On suppose ici qu'une baisse de la qualité d'habitat et ainsi que la récolte du colza ont un impact sur le flux sortant du colza. Cette étude nous permettra également de voir si la bordure pérenne exerce un rôle particulier sur la dynamique de ces populations (notamment un rôle pour l'hivernation des espèces).

Le schéma illustrant la démarche de la thèse est présenté en Figure 1.9.



Chapitre II : étude des effets du colza et prairies à différentes échelles spatiales (locale, voisinage, paysage) sur l'abondance de neuf espèces de carabes à différentes saisons de l'année ?

Mise en place d'un suivi de 6 mois pour l'étude de la dynamique spatio-temporelle des carabes dans des paires d'habitat (colza d'hiver/céréales d'hiver, colza d'hiver/bordure pérenne, céréales d'hiver/bordure pérenne)

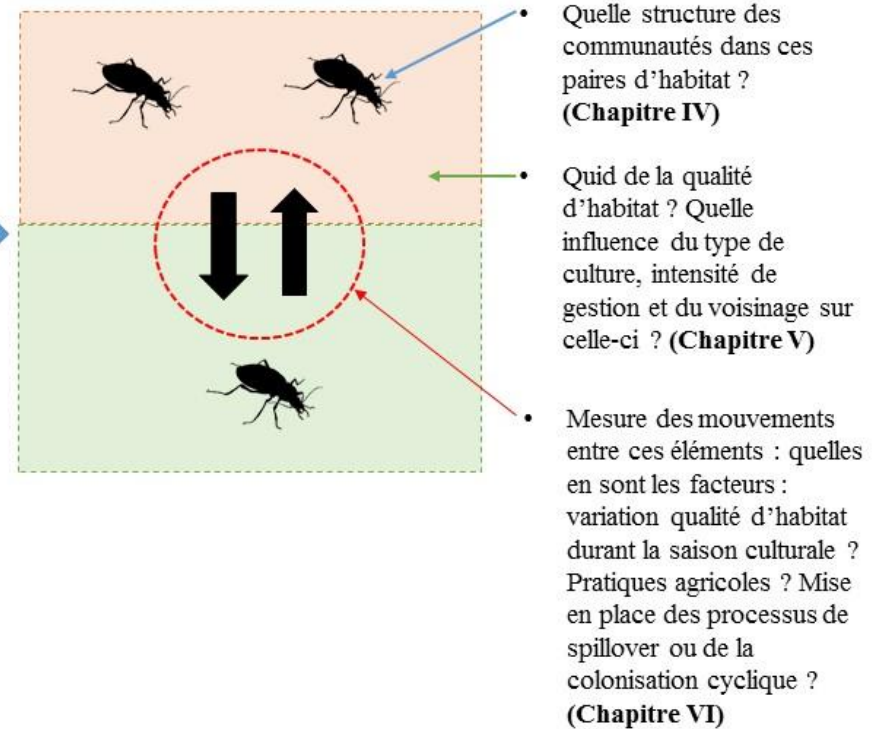


Figure 1.9- Schéma général de l'organisation du manuscrit de thèse

Chapitre II – Influence du colza et des prairies à différentes échelles spatiales sur l'abondance de 9 espèces de carabes.

1. Introduction au chapitre

Les études d'écologie du paysage s'intéressant aux déterminants de la biodiversité en paysage agricole sont très majoritairement basées sur une vision de type « culture vs habitat semi-naturel ». Dans le cas des carabes, cette catégorisation binaire est peu susceptible de refléter la façon dont les différentes espèces perçoivent l'hétérogénéité environnementale du paysage agricole. La gamme de types de cultures présents dans le paysage agricole et le type de gestion agricole qui y est associé peuvent fournir différentes conditions environnementales et de disponibilité en ressources trophiques, qui sont deux importants facteurs influençant l'abondance des carabes (Thomas et al., 2002). Une prise en compte de l'identité des cultures ainsi que des pratiques agricoles qui sont mises en place dans ces cultures pourrait donc améliorer notre compréhension du fonctionnement des populations de carabes dans le paysage agricole.

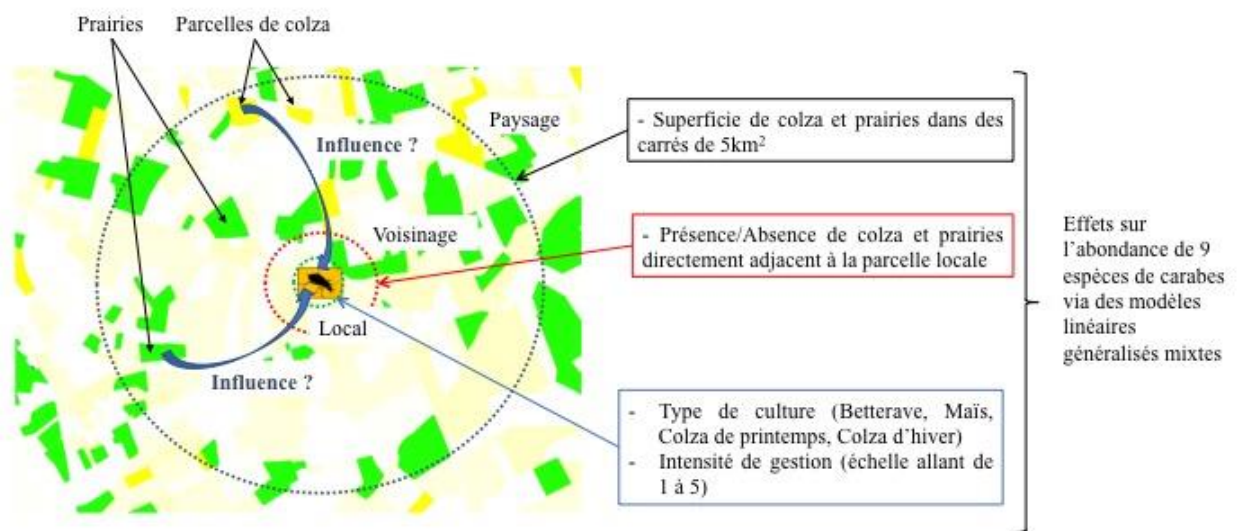
L'objectif principal de ce chapitre est d'analyser dans quelle mesure les carabes perçoivent l'hétérogénéité du paysage, en s'intéressant plus particulièrement à deux éléments particuliers du paysage, une culture (le colza d'hiver) et un type d'habitat semi-naturel (les prairies). Le colza a été décrit comme le type de culture pouvant favoriser des espèces granivores comme *Amara similata* (Eyre et al., 2013) notamment en fournissant des ressources trophiques végétales et animales. Les prairies, quant à elles, peuvent fournir des ressources trophiques végétales intéressantes pour les espèces à tendance phytophage et jouer un rôle dans le cycle de vie des espèces, comme abri lors de perturbations agricoles ou lieu d'hivernation.

Les effets de ces deux éléments particuliers du paysage agricole sont ici analysés à différentes échelles spatiales (locale, voisinage et paysagère) sur l'abondance de neuf espèces de carabes, consommateurs de graines d'adventices (4 omnivores et 5 granivores) les plus abondants dans les parcelles cultivées. Le choix d'une approche multi-échelles est lié à l'hypothèse que la perception de la mosaïque agricole par les différentes espèces de carabes peut varier suivant leur capacité à se disperser. En effet, les espèces peu mobiles sont susceptibles de percevoir le paysage à des échelles plus fines que les espèces mobiles (Keitt et al., 1997). Certaines espèces possèdent des ailes fonctionnelles (par exemple les espèces du genre *Amara*) et peuvent se déplacer à des dizaines de kilomètres alors que d'autres sont aptères ou ont des ailes non fonctionnelles donc se déplacent principalement via la marche sur quelques dizaines de mètres. Nous avons également intégré une échelle 'locale' (c.a.d. la parcelle focale) pour analyser les effets de l'intensité de gestion de la culture sur l'abondance de ces neuf espèces (Holland & Luff, 2000).

Pour cela, nous utilisons une partie de la large base de données anglaise nommée FSE (Farm Scale Evaluation, Brooks et al., 2003; Perry et al., 2003 ; Roy et al., 2003), en se focalisant sur les parcelles échantillonnées en Angleterre (161 parcelles), de 4 cultures différentes : 3 cultures de printemps (betterave, maïs et colza de printemps) et du colza d'hiver. A partir de cette base de données, en plus du

type de culture, nous utilisons une variable d'intensité de gestion et le type d'habitat directement avoisinant ces cultures échantillonnées (que l'on transformera en deux variables de présence/absence de colza et prairies). Au niveau paysage, nous avons utilisé les superficies de colza et de prairies dans des grilles de 5 km² provenant du Department of Environment Food and Rural Affairs (DEFRA) du gouvernement anglais.

Les carabes, étant échantillonnés à différentes périodes de l'année (printemps, été et automne) sur 3 années consécutives, nous verrons si les effets des différentes variables s'expriment toute l'année ou à certaines périodes spécifiques.



Ce chapitre fait l'objet d'un article publié en mai 2016 dans *Basic and Applied Ecology*

(<http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2015.10.008>)

2. Article 1

Local, neighbor and landscape effects on the abundance of weed seed-eating carabids in arable fields: a nationwide analysis

Sarah Labruyere, David A. Bohan, Luc Biju-Duval, Benoit Ricci, Sandrine Petit

INRA, UMR 1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France

Basic and Applied Ecology 17 (2016) 230–239

Abstract

Recent studies suggest that weed seed predation by carabid beetles may partly substitute for chemical weed control in agriculture. Promoting this weed regulation service would require enhancement of the in-field abundance of seed-eating carabids, yet, the diversity of the habitat, trophic requirements and spatial scales of response of different species are complex and our understanding of how management at different spatial scales affects the abundance of seed-eating carabids is limited. Using data collected in 161 arable fields and four crop types across the UK, the factors affecting the abundance of nine common seed-feeding carabid species at three spatial scales (local, neighboring, landscape) were investigated using GLMMs. Locally, crop type strongly affected the abundance of individual species, in a species-specific manner and the intensity of field management had a negative effect on the abundance of several species, irrespective of their trophic guild. The occurrence of oilseed rape and grasslands in the neighborhood was found to decrease the abundance of generalist seed-eating carabids but was the main factor positively affecting the abundance of the mainly granivorous *Amara aenea*, which occur almost exclusively in our sampled oilseed rape fields. At the landscape scale, a generally positive effect of the cover of grassland and oilseed rape demonstrated that in-field carabid abundance responds to the spatial distribution of agricultural land-use in the wider landscape. These findings suggest that management options could be implemented at multiple spatial scales to promote weed seed predation in arable fields.

Keywords: agroecology, seed predation, weed control, response scale, landscape composition, trophic guild.

A. Introduction

Weed control is a major issue in arable agriculture worldwide. Arable weeds are a major constraint to crop production (Marshall, Brown, Boatman, Lutman, Squire, & Ward, 2003; Oerke, 2006) and the reliance on chemical control remains high despite recognized detrimental effects on the environment and biodiversity (Paoletti & Pimentel, 2000; Geiger, Bengtsson, Berendse, Weisser, Emmerson, et al., 2010). The regulation of pests by naturally occurring enemies is frequently cited as an important ecosystem service in agroecosystems (Altieri, 1999; Losey & Vaughan, 2006). Among these natural enemies, carabid beetles are known to consume substantial amounts of weed seeds in arable fields (Westerman, Hofman, Vet, & Van Der Werf, 2003; Trichard, Alignier, Biju-Duval, & Petit, 2013b). A recent large-scale study provided evidence of a positive relationship between the abundance of seed-eating carabids and the amount of weed seed bank regulation, suggesting that weed seed predation might partly substitute for chemical weed control in agriculture (Bohan, Boursault, Brooks, & Petit, 2011). Enhancing weed seed regulation thus requires management to increase the number of seed-eating carabids in arable fields.

Carabid abundance in arable fields is driven by a number of factors acting at different spatial scales. Locally, microclimate, soil characteristics, vegetation cover and the intensity of agricultural management can have significant impacts on the relative abundances of individual species within carabid communities (Kromp, 1999; Holland, & Luff, 2000; Bengtsson, Ahnström, & Weibull, 2005; Menalled, Smith, Dauer, & Fox, 2007). In addition, because most carabids use crops as transient habitats, their abundance in arable fields is also often governed by the habitat composition and configuration of the landscape surrounding the field (Maisonhaute, Peres-Neto, & Lucas, 2010; Woodcock, Redhead, Vanbergen, Hulmes, Peyton, et al., 2010). To date, most landscape ecological studies on carabids have only focused on the contribution of semi-natural habitats to the in-field abundance of carabids. However, non-crop habitats surrounding arable fields have been found to be overwintering sites and thus a source of carabids for recolonization of fields during the crop growing season (i.e. cyclic colonization *sensu* Wissinger, 1997). For example, adjacent grassy field margins, wildflower strips or beetle banks can enhance carabid abundance in the crop (Lys & Nentwig, 1992; Hof & Bright, 2010). At broader spatial scales, semi-natural habitats may enhance carabid populations of arable fields through the provision of shelter and/or corridors for dispersal between habitats across the agricultural landscape (Weibull, & Östman, 2003; Vanbergen, Woodcock, Koivula, Niemelä, Kotze, et al., 2010).

Although this body of research has established the importance of processes acting at neighboring and/or landscape scale for carabids, it has limited use for designing land management strategies aimed at enhancing weed regulation services for two main reasons. First, most studies have focused on the community-level response of carabids, i.e. richness and diversity of communities, whereas our ability

to design crop protection strategies is currently limited by equivocal information on the basic ecology of individual carabid species (Thomas, Parkinson, Griffiths, Fernandez Garcia, & Marshall, 2001; Diekötter, Wamser, Wolters & Birkhofer, 2010). Individual carabid species differ in their habitat and trophic requirements during their life cycle as well as in their ability to withstand perturbations. For example, polyphagous carabids are considered to be resilient to frequent reductions in the availability of resources (Schweiger, Maelfait, Van Wingerden, Hendrickx, Billeter, et al., 2005), while phytophagous carabids are associated with specific habitats such as grasslands (Vanbergen et al., 2010), possibly as a result of their relative dependency on seeds from ruderal plants (Thiele, 1977). Individual carabid species may also differ with respect to the spatial scales at which they respond, suggesting that a community-level approach may not be the most appropriate for detecting neighboring and landscape effects on carabids. Recent studies would suggest that phytophagous species respond at finer spatial scales than carabid species belonging to higher trophic guilds (Purtauf, Dauber, & Wolters, 2005a; Vanbergen, et al., 2010) but currently these scales of response of individual species remain poorly documented. Second, a crop *vs.* non-crop representation of the landscape is usually adopted, a binary categorization that is unlikely to reflect how the different carabid species perceive the environmental heterogeneity of the agricultural landscape. Indeed, the range of crop types that occur simultaneously in the agricultural landscape provides markedly different environmental conditions and food availability - two of the most important factors influencing the distribution of carabid abundances (Luff, 1987; Holland, 2002; Thomas, Holland, & Brown, 2002). Some species are specifically associated with particular crop types and some crop types, such oilseed rape, support many carabid species (Eyre, Luff, & Leifert, 2013). Hence, the composition, distribution and dynamics of crop types over successive years affect the spatial distribution of individual carabid species in the agricultural landscape (Woodcock, et al., 2010; Marrec, Badenhassser, Bretagnolle, Börger, Roncoroni, et al., 2015).

In this paper, we assess the relative contribution of local, neighboring and landscape scale factors on the abundance of nine individual seed-eating carabid species collected in 161 focal fields of four crop types across the UK. Given the reliance of seed-eating carabids on seeds as food resources, we hypothesized that the occurrence of oilseed rape and grassland around a focal arable field could affect the abundance of seed-eating carabids. In addition, our expectation is that the scale at which the nine species will respond to oilseed rape and grassland will differ; some species may be more sensitive to the presence of these habitats adjacent to the focal crop whereas others may respond to the overall area of these habitats within the wider landscape.

B. Materials and methods

a. Experimental design

The dataset came from the Farm Scale Evaluation (FSE) project, a national-scale survey conducted between 2000 and 2003 across the UK (Firbank, Heard, Woiwod, Hawes, Haughton, Champion, et al., 2003; Bohan, et al. 2011). The project assessed the impact of Genetically Modified, Herbicide-Tolerant (GMHT) varieties on farmland biodiversity in 257 fields. The FSE focused on four crop types, three spring crops: beet (*Beta vulgaris* L.), maize (*Zea mays* L.), spring oilseed rape (*Brassica napus* L.), and one winter crop: winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) denoted B, M, SR and WR, respectively. Each field was divided in halves and the GMHT variety was grown on one half and a conventional variety grown on the other.

In the FSE, carabids were sampled on each half-field in four transects along which three 6cm diameter pitfall traps were positioned at respectively 2, 8 and 32 m from the crop edge. Each was two-thirds filled with a 50:50 mixture of tap water and ethylene glycol as a preservative (Brooks, Bohan, Champion, Haughton, Hawes, et al., 2003) and screened from rain. Traps were opened for 2 weeks on three sampling sessions from the beginning of crop growth to harvest. Spring crops (B, M, SR) were surveyed in spring (April/ May), summer (June/July) and late summer (mid to end August) and winter oilseed rape (WR) in autumn (September/October), spring (April/May) and summer (June/July). In this study, we analysed only the carabid data collected in the 161 conventionally managed half-fields located in England, i.e. 41 B, 43 M, 42 SR and 35 WR (Figure 2.1).

Carabid beetles are generally considered polyphagous predators and seed feeding occurs in many species including polyphagous (or omnivorous) ones that prefer animal preys (Toft & Blide, 2002). Some species, belonged to the tribes *Zabrini* and *Harpalini*, are considered as granivores ones, i.e. where seeds are central to their diet (Thiele, 1977; Brandmayr, 1990). Here, nine seed-eating carabid species were retained in this study; these were the seven omnivore and granivore species that occurred on more than 15% of the surveyed transects and two additional species that were less widespread but had been found to be strongly associated with weed seed predation in past studies, namely *Amara aenea* and *Amara ovata* (Thiele, 1977). The species list, trophic guild, activity period and dispersal capacity of the selected species are presented in Table 2.1. Catches per sampling season were summed per transect so that a total of 1737 records were available for analyses (see Table 2.2.).

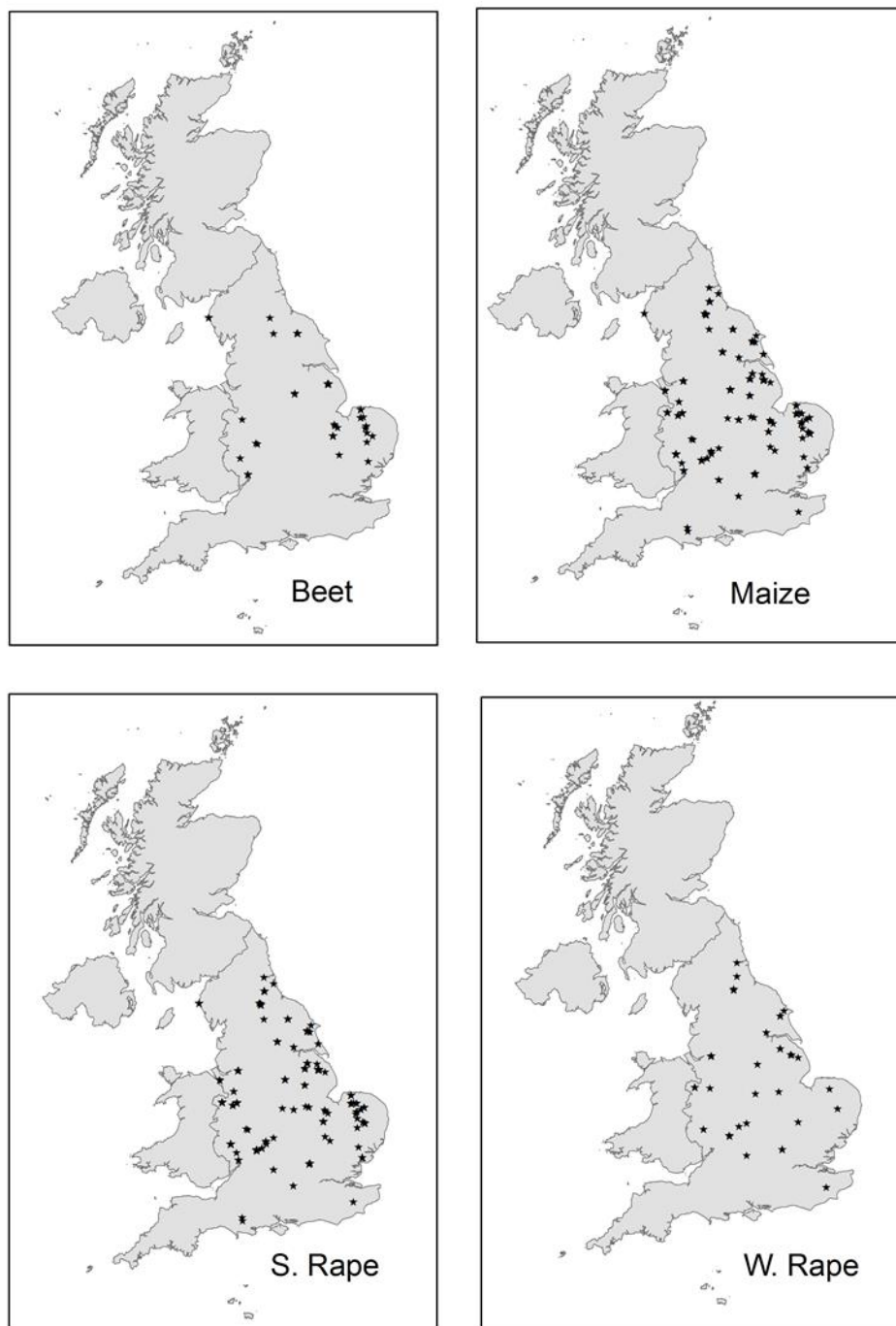


Figure 2.1 - Map of sampling sites in England (source: Farm Scale Evaluation database) by crop type: beet, maize, spring oilseed rape and winter oilseed rape.

Table 2.1 - Characteristics of the 9 selected carabid species. Legend for trophic groups: O: omnivores and G: granivores.

Species	Trophic group ^a	Activity ^{b,c}
<i>Poecilus cupreus</i>	O	All year
<i>Pterostichus melanarius</i>	O	Autumn/winter
<i>Pterostichus niger</i>	O	Autumn/winter
<i>Calathus fuscipes</i>	O	Spring/summer
<i>Amara aenea</i>	G	Spring/summer
<i>Amara ovata</i>	G	Spring/summer
<i>Amara similata</i>	G	Spring/summer
<i>Harpalus affinis</i>	G	Spring/summer
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	G	Autumn/winter

^a Brooks, et al. 2008, ^b Forel, & Leplat, 1995, ^c Cole, et al. 2002

For each transect, management and landscape data were collected at three spatial scales: local, intermediate (neighbor) and coarse scale (landscape). Statistics of the local, neighbor and landscape characteristics of the sampled transects are presented in Table 2.2.

At the local scale, each transect was characterized by the crop type (B, M, SR, WR) and the intensity of the agricultural management (*INT*). *INT* was a semi-quantitative variable ranging from 1 (extensive) to 5 (intensive) and was estimated using field information including crop yield, quantity of inputs, field size, the presence of beetle banks or conservation headlands in the focal field and a farmer self-assessed intensity score (Firbank, et al., 2003; Perry, Rothery, Clark, Heard, & Hawes, 2003). The majority of transects were located in fields with intermediate *INT* values from $2 \leq INT \leq 4$ (Table 2.2). The distribution of management level was not completely balanced between crop types (χ^2 tests, p-value <0.001 for each level of intensity). The proportion of fields with *INT* = 1 was greater in WR than in other crops, the proportion of fields with *INT* = 2 was greater in M and the proportion of fields with *INT* = 4 or 5 was greater in B and SR.

At the neighbor scale, two variables were estimated for each transect from a field survey. These were *OSR_N*, the presence of (winter or spring) oilseed rape and *GRASS_N*, the presence of (intensive and semi-natural) grassland that were directly adjacent to each sampling transect. This field-based assessment was conducted in spring (from April to June) for spring crops and in spring (March/April) or in autumn (from August to October) for WR. The percentage of transects with *OSR_N* = 1 or *GRASS_N* = 1 was 5.3% and 18%, respectively (Table 2.2).

At the landscape scale, the total cover of area of (spring and winter) oilseed rape *OSR_L* and the total cover area of grassland *GRASS_L* within a 5 x 5 km grid were estimated for each transect. *GRASS_L* included improved grass characterized by reseeding and/or fertilizer treatment and permanent grass

(acid, neutral and calcareous) which was generally not fertilized. These estimates were derived from the 2000 June Survey of Agriculture of the Department for Environment, Food and Rural Affairs. All farms in England were surveyed and the spatial distribution of different crop types was aggregated to 5 km² level (DEFRA, 2011). OSR_L and $GRASS_L$ were negatively correlated ($r_{\text{pearson}} = -0.25$, $p\text{-value} = 0.001$, $n=161$).

Some neighbor and landscape scale variables differed among crop types and levels of management intensity. OSR_N significantly varied among crop type ($\chi^2 = 41.97$, $p\text{-value} < 0.0001$) with notably lower values for transects located in B and higher values for SR. Similarly, $GRASS_N$ was unequally distributed among crop types ($\chi^2 = 24.51$, $p\text{-value} < 0.0001$) and tended to occur more often in the vicinity of M than in the neighborhood of the other crop types. In addition, for a given crop type, OSR_N and $GRASS_N$ varied according to the field management intensity (χ^2 tests, $p < 0.0001$). At the landscape scale, OSR_L was higher for WR and SR (Analysis of co-variance, $p\text{-value} = 0.001$, $n=161$) whereas $GRASS_L$ did not vary with crop type.

b. Statistical analysis

A global linear model was run to assess the effects of sampling (year, season) and environmental variables (crop type, INT , OSR_N , $GRASS_N$, OSR_L and $GRASS_L$) on the activity-density of each species. Sampling season and crop type were significant for all species ($p\text{-value} < 0.05$, $n=1737$) and sampling year was significant for all species but *P. cupreus* and *P. rufipes*. In a second step, linear mixed models were developed for each crop type and each sampling season. Variables INT , OSR_N , $GRASS_N$, OSR_L , $GRASS_L$ were defined as fixed effect and interactions between local management intensity and landscape variables $INT:OSR_L$ and $INT:GRASS_L$ were included. Random effects included sampling year as well as field as the latter could be considered pseudo-replicates (Zuur, Ieno, Walker, Saveliev, & Smith, 2009). Plots of standard residuals on fitted values, QQ plots and the fit of residuals to a Gaussian distribution (Shapiro tests W) were checked. When $W < 0.8$ and QQ plots were not qualitatively acceptable, the model was discarded. Model performance was assessed with a marginal r-squared for LMMs (variance explained by fixed effects) and a conditional r-squared (variance explained by fixed effects and random effects) as described in Nakagawa & Schielzeth (2013). All statistical analyses were run with the *lme* function of *nlme* package in R version 3.1.1. (Pinheiro, Bates, DebRoy, Sarkar, & The R Development Core Team, 2011; R Development Core Team, 2013).

Table2.2 - Distribution of the records over the different modalities of sampling, local and neighbor variables and mean values of landscape variables.

Focal crop	B	M	SR	WR
<i>Total number of records</i>	433	483	446	375
<i>Records per year</i>				
2000	135	92	74	113
2001	178	189	236	154
2002	120	202	136	108
<i>Records per sampling season</i>				
Spring	131	165	147	121
Summer	153	157	144	128
Autumn	149	161	155	126
Local management				
<i>Number of records</i>				
<i>INT1</i>	12	21	12	42
<i>INT2</i>	77	124	19	57
<i>INT3</i>	155	290	118	252
<i>INT4</i>	150	48	264	24
<i>INT5</i>	39	0	33	0
Neighbor scale				
<i>Percentage of records</i>				
<i>OSR_{N=1}</i>	1.38	5.79	9.01	4.27
<i>GRASS_{N=1}</i>	12.47	22.15	17.26	19.73
Landscape scale				
<i>Mean area (SE) in ha</i>				
<i>OSR_L</i>	59.4 (9.9)	81.8 (15.8)	126.8 (11.45)	108.5 (12.2)
<i>GRASS_L</i>	420.5 (74.7)	582.5 (76.6)	472.7 (51.3)	489.3 (60.0)

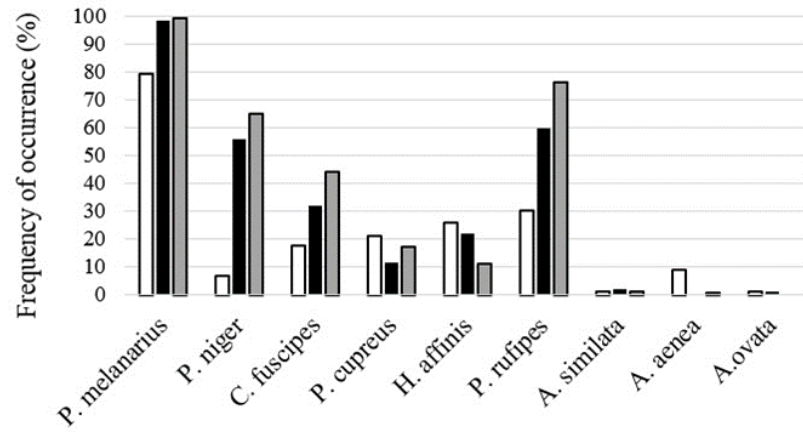
C. Results

a. Frequency occurrence and abundance in transects

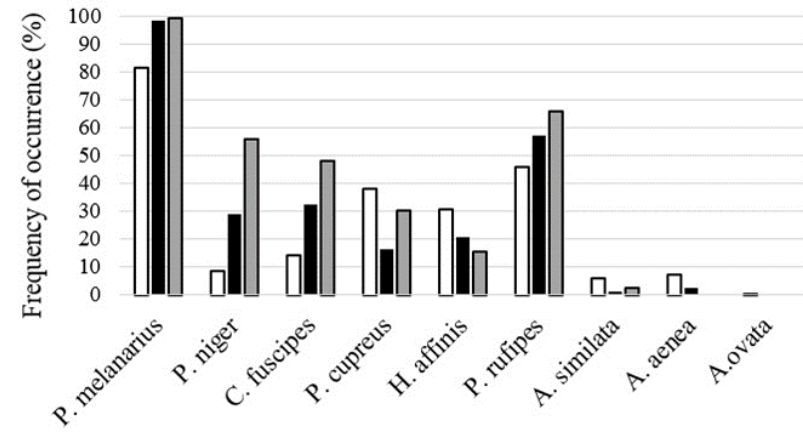
The frequency of occurrence of the nine species in the 1737 records varied according to the sampling season (χ^2 tests, p-value < 0.001 for each species). *P. melanarius*, *P. niger*, *C. fuscipes* and *P. rufipes* occurred more widely in late summer/autumn whereas *P. cupreus*, *H. affinis* and *Amara* spp. were more abundant in spring and summer (Figure 2.2). Species occurrence varied with crop type (χ^2 test: p-value < 0.05, n=1737 for each species). *P. melanarius*, *P. niger*, *C. fuscipes* and *P. cupreus* were frequent in

all crop types but *P. melanarius* and *C. fuscipes* were less frequent in SR and WR whereas *P. cupreus* was more frequent in SR and WR but less frequent in B. *P. niger* was more frequent in B and SR fields. Species of the *Amara* genus almost only occurred in WR (and SR for *A. similata*) and *H. affinis* and *P. rufipes* were less frequent in WR than in spring crops. There were also important differences in the activity-density of species that occurred within a given transect (Figure 2.3); the most abundant species was *P. melanarius* (mean = 79.16 individuals) and the least abundant was *A. aenea* (mean = 2.33 individuals). *P. melanarius* and *C. fuscipes* were statistically less abundant in WR contrary to *P. cupreus*, *A. ovata* and *A. similata* which were more abundant in this crop type. *P. niger* and *P. rufipes* were more abundant in B and SR field (Figure 2.3).

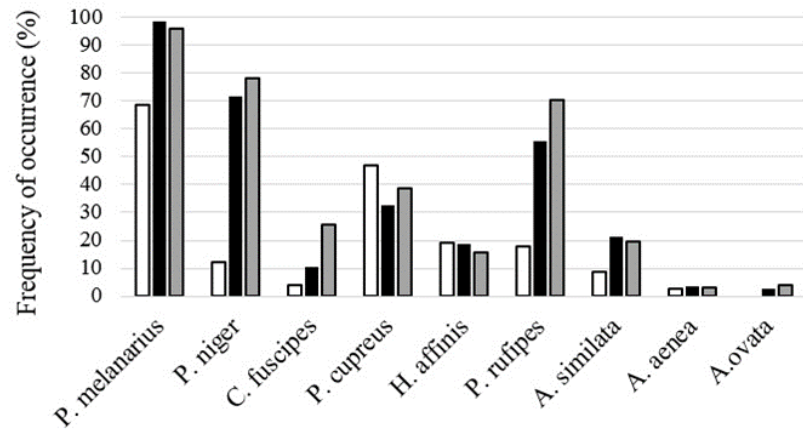
(A) B crops



(B) M crops



(C) SR crops



(D) WR crops

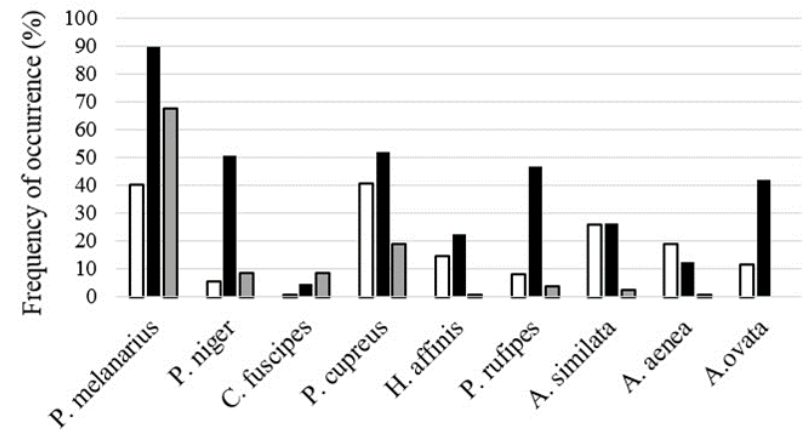


Figure 2.2 -Frequency of occurrence (%) in transects for the 9 selected species by crop type and by sampling date. Frequency of occurrence of all species differed among these two variables (χ^2 tests p-value < 0.05, n=1747). (A) Beet, (B) Maize, (C) Spring Rape, (D) Winter Rape. Colors represent sampling season: White: spring, dark grey: summer; light grey: autumn. See Material and methods for more information about sampling date.

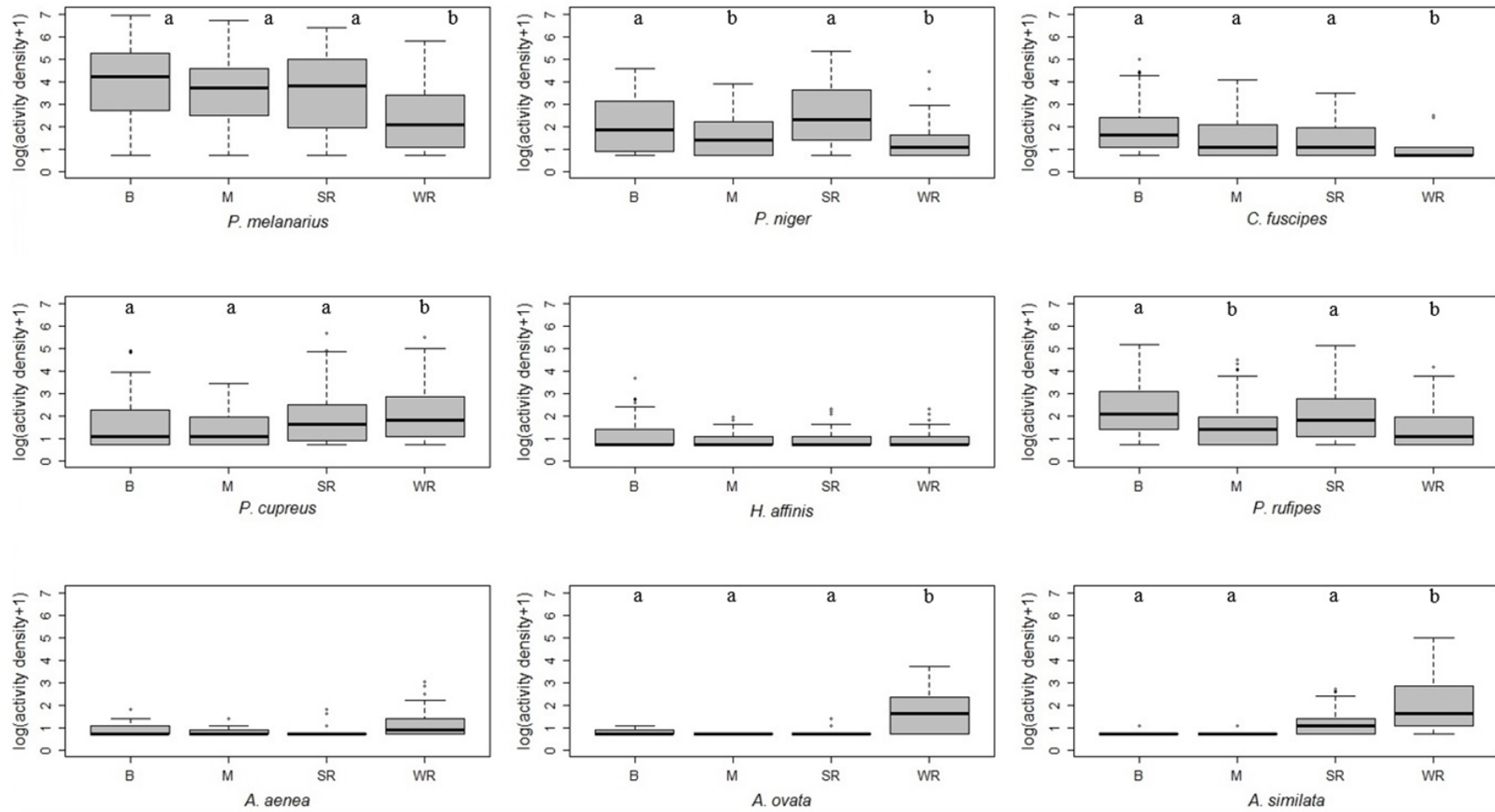


Figure 2.3 - Activity density (AD) of each granivore and omnivore species according to crop types (transects with AD=0 were removed). Linear mixed models showed that there was an effect of crop type on the abundance of all species except for *A. aenea* and *H. affinis* (see Results). Letters indicate significant differences between crop types identified with multi comparison tests (Tukey post-hoc tests).

b. Effect of OSR and grasslands at different spatial scales

Out of the initial 79 models that were run, 51 models were statistically acceptable and significant fixed effects were detected in 27 models. The marginal r^2 values for those 27 models ranged from 0.04 to 0.74 (Table 2.3). For individual species, significant fixed effects were generally consistent across crop types. Independent negative effects of management intensity were detected for three generalist species *P. melanarius*, *P. niger* and *P. rufipes*. The adjacency of oilseed rape and grassland did not come out as a significant variable very often. When detected, however, the effects were always negative on the abundance of generalist species (*P. melanarius*, *H. affinis*, *P. cupreus* and *C. fuscipes*), but positive on the granivore specialist *A. aenea*. The cover area of oilseed rape and grassland at the landscape scale had more widespread effect than at the neighboring scale; it affected positively the abundance of most seed-eating carabids in most crops. There were consistent positive effects of $GRASS_L$ on the abundance of *P. cupreus* and positive effect of $GRASS_L$ and OSR_L on *P. niger* across the four crop types. Interactive effects of landscape variables and management intensity were detected in five models. The effect of a landscape variable was in some instances accentuated when the management intensity was high. Indeed, we found a stronger positive influence of $GRASS_L$ on the abundance of *P. cupreus* (B, spring) and *H. affinis* (M, summer) and a stronger positive influence of OSR_L on *P. niger* (OSR, summer) (see Appendix A for interaction plots). In other cases, positive landscape effects could only be detected when local management intensity was low but receded or became negative when local management intensity increased. We observed this case with the positive effect OSR_L on the abundance of *P. rufipes* (M, summer) and *H. affinis* (SR, spring) (see Appendix B for the interaction plot).

Table 2.3 - Results of linear mixed models. Only models where there were significant effects are shown. For each model, marginal R-squared (variance explained by fixed effects) and conditional R-squared (variance explained by fixed and random effects) are mentioned. Results for *Amara similata* and *Amara ovata* are not mentioned because there were no significant effects.

Species (number of models run)	Significant effects	Marginal R ²
<i>P. melanarius</i> (12 models)		
M – Summer	<i>OSR_L</i> (+)	0.14
SR – Summer	<i>OSR_N</i> (-), <i>GRASS_N</i> (-)	0.04
SR – Autumn	<i>GRASS_N</i> (-)	0.05
WR – Summer	<i>INT</i> (-)	0.19
<i>P. niger</i> (7 models)		
B – Summer	<i>OSR_L</i> (+)	0.32
B – Autumn	<i>INT</i> (-), <i>OSR_L</i> (+), <i>GRASS_L</i> (+)	0.35
M – Summer	<i>GRASS_L</i> (+)	0.14
M – Autumn	<i>INT</i> (-), <i>OSR_L</i> (+), <i>GRASS_L</i> (+)	0.33
SR – Summer	<i>OSR_L</i> (+)	0.19
WR – Summer	<i>INT:OSR_L</i> (+)	0.15
<i>C. fuscipes</i> (5 models)		
B – Autumn	<i>GRASS_L</i> (-)	0.21
M – Summer	<i>GRASS_N</i> (-)	0.13
<i>P. cupreus</i> (8 models)		
B- Spring	<i>INT:GRASS_L</i> (+)	0.75
M – Spring	<i>OSR_N</i> (-)	0.09
SR – Spring	<i>GRASS_L</i> (+)	0.18
SR – Summer	<i>GRASS_L</i> (+)	0.12
SR – Autumn	<i>GRASS_L</i> (+)	0.17
WR – Spring	<i>GRASS_L</i> (+)	0.30
WR – Summer	<i>OSR_L</i> (+), <i>GRASS_L</i> (+)	0.37
<i>H. affinis</i> (5 models)		
B – Spring	<i>OSR_N</i> (-), <i>GRASS_N</i> (-)	0.21
M – Spring	<i>OSR_L</i> (-)	0.11
M – Summer	<i>INT:GRASS_L</i> (+)	0.13
SR – Spring	<i>INT:OSR_L</i> (-)	0.20
<i>P. rufipes</i> (10 models)		
M – Summer	<i>INT</i> (-)	0.15

SR – Spring	<i>INT</i> (-), <i>OSR_L</i> (-)	0.22
WR – Summer	<i>INT:OSR_L</i> (-)	0.29
<i>A. aenea</i> (1 model)		
WR – Spring	<i>OSR_N</i> (+), <i>GRASS_N</i> (+)	0.24

D. Discussion

Our analysis shows clearly that the abundance of carabids in-field responds to the spatial distribution of agricultural land-use at three spatial scales. We found convincing evidence that amounts of oilseed rape and grassland in the landscape have a positive effect on the in-field abundance of the most common polyphagous and phytophagous carabid species found in arable land. This response is consistent with our expectations that carabid species that are able to feed on seeds would benefit from the presence of open habitats providing diverse trophic resources.

We found that in-field abundances of individual seed-eating carabid species were driven by crop type, supporting the idea that this factor, which is a composite of habitat architecture (crop density), environmental conditions (within crop microclimate, i.e. temperature and humidity prevailing at the ground surface) (Honěk, 1988; Honěk & Jarosik, 2000), trophic resources and agronomic practices, may be a powerful local determinant of carabid biodiversity (Holland, 2002; Brooks, Perry, Clark, Heard, Firbank, et al., 2008).

Among the nine species studied here, we detected a gradient from habitat generalism to habitat specialism. Notably, the granivore *Amara* species were specifically associated with oilseed rape fields, as reported in previous studies (Thiele, 1977; Eyre, et al., 2013). This association is partly driven by the trophic resources present in oilseed rape fields. Indeed, *Amara* species were regarded as granivorous (Brandmayr, 1990; Tooley & Brust, 2002; Lundgren, 2009) and known to feed on the seeds of grasses, umbellifers, and crucifers (Thiele, 1977) but some authors have found that some *Amara* species can also eat insect preys (Jørgensen & Toft, 1997) as well as larvae such as pollen beetle (*Meligethes aeneus*), eaten by *A. similata* (Schlein & Büchs, 2006; Haschek, Drapela, Schuller, Fieldler, & Frank, 2012). Within all crops, we also detected signals of an effect of management intensity on the abundance of most seed-eating carabid species. These effects were either independent or in interaction with landscape scale variables but always indicated an overall negative impact on abundance. Interestingly, species were affected regardless of their ecological requirements and degree of habitat or trophic specialization. In particular, *P. melanarius* and *P. niger* were less abundant in intensively managed arable fields even though these species are often considered in the literature as plastic generalist species resilient to frequent reduction of the availability of resources (Schweiger et al., 2005). This calls into question the view that carabids should only be moderately susceptible to disturbance, pesticide and fertilizer

applications (Jonasson, Smith, Bengtsson, & Birkhofer, 2013) but also reinforces the idea that the response of carabids to local management intensity differs from species to species (Purtauf, Roschewitz, Dauber, Thies, Tschamtkke, & Wolters, 2005b).

We expected that the adjacency of oilseed rape and/or grassland would increase the in-field abundance of seed-eating carabids in the 4 crops investigated here. Such neighboring effects might reflect movements of carabids from these two particularly 'favorable' agricultural habitats to the focal fields (Wissinger, 1997). We found evidence of such effects for five species, but it was often limited to one crop type or to one sampling season. Interestingly, these effects were constantly negative, suggesting that the vicinity of grass or oilseed rape depopulated the focal fields. Carabids in agricultural landscapes are generally considered to be food-limited and reliant on spatially and temporally variable trophic resources (Bommarco, 1998). Grassland and oilseed rape may thus provide alternative trophic resources to carabids, either seeds or alternative prey items for polyphagous species and thus either attract individuals from neighboring crop or retain individuals that would otherwise migrate to the neighboring crop. One notable exception was found for the *A. aenea* in focal fields of OSR, whose abundance was significantly increased by the occurrence of adjacent grassland and oilseed rape crop. This result corroborates the view that specialist phytophagous species, such as *A. aenea*, are more dependent on local habitat conditions than higher trophic guilds (Woodcock, et al., 2010; Vanbergen, et al., 2010, Maisonhaute, et al., 2010). It also confirms that a fine-scale mosaic of habitats providing a diversity of weed and grassland seeds can enhance the local abundance of phytophagous carabids, as suggested in the literature (Kruess, & Tschamtkke, 1994; Purtauf, et al., 2005a).

Effects at the landscape scale were much more general and affected all species, except for the specialist *A. aenea* which responded at a more local scale. Our results indicate an overall increase of in-field carabid abundance when the proportion cover of oilseed rape and grassland in the wider landscape increased. A generally positive effect of grassland cover in the landscape on the abundance has been shown in previous studies, such as for spring breeders in organic wheat fields (Purtauf, et al., 2005b) and for phytophagous carabids (Trichard, et al., 2013b). The effect of oilseed rape cover in the landscape has not been documented yet, although a recent study suggests that oilseed rape enhances the abundance of *P. cupreus* and *Brachinus sclopeta* in the agricultural mosaics (Marrec, et al., 2015). Interestingly, here, landscape effects affected both trophic guilds. Previous studies have suggested that omnivore carabids were relatively insensitive to the landscape context of arable fields (Purtauf, et al., 2005a). This difference may arise either from the choice of landscape variables, as previous studies have focused on the effect of semi-natural habitats and have not considered the different land-use types that compose the agricultural mosaic, or from the greater size of our dataset. Our results suggest that accounting for the spatial distribution of crop types and grassland habitats could be an efficient way forward to understand the functioning of individual carabid species in agricultural landscapes.

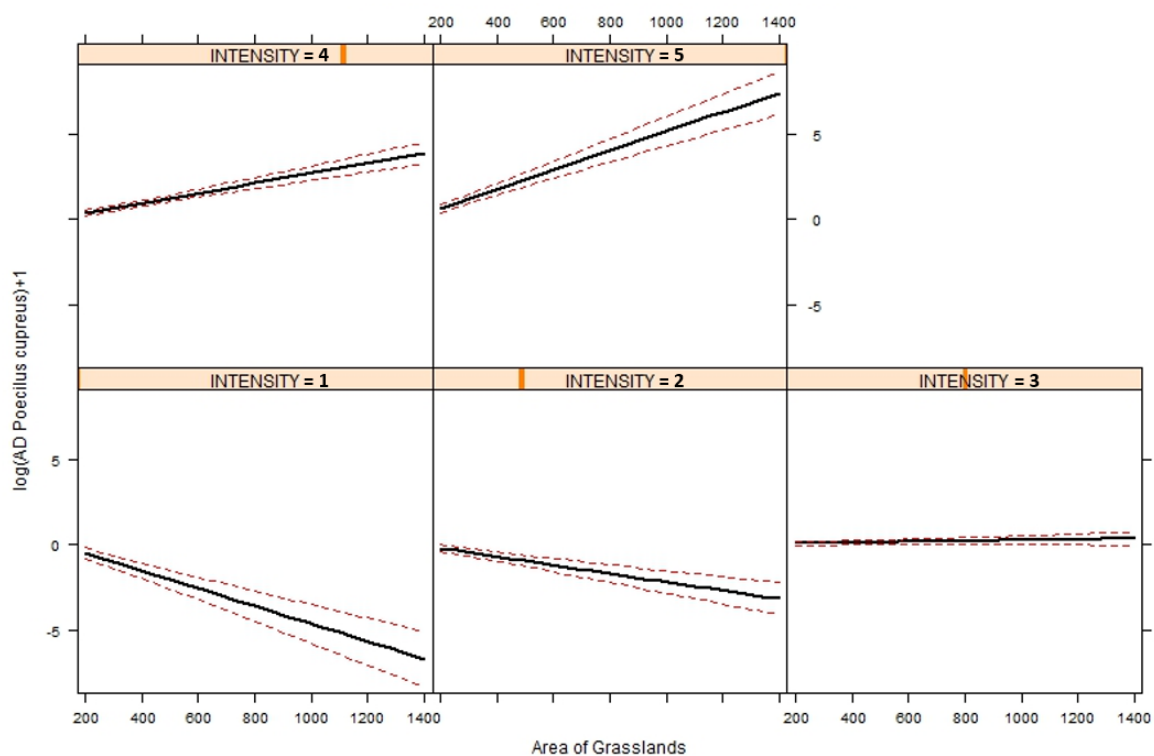
In conclusion, this study demonstrates that in-field carabid abundance responds to the spatial distribution of agricultural land-use at various spatial scales. The direction, strength and response scale of these effects were not universal but rather reflect the diverse range of habitat and trophic requirements in different species that populate arable fields. This suggests that there is a diversity of management options that could be used to enhance weed seed predation in arable fields. Further investigations are required to assess the relative contribution of individual carabid species to weed seed predation and to understand the population dynamics of the key carabid species contributing to weed regulation in agricultural landscapes.

E. Acknowledgments

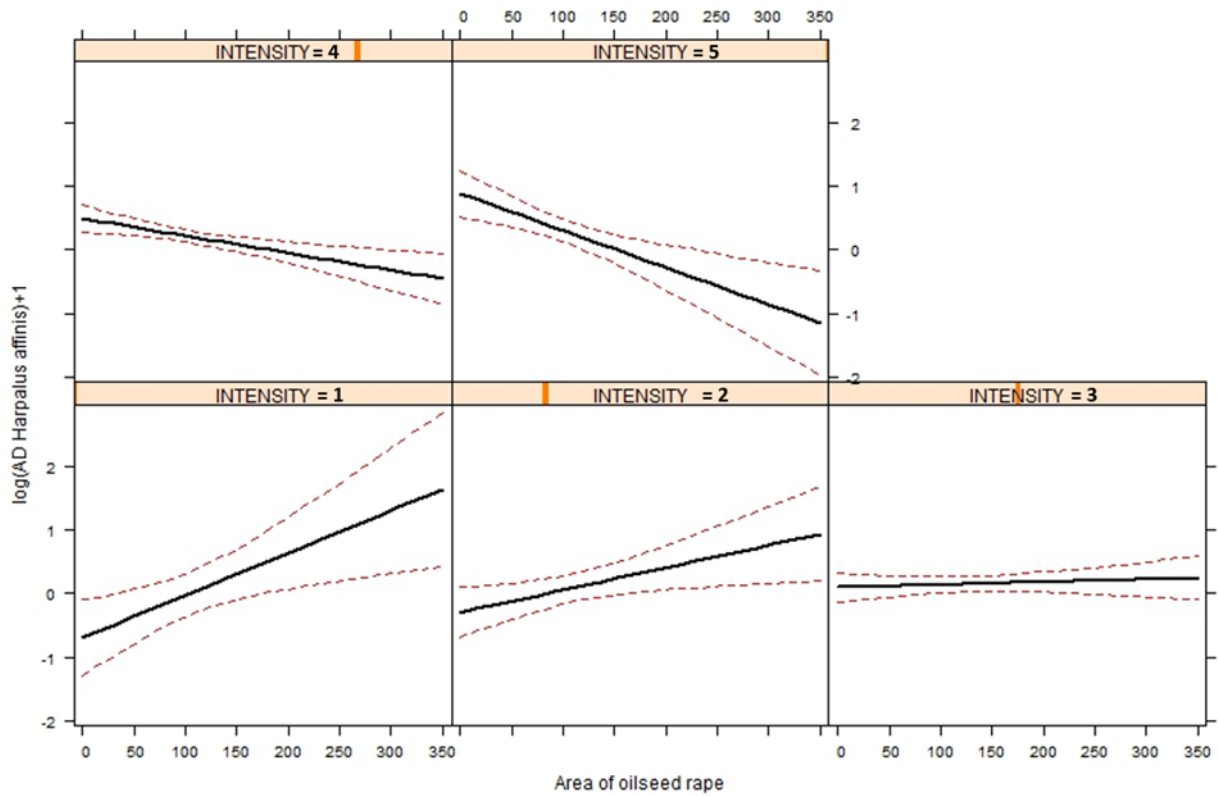
This analysis was developed within the scope of the project ANR-12-AGRO-0006 “Predictive Ecological Engineering for Landscape Ecosystem Services and Sustainability” (PEERLESS). Sarah Labruyere benefited from a PhD studentship funded by the French Ministry of Research. We thank Aude Trichard and Fabrice Dessaint for statistical advice.

F. Annexes

Appendix A. Interaction plot of the effect of Intensity of management (local variable) and area of grasslands (landscape variable) on the abundance of *P. cupreus* (log-transformed) for the model B-spring.



Appendix B. - Interaction plot of the effect of Intensity of management (local variable) and area of oilseed rape (landscape variable) on the abundance of *H. affinis* (log-transformed) for the model SR-Spring.



3. Conclusion du chapitre

Notre analyse montre clairement que l'abondance des carabes habitant les champs agricoles répond à la répartition spatiale de colza et prairies aux trois échelles spatiales. Les différentes espèces de carabes répondent chacune à un ensemble spécifique de variables et aussi à des échelles spécifiques :

A l'échelle locale :

- Le type de culture est le facteur majoritaire jouant sur l'abondance de toutes les espèces. On observe notamment une utilisation quasi exclusive des granivores *Amara similata* et *Amara ovata* dans le colza d'hiver.
- L'intensité de gestion a des effets négatifs pour 22% des modèles et nous remarquons cet effet pour trois espèces généralistes : *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger* et *Pseudoophonus rufipes*. Ce résultat questionne ce qui est parfois trouvé dans la littérature, à savoir que les espèces généralistes *P. melanarius* et *P. niger* seraient relativement insensibles aux perturbations liées aux activités agricoles.

A l'échelle du voisinage :

- Les présences de colza et prairies ne semblent pas être des variables de grande influence sur l'abondance des différentes espèces de carabes. Lorsqu'il est détecté, l'effet le plus notable est l'effet positif du colza et des prairies sur l'abondance du spécialiste granivore *Amara aenea*.

A plus large échelle spatiale :

- Les superficies de colza et de prairies ont des effets plus importants à cette échelle, 70% des modèles ont un effet significatif. Lorsqu'il est détecté, il a affecté positivement l'abondance de la plupart des carabes dans la plupart des cultures. Par exemple, il y avait des effets positifs cohérents de la superficie de prairies sur l'abondance de *Poecilus cupreus* et également l'effet positif des deux variables paysagères sur *P. niger* dans les quatre types de cultures.
- Il n'y a pas forcément de lien entre la perception de l'hétérogénéité à cette échelle et la capacité de dispersion des différentes espèces.

Sachant que les carabes préfèrent majoritairement la marche au vol pour se déplacer (Wallin & Ekbom, 1988 ; Roume, 2011), nous nous attendions à une plus grande influence des variables du voisinage sur l'abondance de carabes. Pourtant, il est connu que les cultures « interagissent » avec les habitats semi naturels car certaines espèces de carabes peuvent se déplacer entre les différents habitats au cours de leur cycle de vie et parfois utilisent les habitats semi naturels comme abri ou lieu d'hivernation (Landis et al., 2000 ; Pfiffner & Luka, 2000). Ces processus se traduisent par des mouvements de carabes tels que des spillovers (Tscharntke et al., 2005; Rand et al., 2006) ou encore la colonisation cyclique (Southerton, 1984).

Encore plus surprenant, alors que nous nous attendions à ce que le voisinage (et notamment la présence d'habitats semi naturels) aient un effet positif sur l'abondance de carabes (rôle d'habitats sources), on note un effet contraire en été pour certaines espèces telles que *P. melanarius* et *Calathus fuscipes*, qui sont deux espèces automnales. De même, on note pour *P. cupreus*, un effet négatif de la présence de colza au voisinage du maïs pendant la saison printanière, qui coïncide avec leur pic d'activité densité, ce qui pourrait laisser penser à une préférence plus importante de cette espèce pour le colza.

Chapitre III -Etude empirique du
fonctionnement spatio-temporel des
carabes au sein de paires d'habitats:
Présentation de l'expérience de terrain.

1. Problématique et objectifs

Au cours de l'année 2014, un échantillonnage de carabes effectué sur 6 mois (de mars à septembre) nous a permis d'étudier le fonctionnement des carabes au sein d'une mosaïque hétérogène sur une échelle temporelle infra-annuelle.

Les objectifs de ce suivi sont les suivants :

- Etudier la structure des communautés de carabes au sein dans des paires d'habitats (de type culture/culture ou culture/bordure pérenne) de façon globale et à différentes périodes de l'année culturale afin de déterminer si la diversité, la richesse spécifique ou encore les dominances d'espèces varient selon l'habitat et le type de voisinage. (**Chapitre IV**)
- Comparer la qualité d'habitat de chacun des habitats via une mesure d'activité densité et en parallèle une mesure du statut nutritionnel des carabes (proxy de la disponibilité en proies dans l'habitat) afin de rechercher si l'intensité de gestion ou le type d'habitat adjacent (culture ou habitat semi naturel) influence cette mesure de qualité d'habitat (**Chapitre V**)
- Réaliser un suivi des mouvements des carabes entre les éléments de la mosaïque hétérogène pour identifier si les individus changent d'habitat au cours de la saison, quels facteurs déterminent ces changements, et comment varie la qualité d'habitat selon les pratiques agricoles et le cycle de vie (**Chapitre VI**).

2. Lieux d'échantillonnage

L'échantillonnage s'est déroulé à 15 km au Sud Est de Dijon (Figure 3.1, point GPS : 47°32'N, 05°02'E), à l'Unité Expérimental d'Epoisses située à Bretenière ainsi que dans sur la zone d'étude de Fény (proche de l'Unité Expérimentale) dans laquelle des collaborations existent depuis plusieurs années entre les agriculteurs et l'UMR Agroécologie de l'INRA de Dijon.

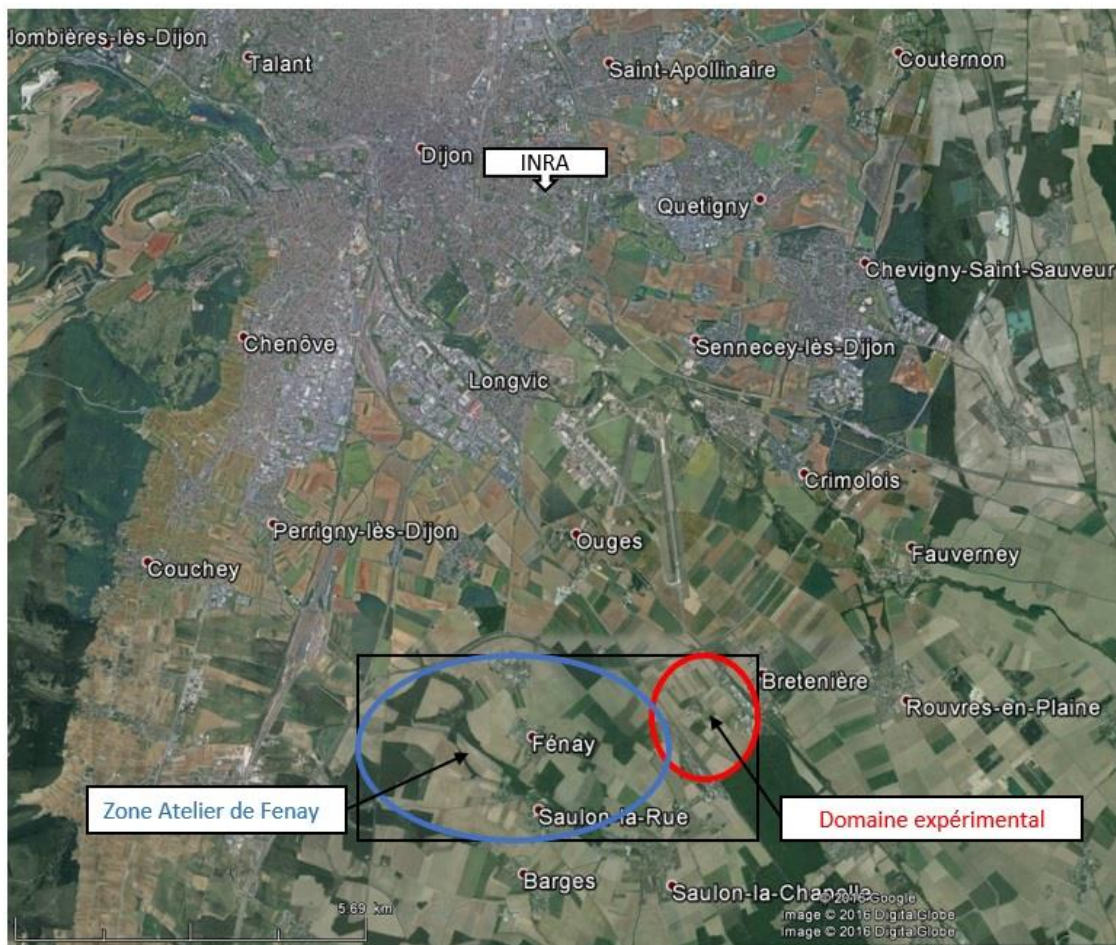


Figure 3.1 - Localisation des zones d'études © Google Earth

La surface totale de la zone incluant Fénay et l'unité expérimentale d'Epoisses (UE) est d'environ 1067 hectares (Figure 3.2). Le paysage est constitué d'environ 70% de cultures contenant divers assolements (Figure 3.2). Le colza d'hiver (*Brassica napus* L.), l'orge d'hiver (*Hordeum vulgare* L.) et le blé d'hiver (*Triticum aestivum* L.) sont les cultures majoritaires (*Triticum aestivum* L.) et représentent les trois cultures de la rotation la plus couramment mise en place dans la région bourguignonne (colza d'hiver, blé d'hiver, orge d'hiver, en 3 ans). Les habitats semi-naturels présents dans ces zones sont majoritairement des bordures pérennes dominées par des poacées (Figure 3.3); les bois et les zones urbaines représentent respectivement 17 et 12.4% de la zone d'étude.

