



Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidæ

Aline Boursault

► To cite this version:

Aline Boursault. Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidæ. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Bourgogne, 2012. Français. NNT : . tel-02805189

HAL Id: tel-02805189

<https://hal.inrae.fr/tel-02805189>

Submitted on 6 Jun 2020

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

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
Département Santé des Plantes et Environnement

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Bourgogne
Discipline : Agroécologie

par Aline BOURSAULT

le 7 décembre 2012

Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidæ

Dirigée par Sandrine PETIT
à l' UMR Agroécologie, INRA Dijon

Jury

Claire LAVIGNE, Directrice de recherche, INRA Avignon	Rapporteur
Philippe TIXIER, Agent CIRAD PREM, Martinique	Rapporteur
François BRETAGNOLLE, Professeur, Université de Bourgogne	Président de jury
Jean Pierre SARTHOU, Maître de conférences, ENSA Toulouse	Examineur
Jon MARSHALL, Marshall Agroecology Limited, Winscombe, UK	Examineur
Sandrine PETIT, Directrice de recherche, INRA Dijon	Directrice de thèse

UNIVERSITE DE BOURGOGNE
UFR Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
Département Santé des Plantes et Environnement

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Bourgogne
Discipline : Agroécologie

par Aline BOURSALT

le 7 décembre 2012

Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidæ

Dirigée par Sandrine PETIT
à l' UMR Agroécologie, INRA Dijon

Jury

Claire LAVIGNE, Directrice de recherche, INRA Avignon

Rapporteur

Philippe TIXIER, Agent CIRAD PREM, Martinique

Rapporteur

François BRETAGNOLLE, Professeur, Université de Bourgogne

Président de jury

Jean Pierre SARTHOU, Maître de conférences, ENSA Toulouse

Examineur

Jon MARSHALL, Marshall Agroecology Limited, Winscombe, UK

Examineur

Sandrine PETIT, Directrice de recherche, INRA Dijon

Directrice de thèse

Sommaire

Sommaire.....	1
Partie I: Introduction générale.....	7
<i>I.1. Les nouveaux challenges de l'agroécologie.....</i>	<i>7</i>
I.1.1. Changements sociétaux, changements d'agriculture	7
I.1.2. L'impact de ce changement d'agriculture sur la biodiversité.....	7
I.1.3. Un nouveau regard sur l'agrosystème : l'agroécologie	10
<i>I.2. Les composantes du système trophique de prédation des graines d'adventices par les Carabidæ.....</i>	<i>13</i>
I.2.1 Les adventices.....	13
I.2.2. Les Carabidæ.....	14
I.2.3. La prédation : le centre du système trophique.....	17
<i>I.3. Relations trophiques au sein du système d'étude.....</i>	<i>22</i>
I.3.1. Etude d'un système trophique : les apports de l'écologie des interactions	22
I.3.2. Intensité et généricité des relations trophiques	24
I.3.2 Approche fonctionnelle de la relation trophique.....	28
<i>I.4. Quel impact de la prédation sur les adventices ?.....</i>	<i>30</i>
<i>I.5. Problématiques de la thèse.....</i>	<i>32</i>
<i>I.6 : La prédation des graines d'adventices par les carabiques → Article 1.....</i>	<i>49</i>
<i>I.7 : Weeds in agricultural landscapes. A review → Article 2</i>	<i>57</i>
Partie II: Présentation des méthodes.....	71
<i>II.1.: Approche descriptive de la prédation</i>	<i>71</i>
II.1.1. Caractérisation de la communauté de prédateurs.....	71
II.1.2. Caractérisation de la prédation	74
II.1.3. Caractérisation des graines disponibles au sol	76
II.1.4. Mesure des facteurs externes	76
II.1.5. Mesurer les variations de la prédation dans le temps et dans l'espace: expérience de suivi sur 6 mois de la prédation.....	77

<i>II.2.: Approche fonctionnelle de la prédation</i>	80
II.2.1. Quantifier la prédation et les préférences par espèce	80
II.2.2. Etudier les préférences de consommation	80
<i>II.3.: Evaluation de l'impact de la prédation</i>	82
II.3.1. Simulation de la perte en graines annuelle.....	82
II.3.2. Mesure directe de la prédation à court terme et petite échelle.....	82
II.3.3. Mesure indirecte via les changements de la banque de graines sur le long terme et à grande échelle : FSE (Farm Scale Evaluation).....	84
 Partie III: Caractériser la prédation	90
<i>Introduction</i>	90
<i>III: Spatio-temporal dynamics of weed seed predation and weed preferences by invertebrates in winter wheat → Article 3</i>	93
<i>Points clefs</i>	115
 Partie IV: Approche fonctionnelle de la prédation	118
<i>Introduction</i>	118
<i>IV.1: Can laboratory measures of carabid diet help improve the prediction of weed seed predation in arable fields? → Article 4</i>	121
<i>IV.2: Etude du système trophique prédation-prédateurs-graines ? → Article 5</i>	141
<i>Points clefs</i>	167
 Partie V: Approche gestion : quel impact de la prédation ?	170
<i>Introduction</i>	170
<i>V.1 : Quelle perte en graines annuelle due à la prédation ?</i>	173
<i>V.2 : Quel impact de la prédation sur les émergences ?</i>	175
<i>V.3: Quelle corrélation prédation-banque de graines ? → Article 6</i>	177
<i>Points clefs</i>	189

Partie VI: Discussion	193
<i>VI.1. Les composantes de la relation trophique</i>	<i>193</i>
VI.1.1. Les adventices et la ressource en graines.....	193
VI.1.2. Les Carabidæ et leurs régimes alimentaires.....	195
<i>VI.2 Un système trophique à interactions multiples</i>	<i>197</i>
VI.2.1. La relation prédateurs-prédation	198
VI.2.2. La relation prédation-graines.....	198
VI.2.3. La relation prédateurs-graines	199
VI.2.4. L'étude de la réponse fonctionnelle des prédateurs	199
VI.2.5. Structure du réseau trophique.....	200
<i>VI.3 Implications pour la gestion agroécologique des adventices.....</i>	<i>202</i>
VI.3.1. Prédation et régulation biologique	202
VI. 3.2. Prédation et composition des communautés adventices.....	203
VI.3.3. Augmenter l'intensité de la prédation	203
 Liste des annexes	 212
Résumé.....	227

Partie I

Introduction générale

Partie I: Introduction générale

I.1. Les nouveaux challenges de l'agroécologie

I.1.1. Changements sociétaux, changements d'agriculture

Depuis les années 60, l'agriculture mondiale a connu de considérables changements. Les bouleversements sociétaux dont en premier lieu la hausse importante de la population mondiale et les changements d'alimentation vers des régimes de plus en plus carnassiers (Pingali 2007) ont engendré un doublement de la production mondiale de denrées alimentaires entre 1965 et 1995 pour pallier à cette nouvelle demande (Tilman 1999). Cette incroyable hausse de production peut être attribuée à la fois à l'augmentation de la superficie des terres arables, mais surtout à l'apparition des pesticides, de nouveaux cultivars à plus haut rendement, de la mécanisation et de l'irrigation (Matson *et al.* 1997, Foley *et al.* 2005, Flohre *et al.* 2011). Ainsi, la fertilisation azotée fut multipliée par 7, la fertilisation phosphorée par plus de 3, l'usage globale de pesticide par environ 8 et l'irrigation doubla (Tilman 1999, Green *et al.* 2005). L'usage intensif de molécules chimiques a entraîné une résistance aux molécules herbicides rendant la gestion chimique beaucoup plus difficile (Chauvel *et al.* 2001, Dauer 2009) mais aussi un bilan environnemental préoccupant. Dans ce contexte, différentes mesures ont été mises en place en vue de réduire les utilisations d'herbicides et notamment le plan Ecophyto 2018 qui vise à réduire de 50 % l'usage des produits phytosanitaires en agriculture à l'horizon 2018.

I.1.2. L'impact de ce changement d'agriculture sur la biodiversité

I.1.2.1. La biodiversité: définition

Le concept de biodiversité est relativement récent, la première définition du terme *biodiversity* ayant été présentée au *National Forum on BioDiversity* en 1986, venant de la contraction de *biological diversity* (Maris 2010). Il est souvent utilisé pour signifier « diversité biologique », cependant, les deux termes n'ont pas exactement la même signification. La diversité biologique « désigne de façon neutre une propriété du monde vivant, alors que le terme biodiversité problématise cette propriété » (Maris 2010).