Pour étudier le fonctionnement des carabidés dans les mosaïques hétérogènes, nous avons choisi d'effectuer un piégeage de carabes sur une période de 6 mois, durant l'année 2014, dans des paires d'habitats adjacents de type culture/culture : Colza / Céréales d'hiver et des paires d'habitats de type Culture / habitat semi naturel : Colza / bordure pérenne et Céréales d'hiver / bordure pérenne. Nous avons choisi cinq répétitions (ou réplicats) de chacun des trois types de paires d'habitats. La localisation des parcelles adjacentes correspondant aux habitats recherchés a été faite en lien avec les réseaux

d'agriculteurs déjà impliqués dans des collaborations avec l'UMR Agroécologie. Au sein de la zone d'étude, le nombre de paires d'habitats recherché était en fait assez limité. En conséquence, pour une des paires de types culture/culture, une des parcelles est en fait de l'orge d'hiver et non du blé d'hiver, culture qui lui est très similaire (aussi bien en terme de phénologie que de pratiques agricoles). Au final, les différentes paires d'habitats sont distantes d'au minimum 250 mètres et jusqu'à un kilomètre.

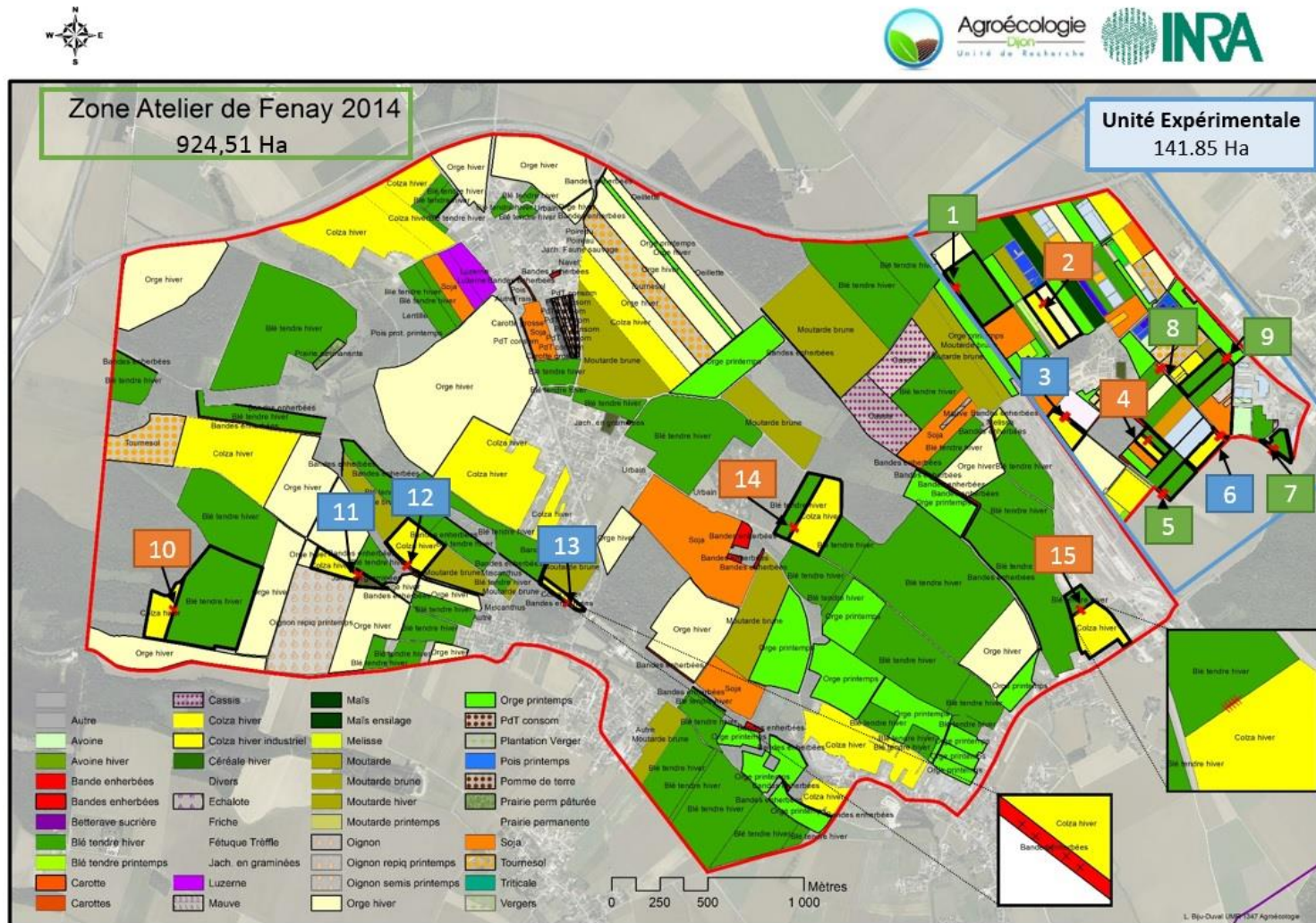


Figure 3.2 - Carte des zones d'études avec l'assolement de l'année culturelle 2013/ 2014 et la localisation des parcelles choisies pour l'échantillonnage des carabes (paires d'habitats encadrés en noir). Les répliquats sont numérotés de 1 à 15 et chaque couleur donne un type de paire d'habitat : Bleu = Colza / Bordure pérenne, Orange = Céréales / Colza et Vert = Céréales / Bordure pérenne. Les zooms montrent la localisation des pièges au niveau des interfaces entre les deux habitats et à l'intérieur des habitats.



Figure 3.3 - Exemple d'une bordure pérenne adjacente d'une parcelle de blé d'hiver sur le domaine expérimental d'Epoisses (photo du 3 juin 2014)

Les pratiques réalisées par les agriculteurs dans les parcelles échantillonnées pendant l'année 2014 sont présentées dans les tableaux 3.1a et 3.1b. Parmi les 10 parcelles de colza d'hiver et les 9 parcelles de blé d'hiver choisies, une parcelle de colza et une parcelle de blé appartiennent au réseau « Rés0pest » où aucun pesticide n'est appliqué (« Colza – 4 » et « Blé – 4 ») et une parcelle de blé est gérée en semi-direct sous couvert (« Blé-5 »). Les autres parcelles sont considérées comme des cultures dites « conventionnelles ». Les Indices de Fréquences de Traitement (i.e. ratio entre la dose employée et la dose de référence du produit utilisé) herbicides, insecticides, molluscicides et fongicides pour chaque parcelle sont données dans le tableau 3.2. Les bordures pérennes, de largeur comprise entre 5 et 10 mètres, ont été fauchées autour des pots à carabes une seule fois durant l'expérience, le 13 mai 2014 pour 5 bordures, le 18 juin 2014 pour 1 bordure ou le 6 juillet 2014 pour 4 bordures. Aucun produit phytosanitaire n'a été utilisé pour ce type d'habitat.

Tableau 3.1a - Récapitulatif des pratiques réalisées dans les parcelles de céréales d'hiver. DSH méca: désherbage mécanique ; FERTI : Fertilisation, REC : Récolte ; T-INSECT : Traitement insecticides ; T-FONG : Traitement fongicides ; T-HERB : Traitement herbicides ; T-LIM : Traitement molluscicides ; TSS : Travail du sol superficiel (5-10 cm dont déchaumage, passage de la herse) ; LAB : Labour, DECOMPACT : Décompactage (Travail du sol profond) ; S : Semis

Parcelle - N° paire d'habitat	Blé - 1	Orge - 2	Blé - 4	Blé - 5	Blé - 7	Blé - 8	Blé - 9	Blé - 10	Blé - 14	Blé - 15
Lieu	Epoisses	Epoisses	Epoisses	Epoisses	Epoisses	Epoisses	Epoisses	Fenay	Fenay	Fenay
sept-13		04/09 Semis						10/09 Semis	10/09 Semis	
oct-13	30/10 Semis	3/10 FERTI 08/10 T-LIM	09/10 Semis 14/10 DSH méca 30/10 DSH méca	29/10 T-HERB 29/10 T-LIM 31/10 FERTI + T-LIM 31/10 Semis	19/10 Semis	3/10 T-HERB 20/10 Semis	09/10 Semis			3/10 Semis 18/10 T-LIM 29/10 T-INSECT
nov-13									29/11 T-HERB	
déc-13										
janv-14								17/01 T-HERB		
févr-14									21/02 FERTI	
mars-14	24/02 FERTI 01/03 FERTI 05/03 FERTI 10/03 T-HERB 11/03 FERTI 15/03 FERTI 28/03 FERTI	24/02 FERTI 01/03 FERTI 07/03 T-HERB 20/03 FERTI	1/03 DSH méca 11/03 FERTI 13/03 DSH méca 26/03 FERTI	24/02 FERTI 01/03 FERTI 11/03 FERTI + T-HERB 15/03 FERTI 28/03 FERTI	24/02 FERTI 01/03 FERTI 07/03 T-HERB 11/03 FERTI 15/03 FERTI 28/03 FERTI	24/02 FERTI 01/03 FERTI 04/03 FERTI 05/03 FERTI 07/03 T-HERB 11/03 FERTI 15/03 FERTI 28/03 FERTI	24/02 FERTI 01/03 FERTI 05/03 FERTI 07/03 T-HERB 11/03 FERTI 15/03 FERTI 28/03 FERTI	25/02 FERTI 06/03 FERTI 19/03 FERTI 28/03 T-FONG	24/02 FERTI	09/03 T-HERB 10/03 FERTI 19/03 FERTI 20/03 T-FONG
avr-14	04/04 FERTI 24/04 T-FONG	03/04 T-FONG 14/04 T-FONG	01/04 FERTI + DSH méca	04/04 FERTI	04/04 FERTI 11/04 T-FONG	11/04 T-FONG 24/04 T-FONG	04/04 FERTI 11/04 T-FONG 28/04 T-FONG	22/04 FERTI 23/04 T-FONG	18/04 FERTI 25/04 T-FONG	23/04 T-FONG 24/04 FERTI
mai-14			01/05 FERTI						05/05 FERTI 14/05 T-FONG	15/05 T-FONG
juin-14		20/06 REC								
juil-14	04/07 REC 25/07 DECOMPACT		04/07 REC 15/07 TSS 23/07 TSS 24/07 Semis (Orge printemps)	17/07 REC 18/07 Semis (Triticale) + FERTI + T-LIM 24/07 FERTI	17/07 REC	04/07 REC	17/07 REC 19/07 Semis (soja)	18/07 REC	18/07 REC	04/07 REC 15/07 TSS
août-14	22/08 TSS 28/08 LAB	1/08 LAB 19/08 TSS 28/08 TSS + T-HERB	28/08 DSH méca		20/08 TSS	01/08 TSS 21/08 TS 22/08 Semis (Tournesol)	12/08 LAB 18/08 TSS		5/08 TSS 21/08 LAB	25/08 LAB 28/08 TSS
sept-14	02/09 TSS 08/09 TSS 30/09 Semis (Orge hiver)	01/09 Semis (colza hiver) 04/09 T-HERB	TSS		17/09 LAB 18/09 TSS		08/09 TSS		09/09 DECOMPACT 12/09 TSS 27/09 TSS 27/09 T-FONG	15/09 TSS 26/09 TSS 30/09 Semis (Orge hiver)
oct-14									2/10 Semis (Orge d'hiver)	

Tableau 3.1b - Récapitulatif des pratiques réalisées dans les parcelles de colza d'hiver. DSH méca: désherbage mécanique ; FERTI : Fertilisation, REC : Récolte ; T-INSECT : Traitement insecticides ; T-FONG : Traitement fongicides ; T-HERB : Traitement herbicides ; T-LIM : Traitement molluscicides ; TSS : Travail du sol superficiel (5-10 cm dont déchaumage, passage de la herse) ; LAB : Labour, DECOMPACT : Décompactage (Travail du sol profond) ; S : Semis

Parcelle - N° paire d'habitat	Colza - 2	Colza - 3	Colza - 4	Colza - 6	Colza - 10	Colza - 11	Colza - 12	Colza - 13	Colza - 14	Colza - 15
Lieu	Epoisses	Epoisses	Epoisses	Epoisses	Fenay	Fenay	Fenay	Fenay	Fenay	Fenay
août-13	30/08 Semis + T-HERB	30/08 Semis + T-HERB	22/08 Semis	30/08 Semis	29/08 Semis 30/08 T-HERB	29/08 Semis 30/08 T-HERB	31/08 Semis	29/08 Semis 30/08 T-HERB	30/08 Semis	31/08 Semis
sept-13	02/09 T-LIM	02/09 T-HERB 02/09 T-LIM 24/09 T-LIM	5/09 DSH méca 14/09 DSH méca 21/09 DSH méca	19/09 T-INSECT			03/09 T-HERB 13/09 T-LIM 19/09 T-LIM 20/09 T-HERB		18/09 S + T-LIM 19/09 T-HERB 20/09 T-INSECT	10/09 T-HERB 21/09 S + T-LIM
oct-13	29/10 T-INSECT	18/10 T-HERB 29/10 T-INSECT		29/10 T-INSECT		17/10 T-INSECT	17/10 T-INSECT		23/10 T-INSECT	18/10 T-INSECT 30/10 T-INSECT
nov-13										
déc-13										
janv-14										
févr-14	25/02 FERTI	25/02 FERTI		25/02 FERTI	20/02 FERTI	20/02 FERTI 24/02 FERTI	21/02 FERTI 24/02 FERTI	26/02 FERTI	18/02 FERTI	18/02 FERTI
mars-14	06/03 T-INSECT 07/03 FERTI 17/03 T-INSECT	06/03 T-INSECT 07/03 FERTI 17/03 T-INSECT	11/03 FERTI + DSH méca	06/03 T-INSECT 07/03 FERTI 10/03 FERTI	05/03 FERTI 11/03 T-INSECT 12/03 FERTI	05/03 FERTI 10/03 T-INSECT 12/03 FERTI 19/03 FERTI	06/03 FERTI 10/03 T-HERB 12/03 FERTI 13/03 T-INSECT 19/03 FERTI	05/03 FERTI 10/03 T-INSECT 12/03 FERTI	05/03 FERTI 07/03 T-INSECT	07/03 FERTI 09/03 FERTI
avr-14	09/04 T-FONG + FERTI	09/04 T-FONG + FERTI		09/04 T-FONG	14/04 T-FONG	14/04 T-FONG	01/04 T-FONG 11/04 T-FONG	14/04 T-FONG	09/04 T-FONG	11/04 T-FONG
mai-14										
juin-14			19/06 REC		27/06 REC					27/06 REC
juil-14	03/07 REC 09/07 DECOMPACT 16/07 TSS 18/07 TSS 31/07 LAB	03/07 REC 09/07 DECOMPACT 17/07 TSS		01/07 REC 09/07 DECOMPACT		15/07 REC 31/07 TSS	02/07 REC	15/07 REC	03/07 REC 21/07 DECH	
août-14	19/08 TSS	19/08 T-HERB	19/08 LAB 21/08 TSS	19/08 LAB + TSS	26/08 LAB 27/08 TSS	29/08 LAB 30/08 TSS		06/08 DECH 29/08 LAB 30/08 TSS	17/08 LAB 19/08 TSS	10/08 T-HERB 16/08 T-HERB
sept-14	4 et 5/09 TSS 24/09 TSS	01/09 LAB 02/09 TSS	12/09 TSS	09/09 TSS 19/09 TSS	24/09 Semis (blé d'hiver)	23/09 TSS 24/09 Semis (blé d'hiver)	5/09 TSS 9/09 LAB + TSS 10/09 TSS 24/09 TSS 30/09 TSS	23/09 TSS 27/09 Semis (blé d'hiver)	16/09 TSS 30/09 TSS	
oct-14							20/10 Semis (blé hiver)		3/10 Semis (blé d'hiver)	4/10 Semis (blé d'hiver)

Tableau 3.2 - Indices de Fréquence de Traitement pour chaque parcelle choisie pour l'échantillonnage des carabes

Parcelle – N° paire d'habitat	IFT Herbicides	IFT Insecticides	IFT Molluscicides	IFT Fongicides
Blé - 1	1.80	0	1.20	0.70
Orge - 2	2.75	0	0.50	1.65
Blé - 4	0	0	0	0
Blé - 5	1.65	0	2.00	0
Blé - 7	2.60	0	0	0.93
Blé - 8	3.01	0	0	1.63
Blé - 9	2.60	0	0	1.63
Blé - 10	0.76	0	0	0.81
Blé - 14	1.67	0	0	2.12
Blé - 15	1.60	1.20	0.78	3.50
Colza - 2	1.31	2.50	2.46	0.93
Colza - 3	2.32	2.50	2.87	0.93
Colza - 4	0	0	0	0
Colza - 6	0.71	3.50	0.67	0.93
Colza - 10	1.41	1.50	0	1.41
Colza - 11	1.41	4	1.11	1.73
Colza - 12	0.95	1.50	0	0.96
Colza - 13	1.41	1.50	0	1.73
Colza - 14	1.46	4.00	0.26	0.83
Colza - 15	1.60	1.20	0.78	3.50

3. Piégeage et détermination des carabes

3.1. Le piège à fosse

L'échantillonnage des arthropodes via des pièges à fosse (appelés également « pièges barber ») est le moyen le plus utilisé car peu coûteux et plus simple à mettre en œuvre pour recenser les populations (Dajoz, 2002). Cette méthode consiste à enterrer le pot piège à ras du sol, entraînant la chute des insectes marchant à la surface du sol. Pour chaque paire d'habitats, nous avons posé une ligne de 5 pièges barbers (constitués de gobelets de 8,5 cm de profondeur et 6 cm de diamètre) dans chaque habitat (Figure 3.4), à environ 30 m de l'interface entre les deux habitats pour les pots à l'intérieur des cultures et à mi-largeur des bordures pérennes. Au sein de la ligne de piégeage dans les habitats, les cinq pots sont séparés les uns les autres de 6 mètres (Figure 3.4). Nous avons mis en place également 3 autres pièges au niveau de l'interface, ceux-ci sont séparés de 8 mètres, ce qui donne un total de 195 pièges barber. Des abris constitués de plaques de plexiglas surplombent les pièges pour les protéger de la pluie (Figure 3.5). Les pièges sont remplis de 100 mL d'une solution aqueuse de conservation contenant une solution de liquide de refroidissement (incluant de l'éthylène glycol) avec un ajout de sel. Ce type de solution est utilisé dans de nombreuses études (Asteraki et al., 1995 ; Ribera et al., 2001 ; Purtauf et al., 2005b ; Brooks et al., 2012 en sont quelques exemples) et constitue donc une référence, même si certains auteurs ont montré son caractère attractif pour les insectes (Weeks & McIntyre, 1997).



Figure 3.4 - Photo d'une ligne de 5 pièges barber mis en place dans une parcelle de blé (photo prise le 2 septembre 2014)



Figure 3.5 - Photo d'un piège barber mis en place avec son toit en plexiglass (protection contre la pluie) et le contenu lors du relevé de terrain (photo de droite : A. Trichard)

3.2. Les pièges directionnels

La dynamique des flux des carabes au niveau des interfaces entre les habitats a été mesurée à l'aide de pièges dits directionnels, inspirés des pièges en « Z » mis en place dans la thèse de C. Vasseur en 2012 qui elle-même s'était inspirée des pièges en « H » mis en place par Hawthorne et al. (1998). Ces pièges

directionnels sont constitués de deux plaques de plexiglass (1x50x100 cm) assemblées perpendiculairement à une troisième plaque (1x50x150 cm) afin de former un « Z », les plaques sont « collées » entre elles avec du silicone afin que les carabes ne puissent pas passer entre les plaques. La longueur d'interception est d'environ de 3,5m. Ces plaques sont enterrées à environ 10cm du sol au niveau des interfaces entre les habitats. Afin de pouvoir piéger les flux dans les deux sens, au niveau de chaque angle entre les plaques, un pot barber est mis en place le plus près possible de cet angle (2 pots par piège directionnel, un pour chaque sens), afin d'avoir une meilleure probabilité de capture des carabes (Figure 3.6). La même solution aqueuse de conservation a été mise dans ces pièges mais il n'a pas été possible de mettre un abri pour la pluie. Deux pièges directionnels sont mis en place pour chaque interface des paires d'habitats, ce qui donne un total de 60 pièges mesurant l'intensité et l'orientation des flux de carabes.



Figure 3.6 - Exemple d'un piège directionnel mis en place sur une interface pour le suivi de la dynamique des carabes

Au total, nous avons ainsi mis en place 17 pots pièges dans chaque paire d'habitats : 13 pièges barber classiques et 4 pots pour les pièges directionnels (Figure 3.7), ce qui donne un total de 255 pots pièges

mis en place pour l'échantillonnage des carabes. Les pots barber simples mis à l'interface vont permettre également la mesure de l'efficacité des pots directionnels. Nous nous attendons ici à ce que les pièges directionnels, du fait des plaques plexiglass, capturent un nombre plus important de carabes que les pots simples.

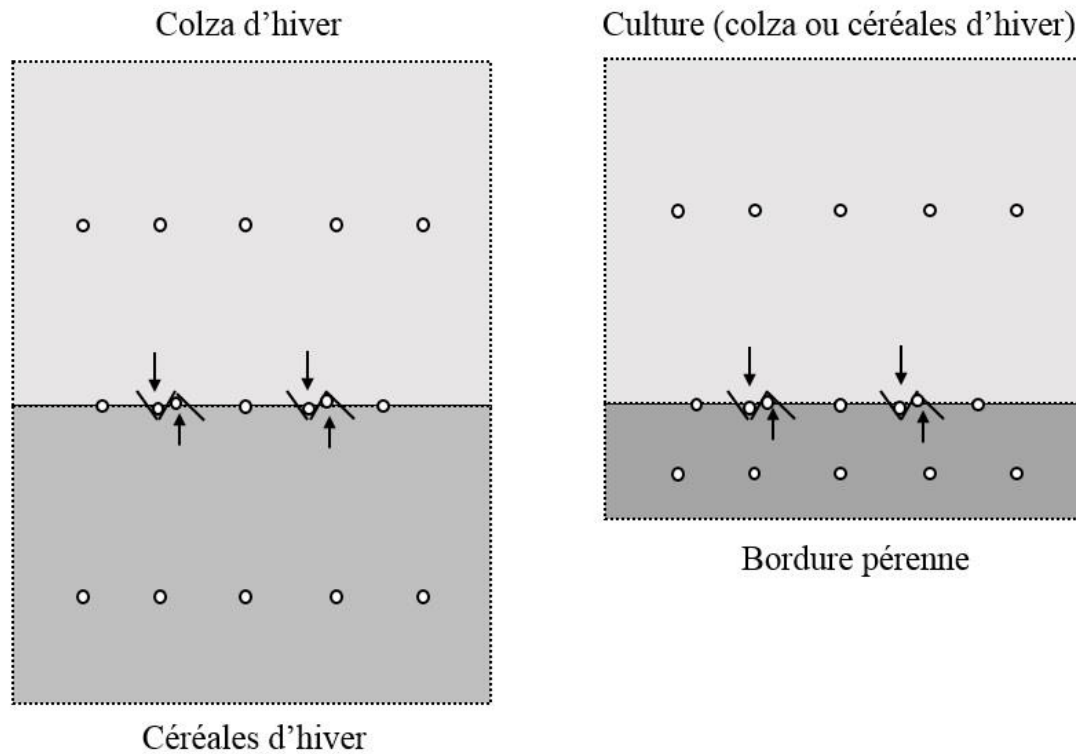


Figure 3.7 - Schéma du design expérimental mis en place. Les ronds représentent les pots pièges et les pièges directionnels sont représentés par les lignes formant un "Z". Les flèches représentent le sens des flux mesurés par les pièges directionnels.

3.3. Discussion sur la méthode de piégeage

Les pièges vont permettre la mesure de l'« activité densité » qui correspond au nombre d'individus piégés, même si celle-ci ne caractérise pas l'abondance réelle (Thomas et al., 1991). La probabilité de capture dépend de l'abondance réelle mais également de la répartition spatiale des carabes et surtout de capacité de mobilité (ou activité) des carabes (Thomas et al., 1998). En effet, plusieurs études ont montré que cette méthode peut sous-estimer les abondances des petites espèces qui seraient capables de contourner le piège (Spence & Niemela, 1994). Néanmoins, la mise en place de 3 pièges espacés de 4 mètres peut refléter correctement la communauté de carabes présente dans une parcelle (Holland, 2002).

Le dispositif choisi nous semble pertinent pour caractériser la communauté de carabes présents dans les différents habitats, ainsi que pour étudier la qualité d'habitat et la dynamique spatio-temporelle des trois espèces de carabes choisies pour la suite de la thèse.

3.4. Dates d'échantillonnage et synchronisation selon la date de récolte

Les campagnes d'échantillonnage de carabes ont été effectuées du 27 mars au 23 septembre 2014. Les deux types de pièges ont été ouverts une semaine puis fermés la semaine suivante, et ainsi de suite. Pendant la période de récolte, la majorité des pièges au sein des cultures (Colza et Céréales) ont dû être enlevés. Les pièges au sein des bordures pérennes et au niveau des interfaces (pièges barber simples et pièges directionnels) ont pu être maintenus, sauf dans trois paires d'habitats de type Céréales/Colza. La récolte est l'une des perturbations les plus importantes pour les carabes via un changement de microclimat et une possible baisse de l'abondance de proies potentielles. Le sol étant mis à nu, du 1^{er} au 22 juillet (période de récolte de la majorité des cultures), nous avons donc choisi d'échantillonner toutes les semaines durant cette période afin d'avoir une vision plus précise de la dynamique au sein de ces paires d'habitats.

Au total, nous avons effectué 15 sessions d'échantillonnage dont les dates sont indiquées dans le tableau 3.3 (les dates marquées en rouge sont les dates des sessions pendant la période de récolte).

Tableau 3.3 - Dates d'échantillonnage des carabes au sein des paires d'habitats

Session d'échantillonnage	Date de début et date de fin d'ouverture des pièges	Numéro de la semaine (utilisé dans le chapitre V).
Session 1	27 mars – 3 avril	13
Session 2	8 avril – 15 avril	15
Session 3	22 avril – 29 avril	17
Session 4	06 mai – 13 mai	19
Session 5	20 mai – 27 mai	21
Session 6	03 juin – 10 juin	23
Session 7	17 juin – 24 juin	25
Session 8	01 juillet – 08 juillet	27
Session 9	08 juillet – 15 juillet	28
Session 10	15 juillet – 22 juillet	29
Session 11	22 juillet – 29 juillet	30
Session 12	05 août – 12 août	32
Session 13	19 août – 26 août	34
Session 14	02 septembre – 09 septembre	36
Session 15	16 septembre – 23 septembre	38

Pour comparer la dynamique temporelle des carabes entre paires d'habitats (Chapitre VI), nous avons choisi la date de récolte comme référence. La session d'échantillonnage correspondant à la récolte a donc

été notée comme la semaine 0 pour chaque paire d'habitats. Les sessions d'échantillonnage avant la récolte ont été notées avec un nombre négatif (semaine -1, la semaine -2, etc.) et les sessions post-récolte ont été notées avec un nombre positif (semaine +1, semaine +2, etc.). Après cette notation, la gamme temporelle devient ainsi plus large, avec des données allant de la quinzième semaine avant la récolte (semaine -15) à la treizième semaine après la récolte (semaine 13).

3.5. Identification, détermination du groupe trophique et stockage des carabes

A la fin de chaque semaine d'échantillonnage, le contenu des pièges a été filtré et nettoyé puis les carabes triés et conservés dans l'éthanol 70%. L'identification a été effectuée à l'aide de deux clés de détermination : Jeannel, 1941 et Roger et al. (2010).

Le régime alimentaire de chaque espèce (nécessaire pour le chapitre IV) a été déterminé par la bibliographie, (Toft & Blide, 2002 ; Toley & Brust, 2002 ; Purtauf et al. 2005a ; Brooks et al., 2008 ; Saska et al., 2008a en sont quelques exemples). Les clés de détermination ainsi que l'aide d'un expert (Jean-David Chapelin-Viscardi, entomologiste au laboratoire Eco-entomologie d'Orléans) nous a permis de palier aux informations manquantes. Même si les régimes alimentaires chez les carabes sont encore parfois contestés, nous prenons en compte le régime alimentaire majoritaire de l'espèce (ex. certaines espèces comme les *Harpalus sp.* ou *Amara similata* sont considérés comme granivores même s'il est toutefois connu qu'elles peuvent consommer certaines proies animales au cours de certaines périodes de leur vie).

4. Choix des espèces étudiées et sexage des individus

Pour les chapitres V et VI, nous nous sommes focalisés sur trois espèces qui étaient les plus abondantes dans notre suivi et qui diffèrent en termes de période de reproduction et d'exigences d'habitat au cours de leur cycle de vie, ce qui laisse supposer un fonctionnement différent dans les mosaïques agricoles (photo des trois espèces en Figure 3.8).

Poecilus cupreus (L.) est un prédateur polyphage généraliste (Wallin & Ekbohm, 1994) qui consomme les graines d'adventices (Petit et al., 2014) et il est très répandu dans les terres arables (Thiele, 1977). Les adultes émergent au début du printemps (Roger et al., 2010) et la reproduction se produit entre mai et juin (Haschek et al., 2012) principalement dans les champs (Wallin, 1988a). Les adultes semblent hiverner principalement dans les champs, mais aussi dans les bordures de champs (Wallin, 1988a; Kromp & Steinberger, 1992; Holland, 2009).

Amara similata (Gyll.) est un carabe qui semble apprécier particulièrement le colza (Langmaack et al., 2001; Haschek et al., 2012; Eyre et al., 2013; Labruyere et al., 2016a (Chapitre II)), et est considérée également d'une espèce de bordure dans les échantillonnages de blé d'hiver (Saska et al., 2007). Cette espèce est considérée comme la plupart du temps granivore (Saska & Jarošík, 2001; Tooley & Brust,

2002) bien qu'elle semble se nourrir également de proies animales (Schlein & Büchs, 2004) telles que les larves de méligèthes (*Meligethes aeneus*, Haschek et al., 2012) ou de la cécidomyie du colza (*Dasineura brassicae*, Schlein & Büchs, 2004). Ayant une activité majoritairement printanière, la reproduction se produit aussi entre mai et juin et le potentiel de reproduction des femelles au sein des cultures serait plus élevé dans les habitats non cultivés (Haschek et al., 2012). *A. similata* hiverne au stade adulte, mais son emplacement d'hivernage n'est pas encore bien documenté (Holland et al., 2009) bien que certains auteurs suggèrent qu'au printemps les adultes se déplacent des bordures vers le centre de la culture (Saska et al., 2007).

Pseudoophonus (Harpalus) rufipes (DeG.) est une espèce automnale présente dans de nombreux types de cultures (voir Luff, 1980) et les bordures de champs (Thomas et al., 2001). Elle a un régime mixte (Ribera et al., 1999; Cole et al, 2002) et consomme principalement des quantités importantes de graines d'adventices (Westerman et al., 2003; Honěk et al., 2005; 2007). Les adultes sont actifs d'avril à novembre (Zhang et al., 1993). Au printemps, les individus qui ont hiverné en tant qu'adultes ont émergé et ceux qui ont hiverné sous forme de larves terminent leur développement dans le sol. Les nouveaux imagos/ténéraux ont émergé en juillet et peuvent se reproduire pendant l'été et à l'automne (Briggs, 1965). La nouvelle génération hiverne sous forme de larves, principalement en bordure des champs (Wallin, 1988a), mais aussi au sein des cultures (Holland, 2009). Les adultes hivernant, quant à eux, se situeraient principalement en bordures des champs (Briggs, 1961).

Les individus piégés appartenant à ces trois espèces ont été sexés. Ceci a été fait par observation à la loupe binoculaire de la forme des tibias avant. En effet, les mâles ont des tibias plus larges que les femelles (Lindroth, 1945). Ce critère a été confirmé parfois en appuyant sur l'abdomen de l'individu pour faire sortir les organes reproducteurs (Figure 3.9).

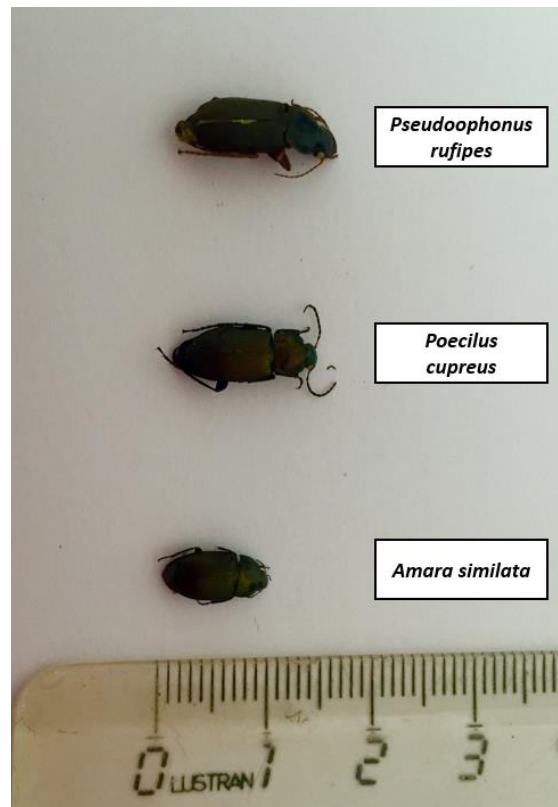


Figure 3.8 - Présentation des trois espèces de carabes étudiées avec leur taille respective.

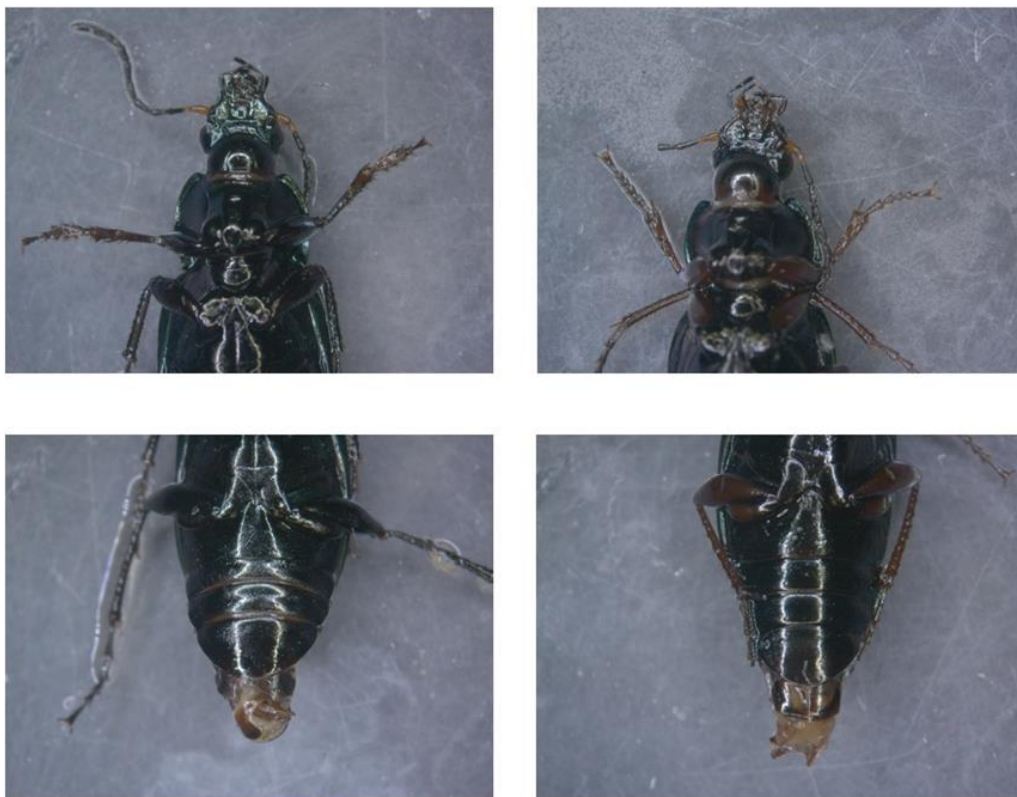


Figure 3.9 - Critères de sexage de carabes (exemple sur *P. cupreus*) : tibias de la première paire de pattes (en haut) et les organes reproducteurs (en bas). la photo de gauche présente le mâle, celle de droite la femelle.
Observation par loupe binoculaire avec un grossissement x6,5.

5. Définition des périodes pour l'étude de la dynamique de ces trois espèces

Afin d'interpréter les sessions d'échantillonnage d'un point de vue écologique, nous avons regroupé les sessions en deux ou quatre périodes, selon le cycle de vie des espèces et la gestion des cultures. Ainsi, pour les chapitres IV et VI, quatre périodes ont été définies pour les espèces de reproduction printanière (*P. cupreus* et *A. similata*) :

- Période 1 : correspond au début de l'activité des espèces entre la semaine -15 et la semaine -9 (entre la fin de mars et fin avril);
- Période 2 : prend en compte les échantillonnages compris entre la semaine -8 et la récolte (semaine 0). Ceci correspond au pic de la densité de l'activité de ces espèces, qui se produisent en mai et juin (Bommarco, 1998; Haschek et al., 2012).
- Période 3 : comprend les données entre la semaine +1 et la semaine +8 (entre le début juillet et la fin août principalement). Cette période représente une activité juste après la récolte. C'est une période durant laquelle s'effectuent diverses interventions de travail du sol telles que le déchaumage, le labour ou le passage de la herse rotative, qui peuvent avoir un impact sur la dynamique des populations de carabes.
- Période 4 (entre les semaines +9 et +13) : correspond à la période où les perturbations du sol sont terminées et qui correspond potentiellement pour ces espèces au début de l'hivernation.

Pour *P. rufipes* (espèce automnale), nous avons défini deux périodes délimitées par la date de récolte :

- période 1 : représentant le début de l'activité de cette espèce (émergence de l'individu qui a hiverné en tant qu'adulte l'hiver précédent);
- période 2 : correspondant à la période d'activité majeure entre juillet et septembre (individus qui ont terminé le développement larvaire au printemps et sont devenus la nouvelle génération se reproduisant durant cette période).

6. Mesures effectuées

Après identification, les données ont été regroupées par type d'habitat (céréales, colza, bordure pérenne et interface) pour les pièges classiques et suivant le sens de déplacement pour les pièges directionnels à l'interface. Afin de comprendre au mieux le fonctionnement de ces trois espèces de carabes dans la mosaïque agricole, quatre indicateurs ont été mesurés. L'étude globale de ces variables peut donner des informations plus précises sur la qualité locale de l'habitat perçue par les différentes espèces ainsi que l'importance et le rôle fonctionnel de l'habitat voisin.

6.1. Activité densité moyenne par pot

Etant donné que le nombre de pièges n'a pas forcément été constant lors de l'expérimentation (24% des pièges ont soulevés par les taupes ou détruits par des sangliers ou autres, au moins une fois pendant l'ensemble de l'expérimentation), nous avons choisi d'utiliser la moyenne d'activité densité par pot pour chaque session d'échantillonnage en faisant le ratio du nombre total d'individus de chaque espèce piégés dans chaque habitat et du nombre de pots dans l'habitat.

6.2. Statut nutritionnel des carabes

Le statut nutritionnel d'un individu caractérise indirectement le stockage d'énergie (Knapp & Knappova, 2013). En plus de la mesure de l'activité densité, la mesure du statut nutritionnel des carabes permettrait d'avoir une vision plus précise de la qualité d'habitat dans lequel le carabe se situe. Le statut nutritionnel d'un individu est estimé via des mesures du poids corrigé par sa taille. Plus celui-ci est haut, c'est-à-dire que le carabe est lourd par rapport à sa taille, plus il semblerait que l'habitat local aurait une disponibilité en proie élevée, cette relation a été démontré en laboratoire par Juliano en 1986 et au champ par Haschek et al., en 2012. De plus, un niveau élevé du statut nutritionnel des carabes montre une plus grande fécondité (plus d'oocytes matures) chez les femelles (Haschek et al., 2012). Ainsi, cette mesure pourrait être reliée à la fitness des individus au sein des habitats.

Dans cette étude, le statut nutritionnel des trois espèces de carabes dans chaque habitat (Céréales, Colza et bordure pérenne) a été estimé avec un calcul appelé Condition Factor (CF) utilisé pour la première fois par Juliano en 1986. Le CF provient d'une relation entre le poids et la taille de l'individu, sous la forme : $W = aL^b$ (W étant le poids, L la taille de l'individu, a et b des constantes). Pour cette étude, les statuts nutritionnels ont été mesurés pour chaque sexe, l'hypothèse étant que la dynamique du statut nutritionnel entre les mâles et les femelles peut différer entre les genres avec potentiellement une perception de l'habitat local et de l'habitat voisin différent selon le sexe de l'individu. Ainsi, pour chaque session d'échantillonnage et chaque réplicat d'habitat, cinq mâles et cinq femelles ont été choisis aléatoirement. S'il y a moins de cinq individus piégés, tous les individus ont été mesurés. La mesure de l'élytre gauche (L), qui est un bon indicateur de la longueur du corps (Juliano, 1986) est effectuée à la loupe binoculaire (Zeiss Stemi ® 2000-C, grossissement x6.5) et à l'aide du logiciel AxioVision ® version 4.8 (précision ± 0.05 mm). Après avoir été séché pendant 48 heures dans une étuve à 50°C, chaque individu est pesé (poids W) avec une balance de précision de 0.01 mg (Mettler Toledo ® XS204). Le poids sec des individus est plus adéquat pour la mesure du statut nutritionnel des carabes d'autant plus que ceux-ci étaient stockés dans de l'alcool (Barone & Frank, 2003). Ensuite, pour chaque espèce et sexe, un graphique indiquant le poids en fonction de la taille est effectué afin de déterminer les constantes a et b de la courbe de régression de type puissance ($W = aL^b$). Enfin, avec la constante b déterminée, le CF de l'individu est calculé avec la formule suivante : $CF_i = W_i / (L_i)^b$. Par la suite, les CF des mâles et des femelles seront appelés respectivement CF_M et CF_F .

6.2. Utilisation de l'interface au cours du temps et proportion de carabes sortant de la culture

La baisse de la qualité d'habitat perçue par les carabes au sein de la culture peut avoir pour conséquence un changement d'habitat et donc une utilisation plus importante de l'interface voire une sortie potentielle de la culture.

Dans le chapitre VI, le calcul d'un ratio de l'utilisation relative de l'interface par rapport à la parcelle cultivée (appelé IUR pour *Interface Use Ratio*) à chaque session d'échantillonnage et chaque espèce (sexes confondus) via la formule suivante :

$$IUR = \frac{(N_{int} - N_{culture})}{(N_{int} + N_{culture})}$$

avec N_{int} et $N_{culture}$ étant le nombre total de carabes échantillonnés à l'interface et dans la culture respectivement (non divisé par le nombre de pots barber).

Ce ratio donne des valeurs comprises entre -1 et +1, avec des valeurs proches de -1 indiquant une utilisation préférentielle des OSR et des valeurs proches de 1 indiquant une utilisation préférentielle de l'interface. Les valeurs proches de 0 ne montrent aucune différence.

La proportion de carabes quittant la parcelle cultivée (P_o) a été calculée pour chaque paire d'habitat, chaque session d'échantillonnage et chaque espèce (sexe confondu) en prenant en compte à la fois les pièges barbers simples au sein de l'interface et les pièges directionnels. Ces derniers, dus à la pose des plaques plexiglass, peuvent capturer des carabes en plus grand nombre (plus grande efficacité de piégeage). Nous avons calculé un coefficient d'efficacité comme le ratio entre la moyenne d'individus piégés par pots dans les pièges directionnels (dans les deux sens) et la moyenne du nombre d'individus piégés dans les pièges barbers à l'interface. En moyenne, les pièges directionnels capturent en moyenne trois fois plus de carabes que dans les pièges barbers classiques, mais ce ratio d'efficacité diffère selon l'espèce et dans le temps. En prenant en compte cette variable d'efficacité des pièges directionnels, le calcul de la proportion de carabes quittant le colza s'effectue avec la formule suivante :

$$P_o = \frac{(F_o)}{(F_o + AD_{culture})}$$

F_o représente le nombre moyen de carabes par pots dans les pièges directionnels (sens quittant la culture) divisé par la variable d'efficacité, et $AD_{culture}$ l'activité densité moyenne par pot au sein des cultures (ici colza d'hiver) pour chaque espèce et chaque date d'échantillonnage.

Chapitre IV - Distribution spatio-temporelle des communautés de carabes dans les paires d'habitats

1. Introduction

Dans les écosystèmes agricoles, certaines études montrent que l'habitat local (utilisation des terres ou « land-use ») joue un rôle important dans la composition d'espèces et leur abondances au sein de la culture (Aviron et al., 2005 ; Weibull & Östman, 2003 ; Eyre et al., 2013 ; Labruyere et al., 2016a (voir Chapitre II)). La présence et l'abondance de carabes au sein d'un habitat peuvent être reliées aux conditions abiotiques qui règnent dans celui-ci, (tels que la température ou l'humidité) ou encore à son intensité de gestion, mais aussi à l'abondance de proies (Jeanneret et al., 2003 ; Weibull & Östman, 2003 ; Holland & Luff, 2000). Différentes études suggèrent l'existence d'associations très fortes entre certaines espèces et un type de culture (Holland et al., 2005), comme *Amara similata*, qui serait plus abondante dans le colza d'hiver (Eyre et al., 2013, Labruyere et al., 2016a (voir Chapitre II)), alors que d'autres espèces dites généralistes sont répandues dans plusieurs types de cultures voire types d'habitat au sein de la mosaïque hétérogène. Ces éléments suggèrent que la composition de carabes dans une mosaïque agricole devrait varier spatialement en fonction de la distribution des habitats et de leur qualité.

Au cours de la période d'activité des carabes (mars à octobre), la composition des communautés se modifie naturellement du fait des différences de pic d'activité des espèces qui est relié à leur cycle de reproduction (Kromp, 1999). Cependant, le caractère très dynamique des habitats cultivés (voir Chapitre I d'introduction générale) pourrait amener à des variations supplémentaires. En effet, une même espèce végétale ne va pas fournir les mêmes ressources au cours de ses différents stades de croissance (ex. floraison, fructification), la disponibilité en proies au sein de la culture peut ainsi varier au cours du temps ; et de plus, la croissance de la culture et la récolte modifient les conditions locales notamment le couvert de végétation et le microclimat. Ainsi, l'hypothèse de variations de composition de communautés sur un pas de temps infra-annuel peut être suggérée. Ces compositions de communautés peuvent être tout d'abord spécifiques au type d'habitat, puis des différences entre ces compositions peuvent être liées aux interventions agricoles dans une parcelle cultivée. Aussi, on peut s'attendre à ce qu'après récolte, les parcelles sans couvert végétal pourraient possiblement être perçues de façon identique par les auxiliaires, et par conséquent, les compositions des communautés de carabes au sein de ces parcelles (colza et céréales d'hiver) seraient plus similaires.

Enfin, la structure des communautés peut être impactée à certaines périodes par la nature de l'habitat directement adjacent. Certaines espèces utilisent différents habitats durant leur cycle de vie. Les habitats non cultivés (ou habitat semi-naturels) peuvent avoir différents rôles : habitat, abri, refuges temporaires (Dennis & Fry, 1992) et/ou lieu d'hivernation (Pffiffer & Luka, 2000). Ces éléments particuliers au voisinage proche des cultures peuvent ainsi favoriser la présence et l'abondance de certaines espèces de carabes au sein des cultures car ils peuvent constituer une source à partir de laquelle les individus se redistribuent au cours de l'année par des processus de complémentation d'habitats ou spillover (Tcharntke et al., 2005 ; Aviron et al., 2005 ; Rand et al., 2006, voir chapitre I d'introduction générale).

L'interface entre les deux habitats adjacents, ici définie comme une délimitation nette (ou ligne de séparation) entre ces habitats, est le lieu où l'on devrait détecter des flux d'individus liés à des processus de complémentation/supplémentation entre ces différents éléments du paysage. L'étude de la structure des communautés des interfaces pendant la période d'activité des carabes pourrait ainsi permettre de détecter si des flux importants ont lieu et à quelle période ils ont lieu.

Dans ce chapitre, nous utilisons le dispositif d'échantillonnage dans des combinaisons de paires d'habitats de type culture/culture et culture/habitat semi-naturel pendant une durée de 6 mois (chapitre III) pour décrire la distribution spatio-temporelle des communautés des carabes et répondre à plusieurs questions :

- (i) Observe-t-on une même structure des communautés selon les types d'habitat ? L'abondance de carabes, la richesse spécifique ainsi que la diversité est-elle identique dans les trois habitats ? Quelles sont les espèces ayant des préférences d'habitat ?
- (ii) Comment sont répartis les groupes trophiques dans les paires d'habitats ?
- (iii) Quel est l'effet de la présence de la bordure pérenne sur la structure des communautés de carabes dans les cultures ?
- (iv) Comment les communautés de carabes sont-elles structurées au cours de l'année ? Observe-t-on des renouvellements d'espèces ? Observe-t-on les mêmes communautés dans les parcelles après récolte ?
- (v) Quelle est la structure des communautés au sein de l'interface entre deux habitats ? Est-elle similaire à l'un des deux habitats adjacents ou est-ce un mélange des deux habitats ? Comment cela se traduit-il en termes de fonctionnement des carabes au sein de la mosaïque hétérogène ?

Cette étude est effectuée en deux temps :

- une étude globale des communautés de carabes dans chaque habitat (colza, céréales, bordure pérenne) est effectuée sans prise en compte de l'aspect temporel. On s'attend ici à ce que les communautés de carabes diffèrent selon le type d'habitat et que la présence de la bordure pérenne peut influencer la structure des communautés de carabes au sein des cultures.
- Chaque communauté dans les paires d'habitats va être étudiée dans le temps suivant 4 périodes distinctes en relation avec l'activité des carabes et les travaux du sol effectués au sein des parcelles. Ceci va nous permettre d'étudier l'évolution des structures de communautés de carabes dans le temps au sein de chaque habitat et de l'interface.

2. Matériels et méthodes

2.1. Echantillonnage des carabes

Le dispositif expérimental est détaillé dans le chapitre III paragraphes 2 et 3.

Les carabes ont été échantillonnés dans des paires d'habitats Céréales/Colza, Colza/Bordure pérenne et Céréales/Bordure pérenne appelées respectivement Cereal/OSR, OSR/GFM et Cereal/GFM par la suite, chacun répliqué cinq fois.

Pour cette étude, nous avons utilisé les pièges barber avec à l'intérieur de chaque habitat, une ligne de cinq pièges (avec une distance 6 mètres entre eux) ainsi que les trois pièges au niveau des interfaces entre deux habitats (distancés d'environ 8 mètres). Ainsi, nous avons une image de la communauté des carabes présente dans les paires d'habitats avec 195 pièges.

Les carabes ont été échantillonnés du 27 mars 2014 au 23 septembre 2014. Les pièges ont été ouverts pendant sept jours consécutifs puis fermés les sept prochains jours, etc. sauf du 1^{er} au 22 juillet 2014, soit au total 15 sessions d'échantillonnage. Pendant la période de récolte, les pièges positionnés dans les cultures ont dû être enlevés mais ceux dans les interfaces et les bordures pérennes étaient fonctionnels. Pour chaque session d'échantillonnage, chaque réplikat et chaque espèce, nous avons estimé l'activité densité moyenne par pot (nombre d'individus capturés divisé par le nombre de pots) pour chaque habitat (nommée AD par la suite).

Le régime alimentaire de chaque espèce a été caractérisé par la bibliographie, (Toft & Blide, 2002 ; Toley & Brust, 2002 ; Purtauf et al., 2005a ; Brooks et al., 2008 ; Saska et al., 2008). Les clés de détermination ainsi que l'aide d'un expert nous a permis de combler les informations manquantes. L'ensemble des espèces capturées, ainsi que leur groupe trophique, sont répertoriés en Annexe 1.

2.2. Découpage de l'échelle temporelle en 4 périodes

Pour l'étude de l'évolution de la composition spécifique et de l'abondance des carabes dans le temps, nous avons choisi de décrire les communautés suivant quatre périodes, qui sont en lien avec le cycle de vie des carabes et les pratiques agricoles. L'échelle temporelle a été synchronisée selon la date de récolte (semaine 0) et nous avons défini les quatre périodes de la façon suivante (voir Chapitre III pour plus de précisions): la période 1 correspond au début de l'activité des espèces (espèces printanières) entre la semaine -15 et la semaine -9; la période 2 prend en compte les échantillonnages compris entre la semaine -8 et la récolte (semaine 0), ce qui correspond au pic d'activité densité des espèces printanières. La période 3 comprend les données entre la semaine +1 et la semaine +8 (entre le début juillet et la fin août principalement). Il s'agit ici de la période où le travail du sol est important avec le déchaumage, le labour, le décompactage et le passage de la herse rotative et c'est également la période d'activité des espèces automnales. La dernière période, la période 4, correspond aux échantillonnages effectués entre

les semaines +9 et +13 et qui peut être définie comme la fin d'activité des espèces printanières alors que les espèces automnales pourraient être encore en pleine période d'activité.

2.3. Analyses statistiques

Tout d'abord, l'effet de l'habitat a été testé sur l'AD totale (somme des AD de toutes les espèces présentes dans chaque réplicat, transformé en $\log(x+1)$), la richesse spécifique (nombre d'espèces capturés dans chaque réplicat) ainsi que la diversité (indice de Shannon) via des modèles linéaires (LM). De même, des LM ont été mis en place pour tester l'effet de la présence de la bordure pérenne au voisinage ainsi que son interaction avec le type de culture sur ces mêmes descripteurs (des analyses de variances préliminaires ont montré que l'effet réplicat est non significatif sur l'ensemble des variables à expliquer (AD, richesse spécifique et indice de Shannon)). Des tests de Tukey post hoc ont ensuite été effectués lorsque les effets étaient significatifs dans les modèles.

Afin de visualiser les différences de composition des communautés dans les différents habitats et habitats adjacents, des analyses en coordonnées principales ont été effectuées (PCoA ; Gower, 1966). Cette méthode a pour but de représenter graphiquement une matrice de dissimilarité entre les éléments, ici, les différents sites. Pour le calcul de cette matrice, les AD ont été transformées comme suggéré par Anderson et al. (2006) en $\log_b(x) + 1$ pour $x > 0$, où b est la base du logarithme (ici logarithme de base 2, qui est la valeur par défaut) et les zéros sont laissés sous forme de zéros. La distance utilisée ici est la distance de Bray Curtis (la plus couramment utilisée pour les données d'abondance) (Bray & Curtis, 1957).

Pour analyser les différences globales de communautés entre les différents habitats, la PCoA a été réalisée en agrégeant les données de chaque habitat et en prenant en compte son type d'habitat adjacent. Pour cela, la somme des AD de toutes les sessions d'échantillonnage de chaque espèce ainsi que les trois groupes trophiques (prédateurs, omnivores et granivores) dans chaque habitat de chaque dispositif ont été effectuées. Les barycentres de chaque habitat et habitat adjacent (notés suivant l'habitat local puis habitat adjacent : Cereal_OSR, Cereal_GFM, OSR_Cereal, OSR_GFM, GFM_Cereal, GFM_OSR) sont représentés. Les proportions (en pourcentage) des trois groupes trophiques pour chaque réplicat de chaque dispositif ont été calculées. Les effets du type de dispositif (parmi les six cités ci-dessus) sur ces proportions ont été testés via des modèles linéaires mixtes avec comme effet fixe le type de paire d'habitat en interaction avec le groupe trophique et comme effet aléatoire le site d'échantillonnage (paire d'habitat).

Pour l'étude temporelle des variations de communautés, pour chaque paire d'habitat, les données ont été agrégées par période et par habitat et leur interface en faisant la somme des AD de chaque espèce pour chaque habitat et de son interface à chaque période. Les barycentres de chaque habitat et sa période considérée sont représentés et reliés entre eux pour chaque habitat pour étudier l'évolution des communautés de carabes de chaque habitat au cours des quatre périodes.

La similarité des communautés intra et inter groupes de sites a été testée avec des tests non paramétriques de type PERMANOVA (Anderson, 2001). Pour la première partie de l'étude, les effets de l'habitat et de l'habitat voisin ont été testés et par la suite, pour chaque dispositif (paire d'habitat) l'effet de la période, de l'habitat (les deux habitats adjacents et l'interface) ainsi que leur interaction sera étudié. Pour chacun des tests, le nombre de permutations est fixé à 999.

Les analyses ont été faites avec le logiciel R version 3.2.3 (R Development Core Team, 2013). Les PCoA ont été effectués avec la fonction *capscale* du package *vegan* et les PERMANOVA ont été tournés avec la fonction *adonis* de ce même package (Oksanen, 2001). Les modèles linéaires mixtes ont été effectués avec la fonction *lme* package *nlme* (Pinheiro et al., 2011) et les tests de Tukey post-hoc avec la fonction *lsmeans* du package *lsmeans* (Lenth, 2016).

3. Résultats

3.1. Etude globale de la structure des communautés des carabes au sein des paires d'habitats

Durant les six mois d'échantillonnage, 29225 individus ont été capturés appartenant à 86 espèces différentes. 33 des 86 espèces (soit environ 38%) ont une activité densité moyenne par pot inférieure à 1. L'AD est statistiquement plus importante dans les parcelles de colza que dans les autres habitats avec un AD moyen de $5.34 \pm \text{SD } 0.81$ dans le colza, de $4.54 \pm \text{SD } 0.67$ dans les céréales et $4.19 \pm \text{SD } 0.41$ dans les bordures pérennes ($p\text{-value} = 0.001$, Figure 4.1A). Néanmoins, plus d'espèces sont présentes dans les bordures pérennes (moyenne $\pm \text{SD} = 26.80 \pm 3.36$ espèces) que dans les céréales (21.00 ± 4.57 espèces), la richesse spécifique dans les parcelles de colza est intermédiaire avec en moyenne 24.80 ± 5.47 espèces ($p\text{-value} = 0.03$, Figure 4.1B). La diversité totale (indice de Shannon) est plus importante dans les bordures pérennes que dans les cultures (Figure 4.1C). La présence de la bordure pérenne n'a d'effet ni sur les AD, ni sur la richesse spécifique, ni sur l'indice de diversité dans les deux types de cultures qui les bordent ($p\text{-values} = 0.48$ et 0.31 respectivement, Figures 4.1D à 4.1F).

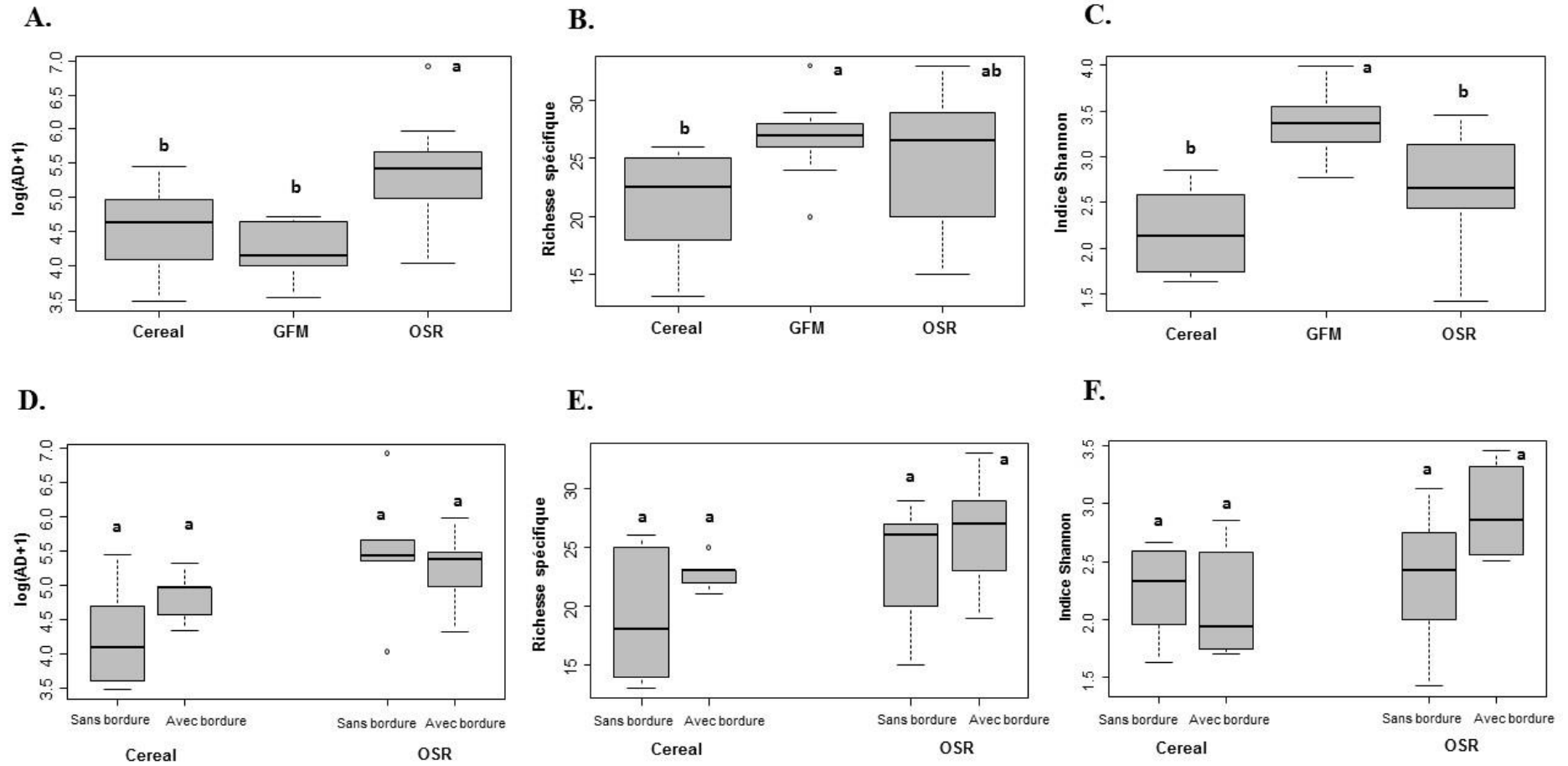


Figure 4.1 - Effet de l'habitat sur l'activité densité (A), la richesse spécifique (B) et la diversité de Shannon (C) et effet de l'interaction entre le type de culture et de la présence de la bordure pérenne sur l'activité densité (D), la richesse spécifique (E) et la diversité de Shannon (F). Les lettres donnent les résultats des tests de Tukey post hoc.