En écologie, la biodiversité est définie comme «la variété des organismes vivants et des complexes écologiques dont ils font partie» Cette définition comprend les composantes génétiques, structurelles et fonctionnelles, à différents niveaux d'organisation, de l'individu à l'écosystème, en passant par l'espèce, la population et la communauté (Harrington 2010).

I.1.2.2. Le déclin de biodiversité dans les agrosystèmes

Les modifications de l'agriculture précédemment abordées ont engendré des changements considérables de l'utilisation des sols au dépend de milieux non ou faiblement anthropisés, modifiant ainsi les habitats des espèces (Millenium Ecosystem Assessment 2005, MEA). L'augmentation des rendements a conduit à une surexploitation des sols ; on estime que les sols agricoles ont perdu de 50% à 75% de leur teneur en carbone initiale (Lal *et al.* 2007). L'usage accru de pesticides a généré d'importantes pollutions (Florhe *et al.* 2011), tandis que la mobilité croissante des populations a favorisé les invasions biologiques. Les remembrements successifs ont conduit à un agrandissement considérable des parcelles, notamment en supprimant les haies, et de surcroît, à une simplification très importante des paysages (Figure 1) (Robinson et Sutherland 2002, Benton *et al.* 2003, Bianchi *et al.* 2006). Les écosystèmes anthropisés des paysages ruraux renferment une large part de la biodiversité mondiale (Pimentel *et al.* 1992) et ces changements ont engendré une perte globale substantielle et irréversible de biodiversité (MEA 2005). Les modifications présentées ci-dessus ont été identifiées par le Millenium Ecosystem Assessment comme les causes principales du déclin de la biodiversité, appuyé par d'autres études pointant l'intensification de l'agriculture comme responsable de la perte de biodiversité à travers de nombreux taxa (Flynn *et al.* 2009) et à large échelle (Karp *et al.* 2012). L'agriculture étant le plus important moyen d'occupation des sols, la surface agricole couvrant près de 37% de la surface mondiale, des perturbations d'une telle ampleur ont sérieusement modifié les écosystèmes (Benton *et al.* 2007).

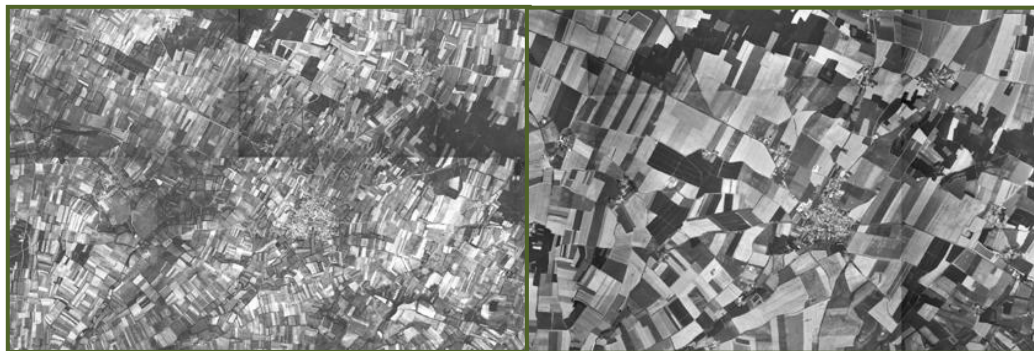


Figure 1 : Paysage rural en 1950 (à gauche) et en 1999 (à droite).

I.1.2.3. Les conséquences de ce déclin sur les agrosystèmes

D'un point de vue philosophique, une diminution de la biodiversité pose problème « en soi » car l'homme est un maillon du système global des êtres vivants et la diversité du vivant fait partie intégrante du patrimoine de l'Humanité.

D'un point de vue anthropocentrique, il peut être considéré que la biodiversité confère à l'humanité de nombreux « biens et services ». Cette notion est tout d'abord apparue dans le champ de la biologie de la conservation dans les années 1990 avec le concept de service écosystémique (Lamarque *et al.* 2011). Il est ensuite plus précisément défini par Harrington en 2010, en se basant sur la définition du Millenium Ecosystem Assessment, par « les bénéfices que l'humain reconnaît comme résultant d'un écosystème supportant directement, ou indirectement sa survie et sa qualité de vie ». Ainsi, ces services se retrouvent à des niveaux divers tels que l'approvisionnement en matière première comme la nourriture, l'eau, les fibres ou le carburant ; les régulations du climat, de l'érosion des sols ou de certaines maladies ; l'attractivité culturelle des milieux naturels relative à leur valeur spirituelle, esthétique, récréative et éducative ; et enfin leur capacité de production primaire et de formation des sols (MEA 2005). Dans cette logique, la biodiversité peut aussi engendrer des « disservices » comme notamment la compétition pour l'accès à l'eau (Doré et al 2011).

Plus précisément, le déclin en diversité spécifique influe négativement sur la production primaire des prairies (Spehn *et al.* 2005), sur le stockage du carbone (Bunker *et al.* 2005), sur la résistance des plantes à l'invasion (Zavaleta et Hulvey 2004) la fertilité des sols (Kibblewhite *et al.* 2008) et plus généralement sur l'ensemble des fonctions des écosystèmes, diminuant ainsi leur capacité de résilience. Il induit aussi une considérable diminution des interactions biotiques, autant bénéfiques à l'agriculture, comme les régulations biologiques via les ennemis naturels ou la pollinisation (Isaacs *et al.* 2009, Balvanera *et al.* 2006); que problématiques comme par exemple les relations de parasitisme (Altieri 1999).

D'après Pereira, « le futur de la biodiversité repose sur l'agriculture », les challenges sont donc de taille pour l'agriculture actuelle afin de faire perdurer une production permettant le compromis entre les besoins de la société et ceux des écosystèmes (McNeely and Scherr, 2003).

I.1.3. Un nouveau regard sur l'agrosystème : l'agroécologie

I.1.3.1. L'agroécologie: définition

Le terme d'agroécologie apparut en premier lieu en 1928, dans une publication de Bensin, puis plus récemment fut réutilisé par Altieri en 1983. De nombreuses définitions se sont succédées pendant ces décennies (Gliessman 2001). Depuis 2007, la discipline connaît un intérêt grandissant de la part de la communauté scientifique (Wezel *et al.* 2009). L'agroécologie peut être considérée comme une discipline scientifique, un mouvement idéologique ou un ensemble de pratiques (Wezel *et al.* 2009). L'agroécologie dont nous nous intéresserons ici est à la fois (i) la discipline scientifique en tant qu'« ecology of food systems » (Francis *et al.* 2003) qui nous permet d'aborder le champ comme un écosystème à part entière et non comme une seule unité de production tel qu'il était perçu auparavant en agronomie (Figure 2), et (ii) l'ensemble de pratiques agricoles se basant sur cette discipline.