Les trois premiers axes de l'analyse des coordonnées principales (PCoA) expliquent 52% de la variation totale dont 37% pour les deux premiers axes (Figure 4.2 et Annexe 2). Le premier axe distingue les deux types de cultures, avec les paires d'habitats contenant les parcelles de céréales d'un côté, et celles contenant le colza de l'autre alors que l'axe 2 distingue les cultures et l'habitat semi-naturel. Les résultats de la PERMANOVA montrent qu'il existe un effet de l'habitat (p -value < 0.001) mais pas d'effet de la présence de la bordure pérenne sur la structure des communautés de carabes au sein des cultures (p -value = 0.12). Ceci confirme ce que l'on peut noter sur le plan des axes 1 et 2 de la PCoA avec une séparation des communautés de carabes suivant les habitats mais peu d'effet du type d'habitat adjacent. Néanmoins, la structure des communautés au sein de l'habitat GFM semble être influencée par le type de culture adjacent avec une différenciation le long de l'axe 1 (Figure 4.2).

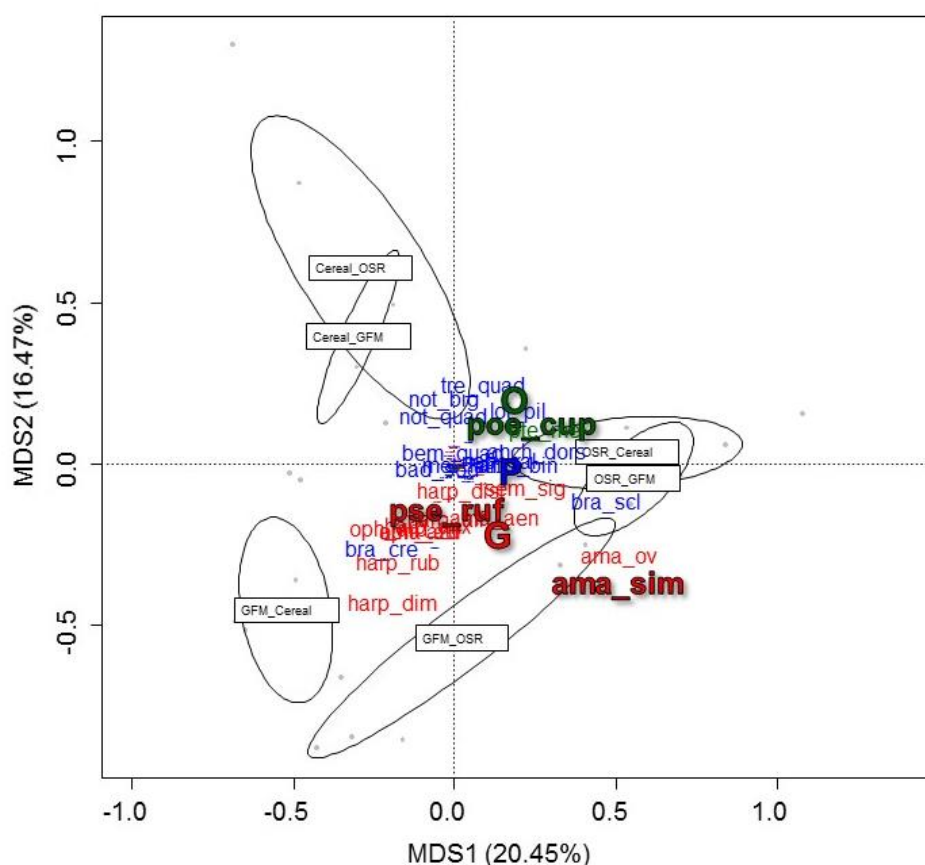


Figure 4.2 - Plan des axes 1 et 2 de l'analyse des coordonnées principales (PCoA) sans prise en compte de l'échelle temporelle pour décrire les communautés de carabes suivant l'habitat et l'habitat adjacent. Les espèces représentées sont les 25 espèces les plus abondantes avec un focus sur *Poecilus cupreus* (poe_cup), *Amara similata* (ama_sim) et *Pseudoophonus rufipes* (pse_ruf). Les couleurs représentent les groupes trophiques auxquelles ils appartiennent : bleu pour les prédateurs, vert pour les omnivores et rouge pour les granivores. Les barycentres des groupes trophiques sont également représentés : P=prédateurs, O=omnivores et G=granivores. Les points gris représentent chaque site.

La PCoA montre également que les omnivores sont plus proches des cultures alors que les granivores seraient plus abondants dans les bordures pérennes (Figure 4.2). Plus précisément, les groupes

trophiques sont distribués en proportions différentes suivant l'habitat et son voisin (p -value < 0.001, Figure 4.3). Les tests de Tukey post hoc montrent que les omnivores sont en plus grande abondance que les deux autres groupes trophiques dans les cultures de colza et de céréales quels que soient les habitats adjacents, alors que les granivores sont majoritaires dans les bordures pérennes.

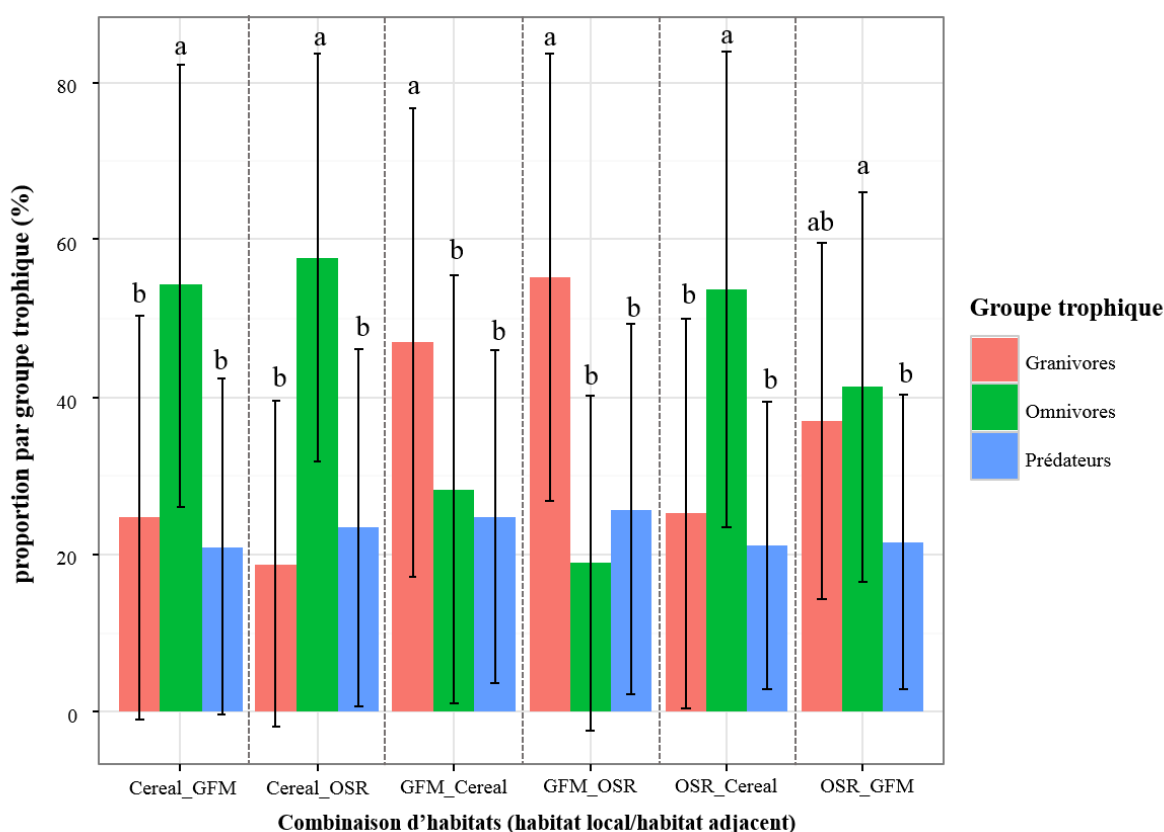


Figure 4.3 - Proportion (en %) de chaque groupe trophique (en moyenne \pm SD) suivant les combinaisons d'habitats. Les lettres représentent les différences significatives entre les proportions de groupes trophiques au sein de chaque paire d'habitat (Tests Tukey post hoc).

En effet, les omnivores *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius*, sont les espèces majoritairement capturées dans les cultures (Figures 4.4A, 4.4B, 4.4C). *P. cupreus* est une des espèces dominantes dans tous les types d'habitats, mais celle-ci reste plus abondante au sein des cultures, notamment dans les paires d'habitats de type OSR/Cereal (Figure 4.4A) où elle représente environ 62% des captures. *P. cupreus* est par contre moins dominant dans les bordures pérennes.

La plus forte abondance de carabes dans les parcelles de colza est due principalement à la forte abondance de carabes granivores appartenant au genre *Amara* tels que *Amara similata* et *Amara ovata* et ceci d'autant plus lorsque le colza est adjacent à une bordure pérenne (Figures 4.2 et 4.4A). On note une abondance importante des granivores dans les paires d'habitats OSR/GFM mais qui est néanmoins non significativement différente de la proportion d'omnivores (p -value=1, Figure 4.3).

On retrouve une plus grande proportion de granivores dans GFM comme certaines espèces du genre *Harpalus* telles que *Harpalus dimidiatus* (*harp_dim*), *Harpalus rubripes* (*harp_rub*) (Figure 4.2),

Harpalus luteicornis, *Harpalus anxius*, ou encore d'autres espèces telles que *Amara aulica*, *Amara aenea*, *Ophonus azureus*, *Ophonus ardosiacus* (Figure 4.4C). Comme détecté sur le premier axe de la PCoA, la culture adjacente impacte la composition des communautés dans la bordure pérenne. Ceci est notable pour les carabes granivores avec *A. aenea*, *A. similata*, *Amara convexior* qui sont plus abondantes dans la bordure pérenne des parcelles de colza alors que *Harpalus affinis*, *O. ardosiacus*, *H. luteicornis* sont plus abondants dans la bordure pérenne des parcelles de céréales d'hiver (Figure 4.4C). Les prédateurs carnivores quant à eux, malgré un nombre non négligeable d'espèces sont minoritaires et n'ont pas d'habitat préférentiel (Figures 4.2 et 4.3).

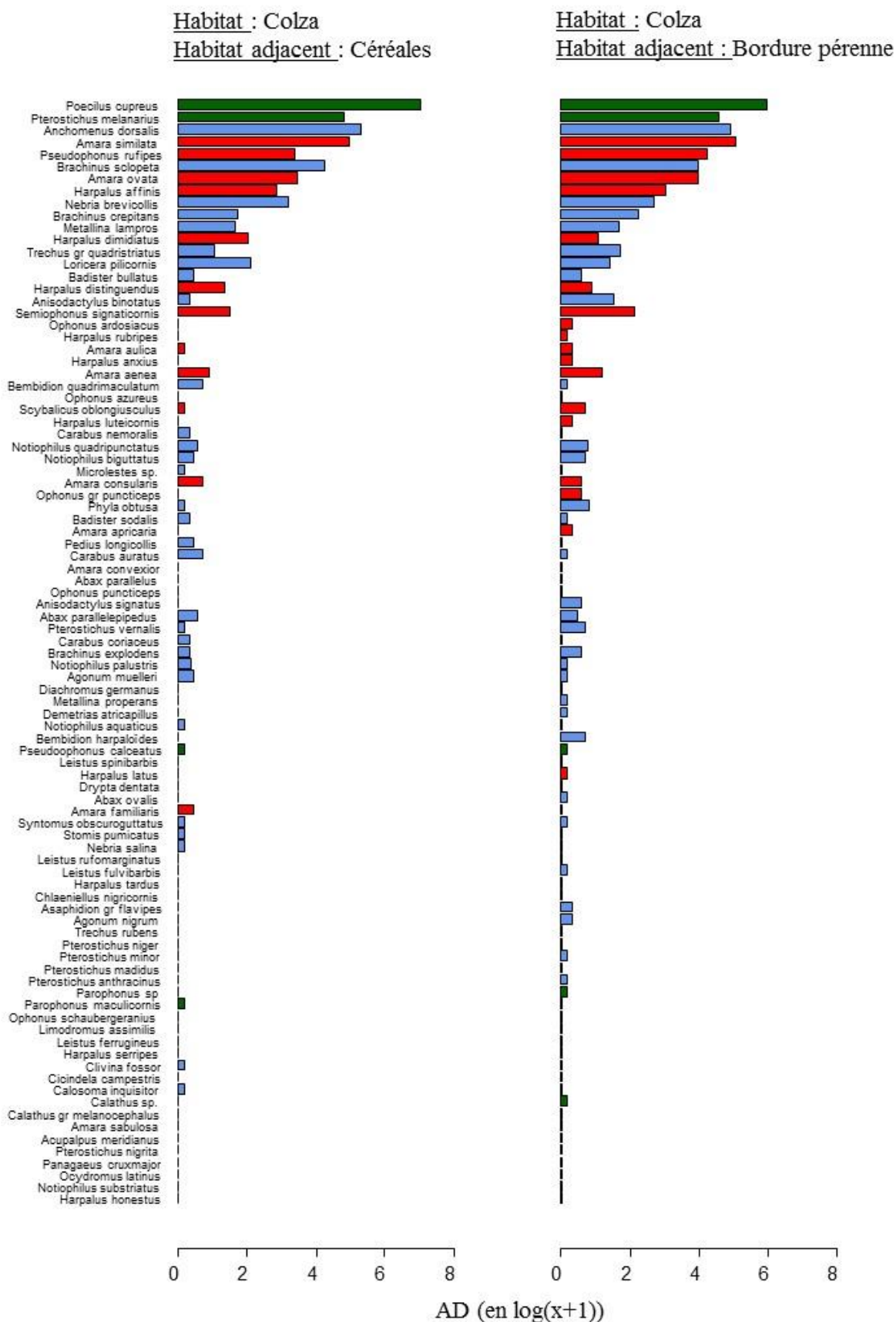


Figure 4.4A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans les parcelles de colza suivant le type d'habitat adjacent (Céréales ou bordure pérenne). Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

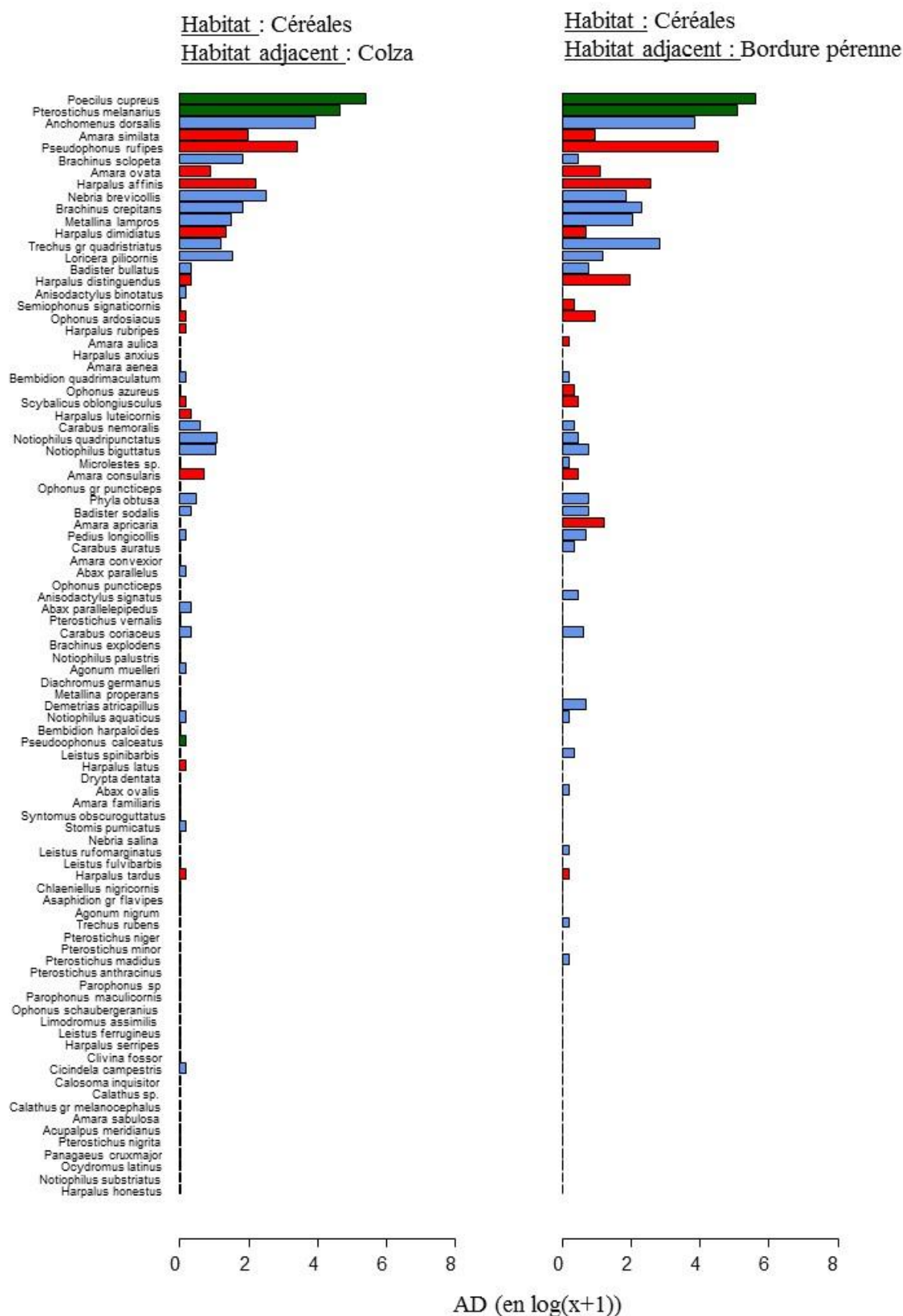


Figure 4.4B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans les parcelles de céréales suivant l'habitat adjacent (colza ou bordure pérenne.) Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

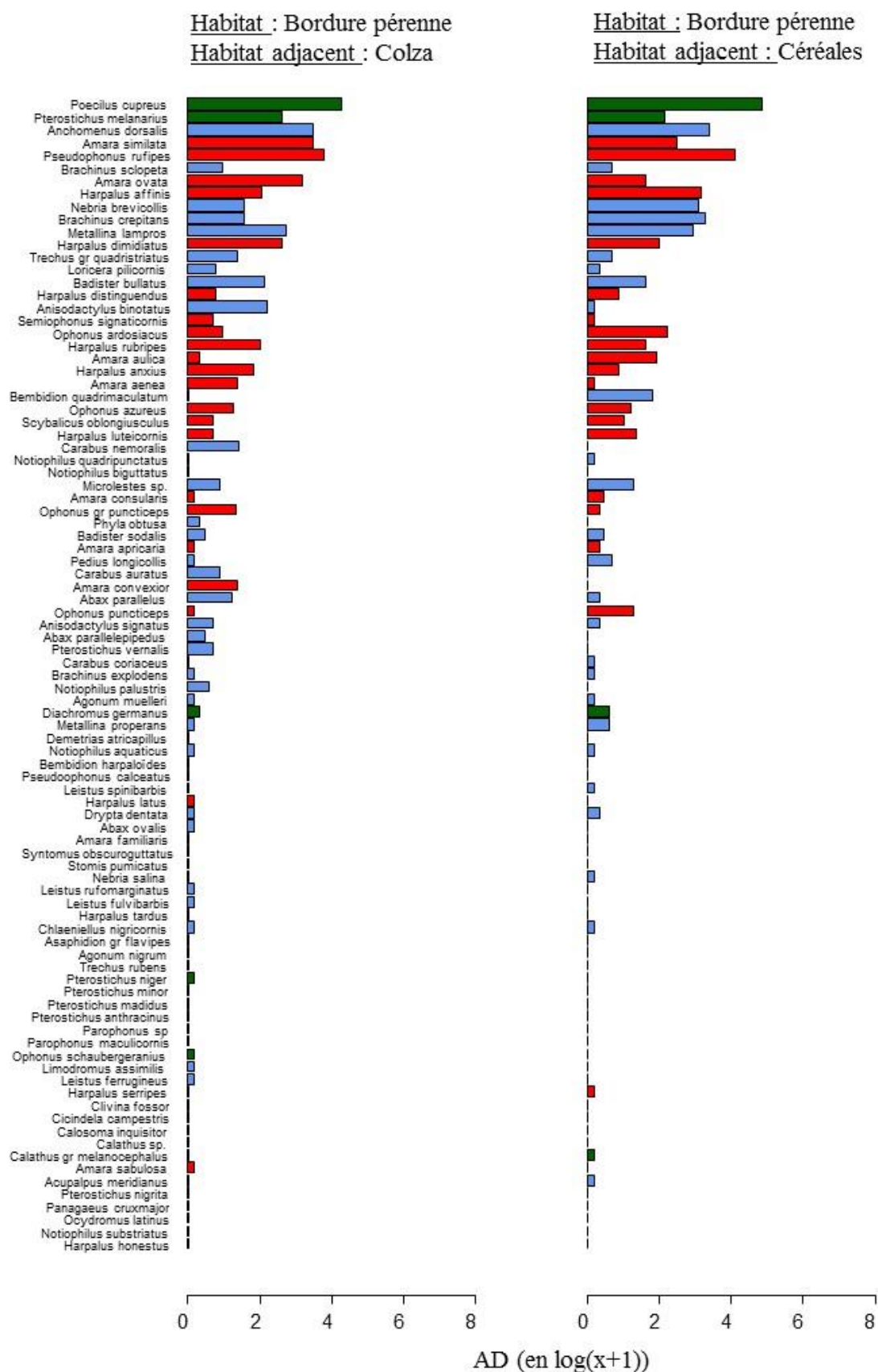


Figure 4.4C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans les bordures pérennes suivant le type de culture adjacente (Colza ou Céréales). Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

3.2. Evolution temporelle des communautés de carabes dans les différentes paires d'habitats

a. Dispositif Cereal/GFM

Les AD, richesse spécifique et indices de Shannon entre les habitats et l'interface présentent, pour chaque indicateur, une même dynamique. On observe une tendance à une augmentation de l'indice de Shannon entre les périodes 1 et 2, et une baisse de l'AD, richesse spécifique et diversité entre les périodes 3 et 4 (Annexe 3A). La structure de la communauté de carabes au sein des interfaces semble plus proche de celle dans les bordures pérennes (Figure 4.5A). La période et le type d'habitat ont chacun un effet sur la matrice de dissimilarité entre sites (PERMANOVA, p-value = 0.001 et p-value=0.003 pour les effets période et type d'habitat respectivement), mais leur interaction est non significative (p-value=0.60).

Dans les céréales, les espèces omnivores sont dominantes (Annexe 4A). Pendant les périodes 1 et 2, *P. cupreus* est l'espèce majoritaire dans tous les habitats et celle-ci est remplacée par *P. melanarius* pendant les périodes post-récolte, d'autant plus dans les cultures de céréales. Des individus *P. cupreus* sont toujours capturés post-récolte, mais en moindre quantité (Figures 4.6C et 4.6D). La proportion de granivores augmente après récolte dans les céréales mais aussi dans l'interface et les bordures pérennes (Annexe 4A). Le granivore *Pseudoophonus rufipes* est peu abondant avant récolte, mais l'est plus au niveau de l'interface et dans les bordures pérennes (Figures 4.6A et 4.6B), alors qu'après récolte, son abondance augmente notamment dans les parcelles de céréales récoltées. On note des abondances non négligeables des granivores *H. affinis*, *H. dimidiatus*, *H. luteicornis* et *A. aulica* ainsi que du prédateur *Brachinus crepitans* dans les interfaces et les bordures pérennes, surtout pendant la période 2 (Figure 4.6B), ce qui rend les communautés entre céréales et bordures pérennes plus distantes (Figure 4.5A). Durant la période 4, la richesse spécifique est moins importante que pendant les autres périodes (Annexe 3A), et les communautés des trois types d'habitats sont très proches (Figure 4.5A), avec une majorité de *P. cupreus*, *P. rufipes* et *P. melanarius* dans les cultures et interfaces. Néanmoins, on note une abondance non négligeable du granivore *A. similata*, *A. ovata* et *A. aulica* au sein de la bordure pérenne à cette époque de l'année (Figure 4.6D).

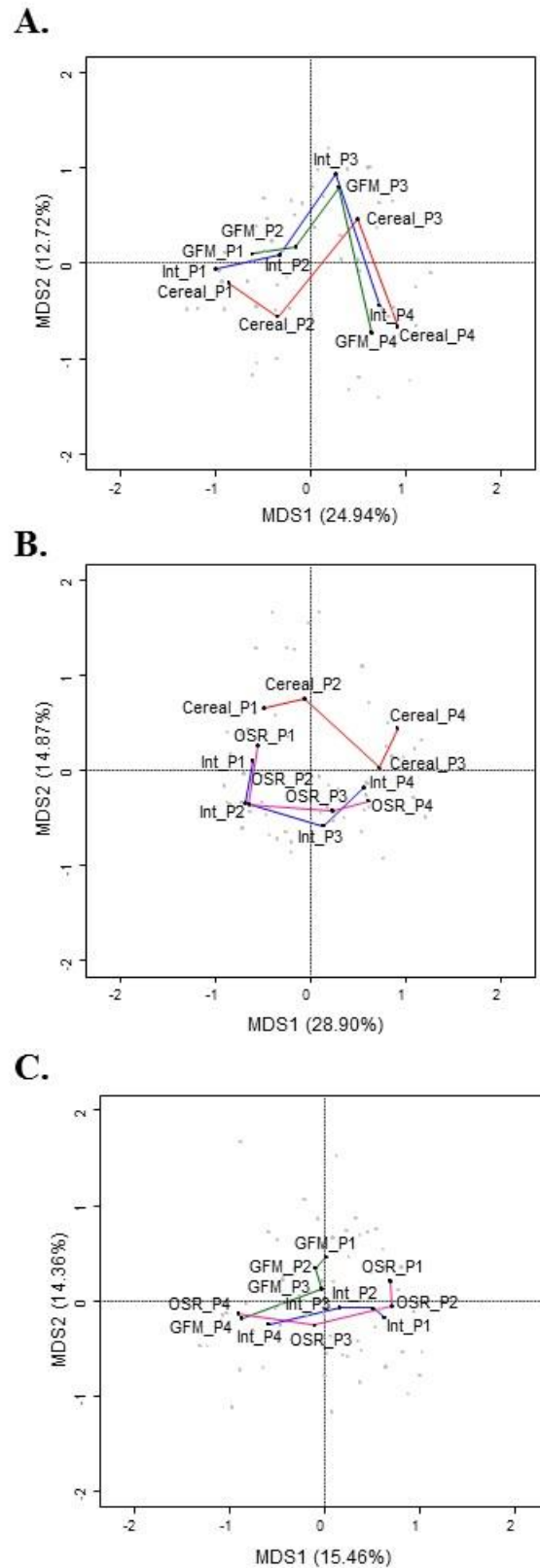


Figure 4.5 - Plan des axes 1 et 2 de l'analyse des coordonnées principales (PCoA) pour décrire les communautés de carabes suivant l'habitat et la période (P1 à P4) considérée pour chaque combinaison d'habitat : Cereal/GFM (A), Cereal/OSR (B) et OSR/GFM (C). Chaque segment de couleur représente l'évolution de chaque habitat dans le temps. Rouge=Céréales (Cereal), Rose = colza (OSR), Vert=bordure pérenne (GFM), Bleu=interface entre les deux habitats adjacents (int).

b. Dispositif Cereal/OSR

La richesse spécifique des habitats et leur interface évoluent peu entre les périodes, alors qu'on note une augmentation de l'indice de Shannon entre les périodes 1 et 2 et une tendance à la baisse pour les périodes 3 et 4 un peu plus importante pour le colza et l'interface. Quant à l'AD, une forte abondance de carabes a été observée à la période 2 dans le colza (Annexe 3B). Les parcelles de céréales sont dominées par les espèces omnivores durant toute l'année, alors que dans le colza, on observe une plus grande proportion d'omnivore aux périodes 1 et 4 alors que les proportions semblent être plus équilibrées entre les guildes trophiques durant les périodes 2 et 3 (Annexe 4B). A l'interface, la structure de la communauté et les proportions des différentes guildes trophiques évoluent de la même façon que dans le colza (Figure 4.5B, Annexe 4B). La période et le type d'habitat ont chacun un effet sur la matrice de dissimilarité entre sites (PERMANOVA, p-values = 0.001 pour ces deux facteurs), mais leur interaction est non significative (p-value=0.99).

Pendant la période 1, on observe la dominance de *P. cupreus*, et ceci dans les deux cultures et au niveau de l'interface (Figure 4.7A). C'est à partir de la période 2 que les structures de communautés se distinguent (Figure 4.5B). En effet, les cultures de céréales sont dominées par l'omnivore *P. cupreus* avec une abondance non négligeable de *P. melanarius*, alors que dans les cultures de colza et à l'interface, de nombreuses espèces granivores apparaissent en grand nombre tels que *A. similata*, *A. ovata*, *H. affinis*, *H. dimidiatus*, *H. distinguendus*, *Semiophonus signaticornis* (Figure 4.7B). Après récolte, *P. cupreus* est remplacée par *P. melanarius*, même si *P. cupreus* reste active dans les deux habitats. *P. rufipes* est davantage abondante au sein de communautés des cultures ainsi qu'au niveau de l'interface. *A. similata*, *A. ovata* et *H. affinis* dans le colza et l'interface sont toujours abondantes même après récolte, même si *P. rufipes* est de plus en plus abondant (Figures 4.7C et 4.7D).

c. Dispositif OSR/GFM

L'AD est importante dans les parcelles de colza, notamment pendant la période juste avant récolte (période 2), par contre la richesse spécifique au sein de ce type de culture semble diminuer durant l'année, alors que celle-ci semble augmenter dans les bordures pérennes et dans les interfaces entre les périodes 2 et 3) et tend à diminuer entre les deux dernières périodes (Annexe 3C). Concernant l'indice de diversité de Shannon, elle tend à augmenter entre les périodes 1 et 2 puis reste stable ensuite, pour les habitats adjacents alors qu'on observe un pic en période 3 pour l'interface (Annexe 3C).

La période et le type d'habitat ont chacun un effet sur la matrice de dissimilarité entre sites (PERMANOVA, p-values = 0.001 pour ces deux facteurs), mais leur interaction est non significative (p-value=0.62). La PCoA montre des structures de communautés entre le colza, la bordure pérenne et l'interface assez proches. La structure de la communauté au sein de l'interface est plus proche du colza pendant la période avant récolte puis après récolte, les communautés dans les habitats et leur interface sont plus proches entre elles (Figure 4.5C).

Pendant les périodes avant récolte, on observe une proportion plutôt équilibrée entre les granivores et les omnivores dans le colza ainsi qu'au niveau de l'interface alors que les granivores semblent plus abondants dans les bordures pérennes pendant la période 2 (Annexe 4C). En effet, dans le colza et l'interface, on observe une dominance de *P. cupreus*, *A. similata*, *A. ovata*, *B. sclopeta*, *Anchomenus dorsalis*, alors que ces espèces sont abondantes mais moins dominantes dans la bordure pérenne. Dans l'habitat semi-naturel, on observe des espèces granivores telles que *H. dimidiatus*, *H. anxius*, *A. convexior* en abondance plus importante que dans le colza (Figures 4.8A et 4.8B). Après récolte, dans le colza, il y a moins d'espèces présentes mais ces espèces sont en forte abondance (*P. cupreus*, *A. similata*, *P. rufipes*, *P. melanarius*, *A. ovata*) alors qu'au niveau de l'interface et dans les bordures pérennes, plus d'espèces sont actives, notamment des espèces granivores qui sont en plus grande quantité au sein des communautés (Annexe 4C) : *H. anxius*, *H. affinis*, *H. dimidiatus*, *H. rubripes*, *O. azureus*, *O. ardiusacus* ou *A. convexior* (Figures 4.8C et 4.8D).

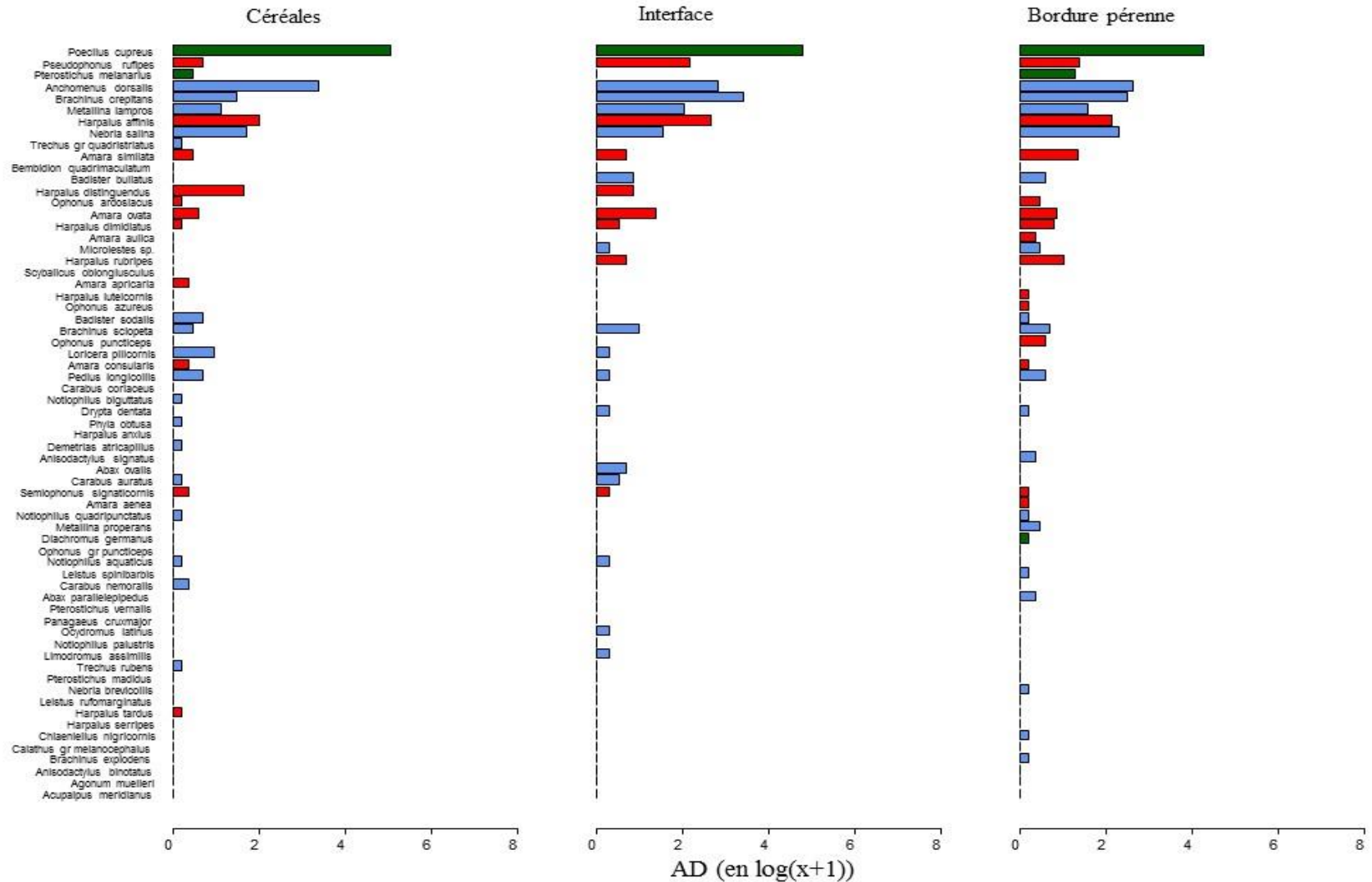


Figure 4.6A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 1. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

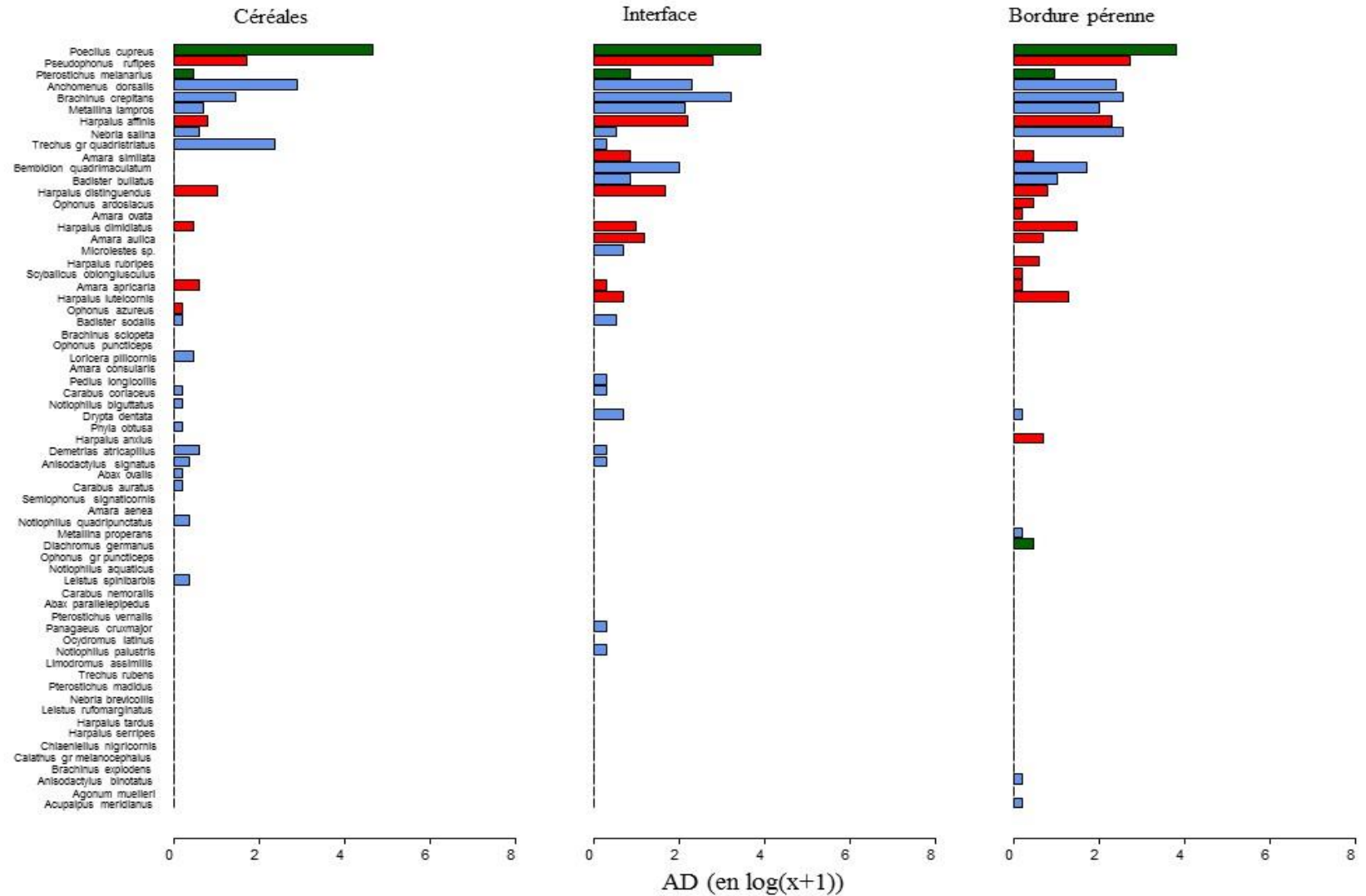


Figure 4.6B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 2. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

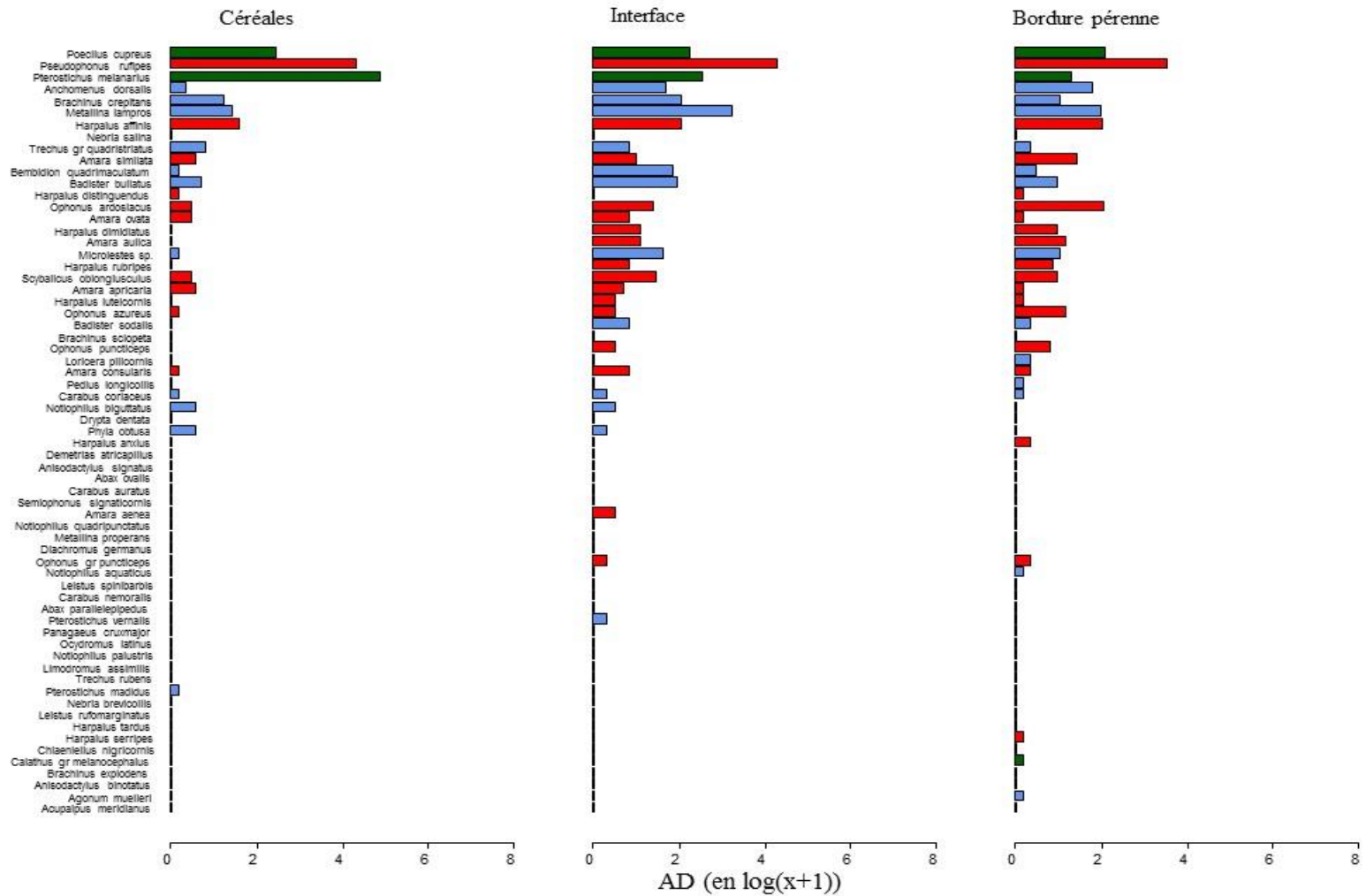


Figure 4.6C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 3. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

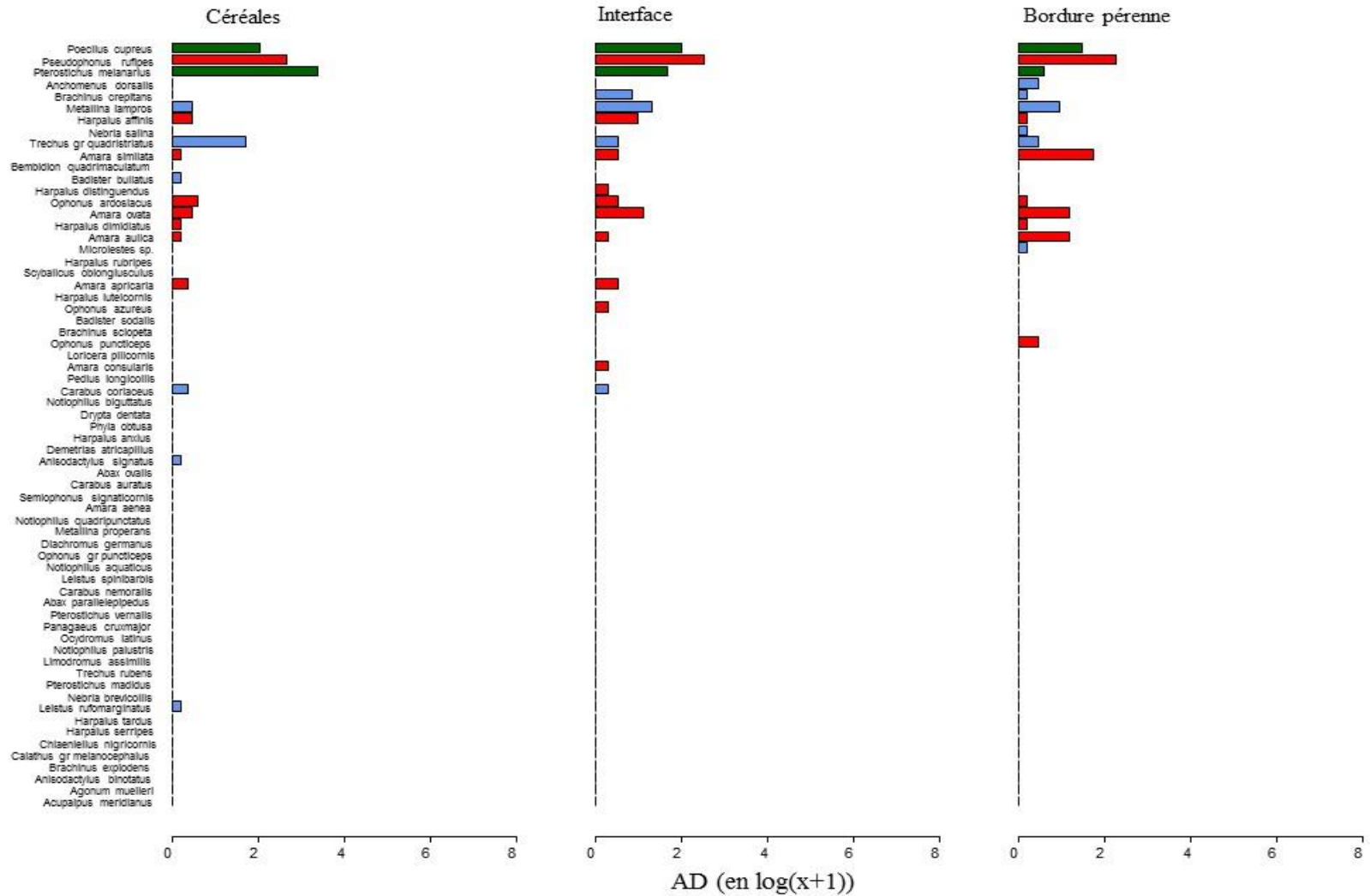


Figure 4.6D - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/GFM pour chaque habitat (Céréales, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 4. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

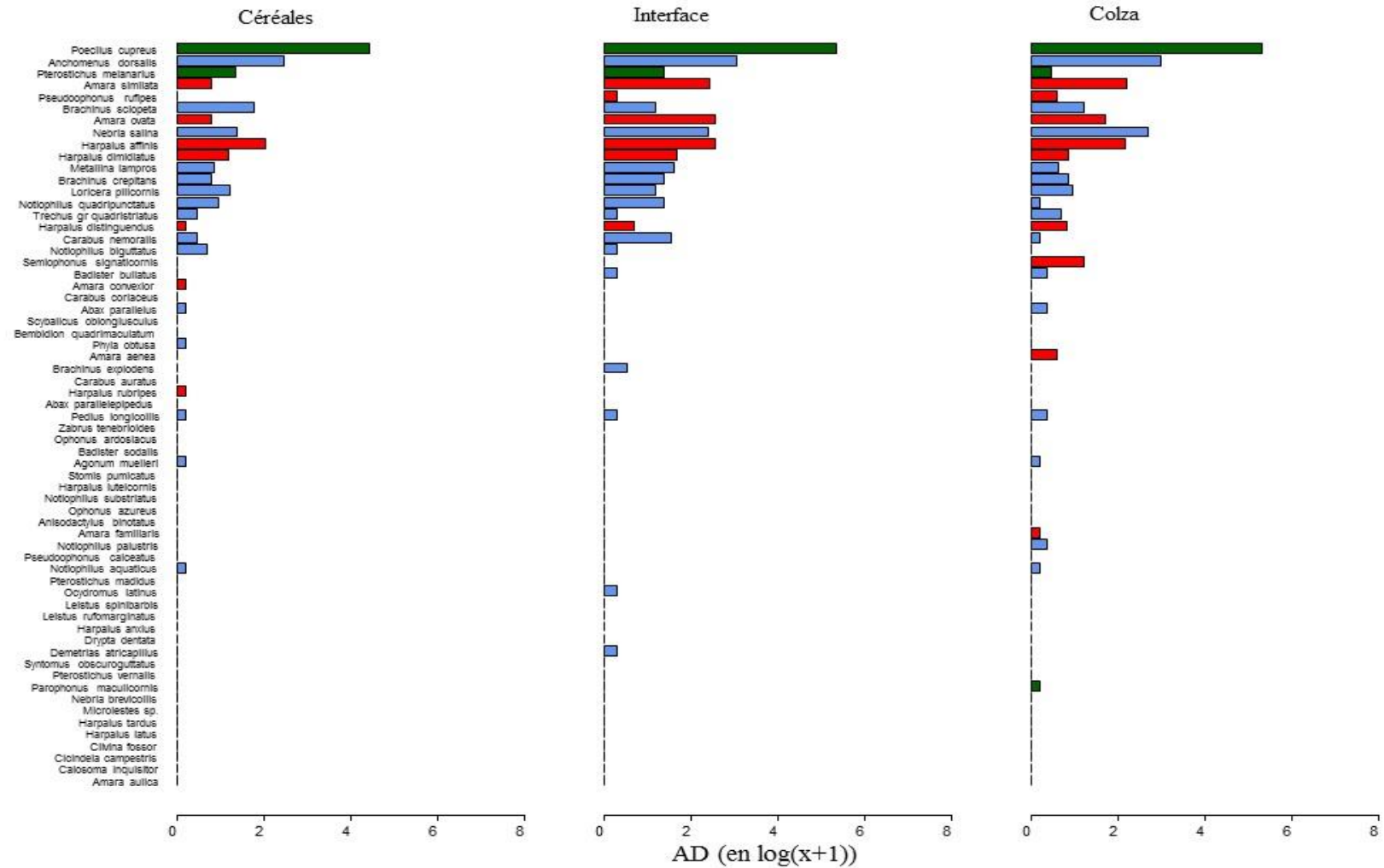


Figure 4.7A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la période 1. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

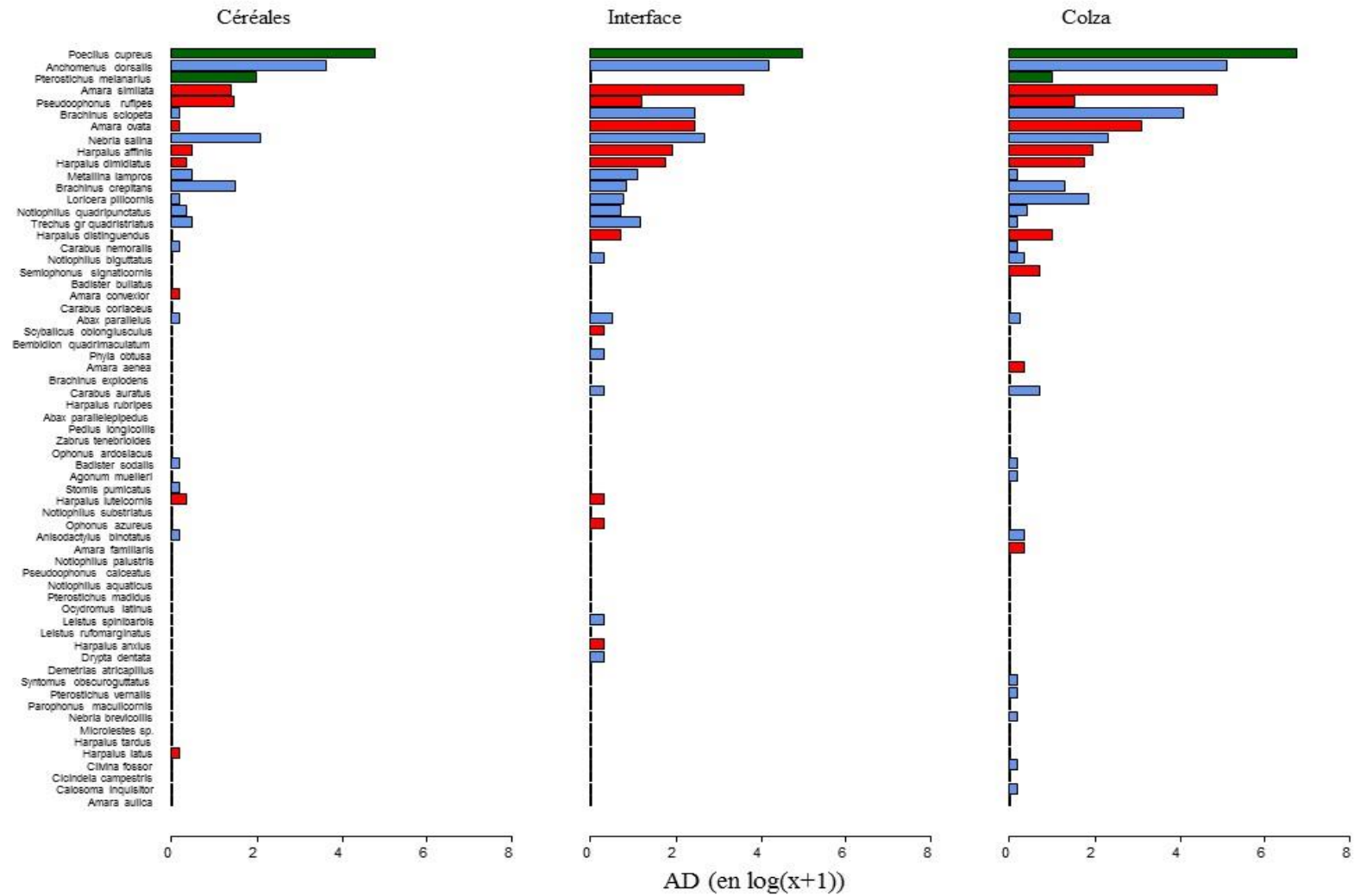


Figure 4.7B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la période 2. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

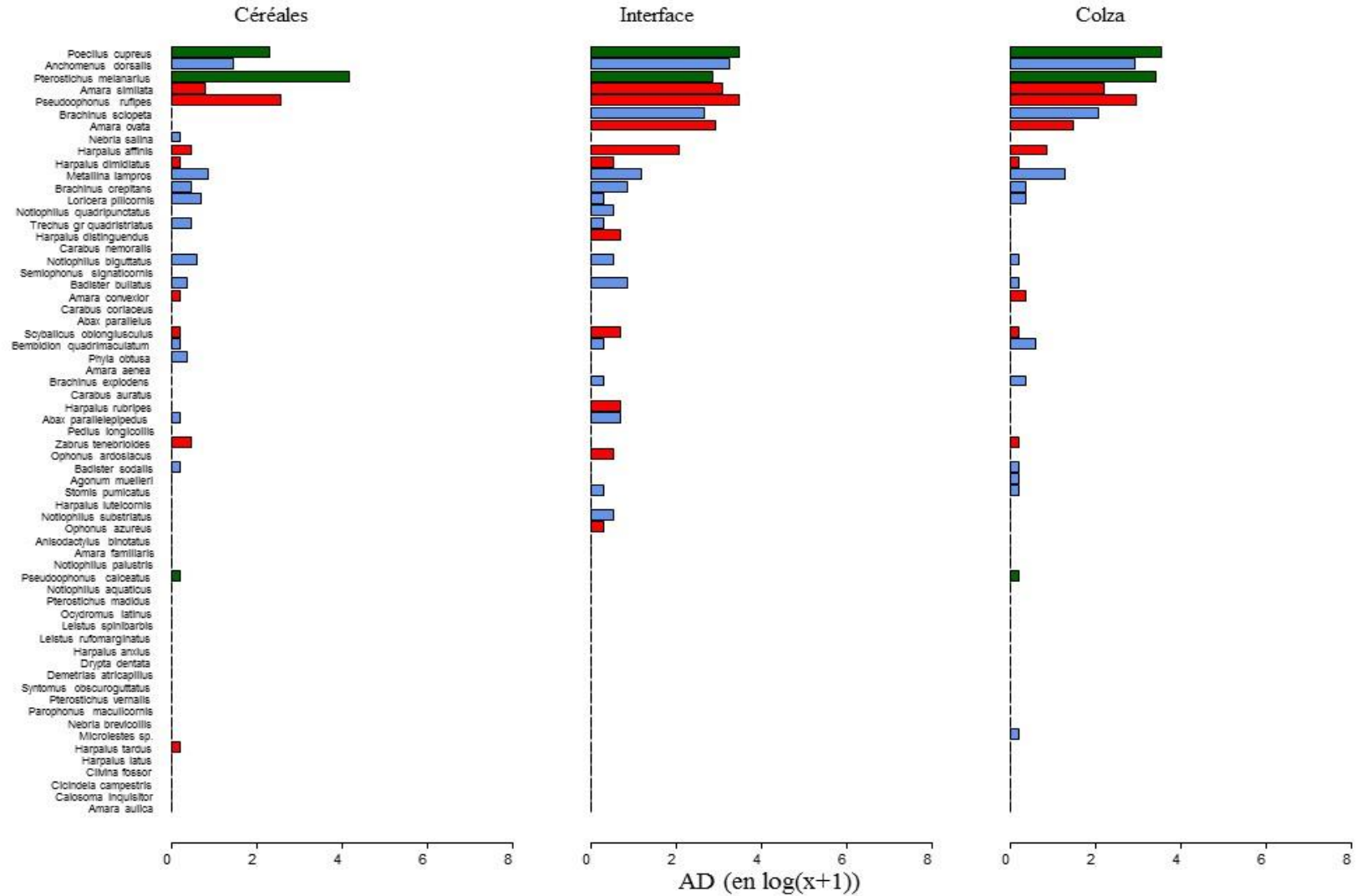


Figure 4.7C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la période 3. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

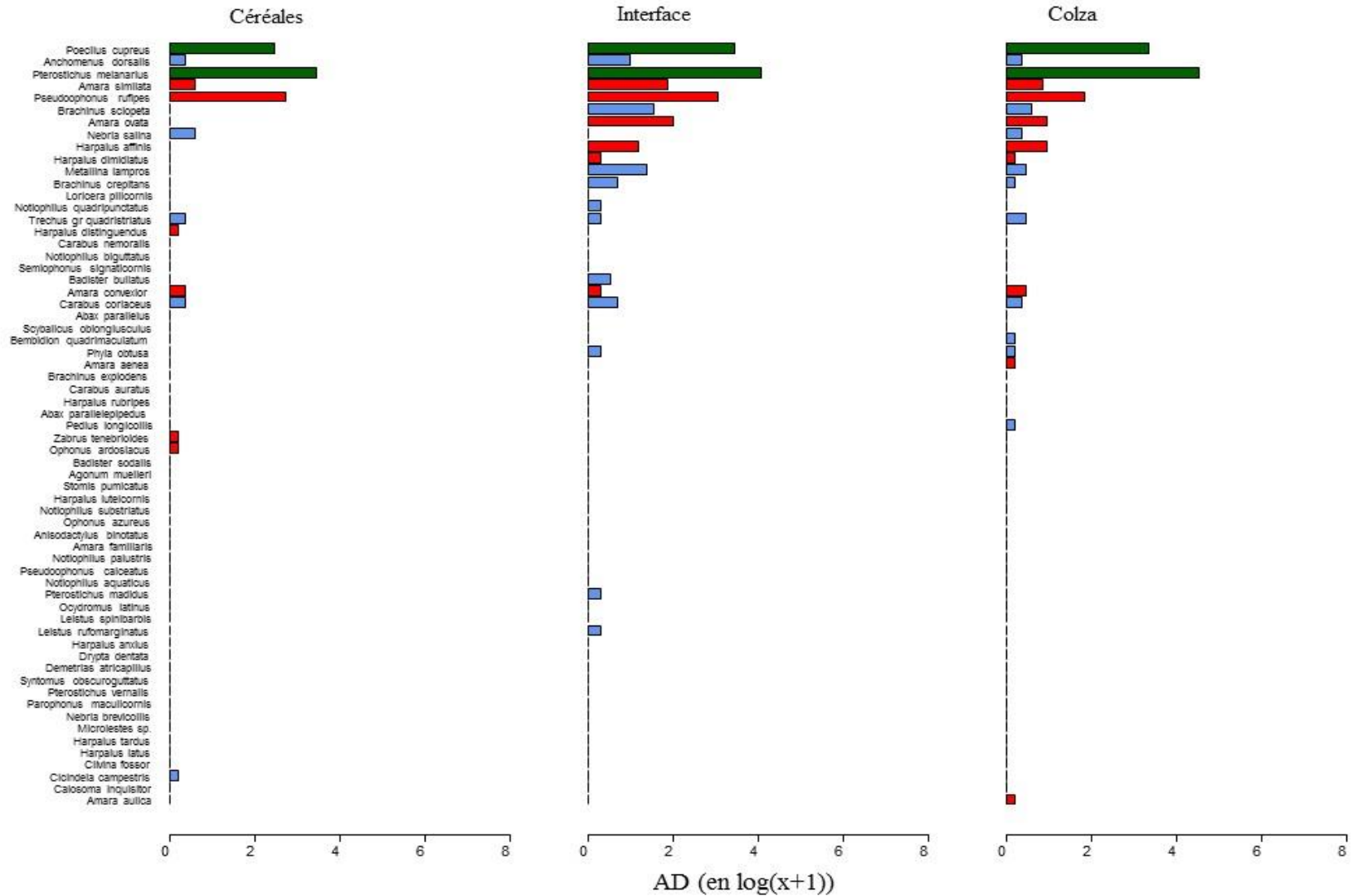


Figure 4.7D - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif Cereal/OSR pour chaque habitat (Céréales, Colza et à l'interface) pendant la période 4. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

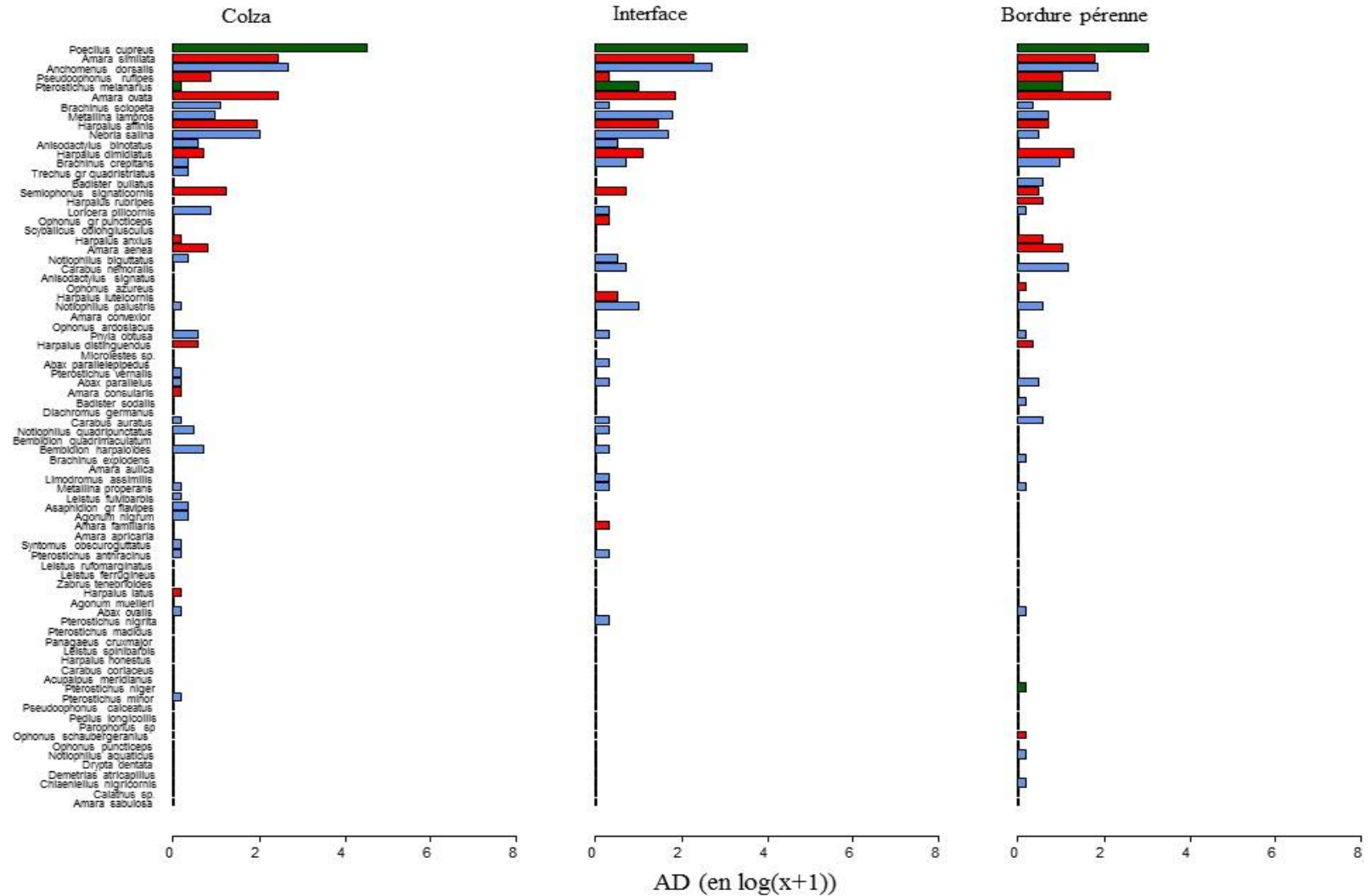


Figure 4.8A - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 1. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

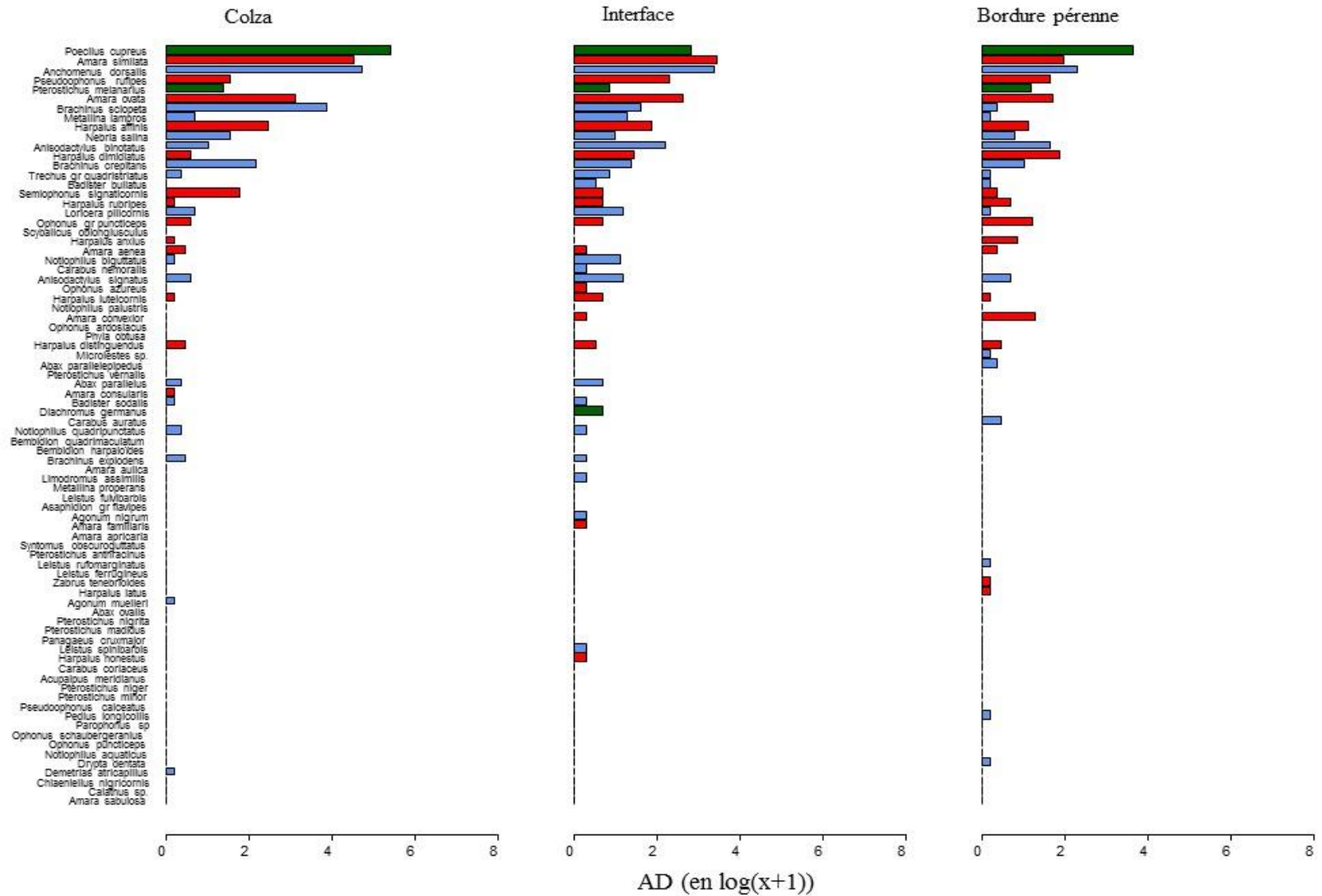


Figure 4.8B - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 2. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

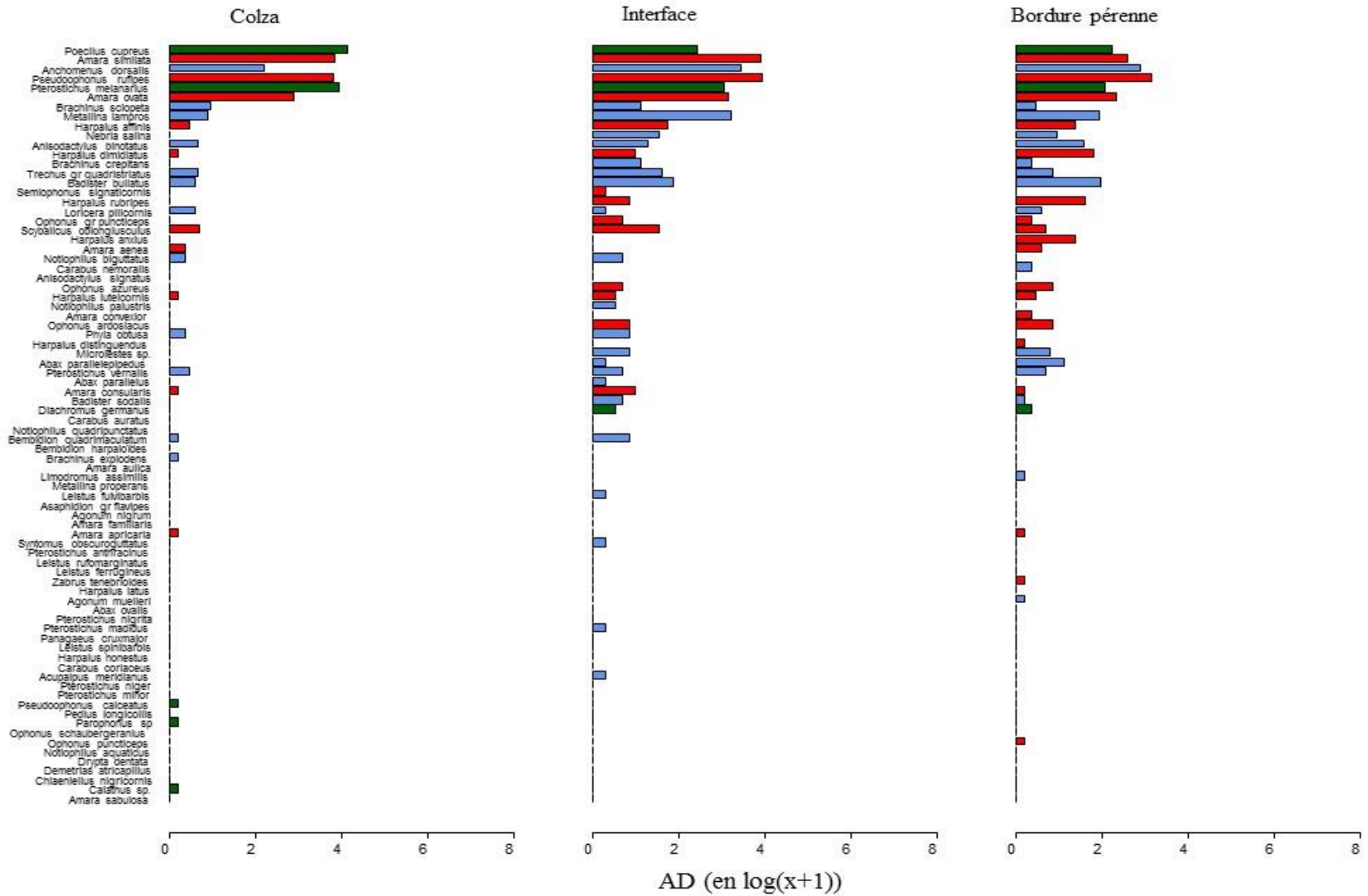


Figure 4.8C - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 3. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

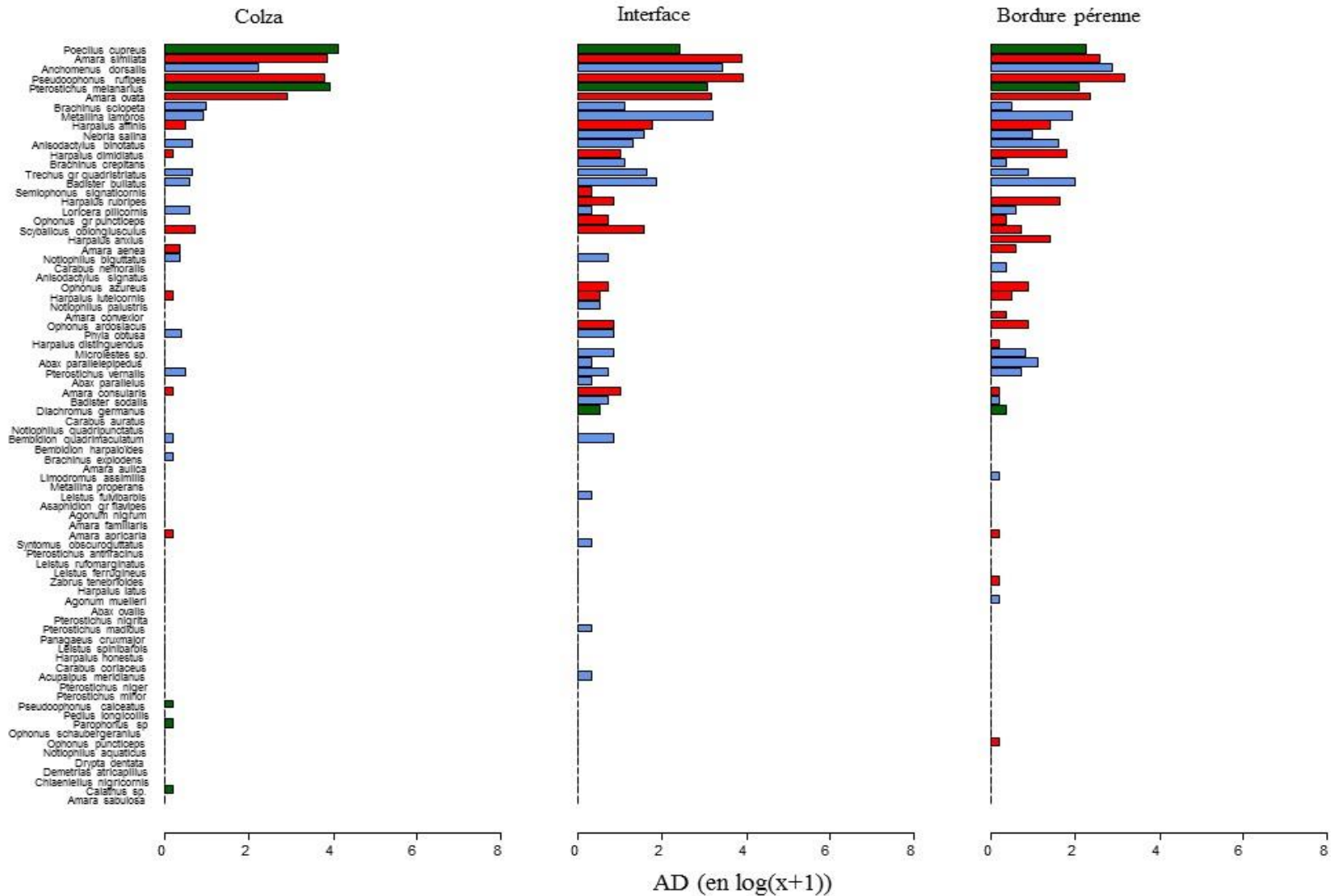


Figure 4.8D - Diagramme d'abondance des espèces de carabes dans le dispositif OSR/GFM pour chaque habitat (Colza, bordure pérenne et à l'interface) pendant la période 4. Les couleurs représentent les groupes trophiques auquel chaque espèce appartient. Bleu = prédateur, Vert = omnivore et Rouge = granivore

4. Discussion

Nos échantillonnages montrent que les espèces omnivores et granivores dominantes au sein des paires d'habitats sont *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*, *Pseudoophonus rufipes*, *Amara similata*. Néanmoins les résultats nous ont également permis de constater l'hétérogénéité de la structure spatio-temporelle des communautés entre les paires d'habitats et au sein de celles-ci, au cours du temps.

a. La structure des communautés diffère selon les types d'habitat local

Des études ont montré que la distribution spatiale et temporelle des carabes au sein de la mosaïque est hétérogène (Holland et al., 2005). Ici, nous avons pu constater qu'entre les types d'habitat (colza, céréales et bordure pérenne), nous avons une diversité d'espèces (via l'indice de Shannon) ainsi qu'une richesse spécifique plus importante au sein des bordures pérennes. Plus précisément, nous avons pu observer qu'au sein de ces habitats semi-naturels, les espèces granivores sont en proportion plus importante. La composition des communautés au sein de cet habitat semi-naturel est différente de celle observée dans les parcelles cultivées, ce qui corrobore avec d'autres études (Kromp, 1999 ; Purtauf et al., 2005a). En effet, on retrouve des espèces appartenant au genre *Harpalus* tels que *Harpalus dimidiatus*, *Harpalus anxius*, *Harpalus rubripes*, alors que dans les cultures, nous avons une plus grande proportion d'omnivores qui sont représentés majoritairement par *Pterostichus melanarius* et *Poecilus cupreus*. Ces espèces sont présentes dans les bordures pérennes mais leur dominance y est moins forte. L'importante présence d'espèces granivores dans cet habitat non cultivé pourrait être expliquée par la dépendance relative des granivores sur les graines de plantes rudérales trouvées dans des habitats ouverts (Thiele, 1977).

L'abondance totale la plus importante a été retrouvée au niveau des parcelles de colza. Malgré l'importance des espèces omnivores dans les communautés du colza, certains granivores atteignent des niveaux d'abondance notables notamment *Amara similata*, *Amara ovata* (ainsi que le prédateur *Brachinus sclopeta* qui serait un parasite des pupes d'*Amara sp.*, Saska & Honěk, 2008). Cette association entre les *Amara sp.* et le colza d'hiver est en accord avec d'autres études (Eyre et al., 2013; Haschek et al., 2012) et les résultats du chapitre II. Ces espèces ayant une activité importante au printemps, leur présence en grand nombre peut être due à différents facteurs tels que la température et l'humidité à cette époque (période de floraison du colza), ou alors due à la présence de certaines proies disponibles, qui peuvent être des proies végétales, comme des graines de Capselle bourse à Pasteur (*Capsella bursa pastoris*) ou la Stellaire intermédiaire (*Stellaria media*) (Fried et al., 2015), qui sont des graines d'adventices prisées par les carabes (Petit et al., 2014), mais aussi des proies animales car sont capables de manger des proies animales tels que les larves de méligethes *Meligethes aeneus* (Haschek et al., 2012) et de cécidomyies du colza *Dasineura brassicae* (Schlein & Büchs, 2004). L'abondance forte au sein du colza par rapport aux cultures céréalières montrerait une qualité d'habitat plus forte du

colza et potentiellement un effet « d'attraction » des individus vers le colza car on retrouve une structure de communauté très proche du colza au niveau de l'interface entre les deux cultures.

L'analyse de l'évolution temporelle des communautés nous a quant à elle, permise de voir des renouvellements d'espèces durant l'année culturale, dus principalement à leur cycle de vie, comme attendu. Au printemps, nous avons une dominance forte de l'espèce *Poecilus cupreus*, qui est une espèce qui se reproduit au printemps, puis diminue après récolte et est davantage remplacée par l'autre espèce omnivore dominante *Pterostichus melanarius*, qui a une activité plus automnale.

Nous pensons que la récolte aurait un effet d'un changement des communautés de carabes au sein des cultures (non dû au renouvellement d'espèces) voire une redistribution des carabes, notamment vers la bordure pérenne. Les résultats ici ne montrent pas cette tendance. En effet, nous n'observons pas un changement de la structure des communautés dans les cultures, notamment entre les périodes 2 (juste avant récolte) et 3 (juste après récolte). Par exemple, dans le colza, les espèces *Amara similata* et *Amara ovata* restent actives et abondantes même après récolte (période 3). Pendant cette même période, on observe une tendance à l'augmentation de la proportion de granivores, qui est essentiellement expliquée par la présence de l'espèce généraliste *Pseudophonus rufipes* (début de son activité) en très grand nombre dans tous les types d'habitats, en plus des espèces granivores déjà présentes pendant les périodes avant récolte telles que *Amara similata*, *Amara ovata* et *Harpalus affinis*, qui sont les plus abondantes.

b. Effet de la présence de la bordure pérenne sur la structure des communautés de carabes

Nous avons l'hypothèse que la présence d'un habitat semi-naturel au voisinage des cultures pourrait influencer la présence et l'abondance de certaines espèces dans les parcelles grâce aux rôles qu'ils pourraient jouer pour certaines espèces (lieu d'hivernation, de ponte...). Contrairement à d'autres études (Landis et al., 2000 ; Lys & Nentwig, 1992; Hof & Bright, 2010), notre analyse montre que la présence de la bordure pérenne au voisinage d'une culture n'a pas d'effet ni sur l'abondance, ni sur la richesse spécifique en carabes que ce soit dans les parcelles de colza ou les parcelles de céréales. On observe, d'après l'analyse multivariée, que le type de voisinage pour les cultures ne semble pas avoir d'influence sur la matrice de dissimilarité entre les sites. Il semblerait, au contraire, que ce soit le type de culture au voisinage de la bordure pérenne qui aurait un effet sur la structure des communautés de carabes au sein de l'habitat semi-naturel. En effet, les bordures pérennes au voisinage du colza contiennent une abondance plus importante d'espèces granivores *Amara similata*, *Amara ovata*, *Amara convexior* ainsi que les prédateurs *Anisodactylus binotatus*, *Carabus nemoralis*, alors que dans les bordures au voisinage des cultures de céréales, contiennent une plus grande abondance de granivores *Harpalus affinis*, *Ophonus ardosiacus*, *Amara aulica*, ainsi que les prédateurs *Nebria brevicollis*, *Brachinus crepitans*, *Bembidion quadriculatum*. Ce qui montrerait alors un effet probable de diffusion des cultures vers l'habitat semi-naturel, notamment du colza vers les bordures pérennes. Ceci est appuyé par la proximité

de la structure de la communauté présente au niveau de l'interface et celle du colza par rapport à celle des bordures pérennes, ce qui est contraire à notre hypothèse de départ.

Toutefois, l'absence d'effets de la bordure pérenne sur les communautés présentes dans les cultures ne signifie pas forcément que ces habitats semi-naturels ne sont pas importants dans la dynamique spatio-temporelle des espèces, car la présence de la bordure pérenne peut avoir un effet plus important selon la période de l'année. Par exemple, les espèces granivores *Amara similata* et *Amara ovata* qui ont une affinité pour le colza mais d'autant plus lorsqu'il y a présence d'une bordure pérenne au voisinage, notamment pendant les périodes après la récolte du colza. Ceci suggère alors des processus de complémentation entre les habitats cultivés et les habitats semi-naturels durant la saison culturale (Tscharrntke et al., 2005 ; Rand et al., 2006). D'autres espèces utilisent peu les habitats semi-naturels durant l'année culturale, ce qui semble être le cas des espèces omnivores *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius* qui ont plus d'affinités pour les cultures mais peu pour les habitats semi-naturels même après récolte.

5. Conclusion

Les résultats principaux de ce chapitre sont les suivants:

- Les communautés de carabes sont structurées différemment selon le type d'habitat.
- Une plus grande abondance moyenne de carabes est observée dans les parcelles de colza, qui est essentiellement dû à la dominance de quelques espèces telles que *Poecilus cupreus*, *Amara similata*, *Amara ovata*, *Anchomenus dorsalis*
- La richesse spécifique et l'indice de diversité de Shannon sont plus importants au sein des bordures pérennes. On retrouve une dominance moins marquée des espèces présentes dans les cultures) dans ces habitats semi-naturels, et on retrouve une plus grande proportion d'espèces granivores appartenant notamment au genre *Harpalus sp.*
- On observe une influence du type de culture avoisinant sur les communautés de carabes dans les habitats semi-naturels et non pas le contraire, comme supposé en introduction du chapitre. Néanmoins, la présence de cet habitat semi-naturel près des cultures peut tout de même être importante pour la dynamique spatio-temporelle des carabes et le maintien des populations, notamment de granivores, avec un potentiel effet plus fort après récolte.
- Les changements des communautés de carabes dans les paires d'habitats au cours du temps sont causés essentiellement par le cycle de vie des carabes (renouvellement d'espèces) et non dus à la récolte car nous n'avons pas détecté un signal fort de redistribution des carabes après cette importante perturbation.

Les trois espèces choisies pour la suite de la thèse (*Poecilus cupreus*, *Amara similata* et *Pseudoophonus rufipes*) sont des espèces dominantes au sein des paires d'habitats échantillonnées, et semblent avoir des exigences écologiques différentes. *Poecilus cupreus* est plus inféodées aux cultures, alors que les

granivores *Amara similata* et *Pseudoophonus rufipes* semblent avoir besoin des bordures pérennes pour se maintenir (Figure 4.9). Ces différences entre ces espèces peuvent ainsi donner des fonctionnements différents au sein de la mosaïque agricole.

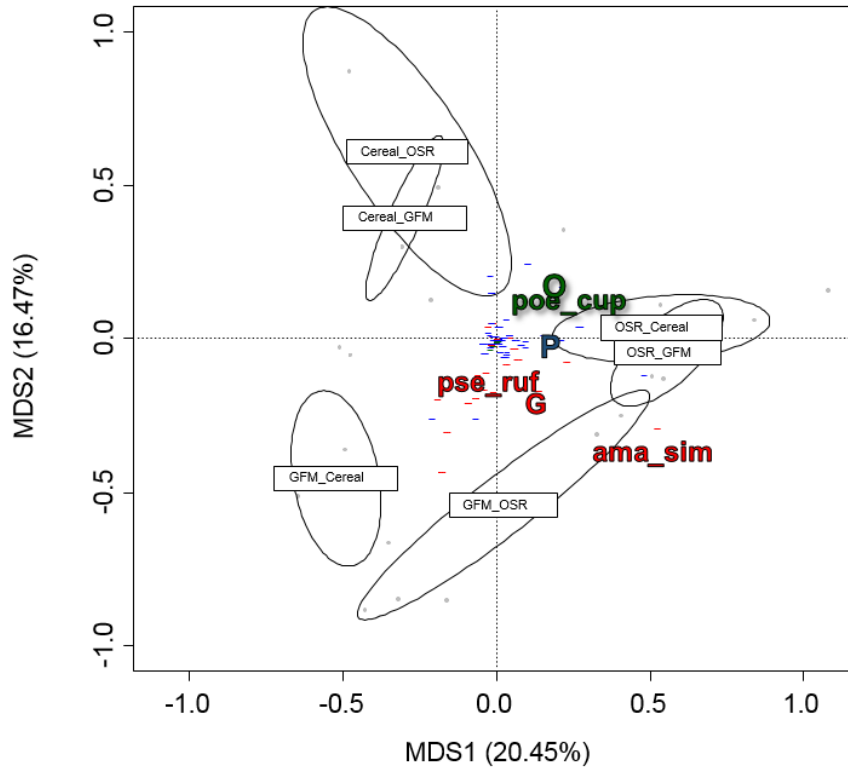


Figure 4.9—Reprise de l’analyse des coordonnées principales (PCoA) (Figure 4.2) avec un focus sur les trois espèces choisies pour la suite de la thèse : *Poecilus cupreus* (poe_cup), *Amara similata* (ama_sim) et *Pseudoophonus rufipes* (pse_ruf). Les couleurs représentent les groupes trophiques auxquelles ils appartiennent : bleu pour les prédateurs, vert pour les omnivores et rouge pour les granivores. Les barycentres des groupes trophiques sont également représentés : P=prédateurs, O=omnivores et G=granivores.

6. Annexes

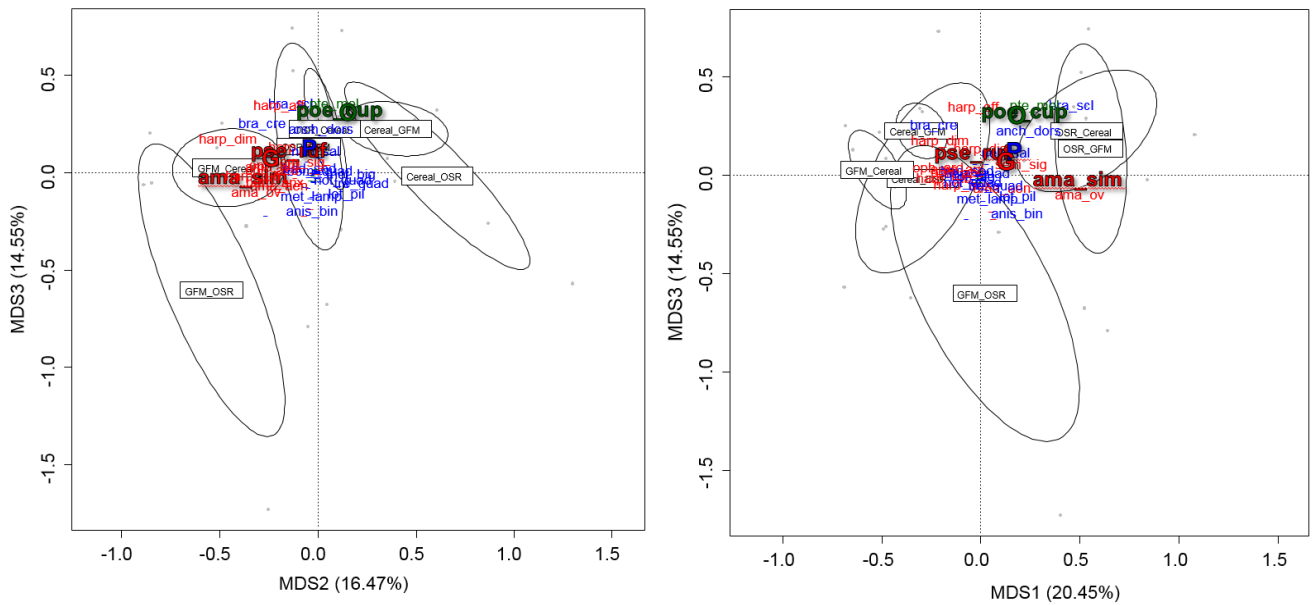
Annexe 1 - Liste des espèces capturées pendant l'expérience de terrain, avec leur code associé pour la PCoA (voir Figure 4.2) et le groupe trophique auquel chacun appartient. P=prédateurs, O=omnivores, G=Granivores. Voir la section Matériels et méthodes pour plus d'informations.

Espèce	Code	Groupe trophique
<i>Abax ovalis</i>	abax_ov	P
<i>Abax parallelepipedus</i>	abax_parpi	P
<i>Abax parallelus</i>	abax_par	P
<i>Acupalpus meridianus</i>	ac_meri	P
<i>Agonum muelleri</i>	ago_muel	P
<i>Agonum nigrum</i>	ago_nig	P
<i>Amara aenea</i>	ama_aen	G
<i>Amara apricaria</i>	ama_api	G
<i>Amara aulica</i>	ama_aul	G
<i>Amara consularis</i>	ama_cons	G
<i>Amara convexior</i>	ama_conv	G
<i>Amara familiaris</i>	ama_fam	G
<i>Amara ovata</i>	ama_ov	G
<i>Amara sabulosa</i>	ama_sab	G
<i>Amara similata</i>	ama_sim	G
<i>Anchomenus dorsalis</i>	anch_dors	P
<i>Anisodactylus binotatus</i>	anis_bin	P
<i>Anisodactylus signatus</i>	anis_sig	P
<i>Asaphidion gr flavipes</i>	asap fla	P
<i>Badister bullatus</i>	bad_bull	P
<i>Badister sodalis</i>	bad_sod	P
<i>Bembidion harpaloïdes</i>	bem_har	P
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	bem_quad	P
<i>Brachinus crepitans</i>	bra_cre	P
<i>Brachinus explodens</i>	bra_exp	P
<i>Brachinus sclopeta</i>	bra_scl	P
<i>Calathus gr melanocephalus</i>	cal_mel	O
<i>Calathus sp.</i>	cal_sp	O
<i>Calosoma inquisitor</i>	calo_inq	P
<i>Carabus auratus</i>	car_aur	P
<i>Carabus coriaceus</i>	car_cor	P
<i>Carabus nemoralis</i>	car_nem	P
<i>Chlaeniellus nigricornis</i>	chla_nig	P
<i>Cicindela campestris</i>	cin_cam	P
<i>Clivina fossor</i>	cli_fos	P
<i>Demetrias atricapillus</i>	dem_atr	P
<i>Diachromus germanus</i>	dia_ger	O
<i>Drypta dentata</i>	dry_den	P
<i>Harpalus affinis</i>	harp_aff	G

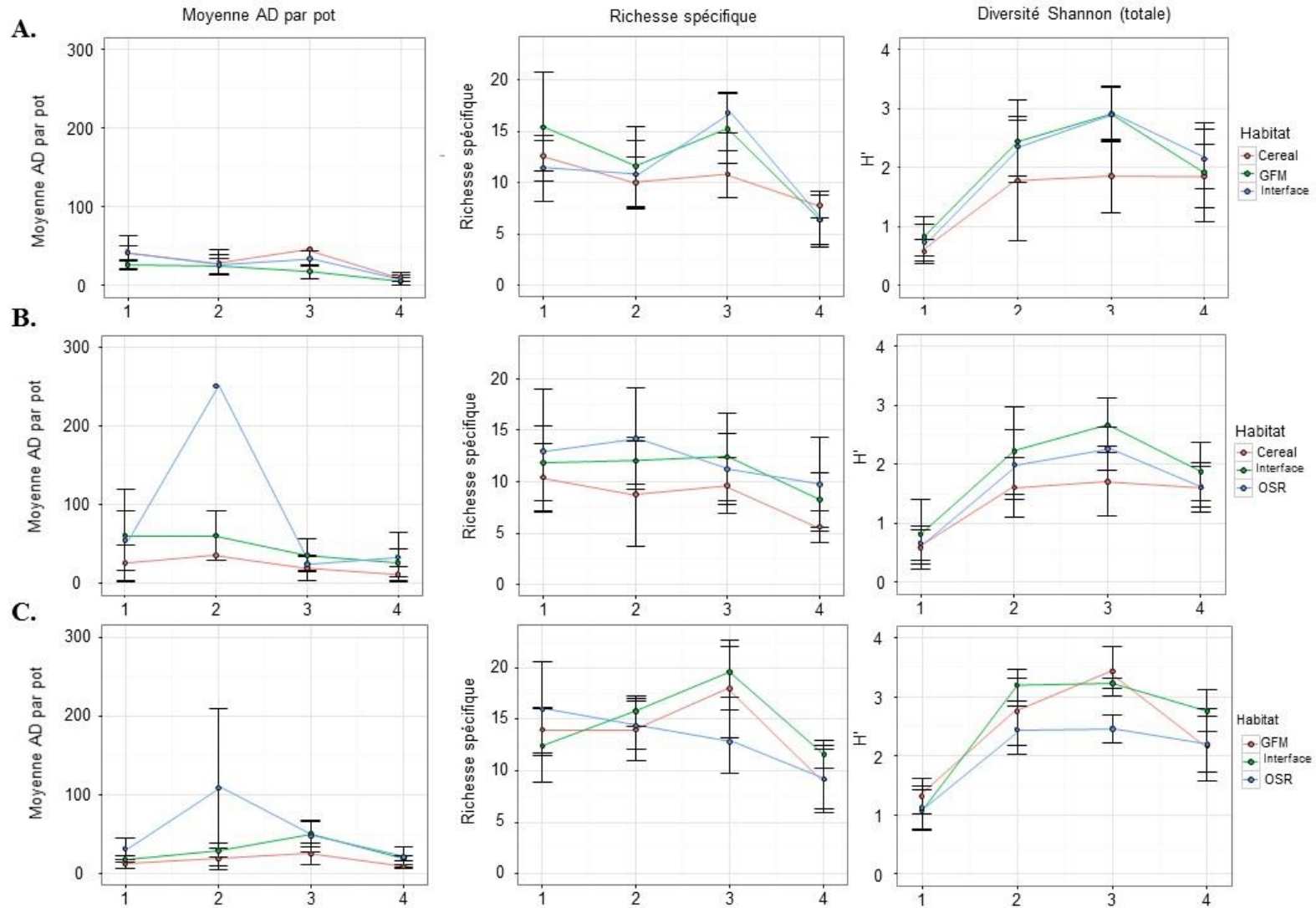
<i>Harpalus anxius</i>	harp_anx	G
<i>Harpalus dimidiatus</i>	harp_dim	G
<i>Harpalus distinguendus</i>	harp_dist	G
<i>Harpalus honestus</i>	harp_hon	G
<i>Harpalus latus</i>	harp_lat	G
<i>Harpalus luteicornis</i>	harp_lut	G
<i>Harpalus rubripes</i>	harp_rub	G
<i>Harpalus serripes</i>	harp_ser	G
<i>Harpalus tardus</i>	harp_tar	G
<i>Leistus ferrugineus</i>	lei_fer	P
<i>Leistus fulvibarbis</i>	lei_ful	P
<i>Leistus rufomarginatus</i>	lei_ruf	P
<i>Leistus spinibarbis</i>	lei_spi	P
<i>Limodromus assimilis</i>	lim_ass	P
<i>Loricera pilicornis</i>	lot_pil	P
<i>Metallina lampros</i>	met_lamp	P
<i>Metallina properans</i>	met_prop	P
<i>Microlestes sp.</i>	mic_sp	P
<i>Nebria brevicollis</i>	nec_bre	P
<i>Nebria salina</i>	neb_sal	P
<i>Notiophilus aquaticus</i>	not_aqua	P
<i>Notiophilus biguttatus</i>	not_big	P
<i>Notiophilus palustris</i>	not_pal	P
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	not_quad	P
<i>Notiophilus substriatus</i>	not_sub	P
<i>Ocydromus latinus</i>	ocy_lat	P
<i>Ophonus ardosiacus</i>	oph_ard	G
<i>Ophonus azureus</i>	oph_azu	G
<i>Ophonus gr puncticeps</i>	oph_grpun	G
<i>Ophonus puncticeps</i>	oph_pun	G
<i>Ophonus schaubergerianus</i>	oph_sch	O
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	pan_cru	P
<i>Parophonus maculicornis</i>	par_mac	O
<i>Parophonus sp</i>	par_sp	O
<i>Pedius longicollis</i>	ped_lon	P
<i>Phyla obtusa</i>	phy_obt	P
<i>Poecilus cupreus</i>	poe_cup	O
<i>Pseudoophonus calceatus</i>	pse_cal	O
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	pse_ruf	G
<i>Pterostichus anthracinus</i>	pte_ant	P
<i>Pterostichus madidus</i>	pte_mad	P
<i>Pterostichus melanarius</i>	pte_mel	O
<i>Pterostichus minor</i>	pte_min	P
<i>Pterostichus niger</i>	pte_nig	O
<i>Pterostichus nigrata</i>	pte_nigr	P

<i>Pterostichus vernalis</i>	pte_ver	P
<i>Scybalicus oblongiusculus</i>	scy_obl	G
<i>Semiophonus signaticornis</i>	sem_sig	G
<i>Stomis pumicatus</i>	sto_pum	P
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	syn_obs	P
<i>Trechus gr quadristriatus</i>	tre_quad	P
<i>Trechus rubens</i>	tre_rub	P
<i>Zabrus tenebrioides</i>	zab_ten	G

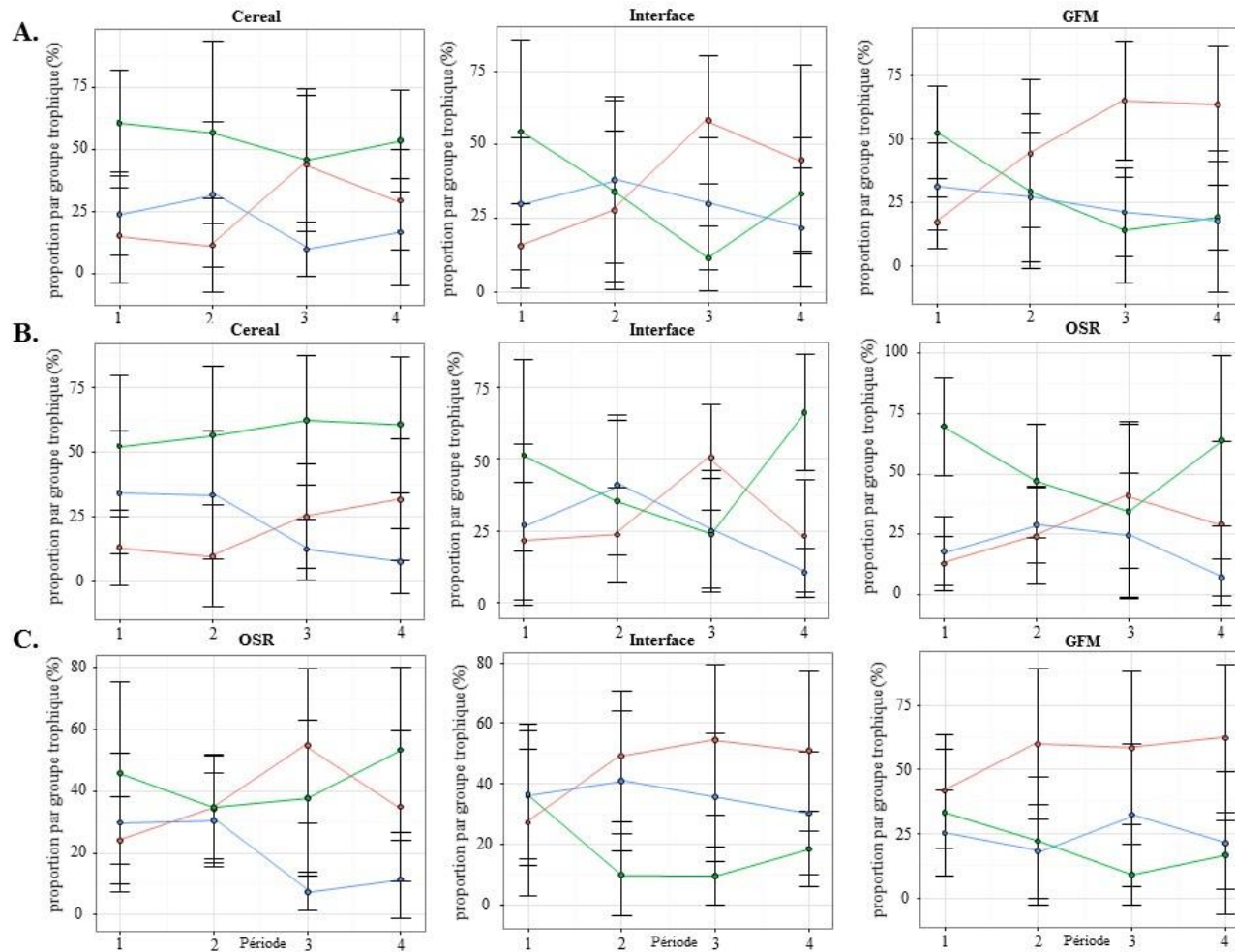
Annexe 2 - Plan des axes 2 et 3 (à gauche) et 1 et 3 (à droite) de l'analyse en coordonnées principales sans prise en compte de l'échelle temporelle. Les espèces représentées sont les 25 espèces les plus abondantes avec un focus sur *Poecilus cupreus* (poe_cup), *Amara similata* (ama_sim) et *Pseudoophonus rufipes* (pse_ruf). Les couleurs représentent les groupes trophiques auxquelles ils appartiennent : bleu pour les prédateurs, vert pour les omnivores et rouge pour les granivores. Les barycentres des groupes trophiques sont également représentés : P=prédateurs, O=omnivores et G=granivores. Les points gris représentent chaque site.



Annexe 3 - Evolution de l'AD (moyenne par pot), de la richesse spécifique, et la diversité (indice de Shannon) pendant les quatre périodes suivant les paires d'habitats : A. Paires d'habitats Cereal/GFM, B : Paires d'habitats Cereal/OSR, C : paires d'habitats GFM/OSR. Les couleurs représentent les habitats ou l'interface, les points : les moyennes et les barres d'erreur sont les écarts types.



Annexe 4- Evolution de la proportion des groupes trophiques pendant les quatre périodes dans chaque paire d'habitats (interface incluse): A : Cereal/GFM, B : Cereal/OSR, C : OSR/GFM. Chaque couleur représente un groupe trophique : vert = omnivores, rouge = granivores, bleus = prédateurs carnivores. Les points représentent les moyennes et les barres d'erreur sont les écarts types.



Chapitre V - Caractérisation de la qualité d'habitat via la mesure de l'activité densité et du statut nutritionnel

1. Introduction au chapitre

Les chapitres II et IV ainsi que la littérature étudiant la distribution spatiale des carabes s'accordent à dire que le type d'habitat est un facteur important sur la présence et l'abondance de ces auxiliaires dans une parcelle donnée (Kromp, 1999; Eyre et al., 2013). Un habitat peut ainsi être décrit par sa « qualité » qui serait perçue différemment selon l'espèce (Niemelä et al., 1992; Larsen et al., 2003; Fahrig et al., 2011). La mesure de la qualité d'habitat pour une espèce donnée passe souvent par une mesure d'abondance de cette espèce. Concernant les carabes, les mesures par piégeage informent sur l'activité-densité qui dépend de l'abondance mais aussi des différences dans la mobilité des individus. Cette différence peut traduire des capacités de dispersion différentes entre espèces. Au sein d'une même espèce, elle peut dépendre des différentes couvertures végétales ou des niveaux de disponibilité des aliments. Un individu en état de satiété serait moins mobile qu'un autre en recherche de proies (Baars, 1979; Lang, 2000; Fournier & Loreau, 2001 ; Thomas et al., 2006). Ainsi, des données d'activité densité seules peuvent donner une image incomplète ou fautive de la distribution spatio-temporelle de carabes dans les agroécosystèmes, et donc des estimations de qualité d'habitat. Pour éviter de tels biais d'interprétation, des expériences de capture-marquage-recapture (CMR) peuvent être utilisées pour estimer les « vraies » densités de carabes (Thomas et al., 2006), mais cette méthode est très coûteuse en temps et limite ainsi des mesures sur des dispositifs répliqués ; elle est aussi limitée par des taux de recapture faibles (Thomas et al., 1998), et ne donne aucune idée des facteurs expliquant les différences de densité entre les carabes entre les différents habitats.

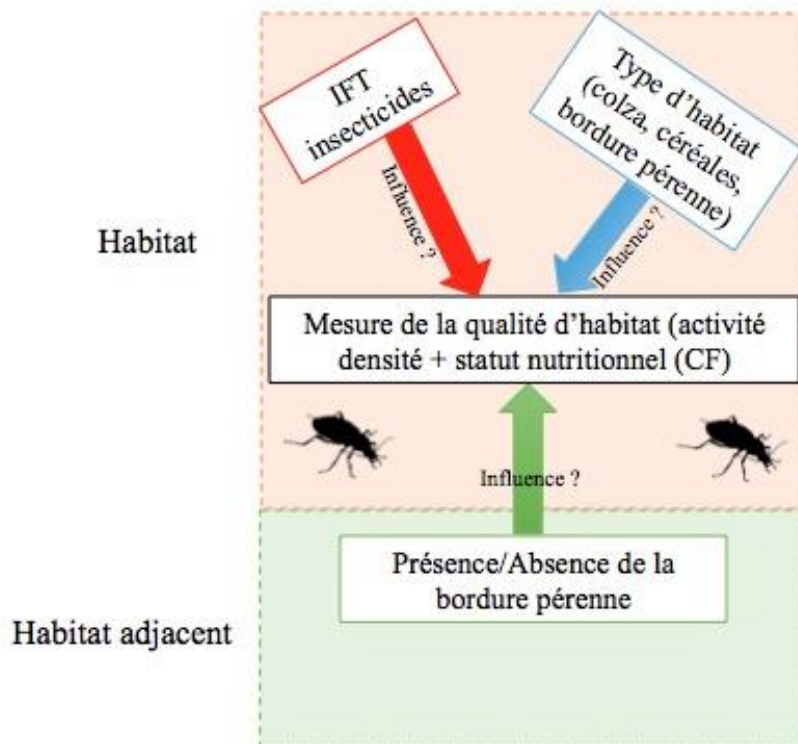
Pour remédier à ce manque d'informations, plusieurs auteurs ont évalué l'état nutritionnel des carabes, une estimation indirecte de stockage des éléments nutritifs (Knapp & Knappová, 2013). L'état nutritionnel d'un individu est évalué grâce à une mesure de son poids corrigée par sa taille. Plusieurs méthodes de calcul ont été proposées pour mesurer ce statut nutritionnel chez les carabes. Le Condition Factor (CF), inventé par Le Cren en 1951 chez les poissons a été réutilisé ensuite par Juliano en 1986 chez les deux espèces de carabes *Brachinus lateralis* et *Brachinus mexicanus*. Cet indicateur est obtenu en faisant la relation suivante : $CF = Poids/Longueur^b$ où b est constante obtenue par régression de type puissance ($Poids = a \times Longueur^b$). Bommarco (1998) utilise une autre mesure le *Energy Reserve Index* (ERI) qui est aussi une relation entre le poids et la taille : $ERI = 5.91 + 0.0640 * poids corporel (mg) - 1.24 * longueur des élytres (mm)$. Östman et al. (2001) utilise, quant à lui, les résidus de la régression ln-ln entre la masse du corps et la longueur des élytres en tant que mesure de l'état nutritionnel des individus. D'après cet auteur, les résidus décriraient à quel point l'individu pèse par rapport à sa longueur (taille) et donnent une bonne estimation de la teneur en graisse et du volume musculaire de l'individu.

D'après la bibliographie sur ce sujet, la majorité des articles utilisent le Condition Factor (Juliano, 1986) pour mesurer le statut nutritionnel des carabes (Zangger et al., 1994 ; Barone & Frank, 2003; Frank et

al, 2007 ; Haschek et al., 2012). Néanmoins, ces différents calculs arrivent à une même interprétation : un statut nutritionnel élevé indique un carabe lourd par rapport à sa taille. Ceci est obtenu lorsque l'apport alimentaire est élevé, tel que précédemment établi à la fois dans des conditions de laboratoire (Juliano, 1986) et dans les champs cultivés (Haschek et al., 2012). De plus, il a été montré que les individus ayant un état nutritionnel élevé avaient un succès reproducteur plus grand, ce qui reflète la relation entre l'augmentation de la production d'œufs et l'apport alimentaire (Wallin et al., 1992; Bommarco, 1998 ; Haschek et al., 2012). Ainsi, chez les carabes, le statut nutritionnel des individus semble être un bon indicateur de la qualité de l'habitat (Barone & Frank, 2003).

Les résultats actuels suggèrent que l'état nutritionnel des carabes peut varier entre les types d'habitat (Juliano, 1986; Zangger et al., 1994; Bommarco, 1999) ou au sein d'un même type d'habitat, par exemple avec l'âge des bandes fleuries (Barone & Frank, 2003; Frank et al., 2007). Dans les champs cultivés, les pratiques agricoles pourraient également jouer un rôle important. Par exemple l'état nutritionnel des *Pterostichus melanarius* était plus élevé dans les champs de céréales en agriculture biologique que dans les champs en agriculture conventionnelle (Östman et al., 2001). Ces études montrent aussi que, souvent, le statut nutritionnel des individus est inversement lié à l'activité densité de l'espèce, une relation qui pourrait indiquer une limitation des ressources alimentaires. Lorsque la nourriture est rare, les carabes sont à la recherche active de ressource, ce qui peut augmenter leur taux de capture et diminuer leur statut nutritionnel simultanément (Haschek et al., 2012). Mais dans un contexte de limitation de la nourriture, une activité densité élevée peut également déclencher la compétition pour la nourriture et donc un état nutritionnel réduit chez les individus (Frank et al., 2007). La mesure à la fois de l'activité densité et du statut nutritionnel des carabes piégés pourrait donner des informations sur l'importance de la disponibilité en nourriture au sein de l'habitat.

Dans ce chapitre, nous allons mesurer le statut nutritionnel des carabes par le Condition Facteur (CF), utilisé le plus souvent dans les publications. L'objectif est de (i) comparer la qualité des différents types d'habitat (Colza, Céréales et Bordure pérenne) via la mesure simultanée de l'activité densité et du CF chez trois espèces abondantes et consommatrices de graines d'adventices (*Poecilus cupreus*, *Amara similata* et *Pseudoophonus rufipes*) pendant leur pic d'activité densité, (ii) d'étudier les effets de l'intensité de gestion des parcelles de colza (mesure d'IFT insecticides) ainsi que le type d'habitat adjacent (culture vs habitat semi-naturel) sur ces deux variables. Nous supposons ici que l'IFT insecticides peut avoir un effet à la fois sur l'activité densité mais aussi sur le CF via une diminution de proies potentielles. La présence de bordure pérenne, quant à elle, pourrait jouer le rôle d'approvisionnement de proies au sein de la culture et peut donc avoir un effet positif sur le CF des différentes espèces.



Ce chapitre fait l'objet d'un article publié en septembre 2016 dans *Agriculture, Ecosystems and Environment* (<http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.037>).

2. Article 2

Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed-eating carabid species in arable landscapes

Sarah Labruyere, Benoit Ricci, Antoine Lubac, Sandrine Petit*

INRA, UMR 1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France

Agriculture, Ecosystems and Environment 231 (2016) 183–192

Abstract

Promoting the ecosystem service of crop pest biological control requires to understand the drivers of the spatio-temporal distribution of natural enemies in agricultural landscapes. In this study, we analysed the functional role of different habitat types that are widespread in mosaics of arable farmlands for three abundant weed seed-eating carabid species (*Poecilus cupreus* (L.), *Amara similata* (Gyll.) and *Pseudoophonus rufipes* (DeG.)) Carabids were sampled in an experimental design of 5 replicates for each of three habitat combinations, i.e. oilseed rape fields adjacent to winter cereals field, oilseed rape fields adjacent to grassy field margins and winter cereals fields adjacent to grassy field margins. The effect of habitat type (crop type and semi-natural habitat), habitat management (insecticide use) and of the adjacency to a grassy field boundary on the activity-density and the nutritional state of were tested for the three species. Our results indicate that oilseed rape is of prime importance for the two spring breeders *P. cupreus* and *A. similata* in terms of activity density and nutritional state, although high levels of insecticide use had a detrimental effect on the nutritional state of individuals. Grassy field margins were used by the three species at least during the beginning of their activity period but, during the peak of activity of the two spring breeders, no positive effect of the adjacency of a grassy field boundary could be detected on the abundance and the nutritional state of individuals in the adjacent crop. Conversely, grassy field margins had a positive effect on *P. rufipes* which peak of activity occurred after crop harvest. This study highlights the importance of complementation and spillover processes in the functioning of populations living in agricultural shifting mosaics. Particular attention should thus be paid to the spatial distribution of cropping systems at various spatial scales if we are to enhance populations of organisms of benefit to agriculture.

Keywords: Carabidae, condition factor, activity density, habitat quality, habitat adjacency, grassy field margin, oilseed rape

A. Introduction

In temperate agricultural landscapes, ground beetles (Coleoptera, Carabidae) are naturally abundant and are well-known for their role of natural enemies (Thiele, 1977; Kromp, 1999). There is now evidence that carabid beetles occurring in arable fields exert substantial amounts of predation of pests such as cereal aphids (Edwards et al., 1979; Sunderland and Vickerman, 1980), slugs (Bohan et al., 2000) and weed seeds (Thiele, 1977; Honěk et al., 2003; Bohan et al., 2011). Understanding the factors driving the spatial and temporal distribution of these insects in agricultural landscapes is thus a prerequisite to the development of management guidelines for enhancing the biological regulation of pests (Thomas et al., 2001; Holland et al., 2005).

Agricultural landscapes can be described as shifting mosaics of habitats patches composed of cultivated areas and more perennial non-crop habitats such woods, grassy and wooded field margins. Changes in the spatial distribution of habitat quality, whether inter-annual or seasonal, is thought to be a major driver of species distribution in agricultural mosaics (Maisonhaute, 2010; Vasseur et al., 2013). The ecological processes underlying the spatio-temporal patterns of species abundance are spillover and complementation processes between different crops types and field margins (Tscharntke et al., 2005; Rand et al., 2006).

The distribution of carabids in agricultural mosaics reflects the spatiotemporal dynamics of crops and semi-natural habitats (Thomas et al., 1998; 2001; Holland et al., 2009; Vasseur et al., 2013) i.e. the abundance of individual carabid species varies according to the nature and quality of habitat patches as perceived by the organism (Niemelä et al., 1992; Larsen et al., 2003; Fahrig et al., 2011). In cultivated fields, crop type has a major influence on carabid distribution (Kromp, 1999; Eyre et al., 2013; Labruyere et al., 2016a), mostly in relation to the cover that is provided at certain times of the year and the implications in terms of microclimate (temperature, humidity) prevailing at the ground surface (Honěk & Jarošík, 2000; Holland & Luff, 2000). Crop type may also influence prey availability for predatory arthropods (Thomas et al., 2002). In addition, agricultural practices such as the soil tillage regime or the level of pesticide use can affect the abundance of carabids directly by causing mortality or emigration and/or indirectly by affecting microclimate or prey availability (Holland & Luff, 2000; Thorbek & Bilde, 2004; Hatten et al., 2007; Trichard et al., 2014). The distribution of carabid abundance in arable fields can also be affected by the vicinity to a perennial habitat because of spillover effects (Thomas et al., 2001; Holland et al., 2009). Non-crop habitats may provide alternative prey, refuge from pesticides and other agricultural disturbances and hibernation sites (Landis et al., 2000; Pfiffner & Luka, 2000). Some carabid species also overwinter in field boundaries or grassy habitats and recolonize the adjacent crop field during the crop growing season (i.e. cyclic colonization *sensu* Wissinger, 1997). As a result, the presence of grassy field margins, wildflower strips or beetle banks can enhance the abundance of carabids in the adjacent crop (Lys & Nentwig, 1992; Hof & Bright, 2010).

Most of the above mentioned results are derived from studies using pitfall trapping, a simple method that reflects the activity-density of carabids in different locations, but that has limitations in terms of interpretation. Biases can indeed be induced by differences in the mobility or/and in the catchability among carabid species and, for a single species, between different vegetation covers or levels of food availability (Baars, 1979; Lang, 2000; Thomas et al., 2006). Activity-density data alone can thus give an incomplete or false image of the spatio-temporal distribution of carabids in heterogeneous mosaics of habitat patches. To avoid such biases, mark-recapture experiments can be used to estimate 'true' carabid densities (Thomas et al., 2006), but this method is time-consuming, can be limited by low recapture rates (Thomas et al., 1998) and gives no insight into the factors explaining differences in carabid densities between habitat patches.

To overcome this lack of information, some authors have assessed the nutritional state of carabids, an indirect estimate of nutrient storage (Knapp & Knappová, 2013). The nutritional state of an individual is assessed through measures of its weight corrected by its body size. A high nutritional state (i.e. a beetle heavy for its length) is obtained when food intake is high, as previously established both in laboratory conditions (Juliano, 1986) and in arable fields (Haschek et al., 2012). Individuals with a high nutritional state have been shown to have a higher reproduction success (Haschek et al., 2012), reflecting the fact that egg production increases with food intake (Wallin et al., 1992; Bommarco, 1998). Thus, in carabids, the nutritional state of individuals appears to be a good indicator of habitat quality (Barone & Frank, 2003). So far, few studies have compared the nutritional state of individual carabid species among different habitat types or within a single habitat type that varies in quality. Existing results however suggest that the nutritional state of carabids can vary between habitat types (Juliano, 1986; Zangger et al., 1994; Bommarco, 1999) or within a habitat type, e.g. with the age of wildflower strips (Barone & Frank, 2003; Frank et al., 2007). In cultivated fields, agricultural practices could also play an important role, e.g. the nutritional state of *Pterostichus melanarius* was found to be higher in organic than conventional cereal fields (Östman et al., 2001). These studies also reveal that often, the nutritional state of individuals is inversely related to the activity-density of the species, a relationship that could indicate a context of food limitation. When food is scarce, carabids are more active searching for food, which increases their catchability and simultaneously decreases their nutritional state (Haschek et al., 2012). In a context of food limitation, high activity-density may also trigger competition for food and thus a reduced nutritional state of individuals (Frank et al., 2007).

In this study, we analyze the spatio-temporal functioning of three seed-eating carabid species (*Poecilus cupreus* (L.), *Amara similata* (Gyll.) and *Pseudoophonus (Harpalus) rufipes* (DeG.)) in a mosaics of crop and non-crop habitats. The spatio-temporal distribution of activity-density was measured in a replicated nested sampling design of three combinations of habitat types; i.e. winter cereal, oilseed rape (with various levels of pesticide use), grassy field margin and for each crop type adjacency (other crop type vs. grassy field margin). Additionally, the nutritional status of individuals was estimated during the

peak of activity of individual species. We hypothesized that during the peak of activity (i) the two crop types may differ in their quality for the spring breeding species and that (ii) the vicinity of a grassy field margin may enhance the abundance and the nutritional state of carabids in adjacent crops because of their potential role of source of alternative food or refuge from farming operations conducted in adjacent crops.

B. Materials and methods

a. Field sampling design

The study area is an arable plain located 15 km south east of Dijon, Burgundy, France (47°32'N, 05°02'E). Arable crops covered c.a. 70% of the total area, with a dense network of grassy field margins; other land-use types were woods (17%) and urban areas (12.4%). The typical crop rotation was winter oilseed rape (*Brassica napus* L.), winter wheat (*Triticum aestivum* L.), and winter barley (*Hordeum vulgare* L.) in three years. We thus focused our study on two winter crop types, i.e. winter oilseed rape (thereafter OSR) and winter cereals (thereafter Cereal) and on the dominant perennial habitat type, grassy field margins (thereafter GFM). We selected five replicates of three combinations of adjacent habitats, namely Cereal next to OSR, OSR next to GFM and Cereal next to GFM. In total, we thus had 15 pairs of habitats referred to as local sites thereafter. Distances between local sites were always greater than 250m and often greater than 1km.

The ten Cereal fields (nine winter wheat and one winter barley) were sown between September 4th and October 31st 2013 and harvested between June 20th and July 18th 2014. Stubble cultivation was conducted after harvest (between July 17th and August 22nd 2014) and tillage operations (deep ploughing followed by harrowing) were conducted between August 1st and September 17th 2014 except in three fields where farmers sown directly. Superficial harrowing was conducted after tillage (August 18th – September 18th 2014), once (three fields) or twice (four fields). Out of the ten fields, only one field was sprayed with insecticide.