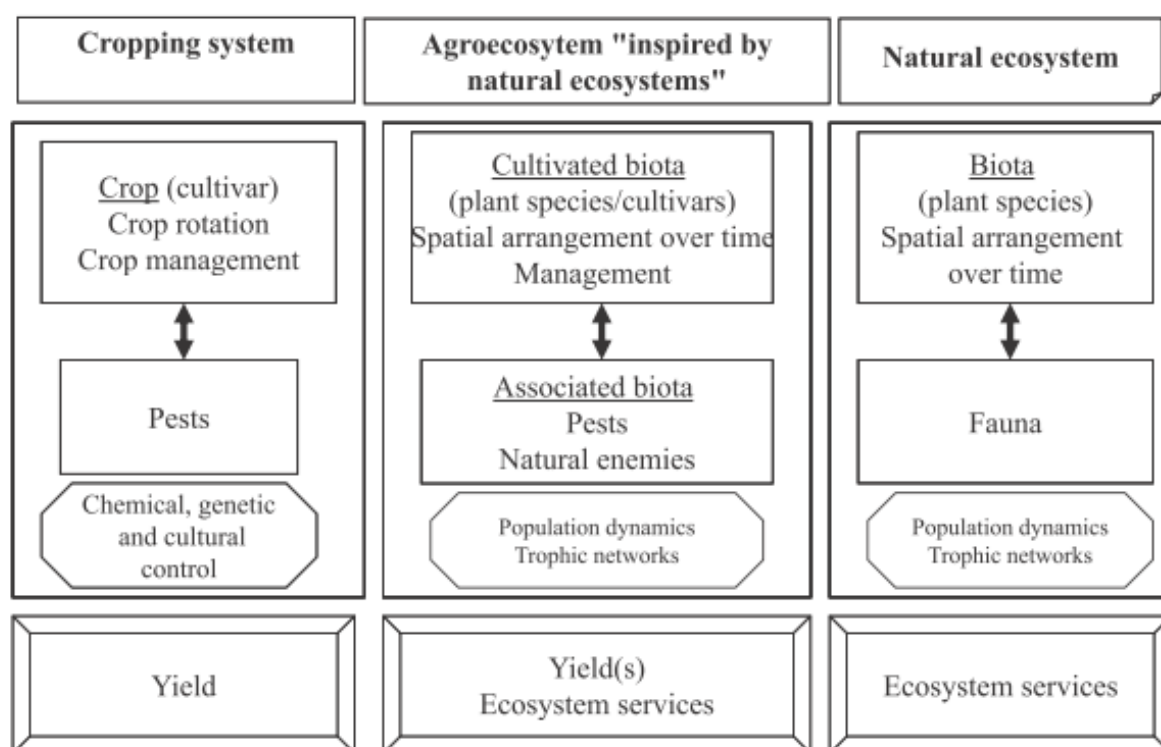


Figure 2 : Comparaison du système naturel, d'un système agricole conventionnel et d'un système agricole « agroécologique ». Tiré de Doré *et al.* 2011

Le système agricole conventionnel positionne de manière antagoniste la recherche de rendement et les services écosystémiques rendus par la biodiversité (Figure 2). La gestion s'appuie sur des leviers génétiques et chimiques et la considération des organismes autres que la culture est limitée aux ravageurs de cultures, considérées comme 'néfastes'. D'un autre côté, l'écosystème non géré ne permet pas de réaliser le service de production agricole. L'approche agroécologique tente de réconcilier ces deux aspects en utilisant des services apportés par la biodiversité de l'agro-écosystème et dont le maintien nécessite souvent la prise en compte de différentes échelles spatio-temporelles. L'échelle du paysage, jusqu'alors non prise en compte en agronomie, est particulièrement importante car la biodiversité 'utile' à l'agriculture se compose d'organismes parfois mobiles dont le maintien peut requérir l'existence de différents types d'habitat dont des milieux semi-naturels. La composition, structure, hétérogénéité et connectivité du contexte paysager des parcelles vont donc être facteurs clés au maintien de cette diversité (Benton *et al.*, 2003 ; Baudry *et al.*, 2003 ; Fahrig *et al.*, 2011). L'organisation spatio-temporelle des cultures et des éléments semi-naturels dans un paysage représente ainsi un nouveau levier de gestion potentiellement intéressant. D'autre part, la prise en compte des interactions qui existent entre composantes biologiques de l'agrosystème est prise compte explicitement en agroécologie (Altieri, 1999), notamment celle qui augmenteraient les interactions bénéfiques au sein des agrosystèmes et pallieraient au recours systématique à la lutte chimique. Ces deux composantes de l'agroécologie sont bien entendu liées et des méta-analyses récentes mettent en évidence un effet positif de la proportion d'habitats semi-naturels dans les paysages agricoles sur l'abondance des ennemis naturels de ravageurs ou les processus de prédation ou parasitisme (Veres *et al.*, 2011 ; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011).

I.1.3.2. Interactions trophiques et régulations biologiques

Dans les écosystèmes, les différentes composantes des processus biologiques interagissent, le plus souvent sur la base de relation mangeur-mangé, appelées relations trophiques. Ainsi, un réseau trophique correspond à un système complexe relatif à différents niveaux trophiques ('chaîne alimentaire').

Les processus biologiques peuvent être modulés en termes de fréquence, de qualité ou de fonction. On parle dans ces cas de régulation biologique. Lorsque cette notion de régulation est utilisée pour contrôler un autre organisme ou fonction, on peut parler de lutte biologique (ou biological control = biocontrol). L'Organisation Internationale de Lutte Biologique (OILB) la définit précisément comme étant « l'utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les dégâts causés par des ravageurs » (Fraval 1999). La lutte biologique vise à réduire substantiellement un organisme ravageur, appelé cible, afin de « l'amener en dessous d'un seuil de nuisibilité, écologiquement et/ou économiquement acceptable » à l'aide de l'agent de lutte. (Suty 2010). L'objectif premier est de rétablir un équilibre durable entre la présence de la cible et de l'agent de lutte, tout en permettant une production agricole. On peut identifier trois techniques différentes de lutte biologique (MacFadyen 1998 ; Van Driesche *et al.* 2010) : (i) l'introduction, dite lutte biologique classique correspondant à l'introduction intentionnelle d'une espèce exotique, dont on attend l'adaptation et le contrôle de la cible (lutte contre la cochenille de l'hibiscus, *Maconellicoccus hirsutus* Green via le parasitoïde *Anagyrus kamali* Moursi en Egypte (Van Driesche *et al.* 2010); (ii) l'augmentation, qui vise à augmenter les populations d'agents de contrôle par inoculation (lâcher d'agent se reproduisant) ou par inondation (lâchers répétés d'agents) (lutte contre les pucerons par *Harmonia axyridis* Pallas (Majerus *et al.* 2006); et (iii) la conservation, qui consiste à la protection ou le maintien de populations d'agents biologiques existantes. Dans le cas de la régulation des espèces adventices via la prédation des graines par les Carabidæ, on se trouve dans une situation de lutte biologique par conservation. Peu d'études ont, jusqu'alors, porté sur ce type de lutte biologique pour les espèces adventices (MacFadyen 1998).

Bien que difficilement évaluable, la réussite d'une lutte biologique repose sur trois paramètres (MacFadyen 1998) : (i), la régulation réalisée par unité d'agent biologique ; (ii) l'écologie de l'agent de contrôle qui déterminera le taux de renouvellement de la population ; et (iii) l'écologie de la cible afin de mesurer l'impact de cette régulation sur la dynamique des populations. Dans la nature de la régulation réalisée, l'intensité, la stabilité et la résilience de l'interaction est particulièrement importante à étudier.

I.2. Les composantes du système trophique de prédation des graines d'adventices par les *Carabidae*

I.2.1 Les adventices

Le mot adventice vient du latin *adventum* qui signifie « supplémentaire ». Différentes définitions se succèdent ensuite, notamment celle de Bournérias en 1969, les qualifiant de « végétaux se développant accidentellement dans les cultures ». Bailly affinera cette définition en 1980, en ajoutant une notion anthropologique de volonté de présence : « plantes indésirables là où elle se trouvent ». Cette dernière deviendra ensuite la définition officielle de l'AFNOR. Ainsi, la flore adventice correspond à l'ensemble de la flore spontanée d'un champ, excepté l'espèce cultivée.

En France, on dénombre environ 1200 espèces adventices dans les cultures (Jauzein 2001), la communauté renfermant ainsi une importante diversité et une grande faculté à s'adapter aux pratiques culturales afin de pouvoir perdurer dans l'agrosystème. Les communautés adventices ont mis en place une incroyable diversité de stratégies afin de s'adapter aux différents leviers de gestion. Jusqu'alors, la lutte chimique prévalait, cependant, l'agroécologie ouvre vers de nouvelles techniques de gestion telles que propose la protection intégrée des cultures (Chikowo *et al.* 2009) ou la prise en compte des échelles supra-parcellaires. Si l'échelle locale a une importance majeure sur la diversité et l'abondance des adventices trouvées dans un champ, de nombreuses études indiquent que le contexte paysager des parcelles ainsi que les activités agricoles qui s'y déroulent influencent la dispersion et *in fine* la richesse et l'abondance des communautés adventices (Gabriel *et al.* 2005, Poggio *et al.* 2010, Petit *et al.* 2012).