The ten OSR fields were sown between August 22nd and August 31st 2013 and harvested between June 19th and July 15th 2014. Stubble cultivation was conducted for seven fields between July 18th and September 5th 2014. Tillage was conducted between August 17th and September 9th 2014 and superficial harrowing was conducted between August 19th and September 18th once (five crops) or twice (two crops). There was one organic field and the other nine OSR fields were sprayed with insecticide. For the other fields, the Treatment Frequency Index of insecticide (insecticide TFI) i.e. the number of treatments equivalent to full rates and full field applications (Gravesen, 2003), was ranged from 1.5 to 4.

GFM were perennial field borders dominated by Poaceae and were between 5 and 10m wide. The grass was cut around the pitfall traps once during the experiment on May 13th for five GFM, June 18th for one GFM and July 6th for four GFM. No pesticide was applied in this habitat.

b. Carabid sampling

Carabids were sampled during seven days and fortnightly between weeks 13 (March 27th – April 3rd) and 38 (September 16th — September 23rd 2014), except during crop harvest (June 19th to July 18th). Pitfall traps were made of plastic containers of 8.5 cm depth and 6 cm diameter filled with 100 ml of a mixture of anti-freeze and salted water and protected from the rain by plastic roofs above the traps on 10cm legs. Within each habitat (OSR, Cereal or GFM), five traps were placed in a row 6 m apart. Within crops, the row of traps was parallel and 30m away from the field border whereas in GFM, the row was placed at half width (see Supplementary material — Appendix A for a figure of the sampling design). Collected beetles were identified according to Jeannel (1942) and Roger et al. (2010). Individuals were sexed according to the form of the front tibia (Lindroth, 1945), stored in 70% ethanol, and preserved in a freezer.

We focused on three species that were the most abundant in our survey and that differed in terms of reproduction period and habitat requirements.

Poecilus cupreus is a spring breeding generalist polyphagous predator (Wallin & Ekbom, 1994) that can consume weed seeds (Petit et al., 2014) and it is widespread and abundant in arable land (Thiele, 1977). This species is associated to many crop types (e.g., winter wheat and pea: Holland et al., 2005; or oilseed rape: Schlein & Büchs, 2004; Langmaack et al., 2001; Haschek et al., 2012). Reproduction and larval development occur mainly within fields during summer (Wallin, 1988a) and adults appear to overwinter mostly within fields but also in fields edges (Wallin, 1988a; Kromp and Steinberger, 1992; Holland, 2009).

Amara similata is a spring breeder considered as mostly granivore (Saska & Jarošík, 2001; Tooley and Brust, 2002) although it can feed on insect prey (Schlein & Büchs, 2004). This species occurs mostly in oilseed rape (Langmaack et al., 2001; Haschek et al., 2012; Eyre et al., 2013) and in other crop types, such as wheat, it is considered as a field-edge species (Saska et al., 2007). The reproductive potential of females within crops was shown to be higher in the vicinity of non-crop habitats (Haschek et al., 2012). *A. similata* overwinters as an adult but its overwintering location is not well documented (Holland et al., 2009) although some authors suggest that in spring, adults move from field borders into the crop (Saska et al., 2007).

Pseudoophonus (Harpalus) rufipes is an autumn breeder (July-September) found in many crop types (see Luff, 1980 and references therein) and field boundaries (Thomas et al., 2001). It has a mixed diet (Ribera et al., 1999; Cole et al., 2002) and was evidenced to consume substantial amounts of weed seeds (Westerman et al., 2003; Honěk et al., 2005; 2007). *P. rufipes* overwinters as larvae the first winter, mostly in field edges (Wallin, 1988a), but also within the core of arable fields (Holland, 2009).

For each sampling date, local site, species and sex, mean activity-density per trap, i.e. sum of total activity-density divided by number of traps was computed and called AD_M for males and AD_F for females.

c. Measure of nutritional state

The nutritional state of carabids was estimated with the Condition Factor (CF), usually assessed during the peak of activity of the focal species (Juliano, 1986; Haschek et al., 2012). Here, the peak of activity corresponded to the two successive weeks during which captures (sex confounded) were the highest. Ten males and ten females were randomly extracted from each sampling week for CF estimation ($n=20$ for each sex). If there were less than 10 carabids per local site, all available carabids were measured. Appendix B summarizes the number of carabids measured per species, sex and local site.

CF is derived from the relationship between the elytra length (L), a good indicator of body size (Juliano, 1986) and the body weight (W) of an individual, with the formula : $W=aL^b$, where a and b are constants. L was measured under a binocular microscope (Zeiss Stemi ® 2000-C, magnification x10, accuracy: ± 0.05 mm). W was estimated with an accuracy of 0.01mg (Mettler Toledo® XS204), on individuals dried for 48h at 50°C, dry weight being the most adequate for CF calculation (Barone & Frank, 2003). For each species and sex, individual weight W was plotted against their own length L in order to determine the constants a and b of the power regression curve ($W=a.L^b$). CF of an individual was computed as $CF_i = W_i/(L_i)^b$. We called CF_M and CF_F , the measure of CF for males and females respectively.

d. Statistical analyses

For the whole duration of the experiment, the effect of habitat type on AD_M and AD_F (transformed as $\log(x+1)$) was tested for each species for each sampling week, for the pre-harvest period (weeks 13 to 25) and for the post-harvest period (weeks 30 to 38) with linear mixed models (LMM), with local site as random variable. Tukey HSD post-hoc tests were run when significant effects were detected. The use of GFM for each species and each sampling week was also characterized by a ratio between the AD all sex confounded on the total catches, i.e. crop (Cereal and OSR confounded) and GFM (given as a percentage). The effect of the sampling week on the proportion of carabids in GFM was tested by LMM with local site as random variable. Tukey HSD post hoc tests were run when significant effects were detected. The illustration graph is given in Appendix C. The effect of the presence of GFM on AD (transformed as $\log(x+1)$, sex confounded) in the adjacent crops was tested for each species and each sampling week with LMM with local site as random variable.

For the two successive sampling sessions during which CF was estimated, the effect of sex on the dry weight, elytra length and CF was tested with one way ANOVA. The effects of habitat type (Cereal, OSR and GFM) and on AD_M and AD_F (transformed as $\log(x+1)$), one value per site and per chosen sampling session) and on CF individual values, were tested with LMM. Local site effects on CF and AD were

always significant whereas sampling date only affected CF estimates. Consequently, LMM developed to explain variation in AD included local site as random variable whereas those dedicated to variations in CF included both sampling date and local site as random variables. Tukey HSD post-hoc tests were run when significant effects were detected. For each crop (Cereal and OSR), the effect of the presence of GFM (binary variable) on AD_M and AD_F (transformed as $\log(x+1)$) and CF individual measures were separately tested with LMM. As for the test for habitat type, the random effects were local site and sampling date and local site for the test on AD (AD_M and AD_F) and CF respectively. When significant effects were detected, Tukey HSD post-hoc tests were run.

For supplementary analyses, the effect of pesticide use level could only be tested in OSR as hardly no insecticide treatments occurred in Cereal. The effect of TFI insecticide on AD was tested with linear models which performances were assessed with adjusted r-squared. The effect of TFI on CF was tested with linear mixed models (sampling session as random variable) and their performance assessed with marginal r-squared, i.e. the variance explained by fixed effects (see Nakagawa & Schielzeth, 2013).

For the three species, the relationship between CF (per sex) and AD of conspecifics (sex confounded) was evaluated in each habitat type with a Pearson's correlation coefficient.

All statistical analyses were run with R software version 3.1.1. (R Development Core Team, 2013). Linear Mixed Models were run with *lme* function of *nlme* package in R (Pinheiro et al., 2011). Tukey post-hoc tests for LMM were run with *lsmeans* function of *lsmeans* package in R (Lenth, 2016)

C. Results

a. Distribution and nutritional state in *P. cupreus*

Over the sampling season, 4,659 males and 6,182 females were caught. At the beginning of the experiment (week 13), catches were few and distributed equally among the three habitat types (p-value = 0.66 and 0.19 for males and females respectively) (Figure 5.1a). AD then gradually increased in crops from week 15 for both sexes (p-values = 0.007 for males and 0.05 for females) and became higher in OSR than in the other two habitat types from week 21 for males and from week 17 for females (Figure 5.1a). AD_M and AD_F were higher in OSR both before (p-values < 0.0001 for both sexes) and after crop harvest (p-values < 0.0001 for males and females).

There were a significant effect of the sampling week on the proportion of individuals caught in GFM (p-value = 0.03) with a significant difference between the week 13 (56.2 ± 8.3 % of individuals in GFM) and the week 36 (16.3 ± 7.57 %) (Tukey, p-value = 0.05) (see Appendix C). The presence of GFM had a negative impact on the AD in the adjacent crop in week 13 (p-value = 0.03) and a positive effect in week 38.

The peak of activity occurred during week 19 and week 21 with a total of 2,609 males and 2,650 females captured. For these two sampling sessions, CF was estimated for 178 males and 164 females (Appendix B). CF_M were higher than CF_F even if neither dry weight nor elytra length statistically differed among sexes (Table 5.1). Plots of dry weight against elytra length are presented in Appendix C. Habitat type significantly affected AD_M ($p = 0.001$) and AD_F ($p < 0.0001$), with abundances that were higher in OSR than in GFM but not in Cereal (Figure 5.2a). Habitat type also affected CF_F ($p = 0.001$, $n=164$) with higher CF_F values recorded in OSR than in Cereals or GFM (Figure 5.3a). The trend was similar for CF_M but not significant ($p = 0.07$, $n=178$) (Figure 5.3a). The presence of GFM adjacent to the crop did not affect AD_M or AD_F , neither in Cereal nor in OSR (Table 5.2) but it affected positively CF_M in Cereal and negatively CF_F in OSR (Table 5.2). TFI insecticide in OSR fields did not affect AD_M and AD_F but had a strong negative effect on CF_M and CF_F (Table 5.3). CF_M and AD (total conspecifics) were strongly negatively correlated in GFM and in Cereal but not in OSR. CF_F and AD were not correlated (Table 5.4).

b. Distribution and nutritional condition of *A. similata*

A total of 665 males and 1,055 females were caught during the experiment. At the beginning of the sampling period (weeks 13 and 15), AD_M and AD_F did not differ among habitat types (ANOVA, $p > 0.05$ for both sexes) but more individuals were caught in OSR from week 17 to week 34 both for males and females (p -values < 0.001 for each sampling session) (Figure 5.1b). The proportion of individual caught in GFM differed among sampling weeks (p -value = 0.03). We observed the highest proportion at the week 13 with 90.7 ± 6.2 % of individuals in GFM and a gradual decrease until week 23 (16.7 ± 16.7 %). Tukey HSD post hoc tests showed significant differences between the weeks 13 and 21 (p -value = 0.02) and between weeks 13 and 23 (p -value = 0.01). After harvest, the proportion of individuals in GFM increased (from 20.1 ± 16.1 % in week 30 to 60.2 ± 19.1 % in week 38) although these values were not significantly different to the values recorded during the other sampling weeks (see Appendix C). The presence of GFM had a positive impact on the AD in the adjacent crop post-harvest in week 30 (p -value = 0.003), week 32 (p -value = 0.02) and week 34 (p -value = 0.05).

The peak of AD in *A. similata* occurred between weeks 21 and week 23 where 629 individuals were caught (280 males and 349 females). CF was estimated for 80 males and 91 females (Appendix B) but only in OSR as only 3 males and 11 females were caught in Cereal and 1 male and 7 females in GFM. Elytra length and dry weight differed between sexes. Females were longer and fatter than males (Table 5.1) but CF_M was higher than CF_F (Table 5.1). Plots of dry weight and elytra length for each sex are given in Appendix D. During this period, AD_M and AD_F were unsurprisingly higher in OSR than in the other two habitat types, where they were close to zero in Cereal and GFM (Figure 5.2b). The presence of GFM close to OSR did not affect AD_M and AD_F in OSR, but had a negative effect on CF_M (p -value = 0.01, Table 5.2). TFI insecticides in OSR had no effect on AD_M and AD_F but had strong negative

effect on CF_M and CF_F (Table 5.3, p-value = 0.003 and p-value= 0.0003 respectively). Correlations between CF and AD in OSR were significant neither for males nor for females (Table 5.4).

c. Distribution and nutritional condition of *P. rufipes*

Over the sampling season, 1,650 males and 848 females were collected. AD_M and AD_F increased after harvest, i.e. from the beginning of August, and AD_M and AD_F were lower in GFM than in the two crop types (p-values < 0.001) (Figure 5.1c). Before harvest, AD values were very low and many individuals were caught in GFM (between $41.7 \pm 16.0\%$ in week 25 and $65 \pm 23.6\%$ in week 17, see Appendix C). After harvest, the proportion of individual caught in GFM was less important, we observed significant differences between weeks 17-30 (p-value = 0.004), weeks 17-32 (p-value = 0.005), weeks 17-36 (p-value = 0.05), weeks 19-30 (p-value = 0.02) and weeks 19-32 (p-value = 0.02). The presence of GFM had a positive impact on the AD in the adjacent crops in week 38 (p-value = 0.05)

The peak of AD occurred in week 34 and week 36 with a total of 665 individuals captured (290 males and 375 females). CF was estimated for 180 males and 194 females (Appendix B). Females were longer, fatter and had a higher CF than males (Table 5.1). The plots of dry weight and elytra length is given in Appendix E. Habitat type affected AD_F (p-value = 0.05, Figure 5.2c) with females caught more frequently in Cereal than in GFM (Figure 5.2c). CF_M and CF_F did not differ among habitat types (p-values = 0.31 and 0.97 respectively, Figure 5.3b). The effect of GFM on AD_M and AD_F in neighboring crops was close to be significant (Table 5.3). The adjacency of GFM affected positively CF_F and CF_M in OSR, although this was significant only for CF_F (Table 5.2). No effect of OSR TFI insecticides was detected on AD and CF (Table 5.3). CF_F and AD conspecifics were negatively correlated in Cereal and positively correlated in OSR (Table 5.4). CF_M and AD total conspecifics were negatively correlated in GFM (Table 5.4).

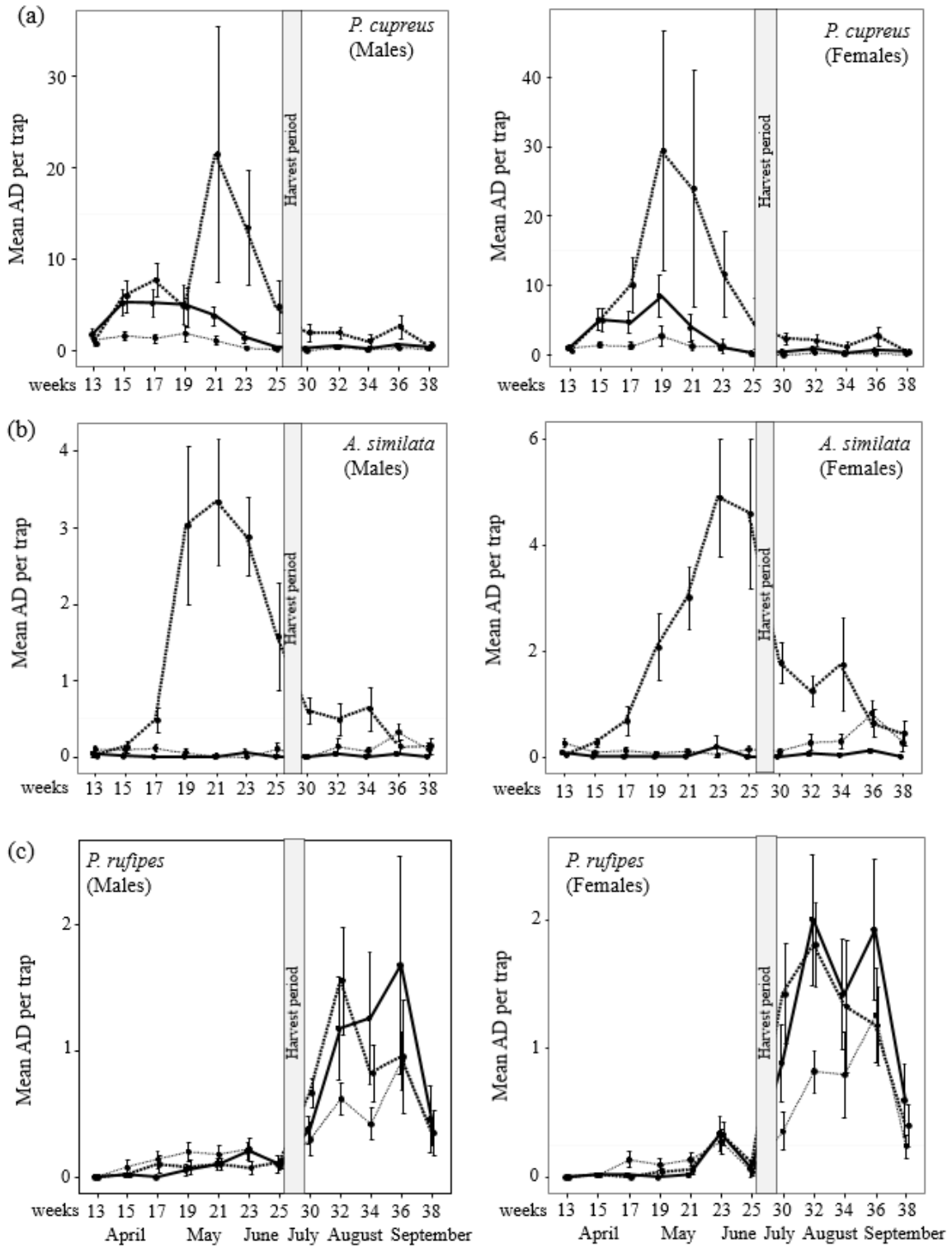


Figure 5.1 - Variations of mean activity density (AD) per trap (+/- SE) during sampling sessions for each habitat. a. *P. cupreus*, b. *A. similata* and c. *P. rufipes*. Legend of habitats: bold line: Cereal, bold dashed line: oilseed rape, thin dashed line: grass margin

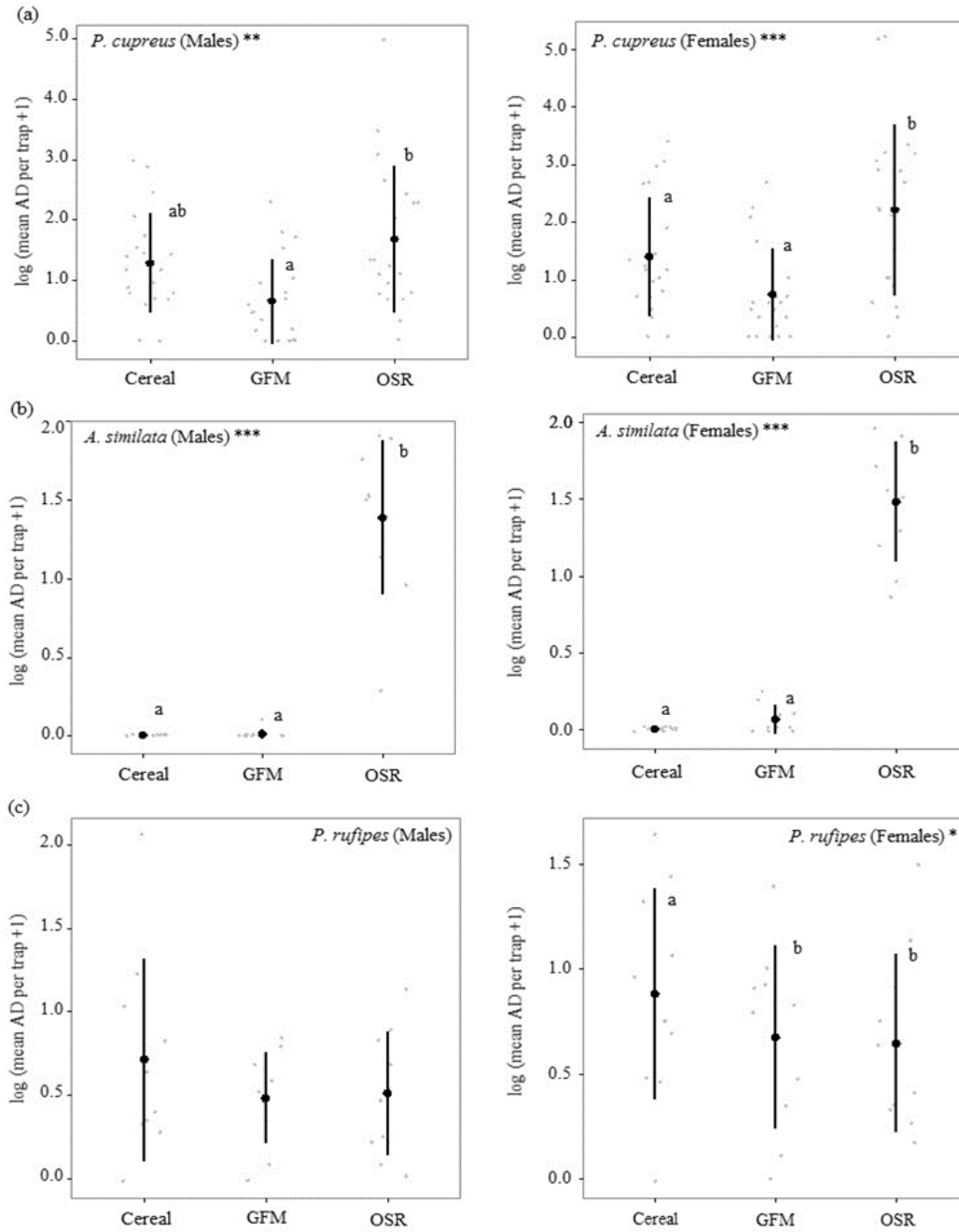


Figure 5.2 - Effect of habitat on the mean activity density (AD) per trap (log transformed) \pm SD for each species and sex during the peak of AD (two successive weeks, see material and methods). a. *P. cupreus*, b. *A. similata* and c. *P. rufipes*. Significant effects were marked with an asterisk near the name of species: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Dots gave the log(mean AD per trap + 1) for each replicate and for the two weeks selected. Results of Tukey HSD post hoc tests were given by little letters for each habitat.

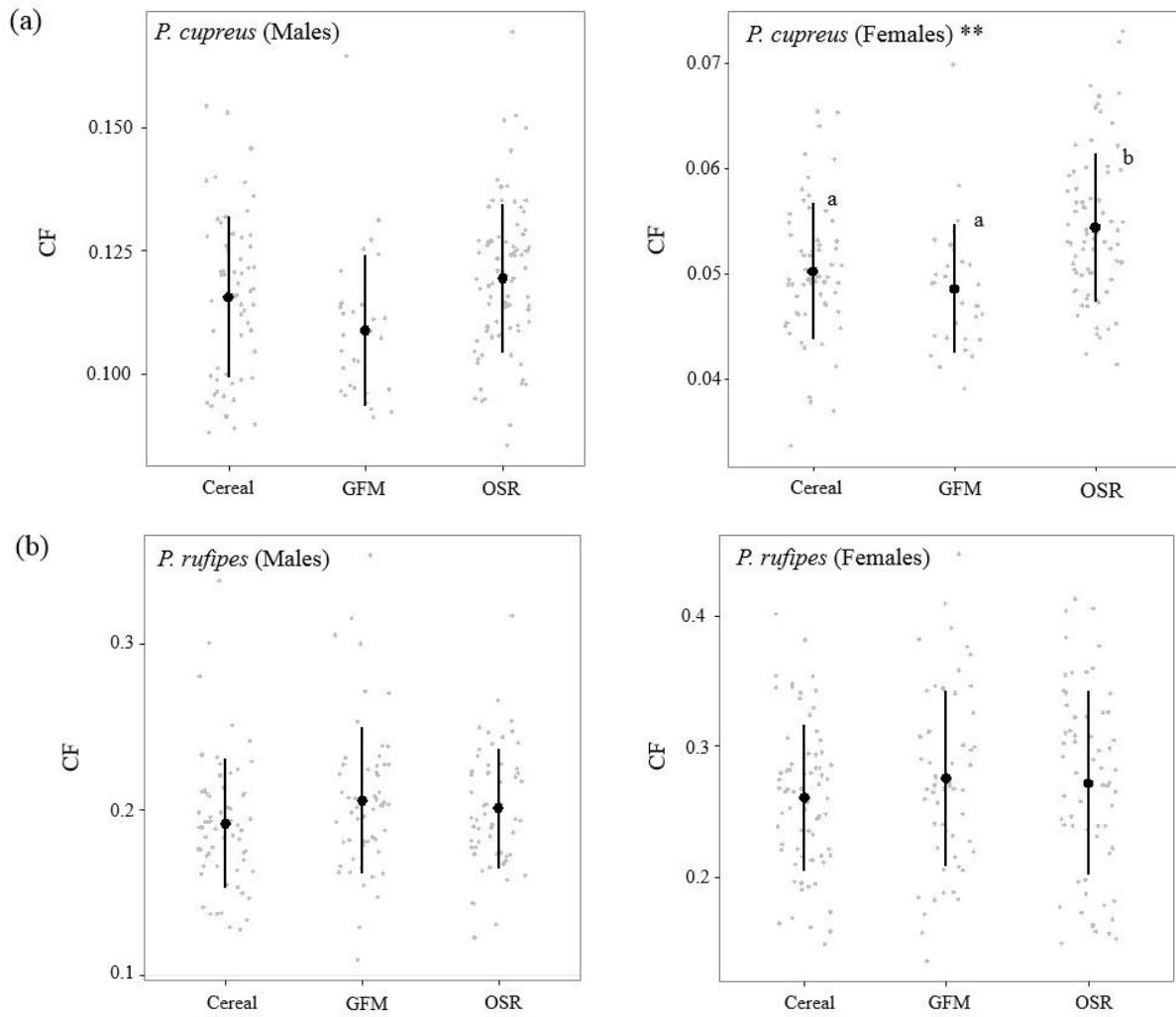


Figure 5.3 - Effect of habitat on the nutritional state (CF) (mean \pm SD) per species and sex. a. *P. cupreus*, b. *P. rufipes* during the peak of activity density (two successive weeks, see material and methods). Significant effects were marked with an asterisk near the name of species: *P < 0.05; **P < 0.01, *** P < 0.001. Dots represented the CF of each individual measured. Results of Tukey HSD post hoc tests were given by little letters for each habitat.

Table 5.1- Characteristics of studied carabid species all habitat type confounded: Means (\pm SD) of length, weight and nutritional state (CF) per sex and p-value of analysis of variance to see differences among sex. Significant models were printed in bold. N = number of individuals measured, M=males and Fem= Females.

Species	N		Elytra length (mm)			Dry weight (mg)			CF		
	M	Fem	M	Fem	P-value	M	Fem	P-value	M	Fem	P-value
<i>P. cupreus</i>	178	164	7.66 (0.27)	7.65 (0.32)	0.79	24.26 (3.97)	23.80 (4.33)	0.30	0.12 (0.02)	0.05 (0.01)	< 0.001
<i>A. similata</i>	80	91	6.11 (0.21)	6.21 (0.26)	0.01	12.69 (2.14)	14.50 (3.44)	< 0.001	0.08 (0.01)	0.04 (0.01)	< 0.001
<i>P. rufipes</i>	180	194	7.76 (0.59)	8.35 (0.57)	< 0.001	31.37 (7.97)	42.62 (12.26)	< 0.001	0.20 (0.04)	0.27 (0.06)	< 0.001

Table 5.2 - Results of mixed models for testing the presence of grass field margin (GFM) effect on mean activity density (AD) per trap (log transformed) and nutritional state (CF per individual). For *A. similata*, the effect of presence of GFM on AD and CF was studied only in oilseed rape (OSR) because there were not enough individuals in Cereal habitat. M = Males, Fem = Females.

Species & sex		Presence of GFM									
		Mean AD per trap					CF per individual				
		n	numDF	denDF	F-value	p-value	n	numDF	denDF	F-value	p-value
<i>P. cupreus</i> M	Cereal	20	1	8	1.58	0.24 (+)	63	1	12	4.81	0.05 (-)
	OSR	20	1	8	0.93	0.36 (-)	85	1	13	0.00	0.99 (+)
<i>P. cupreus</i> Fem	Cereal	20	1	8	0.02	0.90 (+)	61	1	10	0.47	0.51 (+)
	OSR	20	1	8	2.19	0.18 (-)	73	1	12	5.39	0.04 (-)
<i>A. similata</i> M	OSR	18	1	8	0.52	0.49 (-)	80	1	14	8.11	0.01 (-)
<i>A. similata</i> Fem	OSR	18	1	8	2.53	0.15 (-)	91	1	15	3.07	0.10 (-)
<i>P. rufipes</i> M	Cereal	20	1	8	3.23	0.11 (+)	64	1	14	0.93	0.35 (+)
	OSR	17	1	8	3.50	0.10 (+)	57	1	9	4.09	0.07 (+)
<i>P. rufipes</i> F	Cereal	20	1	8	3.38	0.10 (+)	73	1	13	0.29	0.60 (+)
	OSR	17	1	8	2.31	0.17 (+)	631	1	12	5.56	0.04 (+)

Table 5.3- Effect of Treatment Frequency Index of insecticide (TFI Insecticides) on mean activity density (AD) per trap (log transformed) per site and nutritional state (CF) per individual of carabids in OSR testing with linear models for AD and linear mixed models for CF (sampling date as random variable). Signs of effect were written in brackets. Significant models were printed in bold.

+ positive response, - negative response.

M = Males, F = Females.

Species		TFI Insecticides effect	
		Adjusted R ²	p-value
<i>P. cupreus</i>	AD _M	-0.05	0.85
	AD _F	-0.02	0.44
<i>A. similata</i>	AD _M	-0.03	0.49
	AD _F	0.12	0.08
<i>P. rufipes</i>	AD _M	-0.03	0.48
	AD _F	-0.02	0.43
		Marginal R ²	p-value
<i>P. cupreus</i>	CF _M	0.05	0.05 (-)
	CF _F	0.12	0.003 (-)
<i>A. similata</i>	CF _M	0.11	0.003 (-)
	CF _F	0.14	0.0003 (-)
<i>P. rufipes</i>	CF _M	0.04	0.12
	CF _F	0.009	0.48

Table 5.4 - Pearson correlation coefficients between mean AD per trap of species studied, and their nutritional state (CF) for each habitat. Significant models were printed in bold.

M = Males, F = Females

OSR = oilseed rape, GFM=grass margin

		AD total conspecifics
<i>P. cupreus</i> CF _M	Cereal	-0.39**
	OSR	-0.006
	GFM	-0.47**
<i>P. cupreus</i> CF _F	Cereal	-0.05
	OSR	0.07
	GFM	0.02
<i>A. similata</i> CF _M	OSR	0.04
<i>A. similata</i> CF _F	OSR	0.12
<i>P. rufipes</i> CF _M	Cereal	-0.08
	OSR	-0.04
	GFM	-0.26*
<i>P. rufipes</i> CF _F	Cereal	-0.25*
	OSR	0.42*
	GFM	0.07

D. Discussion

This study shows that crop type and management as well as the vicinity of grass margins affect the abundance and the nutritional state of three abundant seed-eating carabid species which differ in their activity period, environmental requirements and overwintering stages individuals. It also shows that assessing the condition factor of individuals can bring useful additional information to decipher the functional response of organisms to the dynamic spatial distribution of habitat quality.

a. The importance of oilseed rape within the agricultural mosaic of habitats

Our results suggest that oilseed rape is a crop of prime importance in the functioning of the two spring breeding carabid species we studied. First, abundances of these two species were higher in oilseed rape than in the other two habitat types. *A. similata* occurred almost solely in oilseed rape, a clear habitat preference already reported in previous studies (Langmaack et al., 2001; Brooks et al., 2008; Eyre et al., 2013; Labruyere et al., 2016a). It was more surprising to detect a similar habitat preference in *P. cupreus*, as this species is often described as a habitat generalist (Lövei et al., 2006). Second, we show that the nutritional state of *P. cupreus* was higher in oilseed rape than in the other two habitats, indicating a higher habitat quality for this species. We suspect that it is also probably the case for *A. similata* but this could not be tested as too few individuals were collected in Cereal and GFM to allow a comparison with oilseed rape. Finally, unlike in cereals and in grass margins, the abundance and the nutritional status of the two species were positively correlated which suggests that there is little or no food limitation in oilseed rape during spring whereas during the same period, food appears limited in cereals and grass margins. The phenology of winter oilseed rape in springtime and the absence of agricultural operations at this time of the year would thus appear to offer conditions that match the ecological requirements of the two spring breeding species (Holland & Luff, 2000). In our study, OSR fields were not disturbed during the peak of activity of the two spring breeding species, a fact that could support this hypothesis. In addition, the evidence that individuals exhibited higher nutritional state in oilseed rape suggests that this habitat preference could also be driven by a high level food availability in this crop in spring, as suggested in the literature (Langmaack et al., 2001; Haschek et al., 2012). Prey items are indeed numerous and abundant in oilseed rape in spring, with for example agricultural pests such as the pollen beetle *Meligethes aeneus* (Haschek et al., 2012) or the brassica pod midge *Dasineura brassicae* (Schlein and Büchs, 2004). The fact that the quantity and frequency of insecticides used in oilseed rape strongly impacted the nutritional state of individuals in *P. cupreus* and *A. similata* supports this view, as the use of insecticide reduced prey abundance. However, it is also possible that insecticides directly affect the behavior of carabids, with a stress that could result in individuals moving more (higher activity-density) and eat less (lower CF).

As CF is positively correlated to the number of mature oocytes in carabids (Haschek et al., 2012), the higher nutritional state of females *P. cupreus* that was observed in oilseed rape compared to cereals can lead us to hypothesize that this species lays more eggs in oilseed rape than in the other two habitat types. One may thus expect higher levels of adult emergence and activity-density the following year in fields where oilseed rape was grown the previous year. Such mechanism could explain the higher abundances of *P. cupreus* in fields previously grown with oilseed rape, as detected in a recent large-scale survey (Marrec et al., 2015). In our local sites, the cereal crops that had oilseed rape as a preceding crop did not harbor higher abundances of *P. cupreus* or *A. similata*. However, the number of fields under study here was low. In addition, tillage operations taking place in the autumn may have caused larval and adult mortality, as already evidenced for *P. cupreus* (Holland & Reynolds, 2003).

In contrast, for the autumn breeder *P. rufipes* which was active after crop harvest, oilseed rape was neither a better nor a worse habitat than cereals or grass margins (AD of females was in fact marginally higher in cereals). This is possibly because of less suitable microclimatic conditions (no crop cover) but probably also because of the different mechanical operations i.e. stubble cultivation and tillage that occurred after crop harvest (Vasseur et al., 2013). The variety of farming interventions in the different crop fields after harvest could explain the important variability in the catches of *P. rufipes* in the crops. The nutritional state of individuals was not higher in oilseed rape, although the positive relationship between CF and AD in females would suggest that food was probably not scarce after oilseed rape harvest.

b. The role of grassy field margins

As could be expected, the use of grassy field margins varied in time and according to the life cycle and the ecological requirements of the three species. Grassy field margins were used by *A. similata* at the beginning of its activity in early spring, suggesting that some adults emerged in the perennial habitat and rapidly colonized the adjacent oilseed rape crops (see Appendix C). After crop harvest, the presence of field margins increased the abundance of *A. similata* in the adjacent field and from late August, the species was mostly found in margins, perhaps for hibernation, as this species was identified as field margin species (Saska et al., 2007). This pattern was less clear for *P. cupreus*, although it was more abundant in margins than in adjacent crops at the very beginning of the experiment and benefited from the adjacency of grass margins in September. These results suggest a degree of species redistribution over time (i.e. habitat complementation) between crops and the adjacent semi-natural habitat for the two spring-breeding species, clearly more pronounced for *A. similata*. However, confirming this hypothesis would require to monitor individual movements between the two habitats using direction traps (Burel et al., 2013; Macfayden & Muller, 2013). Grassy field margins were also preferentially used by the few caught individuals of the autumn breeder *P. rufipes*, before its peak of activity during the crop growing season (see Appendix C).

Our hypothesis was that during the peak of activity, the presence of grassy field margins may enhance the abundance or nutritional state of the three carabids species in the adjacent crop, for example by providing refuge from disturbances resulting from agricultural operations (Asteraki et al., 1995) or alternative trophic resource (Zangger et al., 1994). We found only limited evidence of such a positive effect for the two spring breeding species, as clearly oilseed rape, and to a lesser cereals, provided suitable habitats for the two species. Conversely, grass margins sheltered a substantial amount of the autumn breeder *P. rufipes* during its peak of activity and one can hypothesize that this species used the margin as a refuge during the mechanical operations taking place in the adjacent field and possibly as an overwintering site (Wallin, 1988a). A positive signal of the presence of GFM on the nutritional state of *P. rufipes* was detected, especially in individuals caught in neighboring oilseed rape crops. This would suggest that the grassy field margin could also provide food resources for this species after crop harvest and during the tillage period. Zangger et al. (1994) reported a similar trend, with higher nutritional state of carabids in cereals when the crop was subdivided by strips of weeds.

Our results thus highlight the fact that grass margins are important habitats for carabids but that their effects are time-dependent (life cycle of individual carabid species, phenology of vegetation in the different habitats of the mosaics). Assessing the effect of grass margins on the nutritional status of individuals across the whole activity period of the individual carabid species could yield additional information on their effective role in the maintenance of carabid populations in agroecosystems.

c. Conclusion

This study provides evidence that the spatio-temporal distribution of habitat quality is a key driver of the distribution and nutritional condition of organisms living in shifting mosaics and highlights the importance of complementation and spillover processes in the functioning of populations. In agroecosystems, these processes can occur at a variety of spatial scales, depending on the dispersal capacity of organisms, including the fine spatial scale of habitat adjacency for arthropods such as carabids. As a consequence, particular attention should be paid to the spatial distribution of cropping systems at various spatial scales if we are to enhance populations of organisms of benefit to agriculture.

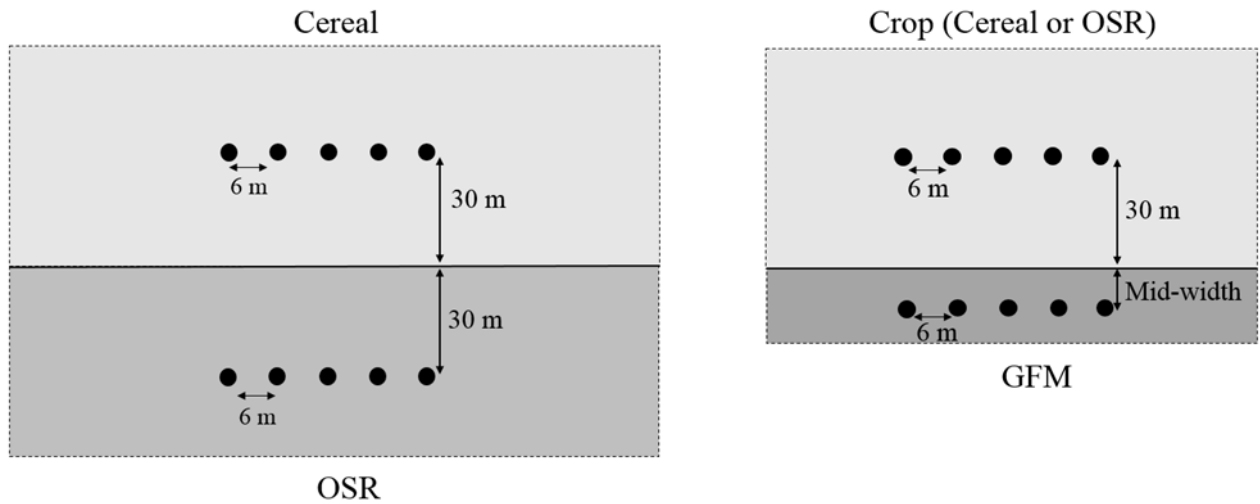
E. Acknowledgements

We would like to thank the farmers of Fenay and of the experimental farm Dijon-Epoisses for allowing us to perform carabid sampling in their fields, Luc Biju-Duval for TFI datas, Cyrille Auguste and Chantal Ducourtieux for their assistance in the field and the two anonymous reviewers for their useful suggestions to improve an earlier version of the manuscript. This analysis was developed in the scope of the project ANR-12-AGRO-0006 "Predictive Ecological Engineering for Landscape Ecosystem

Services and Sustainability" (PEERLESS). Sarah Labruyere benefited from a PhD studentship funded by the French Ministry of Research.

F. Annexes

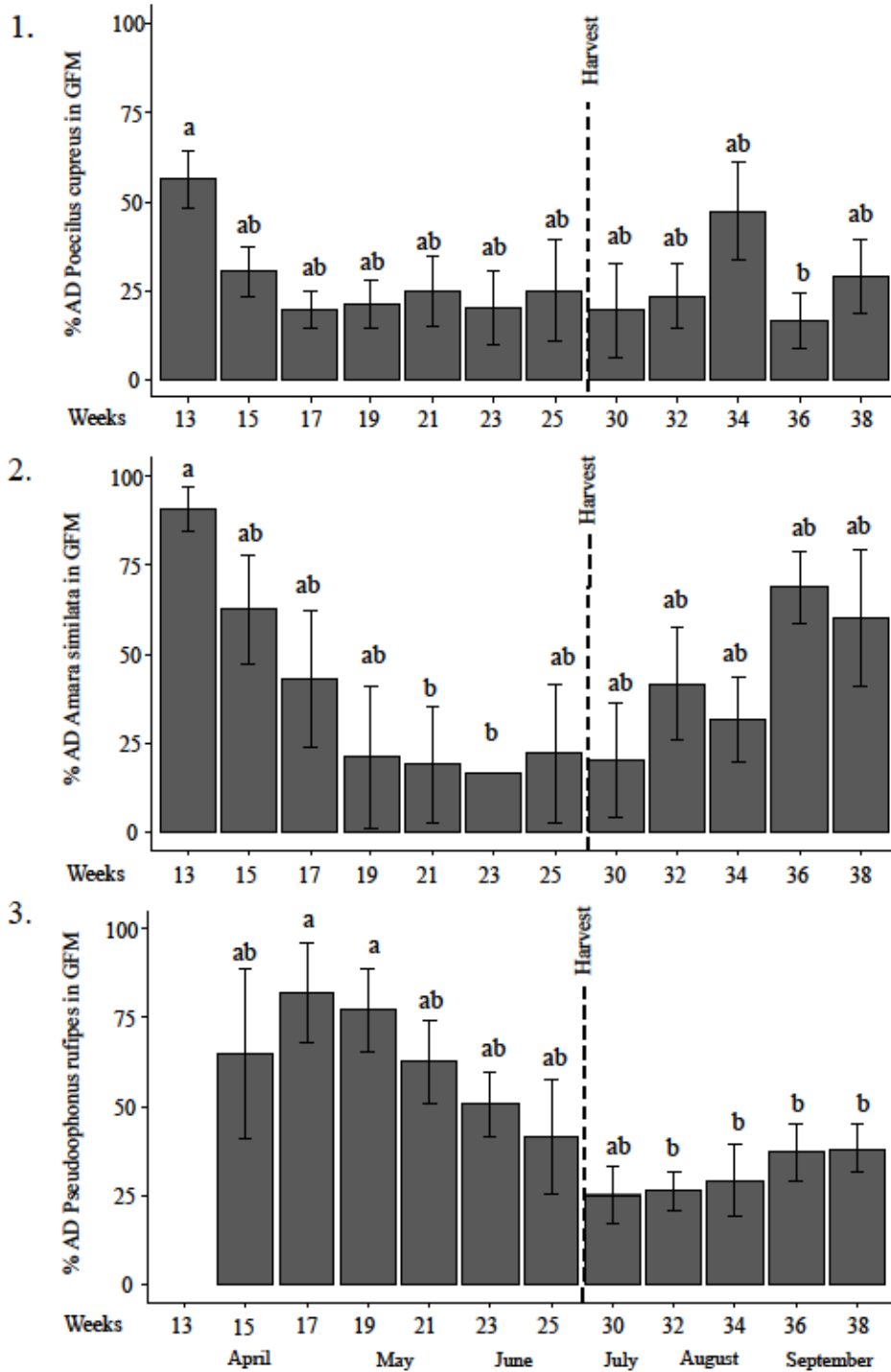
Appendix A - Field sampling design with and carabid sampling of the study. There were five replicates of three types of habitat pairs (local sites). In each habitat type, carabids were sampled using 5 pitfall traps. OSR = Oilseed rape, GFM= grass margin



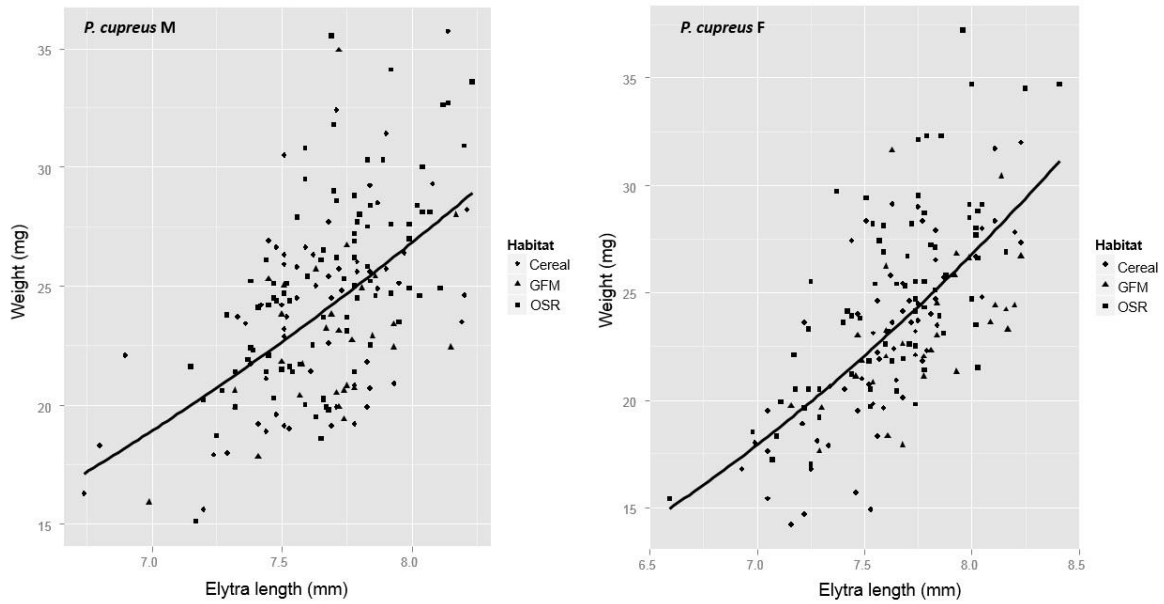
Appendix B - Number of individuals of carabid beetles measured for the nutritional state (CF). The number in brackets specifies the number of local sites (max =5) in which a species' sex was present. M = Males, F = Females.

Species	<i>P. cupreus</i>			<i>A. similata</i>			<i>P. rufipes</i>		
	19	21	Total	21	23	Total	34	36	Total
Habitat (Adjacent Habitat)									
Cereal (OSR)									
M	13 (3)	10 (2)	23 (3)	0	0	0	10 (3)	15 (4)	25 (4)
F	13 (3)	10 (2)	23 (3)	0	0	0	14 (4)	19 (4)	33 (4)
Cereal (GFM)									
M	18 (5)	22 (5)	40 (5)	0	0	0	20 (5)	19 (5)	39 (5)
F	20 (4)	18 (4)	38 (4)	0	0	0	21 (4)	19 (4)	40 (5)
OSR (Cereal)									
M	25 (5)	20 (4)	45 (5)	22(5)	15 (3)	37 (5)	8 (3)	4 (2)	12 (4)
F	20 (4)	18 (4)	38 (4)	26 (5)	15 (3)	41 (5)	11 (3)	10 (3)	21 (5)
OSR (GFM)									
M	25 (4)	15 (3)	40 (4)	20 (4)	23 (5)	43 (5)	23 (4)	22 (3)	45 (5)
F	24 (4)	10 (3)	34 (5)	25 (5)	25 (5)	50 (5)	17 (4)	25 (5)	42 (5)
GFM (Cereal)									
M	15 (2)	5 (1)	20 (2)	0	0	0	14 (4)	14 (5)	28 (5)
F	16 (2)	4 (1)	20 (2)	0	0	0	15 (4)	14 (3)	29 (5)
GFM (OSR)									
M	7 (1)	3 (1)	10 (1)	0	0	0	6 (3)	25 (4)	31 (4)
F	10 (1)	0	10 (1)	0	0	0	10 (2)	19 (3)	29 (4)

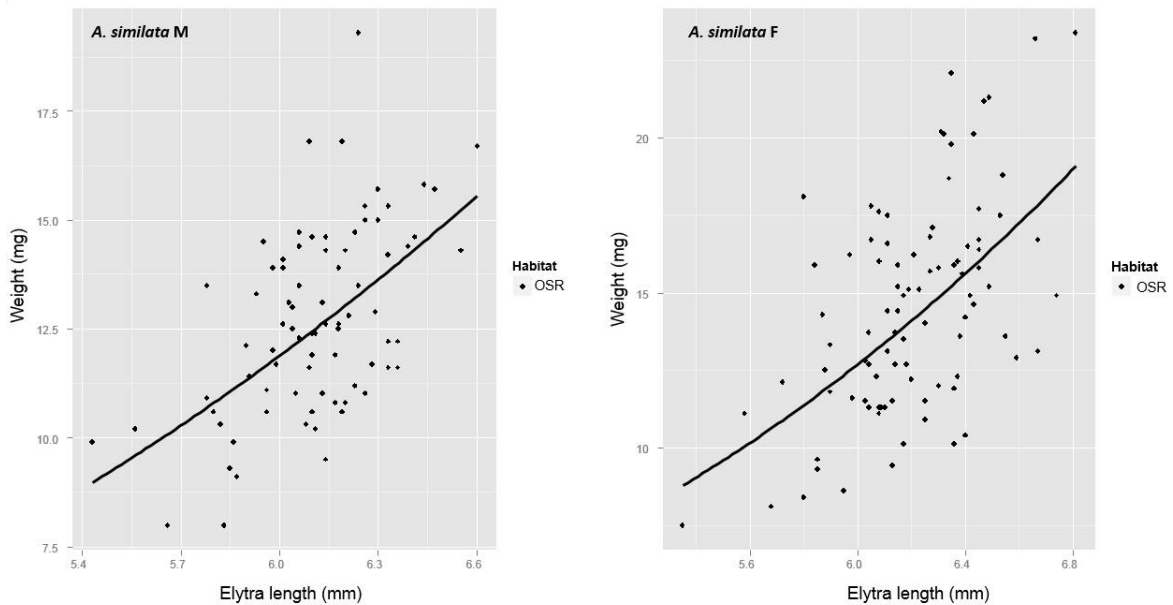
Appendix C - Percentage of activity density (AD) (mean \pm SE) in grass margins (GFM) during sampling sessions for each species (ratio between AD in GFM and total catches (Crop + GFM) in habitat pairs) all sex confounded. 1: *Poecilus cupreus*; 2. *Amara similata*; 3. *Pseudophonus rufipes*. Letters indicate significant differences between sampling weeks identified with multi comparison tests (Tukey post hoc tests).



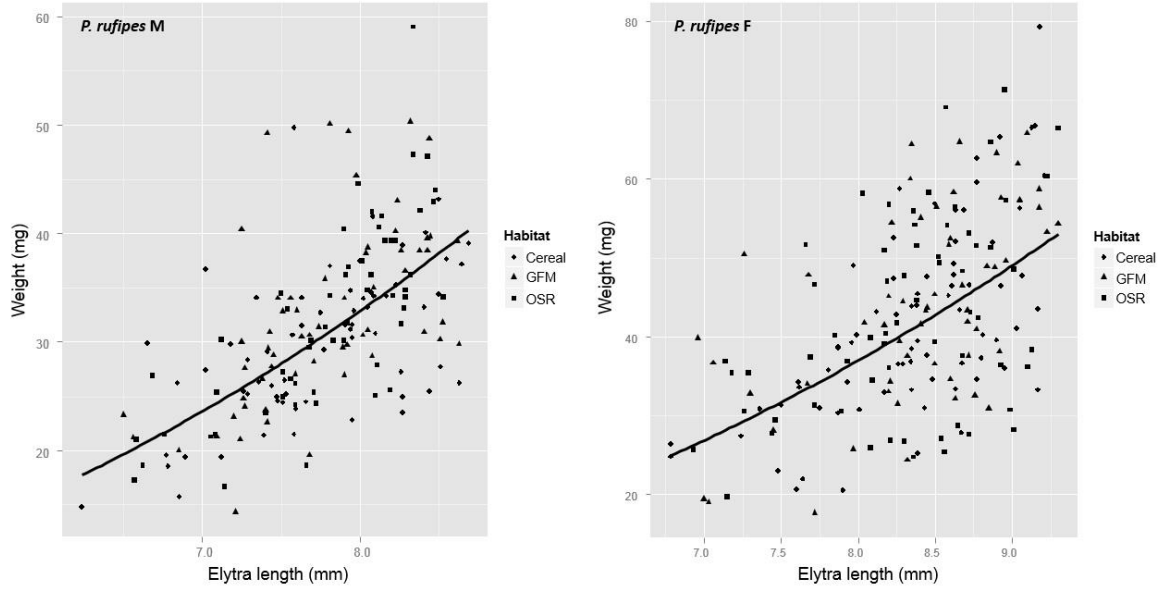
Appendix D- Plots of dry weight W (mg) versus elytra length L (mm) of *Poecilus cupreus* for each sex and their power regression curve for calculation of condition factor (see material and methods). Each point is noted by the type of habitat (Cereal, oilseed rape (OSR), grass margin (GFM)). M=males, F=females. The power regression curve formula were $W=0.1152*L^{2.6216}$, $R^2=0.32$ for males and $W=0.0512*L^{3.0106}$, $R^2=0.47$ for females).



Appendix E - Plots of dry weight W (mg) versus elytra length L (mm) of *Amara similata* for each sex and their power regression curve for calculation of condition factor (see material and methods). Each point is noted by the type of habitat (Cereal, oilseed rape (OSR), grass margin (GFM)). M=males, F=females. The power regression curves formula were $W=0.0767*L^{2.8151}$, $R^2=0.32$ for males and $W=0.0389*L^{3.2302}$, $R^2=0.32$ for females.



Appendix F - Plots of dry weight W (mg) versus elytra length L (mm) of *Pseudoophonus rufipes* for each sex and their power regression curve for calculation of condition factor (see material and methods). Each point is noted by the type of habitat (Cereal, oilseed rape (OSR), grass margin (GFM)). M=males, F=females. The power regression curve formula were: $W=0.1951*L^{2.4658}$, $R^2=0.44$ for males and $W=0.2602*L^{2.3843}$, $R^2=0.31$ for females.



3. Conclusion du chapitre

Les résultats principaux de ce chapitre sont les suivants :

- Le colza d'hiver constitue un habitat de qualité élevée notamment pour les espèces printanières *P. cupreus* et *A. similata* avec une activité densité plus forte ainsi qu'un statut nutritionnel plus élevé.
- Pour *P. rufipes*, le colza n'est pas forcément de meilleure qualité que les parcelles de céréales ou les bordures pérennes.
- L'IFT insecticides des parcelles de colza a un effet fortement négatif seulement sur le CF et non sur l'AD des espèces printanières. Ceci peut être interprété par le fait qu'il y a moins de proies animales disponibles au sein de ce type de culture.
- La présence de bordure pérenne a un faible effet sur l'activité densité et le statut nutritionnel des carabes. Cet habitat semi-naturel a un effet positif seulement pour *P. rufipes* lorsque celle-ci est adjacente à une parcelle de colza, ce qui peut être dû au fait que cette espèce est active après la récolte des cultures, la bordure pérenne pouvant jouer un rôle d'approvisionnement en proies. Pour les espèces printanières, au contraire, des signaux négatifs de la présence de la bordure sur le CF ont été détectés. Cela peut être interprété par le fait que les proies (possiblement animales) se concentreraient davantage dans les bordures.
- L'absence d'effet de la présence de la bordure pérenne sur la qualité d'habitat peut être liée à la période de l'année culturale. En effet, lorsque les cultures sont récoltées, il est possible que la bordure pérenne ait un rôle en approvisionnement des proies cela a été détecté pour *P. rufipes*.
- Cette étude a mis en lumière des possibles processus de complémentation et de spillover entre les cultures et la bordure pérenne notamment chez *A. similata* et *P. rufipes* où leur proportion d'individus au sein de l'habitat semi-naturel est plus importante pendant certaines périodes de l'année, mais des mesures de flux entre ces éléments sont nécessaires pour pouvoir appuyer cette hypothèse.

Chapitre VI : Fonctionnement spatio-temporel des 3 espèces de carabes dans les paires d'habitats

1. Introduction au chapitre

La distribution de carabes dans les mosaïques agricoles reflète la dynamique spatio-temporelle des cultures et des habitats semi-naturels (Thomas et al., 1998 ; 2001; Holland et al., 2009; Vasseur et al., 2013). En effet, au cours d'une année culturale, les carabes sont capables d'utiliser plusieurs habitats au sein de la mosaïque agricole (Holland et al., 2005), ce qui suggère alors des flux d'individus entre ces habitats. Ainsi, les processus de complémentation entre la culture et l'habitat adjacent peuvent être observés. Les processus de complémentation ou de spillover, peuvent se faire entre deux cultures (Vasseur, 2012), mais cela a été le plus souvent étudié entre une culture et l'habitat semi-naturel adjacent (Tscharntke et al., 2005 ; Rand et al., 2006). Au cours du chapitre précédent, nous avons pu voir que les espèces *A. similata* et *P. rufipes* utiliseraient majoritairement la bordure pérenne à certaines périodes de l'année, ce qui laisserait sous-entendre que ce processus de complémentation existe, et qu'il y aurait, à une période donnée, une redistribution des individus au sein de l'habitat adjacent.

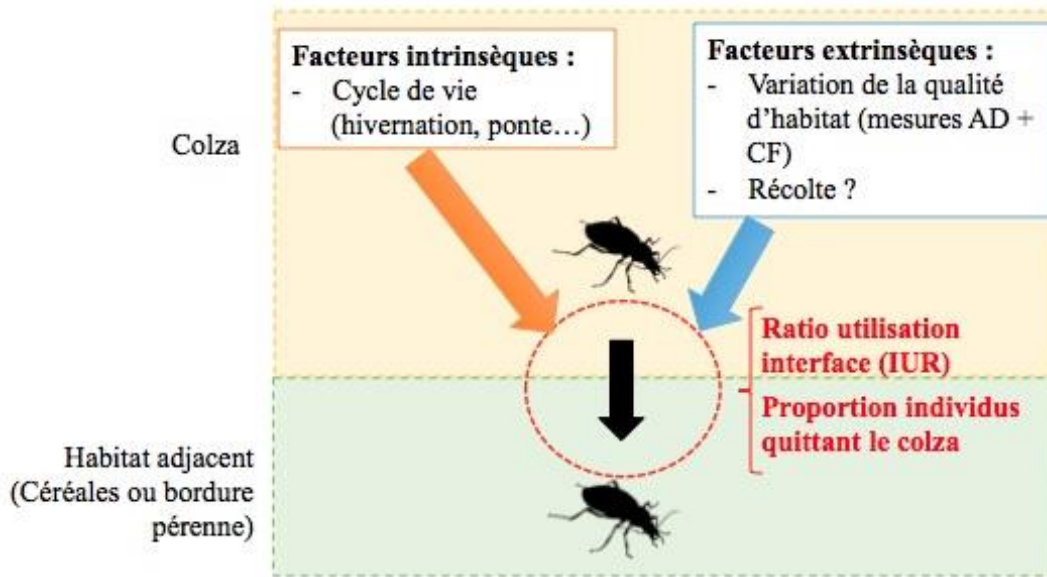
Cependant, les déterminants liés à ces flux sont assez méconnus. On suppose ici qu'un carabe quitte une culture s'il perçoit une diminution de la qualité d'habitat via une baisse de proies potentielles ou lors de perturbations agricoles. Le changement d'habitat au cours de l'année culturale peut être également dû à des raisons liées au cycle de vie des espèces, les habitats semi-naturels au voisinage des cultures pouvant jouer un rôle important pour la ponte ou l'hivernation (Landis et al., 2000; Pfiffner & Luka, 2000).

L'objectif de cet article est d'étudier le fonctionnement spatio-temporel des trois espèces de carabes (*Poecilus cupreus*, *Amara similata* et *Pseudoophonus rufipes*) dans les paires d'habitats. Ici, nous nous focalisons sur les paires d'habitats ayant du colza (colza/céréales et colza/bordures pérennes) car ce type de culture a été démontré comme important pour les espèces étudiées avec une bonne qualité d'habitat (Chapitres II et V).

Le fonctionnement est analysé à partir de quatre indicateurs estimés à différentes périodes : i) l'activité densité, ii) le statut nutritionnel des individus capturés (via le condition factor, utilisé au chapitre précédent), iii) l'utilisation de l'interface par rapport au colza pour voir à quel moment de l'année les individus sont davantage dans la culture ou au niveau de l'interface, iv) la proportion d'individus sortant du colza vers l'habitat adjacent.

Avec ces indicateurs mesurés dans le temps, nous tenterons de répondre aux questions suivantes :

- La proportion de carabes quittant le colza est-elle liée à la variation de la qualité de l'habitat (diminution de la disponibilité des proies ou abondance) ou à la récolte?
- Comment la perception des trois types d'habitat diffère-t-elle entre espèces?
- A quel moment de l'année les carabes utilisent-ils l'interface ? Est-ce que les bordures pérennes fournissent des refuges préférentiels après la récolte ou bien un lieu d'hivernation ?



Cette étude fait l'objet d'un article en préparation, prochainement soumis dans *Agricultural and Forest Entomology*.

2. Article 3

Annual variation of oilseed rape habitat quality and role of grassy field margins for seed eating carabids in arable mosaics

Sarah Labruyere, Sandrine Petit, Benoit Ricci

Agroécologie, AgroSup Dijon, INRA, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

Manuscrit en preparation pour *Agricultural and Forest Entomology*

Abstract

1. Weed seed predation by carabids is an ecosystem service that might partly substitute chemical weed control in agriculture. Promoting this service requires to better understand the spatio-temporal distribution of carabid species in order to develop landscape management guidelines.

2. In this study, we focused on the analysis of the spatio-temporal dynamics of three abundant seed-eating carabid species (*Poecilus cupreus*, *Amara similata*, *Pseudoophonus rufipes*) in oilseed rape and its adjacent habitat with two modalities, crop vs non-crop. We analyzed the temporal variation of four indicators: activity density, nutritional state, the use of interface with the adjacent habitat and the proportion of carabids leaving oilseed rape crops measured with directional traps.

3. For spring breeding species, OSR habitat quality (abundance and nutritional state) decreased after harvest, a period related to decrease of prey abundance and the end of life cycle. We detected a tendency of output movement from oilseed rape crop to the adjacent habitat after harvest, but not a strong movement. The presence of grassy field margins influenced the spatio-temporal functioning of *P. rufipes* and *A. similata* suggesting spillover processes for these two species. Conversely, *P. cupreus* dynamics was not affected by the presence of grassy field margin which could indicate that this species can complete its lifecycle in oilseed rape fields.

4. Measuring four complementary indicators gave a more thorough understanding of the perception of local and adjacent habitats by carabids, a prerequisite for the identification of landscape configurations that would enhance the abundance of these natural enemies within cultivated crops.

Keywords: Carabidae, habitat quality, activity density, condition factor, habitat adjacency, grassy field margin, oilseed rape

A. Introduction

In agricultural landscapes, biodiversity supports ecosystem services that are key to agriculture, such as the biological control of crop pests (Zhang et al., 2007). Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) are considered as important contributors to the regulation of animal pests and weeds (Thiele, 1977; Kromp, 1999; Bohan et al., 2011). The level of the regulation service delivered by carabids depends on their abundance in crops during critical periods. Understanding the drivers of the spatio-temporal distribution of carabids is thus of prime importance for enhancing pest control in agricultural landscapes (Thomas et al., 2001; Holland et al., 2005).

The spatial distribution of carabids within agricultural mosaics has been investigated by pitfall trapping by several authors. These studies often reveal distributions that are spatially heterogeneous among and within crop fields (Thomas et al., 2001; Holland et al., 2004; 2005; 2007). This distribution reflects spatial variations in crop cover, microclimate (Honěk & Jarosik, 2000; Holland & Luff, 2000) as well as differences in cropping systems, e.g. differences in tillage regime or pesticide use (Holland & Luff, 2000; Thorbek & Blide, 2004; Hatten et al., 2007; Trichard et al., 2014). The presence of adjacent non-crop habitat (grassy field margins, wildflower strips or beetle banks) can enhance total carabid abundance within the crop (Lys & Nentwig, 1992; Hof & Bright, 2010). An additional driver of carabid distribution is prey availability, as it is often considered that food is a limiting factor for carabids (Bonmmarco, 1998). Carabids can aggregate in places where trophic resources are high (Thomas et al., 2002; Diehl et al., 2012) and recent uses of methods to assess the nutritional state of individuals (Knapp & Kanppovà, 2013; Haschek et al., 2012) have indeed suggested that there are differences in prey availability between crop types (Labruyere et al., 2016b) and between crops and semi-natural habitats such as flower strips (Zangger et al., 1994). The presence of an adjacent no-crop habitat may enhance the nutritional state of individuals within the crop (Zangger et al., 1994; Labruyere et al., 2016b).

The infra-annual variation in the spatial distribution of carabids within agricultural mosaics is less documented but nevertheless of prime importance given the highly dynamic nature of agricultural mosaics. Progressive changes in crop phenology and the succession of crop covers and agricultural operations over the period of carabid activity can lead to the redistribution of individuals between crop types (Holland et al., 2004; 2005) or between crops and adjacent semi-natural habitats (Thomas et al., 1997; 2001). These spillovers (Rand et al., 2006) could be a direct response to perturbation (e.g. crop harvest) or reflect that some species require complementation/supplementation between habitats within the mosaics, e.g. to complete their life cycle (Wissinger, 1997). Here, a direct assessment of individual movements (e.g. directional trapping) over time between crop types or between crops and adjacent non-crop habitats is expected to provide more precise insights on the population dynamics of different carabid species in arable mosaics (Burel et al., 2013; Macfayden & Muller, 2013).

In this study, we analysed the spatio-temporal dynamics of three seed-eating carabid species (*Poecilus cupreus*, *Amara similata*, *Pseudoophonus rufipes*) during an entire cropping season. Populations were monitored in winter oilseed rape fields, bordered by two habitat types: either a crop (winter cereal fields) or a non-crop habitat (grassy field margins). The spatio-temporal dynamics of each species was assessed using the variation in time of four indicators : i) activity-density and ii) nutritional state in oilseed rape iii) relative use of the interface between oilseed rape and the adjacent habitat type, and iv) proportion of individuals leaving oilseed rape fields. Our expectations were that (i) the temporal variation of OSR quality during the season (changes in prey availability, crop harvest) would lead to the redistribution of individuals in adjacent habitats and (ii) the presence of grassy field margins adjacent to the crop could possibly provide preferential refuges as well as overwintering site.

B. Materials and methods

a. Study sites and agricultural practices

The study area is an arable plain located 15 km south east of Dijon, Burgundy, France (47°32'N, 05°02'E). Arable crops covered c.a. 70% of the total area, where oilseed rape (*Brassica napus* L.), winter wheat (*Triticum aestivum* L.), and winter barley (*Hordeum vulgare* L.) was the typical crop rotation. Non crop habitats were mostly grassy field margins; other land-use types were woods (17%) and urban areas (12.4%). We focused our study in winter oilseed rape (thereafter OSR) and two kinds of adjacent habitat: winter cereals (thereafter Cereal) or the dominant perennial habitat type, grassy field margins (thereafter GFM). We selected five replicates of each combinations of adjacent habitats, namely OSR next to Cereal (OSR/Cereal) and OSR next to GFM (OSR/GFM), leading to a total of 10 pairs of habitats (thereafter 'local sites').

The ten OSR fields were sown between August 22nd and August 31st 2013 and harvested between June 19th and July 15th 2014. Stubble cultivation was conducted for seven fields between July 18th and September 5th 2014. Tillage was conducted between August 17th and September 9th 2014 and superficial harrowing was conducted between August 19th and September 18th, once (five crops) or twice (two crops). There was one organic field and the other nine OSR fields were sprayed with insecticides.

Cereal fields (four winter wheat crops and one winter barley crop) were sown between September 4th and October 19st 2013 and harvested between June 20th and July 18th 2014. Stubble cultivation was conducted after harvest (between July 15th and August 5th 2014) and tillage operations (deep ploughing followed by harrowing) were conducted between August 1st and August 25th 2014 except in two fields where farmers sown directly. For three fields, superficial harrowing was conducted after tillage (August 18th – September 18th 2014), once (one field) or twice (two fields). One out of five fields was sprayed with insecticides.

GFM were perennial field borders dominated by Poaceae and were between 5 and 10 m wide. The grass was cut once around the pitfall traps during the experiment on May 13th for two GFM or July 6th for three GFM. No pesticides were applied in this habitat.

b. Carabid sampling

Carabid sampling was made by pitfall traps, which were plastic containers of 8.5 cm depth and 6 cm diameter, filled with 100 ml of a mixture of anti-freeze and salted water and protected from the rain by plastic roofs above the traps on 10 cm legs. In each field, five traps were placed in a row 6 m apart and 30 m away from the field border. At the interface between two habitat types, three pitfall traps were placed, each separated by about 8 m (Figure 6.1).

Movements of ground beetles were studied in the interface with directional traps, which consisted of two Plexiglas plates (1 x 50 x 100 cm) perpendicularly joined to a third plate measuring 1 x 50 x 150 cm to form a "Z" shape (3.5 m of interception). Directional traps were buried at least 10 cm in the soil, at the border between the two habitats. One pitfall traps was placed on each side at the corner between two plates. Two directional traps were placed at each interfaces and spaced approximately 6 m between them (Figure 6.1). Traps were filled with the same solution as for single pitfall traps (see above). For practical reasons, it was not possible to protect these traps from the rain, but no trap overflowed during any sampling session.

Carabids were sampled fortnightly between March 27th and September 23rd 2014, leading to 15 sessions consisting each one in a 7 days-long sampling period. During crop harvest (from June 19th to July 18th), sampling within crops was not possible, but sampling in GFM and at interfaces between adjacent habitats was done. Collected beetles were identified according to Jeannel (1942) and Roger et al. (2010). Individuals were sexed according to the form of the front tibia (Lindroth, 1945), stored in 70% ethanol, and preserved in a freezer.

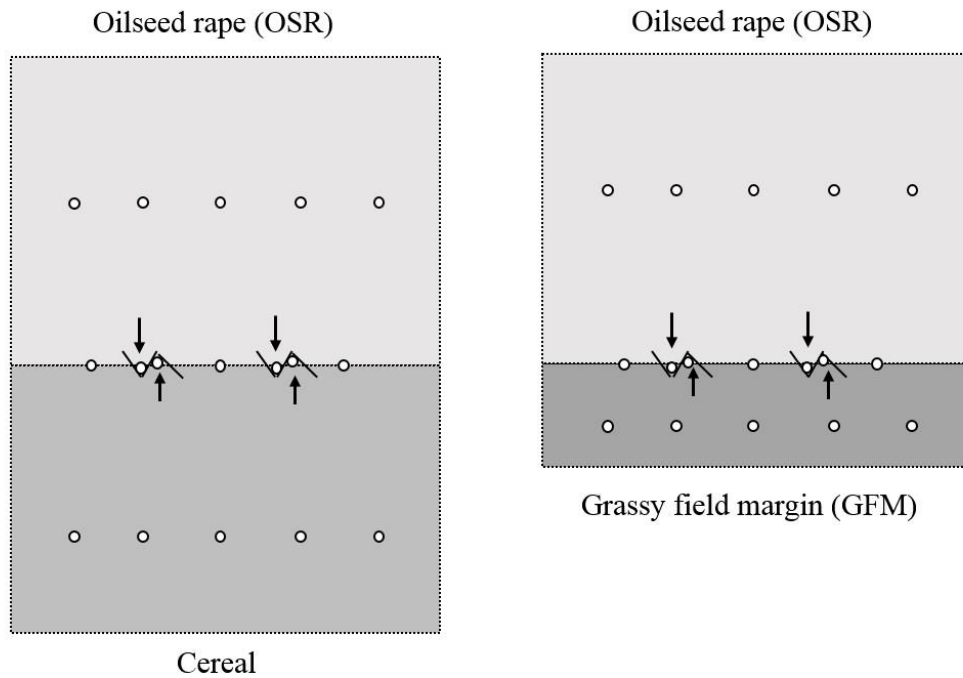


Figure 6.1 - Sampling design. Black circles represent barbers traps "simple" and lines with a "Z" shape represent the directional traps. Each pair of habitat (Oilseed rape (OSR)/Cereal and OSR/Grassy field margin (GFM)) is repeated 5 times each. Arrows indicate the carabid movement assessed. Not to scale.

c. Time scale and definition of periods

In order to allow time matching between the different sites, we used the harvest date as a reference. The sampling session corresponding to the harvest was noted as week 0. Sampling sessions before the harvest were noted with a negative number (week -1, week -2, etc.) and sampling sessions after harvest were noted with a positive number (week +1, week +2, etc.). According to this notation, the larger time period including all sites ranged from fifteen weeks before the harvest (week -15) to thirteen weeks after the harvest (week +13) (Figure 6.2).

In order to interpret sampling sessions in terms of ecological meaning, we also grouped the sessions into two or four periods, depending on life cycle of species and crop management. Four periods were defined for spring breeding species (*P. cupreus* and *A. similata*; Figures 6.2a and 6.2b). Period 1 corresponded to the beginning of activity of these species (between end of March and end of April; from week -15 to -9). Period 2 corresponded to the peak of activity density of these species, which occurs during May and June (Bommarco, 1998; Haschek et al., 2012, Labruyere et al., 2016b; from week -8 to harvest). Period 3 represented activity just after the harvest, when there were soil perturbations like stubble cultivation, tillage or superficial harrowing (between the beginning of July and the end of August; from week +1 to +8). Period 4 corresponded to the period when soil perturbations ended and to the preparation to overwintering (from week +9 to +13). For *P. rufipes*, which is an autumn breeding species, we defined only two periods delimited by the harvest date (Figure 6.2c): period 1 represented the beginning of

activity of this species (emergence of individuals which overwintered as adults); period 2, corresponded to the major period of activity, between July and September (individuals that finished the larval development in spring and became new adult generation; Briggs, 1965; Luff; 1980; Zhang et al., 1997).

d. Indicators calculation

For each species and sampling session, AD_{OSR} and AD_{int} were calculated as the mean measured activity density per trap respectively in OSR and in the interface with the adjacent habitat. We defined an Interface Use Ratio (IUR) to describe the use of the interface relatively to OSR fields for each species and sampling session. This indicator was calculated as:

$$IUR = \frac{(N_{int} - N_{OSR})}{(N_{int} + N_{OSR})}$$

with N_{int} et N_{OSR} corresponding to the total number of individuals caught in interfaces or OSR respectively. This indicator ranges between -1 and +1, with values close to -1 indicating a preferential use of OSR and values close to 1 indicating a preferential use of the interface. Values near 0 show no preference.

For each species and sampling session, CF_M and CF_F indicated the nutritional state of carabids respectively for males and females and were estimated by the condition factor (CF ; Juliano, 1986, Zangger et al., 1994, Barone & Frank, 2003; Frank et al., 2007; Haschek et al., 2012). Five males and five females of each species were randomly extracted from each sampling session for CF estimation. If there were less than 10 carabids caught in the crop for a sampling session, all available carabids were measured. CF of a given individual is based on the relationship between the elytra length (L) which a good indicator of body size (Juliano, 1986), and the body weight (W). Elytra length was measured under a binocular microscope (Zeiss Stemi ® 2000-C, magnification x10, accuracy: ± 0.05 mm) and the body weight was estimated with an accuracy of 0.01mg (Mettler Toledo® XS204), on individuals dried for 48h at 50°C, dry weight being the most adequate for CF calculation (Barone & Frank, 2003). For each species and sex, weight W of the five individuals was plotted against their length L in order to determine the constants a and b of the power regression curve ($W = a.L^b$). Then, the CF of each individual was computed as $CF_i = W_i/(L_i)^b$.

The proportion P_o of ground beetles leaving the OSR for each species and sampling was calculated accounting for both simple pitfall traps and directional traps. Over the whole dataset, directional traps (in both directions) collected in mean three times more individuals than simple traps on the interface. This was interpreted as a result of the Plexiglas plates of the pitfall directional traps increasing the trapping efficiency. We therefore calculated an efficiency ratio for each species and sampling session as the ratio between the mean number of individuals caught per trap in all directional traps (both directions) and AD_{int} . We then calculated the flow F_o of carabids leaving the OSR as the mean number

of carabids in the two directional traps oriented to collect individuals that leave the OSR habitat, divided by the efficiency ratio. Finally, P_o was calculated as:

$$P_o = \frac{(F_o)}{(F_o + AD_{OSR})}$$

The number of records used to calculate each indicator are presented in Table 6.1.

e. Statistical analysis

We analyzed the time variation of AD_{OSR} (log transformed), nutritional state of each sex (CF_M , CF_F), and proportion of carabids leaving OSR fields (P_o) of each type of adjacent habitat and each species by comparing consecutive periods via Welch two-sample t-tests. Then, to assess the effect of the GFM adjacent habitat along the cropping season, we compared the two types of adjacent habitat (OSR/Cereal and OSR/GFM) in terms of AD_{OSR} (log transformed), nutritional states of each sex (CF_M , CF_F), and proportion of carabid leaving OSR fields (P_o) for each period (2 or 4 levels, Figure 6.2) via Welch t-tests. Finally, to assess the significance of the Interface Use Ratio (IUR), we calculated a 95% confidence interval with 1000 permutations of the individuals caught each sampling week in each local site. All statistical analyses were run with R software version 3.2.3. (R Development Core Team, 2013).

C. Results

a. Time variation and effect of adjacent habitat type on indicators for *Poecilus cupreus*

Over the sampling season, 7473 individuals (3045 males and 4428 females) of *P. cupreus* were caught in oilseed rape fields.

AD_{OSR} increased (although the difference was not significant) from period 1 to period 2. During the first two periods AD_{OSR} was lower if GFM was the adjacent habitat ($t_{26,3,31}=2.12$, $P=0.04$ for period 1 and $t_{27,7,34}=2.18$, $P=0.04$ for period 2; Figure 6.3a). After the harvest, AD_{OSR} significantly decreased for both types of adjacent habitat ($t_{23,7,26}=-4.18$, $P<0.01$ for OSR/Cereal and $t_{32,3,35}=-2.54$, $P=0.02$ for OSR/GFM), with no further variation between periods 3 and 4. There was no effect of the type of adjacent habitat after harvest.

CF_M and CF_F were not influenced by the type of adjacent habitat at any period (Figure 6.4a). These two variables increased between period 1 and 2 (only significantly for CF_M : $t_{130,3,136}=2.28$, $P=0.02$ in OSR/Cereal; $t_{132,4,137}=4.88$, $P<0.01$ in OSR/GFM) and then decreased (only significantly between periods 2 and 3 for CF_M and OSR/GFM: $t_{60,5,125}=-1.06$, $P=0.02$ and between periods 3 and 4 for CF_F : $t_{35,40}=-2.10$, $P=0.04$ for OSR/Cereal; $t_{47,4,74}=-2.02$, $P=0.05$ for OSR/GFM; Figure 6.4a).

P. cupreus significantly preferred the OSR habitat rather than the interface ($IUR < 0$; Figure 6.5a) during the whole cropping season in case of GFM adjacent habitat and during the first three periods only in case of Cereal adjacent habitat.

The mean of proportion of *P. cupreus* leaving OSR fields (P_o) was always lower than 50% (Figure 6.6a). P_o was lower when the adjacent habitat was GFM than Cereal (only significantly at period 3: $n=26$; $t_{8.1,26}=3.13$, $P=0.01$). The proportion of *P. cupreus* leaving OSR fields decreased between periods 1 and 2 (only significant when Cereal was the adjacent habitat: $t_{22.2,29}=-2.90$, $P<0.01$) and then increased after harvest in period 3 for OSR/Cereal and in period 4 for OSR/GFM (although these variations were not significant).

b. Time variation and effect of adjacent habitat type on indicators for *Amara similata*

1496 individuals (599 males and 897 females) of *A. similata* were caught during the whole experiment. AD_{OSR} for OSR/GFM was higher than for OSR/Cereal in period 2 and lower in periods 3 and 4 (with significant difference only in period 3 ($t_{25,27}=-4.70$, $P<0.01$; Figure 6.3b). AD_{OSR} was low at the first period and then highly increased at period 2 for both types of adjacent habitat ($t_{25,30}=7.61$, $P<0.01$ for OSR/Cereal and $t_{28.1,35}=5.57$, $P<0.01$ for OSR/GFM), and finally decreased after harvest (for OSR/Cereal, period 2–3: $t_{21.2,26}=-7.12$, $P<0.01$; period 3–4: $t_{13.8,18}=-3.92$, $P<0.01$; and for OSR/GFM, period 3–4: $t_{11.9,25}=-2.81$, $P=0.02$).

The presence of GFM instead of Cereal as adjacent habitat had no effect on the nutritional state of both sexes of *A. similata*, except for period 3 and 4 where CF_F was higher (but not significant) in case of Cereal adjacent habitat (Figure 6.4b). This corresponded to an increase of CF_F after harvest for this type of adjacent habitat whereas it remains constant over time for GFM adjacent habitat. CF_M was constant before harvest and then decrease between period 2 and 3 (significantly for in OSR/GFM: $t_{65.3,122}=-2.71$, $P<0.01$).

A. similata preferentially used OSR crops ($IUR < 0$) during their peak of activity (period 2) for both types of adjacent habitat and also period 3 for OSR/GFM, but there were no preference between interface and OSR at the beginning of activity (Period 1) and at the end of cropping season (Period 4) (Figure 6.5b).

The type of adjacent habitat had no effect on the proportion of *A. similata* leaving the OSR (Figure 6.6b). P_o was high at period 1, significantly decreased at period 2 ($t_{7.9,22}=-4.47$, $P<0.01$ for OSR/Cereal and $t_{18.3,28}=-3.25$, $P<0.01$ for OSR/GFM) and then increased again after harvest (although this variation was not significant).

c. Time variation and effect of adjacent habitat type on indicators for *Pseudoophonus*

rufipes

During the whole experiment, 502 individuals (214 males and 288 females) of *P. rufipes* were caught in oilseed rape fields in all replicates.

AD_{OSR} was very low before harvest (Figure 6.3c) and then increased after harvest ($t_{19,5,48}=-4.80$, $P<0.01$ for OSR/Cereal and $t_{17,3,60}=-3.87$, $P<0.01$ for OSR/GFM), with a higher increase in case of GFM adjacent habitat ($t_{31,42}=-7.27$, $P<0.01$).

Both male and female condition factor increased between before and after harvest (but only significantly for CF_M in case of Cereal adjacent habitat: $t_{11,3,50}=-3.74$, $P<0.01$; Figure 6.4c). The presence of GFM adjacent habitat led to a higher CF_M in period 1 ($t_{13,1,23}=-2.32$, $P=0.04$) and a higher CF_F in period 2 ($t_{111,1,149}=-2.09$, $P=0.04$) compared to OSR/Cereal situations.

There was no significant preference of *P. rufipes* between OSR and interface, except in the case of GFM adjacent habitat where this species significantly preferred the OSR rather than the interface in the after-harvest period (Figure 6.5c).

The proportion of *P. rufipes* leaving the OSR was superior to 50% on average for OSR/Cereal sites (Figure 6.6c). For OSR/GFM, P_o was high before harvest and then significantly decreased after harvest ($t_{27,3,36}=3.87$, $P<0.01$). In case of GFM adjacent habitat, P_o was higher before harvest (but not significantly) and lower after harvest ($t_{28,9,37}=-2.59$, $P=0.01$) compared to Cereal adjacent habitat sites.

Table 6.1 - Number of records of each indicator measured in oilseed rape fields: activity density (AD_{OSR}), nutritional state for each sex (CF_M for males and CF_F for females) and the proportion of carabids leaving oilseed rape (P_o).

		OSR/Cereal				OSR/GFM			
Period		1	2	3	4	1	2	3	4
Species	Indicator								
<i>P. cupreus</i>	AD_{OSR}	14	16	10	8	17	18	17	8
	CF_M	66	70	24	13	62	75	50	19
	CF_F	62	65	24	16	62	68	51	23
	P_o	13	16	7	5	14	16	11	8
<i>A. similata</i>	AD_{OSR}	14	16	10	8	17	18	17	8
	CF_M	16	66	9	1	25	74	48	11
	CF_F	17	79	27	6	26	88	75	27
	P_o	7	15	10	7	12	16	16	6
Period		1		2		1		2	
<i>P. rufipes</i>	AD_{OSR}	30		18		35		25	
	CF_M	9		41		14		100	
	CF_F	12		49		11		100	
	P_o	11		17		16		20	

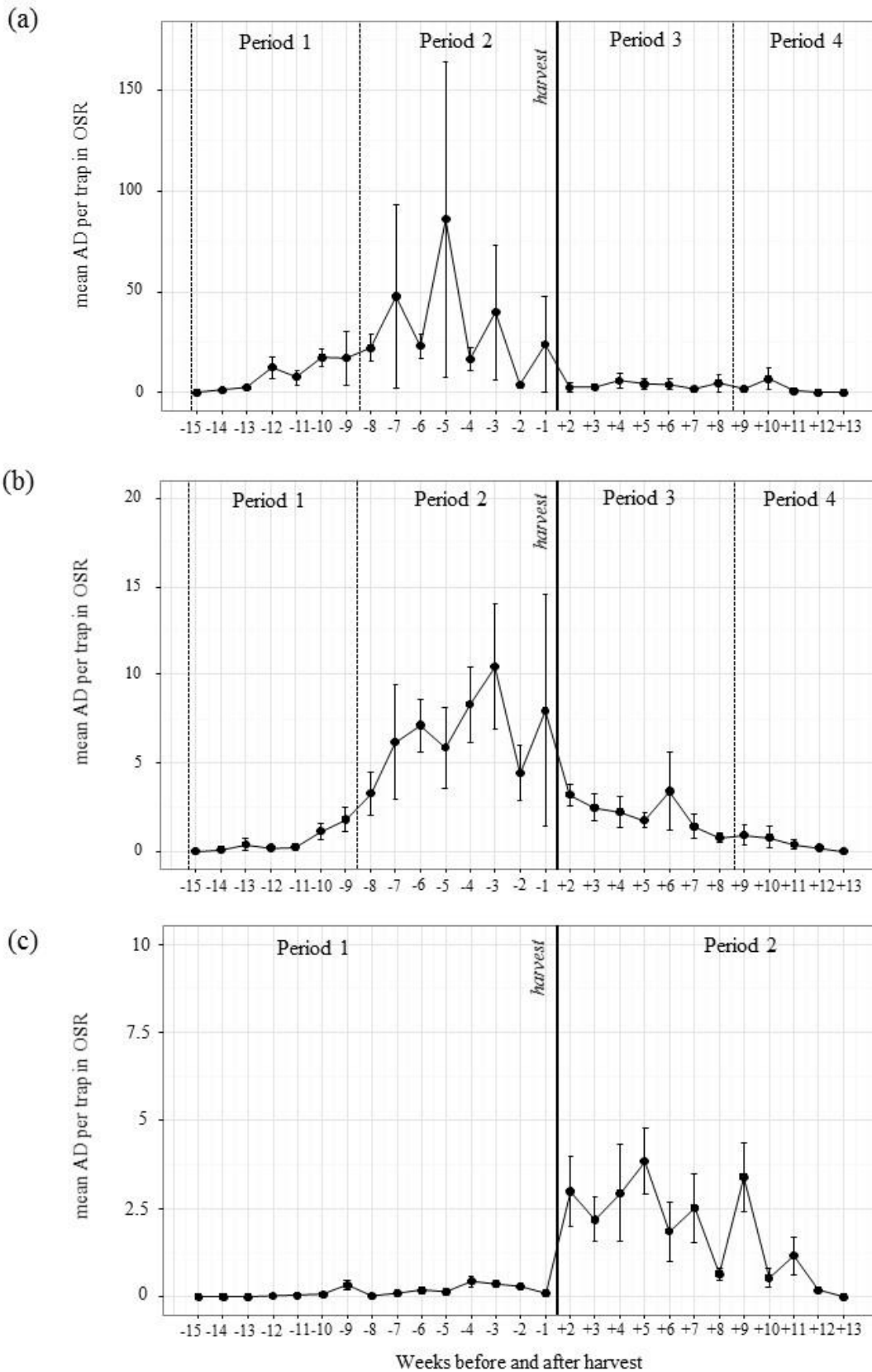


Figure 6.2 - Activity density of species (mean \pm SE) in oilseed rape with sampling sessions centered on the harvest date (week 0) and definition of the four periods for spring breeding species (*P. cupreus* (A) and *A. similata* (B)) and two periods (*P. rufipes* (C)).

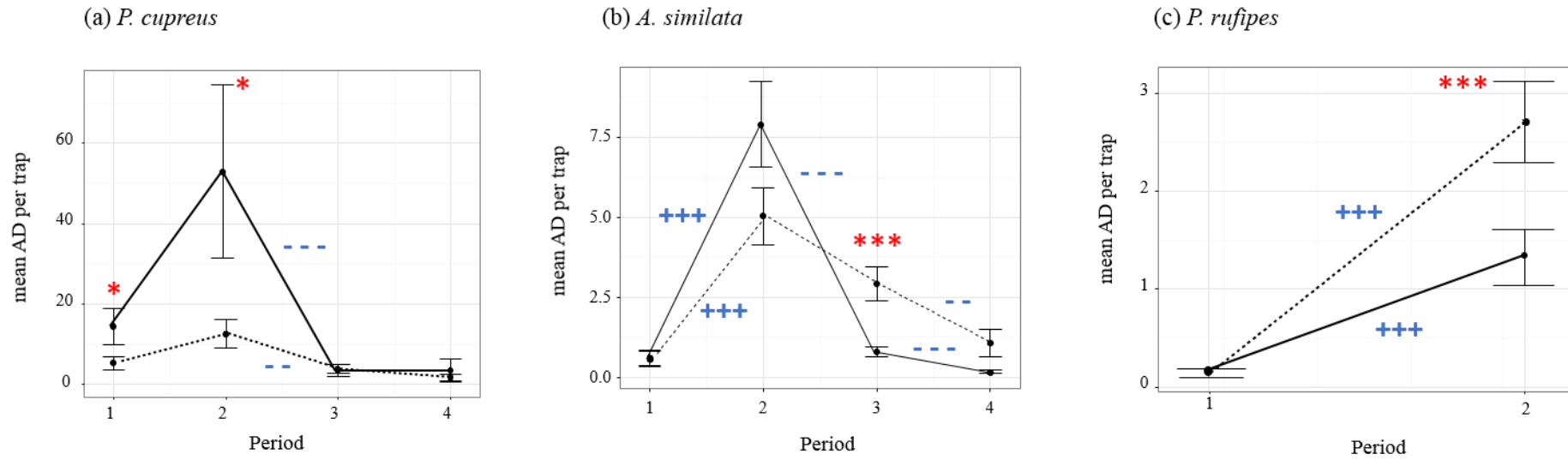


Figure 6.3 - Mean AD per trap (mean \pm SE) in oilseed rape (differentiated by type of adjacent habitat) per period. Legend of adjacent habitat: Full line: Cereal as neighbor habitat, dashed line: Grassy Field Margin (GFM) as neighbor habitat. a. *Poecilus cupreus*, b *Amara similata*, c. *Pseudoophonus rufipes*. Significant effect of presence of GFM per period were marked with an asterisk: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Positive signs represented the significant increase of mean AD per trap among two consecutive periods for each pair of habitat: + $P < 0.05$; ++ $P < 0.01$; +++ $P < 0.001$ and negative signs represented the significant decrease of mean AD per trap among two consecutive periods for each pair of habitat: - $P < 0.05$; -- $P < 0.01$; --- $P < 0.001$.

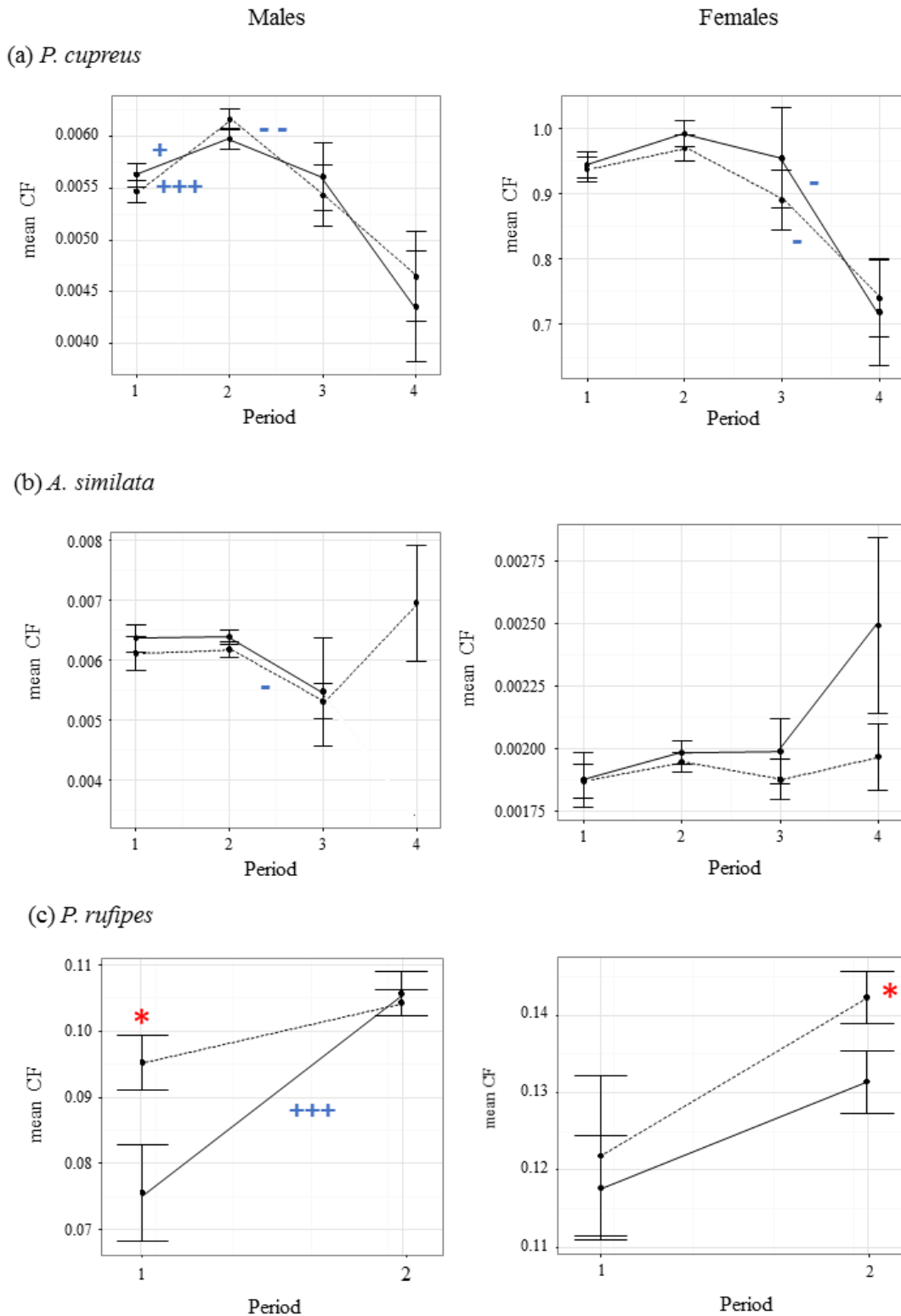


Figure 6.4 - Condition Factor (CF) (mean \pm SE) in oilseed rape (differentiated by type of adjacent habitat) per period. Legend of adjacent habitat: Full line: Cereal as neighbor habitat, dashed line: Grassy Field Margin (GFM) as neighbor habitat. Graphs to the left represent males and graphs to the right represent females. (a) *Poecilus cupreus*, (b) *Amara similata*, (c) *Pseudoophonus rufipes*. Significant effect of presence of GFM per period were marked with an asterisk: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Positive signs represented the significant increase of CF among two consecutive periods for each pair of habitat: + $P < 0.05$; ++ $P < 0.01$; +++ $P < 0.001$ and negative signs represented the significant decrease of CF among two consecutive periods for each pair of habitat: - $P < 0.05$; -- $P < 0.01$; --- $P < 0.001$.

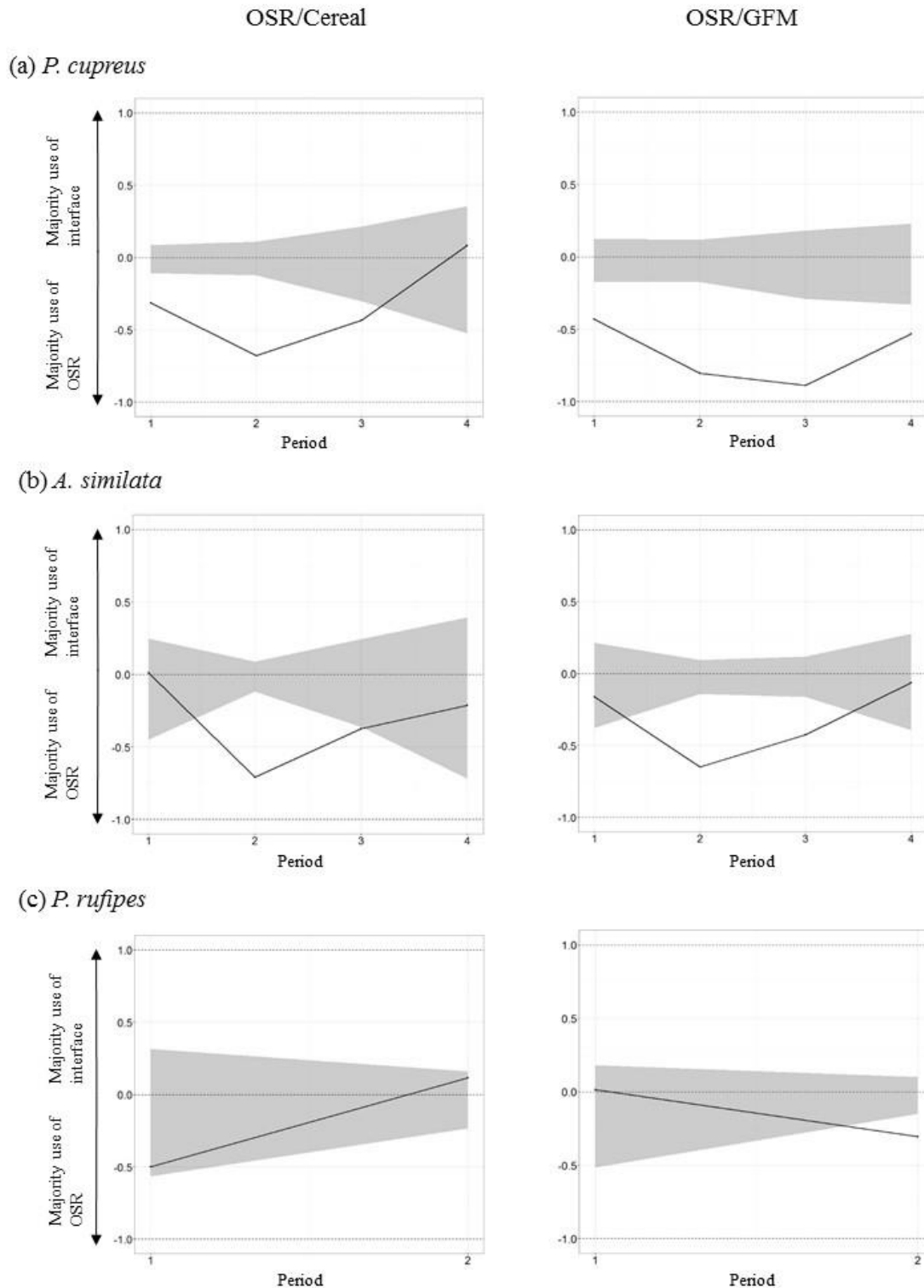


Figure 6.5 - Ratio of use of OSR and interface (see material and methods for the calculation) per period for each species and each pairs of habitat. When ratio is negative, carabids mostly use oilseed rape and when the ratio is positive, carabids mostly use the interface between OSR and the adjacent habitat. Grey areas represent the confidence interval (95%) calculated via permutation tests. Graphs to the left represent OSR/Cereal sites and graphs to the right represent OSR/GFM sites. (a) *Poecilus cupreus*, (b) *Amara similata*, (c) *Pseudoophonus rufipes*.

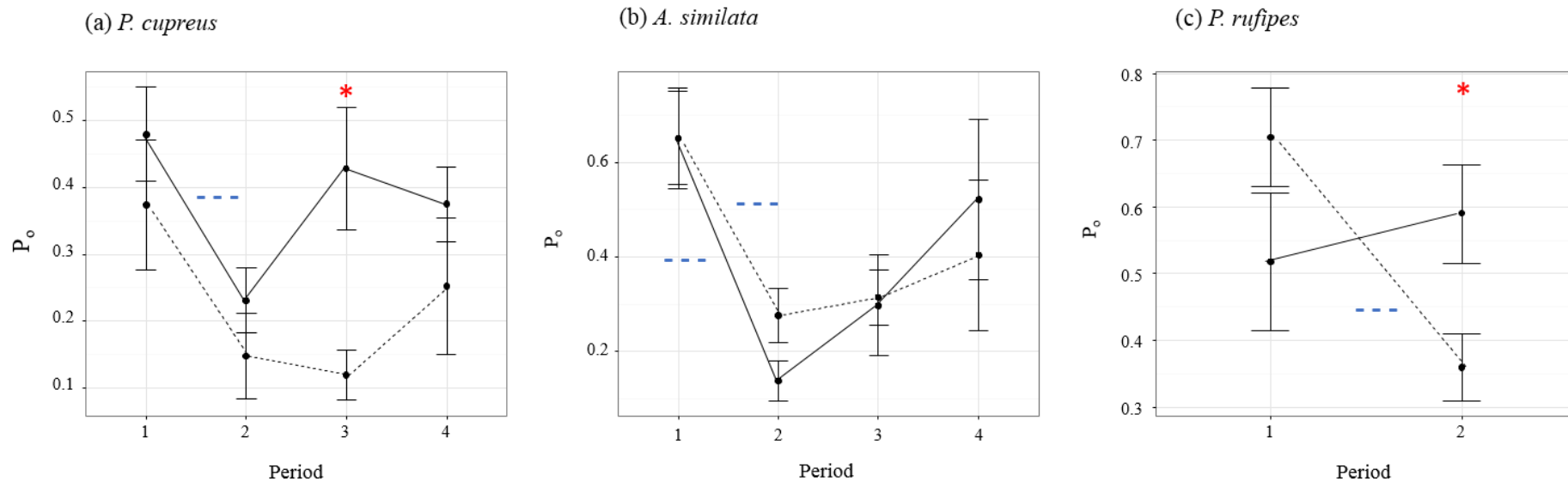


Figure 6.6 - Proportion of carabids leaving OSR (P_o) (mean \pm SE) (differentiated by type of adjacent habitat) per period. Legend of adjacent habitat: Full line: Cereal as neighbor habitat, dashed line: Grassy Field Margin (GFM) as neighbor habitat. (a) *Poecilus cupreus*, (b) *Amara similata*, (c) *Pseudoophonus rufipes*. Significant effect of presence of GFM per period were marked with an asterisk: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Positive signs represented the significant increase of P_o among two consecutive periods for each pair of habitat: + $P < 0.05$; ++ $P < 0.01$; +++ $P < 0.001$ and negative signs represented the significant decrease of P_o among two consecutive periods for each pair of habitat: - $P < 0.05$; -- $P < 0.01$; --- $P < 0.001$.

D. Discussion

This study shows that the complementary use of four indicators (activity density, nutritional state, habitat preferences and movements) can shed some new light on the spatio-temporal dynamics of carabid beetles in agricultural mosaics.

a. Effect of variation of habitat quality and harvest perturbation on movements of carabids

We hypothesized that movements of carabids were influenced by the variation of habitat quality. Here, we observed variation of activity density and condition factor of carabids in OSR which can be related to both specific life cycle and perception of habitat quality. Indeed, for spring breeding species, we noticed higher abundance and nutritional state of individual before harvest (particularly for *P. cupreus*), which could indicate a higher quality of oilseed rape habitat at this period. This idea was strengthened by the preference of these species for the crop rather than for the interface. Oilseed rape is known to be an important crop type especially for spring breeder species such as *P. cupreus* and *A. similata* (Langmaack et al., 2001; Brooks et al., 2008; Eyre et al., 2013; Marrec et al., 2015; Labruyere et al., 2016b). Some authors suggested a high food level availability in this crop in spring (Langmaack et al., 2001; Haschek et al., 2012) with preys such as pollen beetle *Meligethes aeneus* (Haschek et al., 2012) and/or brassica pod midge *Dasineura brassicae* (Schlein & Büchs, 2004) that could be predated by *P. cupreus* and also by *A. similata*, despite its supposed granivory diet (Schlein & Büchs, 2006; Haschek et al., 2012). After harvest, the abundance, the nutritional state of individuals and the preference for OSR (vs. its interface) decreased. More individuals were also leaving OSR although this net movement was not as marked as one could have expected in response to a perturbation as important as the harvest of the crop. The lack of detection of stronger directed movements at key periods is probably due in part to the high variability in our observations among the replicates of the experimental design. Local sites were geographically close (maximum distance was 5km) and sat within the same landscape setting but differences in agricultural practices among oilseed rape fields could not be avoided and may explain this variability between replicates. The observed decline in abundance could be related to mortality directly induced by the harvest operation (Holland & Luff, 2000). The decrease of nutritional state could be linked to a decrease in prey availability or to changes in individual behavior caused by perturbations. The decrease in the nutritional status of *P. cupreus* at the end of the season can also be explained by the end of its life cycle and the mandibule wear of post-harvest survival individuals due to the barrowing in soil and consumption of hard food (Wallin, 1988b). In the case of the autumn breeder *P. rufipes*, abundance and nutritional state in oilseed rape crops increased during the post-harvest period, a result which is in accordance with its life cycle (i.e. peak of activity in July) while its use of the interface decreased. Harvested oilseed rape crops thus appear to be high quality habitats for this species. Indeed, oilseed rape stubbles can provide large amounts of food including fallen oilseed rape seeds before and

during harvesting operations, and granivorous species are known to feed on the seeds of grasses, umbellifers, and crucifers (Thiele, 1977).

b. Role of grassy field margins in the spatio-temporal distribution of carabid species

Our results suggest that the importance of the adjacent grassy field margins in the spatio-temporal dynamics of carabids differs among the three species.

For *Poecilus cupreus*, the use of the interface and movements out of the OSR to the adjacent grass margins were very low, including just after harvest. Movements out of OSR towards adjacent harvest winter cereals also occurred and were slightly more important but their effect on carabid abundance within the cereal crop was not detectable. This would suggest that most individuals of this species complete their lifecycle within the oilseed rape fields. This would be in accordance with Marrec et al. (2015) who estimated that post-overwintering emergences of *P. cupreus* were particularly high within oilseed rape fields.

For *Amara similata*, the adjacency of a grass margin affected positively abundances in oilseed rape during the post-harvest period, but not the nutritional status of individuals. Additional sampling in the same observational design revealed high abundances of this species in the grass margin (compared to cereals fields), suggesting that grass margins could play a major role for this species. Indeed, Saska et al. (2007) classified this species as a “field edge species”, which means, according to these authors, a tendency to disperse from non-crop habitat and suggest a possible redistribution of carabids. Labruyere et al. (2016b) also suggest a sort of cyclic colonization but we did not notice a greater movement to grassy field margin than the cereal crops. We hypothesize that the increase of individuals in non-crop habitats could be due to the emergence of the new generation.

Finally, in the case of the autumn breeder *P. rufipes*, grass margins appear to be of high importance. We found a positive effect of grass margin on its abundance in OSR during its peak of activity, which lead to hypothesize that grassy field margin can be a source of individuals colonizing the oilseed rape after harvest. In addition, we found in the observational design that this species used the margin during its peak of activity (Labruyere et al., 2016b). A positive effect of grassy field margin on the nutritional state of this species was also found, suggesting that this non-crop habitat could provide food resources. This result is in agreement with Zangger et al. (1994) which reported a similar trend for the nutritional state of carabids in cereal crops subdivided by grass strips. However, the end of our monitoring design (September 23rd) was may be too early to detect a movement to the grass margin for overwintering.

c. Conclusion

This study shows that seed-eating carabid species exhibit different spatio-temporal functioning. Variation of habitat quality in terms of prey availability and the suppression of crop cover at harvest can lead to movements out of the crop even if our results were not statistically significant. The presence of grassy field margins adjacent to the crop seemed to play important roles for some species. As a consequence, this experiment highlights the importance of the presence of some landscape elements in the agricultural landscape and of its spatial configuration in order to enhance the abundance and the “fitness” of natural enemies in crops.

E. Acknowledgements

We would like to thank the farmers of Fenay and of the experimental farm Dijon-Epoisses for allowing us to perform carabid sampling in their fields, Cyrille Auguste, Chantal Ducourtieux and Laura Chevaux for their assistance in the field and for measurements of nutritional state in laboratory. We also thank Fabrice Dessaint for statistical advice. This analysis was developed in the scope of the project ANR-12-AGRO-0006 “Predictive Ecological Engineering for Landscape Ecosystem Services and Sustainability” (PEERLESS). Sarah Labruyere benefited from a PhD studentship funded by the French Ministry of Research.

3. Conclusion du chapitre

La mesure de quatre indicateurs nous apporte des précisions sur le fonctionnement spatio-temporel des espèces au sein des paires d'habitats et particulièrement sur des facteurs agissant sur le changement d'habitat au cours de l'année culturale.

Les variations d'activité densité et de statut nutritionnel traduisent une interaction entre le cycle des espèces et la perception de la qualité d'habitat pour ces espèces. On peut difficilement dissocier les deux avec ces seules données, mais les mesures de flux que nous avons effectuées complètent l'interprétation en informant sur les mouvements entre habitats.

En résumé :

- Pour les printanières, après récolte on détecte une diminution de l'abondance et du statut nutritionnel des individus ainsi que des flux sortants qui augmentent, ce qui peut s'interpréter comme une réduction de la qualité de l'habitat, les individus se déplaçant vers l'interface et l'habitat adjacent, d'autant plus rapidement s'il s'agit de bordure pérenne, pour *A. similata*.
- *Poecilus cupreus* utilise très peu la bordure pérenne et semble boucler son cycle de vie dans la parcelle de colza.
- Un important flux de carabes après la récolte n'a pas été détecté, contrairement à notre hypothèse.
- Pour *Pseudoophonus rufipes*, après récolte, on détecte un effet positif de la présence de la bordure pérenne, à la fois sur l'abondance et le statut nutritionnel, ce qui montrerait un rôle à la fois d'habitat source et potentiellement un rôle d'approvisionnement en proies. De plus, des flux sortants sont réduits avec une préférence pour le colza, ce qui peut s'interpréter comme une augmentation de la qualité d'habitat. Nous n'avons pas pu observer un retour vers la bordure pérenne dû possiblement à l'arrêt précoce du suivi des carabes (la phase d'hivernation de cette espèce peut arriver plus tard).

Les mesures des différents indicateurs sont très variables selon les sites d'échantillonnage et ce, malgré un contexte paysager homogène (les sites sont assez proches les uns les autres). Ceci peut être expliqué par une hétérogénéité des pratiques agricoles entre les parcelles de colza (Vasseur et al., 2013), chaque parcelle contient un itinéraire technique particulier (décrits dans le chapitre III, tableau 3.1b). Faire le lien entre les combinaisons de pratiques ainsi que les indicateurs mesurés dans ce chapitre requiert un nombre plus important de paires d'habitats échantillonnées et des analyses de données plus approfondies.

Chapitre VII - Discussion générale et perspectives

Ce travail de thèse avait pour objectif d'étudier les déterminants multi-échelles de la dynamique spatio-temporelle des carabes prédateurs de graines d'adventices dans la mosaïque agricole.

Les enjeux étaient de (i) savoir si les carabes perçoivent l'hétérogénéité de leur environnement, (ii) d'identifier leur échelle spatiale de perception, (iii) de caractériser les échanges entre ces éléments hétérogènes ainsi que les facteurs les influençant, dans le but de connaître quel contexte paysager favorise de fortes abondances de carabes au sein d'une culture et maximise donc potentiellement le service de prédation de graines adventices rendu par ces espèces.

Les différents chapitres de la thèse ont pu démontrer que les différentes espèces de carabes perçoivent l'hétérogénéité du paysage et ceci à différentes échelles spatiales et qu'il existe différentes utilisations de la mosaïque agricole suivant les espèces. En première partie de cette discussion, nous ferons tout d'abord un retour les méthodes mises en place dans ce travail de thèse en regard avec les résultats obtenus, puis un résumé des résultats des différents chapitres sera présenté pour chaque échelle spatiale. Nous aborderons l'intérêt appliqué de nos résultats pour la gestion des paysages agricoles en vue de maximiser ce service de biocontrôle puis proposerons des perspectives suite à ce travail de thèse.

1. Réflexions *a posteriori* sur les méthodes utilisées

1.1. Mesure du statut nutritionnel par le Condition Factor

La littérature sur le statut nutritionnel des carabes est assez limitée. Néanmoins, il existe plusieurs méthodes pour calculer le statut nutritionnel des carabes. Parmi les calculs proposés, il existe le *Energy Reserve Index* (ERI) proposé par Bommarco en 1998 et la régression ln-ln entre la masse du corps et la longueur des élytres, utilisé par Östman et al. en 2001, mais nous avons choisi d'utiliser la mesure du Condition Factor (CF), utilisé pour la première fois chez les carabes par Juliano en 1986 car celui-ci est repris par plusieurs études ensuite (Zangger et al., 1994 ; Barone & Frank, 2003; Frank et al., 2007, Haschek et al., 2012). Il a été démontré que cette mesure était bien reliée à la quantité de proies disponibles, que ce soit en laboratoire ou au champ (Juliano, 1986 ; Haschek et al., 2012) et qu'elle permettait une bonne mesure de la qualité d'habitat (Frank et al., 2007), via notamment sa relation avec le succès reproducteur (nombre d'oocytes mûres, Haschek et al., 2012). L'étude de Zangger et al. en 1994 mesure également le degré de remplissage stomacal des différents individus par dissection. Dans notre cas, étant donné le nombre de carabes mesurés (1672 individus au total), nous avons estimé que la mesure du CF était suffisante. La mesure individuelle du CF a permis d'avoir une information intéressante sur la fonctionnalité de l'habitat, notamment sur l'importance de la disponibilité en proies dans la distribution spatio-temporelle des différentes espèces.

Aussi, nous avons fait le choix de distinguer le statut nutritionnel des mâles et des femelles. Nous avons fait l'hypothèse que la variation annuelle de cet indicateur diffère selon les sexes, notamment lors de la période de reproduction. En effet, étant donné que les femelles portent les oocytes, nous pensons que

cela pourrait avoir un effet sur le calcul du CF, car le poids serait plus important. Néanmoins, les résultats du chapitre VI n'indiquent pas forcément un pic plus important chez les femelles lors de la période de reproduction, nous observons une même dynamique de la variation du CF dans le temps entre les deux sexes, voire au contraire, une augmentation du CF chez les mâles et non chez les femelles (cas de *Poecilus cupreus*) entre le début de l'expérience (début mars) et la période de reproduction (période 2, c'est-à-dire durant les mois de mai et juin) (Voir la figure 6.4a du chapitre VI). Ainsi, la distinction du statut nutritionnel entre mâles et femelles ne nous a pas apporté plus d'informations.

1.2. Dispositif par paire d'habitat et utilisation des pièges directionnels

Etant donné que nous étudions le fonctionnement spatio-temporel de différentes espèces de carabes sur une seule année culturale, nous avons choisi de concentrer l'effort d'échantillonnage dans des paires d'habitats répliqués et non dans une mosaïque à petite échelle, afin d'avoir des signaux génériques et robustes. Les cinq répliqués de chaque type de paire d'habitats ont été choisis dans deux zones d'études proches l'une de l'autre afin d'avoir un contexte paysager homogène entre tous les répliqués. Les effets du paysage (notamment la proportion d'habitats semi-naturels dans un rayon allant de 200m à 1km) sont susceptibles d'avoir une influence sur l'abondance, la richesse spécifique et les structures de communautés de carabes (Millan Peña et al., 2003 ; Purtauf et al., 2005b ; Aviron et al., 2005 ; Trichard et al., 2013b). De plus, dans le choix des quinze paires d'habitats échantillonnées, nous voulions avoir un nombre d'exploitants différents le plus faible possible afin de nous affranchir au maximum de l'effet « agriculteur », et plus précisément d'une trop grande hétérogénéité des pratiques agricoles au sein d'un même type de culture (« hétérogénéité cachée », Vasseur et al., 2013) sur les échantillonnages.

Dans la littérature, les mouvements des carabes ont souvent été évalués par des méthodes directes et impliquent principalement la méthode de capture-marquage-recapture (CMR) (Winder, 2004 ; Thomas et al., 2006) ou de radio-télémetrie (Riecken & Raths, 1996). Ces méthodes permettent d'évaluer les distances et les vitesses de dispersion des individus, mais compte tenu du fort investissement en travail de terrain qu'elles requièrent, elles portent souvent seulement sur un faible nombre d'individus (donc sans répliqués d'où un manque de généralité des résultats obtenus), ce qui serait non satisfaisant pour notre étude. De plus, ces méthodes sont généralement utilisées pendant des périodes courtes, définies *a priori*, ce qui n'est pas le cas pour notre étude, nous voulions justement observer les flux sur plusieurs mois. Nous avons alors choisi de combiner des pièges à fosses au sein des habitats et des pièges à interception au sol ou pièges directionnels (pots-pièges munis de barrières) au niveau des interfaces entre les deux habitats de chaque paire afin d'étudier le sens et la période de déplacement des individus entre les parcelles à une échelle de temps infra-annuelle. Ces pièges directionnels en forme de Z, développés dans la thèse de Chloé Vasseur en 2012, nous ont paru pertinents à mettre en place pour mesurer l'intensité des mouvements de carabes, ayant fait leurs preuves pour la détection de mouvements pour *Pterostichus melanarius* entre différents éléments du paysage.

Contrairement à des expériences de CMR, ce type de protocole ne permet pas d'estimer les distances de dispersion des individus. En revanche, il nous semble tout à fait adapté pour estimer les différences de flux entre les cultures et bordures pérennes échantillonnées, ainsi que leur variation au cours du temps.

Les pièges directionnels mis en place ont été efficaces. Le ratio entre l'abondance des pots barbers mis en place à l'interface et celui des pots des pièges directionnels montre que grâce aux barrières (plaques plexiglass), le nombre de carabes échantillonnés dans ces pièges est trois fois supérieur, malgré la faible détection de signaux de flux massifs significatifs (Chapitre VI). Néanmoins, au regard de nos résultats, il nous semble que l'échantillonnage de ces pièges directionnels limite en partie l'interprétation des flux enregistrés car il est peu probable que cette méthode permette de différencier des mouvements directionnels nets (individus déterminés à changer d'habitat) de l'utilisation de l'interface par des individus. Les compositions de communautés dans le colza et dans son interface avec l'habitat voisin sont en effet très proches (Chapitre IV). Par conséquent, il est possible que les variations d'abondance dans les pièges directionnels reflètent les variations d'abondance dans le colza, via un processus de diffusion des individus du colza vers les interfaces. La méthode de CMR aurait pu éventuellement nous éclairer d'avantage sur le comportement des individus au niveau des interfaces entre les habitats, à savoir s'ils restent proches de l'interface au cours du temps, ou si les individus s'éloignent de l'interface pour se déplacer vers l'habitat adjacent, mais ceci aurait été difficile de le mettre en place sur nos quinze paires d'habitats.

2. Déterminants spatio-temporels de la distribution des carabes : synthèse des résultats par échelle spatiale

2.1. Une influence majoritaire du type d'habitat et des systèmes de cultures associés

a. Effet du type d'habitat et importance du colza d'hiver pour les espèces printanières

Les différents chapitres de la thèse ont pu démontrer l'importance du type de culture sur l'abondance de carabes (chapitre II). En effet, l'étude des communautés nous a permis de constater que les structures de communautés diffèrent entre les habitats. Il apparaît que les parcelles cultivées contiennent d'avantage d'espèces omnivores mais que l'habitat semi-naturel contiendrait une diversité spécifique plus riche et notamment plus de granivores, comme les espèces appartenant au genre *Harpalus sp.* qui sont plus présentes et abondantes dans ce type d'habitat.

De même, les différents chapitres convergent sur le fait que le colza d'hiver semble être un type d'habitat particulièrement important, notamment pour les espèces printanières. En effet, dans le chapitre II, nous avons pu constater des préférences d'habitat avec une abondance plus importante dans les parcelles de colza de printemps pour *Pseudoophonus rufipes* et *Pterostichus niger* et dans les parcelles de colza d'hiver pour deux espèces de granivores appartenant du genre *Amara sp.* (*Amara ovata* et *Amara*

similata) ainsi que pour l'espèce omnivore *Poecilus cupreus*, alors que celle-ci a été classée comme espèce généraliste (Thiele, 1977 ; Lövei et al., 2006).

Ce résultat est confirmé dans le chapitre IV, qui montre que l'abondance totale de carabes pendant les 6 mois de suivi a été significativement plus importante dans le colza (dû notamment à une forte dominance de *Poecilus cupreus*) que dans les céréales ou les bordures pérennes, et dans le chapitre V où nous avons piégé d'avantage de *P. cupreus* et d'*A. similata* dans ce type de culture pendant leur pic d'activité-densité (au printemps, entre les mois de mai et juin). Cette préférence pour le colza a déjà été répertoriée dans la littérature (Eyre et al., 2013, Marrec et al., 2015). L'explication donnée par l'étude de Marrec et al. (2015), serait l'absence d'interventions agricoles pendant leur période d'activité permet d'offrir des conditions écologiques idéales pour ces espèces. Toutefois, dans les cultures de céréales et de colza d'hiver où nous avons échantillonné, on note la présence d'interventions culturales au printemps (entre mars et juin 2014) dans les deux types de cultures et notamment les traitements insecticides effectués durant le mois de mars 2014 dans les parcelles de colza et non dans celles de céréales d'hiver (voir Tableaux 3.1a et 3.1b du chapitre III). Les mesures en parallèle de l'abondance ainsi que du statut nutritionnel, étant tous deux plus importants dans les parcelles de colza, nous ont permis de suggérer que cette préférence pour ce type de culture pourrait résulter majoritairement de la forte disponibilité en proies dans cette culture durant cette période. La présence de proies comme facteur déterminant pour l'attractivité des espèces a été démontrée dans la littérature, notamment la co-occurrence spatiale entre prédateurs et proies à l'intérieur des parcelles cultivées (Bohan et al., 2000 ; Winder et al., 2001 ; 2005). Les proies disponibles au sein des parcelles de colza peuvent être des graines d'adventices durant cette période, car les granivores sont connus pour se nourrir des graines de graminées, ombellifères et crucifères (Thiele, 1977) et les populations d'adventices telles que la caspelle bourse à pasteur (*Capsella bursa pastoris*) ou encore la pensée des champs (*Viola arvensis*), particulièrement appréciées par les carabes granivores, qui sont moins bien maîtrisées par les herbicides dans les parcelles de colza (Terres Inovia, 2016). Mais la relation fortement négative entre l'indice de fréquence de traitement des insecticides et le condition factor suggère aussi que ces espèces se nourriraient également de proies animales, telles que peut être des larves de méligèthes *Meligethes aeneus* (Haschek et al., 2012) et de la cécidomyie du colza *Dasineura brassicae*, consommées notamment par *A. similata* (Schlein & Büchs, 2004). Enfin, le fait que le CF, qui reflète la disponibilité en proies, soit positivement relié avec l'activité-densité suggère que la disponibilité en proies n'est pas limitante pour les espèces étudiées dans le colza et cela peut avoir un impact sur le succès reproducteur des carabes (relation positive avec le nombre d'oocytes chez les femelles, Haschek et al., 2012). Chez *P. rufipes*, l'espèce automnale, on ne retrouve pas cette qualité d'habitat supérieure du colza, probablement parce que le pic d'activité de l'espèce se situe après la moisson du colza (les suppressions des couverts dus aux récoltes modifient les conditions microclimatiques au sein de ces types de cultures qui peuvent alors devenir plus similaires), néanmoins, on retrouve tout de même une relation positive entre l'abondance et le statut nutritionnel démontrant, là

aussi, une non limitation de la ressource au sein de cet habitat. Après la moisson, les chaumes de colza peuvent fournir une grande quantité de nourriture, notamment via les graines tombées au sol (Marrec, 2014).

Au contraire, les céréales d'hiver ne semblent pas être un habitat favorable pour les espèces printanières. Ceci est très net chez *A. similata* car très peu d'individus ont été échantillonnés au sein de ce type d'habitat (39 individus dans les pots dans les parcelles de céréales durant la totalité de l'expérimentation contre 1496 individus dans le colza). Cela peut être dû à une disponibilité en proies plus limitée à l'intérieur de cet habitat, car on retrouve des relations négatives entre l'abondance et le statut nutritionnel des espèces. Le CF étant relié positivement avec le nombre d'oocytes matures (Haschek et al., 2012), les parcelles de céréales sont donc peu productives en nouveaux adultes et constitueraient donc un habitat puits dans le fonctionnement des métapopulations, ce qui coïncide avec les résultats de la thèse de Ronan Marrec (2014) pour *P. cupreus*.

b. Des impacts négatifs de l'intensité de gestion sur l'abondance des carabes et la qualité d'habitat

Les paysages agricoles intensifs ne sont pas bénéfiques à toutes les espèces présentes dans les parcelles cultivées. En effet, l'analyse de la base de données anglaise (Chapitre II) nous a permis de constater une réponse négative de certaines espèces à l'intensité de gestion des parcelles, notamment d'espèces considérées dans la littérature comme adaptées aux perturbations comme *Pterostichus melanarius* et *Pterostichus niger* (Schweiger et al., 2005). De même, l'intensité d'utilisation des pesticides tels que les insecticides peuvent également avoir un rôle dans la diminution de la disponibilité en proies au sein de la parcelle (Chapitre V).