Après les avoir envisagées sous un angle de production et les qualifier de 'mauvaises herbes', on les a ensuite considérées en tant que maillon du système trophique agrosystème, intervenant à différents niveaux de l'organisation écologique. Leur statut de producteur primaire les place à la base des réseaux trophiques et en fait des ressources essentielles de nourriture pour certains animaux comme certaines espèces phytophages ou pollinisatrices (Bohan *et al.* 2007, Wilson *et al.* 1999, Gibson *et al.* 2006, Backman et Tiainen 2002). Les adventices peuvent aussi être un soutien indirect à d'autres organismes bénéfiques à la production en tant que refuges d'auxiliaires (Hawes *et al.* 2003) ou ravageurs (Gibot-Leclerc *et al.* 2003, Mantle et Shaw 1977). La nature et l'intensité de ces relations va dépendre directement des caractéristiques de la communauté adventice en place.

I.2.2. Les Carabidæ

Les coléoptères carabiques de la famille des Carabidæ ont été relativement bien étudiés (Holland 2002) (Figure 3). Cette famille est présente partout dans le monde et très diverse, comptant plus de 32 500 espèces réparties en 1859 genres (soit dix fois plus que les mammifères), dont plus de mille espèces en France (Coulon *et al.* 2000). C'est l'un des groupes d'arthropodes les plus abondants présents dans les agrosystèmes, leurs conférant ainsi un rôle des plus importants dans l'équilibre de l'écosystème (Holland and Luff 2000, Kromp 1999). Leur simplicité de piégeage, leur relative facilité d'identification pour la plupart et leur attractivité esthétique ont aussi joué un rôle important dans leur statut de modèle écologique commun (Holland 2000). Les espèces carabiques ont une grande diversité de traits, ce qui leur permet une adaptabilité accrue aux milieux très divers qu'ils occupent, mais aussi une sensibilité importante face aux perturbations agricoles (Dajoz 2002, Lövei and Sunderland 1996, Cole *et al.* 2002).

Cette section résume les principales caractéristiques et écologiques des Carabidae vivant dans les agroécosystèmes

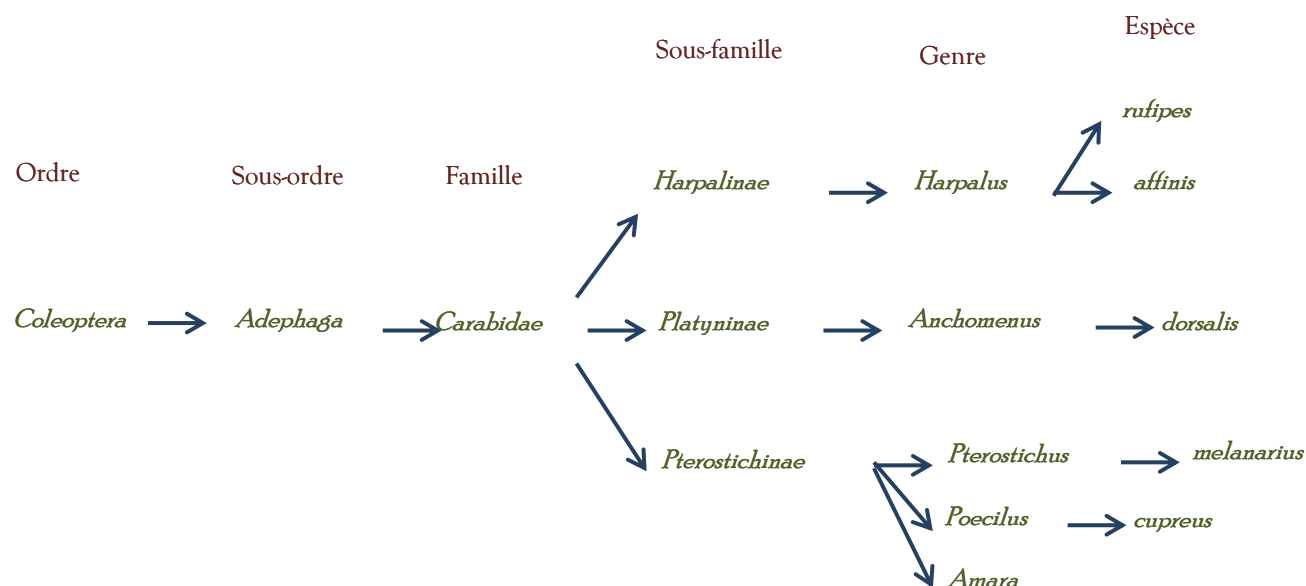


Figure 3 : Classification des Carabidæ et de des principales espèces étudiées

Taille

La taille des espèces est très variable, allant d'environ 2mm pour certains individus de *Bembidion* à plus de 40mm pour certains *Carabus* pouvant s'aventurer dans les champs en lisère de forêts (Gaëtan du Chatenet 2005). Cette variabilité va déterminer leurs types d'alimentation via notamment la taille de leurs pièces buccales et leur mobilité (Dajoz 2002).

Cycles de vie

Les carabiques sont des holométaboles qui pondent généralement des œufs séparés, dans des sites d'ovipositions différents, en général dans le sol ou sur des débris végétaux (Lövei and Sunderland 1996). La larve est mobile et son développement progresse généralement en trois stades larvaires évoluant dans le sol. Les larves de dernier stade présentes souvent une période de diapause (hibernation ou aestivation). Les adultes sont épigés (vivant à la surface) mais se cachent dans les premiers centimètres du sol et pour la majorité marchent et volent peu (Dajoz 2002, Kromp 1999). Le développement de l'œuf à l'adulte prend en général moins d'un an. Les adultes produisent une génération par an (espèce univoltine), et peuvent vivre jusqu'à une, deux ou trois ans (Holland 2002). Cependant, ces cycles peuvent être modifiés en fonction des conditions environnementales (Holland 2002).

En 2007, Matalin proposa une classification basée sur la durée de l'ontogenèse (durée de vie de l'œuf à l'adulte), le rythme saisonnier, la qualité de la diapause (facultative ou obligatoire) et le rythme reproducteur. Une trentaine de cycles différents ont été identifiés, confirmant la diversité de cette famille (Figure 5). Quatre des espèces locales principales ont été classifiées par l'auteur : *Pterostichus melanarius* suit le cycle (2SA)i, *Poecilus cupreus*, le cycle VSi, *Harpalus rufipes*, le cycle SAi et *Harpalus affinis*, le cycle (2VS)i. Ainsi, *P.melanarius* peut hiberner sous forme larvaire ou adulte, avec un pic d'activité de juillet à octobre pour la première cohorte émergente et de mai à juillet pour les adultes hibernants. Les deux espèces *Harpalus* peuvent aussi hiberner sous ces deux formes tandis que *P.cupreus* n'hiberne que sous forme adulte (Figure 4). La première cohorte d'*H.affinis* quant à elle provient de l'hibernation des adultes et émerge principalement en mai-juin avec une importante activité tandis que la seconde est moins active, mais présente d'août à novembre. Cependant, l'écologie de nombreuses espèces agricoles est toujours méconnue. Ces différences de cycle engendrent des périodes d'activité et d'intensité d'activité différentes en fonction des espèces et sont donc un point essentiel à prendre en compte dans l'étude de la prédation tant d'un point de vue de concordance de présence spatio-temporelle des proies et des prédateurs que des différences de régimes alimentaires.

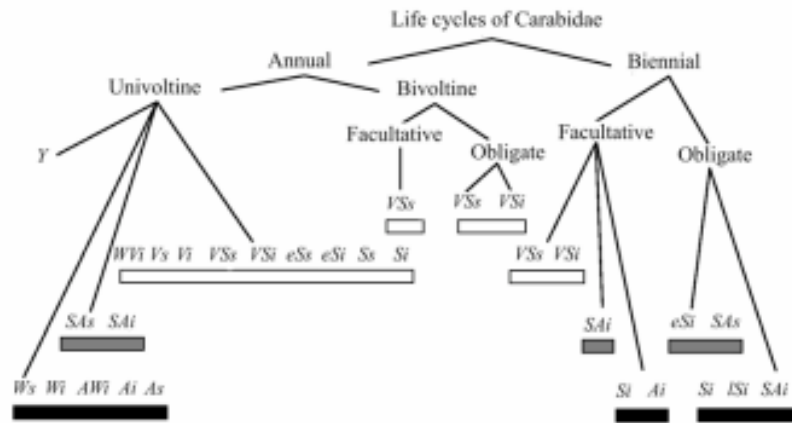


Fig. 8. Typology of the life cycles of Carabidae in the Western Palaearctic: aseasonal (Y), winter-spring iteroparous (WFI), spring semelparous (FS), spring iteroparous (FI), spring-summer semelparous (FSe), spring-summer iteroparous (FSi), early summer semelparous (eSe), early summer iteroparous (eSi), summer semelparous (Ss), summer iteroparous (Si), late summer iteroparous (lSi), summer-autumnal semelparous (SAs), summer-autumnal iteroparous (SAi), autumnal semelparous (As), autumnal iteroparous (Ai), autumn-winter iteroparous (AWi), winter semelparous (Ws), and winter iteroparous (Wi). The cycles with obligatory hibernation of the adults are shown as white rectangles, the cycles with obligatory hibernation of the larvae but no aestivation of the adults, as gray rectangles, and those with obligatory hibernation of the larvae and aestivation of the adults, as black rectangles.

Figure 4 : Typologie des cycles de vie des principaux carabiques. Tiré de Matalin 2007

Habitat

En termes d'habitat, les besoins des espèces sont si spécifiques qu'ils conviennent parfois pour caractériser des habitats (Kromp 1999), et la persistance dépend généralement du stade le plus vulnérable, à savoir le stade larvaire (Lövei and Sunderland 1996). La sélection de l'habitat et du micro habitat serait influencé par des facteurs tels que la température, l'humidité, la ressource disponible, les caractéristiques du sol, la présence de compétiteurs et les besoins spécifiques de chaque espèce (Thiele 1977, Lövei and Sunderland 1996). Ainsi, *H. rufipes* préférerait des environnements plus chauds que les espèces sombres tels que les *Bembidon* ou *Pterostichus melanarius* (Holland 2002). D'une manière générale, il semblerait que les espèces à couleurs chatoyantes et brillantes soient plus actives dans des conditions sèches et lumineuses que les espèces sombres, ces différences étant plus importantes entre espèces qu'entre sexes (Holland 2002). Dans les agrosystèmes, actuellement, différentes stratégies ont été décrites. Dans certains cas, les espèces effectuent tout leur cycle dans les cultures, ainsi, elles doivent s'adapter aux conditions perturbées des parcelles et des conditions d'habitats extrêmement différents tout au long de la période de culture (ex : passage d'un sol nu à un sol avec plantules puis un couvert complètement fermé) (Sotherton 1985, Noordhuis *et al.* 2001, Roume 2011). D'autres espèces, en revanche, alternent entre le champ et les milieux semi naturels adjacents refuges ou habitat alternatif, créant des mouvements cycliques de populations (Wissinger 1997, Bianchi *et al.* 2006), néanmoins l'attribution des stratégies précises pour chaque espèce est loin d'être effective.

Mobilité

Les carabiques se déplacent entre les champs et les espaces semi-naturels adjacents. La différenciation de leurs longues pattes et d'un tarse segmenté 5-5-5 facilitent la marche rapide (Donelson 2011). Thiele a testé les capacités de mobilité de 14 espèces carabiques et observe des valeurs de distances journalières variant entre moins d'un mètre à plusieurs dizaines de mètres en fonction des espèces (10.6 cm.s^{-1} pour *Pterostichus cupreus* dans un contexte de champ). D'autres études suggèrent qu'au cours d'une vie, ils pourraient se disperser sur plusieurs centaines de mètres (Weibull *et al.* 2003 ; Jeanneret *et al.* 2003, Diekotter *et al.* 2010), notamment Wallin et Ekblom (1988) mesurant une distance de 20 m.h^{-1} pour *Pterostichus niger* et ainsi se distribuer dans le paysage (Holland *et al.* 2005). Le suivi télémétrique a pu déterminer le type de mouvement et de comportement aux conditions du milieu, les individus marchant au hasard dans un habitat favorable mais droit dans un habitat qu'il considère défavorable (Charrier *et al.* 1997).

I.2.3. La prédation : le centre du système trophique

I.2.3.1. La graine : une ressource trophique

La graine est constituée dans la plupart des cas de trois parties majeures : l'enveloppe externe protectrice, épaisseur conjointe du péricarpe et du tégument ; l'albumen contenant la majorité des réserves de la graine et la partie reproductrice renfermant le ou les cotylédon(s) et l'embryon (Figure 5).

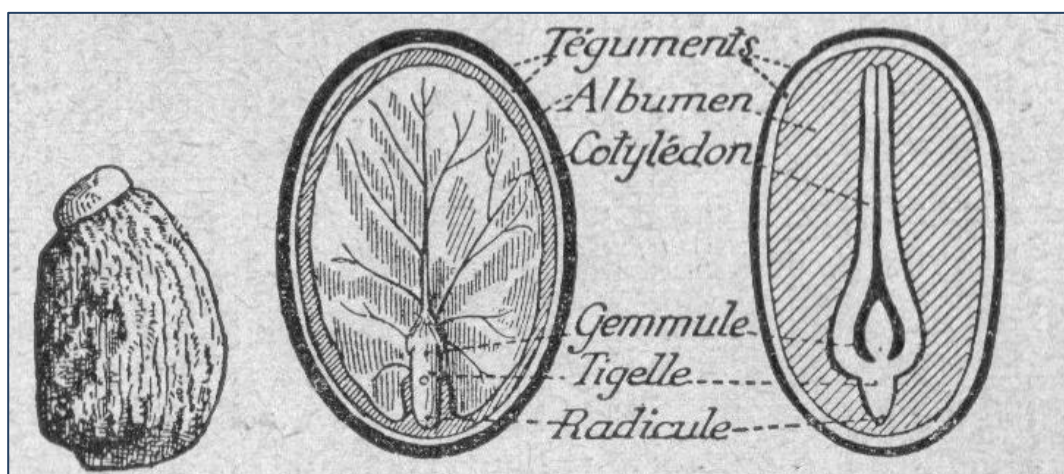


Figure 5 : Structure d'une graine de Ricin, de face et en coupe. Dessin tiré d'un manuel scolaire de botanique d'école élémentaire.

Une allocation préférentielle de ressources à l'une des parties de la graine va correspondre à des compromis évolutifs relatifs aux stratégies de survie des espèces. Ainsi, une graine ayant une épaisseur d'enveloppe très importante la rendant très solide sera moins susceptible de se faire prédatée par un prédateur décortiquant ou rongeur la graine; ou si elles sont mangées entières, elles peuvent ne pas être digérées, puis dispersées via les fèces et ainsi faciliter la dispersion de l'espèce (Vander Wall *et al.* 2005). Une graine plus riche en composants de réserves sera plus longévive (Crocker 1938, Sattler *et al.* 2004) mais pourra aussi être plus attractive pour les prédateurs (Kerley and Erasmus 1991).

Très peu de données sur la quantité de graines en surface pour les prédateurs sont disponibles. En effet, de nombreuses mesures de pluie de graines sont publiées (Davis *et al.* 2010 ; Westerman *et al.* 2011 ; Davis *et al.* 2011), tout comme des prélèvements de banque de graines (Cardina *et al.* 1997). Cependant, aucune étude n'a, à notre connaissance, mesuré la ressource disponible directement pour les prédateurs. La mesure de la banque de graines considère une profondeur bien plus importante que celle réellement accessible aux principaux prédateurs (Dessaint *et al.* 1997). Quant à la pluie de graines, elle engendre une surestimation en ne prenant pas en compte la dispersion, ni l'enfouissement des graines. Westerman et ses collaborateurs ont montré que le facteur d'enfouissement était non négligeable dans le devenir des graines : 50% des graines sont enfouies au bout d'un mois, pour autant sans travail du sol, et ce dans deux cultures différentes (Westerman *et al.* 2006).

I.2.3.2 Le processus de prédation des graines

Le terme de « prédation de graines » a été défini par Janzen en 1971 afin de différencier la simple ingestion de graines (qui restent viables dans les fèces) de leur destruction. Deux types de prédation sont généralement distingués : la prédation pré-dispersion correspondant à la consommation des graines sur la plante ; et la prédation post-dispersion relative à la consommation des graines au sol après phase de dissémination. Il semblerait que, pour les adventices, la seconde soit plus conséquente, et dans le reste du document, le terme de prédation sera toujours associé à la post-dispersion. Les acteurs en jeu dans la prédation pré dispersion et la prédation post dispersion sont différents et il est donc important de les étudier séparément. En effet, la plupart des prédateurs pré dispersion sont de petite taille, sédentaires et spécialistes (souvent des Diptères, des Lépidoptères, ou des Hyménoptères). En revanche, les prédateurs post dispersion sont souvent plus imposants, plus mobiles et généralistes (rongeurs, oiseaux, Coléoptères) (Crawley 2000). De plus, la ressource avant dispersion est clairement plus

agrégée et concentrée qu'après la pluie de graines, ainsi la stratégie de recherche de la nourriture sera ainsi très différente (Crawley 2000).