2.2. Un rôle des parcelles avoisinantes différent selon les espèces et selon le type d'habitat voisin

L'hétérogénéité de l'environnement entourant la parcelle locale est perçue par les carabes dès son voisinage. En effet, dans le chapitre II, malgré de faibles signaux détectés, on retrouve des effets négatifs de la présence de colza dans la parcelle adjacente sur l'abondance de plusieurs espèces comme *Poecilus cupreus* ou *Harpalus affinis*, pendant leur pic d'activité densité au printemps, lorsqu'ils sont échantillonnés dans des cultures de printemps tels que le maïs ou la betterave. Ceci qui pourrait être expliqué par le fait que le colza étant une culture de plus haute qualité d'habitat, il attirerait des individus mais cela peut être aussi expliqué par le fait que ces parcelles viennent tout juste d'être semées, donc avec potentiellement peu de proies disponibles pour ces espèces. Par contre, chez *Amara aenea*, on détecte des effets positifs à la fois du colza et aussi des prairies avoisinantes sur l'abondance de cette espèce échantillonnée dans du colza d'hiver. D'après les résultats du chapitre IV, cette relation positive avec le colza avoisinant laisse suggérer un processus de diffusion entre ces parcelles de colza et

possiblement un processus de complémentation entre les parcelles de colza d'hiver locales et les prairies avoisinantes.

Les pièges directionnels mis en place au niveau des interfaces dans notre dispositif expérimental montrent qu'il existe bien des variations d'utilisation de cette interface au cours du temps voire un éventuel changement d'habitat durant l'année culturale. Le déplacement des carabes peut résulter de différents facteurs comme une baisse de la disponibilité en proies ou une forte perturbation anthropique au sein de la culture. Les résultats des chapitres IV et VI indiquent que la récolte a peu d'effet sur la redistribution des espèces au sein des paires d'habitats. Une baisse de la qualité d'habitat via une baisse de disponibilité en proies est plus probable, mais la variation de l'abondance et du condition factor au sein des parcelles de colza peut également être lié avec le cycle de vie des espèces.

a. Une complémentation avec le voisinage après récolte non détectée

La récolte est en soi une perturbation anthropique des plus importantes au sein d'une parcelle avec un passage des machines agricoles (perturbation directe) et une élimination du couvert végétal, ce qui amène à un changement radical du microclimat (perturbation indirecte), ce qui nous laissait suggérer un comportement de dispersion des carabes orienté vers une sortie de la culture. Comme nous l'avions mentionné dans le paragraphe précédent et contrairement à ce que nous aurions pu attendre, nous n'avons pas pu mettre en évidence de flux sortant du colza plus importants pendant et après la récolte pour les espèces printanières *Poecilus cupreus* ou *Amara similata* (période 3 du chapitre VI) que ce soit vers la culture adjacente ou vers la bordure pérenne.

Dans la littérature, des mouvements entre cultures ont déjà été mis en évidence notamment chez *Pterostichus melanarius*. Pour cette espèce, ces flux sont même plus intenses qu'entre la culture et les bords de champs et la récolte des cultures en est un facteur important dans cette dynamique (Vasseur, 2012). De même, une complémentation d'habitat entre cultures a été suggérée chez *Poecilus cupreus* et *Brachinus sclopeta*. Ces espèces sont plus nombreuses dans les cultures d'hiver (blé, colza) pendant l'hiver et le printemps suivant puis, après récolte (été/automne) et elles se retrouvent plus abondantes dans les cultures de printemps (tournesol) (Marrec, 2014), ce qui laisse supposer des mouvements entre ces parcelles cultivées. Dans notre cas, la culture adjacente était une céréale d'hiver récoltée à peu près à la même période que le colza et les faibles flux mesurés après récolte du colza vers les céréales pourraient donc indiquer qu'une parcelle de céréale récoltée ne présente pas une meilleure qualité d'habitat qu'une parcelle de colza récoltée. Dans les paires d'habitats de type colza/céréales, l'abondance des espèces printanières chute drastiquement pendant la période juste après récolte, ce qui peut être dû soit à une mortalité forte d'individus, soit à un envol d'une forte proportion d'individus. La mise en place de pièges à interception en hauteur de type « *windows traps* » (voir van Huizen, 1977) au niveau des interfaces pourrait être intéressant et pourrait confirmer ou infirmer ces hypothèses. De même, les statuts nutritionnels des *Poecilus cupreus* piégés diminuent après récolte, ce qui pourrait aussi

laisser penser que les individus sont en fin de vie et que leur mandibules usées ne leur permettent plus de se nourrir (Wallin, 1988b).

Comme pour les paires d'habitats de type culture/culture, nous n'avons pas observé de mouvements plus marqués allant du colza vers la bordure pérenne pour les trois espèces (Chapitre VI). Néanmoins, les espèces étudiées utilisent de façon différente cet habitat semi-naturel, ce qui lui confère des rôles spécifiques.

b. Utilisation et rôle de la bordure pérenne durant la saison culturale

L'utilisation d'éléments semi-naturels, spécifiquement des bordures de parcelles, comme des lieux d'hivernation ont été déjà mis en évidence par différentes études (Kromp, 1999 ; Purtauf et al., 2005b ; Roume, 2011 ; Al Hassan, 2012).

Les espèces étudiées dans ce travail (*P. cupreus*, *A. similata* et *P. rufipes*) sont des espèces dominantes au sein des habitats cultivés. Les différences entre ces espèces en termes d'exigences d'habitats et de cycle de vie expliquent que l'effet de la bordure pérenne soit spécifique.

Poecilus cupreus utilise très peu cet habitat semi-naturel. Des études suggèrent que cette espèce serait capable d'hiverner à la fois dans la culture et dans les bordures (Holland et al., 2009 ; Roume, 2011). Dans les céréales d'hiver, on retrouve des patches de densités d'individus plus importantes à proximité des bordures (Holland et al., 2004). Nos résultats ne vont pas dans ce sens ; le manque d'effet de la proximité de la bordure sur l'espèce semble indiquer que *P. cupreus* bouclerait son cycle de vie au sein de la parcelle de colza. D'après Marrec (2014), *P. cupreus* coloniserait des parcelles nouvellement semées en colza à l'automne et y hivernerait sous forme adulte sous la surface du sol (Thiele, 1977). Dans notre étude, on observe un flux un peu plus important vers les céréales d'hiver (qui peuvent devenir des parcelles de colza l'année suivante), que vers la bordure pérenne entre les mois de juillet et août (période 3), mais celui-ci reste tout de même inférieur à 50 % en moyenne. Dans le chapitre V, nous avons regardé si on retrouvait plus de *P. cupreus* au sein des parcelles de céréales avec un précédent colza et mais nous n'avons pas réussi à détecter un signal positif pendant les premières sessions d'échantillonnage. Ceci pourrait être dû à un trop faible nombre de parcelles : seulement 10 parcelles étaient en céréales et la moitié avec un précédent colza. La capture d'individus émergents avec des tentes à émergence pourrait sans doute permettre d'apporter une réponse plus claire. Néanmoins, à l'échelle paysagère large, nous avons pu constater un signal fort de la superficie de prairies sur l'abondance de cette espèce, ce qui reflète une importance de ce type d'habitats semi-naturels pour le maintien de la population.

Pour *Amara similata*, on observe une utilisation de la bordure pérenne en début et en fin de saison ce qui pourrait s'interpréter comme le fait que l'espèce fonctionnerait sur le modèle de la colonisation cyclique. En effet, la présence de la bordure pérenne au voisinage de la culture a un effet positif sur

l'activité densité après récolte, ce qui indiquerait que la présence de cette bordure permet le maintien de cette espèce au sein de la parcelle récoltée. De même, on a trouvé un signal positif de la présence de prairies à l'échelle du voisinage sur l'abondance d'une autre espèce d'*Amara* (*Amara aenea*), ce qui montre l'importance de cet élément au sein de la mosaïque agricole pour ces espèces granivores. Néanmoins, on ne détecte pas de flux plus important vers la bordure pérenne en période post-récolte, mais une augmentation de l'abondance a été détectée au sein de cet habitat semi-naturel. Cela suggère alors l'émergence d'une nouvelle génération d'individus, les habitats herbacés seraient utilisés comme habitat pour la ponte. Il serait intéressant de mettre des pièges à émergence et de voir si les espèces échantillonnées ont leur élytres « chitinisées » ou non.

Chez l'espèce automnale, la bordure pérenne peut avoir plusieurs rôles. En effet, *Pseudoophonus rufipes* est aussi abondante dans les cultures d'hiver que dans l'habitat semi-naturel, mais ce dernier peut également avoir un rôle d'habitat source car on retrouve une plus grande abondance dans la culture de colza avoisinante lorsque la bordure enherbée est présente pendant son pic d'activité densité et également un rôle en approvisionnement de proies, les individus piégés dans les cultures de colza auraient un meilleur statut nutritionnel. Ainsi, la bordure pérenne a une influence importante sur la qualité d'habitat de la culture avoisinante, ce qui peut favoriser le service de prédation de graines. Wallin (1986) démontre que cette espèce hiverne majoritairement en tant que larve ou adulte dans les habitats semi-naturels avoisinants. Avant récolte, malgré le faible nombre d'individus échantillonnés à cette période, ceux-ci sont majoritairement dans les bordures, avec donc une possible redistribution des individus (émergence des nouveaux individus dans la bordure puis colonisation du colza ensuite), mais on ne détecte pas un important flux sortant du colza à la fin des sessions d'échantillonnage, possiblement dû à un arrêt trop précoce de notre suivi de carabes.

Un résumé des résultats sur le fonctionnement spatio-temporel de ces trois espèces est illustré sur la figure 7.1.

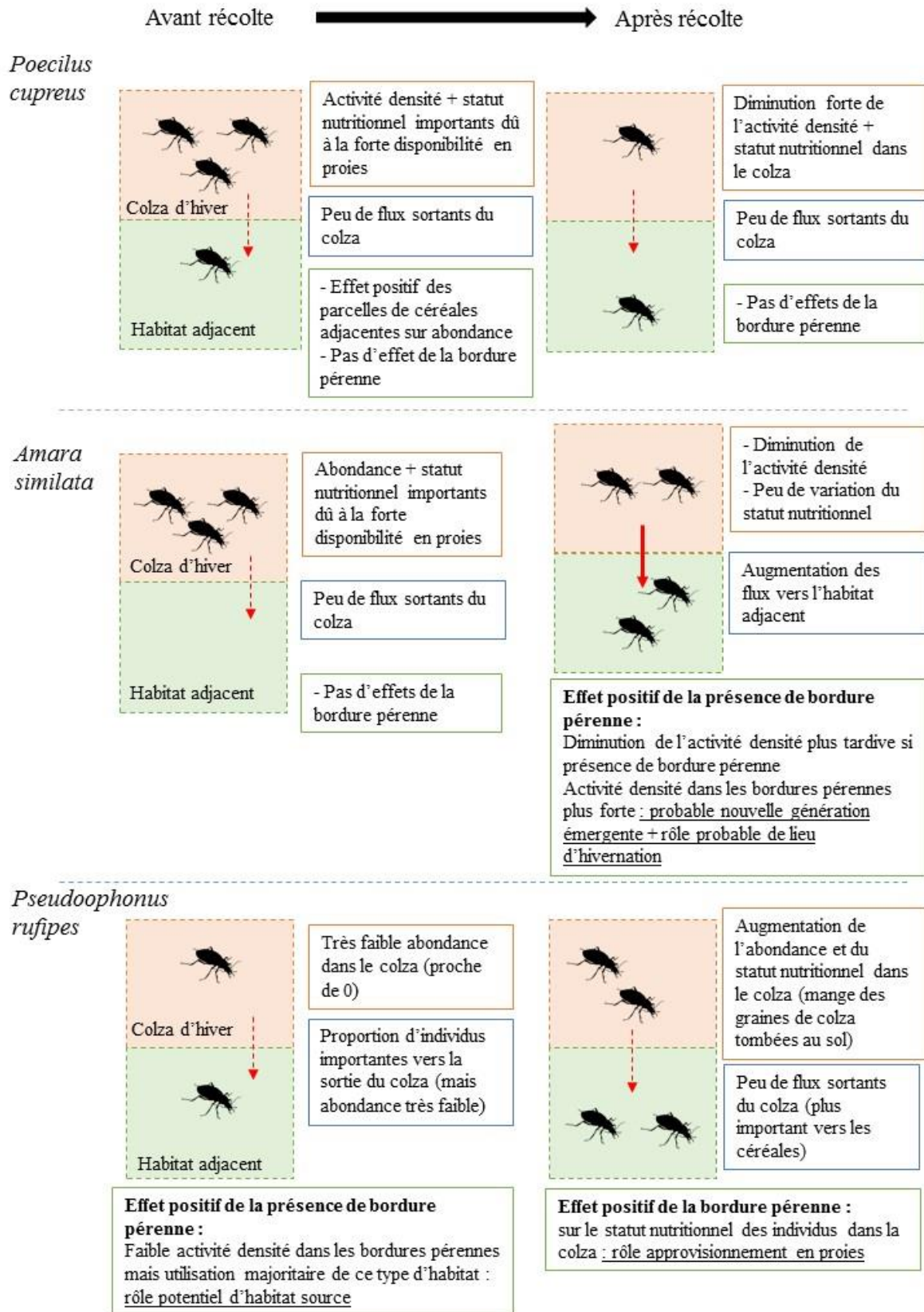


Figure 7.1 - Récapitulatif du fonctionnement spatio-temporel des 3 espèces de carabes étudiés dans les paires d'habitats

2.3. Une influence non négligeable de l'échelle paysagère sur l'abondance de carabes

L'influence du colza ne s'effectue pas seulement à l'échelle locale, mais également à l'échelle paysagère. En effet, on retrouve des effets positifs de la proportion de colza sur l'abondance de différentes espèces dont *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger* et *P. cupreus*, même si ce signal diffère selon la saison d'échantillonnage et les types de cultures. On retrouve aussi quelques effets statistiquement négatifs sur les abondances de granivores *P. rufipes* et *H. affinis* (Figure 7.2). La proportion d'éléments semi naturels tels que les prairies ont des effets plus importants et peuvent majoritairement favoriser l'abondance d'espèces consommatrices de graines d'adventices (Figure 7.2). Ce signal est fortement retrouvé chez *P. cupreus*, malgré le fait qu'il utiliserait majoritairement les cultures pendant son cycle de vie.

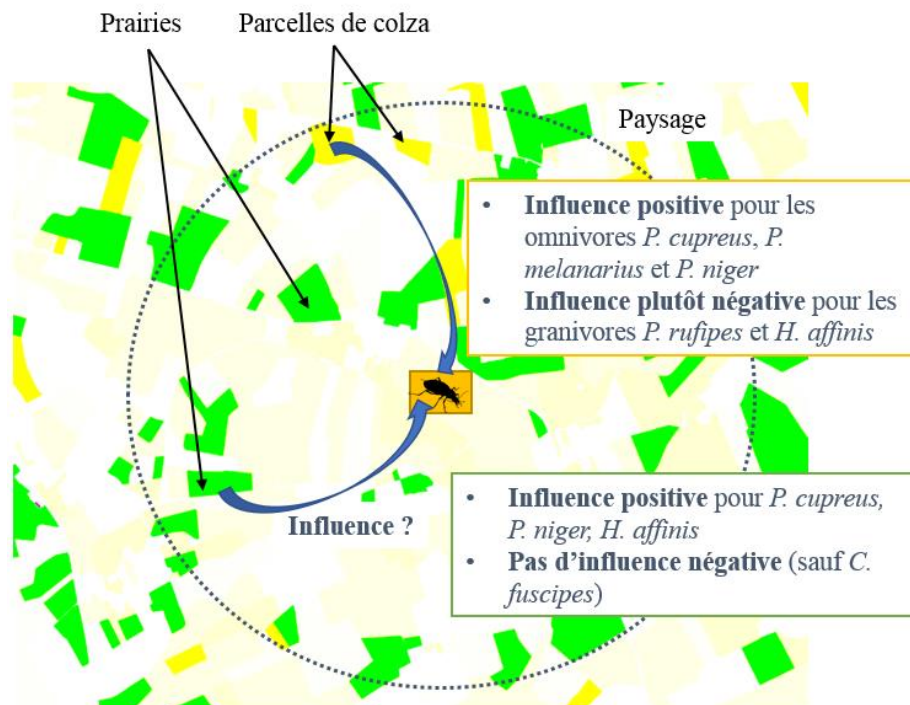


Figure 7.2 - Récapitulatif des effets des variables paysagères sur l'abondance de carabes dans une parcelle donnée (Résultats du chapitre II)

3. Apports et perspectives de la thèse : quelle gestion agroécologique du paysage pour maximiser le service de prédation des graines d'adventices ?

3.1. Gestion des paysages agricoles afin de favoriser l'abondance de carabes dans une parcelle donnée

Notre étude a montré que les espèces omnivores et granivores répondent aux trois échelles spatiales, même si les réponses ne sont pas universelles. (Chapitre II). La gamme de propositions de gestion pour favoriser le service de prédation est donc large car la mise en place de mesures de gestion des habitats peut se faire à l'échelle de la parcelle, de son voisinage ou encore du paysage.

A l'échelle parcellaire, le type de culture et les pratiques agricoles mis en place par l'agriculteur sont des éléments importants. En effet, la mise en place d'habitats de haute qualité pour les carabes peuvent les attirer via une grande disponibilité en proies. Cependant, la présence en continu dans le temps d'habitats complémentaires et favorables au maintien des espèces n'est pas toujours garantie dans les paysages agricoles intensifs, l'intensité de gestion ayant des effets négatifs sur l'abondance des auxiliaires. Il paraît alors judicieux d'adapter les pratiques agricoles afin de favoriser l'installation des espèces et leur survie hivernale (notamment pour *Poecilus cupreus*), par exemple en préférant un travail du sol superficiel. En effet, le labour a un effet délétère sur la macrofaune du sol par rapport au non-labour ou à des méthodes de travail plus superficielles (Holland & Reynolds, 2003; Thorbek & Bilde, 2004). Un travail du sol plus léger, permettrait donc probablement d'augmenter la densité de Carabidae et potentiellement de nombreux autres auxiliaires dans cette zone et donc d'accroître le potentiel de contrôle biologique dans les parcelles. Une diminution des traitements phytosanitaires pourrait être également bénéfique sur le contrôle biologique fourni par les carabes. En effet, les insecticides utilisés ont des effets létaux sur les carabes ou sur les proies disponibles pour eux, et les herbicides peuvent détruire des micro-habitats favorisant la ponte ou la survie larvaire (Powell et al., 1985; Brust, 1990). Des bandes de culture de trois mètres non traitées chimiquement contiennent une plus grande abondance et une plus grande richesse d'invertébrés, notamment de Carabidae, que d'autres marges de cultures subissant un traitement identique au reste de la culture (Roume, 2011).

Un autre élément important peut également être l'asynchronie des perturbations et du développement des couverts végétaux, permettant une complémentarité temporelle entre habitats, notamment entre cultures de printemps et cultures d'hiver (Vasseur et al., 2013).

Enfin, l'aménagement de milieux semi-naturels pouvant servir de refuge ou fournissant des ressources alternatives aux auxiliaires (Landis et al., 2000). En effet, nous avons vu que les bordures pérennes regroupe une grande diversité de carabes granivores. Aussi, nous avons montré que les habitats semi-naturels peuvent être importants pour l'hivernation des espèces étudiées (Chapitres V et VI). Durant cette période, les individus sont vulnérables aux conditions météorologiques et aux perturbations. Ainsi,

l'implantation de bandes enherbées (ou de prairies extensives) autour des parcelles cultivées pourrait permettre le maintien local des espèces sensibles à ces perturbations. Egalement, l'implantation de ces zones enherbées à proximité des parcelles pourrait permettre une colonisation plus rapide des parcelles l'année suivante par les espèces granivores hivernant dans les bordures (Marshall et al., 2006; Roume, 2011 ; Alignier et al., 2014), comme *A. similata* et *P. rufipes*. Promouvoir le maintien et la création de bandes enherbées le long des parcelles constitue un deuxième levier d'action pour augmenter ou maintenir l'abondance de carabes à proximité des parcelles cultivées.

A échelle plus large, avoir une plus grande superficie d'habitats de haute qualité (tels que le colza et les prairies) peuvent avoir un effet non négligeable sur l'abondance de ces auxiliaires. Toutefois, la configuration du paysage est à prendre en compte. Le maintien d'une connectivité spatiale et temporelle entre les éléments du paysage permettrait aux carabes, particulièrement les espèces ayant une faible capacité de dispersion, de pouvoir se déplacer facilement d'un élément à un autre dans le paysage au cours du temps (Goodwin & Fahrig 2002).

3.2. Pour aller plus loin : développement d'un modèle spatialement explicite avec différents scénarios de paysage

Grâce à notre approche empirique, nous avons pu étudier la dynamique spatio-temporelle des carabes pendant une année culturale ainsi que les processus écologiques sous-jacents. Nos résultats peuvent servir de base au développement de modèles spatialement explicites permettant d'identifier quelles compositions et configurations du paysage permettraient de favoriser l'abondance de carabes dans une parcelle à un moment donné (lors de la pluie de graines notamment). Ce type de problématique est en effet difficile à considérer par des approches d'expérimentation, compte tenu de la nécessaire prise en compte d'échelles spatiale et temporelle larges. Grâce aux connaissances apportées par cette thèse, nous pouvons (i) estimer la « qualité » des différents types d'habitat pour les espèces et leur variation au cours du temps, (ii) proposer des paramétrages assez simples de quantification de flux entre les éléments du paysage à différentes périodes de l'année. Ces informations qualitatives ne sont pas suffisantes pour déterminer des valeurs absolues de paramètres démographiques de dynamique des populations (taux de natalité suivant le type de culture, de mortalité, taux de dispersion avec utilisation du vol...), mais pourraient permettre d'avoir une idée des variations relatives à partir de valeurs standards. Compte tenu des cultures considérées dans cette thèse, et à moins de pouvoir faire des extrapolations entre cultures, les paysages modélisés contiendraient, en première approche, uniquement des parcelles en colza ou en céréales d'hiver, et des habitats herbacés pérennes (de prairies ou bordures pérennes), inclus dans une matrice.

3.3. Quelle contribution des espèces à la prédation de graines ?

La caractérisation du régime alimentaire des carabes reste encore un peu incertaine. On peut notamment s'interroger sur la capacité réelle de des espèces dites 'granivores' à participer efficacement au contrôle

biologique des populations d'adventices. Il a été suggéré dans de rares publications que certaines espèces granivores comme *A. similata* seraient capables de se nourrir de proies animales (Jørgensen & Toft 1997, Haschek et al., 2012). Nous montrons ici que le statut nutritionnel de cette espèce est influencé par le niveau d'usage d'insecticides (mesurée par l'IFT insecticides (Chapitre V)) ce qui peut être interprété comme une réduction de la disponibilité en proies due aux traitements si l'on suppose une part importante proies animales dans le régime alimentaire. De même, pour les espèces omnivores, des questions sur leur choix alimentaire peuvent être soulevés notamment quels facteurs jouent sur leur régime alimentaire : Le régime alimentaire diffère-t-il entre mâles et femelles, notamment lors de la période de reproduction ? Est-ce qu'ils choisissent leurs proies ou sont-ils opportunistes ? Si oui, la compétition intra ou interspécifique a-t-elle un effet sur le choix de la proie prédatée ?

La classification des espèces au sein de guildes trophiques reste donc très grossière et n'est peut-être pas très pertinente, ce qui pourrait expliquer la difficulté à relier abondance de carabes et intensité de prédation de graines. Les outils de biologie moléculaire, comme le barcoding moléculaire, sont des outils en plein développement (Sheppard & Harwood, 2005, Kamenova, 2013) et permettront de confirmer l'identité des proies via l'analyse ADN des contenus stomacaux des différentes espèces. L'utilisation de ces approches serait ainsi très intéressante pour comprendre la contribution des différentes espèces au service de prédation des graines et pour comprendre l'importance de la disponibilité en proies dans leur utilisation des différents habitats et le fonctionnement de leurs populations.

Références bibliographiques

- Al Hassan, D., Parisey, N., Burel, F., Plantegenest, M., Kindlmann, P., & Butet, A. (2012). Relationship between landscape composition and the abundance of aphids and their natural enemies in crop fields. *European Journal of Environmental Sciences*, 2, 89-101.
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat M., Menozzi, P., Monteila, C., Sarthou, J-P., Vialatte, A., & Ouin, A.. (2014). The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, 77, 76–82.
- Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 19-31.
- Andersen, A. (1997). Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col, Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Entomology*, 121, 77 - 80.
- Anderson, M.J., (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., & McArdle, B.H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9, 683–693.
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.-P., Balent, G., &Monteil, C. (2007). Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecological Modeling*, 205, 423–436.
- Asteraki, E.J., Hanks; C.B., & Clements, R.O. (1995). The influence of different types of grassland field margin on carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) communities. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 54, 195-202.
- Attwood, S.J., Maron, M., House, A.P.N, & Zammit, C. (2008). Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 585– 599.
- Aubertot , J.N., Barbier , J.M., Carpentier, A., Gril, J.J., Guichard,, L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I., & Voltz, M. (2005). Pesticides, Agriculture et Environnement - Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. Expertise scientifique collective INRA - Cemagref. Editions Quae, Versailles, France.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., & Schermann, N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 108, 205–217.
- Baars, M.A. (1979). Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41, 25-46.
- Baguette, M., & Hance, T. (1997). Carabid beetles and agricultural practices: Influence of soil ploughing. *Biological Agriculture & Horticulture*, 15, 185–190.
- Barone, M., & Frank, T.(2003). Habitat age increases reproduction and nutritional condition of a generalist arthropod predator. *Oecologia*, 135, 78-83.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., & Weibull, A.-C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 42, 261-269.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 182–188.

- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727.
- Bilde, T., & Toft, S. (1997). Consumption by carabid beetles of three cereal aphid species relative to other prey types. *Entomophaga*, 42, 21-32.
- Blake, S., Foster G.N., Eyre M.D., & Luff, M.L. (1994). Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia*. 38, 502-512.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.M., Rand, T.A., & Tscharntke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 146 (1), 34-43.
- Bohan, D.A., Bohan, A.C., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., Wiltshire, C. W., & Hughes, L. (2000). Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *Journal of Animal Ecology*, 69, 367-379.
- Bohan, D.A., Boursault, A., Brooks, D.R., & Petit, S. (2011). National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology*, 48, 888-898.
- Bommarco, R. (1998). Stage Sensitivity to Food Limitation for a Generalist Arthropod Predator, *Pterostichus cupreus* (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology*, 27, 863-869.
- Bommarco, R. (1999). Feeding, reproduction and community impact of a predatory carabid in two agricultural habitats. *Oikos*, 87, 89-99.
- Bommarco, R., Firle, S.O., & Ekbom, B. (2007). Outbreak suppression by predators depends on spatial distribution of prey. *Ecological Modelling*, 201, 163-170.
- Booij, C.J.H., & Noorlander, J. (1992). Farming systems and insect predators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40, 125-135.
- Booij, K. (1994). Diversity pattern assemblages in relation to crops and farming systems. In: *Carabid beetles, ecology and evolution* (eds Desender K, Dufrêne M, Moreau M, Luff ML, Maelfait J-P), pp. 425-431. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- den Boer, P.J., den Boer-Daanje, W. (1990). On life history tactics in carabid beetles: are there only spring-and autumn-breeders?
- Boursault, A. (2012). Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agrosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidae. Thèse de doctorat. Université de Bourgogne.
- Brandmayr, T.Z. (1990). Spermophagous (seed-eating) and beetles: first comparison of the diet and ecology of Harpaline genera *Harpalus* and *Ophonus* (Col., Carabidae). In: *The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies*. Ed. by Stork, N. E. Andover: Intercept, 307-316.
- Bray, J.R., & Curtis, J.T. (1957). An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325-349.
- Briggs, J.B. (1965). Biology of some beetles (Col., Carabidae) injurious to strawberries. *Bulletin of Entomological Research*, 56, 79-93.
- Brooks, D.R., Bohan, D.A., Champion, G.T., Haughton, A.J., Hawes, C., Heard, M.S., Clark, S.J., Dewar, A.M., Firbank, L.G., Perry, J.N., Rothery, P., Scott, R.J., Woiwod, I.P., Birchall, C., Skellern, M.P., Walker, J.H., Baker, P., Bell, D., Browne, E.L., Dewar, A.J.G., Fairfax, C.M., Garner, B.H., Haylock, L.A., Horn, S.L., Hulmes, S.E., Mason, N.S., Norton, L.R., Nuttall, P., Randle, Z., Rossall,

- M.J., Sands, R.J.N., Singer, E.J., & Walker, M.J. (2003). Invertebrate responses to the management of genetically modified herbicide-tolerant and conventional crops. I. Soil-surface-active invertebrates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 358, 1847–1862.
- Brooks, D.R., Perry, J.N., Clark, S.J., Heard, M.S., Firbank, L.G., Holdgate, R., Mason, N.S., Shortall, C.R., Skellern, M.P., & Woiwod, I.P. (2008). National-scale metacommunity dynamics of carabid beetles in UK farmland. *Journal of Animal Ecology*, 77, 265-274.
- Brooks, D.R., Storkey, J., Clark, S.J., Firbank, L.G., Petit, S., & Woiwod, I.P. (2012). Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *Journal of Animal Ecology*, 81, 4-13.
- Burel, F., Baudry, J., Butet, A., Clergeau, P., Delettre, Y., Le Coeur, D., Dubs, F., Morvan, N., Paillat, G., Petit, S., Thenail, C., & Lefeuvre, J.C. (1998). Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 19, 47–60.
- Burel, F., Aviron, S., Baudry, J., Le Feon, V., & Vasseur, C. (2013). The structure and dynamics of agricultural landscapes as drivers of biodiversity. In: Fu B., Jones B.K. (eds) *Landscape ecology for sustainable environment and culture*. Springer, Berlin, pp 285-308.
- Cárcamo, H.A., L. Dosdall, M. Dolinski, Olfert, O., & Byers, J. R. (2001). The cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Coleoptera: Curculionidae): a review. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 98, 201-210.
- Carmona, D., & Landis, D. (1999). Influence of refuge habitats and cover crops on seasonal activity - density of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in field crops. *Environmental Entomology*, 28, 1145-1153.
- Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C. & Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, 37, 771–788.
- Champeaux, C. (2006). Recours à l'utilisation de pesticides en grandes cultures: évolution de l'indicateurs de fréquence de traitements au travers des enquêtes « pratiques culturales » du SCEES entre 1994 et 2001. Rapport INRA-Ministère de l'agriculture et de la pêche.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., & Kremen, C. (2011). A meta- analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9), 922-932.
- Chauvel B., J.P. Guillemain, N. Colbach, & Gasquez, J. (2001). Evaluation of cropping systems for management of herbicide-resistant populations of blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Crop Protection*, 20, 127-137.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J., & Waterhouse, T. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 93, 323-336.
- Cole, L.J., Brocklehurst, S., Elston, D.A., & McCracken, D.I. (2012). Riparian field margins: can they enhance the functional structure of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in intensively managed grassland landscape? *Journal of Applied Ecology*, 49, 1384-1395.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farberk, S., Grasso, M., Bruce Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V. Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.

- Dajoz, R. (2002). *Les Coléoptères carabidés et ténébrionidés: écologie et biologie*. Éditions Tec & Doc, Paris, France.
- Dassou, A.G. & Tixier, P. (2016). Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity: a meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 6, 1143-1153.
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voigtländer, K., & Wolters, V. (2005). Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 213-211.
- Dauer, J.T., Luschei, E.C., & Mortensen, D. (2009). Effects of landscape composition on spread of an herbicide-resistant weed. *Landscape Ecology*, 24, 735-747.
- Davis, A.S., Daedlow D., Schutte B.J., & Westerman P.R., (2011). Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 682–890.
- DEFRA, Departement for Environement Food and Rural Affairs. (2011). Maps of crop areas in 2000 and 2010 across England. <http://www.defra.gov.uk/statistics/foodfarm/landuselivestock/junesurvey/junesurveyresults>
- DeFries, R.S., Foley, J.A., & Asner, G.P. (2004). Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 249–257.
- Den Boer, P.J. (1970). On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, 4, 1-28.
- Dennis, P., Wratten, S.D., & Sotherton, N.W. (1991). Mycophagy as a factor limiting predation of aphids (Hemiptera: Aphididae) by staphylinid beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in cereals. *Bulletin of entomological research*, 81, 25–31.
- Dennis P., & Fry, G.L.A. (1992). Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 40, 95-115.
- Desender, K. (1989). Heritability of wing development and body size in a carabid beetle, *Pogonus chalcus* Marsham, and its evolutionary significance. *Oecologia* 78, 513–520.
- Dias, P.C., (1996). Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 11 (8): 326-330.
- Diehl, E., Wolters, V., & Birkhofer, K. (2012). Arable weeds in organically managed wheat fields foster carabid beetles by resource- and structure-mediated effects. *Arthropod-Plant Interactions*, 6, 75–82.
- Diekötter, T., Wamser, S., Wolters, V., & Birkhofer, K. (2010). Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 137, 108-112.
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 62 (2-3): 81-91.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65 (1), 169-175.
- Edwards, C.A., Sunderland, K.D., & George K.S. (1979). Studies on polyphagous predators of cereal aphids. *Journal of Applied Ecology*, 16 (3), 811–823.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., & Beck, D.A. (2000). Adult coccinellid activity and predation on aphids in spring cereals. *Biological Control*, 17, 218–226.

- Eyre, M.D., Labanowska-Bury, D., Avayanos, J.G., White, R. & Leifert, C. (2009). Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in an intensively managed vegetable crop landscape in eastern England. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 131, 340-349.
- Eyre, M.D., Luff, M.L., & Leifert C. (2013). Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 165, 60-67.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, B.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena G.M., & Martin, J.L.(2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*,14, 101-112.
- Fawki, S., & Toft, S. (2005). Food preferences and the value of animal food for the carabid beetle *Amara similata* (Gyll.) (Col., Carabidae). *Journal of Applied Entomology*, 129, 551–556.
- Ferron, P. (1999). Protection intégrée des cultures: evolution du concept et application. *Les dossiers de l'Environnement n°19*,
- Firbank, L.G., Heard, M.S., Woivod, I.P., Hawes, C., Haughton, A.J., Champion, G.T., Scott, R J., Hill, M.O., Dewar, A.M., Squire, G.R., May, M.J., Brooks, D.R., Bohan, D.A., Daniels, R.E., Osborne, J.L., Roy, D.B., Black, H.I.J., Rothery, P., & Perry, J.N. (2003). An introduction to the Farm-Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Journal of Applied Ecology*, 40, 2-16.
- Firbank, L.G., Petit, S., Smart, S., Blain, A., & Fuller, R.J. (2008). Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 777–787.
- Forel, J., & Leplat, J. (1995). *Les carabes de France*. Science Nat, Venette, France, 316pp.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. (1981). Patches and Structural Components for a Landscape Ecology. *Bioscience*, 31 (10): 733-740.
- Frampton, G.K., Cilgi, T., Fry, G.L.A., & Wratten, S.D. (1995). Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) on farmland. *Biological Conservation*, 71(3), 347-355.
- Frank, T., Kehrl, P., & Germann, C. (2007). Density and nutritional condition of carabid beetles in wildflower areas of different age. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 120, 377-383.
- Frank, S.D. (2010). Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions. *Biological control*, 52, 8-16.
- French, B., Elliott, N., Berberet, R., & Burd, J. (2001). Effects of riparian and grassland habitats on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in adjacent wheat fields. *Environmental Entomology* 30, 225 - 234.
- French, B., & Elliott, N. (1999). Temporal and spatial distribution of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in grasslands and adjacent wheat fields. *Pedobiologia*, 43, 73-84.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological conservation*, 142, 238-243.
- Fried, G., Chauvel, B., & Reboud, X. (2015). Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. *Weed research*, 55, 514-524.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschardtke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C. Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawrog, V., Aavik, T., Thies, C.,

- Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., & Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11, 97-105.
- Goodwin, B.J., Fahrig, L. (2002). Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 24–35.
- Gravesen, L. (2003). The treatment frequency index—an indicator for pesticide use and dependency as well as overall load on the environment. In: Reducing Pesticide Dependency in Europe to Protect Health, Environment and Biodiversity, Copenhagen Pesticides Action Network Europe (PAN), PureConference.
- Griffiths, G.J.K., Winder, L., Holland, J.M., Thomas, C.F.G. & Williams, E. (2007). The representation and functional composition of carabid and staphylinid beetles in different field boundary types at a farm-scale. *Biological Conservation*, 135 (1), 145-152.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Luna, J.M. (2003). Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 4(2), 107-116.
- Haenke, S., Kovács-Hostyánszki, A., Fründ, J., Batáry, P., Jauker, B., Tschardt, T., & Holzschuh, A. (2014) Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. *Journal of Applied Ecology*, 51(2), 505–513.
- Haines-Young, R., Barr, C.J., Firbank, L.G., Furse, M., Howard, D.C., McGowan, G., Petit, S., Smart, S.M. & Watkins, J.W. (2003). Changing landscapes, habitats and vegetation diversity across Great Britain. *Journal of Environmental Management*, 67, 267–281.
- Hance, T., Gregoire-Wibo, C., & Lebrun, P. (1990). Agriculture and ground-beetles populations: the consequence of crop types and surrounding habitats on activity and species composition. *Pedobiologia*, 34, 337-346.
- Harwood, J.D., Sunderland, K.D., & Symondson, W.O.C. (2001). Living where the food is: web location by linyphiid spiders in relation to prey availability in winter wheat. *Journal of Applied Ecology*, 38, 88-99.
- Harvey, J.A., van der Putten, W.H., Turin, H., Wagenaar, R., & Martijn Bezemer, T. (2008). Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 127, 100–106.
- Haschek, C.M., Drapela, T., Schuller, N., Fiedler, K., & Frank, T. (2012). Carabid beetle condition, reproduction and density in winter oilseed rape affected by field and landscape parameters. *Journal of Applied Entomology*, 136(9), 665-674.
- Hatten, T.D., Bosque-Perez, N.A., Labonte, J.R., Guy, S.O., & Eigenbrode, S.D. (2007). Effects of tillage on the activity density and biological diversity of carabid beetles in spring and winter crops. *Environmental Entomology*, 36, 356-368.
- Hawthorne, A.J., Hassall, M., & Sotherton, N.W. (1998). Effects of cereal headland treatments on the abundance and movements of three species of carabid beetles. *Applied Soil Ecology*, 9(1-3): 417-422.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, D., Diekotter, T., Lens, L., Liira, J., Schweiger, O., Speelmans, M., *et al.* (2009). Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among- community species richness in agricultural landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 607–616.

- Hof, A.R., & Bright, P.W. (2010). The impact of grassy field margins on macro-invertebrate abundance in adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139, 280-283.
- Holland, J.M., & Luff, M.L. (2000). The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews*, 5, 109–129.
- Holland, J.M. (2002). *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, UK.
- Holland, J.M., & Reynolds, C.J.M. (2003). The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia*, 47, 181-191.
- Holland, J.M., Begbie, M., Birkett, T., Southway, S., & Thomas, S.R. (2004). The spatial dynamics and movement of *Pterostichus melanarius* and *P. madidus* (Carabidae) between and within arable fields in the UK. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 30, 35-53.
- Holland, J.M., Thomas, C.F.G., Birkett, T., Southway, S., & Oaten, H. (2005). Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1140-1152.
- Holland, J.M., Thomas, C.F.G., Birkett, T., & Southway, S. (2007). Spatio-temporal distribution and emergence of beetles in arable fields in relation to soil moisture. *Bulletin of Entomological Research*, 97, 89-100.
- Holland, J.M., Birkett, T., & Southway, S. (2009). Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl*, 54, 19-33.
- Honěk, A. (1988). The effect of crop density and microclimate on pitfall trap catches of Carabidae, Staphylinidae (Coleoptera), and Lycosidae (Araneae) in cereal fields. *Pedobiologia*, 32, 233-242.
- Honěk, A., Jarosik, V. (2000). The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae. *European Journal of Entomology*, 97, 517–525.
- Honěk, A., Martinkova, Z., & Jarošík, V. (2003). Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal of Entomology*, 100, 531–544.
- Honěk, A., Martinkova, Z., & Saska, P. (2005). Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology*, 93, 345–352.
- Honěk, A., Saska, P., & Martinkova, Z. (2006). Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia experimentalis et applicata*, 118, 157–162.
- Honěk, A., Martinkova, Z., Saska, P., & Pekar, S. (2007). Size and taxonomic constraints determine seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology*, 8, 343-353.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, A., Symstad, A.J., Vendermeer J. & Wardle, W.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75, 3–35.
- Hulme, P.E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 32-46.
- INSEE, Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques, 2016. <http://www.insee.fr/>
- Jeanneret, P., Schupbach, B., Pfiffner, L., & Walter, T. (2003) Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 18, 253-263.
- Jeannel, R. (1942). Coléoptères Carabiques II. Faune de France, Lechevalier, Paris.

- Jonason, D., Smith, H.G., Bengtsson, J., & Birkhofer, K. (2013). Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Landscape Ecology*, 28(3), 487-494.
- Jørgensen, H.B., & Toft, S. (1997). Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata*. *Ecological Entomology*, 22, 7–15.
- Juliano, S.A. (1986). Food limitation of reproduction and survival for populations of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). *Ecology*, 67, 1036–1045.
- Kamenova, S. (2013). Réseaux d'interactions, biodiversité et services écosystémiques en milieu agricole : que nous apprennent les coléoptères carabiques ? Université de Poitiers, Rennes.
- Keitt, T.H., Urban, D.L., & Milne, B.T. (1997). Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology*, 1, 4.
- Kleijn, D., Rundlof, M., Scheper, J., Smith, H.G., & Tschardtke, T. (2011). Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in Ecology & Evolution*, 26 (9): 474-481.
- Knapp, M., & Knappová, J.(2013). Measurement of body condition in a common carabid beetle, *Poecilus cupreus*: a comparison of fresh weight, dry weight, and fat content. *Journal of Insect Science*, 13:6. Available online: <http://www.insectscience.org/13.6>
- Kotze, D.J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M.J., Lövei, G.L., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzolotto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada, A., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R., & Zetto, T. (2011) Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *Zookeys*, 55–148.
- Kromp, B., & Steinberger, K-H. (1992). Grassy field margins and arthropod diversity: a case study on ground beetles and spiders in eastern Austria (Coleoptera: Carabidae; Arachnida: Aranei, Opiliones). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 40, 71-93.
- 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.
- Kruess, A., & Tschardtke, T. (1994). Habitat Fragmentation, Species Loss, and Biological Control. *Science*, 264, 1581-1584.
- Labruyere, S., Bohan, D.A., Biju-Duval, L., Ricci, B., & Petit, S. (2016a). Local, neighbor and landscape effects on the abundance of weed seed-eating carabids in arable fields: A nationwide analysis. *Basic and Applied Ecology*, 17(3), 230-239.
- Labruyere, S., Ricci, B., Lubac, A., & Petit, S. (2016b). Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed eating carabid species in arable landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 231, 183-192.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., & Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Reviews of Entomology*, 4, 175–201.
- Lang, A. (2000). The pitfalls of pitfalls: a comparison of pitfall catches and absolute densities estimates of epigeal invertebrate predators in arable land. *Anz. Schadlingskunde. Journal of Pest Science*, 73, 99-106.
- Langmaack, M., Land, S., & Büchs, W. (2001). Effects of different field management systems on the carabid coenosis in oil seed rape with special respect to ecology and nutritional status of predacious *Poecilus cupreus* L. (Col., Carabidae). *Journal of Applied Entomology*, 125, 313–320.

- Larsen, K.J., Work, T.T., & Purrington, F.F. (2003). Habitat use patterns by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of notheastern Iowa. *Pedobiologia*, 47, 288-299.
- Le Cren, E.D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20, 201-219.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.P., & Trommetter, M. (2008). Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective. Rapport INRA (France).
- Lenth, R.V. (2016). Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software*, 69(1), 1-33.
- Lindroth, C.H. (1945). Die Fennoskandischen Carabidae. I. Göteborgs Kungliga Vetenskaps och Vitterhetssamhälles Handlingar, B4 1–709.
- Loreau, M.S. Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D.A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Losey, J.E., & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, 56, 311–323.
- Lövei, G.L., & Sunderland, K.D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41, 231–256.
- Lövei, G.L., Magura, T., Tóthmérész, B. & Ködöböcz, V. (2006). The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 283–289.
- Lozzia, G.C., Furlanis, C., Manachini, B., Rigamonti, I.E. (1998). Effects of Bt corn on *Rhopalosiphum padi* L. (Rhynchota Aphididae) and on its predator *Chrysoperla carnea* Stephen (Neuroptera Chrysopidae). *Boll. Zool. Agrar. E Bachic.* 30, 153–164.
- Luff, M.L. (1980). The biology of the ground beetle *Harpalus rufipes* in a strawberry field in Northumberland. *Annals of Applied Biology*, 94, 153-164.
- Luff, M.L. (1987). Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology Reviews*, 2, 237–278.
- Lundgren, J.G. (2009). *Relationships on Natural Enemies and Non-Prey Foods*. Springer Science, Dordrecht, The Netherlands.
- Lundgren, J. (2013). Complex interactions among seeds and the carabids that eat them. In *XVIIth European Carabidologist Meeting*, September 22-27, Prague, Czech Republic, 40.
- Lys, J.-A., & Nentwig, W. (1992). Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. 4. Surface activity, movements and activity density of abundant carabid beetles in a cereal field. *Oecologia*, 92, 373-382.
- Lys, J.-A., Zimmermann, M., & Nentwig, W. (1994). Increase in activity density and species number of carabid beetles in cereals as a result of strip-management. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 73, 1-9.
- Macfayden, S., & Muller, W. (2013). Edges in agricultural landscapes: species interactions and movement of natural enemies. *PLoS ONE* 8:e59659

- Maisonhaute, J.-É., Peres-Neto, P., & Lucas, É. (2010). Influence of agronomic practices: local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139, 500-507.
- Marrec, R. (2014). Etude multi-échelle des déterminants des patrons de structuration et de dynamique spatiale de populations de coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes. Thèse de doctorat, Université de Poitiers.
- Marrec, R., Badenhausser, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., & Gauffre B. (2015). Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 199, 282-289.
- Marshall, E.J.P., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., Squire, G.R., & Ward, L.K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed research*, 43, 77-89.
- Marshall, E.J.P., West, T.M., Kleijn, D. (2006). Impacts of an agri-environment field margin prescription on the flora and fauna of arable farmland in different landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 113, 36-44.
- Matalin, A.V. (2003). Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova. *Pedobiologia*, 47(4), P. 311-319.
- Matalin, A.V. (2008). Evolution of biennial life cycles in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palaearctic. In: Back to the roots and back to the future. *Proceedings of XIII European Carabidologist Meeting*, Blagoevgrad, pp. 259-284.
- Mauchline, A.L., Watson, S.J., Brown, V.K., & Froud-Williams, R.J. (2005). Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research*, 45, 157-164.
- Mauremooto, J.R., Wratten, S.D., Worner, S.P., & Fry, G.L.A. (1995). Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 52(2-3), 141-148.
- Meeus, J.H.A. (1993). The transformation of agricultural landscapes in Western-Europe. *Science of the Total Environment*, 129 (1-2), 171-190.
- Menalled, F.D., Costamagna, A.C., Marino, P.C., & Landis, D.A., (2003). Temporal variation in the response of parasitoids to agricultural landscape structure. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 96, 29- 35.
- Menalled, F.D., Smith, R.G.; Dauer, J.T., & Fox, T.B. (2007). Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 118, 49-54.
- Millan de la Peña, N., Butet, A., Delettre, Y., Morant, P. & Burel, F. (2003) Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 94: 59-72.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Pêche (2015). Plan Ecophyto II. PDF disponible sur http://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/151022_ecophyto.pdf.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effect models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 133-142.
- Naylor, R., Ehrlich, P.R. (1997). Natural pest control services and agriculture. *Nat. Serv. Soc. Depend. Nat. Ecosyst.* 151-174.

- Niemelä, J., Spence, J.R., & Spence, D.H. (1992). Habitat associations and seasonal activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Tenebrionidae). *Journal of Entomological Science*, 25, 284-295.
- Noordhuis, R., Thomas, S.R. & Goulson, D. (2001). Overwintering populations of beetle larvae (Coleoptera) in cereal fields and their contribution to adult populations in the spring. *Pedobiologia*, 45, 84-95.
- O'Rourke, M.E., Heggenstaller, A.H., Liebman, M., & Rice, M.E. (2006). Post-dispersal weed seed predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116, 280-288.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science*, 144, 31-43.
- Oksanen, J. (2011). Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. R package vs 2.0-1.
- Östman, Ö., Ekbom, B., Bengtsson, J., & Weibull, A.-C. (2001). Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological Applications*, 11 (2), 480-488.
- Östman, Ö., Ekbom, B., & Bengtsson, J. (2003). Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economics*, 45, 149-158.
- Östman, Ö., (2005). Asynchronous temporal variation among sites in condition of two carabid species. *Ecological Entomology*, 30, 63-69.
- Ouin, A., Aviron, S., Dover, J., & Burel, F. (2004). Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 103(3), 473-479.
- Paoletti, M.G., & Pimentel, D. (2000). Environmental risks of pesticides versus genetic engineering for agricultural pest control. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 12(3), 279-303.
- Parsa, S., Ccanto, R., & Rosenheim, J.A. (2011). Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture. *Ecological Applications*, 21 (2): 539-546.
- Perry, J.N., Rothery, P., Clark, S.J., Heard, M.S., & Hawes, C. (2003). Design, analysis and statistical power of the Farm-Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Journal of Applied Ecology*, 40, 17-31.
- Petit, S., Boursault, A., & Bohan, D.A. (2014). Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology*, 111(5), 1-6.
- Petit, S., Labruyere, S., Trichard, A., Ricci, B., & Bohan, D.A. (2015). Gestion territoriale des adventices: effets des propriétés du paysage sur les communautés adventices et sur leur régulation par les carabidae. *Innovations Agronomiques*, 43, 71-82.
- Pfiffner, L., & Luka, H. (2000). Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 78, 215-222.
- Pimentel, D., Wilson, C., McCullum, C., Huang, R., Dwen, P., Flack, J., Tran, Q., Saltman, T., & Cliff, B. (1997). Economic and environmental benefits of biodiversity. *BioScience*, 47(11), 747-757.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & The R Development Core Team (2011). *Nlme: Linear and nonlinear mixed effects models*. R package Version 3.1-102.

- Powell, W., Dean, G.J. & Dewar, A. (1985). The influence of weeds on polyphagous arthropod predators in winter wheat. *Crop Protection*, 4, 298 - 312.
- Power, M.E. (1992). Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy. *Ecology*, 73(3), 733-746.
- Purtauf, T., Dauber, J., & Wolters, V. (2005a). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458–464.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tschardtke, T., & Wolters, V. (2005b). Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 108, 165-174.
- R Development Core Team (2013). *R: A language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rand T.A., Tylianakis J.M., & Tschardtke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent habitat. *Ecology letters*, 9, 603-614.
- Raymond, L., Sarthou, J.-P., Plantegenest, M., Gauffre, B., Ladet, S., & Vialatte, A., (2014). Immature hoverflies overwinter in cultivated fields and may significantly control aphid populations in autumn. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 185, 99–105.
- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I., & Abernethy, V.J. (1999). A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici*, 36, 21–37.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S., & Foster, G.N. (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82, 1112–1129.
- Riecken, U., Raths, U. (1996) Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici*, 33, 109–116.
- 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.
- Roger, J-L., Jambon, O., & Bouger, G. (2010). *Clé de détermination des carabidés : Paysages agricoles de la Zone Atelier d'Armorique*. Laboratoires INRA SAD-Paysage et CNRS ECOBIO, Rennes, France.
- Roume A. (2011). Quelle est la contribution des milieux semi-naturels à la diversité et à la répartition des assemblages de Carabidae circulants et hivernants dans un paysage rural tempéré ? Thèse de doctorat. Université de Toulouse.
- Roy, D.B., Bohan, D.A., Houghton, A.J., Hill, M.O., Osborne, J.L., Clark, S.J., Perry, J.N., Rothery, P., Scott, R.J., Brooks, D.R., Champion, G.T., Hawes, C., Heard, M.S., & Firbank, L.G. (2003). Invertebrates and vegetation of field margins adjacent to crops subject to contrasting herbicide regimes in the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 358, 1879–1898.
- Rusch, A. (2010). Analyse des déterminants des attaques de *Meligethes aeneus* (Coleoptera, Nitidulidae) et de sa régulation biologique à l'échelle d'un paysage agricole : Contribution à l'amélioration de la protection intégrée du colza. Thèse de doctorat, AgroParisTech.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., & Roger-Estrade, J. (2011). Multi- scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape ecology*, 26(4), 473-486.

- Saska, P., & Jarošík, V. (2001). Laboratory study of larval food requirements in nine species of *Amara* (Coleoptera: Carabidae). *Plant Protection Science*, 37, 103–110.
- Saska, P., Vodde, M., Heijerman, T., Westerman, P.R., & van der Werf, W. (2007). The significance of a grassy field boundary for the spatial distribution of carabids within two cereal fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 122, 427–434.
- Saska, P., van der Werf, W., De Vries, E., & Westerman, P.R. (2008a). Spatial and temporal patterns of carabid activity-density in cereals do not explain levels of predation on weed seeds. *Bulletin of Entomological Research*, 98, 169–181.
- Saska, P., Honěk, A. (2008b). Synchronization of a Coleopteran Parasitoid, *Brachinus* spp. (Coleoptera: Carabidae), and Its Host. *Ecology and Population Biology*, 101(3), 533–538.
- Schlein, O., & Büchs, W. (2004). Approaches to assess the importance of carnivorous beetles as predators of oilseed rape pests. *Integrated Protection in Oilseed Crops, IOBC/wprs Bulletin*, 27, 291–294.
- Schlein, O., & Büchs, W. (2006). The ground beetle *Amara similata* as a predator of pest larvae in oil seed rape fields; ignored but influential in biological control? *International Symposium on Integrated Pest Management in Oilseed Rape*, Göttingen.
- Schweiger, O., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Rukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., & Bugter, R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1129–1139.
- Sharpe, R.M., & Irvine, D.S. (2004). How strong is the evidence of a link between environmental chemicals and adverse effects on human reproductive health? *Bmj*, 328, 447–451.
- Sheppard, S.K., Harwood, J.D. (2005). Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator–prey food-webs. *Functional Ecology*, 19, 751–762.
- Skirvin, D.J., Perry, J.N., & Harrington, R., (1997). The effect of climate change on an aphid–coccinellid interaction. *Global Change Biology*, 3, 1–11.
- Spence J., Niemelä J. (1994). Sampling Carabid Assemblages with Pitfall Traps-the Madness and the Method. *Canadian Entomologist*, 126, 881–894.
- Sotherton, N.W. (1984). The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Annals of Applied Biology*, 105, 423–429.
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Rio Carvalho, C., de Snoo, G.R., & Eden, P. (2001). Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 63, 337–365.
- Sunderland, K.D., & Vickerman, G.P. (1980). Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 17 (2), 389–396.
- Tcharntke, T., Rand, T.A., & Bianchi, F.J.J.A. (2005). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop–noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 421–432.
- Theiling K.M., & Croft B.A. (1988). Pesticide side effects on arthropod natural enemies: A database summary. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 21, 191–218.

- Thenail, C., Joannon, A., Capitaine, M., Souchere, V., Mignolet, C., Schermann, N., Di Pietro, F., Pons, Y., Gaucherel, C., Viaud, V. & Baudry, J. (2009). The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. *Agriculture Ecosystems and Environment* 131 (3-4): 207-219.
- Thiele, H.-U. (1977). *Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behaviour*. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Thies, C., & Tschardtke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285, 893-895.
- Thies, C., Steffan - Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101(1), 18-25.
- Thomas, M.B., Wratten, S.D., & Sotherton, N.W. (1991). Creation of island habitat in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods-predator densities and emigration. *Journal of Applied Ecology*, 28, 906-917.
- Thomas, C.F.G., Green, F., & Marshall, E.J.P. (1997). Distribution, dispersal and population size of the ground beetles, *Pterostichus melanarius* (Illiger) and *Harpalus rufipes* (Degeer) (Coleoptera, Carabidae), in field margin habitats. *Biological Agriculture & Horticulture*, 15:1-4, 337-352.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., & Marshall, E.J.P. (1998). Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia*, 116, 103–112.
- Thomas, C.F.G., & Jepson, P.C. (1999). Differential aerial dispersal of Linyphiid spiders from a grass and a cereal field. *The Journal of Arachnology*, 27, 294-300.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Fernandez Garcia, A., & Marshall, E.J.P. (2001). Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. *Journal of Applied Ecology*, 38, 100–116.
- Thomas, C.F.G., Holland, J.M., & Brown, N.J. (2002). The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes. In: *The Agroecology of Carabid Beetles* (ed. by J. M. Holland), pp. 305–344. Intercept, Andover, U.K.
- Thomas, C.F.G., Brown, N.J., & Kendall, D.A. (2006). Carabid movement and vegetation density Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 113, 51-61.
- Thorbek, P., & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 41, 526-538.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292, 281-284.
- Toft, S., & Bilde, T. (2002) Carabid diets and food value. In: *The agroecology of carabid beetles*, éd. J. M. Holland, pp. 81-110. Intercept Ltd, Andover, U.K.
- Tooley, J.A., & Brust, G.E. (2002). Weed seed predation by carabid beetles. In: *The Agroecology of Carabid Beetles* (ed. by J. M. Holland), pp. 215– 229. Intercept, Andover, U.K.
- Trichard, A., Chauvel, B., & Petit, S. (2013a). Un état des connaissances sur la prédation des graines d'adventices par les invertébrés. AFPP – 22e Conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.

- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L., & Petit, S. (2013b). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology*, 14(3), 235-245.
- Trichard, A., Ricci, B., Ducourtieux, C., & Petit, S. (2014). The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 188, 40-47.
- Tscharntke, T., Rand, T.A., & Bianchi, F., (2005). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici*, 42 (4): 421-432.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., van Nouhuys, S., & Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43, 294–309.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Frund, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes -eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87 (3), 661-685.
- Vanbergen, A.J., Watt, A.D., Mitchell, R., Truscott, A-M., Palmer, S.C.F., Eva Ivits, E., Eggleton, P., HeWn Jones, T., Sousa, J.P. (2007). Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia*, 153, 713–725.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Koivula, M., Niemelä, J., Kotze, D.J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger G., Serrano, J., Lencina, J.L., Serrano, A., Aguiar, C., Grandchamp, A.-C., Stofer, S., Szél, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J., & Watt, A.D. (2010). Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology*, 35, 226-235.
- van Huizen, T.H.P. (1977). The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, 29, 27-41.
- Vasseur, C. (2012). Contrôles exercés par les mosaïques de systèmes de culture sur les dynamiques du carabe *Pterostichus melanarius* Illiger (Coleoptera, Carabidae). Thèse de doctorat, Université de Rennes 1.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M., & Baudry, J. (2013). The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, 3-14.
- Veres A., Petit S., Conord C., & Lavigne C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, 110-117.
- Vollhardt, I.M., Tscharntke, T., Wäckers, F.L., Bianchi, F.J., & Thies, C. (2008). Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 126, 289–292.
- Wallin, H. (1988a). The effects of spatial distribution on the development and reproduction of *Pterostichus cupreus* L., *P. melanarius* Ill., *P. niger* Schall. and *Harpalus rufipes* DeGeer (Col., Carabidae) on arable land. *Journal of Applied Entomology*, 106, 483-487.

- Wallin, H. (1988b). Mandible wear in the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in relation to diet and burrowing behavior. *Entomologia, Experimentalis et Applicata*, 48, 43-50.
- Wallin, H., & Ekbom, B.S. (1988). Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. *Oecologia*, 77(1), 39-43.
- Wallin, H., Chiverton, B.S., Ekbom, B.S., & Borg, A. (1992). Diet, fecundity and egg size in some polyphagous predatory carabid beetles. *Entomologia Experimentalis Applicata*, 65, 129-140.
- Wallin, H., & Ekbom, B.S. (1994). Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of *Pterostichus* beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology*, 23, 1171-1181.
- Warner, D.J., Allen-Williams, L.J., Warrington, S., Ferguson, A.W., & Williams, I.H. (2008). Implications for conservation biocontrol of spatio-temporal relationships between carabid beetles and coleopterous pests in winter oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology*, 10, 375-387.
- Weeks, R., & McIntyre, N. (1997). A comparison of live versus kill pitfall trapping techniques using various killing agents. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82: 267-273.
- Weibull, A.-C., & Östman, Ö. (2003). Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology*, 4, 349-361.
- Westerman, P.R., Hofman, A., Vet, L.E.M., & van der Werf, W. (2003). Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeaic weed seed predation in organic cereal fields. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 95, 417-425.
- Winder, L., Alexander, C.L., Holland, J.M., Wooley, C., Perry, J. N. (2001). Modelling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field. *Ecology Letters*, 4, 568-576.
- Winder, L. (2004). Marking by abrasion or branding and recapturing carabid beetles in studies of their movement. *International journal of pest management*, 50, 161-164.
- Winder, L., Alexander, C.L., Holland, J.M., Symondson, W.O.C., Perry, J. N., & Wooley, C. (2005). Predatory activity and spatial pattern: the response of generalist carabids to their aphid prey. *Journal of Animal Ecology*, 74, 443-454.
- Wissinger, S.A. (1997). Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biological Control*, 10, 4-15.
- Woodcock, B.A., Redhead, J., Vanbergen, A.J., Hulmes, L., Peyton, J., Nowakowski, M., Pywell, R. F., & Heard, M.S. (2010). Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139, 181-186.
- Zangger, A., Lys, J.-A., & Nentwig, W. (1994). Increasing the availability of food and reproduction of *Poecilus cupreus* in a cereal field by strip management. *Entomologia Experimentalis Applicata*, 71, 111-120.
- Zhang, J., Drummond, F.A., Liebman, M., & Hartke, A. (1997). Phenology and dispersal of *Harpalus rufipes* DeGeer (Coleoptera: Carabidae) in Agroecosystems in Maine. *Journal of Agricultural Entomology*, 14 (2), 171-186.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., & Swinton, S.M. (2007). Ecosystem services and disservices to agriculture. *Ecological Economics*, 64, 253-260.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., & Smith, G.M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, 574pp.