Les premières études relatives à la prédation de graines datent des années 1980 et étaient prédateur-centré, étudiant précisément les régimes alimentaires d'espèces de prédateurs (Hurka and Duchac 1980, Hagley et al 1982), les dommages causés sur une seule espèce adventice d'intérêt (Moore 1978), ou localisées dans des écosystèmes non cultivés (Inouye 1980, Carrol et Risch 1984, Kjellson 1985, Neser et Kluge 1985, Rish et Carrol 1986). Un intérêt croissant s'est développé lors des 10 dernières années (Figure 6). Néanmoins, la prédation est au centre d'un système complexe et de nombreux points restent encore à éclaircir afin d'être en mesure d'expliquer les taux de prédation.

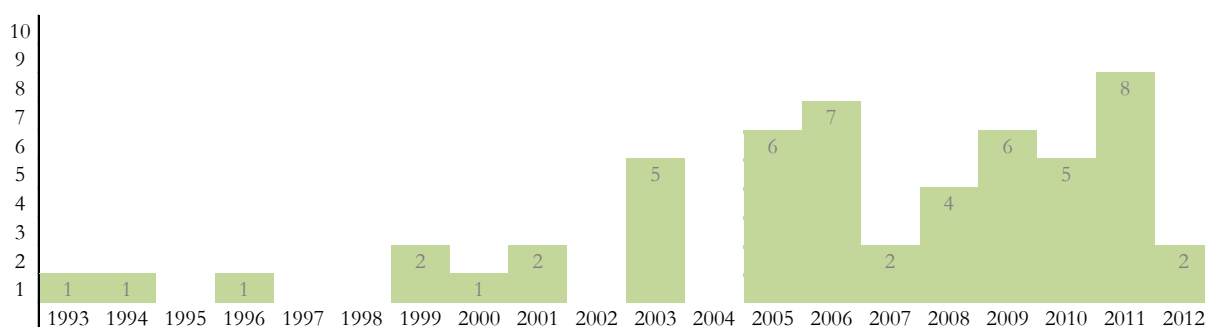


Figure 6: Evolution du nombre de publications relatives à la prédation des graines d'adventices

Les graines peuvent être prédatées par de nombreux animaux et leurs importances relatives varient principalement en fonction des conditions climatiques de chaque région (Hulme *et al.* 2005). Les coléoptères carabiques semblent être globalement majoritaires dans les agrosystèmes tempérés (Cromar et al 1999, Brust and House 1988, Gallandt et al 2005, Honek et al 2003, Honek et al 2005, Kjellson et al 1985, Mauchline et al 2005), même si, localement rongeurs, (Hulme et al 1994, Westerman et al 2003, 2005), oiseaux (Blaney and Kotanen 2001, Navntoft et al 2009), limaces (Kollman and Basin 2001) ou autres invertébrés comme les criquets (O'Rourke et al 2006) ou les fourmis (Baraibar *et al.* 2009) peuvent aussi jouer un rôle important. Par conséquent, nous centrerons ce travail sur les prédateurs carabiques.

Les problèmes causés par la prédation sur des espèces non cibles pourraient être une prédation des semences de cultures. En 2001, Menalled et ses collaborateurs ont mené une étude de consommation de graines d'adventices et de graines de cultures par trois Carabidæ communs. Il est apparu que, relativement à celle des graines d'adventices, leurs consommations de graines de blé, soja ou maïs étaient très faibles, possiblement à cause de la taille importante de la plupart des graines de culture. De plus, les périodes d'activités des principaux Carabidæ coïncident rarement avec les périodes de semis de culture, qui sont d'ailleurs majoritairement enfouis (sauf en cas de semis direct) et donc très peu disponibles à la prédation.



Figure 7 : Paramètres clefs dans l'évaluation du potentiel de régulation biologique de prédation des graines d'adventices par les Carabidæ

I.2.3.3 Des prédateurs généralistes consommateurs de graines

En fonction du spectre de proies consommées par les prédateurs, ils peuvent être classés en deux classes : spécialiste et généraliste. Les spécialistes se nourrissent d'un seul type de proies, tandis que les généralistes peuvent se nourrir d'une grande diversité de proies et tirent un avantage certain d'un point de vue évolutif de ne pas dépendre que d'un seul organisme (Symondson *et al.* 2002).

La famille des Carabidæ est globalement généraliste à très forte tendance polyphage (Kromp 1999, Donelsson 2011) pouvant prédater à la fois du matériel végétal tel que graines et pollen, ou du matériel animal comme des Acarinae, Araneidae, Opiliones, Orthoptera, Diptera, Coleoptera, Isoptera, Lepidoptera, Formicidae, Aphidae, Gastropoda (Forbes 1883, Luff 1987).

Seules quelques espèces montrent des préférences de consommation plus spécifiques comme *Loricera pilicornis* prédatant préférentiellement des collemboles (Kromp 1999) ou certains Cychrinii spécialistes des mollusques. Il semblerait aussi que les *Harpalus* et *Amara* soient majoritairement granivores (Gaetan du Chatenet 2005, Honek *et al.* 2003). Hors, les classifications en guildes trophiques sont parfois contradictoires et peu argumentées. De nombreuses sont qualifiées de polyphages, ou omnivores, sans pour autant connaître réellement leurs proies préférentielles. De plus, en fonction du stade de l'insecte, ou du type de période d'activité (émergence ou reproduction), les carabiques peuvent modifier leurs régimes alimentaires en réponse à leurs besoins énergétiques (Klimes and Saska 2009, Toft et Blide 2002). De nouveaux outils moléculaires d'analyse de contenus stomacaux pourront possiblement permettre de connaître avec plus de précisions ces régimes alimentaires (King *et al.* 2008).

I.3. Relations trophiques au sein du système d'étude

I.3.1. Etude d'un système trophique : les apports de l'écologie des interactions

Au sein de l'agrosystème, les adventices et les prédateurs de graines sont en interaction antagoniste. En effet, les prédateurs bénéficient des graines mais les adventices, elles, sont désavantagées (au contraire des relations mutualistes de pollinisation par exemple). Deux communautés en interaction peuvent se définir par le type de liaison entre leurs espèces respectives. Ainsi, on utilise principalement 3 descripteurs, la connectance, la modularité et l'emboîtement (Thébault et Fontaine 2010).

La connectance se base sur le degré de généralisme des 'mangeurs' par rapport aux 'mangés' (Figure 8). Dans le cas du premier système (a), la connectance est très faible, les espèces étant chacune spécialiste d'une espèce de plantes. En revanche, dans le second système (b), la connectance est très forte, les espèces a, b et c étant non spécialistes d'un espèce de plantes.

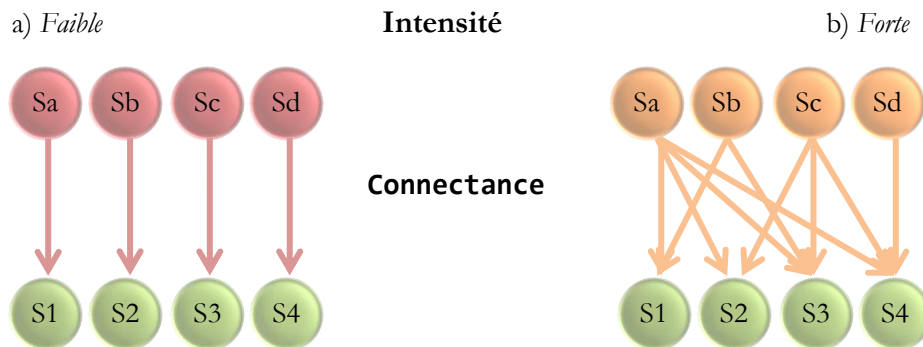


Figure 8: Schéma théorique d'interactions dans un réseau à faible connectance (a) et dans un réseau à forte connectance (b)

La modularité définit le caractère indépendant de sous structures au sein du réseau et l'emboîtement de la superposition de structures (Figure 9). D'après Thébault et Fontaine (2010), ces caractéristiques seraient différentes pour les réseaux mutualistes (ici représentés en noir par le réseau relatif à la pollinisation) ou trophiques (en rouge pour les relations d'herbivorie). Ainsi, les réseaux trophiques auraient tendance à être plutôt construits en modules indépendants non emboîtés (Figure 9), et ils trouveraient leur stabilité dans cette combinaison.

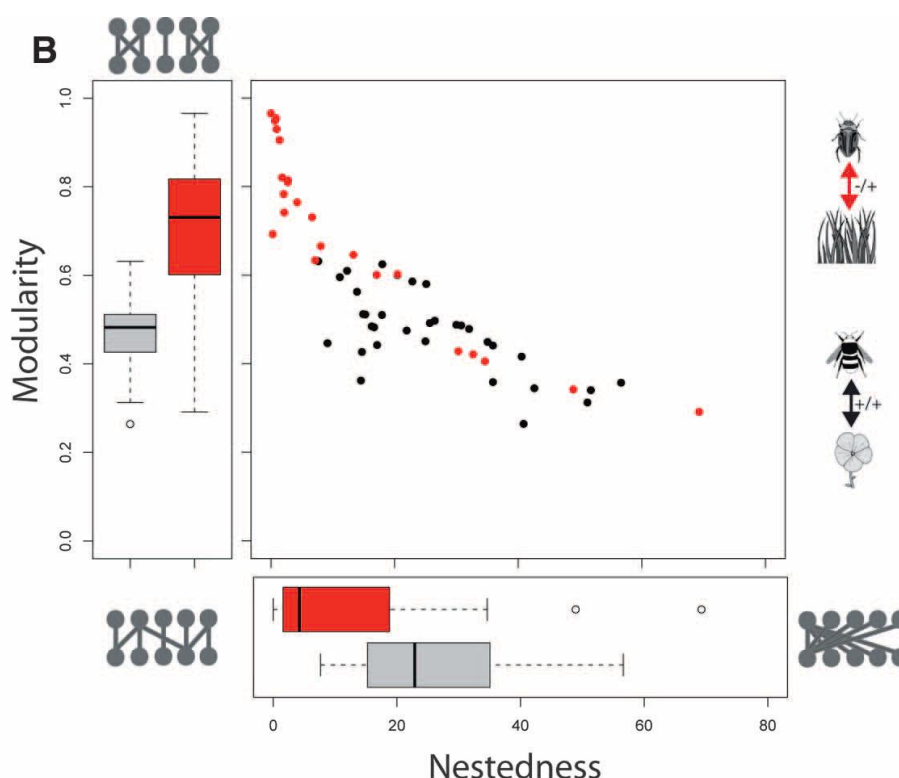


Figure 9: Rapports relatifs des caractéristiques de stabilité des réseaux (emboîtement et modularité) en fonction du type de réseau (mutualiste ou trophique). Tiré de Thébault et Fontaine 2010

Cette structuration des réseaux nous informe sur leurs capacités de résilience et sur les rôles respectifs des différentes espèces au sein du réseau. Comme le montre cette dernière étude, la littérature est vaste concernant les réseaux plantes-pollinisateurs, plantes-herbivores ou encore plante-herbivores-parasitoides mais limitée pour les autres types de réseaux (Bascompte 2010). Aucune étude n'a, à notre connaissance analysé de réseau lié à la communauté d'adventices, ni à celle des carabiques prédateurs de graines. Ainsi, la conformation du réseau étudié est actuellement inconnue.

I.3.2. Intensité et généricité des relations trophiques

En se basant sur les connaissances théoriques présentées plus avant, il s'agit maintenant de rendre compte de l'état des connaissances actuelles relatives au réseau de prédation des graines d'adventices par les carabiques. L'étude de l'intensité de la prédation étant directement dépendante des facteurs l'affectant, une étude précise de ces facteurs dans la littérature sera présentée dans cette partie.

On peut identifier trois sources de facteurs agissant sur la prédation (Figure 10). D'une part les facteurs liés à la communauté adventice et relative aux espèces présentes, à leur abondance et aux caractéristiques des graines. D'autre part, les caractéristiques similaires des prédateurs sont aussi importantes à considérer ; tout comme des facteurs environnementaux identifiés ici notamment par les pratiques agricoles, la configuration paysagère ou certains facteurs abiotiques (Figure 10). Les résultats sont détaillés par étude et par type de facteurs (Table 1).

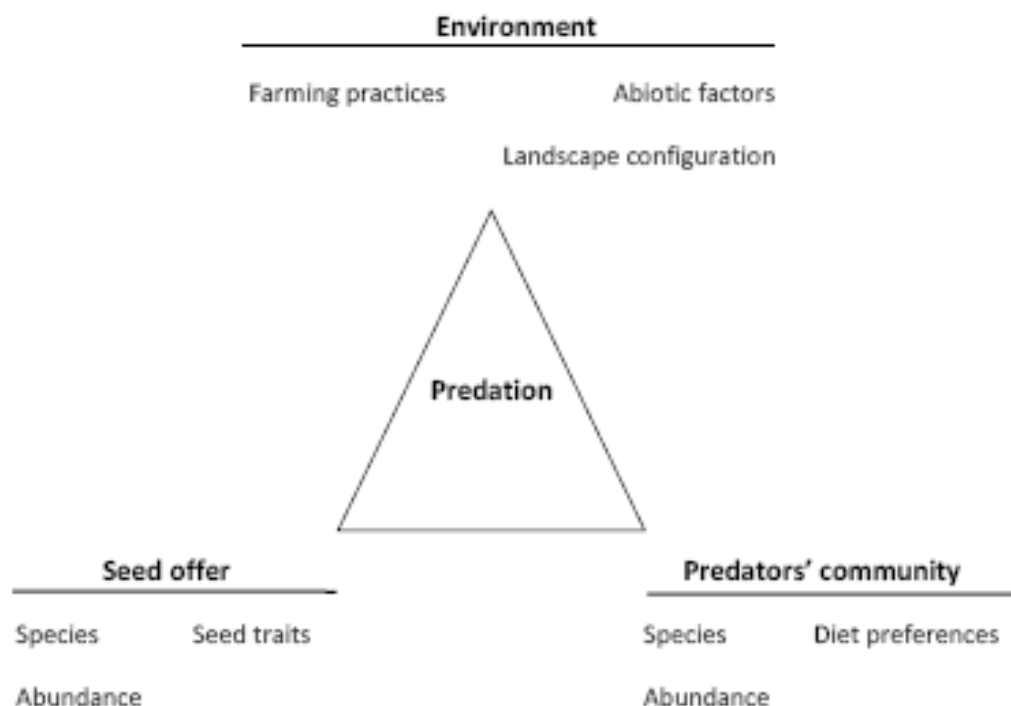


Fig 10 : Cadre conceptuel de l'étude de la prédation des graines d'adventices par les carabiques

Table 1 : Revue bibliographique des facteurs affectant la prédation des graines d'adventices dans les Agrosystèmes