Publications et communications scientifiques

Articles acceptés :

Petit, S., Labruyere, S., Trichard, A., Ricci, B., & Bohan, D.A. (2015). Gestion territoriale des adventices : effets des propriétés du paysage sur les communautés adventices et sur leur régulation par les carabidae. *Innovations agronomiques* (43), 71-82.

Labruyere, S., Bohan, D.A., Biju-Duval, L., Ricci, B., & Petit, S. (2016). Local, neighbor and landscape effects on the abundance of weed seed-eating carabids in arable fields: a nationwide analysis. *Basic and Applied Ecology*, 17, 230–239. doi:10.1016/j.baae.2015.10.008

Labruyere, S., Ricci, B., Lubac, A., & Petit, S. 2016. Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed-eating carabid species in arable landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 231, 183–192. doi:10.1016/j.agee.2016.06.037

Article en preparation

Labruyere, S., Petit, S., & Ricci, B. in prep. Annual variation of oilseed rape habitat quality and role of grassy field margins for seed eating carabids in arable mosaics.

Communications orales :

Sarah Labruyere, David A. Bohan, Aude Trichard, Luc Biju-Duval, Benoit Ricci, Sandrine Petit. Influence du colza et des prairies à différentes échelles spatiales sur l'abondance de carabes prédateurs de graines d'adventices. **7ème Journée Française de l'Ecologie du Paysage, Colloque IALE, Dijon, du 27 au 30 octobre 2014.**

Sarah Labruyere, David A. Bohan, Luc Biju-Duval, Benoit Ricci, Sandrine Petit. Importance of habitat, local management and landscape composition on the abundance of weed seed-eating carabids species in crop fields. **17th European Weed Research Society Symposium. "Weed management in changing environments", Montpellier, du 23 au 26 juin 2015.**

Sandrine Petit, Orla McLaughlin, Sarah Labruyere, Luc Biju-Duval, David A. Bohan. Promoting weed regulation services in arable landscapes. **XIII European Ecology Federation Conference - Ecology at the Interface – Rome, 21-25 September 2015.**

Sarah Labruyere, Benoit Ricci, Sandrine Petit. Fonctionnement d'une population dans une mosaïque agricole : Cas des carabidés prédateurs de graines d'adventices. **Apéro Sciences du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 18 février 2016.**

Sarah Labruyere, Benoit Ricci, Sandrine Petit. Fonctionnement d'une population dans une mosaïque agricole : Cas des carabidés prédateurs de graines d'adventices. **Journée des doctorants de l'UMR Agroécologie, Dijon, 14 mars 2016.**

Sandrine Petit, Sarah Labruyere, Orla McLaughlin, Benoit Ricci & David A. Bohan. Managing landscapes for promoting the weed seed regulation service in agriculture. **14th ESA Congress, Edinburgh, 5-9 Sept 2016.**

Sandrine Petit, [Sarah Labruyere](#), Orla McLaughlin, David A., Bohan, & Benoit Ricci. Local and landscape scale effects on seed-eating carabids and levels of weed seed predation in arable fields. **Sféologie-2016, International Conference of Ecological Sciences, Marseille – 24-27 Octobre 2016.**

Posters :

[Sarah Labruyere](#), Benoit Ricci, Sandrine Petit. Le paysage agricole, un levier d'action pour promouvoir le service de prédation de graines d'adventices par les carabidés. **Journée des doctorants. Dijon, le 24 mars 2014.**

[Sarah Labruyere](#), Benoit Ricci, Sandrine Petit. Quelle organisation spatiale des paysages agricoles pour promouvoir le service de prédation des graines d'adventices par les carabidés ? **7ème Journée Française de l'Ecologie du Paysage, Colloque IALE. Dijon, du 27 au 30 octobre 2014.**

[Sarah Labruyere](#), David A. Bohan, Aude Trichard, Luc Biju-Duval, Benoit Ricci, Sandrine Petit. The influence of oilseed rape and grasslands on the abundance of weed seed-eating carabids at different spatial scales. **BESSfé Annual Meeting. Lille, du 9 au 12 décembre 2014.**

Sandrine Petit, [Sarah Labruyere](#), Alice Charalabidis, Cyrille Auguste, Luc Biju-Duval, Chantal Ducourtieux, Benoit Ricci, Aude Trichard & David Bohan. La prédation des graines d'adventices par les coléoptères carabidae. **Rencontres adventices du GIS GC HP2E et du RMT Florad, Paris, le 15 décembre 2015.**

Enseignements et vulgarisations scientifiques :

Mission enseignement à l'Université de Bourgogne: Cours d'introduction à l'écologie. Niveau 2^{ème} année de Licence. 130h équivalent TD (années universitaires 2013/2014 et 2014/2015).

Communication orale auprès d'agriculteurs du réseau DEPHY le 4 décembre 2014 : présentation générale des coléoptères carabidés.

Participation à la journée biodiversité du sol le 5 décembre 2014 (Palais des congrès de Dijon) : animation stand carabes pour le grand public et écriture d'un document vulgarisé sur les carabes.

Participation aux Journées Portes Ouvertes de l'INRA de Dijon du 9 au 11 octobre 2015 et du 14 au 16 octobre 2016 avec des présentations orales sur les carabes aux classes scolaires et grand public

Animation stand INRA lors du Salon International de l'Agriculture 2016.

Formation à la vulgarisation scientifique via l'Expérimentarium qui organise des rencontres entre chercheurs et classes scolaires/grand public via différents formats de vulgarisation et écriture d'une « fiche chercheur » présentant mon sujet de recherche.

Participation à la nuit européenne des chercheurs, à Dijon, le 30 septembre 2016.

Gestion territoriale des adventices : effets des propriétés du paysage sur les communautés adventices et sur leur régulation par les carabidae

Petit S.¹, Labruyere S.¹, Trichard A.^{1,2}, Ricci B.¹, Bohan D.A.¹

¹ INRA UMR1347 Agroécologie, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France

² DRAAF Bourgogne, 4 bis rue Hoche, BP 87865, F-21078 Dijon Cedex, France

Correspondance : sandrine.petit2@dijon.inra.fr

Résumé

La gestion des territoires est un levier potentiel pour la gestion des bio-agresseurs et de la biodiversité des agro-écosystèmes. Nous proposons ici un état des connaissances sur les effets du paysage sur les adventices de culture. Nous traitons d'abord des effets directs de l'organisation des paysages sur la richesse et les niveaux d'infestation en adventices. Nous analysons ensuite les effets des propriétés du paysage sur les carabes, prédateur de graines contribuant à la régulation biologique des adventices. Notre analyse montre que (i) le paysage affecte la richesse et la composition des communautés d'adventices et de carabes, les paysages hétérogènes abritant des communautés plus diversifiées, (ii) les abondances totales de ces deux groupes semblent peu affectées par le paysage et (iii) l'intensité de la prédation de graines dépend du contexte paysager mais cet effet dépend de l'identité des espèces prédatrices. Ces résultats suggèrent que des paysages agricoles hétérogènes permettent le maintien d'une biodiversité plus importante sans pour autant accentuer les niveaux d'infestation adventices ; de plus, en abritant des communautés de carabes diversifiées, ces paysages hétérogènes pourraient autoriser la provision de services plus stables dans le temps et plus nombreux, notamment la régulation de plusieurs types de bio-agresseurs de culture.

Mots-clés : Hétérogénéité, richesse spécifique, abondance, granivorie

Abstract: Landscape-scale management of arable weeds and weed-seed predators

Landscape-scale management is known to affect pest and biodiversity levels in agroecosystems. Here, we focus on the landscape drivers of arable weeds, first by reviewing evidence of direct landscape effects on weed species richness and abundance and then by analyzing current knowledge on landscape effects on carabids, which are well-known weed seed predators that contribute to the biological regulation of weeds. Our analysis shows that (i) heterogeneous landscapes usually harbor higher species richness and more diversified communities than simple ones, (ii) total weed and carabid abundances appear seldomly affected by the landscape context of arable fields and (iii) weed seed predation in fields is affected by the surrounding landscape but this effect depends on the identity of weed seed predators. These results suggest that heterogeneous landscapes enhance biodiversity without necessarily promoting pest levels; in addition, because they harbour more diversified carabid communities, these heterogeneous landscapes are likely to deliver more stable and diversified services to agriculture, notably the regulation of various pest types.

Keywords: Heterogeneity, species richness, abundance, granivory

Introduction

La réduction de la dépendance aux herbicides est un enjeu sociétal fort et d'actualité, l'utilisation récurrente de phytosanitaires ayant un impact environnemental de moins en moins acceptable, notamment sur la qualité de l'eau et des sols. La lutte chimique contribue également au déclin de la biodiversité des agro-écosystèmes, directement sur les adventices de cultures mais aussi indirectement sur les organismes qui dépendent des adventices. La plante, la fleur et les semences des adventices sont en effet une ressource trophique pour de nombreuses espèces de micromammifères, d'oiseaux et d'insectes, dont des pollinisateurs (Marshall et al., 2003). Malgré ces constats, la gestion des adventices repose encore aujourd'hui principalement sur la lutte chimique. Cette dépendance s'explique par la large gamme d'herbicides disponibles, leur facilité d'utilisation et, malgré une augmentation des cas de résistances, leur efficacité sur la quasi-totalité des espèces adventices. En parallèle, les connaissances actuelles n'offrent pas encore forcément de solutions génériques alternatives à la lutte chimique pour gérer la flore adventice de façon à minimiser les pertes de rendements.

Le contexte d'une nécessaire réduction de l'utilisation d'herbicides a néanmoins stimulé un certain nombre de recherches en France, notamment celles menées dans le cadre du projet ANR ADVHERB '*Gestion agro-écologique de la flore adventice dans des systèmes à bas niveaux d'herbicides*'. L'objectif du projet était d'identifier de nouveaux systèmes de culture permettant de gérer les adventices, de maintenir le caractère productif des cultures et, pourquoi pas, d'offrir une plus-value environnementale en termes de services écologiques ou de maintien de la biodiversité. Globalement, les résultats de ce projet¹ indiquent qu'au niveau de la parcelle agricole, les systèmes de production intégrée économes en herbicides et basés sur la diversification des rotations et l'utilisation de leviers de gestion agronomique alternatifs aux herbicides représentent le compromis le plus intéressant en termes de durabilité économique, sociale et environnementale. Ces systèmes intégrés permettent également un contrôle des infestations d'adventices tout en ayant potentiellement un effet positif sur la biodiversité d'adventices.

Le second volet des recherches du projet portait sur l'évaluation du potentiel de l'organisation dans l'espace et dans le temps des territoires agricoles comme levier potentiel dans la gestion des adventices, en termes de niveau d'infestation et de biodiversité. Cette organisation se réfère à l'agencement spatio-temporel des systèmes de cultures et des habitats semi-naturels dans le paysage, l'hypothèse étant que cette organisation peut impacter la biodiversité et l'abondance des espèces dans les parcelles cultivées (Tscharnke et al., 2012). De façon traditionnelle, les malherbologues se sont exclusivement focalisés sur l'impact de la gestion parcellaire sur le risque d'infestation adventice. Mais ces espèces sont susceptibles de se disperser à une échelle supérieure à celle des parcelles, ce qui suggère qu'une gestion intégrée au niveau du paysage pourrait être complémentaire de la gestion parcellaire. De plus, l'émergence de nouvelles problématiques de gestion - par exemple l'expansion géographique de la résistance aux herbicides à l'échelle de territoires (Dauer, 2009) - conduit aujourd'hui à élargir les échelles d'analyse. D'autre part, les communautés adventices sont en interaction avec de nombreuses autres espèces ou communautés de l'agroécosystème (Petit et al., 2011). Certaines de ces interactions ont pour effet potentiel une régulation naturelle de l'abondance des adventices. Parmi ces interactions, la prédation des graines suscite un intérêt croissant car les quantités consommées par les prédateurs présents dans les parcelles suggèrent que ce processus pourrait contribuer au contrôle naturel des adventices (Westerman et al., 2006). Là encore, l'organisation spatiale et temporelle des territoires agricoles pourrait représenter un levier de gestion intéressant pour maximiser l'abondance des consommateurs de graines et l'intensité de la prédation des adventices dans les parcelles cultivées.

¹ Le détail des résultats est disponible dans un volume précédent de la revue (Petit et al., 2013a)

Dans ce papier, nous présentons l'état des connaissances sur le rôle des propriétés du paysage agricole sur la flore adventice. Nous traitons d'abord de la question des effets directs de l'organisation des paysages sur la biodiversité et les niveaux d'infestation en adventices. Nous analysons ensuite les connaissances sur l'impact indirect des propriétés du paysage sur les adventices, par le biais des effets de ces propriétés sur les organismes qui contribuent à la régulation biologique naturelle des adventices. Cette synthèse des connaissances alimente une discussion sur la contribution potentielle de la gestion des territoires à la mutation vers une agriculture minimisant sa dépendance aux phytosanitaires.

1. Mesurer un paysage pour comprendre la diversité biologique et les processus de régulation

L'écologie du paysage est une discipline qui a émergé il y a presque 30 ans et qui s'attache à étudier comment les propriétés d'un paysage influencent les processus écologiques qui s'y déroulent. Ces propriétés du paysage peuvent être quantifiées par l'utilisation d'indicateurs dont on sait qu'ils sont pertinents pour de nombreux processus écologiques. Il s'agit essentiellement de descripteurs de composition - c'est-à-dire la proportion de surface du paysage occupée par un type d'occupation du sol - et de descripteurs de structure - c'est-à-dire comment ces types d'occupation du sol sont agencés dans l'espace. De ces descripteurs de base découlent un certain nombre d'indicateurs, notamment la connectivité qui mesure le degré de continuité spatiale d'un type d'occupation du sol à travers le paysage et l'hétérogénéité, qui mesure le degré de complexité du paysage, à la fois en terme de structure et de composition (Figure 1).

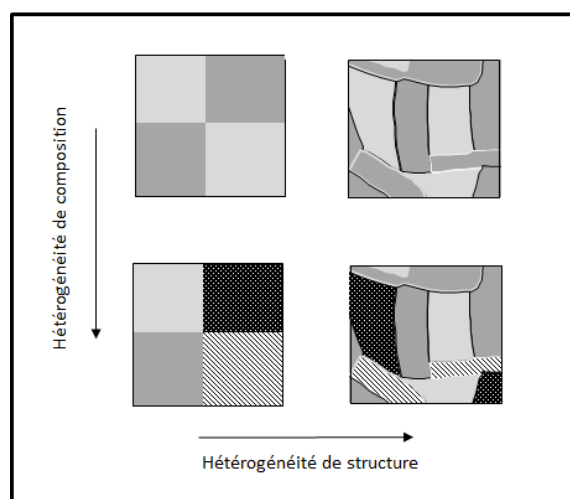


Figure 1 : L'hétérogénéité du paysage est fonction de l'hétérogénéité de composition (nombre de types d'occupation du sol différenciés) et de l'hétérogénéité de structure (nombre, taille et forme des éléments présents dans le paysage). Modifié d'après Fahrig et al., 2011.

Dans les paysages agricoles, l'hétérogénéité apparaît comme une propriété clé pour le maintien de la biodiversité (Benton et al., 2003). Cette hétérogénéité des mosaïques agricoles peut se décrire en utilisant différents degrés de résolution thématique (c'est-à-dire en catégorisant les occupations du sol de manière plus ou moins détaillée) ; le choix dépend du processus écologique que l'on cherche à expliquer. A un niveau assez grossier, le calcul d'hétérogénéité peut se baser sur des grandes classes d'occupation du sol, par exemple milieux cultivés, milieux semi-naturels, urbain. Si un même type d'occupation du sol a des fonctions écologiques différentes en fonction de son usage, il peut être nécessaire de les différencier, par exemple prairies de fauche permettant la nidification d'oiseaux menacés vs. prairies pâturées qui ne le permettent pas (Sabatier et al., 2014). De la même façon, on peut différencier les types de cultures annuelles, par exemple si certaines sont un habitat pour un ravageur alors que les autres ne le sont pas (Veres et al., 2013). Il peut aussi être pertinent de différencier les variétés d'une même culture ; c'est par exemple le cas dans les études sur la propagation de maladies du blé dans le paysage, chaque variété de blé présentant une résistance donnée (Hossard et al., 2010). Pour certains organismes, il est pertinent de représenter le paysage des

pratiques agricoles, c'est-à-dire une cartographie des types et de l'intensité des pratiques qui les influencent. Ainsi, pour les adventices, l'importance de la prise en compte de la pression phytosanitaire herbicide dans les parcelles voisines pour expliquer localement la présence ou l'absence des espèces a été démontrée (Alignier et al., 2013). Ces exemples soulignent l'importance de représenter l'espace d'une façon qui soit fonctionnelle pour l'organisme que l'on considère de façon à pouvoir rendre compte de l'hétérogénéité qui est perçue par cet organisme – on parle alors d'hétérogénéité fonctionnelle (Fahrig et al., 2011). Cette tâche est souvent loin d'être triviale ; dans de nombreux cas, un organisme détecte et répond à des hétérogénéités qui sont difficiles, voire impossibles à détecter par l'humain – on parle alors d'hétérogénéité cachée (Vasseur et al., 2014).

Au-delà de ces différentes façons de quantifier l'hétérogénéité du paysage dans l'espace, il est important de noter que l'une des spécificités de l'agroécosystème est sa nature extrêmement dynamique, notamment du fait des successions culturales. Cette hétérogénéité temporelle a des implications importantes pour les organismes qui y vivent et les processus écologiques comme la régulation biologique. Les organismes doivent en effet être adaptés à cette mosaïque changeante, soit en disposant de mécanismes de dispersion dans l'espace (mobilité des individus) ou de dispersion dans le temps (longévité des semences adventices dans le stock semencier).

2. Les effets 'directs' du paysage sur la flore adventice

Si la gestion agricole parcellaire reste un déterminant fort de la flore adventice locale, on reconnaît aujourd'hui que les espèces adventices ne sont pas isolées dans des parcelles indépendantes et qu'il existe des flux importants de graines et de pollen dans le paysage agricole. Par exemple, une proportion importante de vulpins résistants aux herbicides est observée dans des parcelles conduites en agriculture biologique depuis plusieurs années, ce qui suggère des flux de gènes importants entre ces parcelles et des parcelles d'agriculture conventionnelle (Délye et al., 2010). On démontre aussi qu'il n'y a pas de correspondance spatiale nette entre la parcelle (unité de gestion avec historique unique de pratiques sur plusieurs années) et la communauté adventice qui s'y trouve (Alignier et Petit, 2012). Ainsi deux communautés adventices localisées dans deux parcelles proches l'une de l'autre peuvent être plus similaires entre elles que deux communautés observées dans deux quadrats situés dans une même parcelle. Cette similarité s'explique soit par des processus de dispersion de graines entre localités voisines, soit par des variables environnementales importantes pour les adventices (pH ou humidité du sol) dont la distribution spatiale ne suit pas forcément le parcellaire agricole.

Une revue de la littérature sur la dispersion des graines d'adventices suggère qu'elle résulte de processus naturels mais qu'elle semble aussi fortement liée aux activités agricoles que ce soit en termes d'échanges entre la parcelle et sa bordure (Cordeau et al., 2012) ou entre différentes parcelles via la circulation d'engins agricoles au sein ou entre exploitations (Petit et al., 2012). En conséquence, la distribution de l'occupation du sol dans le territoire module les échanges d'adventices entre les différentes parcelles agricoles. L'intensité de ces échanges influence ainsi la diffusion d'espèces ou de gènes, parfois indésirables tels que l'Ambrosie (*Ambrosia artemisiifolia*, adventice ubiquiste au pollen fortement allergisant) ou les gènes de résistance aux herbicides. Par contre, même si la longévité de certaines graines dans le sol est importante (dispersion dans le temps), ces flux dans l'espace peuvent être souhaitables pour permettre la recolonisation et le maintien dans le paysage d'espèces peu nuisibles à la production et intéressantes pour la biodiversité agricole.

De fait, depuis 2003, de nombreuses études ont cherché à quantifier comment le contexte paysager des parcelles agricoles, sur des rayons variant de 250 m à 2 km, influence le nombre d'espèces d'adventices dans la parcelle. Le Web of Science recense 29 publications et quelques 36 analyses sur la question entre 2003 et 2014 (Figure 1). L'analyse détaillée de ces études indique que la richesse en adventices tend à être plus importante dans des paysages contenant une grande diversité d'habitats et une forte proportion de cultures en agriculture biologique. A l'inverse, la flore adventice des parcelles

situées dans des paysages dominés par des parcelles de cultures annuelles de grande taille est appauvrie. On note aussi surtout que ces effets du paysage ne sont pas systématiquement détectés, surtout en ce qui concerne l'effet de la composition du paysage, c'est-à-dire la proportion de cultures annuelles et la diversité des habitats. Il est probable que les effets du paysage soient dans ce cas masqués par un effet prépondérant d'une gestion parcellaire très intensive (ainsi les espèces adventices qui seraient dans un paysage 'propice' ne peuvent se maintenir dans la parcelle) ou bien que les paysages comparés dans ces études ne soient pas suffisamment contrastés en termes de contextes paysagers. Enfin, il est à noter que peu d'études se sont intéressées aux effets du paysage sur l'abondance totale en adventices dans la parcelle alors qu'en termes de gestion des paysages agricoles il semble pourtant crucial de déterminer si certaines propriétés du paysage pourraient contribuer à réduire les risques d'infestation. Sur les huit études recensées, sept n'ont détecté aucun effet du paysage sur l'abondance. La huitième étude montre que les abondances sont plus faibles dans les paysages où les parcelles sont les plus grandes mais ceci pourrait être lié au fait que les parcelles de grande taille sont souvent gérées de façon plus intensive. Ces résultats suggèrent que si le paysage peut potentiellement augmenter le nombre d'espèces arrivant dans une parcelle donnée, l'abondance des espèces va être majoritairement tributaire de la gestion agricole parcellaire. Richesse et abondance ne semblant pas être affectées par le même type de facteur, on peut donc imaginer des stratégies de gestion cohérentes entre niveau parcellaire et paysager et qui optimiseraient la richesse en adventices, importante au maintien de nombreux services agro-écologiques sans pour autant augmenter le niveau global d'infestation des parcelles.

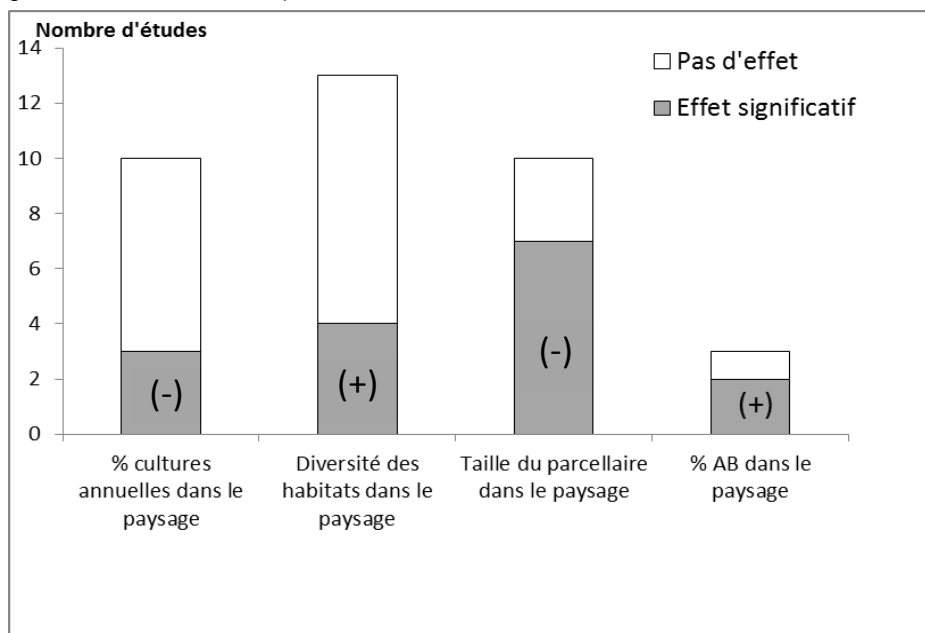


Figure 2 : Synthèse des résultats montrant l'effet de 4 variables décrivant la composition, la structure et la gestion du paysage autour des parcelles sur le nombre d'espèces adventices trouvées dans la parcelle. (-) effet négatif de la variable et (+) effet positif de la variable sur le nombre d'espèces (source = les 29 articles recensés entre 2003 et 2014 dans des revues scientifiques internationales indexées dans le Web of Science ; les études ont été menées principalement en Europe et dans des parcelles en céréales d'hiver).

3. Les effets 'indirects' du paysage : interactions entre adventices et autres communautés de l'agroécosystème

La flore adventice est composée essentiellement d'espèces annuelles produisant d'importantes quantités de graines qui réalimentent le stock semencier chaque année. Les observations en champ révèlent que ces graines sont consommées par beaucoup d'organismes. Parmi les principaux, des oiseaux de milieux ouverts en période hivernale, par exemple l'Alouette des champs, différents

rongeurs, et de nombreux insectes généralement au printemps et été. On peut citer les fourmis moissonneuses, abondantes dans les champs de céréales en milieu méditerranéen, certaines espèces de criquets et de nombreuses espèces de coléoptères carabidés (*Adephaga*, *Carabidae*) qui sont souvent les principaux invertébrés consommateurs de graines d'adventices en milieu tempéré.

1.1 La prédation des graines d'adventices par les carabes

On compte en France environ 1000 espèces de carabidés qui occupent des habitats variés. Les adultes vivent en surface du sol où ils sont actifs entre mars à octobre, chaque espèce ayant une période d'activité spécifique en fonction de la date d'émergence des adultes. Ils passent l'hiver enterrés dans le sol, sous forme de larve ou d'adulte suivant leur période de reproduction (automne ou printemps). Les carabidés des agrosystèmes ont sans doute été moins étudiés que ceux plus emblématiques des milieux forestiers comme les grandes espèces colorées du genre *Carabus*. Néanmoins, il existe aujourd'hui un corpus de connaissances sur les espèces qui occupent les champs cultivés, pendant au moins une partie de leur cycle de vie (Thiele, 1977 ; Holland, 2002). Les carabidés sont considérés comme des prédateurs généralistes, polyphages et on différencie classiquement trois guildes trophiques (carnivores, omnivores, phytophages) sur la base du régime alimentaire des adultes (Lövei et Sunderland, 1996 ; Brooks et al., 2012). Ce spectre de proies font des carabidés une composante majeure de la gestion intégrée des bioagresseurs : adventices mais également pucerons, limaces, et espèces ravageurs de diptères, coléoptères et lépidoptères (Kromp, 1999).

La prédation des adventices par les carabidés est un processus générique observé dans toutes les parcelles agricoles du printemps à l'automne. Cette prédation est préférentielle, c'est-à-dire que certaines adventices sont très consommées tandis que d'autres le sont peu, ceci pour différentes raisons : taille, épaisseur des téguments, toxicité, valeur alimentaire (Hulme, 1998). Une conséquence plausible de ces 'préférences' est que certaines adventices seront plus affectées que d'autres dans leur démographie, ce qui engendrerait une modification de la composition de la communauté adventice en place. La prédation est épisodique; elle a lieu de façon brève et intense quand les graines tombent de la plante mère, c'est-à-dire avant un enfouissement qui les rendra indisponibles pour les prédateurs. Les carabes prélèvent ainsi une part de la pluie de graines avant que celles-ci n'intègrent le stock semencier du sol. Sur la base d'une dizaine d'études menées en Europe et aux Etats-Unis qui fournissent des mesures de prédation répétées au champ, on estime que le taux de perte de graines lié à la prédation est d'environ 50% (Davis et al., 2011). Une étude récente menée sur plus de 250 parcelles à l'échelle de la Grande Bretagne (Bohan et al., 2011) suggère bien un impact important des carabidés consommateurs de graines sur la dynamique de population des adventices : plus on observe de carabes dans un champ, plus la quantité de graines qui intègre le stock semencier du sol d'une année sur l'autre est faible. Ce signal est robuste et existe dans les différents types de culture, sous différents itinéraires techniques et dans toutes les régions étudiées.

Au champ, la quantité de graines consommée est généralement positivement corrélée à l'abondance de carabes potentiellement consommateurs de graines, c'est à dire les granivores et omnivores. L'affinité particulière des granivores pour les adventices peut être mise en évidence par des tests en laboratoire : un individu granivore consomme de 5 à 10 fois plus de graines qu'un individu omnivore, par exemple plus de 25 graines par jour chez le granivore *Harpalus rufipes* contre 2 graines par jour chez l'omnivore *Poecilus cupreus* (Petit et al., 2014). Néanmoins, les omnivores étant souvent beaucoup plus abondants au champ que les granivores, les individus omnivores contribuent également très substantiellement à la prédation des adventices. Des études plus détaillées semblent indiquer que les relations carabes-prédation peuvent être assez complexes, comme le montrent les résultats d'une de nos études présentés dans la Figure 3. On y observe que les guildes trophiques de carabes impliqués dans la prédation sont en fait susceptibles de changer au cours de la saison, probablement en fonction de la disponibilité de proies alternatives en ce qui concerne les omnivores. De même, les guildes trophiques de carabes vont être plus ou moins sensibles à certaines pratiques agricoles ou

interventions. Ainsi, les carabes granivores disparaissent de la parcelle en semis direct après la moisson du blé alors que les carabes omnivores y demeurent. Des outils de biologie moléculaire sont actuellement en cours de développement pour analyser les contenus stomacaux des carabidés afin de confirmer l'identité de leurs proies (Sheppard et Harwood, 2005). Ce type d'analyses permettra d'identifier quelles espèces de carabes contribuent le plus à la prédation des graines adventices et notamment à la prédation des espèces adventices fortement compétitives avec les cultures.

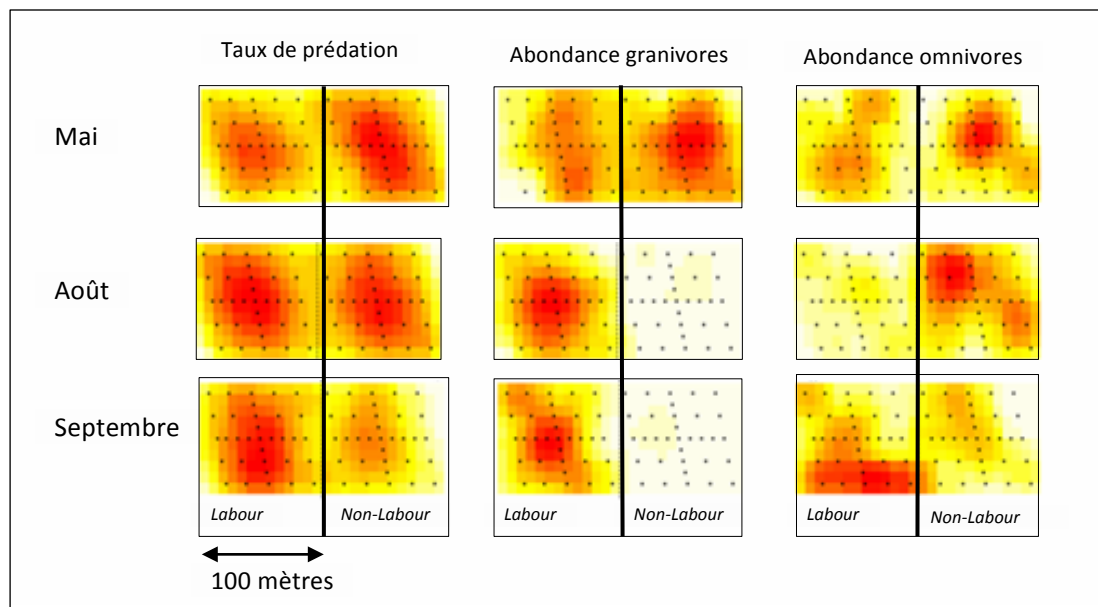


Figure 3: Taux de prédation de graines de Capselle, abondance de carabes granivores et omnivores (valeurs faibles en jaune pâle à fortes en rouge) au cours du temps dans deux parcelles de blé adjacentes, à gauche avec labour et à droite en semis direct sous couvert. En mai, la prédation dans le labour et le non-labour est liée à la fois aux granivores et aux omnivores ; en août la prédation en labour est essentiellement liée aux granivores qui ont quitté la parcelle en non-labour alors que la prédation en non-labour, toujours importante, est liée aux omnivores ; en Septembre, la prédation est plus importante en labour et est en lien avec l'abondance de granivores et omnivores alors qu'en non-labour, la prédation est faible et liée à la présence de quelques omnivores (d'après Trichard et al., 2014).

Même si l'entière complexité des interactions trophiques n'est pas encore totalement comprise aujourd'hui, il apparaît clairement que la présence et l'abondance des différentes espèces de carabes vont affecter le niveau de prédation d'adventices dans la parcelle. Cette composition des communautés de carabes est elle-même tributaire de facteurs locaux et paysagers.

1.2 Effet du paysage sur les communautés de carabes

Les carabes perçoivent le paysage agricole comme une mosaïque d'habitats dont la nature et la qualité vont leur être plus ou moins favorables. Ils sont généralement amenés à se déplacer entre différentes parcelles agricoles ou entre milieux semi-naturels (prairies permanentes, bandes enherbées,...) et parcelles agricoles au cours de leur période d'activité. Certaines espèces possèdent des ailes fonctionnelles et vont pouvoir voler sur des distances de plusieurs kilomètres (genre *Amara*) ; d'autres espèces sont aptères ou ont des ailes non fonctionnelles et se déplacent par la marche sur quelques dizaines à centaines de mètres au cours de leur période d'activité. Enfin, il existe des espèces dimorphiques, avec une partie des individus possédant des ailes fonctionnelles et d'autres non (Matalin, 2003).

Dans la parcelle cultivée, les déterminants de la qualité des habitats pour une espèce donnée peuvent être variés. Le microclimat, les caractéristiques du sol et notamment son humidité, le couvert de végétation vont affecter la composition des communautés. Le type de culture implantée et les pratiques

agricoles associées (régime et profondeur de travail du sol, traitements phytosanitaires) sont également des facteurs importants (revue de Kromp, 1999) avec généralement une abondance et une diversité de carabes plus élevées dans les systèmes moins intensifs (Maisonhaute et al., 2010). La disponibilité en ressources alimentaires dans la parcelle, qui varie au cours de la saison, semble également être un déterminant important de la présence et de l'abondance des différentes espèces (Bohan et al., 2011 ; Dhiel et al., 2012).

Au-delà du périmètre de la parcelle cultivée, la présence d'habitats semi-naturels favorables augmente la richesse spécifique dans la parcelle (Landis et al., 2000). Ces habitats de bordure (haies, bandes herbacées, bandes fleuries) peuvent fournir des ressources alimentaires supplémentaires et/ou des abris face aux perturbations liées aux interventions agricoles dans la parcelle cultivée (Holland et Fahrig, 2000; Woodcock et al., 2010). Si certaines espèces accomplissent la totalité de leur développement dans la culture (espèce A, Figure 4), les perturbations et les conditions hivernales dans les cultures sont impropres à la survie d'autres espèces pour qui les cultures représentent un habitat éphémère, favorable uniquement pendant la période de croissance de la culture. Les habitats de bordure fournissent alors des sites pour l'hivernation et/ou la ponte (Wissinger, 1997). Ce schéma de fonctionnement est appelé recolonisation cyclique (espèce B, Figure 4). Au printemps, les carabes ayant hiverné dans les milieux semi-naturels adjacents aux cultures colonisent les parcelles cultivées, y circulent pour s'alimenter et se reproduire. Après la récolte, ils reviennent dans les bordures des cultures pour hiverner ou pondre des œufs et les formes hivernantes (adultes ou larves) y survivent jusqu'à la mise en place de la culture suivante. De même que les bordures, les prairies environnant les cultures annuelles peuvent offrir des ressources alimentaires supplémentaires et des sites refuges à certaines espèces, notamment les phytophages (Purtauf et al., 2005a).

De nombreuses espèces de carabes utilisent plusieurs types d'habitat pour boucler leur cycle et sont relativement mobiles. Ceci explique que les propriétés de composition et de configuration du paysage entourant les parcelles cultivées affectent les communautés de la parcelle centrale. Cet effet du paysage est notable sur des étendues spatiales variant de 200 m à 1 km de rayon autour de la parcelle. A ces échelles, de nombreuses études menées dans différents pays et contextes paysagers ont montré un effet positif global de l'hétérogénéité du paysage, et notamment la proportion d'habitat semi-naturels et d'habitats de bordure, sur le nombre d'espèces (voir par exemple Aviron et al., 2005). La réponse des espèces de carabes aux variables paysagères va varier en fonction des paysages étudiés mais aussi des caractéristiques des espèces de carabes qui dominent les communautés. Plusieurs études montrent que la réponse des carabes au paysage dépend du groupe trophique (Purtauf et al., 2005b ; Vanbergen et al., 2010). Les espèces phytophages semblent plus sensibles à leur environnement local, notamment la quantité de ressources alimentaires, alors que les carnivores sont plus sensibles à la composition du paysage (Purtauf et al., 2005b). D'autre part, les espèces très mobiles réagissent plus fortement aux caractéristiques du paysage environnant que les groupes ayant une mobilité limitée (Thies et al., 2003) tandis que les espèces peu mobiles sont sensibles au degré de connectivité entre habitats. Enfin, pour les carabes à recolonisation cyclique, les espèces se reproduisant au printemps (hivernant à l'âge adulte) bénéficieraient davantage d'un paysage environnant diversifié que des reproducteurs d'automne (Purtauf et al., 2005b). On voit donc que pour les carabes occupant les milieux cultivés, la réponse d'une espèce particulière va dépendre de plusieurs de ses traits biologiques et de facteurs extérieurs, à la fois locaux et paysagers.

Les effets du paysage sur l'abondance totale des carabes est beaucoup moins tranchée, c'est-à-dire que si l'hétérogénéité du paysage impacte positivement le nombre d'espèces, cela ne se traduit pas forcément par une abondance totale accrue. Dans certains cas, on observe même une abondance totale plus importante dans des paysages simplifiés (voir par exemple Woodcock et al., 2010). Ce manque de réponse semblerait indiquer que les quelques espèces qui se maintiennent dans les paysages à faible hétérogénéité sont bien adaptées à la plupart des pratiques agricoles et que leur abondance se trouve accrue et compense ainsi en densité la perte locale des autres espèces. Parmi

ces espèces, on trouve de nombreux omnivores, caractérisés par une capacité opportuniste et plastique à se nourrir de différentes ressources, ce qui explique leur dominance numérique dans les communautés de carabes des milieux cultivés.

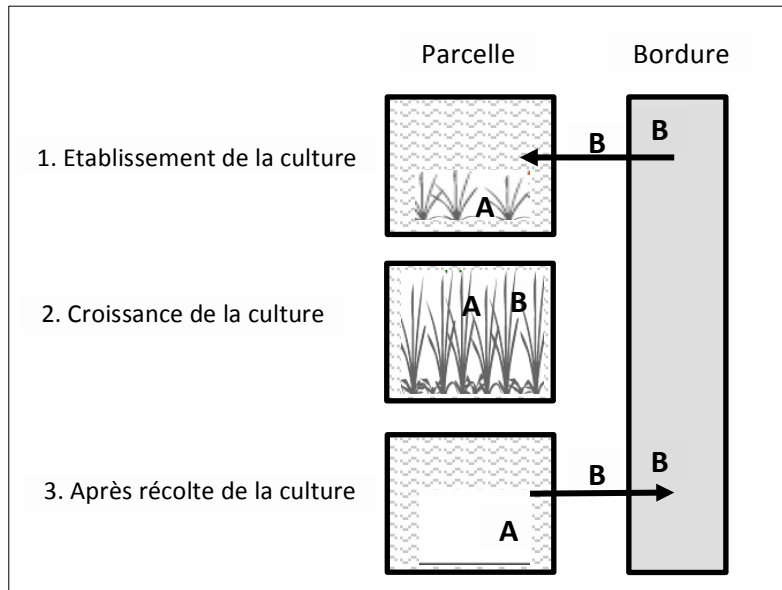


Figure 4 : L'espèce A passe l'ensemble de son cycle dans la parcelle cultivée alors que l'espèce B hiverne dans la bordure et occupe la parcelle uniquement pendant la croissance de la culture (recolonisation cyclique).

1.3 Paysage et niveau de régulation des adventices par les carabes

La mise en place de bandes enherbées ou de 'beetle banks' peut avoir un impact positif sur l'intensité de la prédation par les carabes dans le champ (Frank et Shrewsbury, 2004) en améliorant la continuité entre habitats semi-naturels et milieux cultivés et ainsi les possibilités de pénétration puis de prospection par les carabidés au sein des parcelles. La nature de la parcelle adjacente peut également expliquer des variations d'intensité de prédation (Booman et al., 2009). L'effet des propriétés du paysage environnant les parcelles cultivées sur les taux de prédation d'adventices dans ces parcelles a fait l'objet de quatre études seulement à ce jour. Menalled et al. (2000) montrent que la prédation est plus importante dans des paysages complexes riches en habitats semi-naturels. Nous avons aussi montré un effet positif de l'hétérogénéité du paysage et de la présence de prairies dans un rayon d'un kilomètre autour des parcelles sur la prédation (Trichard et al., 2013). Dans ce cas, le taux de prédation a pu être relié à la diversité (nombre d'espèces et abondances respectives) de carabes granivores. En Allemagne, un effet positif similaire a été détecté pour des parcelles conduites en agriculture biologique (Fisher et al., 2011). Par contre, pour des parcelles conduites en agriculture conventionnelle, on détecte un signal inverse, c'est-à-dire qu'une prédation plus importante est observée dans des paysages simplifiés. Finalement, en Suède, il a été montré que le taux de prédation d'adventices par les carabidés est similaire en agriculture biologique et conventionnelle, avec des taux qui augmentent parallèlement à la superficie du paysage occupée par des cultures annuelles (Jonason et al., 2013). Dans ce dernier cas, la prédation d'adventices a pu être associée à des espèces de carabes omnivores très généralistes et hyper-abondantes, notamment *Pterostichus melanarius*. Par contre, la diversité en carabes était moins importante dans les paysages dominés par les cultures annuelles.

Ces différentes études semblent donc indiquer que l'intensité de la prédation varie en fonction du contexte paysager des parcelles mais que cet effet dépend de l'identité des carabes impliqués dans la prédation. Aussi, comme vu précédemment, si les paysages simplifiés abritent généralement des communautés de carabes peu diversifiées, et donc potentiellement moins d'espèces différentes se nourrissant de graines, ces paysages simplifiés peuvent aussi permettre à des espèces omnivores très généralistes de devenir très abondantes ; si ces espèces se nourrissent en partie de graines, la prédation peut devenir plus importante dans des paysages simples et intensifs que dans des paysages

diversifiés. Dans ce cas, la prédation de graines ne dépend que de la présence d'une ou deux espèces ce qui peut apparaître comme risqué si ces espèces venaient à décliner.

Conclusions

La gestion des territoires est identifiée comme un levier potentiel important pour la gestion des bio-agresseurs de cultures et pour la biodiversité des agro-écosystèmes. Nous montrons ici que les propriétés du paysage peuvent avoir une influence directe et indirecte sur la flore adventice des parcelles cultivées. Le premier constat est que le maintien de l'hétérogénéité dans le paysage agricole est généralement synonyme du maintien de la richesse en espèces. Cette richesse en espèces est importante, notamment parce qu'elle garantit la provision stable de fonctions et services écologiques diversifiés dans l'agroécosystème. Le deuxième élément issu de cet état des lieux est que si les propriétés du paysage affectent la composition des communautés, on détecte peu d'effets sur les abondances totales, pour des raisons sans doute différentes. Dans le cas de la flore adventice, on détecte plutôt un effet de la gestion parcellaire, ce qui reflète en partie le fait que les pratiques de gestion mises en place sont une réponse aux densités d'adventices observées dans la parcelle. Dans le cas des carabes, les paysages peu diversifiés semblent autoriser la prolifération d'espèces plastiques hyper-adaptées aux perturbations agricoles et peu dépendantes de la présence d'éléments non-cultivés dans le paysage. Enfin, il apparaît que le contexte paysager des parcelles influence l'intensité des processus de régulation biologique dans la parcelle cultivée. Cet effet peut dépendre de l'identité des espèces qui portent le service de régulation ; néanmoins, on peut s'attendre à une provision de services plus stable dans le temps et plus diversifiée - par exemple prédation d'adventices, de pucerons et de limaces - si la communauté de prédateurs est diversifiée.

Remerciements: Les recherches présentées ont été menées dans le cadre de l'ANR-STRA-08-02 Advherb 'gestion agroécologique de la flore adventice' ainsi que dans l'ANR-12-AGRO-0006 'Viabilité d'une gestion écologique renforcée de la santé des plantes dans les paysages agricoles'. Les thèses de Aude Trichard et Sarah Labruyère ont été financées respectivement par le Ministère de l'Agriculture et le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.

Références bibliographiques

- Alignier A., Petit S., 2012. Factors shaping the spatial variation of weed communities across a landscape mosaic. *Weed Res.* 52, 402–410.
- Alignier A., Ricci B., Petit S., 2013. Identifying the relevant spatial and temporal scales in plant species occurrence models: The case of arable weeds in landscape mosaic of crops. *Ecological Complexity* 15, 17-25
- Aviron S., Burel F., Baudry J., Schermann N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 205–217.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 182-188.
- Bohan D.A., Boursault A., Brooks D.R., Petit S., 2011. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* 48, 888-898.
- Booman G.C., Lateral P., Comparatore V., Murillo N. 2009. Post- dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment, *Agric. Ecosyst. Environ.* 129, 277–285.
- Brooks D.R., Storkey J., Clark S.J., Firbank L.G, Petit S., Woiwod P., 2012. Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *Journal of Animal Ecology* 81, 4–13.

- Cordeau S., Petit S., Reboud X., Chauvel B., 2012. The impact of sown grass strips on the spatial distribution of weed species in adjacent field margins and arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 155, 35-40.
- Dauer J.T., Luschei E.C., Mortensen D.A., 2009. Effects of landscape composition on spread of an herbicide-resistant weed. *Land. Ecol.* 24, 735-747.
- Davis A.S., Daedlow D., Schutte B.J., Westerman P.R., 2011. Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 682–890.
- Délye C., Clément J., Pernin F., Chauvel C., Le Corre V., 2010. High gene flow promotes the genetic homogeneity of arable weed populations at the landscape level. *Basic Appl. Ecol.* 11, 504-512
- Diehl E., Wolters V., Birkhofer K., 2012. Arable weeds in organically managed wheat fields foster carabid beetles by resource- and structure mediated effects. *Athropod-Plant Interactions* 6, 75-82.
- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F.G., Crist T.O., Fuller R.J., Sirami C., Siriwardena G.M., Martin J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101-12
- Fischer C., Thies C., Tschamtk T., 2011. Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspect Plant Ecol* 13:297–303.
- Frank S.D., Shrewsbury P.M., 2004. Effect of conservation strips on the abundance and distribution of natural enemies and predation of *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae) on golf course fairways. *Environmental Entomology*, 33, 1662–1672.
- Holland J., Fahrig L., 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape scale analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 78, 115–122.
- Holland J.M., 2002. *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover, Hampshire, UK.
- Hossard L., Lannou C., Papaix J., Monod H., Lô-Pezler E., Souchère V., Jeuffroy M.H., 2010. Quel déploiement spatio-temporel des variétés et des itinéraires techniques pour accroître la durabilité des résistances variétales ? *Innovations Agronomiques* 8, 15-33
- Hulme P.E., 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 32–46.
- Jonason D., Smith H.G., Bengtsson J., Birkhofer K., 2013. Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera : Carabidae). *Land. Ecol.* 28, 487-494.
- Kromp B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impact and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74, 187–228.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., Gurr, G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Ann. Rev. Entomol.* 45, 175–201.
- Lövei G.L., Sunderland K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol* 41, 231–256.
- Maisonhaute J.E., Peres-Neto P., Lucas E., 2010. Influence of agronomic practices, local environment, and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 500–507.
- Marshall E.J.P., Brown V.K., Boatman N.D., Lutman P.J.W., Squire G.R., Ward L.K., 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Res.* 43, 77-89.
- Matalin A.V., 2003. Variations in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova. *Pedobiologia*, 47, 311–319.
- Menalled F.D., Marino P.C., Renner K.A., Landis D.A. 2000. Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure, *Agric. Ecosyst. Environ.* 77, 193-202.
- Petit S., Boursault A., Le Guilloux M., Munier-Jolain N., Reboud X., 2011. Weeds in agricultural landscapes: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 309-317.

- Petit S., Gaba S., Colbach N., Bockstaller C., Bretagnolle V., Mézière D., Ricou C., Trichard A., Munier-Jolain N., 2013a. Gestion agro-écologique de la flore adventice dans les systèmes à bas niveau d'usage d'herbicides : le projet ADVHERB. *Innovations Agronomiques* 28, 75-86
- Petit S., Alignier A., Colbach N., Joannon A., Thenail C., 2013b. Weed dispersal by farming activities across spatial scales. *Agronomy for Sustainable Development* 33, 205-217.
- Petit S., Boursault A., Bohan D.A., 2014. Weed seed choice by carabid beetle (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *Eur. J. Entomol.* 111, 615-620.
- Purtauf T., Roschewitz I., Dauber J., Thies C., Tschamntke T., Wolters V., 2005a. Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 108, 165-174.
- Purtauf T., Dauber J., Wolters V., 2005b. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142(3), 458-464.
- Sabatier R., Teillard F., Rossing W.A.H., Doyen L., Tichit M., 2014. Trade-offs between pasture production and farmland bird conservation: exploration of options using a dynamic farm model, *Animal* 1, 1-9.
- Sheppard S.K., Harwood J.D., 2005. Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator-prey food webs. *Functional Ecology* 19, 751-762.
- Thiele H.U., 1977. Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behavior. Springer-Verlag, Berlin, Germany. XVII.
- Thies C., Steffan-Dewenter I., Tschamntke, T., 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101, 18-25.
- Trichard A., Alignier A., Biju-Duval L., Petit S., 2013. The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic Appl. Ecol.* 14, 235-245.
- Trichard A., Ricci B., Ducourtieux C., Petit S., 2014. The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agric. Ecosyst. Environ.* 180, 40-47.
- Tschamntke T., Tylanakis J.M., Rand T.A., Didham R.K., Fahrig L., Batary P., Bengtsson J., Clough Y., Crist T.O., Dormann C.F., Ewers R.M., Frund J., Holt R.D., Holzschuh A., Klein A.M., Kleijn D., Kremen C., Landis D.A., Laurance W., Lindenmayer D., Scherber C., Sodhi N., Steffan-Dewenter I., Thies C., van der Putten W.H., Westphal C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society* 87, 661-85.
- Vasseur C., Joannon A., Aviron S., Burel F., Meynard J.-M., Baudry J., 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 3-14.
- Vanbergen A.J., Woodcock B.A., Koivula M., Niemelä J., Kotze D.J., Bolger T., Golden V., Dubs F., Boulanger G., Serrano J., Lencin, J.L., Serrano A., Aguiar C., Granchamp A.C., Stofer S., Szél G., Ivits E., Adler P., Markus J., Watt A.D., 2010. Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology* 35, 226-235.
- Veres A., Petit S., Conord C., Lavigne C., 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 138, 10-16.
- Westerman P.R., Liebman M., Heggenstaller A.H., Forcella F., 2006. Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed losses due to predation. *Weed Science* 54, 566-574.
- Wissinger S.A., 1997. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biological Control* 10, 4-15.
- Woodcock B.A., Redhead J., Vanbergen A.J., Hulmes L., Hulmes S., Peyton J., Nowakowski M., Pywell R.F., Heard M.S., 2010. Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 181-186.

LES CARABES

Tout pour mieux comprendre ces auxiliaires de cultures discrets mais efficaces !

Présentation générale

Plus généralement appelés carabes, les Carabidés (ou carabidae) sont des insectes appartenant à l'ordre des coléoptères (ce sont les cousins des scarabées et des coccinelles !).

Ces coléoptères sont numériquement très importants dans la faune du sol. En effet, les Carabidae en sont une des familles les plus abondantes et les plus diverses avec environ 40 000 espèces décrites dans le monde (15% des espèces de coléoptères connues), dont environ 1 500 pour la France.

Ces insectes vivent dans des habitats variés : certaines sont forestières et vivent dans les forêts ou haies, alors que d'autres préfèrent les milieux ouverts tels que les prairies ou les champs cultivés. On peut également les retrouver dans les milieux humides mais aussi dans nos jardins !



Larve de carabe (insecte.org)



Cycle de vie des carabes

Au début de leur vie, les carabes sous forme larvaire (larve de type comodéiforme) se développent dans le sol et subissent 3 stades de développement avant d'effectuer un stade appelé nymphose puis de devenir adulte où l'individu émerge à la surface du sol. L'activité des carabes adultes (essentiellement nocturne) s'effectue à partir de mars jusqu'à octobre et ensuite ils hibernent jusqu'au printemps suivant.

Toutefois, selon les espèces de Carabidae, il existe deux périodes de reproduction :

- Une reproduction printanière pour la majorité des espèces : l'émergence des adultes s'effectue au printemps et les divers stades larvaires se développent dans le sol en été. Les espèces hibernent sous forme adulte.
- Une reproduction en fin d'été / début automne où les espèces émergent cette fois-ci en été. L'hivernation se passe sous forme larvaire dans le sol et les adultes émergent à la fin du printemps voire en été de l'année suivante.

Ainsi, suivant la période de l'année, on ne rencontre pas les mêmes espèces, les communautés de carabes sont différentes !

Les carabes adultes se déplacent en plus grande partie en marchant mais certaines espèces ont des ailes et peuvent se déplacer en volant.



© Inra, Ch. Maître

Comment les observer ?

Les Carabidés ont, pour la plupart, une activité nocturne et se déplacent de façon rapide. Ainsi, le meilleur moyen pour les observer est de les piéger. Pour nos expériences au champs, nous utilisons les pièges barber, appelés aussi pièges à fosse. Le piège est composé d'un verre en plastique ou gobelet enterré au ras du sol. Le verre contient 1/3 d'eau, du sel (pour éviter le développement de bactéries et de champignons) et quelques gouttes de liquide « mouillant » (comme liquide vaisselle sans parfum) pour noyer les individus pris au piège. Le piège est relevé chaque semaine (pendant au moins quelques mois pour avoir une information intéressante). Les insectes piégés sont prélevés et le contenu du verre est renouvelé à chaque session de piégeage. Pour éviter d'avoir des petits mammifères qui tombent dans nos pièges, on utilise aussi un entonnoir coupé que l'on pose sur le gobelet pour avoir un trou plus petit. Ces pièges permettent d'effectuer des études de diversité et d'abondance de carabes dans les différents habitats via une mesure appelée « activité-densité ». Les individus capturés peuvent être conservés dans de l'alcool à 70% et dans le réfrigérateur. Les observations sont faites par la suite avec des loupes binoculaires avec un bon éclairage.

Il est possible de les piéger vivants en ne mettant pas de liquide dans le verre en plastique mais attention, il faut vider le verre en plastique tous les jours car sinon il y a des risques de cannibalisme !

Régime alimentaire des carabes

Dans le sol, les larves sont pour la grande majorité carnivores : elles se nourrissent principalement d'œufs, de jeunes limaces ou d'escargots ainsi que des larves d'insectes.

Les adultes sont aussi en majorité carnivores (à 80%) (ex : *Carabus sp.*) et ont les mêmes proies que les larves (œufs ou larves d'insectes, vers de terre, escargots, limaces) mais aussi des petits organismes du sol tels que les collemboles ou les pucerons. Néanmoins, les régimes alimentaires peuvent être variés, une minorité d'espèces ont un régime alimentaire constitué de matières végétales tels que les graines. Ces espèces ont un régime appelé granivore ou phytophage (ex : *Harpalus affinis*, *Amara sp.*). Enfin, il existe également des espèces qui ont un régime mixte avec à la fois des proies animales et des proies végétales, ces espèces sont ainsi omnivores (ex : *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*).

L'étude de leur régime alimentaire peut se faire en laboratoire grâce à des tests de consommation et de préférence alimentaire ou par des techniques moléculaires permettant d'identifier spécifiquement la proie consommée en étudiant son ADN dégradé dans l'estomac des carabes capturés au champ.

Mais qui mange les carabes ? Les carabes sont les proies de divers animaux insectivores tels que les oiseaux ou les petits mammifères. Ainsi, leur importante abondance contribue au maintien de la chaîne alimentaire dans les différents écosystèmes.

Carnivores



Carabus nemoralis



Proies animales
(vers, limaces, collemboles, pucerons...)

Omnivores



Poecilus cupreus



Régime mixte :
proies animales et végétales

Granivores



Amara similata



Proies végétales :
graines d'adventices
...

Auteurs :

- Sarah Labruyere, Doctorante
- Alice Charalabidis, Doctorante
- Antoine Lubac, Ingénieur d'études
- Sandrine Petit, Directeur de recherches

INRA - Centre de Dijon, UMR Agroécologie, Pôle Ecologie des Communautés et Durabilité des Systèmes agricoles.

*Pour en savoir plus :***Site de l'INRA :**

<http://www.inra.fr/Grand-public/Agriculture-durable/Tous-les-magazines/Carabes-insectes-allies-de-la-biodiversite-et-de-l-agriculture>

Livre :

Les coléoptères : Carabidés et ténébrionidés de Roger Dajoz (paru en 2002, Edition Tec & Doc Lavoisier)

Le carabe : un allié pour l'agriculture

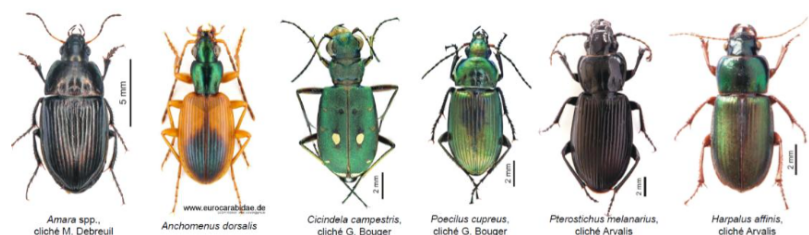
Les carabes sont des auxiliaires de culture, c'est à dire que ce sont des animaux qui consomment les ravageurs ou les ennemis des cultures tels que les limaces, les pucerons ou encore les mauvaises herbes, appelés dans le jargon scientifique : les adventices.

En effet, les carabes se nourrissent des proies animales nuisibles à l'agriculture (pucerons, limaces) mais aussi des graines de mauvaises herbes pour les espèces granivores et omnivores. Les scientifiques ont d'ailleurs qualifié la prédation des graines d'adventices comme un service écosystémique, ce qui veut dire que c'est un processus naturel et un bienfait que l'Homme peut retirer de la biodiversité.

Une analyse de données effectuée à l'INRA de Dijon a d'ailleurs permis de constater que plus il y a de graines d'adventices disponibles en surface, c'est à dire juste après qu'elles soient tombées de la plante, plus le nombre de carabes est élevé. Et plus il y a de carabes dans une parcelle, moins le stock de graines dans le sol augmente d'une année sur l'autre. Ainsi, la recrudescence de carabes prédateurs de graines pourrait améliorer le contrôle des mauvaises herbes et donc limiter le recours aux herbicides ce qui constituerait un réel impact positif sur la biodiversité et l'environnement.

Au jardin aussi, les carabes rendent service !

Les carabes sont des insectes auxiliaires, prédateurs des ravageurs des jardins (comme des cultures). Ces coléoptères se nourrissent en effet de limaces, d'escargots, mais aussi de pucerons, de larves de taupin, de vers ou encore de chenilles. Ils patrouillent sur le sol des champs et des potagers et sont de véritables gardiens pour les plantations. Ainsi, évitez de traiter votre jardin avec des pesticides, cause de mortalité par intoxication des carabes. Le labour et le bêchage détruisent quant à eux les œufs excluant la naissance d'autres individus. Privilégiez les haies et herbes hautes ; elles leur servent d'habitat et de garde-manger !



Exemple de différents carabidés fréquemment rencontrés en milieu agricole (Chapelin-Viscardi, 2014).

Les carabes et leur répartition dans le paysage agricole

+ ÉCOLOGIE


Sarah LABRUYÈRE est jeune chercheuse en écologie à l'INRA* de Dijon dans l'unité Agroécologie. Son équipe étudie les mauvaises herbes et les différentes façons de les gérer en utilisant moins de pesticides. Sarah s'intéresse aux carabes, des petits insectes qui sont des mangeurs de graines de mauvaises herbes. S'il y en avait plus dans les champs, ils pourraient remplacer les pesticides ! Sarah cherche à savoir dans quels endroits du paysage les carabes préfèrent vivre selon le moment de l'année.

* Institut National de la Recherche Agronomique



« Ma recherche, c'est comme une enquête ! Je veux savoir où se cachent les carabes dans le paysage, mais aussi quand, pourquoi ils y sont et pourquoi ils bougent. C'est toute une histoire de vie à découvrir ! »

Sarah Labruyère



L'utilisation de produits chimiques dans les champs dégrade la nature. Des chercheurs en agroécologie étudient de nouvelles solutions pour mieux respecter l'environnement. Une solution serait d'utiliser des carabes. Ce sont des petits insectes qui mangent certains êtres vivants que l'agriculteur souhaite éliminer dans ses champs : les limaces et les graines de mauvaises herbes. Pour qu'il y ait moins de mauvaises herbes dans les champs, il serait nécessaire d'avoir plus de carabes. Cependant, des chercheurs ont montré que certains carabes préfèrent vivre dans certains lieux, cultivés ou non. Est-ce qu'ils se plaisent mieux dans les bordures de champs avec de l'herbe, dans un champ de blé ou de colza ? Le travail de Sarah est d'étudier la répartition des carabes dans le paysage agricole, pour savoir où ils sont le plus nombreux et comprendre

pourquoi ils sélectionnent certains endroits pour vivre.

Pour cela, Sarah a régulièrement capturé des carabes dans 3 lieux de vie possibles pendant 6 mois : colza, blé et bordures de champs. Pour chaque endroit, elle a compté le nombre de carabes piégés et a trouvé une méthode pour savoir si ces carabes avaient mangé récemment. Ses résultats ont montré que deux espèces préfèrent vivre dans les champs de colza et que ces carabes ont globalement plus mangé que ceux vivant ailleurs.

Néanmoins, les carabes se déplacent d'un lieu à un autre au cours de l'année. Sarah va continuer ses recherches pour observer où ils vont et pourquoi ils changent de lieux de vie à certaines périodes de l'année.

Les objectifs

- + Connaître les lieux de vie préférés des carabes dans le paysage agricole
- + Donner des conseils aux agriculteurs pour savoir quelles cultures mettre en place dans leurs champs pour qu'il y ait plus de carabes qui viennent y vivre
- + Savoir pourquoi certains carabes se déplacent à différents endroits au cours de l'année : pour aller hiverner ? Trouver de la nourriture ? Pondre des œufs ?