Article	Year	Journal	facteurs affectant la prédation					
			adventices		prédateurs		environnement	
1 Pearson <i>et al.</i>	2008	<i>Ecological Applications</i>	esp		abond		herbi	
2 Menalled <i>et al.</i>	2007	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>			abond		trav.sol	
3 Davis <i>et al.</i>	2010	<i>Weed Research</i>	esp	pluie.gr	AD	comport	temp	appr.hiv
4 Mauchline <i>et al.</i>	2005	<i>Weed Research</i>			AD	esp	date	
5 O'Rourke <i>et al.</i>	2006	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>			AD	esp	gest	cult
6 Honek <i>et al.</i>	2003	<i>Eur. Journ. of Entomology</i>	esp	dispo	AD		date	champ
7 Menalled <i>et al.</i>	2001	<i>Great Lakes Entomologist</i>			AD		compart	
8 Ichihara <i>et al.</i>	2012	<i>Weed Biology and Management</i>			AD			
9 Baraibar <i>et al.</i>	2009	<i>Journal Of Applied Ecology</i>			AD		date	trav.sol
10 Baraibar <i>et al.</i>	2012	<i>Weed Research</i>	dens dep		dens dep			
11 Cromar <i>et al.</i>	1999	<i>Weed Science</i>	dens dep		dens dep		trav.sol	résid
12 Cardina <i>et al.</i>	1996	<i>Weed Science</i>	dens dep		dens dep		date	
13 Gaines & Gratton	2010	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>	esp		div		paysage	
14 Sanguaneko & Leon	2011	<i>Weed Research</i>	esp		esp			
15 White <i>et al.</i>	2007	<i>Weed Science</i>	esp		esp		enfouiss.	
16 Honek <i>et al.</i>	2005	<i>Journal of Ecology</i>	esp		esp			
17 Honek <i>et al.</i>	2003	<i>Eur. Journ. of Entomology</i>	esp		esp			
18 Klimes & Saska	2009	<i>Journal of Applied Entomology</i>	esp		esp	devel		
19 Honek <i>et al.</i>	2011	<i>Basic and Applied Ecology</i>	taille		taille			
20 Westerman <i>et al.</i>	2008	<i>Journal Of Applied Ecology</i>	dens dep		type			
21 Chauhan <i>et al.</i>	2010	<i>Weed Research</i>	esp		type			
22 Meiss <i>et al.</i>	2010	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>	esp		type		date	type.couv
23 White <i>et al.</i>	2007	<i>Weed Science</i>	esp		type		champ	
24 Gallandt	2005	<i>Weed Technology</i>	esp		type		substrat	
25 Holmes & Froud Williams	2005	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>	esp		type		date	compart
26 Neave & Huwer	2003	<i>Plant Protection Quaterly</i>	esp		type			
27 Kollman & Bassin	2001	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>	esp		type		gest	
28 Povey <i>et al.</i>	1993	<i>Annals of Applied Biology</i>	esp		type		gest	
29 Harrison & Regnier	2003	<i>Weed Science</i>	taille		type		date	
30 Westerman <i>et al.</i>	2011	<i>Weed Research</i>			type		date	
31 Alba-Lynn & Henk	2010	<i>Plant Ecology</i>			type		champ	
32 Honek <i>et al.</i>	2009	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>			type		date	
33 Honek <i>et al.</i>	2009	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>			type			
34 Westerman <i>et al.</i>	2003	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>			type		date	
35 Menalled <i>et al.</i>	2000	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>			type		paysage	champ
36 Westerman <i>et al.</i>	2006	<i>Weed Science</i>	dispo	enfouiss			cul	prat
37 Marino <i>et al.</i>	2005	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>	distri	dens			date	champ
38 Martinkova <i>et al.</i>	2006	<i>Eur. Journ. of Entomology</i>	esp	enfouiss				
39 Westerman <i>et al.</i>	2003	<i>Journal of Applied Ecology</i>	esp	enfouiss			date	champ
40 Westerman <i>et al.</i>	2011	<i>Weed Research</i>	esp				dur.mes	
41 Fischer <i>et al.</i>	2011	<i>Persp in Plant Ecol.,Evol. & Syst</i>	esp				gest*paysage	
42 Williams <i>et al.</i>	2009	<i>Weed Research</i>	esp				cult	rot
43 Booman <i>et al.</i>	2009	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>	esp				cult	paysage
44 Navntoft <i>et al.</i>	2009	<i>Biological Control</i>	esp				gest	dens.couv
45 Shuler <i>et al.</i>	2008	<i>Weed Science</i>	esp				substrat	
46 Saska <i>et al.</i>	2008	<i>Bull. Of Entomological Research</i>	esp				dist.bord	
47 Pearson <i>et al.</i>	2011	<i>Ecology</i>	esp					
48 Heggenstaller <i>et al.</i>	2006	<i>Journal Of Applied Ecology</i>	esp				date	dens.couv
49 Jacob <i>et al.</i>	2006	<i>Weed Science</i>	esp				date	int-ch
50 Carmona <i>et al.</i>	1999	<i>Journ.of Economic Entomology</i>	esp					
51 Pearson <i>et al.</i>	2011	<i>Ecology</i>	esp	habit	taille			
52 Brust	1994	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>	type				rés	
53 Davis <i>et al.</i>	2011	<i>Methods in Ecology and Evol.</i>					dur.mes	
54 Sanguaneko & Leon	2011	<i>Weed Research</i>					herbi	
55 Ichihara <i>et al.</i>	2011	<i>Agriculture, Ecosystems & Env.</i>					date	compart
56 Lundgren <i>et al.</i>	2006	<i>Renewable Agric. & Food Systems</i>					gest	
57 Honek <i>et al.</i>	2006	<i>Entomologia Exp. et Applicata</i>					date	
58 Westerman <i>et al.</i>	2005	<i>Weed Science</i>					trav.sol	rot
59 Honek <i>et al.</i>	2005	<i>Journal of Ecology</i>					date	

L'espèce de graines ('esp'=espèce) est le facteur qui fut le plus étudié dans la littérature, les résultats montrant pour la très grande majorité des différences de prédation importantes entre espèces (Table 1). D'autres caractéristiques associées à l'espèce apparaissent telles que le type, monocotylédone ou dicotylédone, ou la taille de la graine. L'effet de la disponibilité en graine a été moins exploré ('dispo'=disponibilité), via la vitesse d'enfouissement de la graine dans le sol ('enfouiss'=enfouissement) ou approximé par la pluie de graines ('pluie.gr'=pluie de graines) mais semble être un facteur important dans l'explication des taux de prédation. Les études précises de mesure de l'influence de la densité de ressources sur la prédation sont dépendantes de l'échelle d'étude (non réponse dans l'étude de Westerman *et al.* 2008) mais semblent pencher vers une densité dépendance de la prédation (Cardina *et al.* 1996, Cromar *et al.* 1996, Baraibar *et al.* 2012).

La nature du prédateur, comme abordée précédemment, est un élément crucial à l'étude du processus (24 publications sur 33 traitent de ce point, à travers l'espèce étudiée, le type de prédateur (vertébré, invertébré) ou sa taille) (Table 1). L'importance de l'abondance est souvent approximée par la mesure de l'activité densité des prédateurs ('AD'=activité-densité). La relation, malgré 9 études n'est pas clairement établie, étant parfois non significative (Saska *et al.* 2008), positive (Honek *et al.* 2003) ou non étudiée ou présentée. Le comportement est aussi un facteur proposé ('comport'=comportement ; Davis *et al.* 2010) ; tout comme le stade de développement du prédateur qui conditionnerait le type de ressource privilégié (Klimes et Saska 2009).

En ce qui concerne les facteurs externes aux composantes principales du système (ou du moins non identifiées en lien avec ces composantes), on observe d'importantes variations spatio-temporelles de la prédation comme le rapportent la moitié des publications faisant effet de l'influence de facteurs externes aux acteurs primaires de la prédation (22 sur 44, Table 1). La variabilité temporelle semble plus importante que la variabilité spatiale avec 43% des publications (19, Table 1, 'date') contre 16% pour la variabilité spatiale, en général entre champs ('champ'). Parmi les facteurs abiotiques identifiés comme modulant l'intensité de la prédation, on peut citer les caractéristiques de l'habitat et du microhabitat des prédateurs. Ainsi, la température ('Temp') agirait sur l'activité et peut-être sur les besoins énergétiques des prédateurs et donc sur la prédation (Davis *et al.* 2010). Le type de sol et le type de ressources vont déterminer les mouvements des graines et ainsi leur vitesse d'enfouissement ('enfouiss' = enfouissement), et par conséquent le type et la quantité de ressources disponibles pour les prédateurs (White *et al.* 2007 ; Westerman *et al.* 2003, 2006 ; Martinkova *et al.* 2006).

Les pratiques agricoles semblent être une préoccupation majeure dans l'étude de la prédation car un quart des publications s'intéressant à la prédation testent les effets des pratiques (Table 1).

La gestion peut jouer sur différentes composantes de la prédation : l'application de pesticides peut affecter les prédateurs eux-mêmes ou leurs ressources (Table 1, 'herbi'=herbicides), les rotations ('rot'=rotation), la culture en place ('cult '=culture), la densité de couvert ('dens.couv '=densité de couvert) et le type et la quantité des résidus ('résid'=résidus) de cultures sur le sol déterminent le type d'habitat des prédateurs et modifient l'accès aux ressources. Les techniques de travail du sol ('trav.sol '= travail du sol) vont quant à elles influencer la prédation à deux niveaux. Elles vont d'une part faire remonter une partie des graines à la surface, devenant ainsi disponibles à la prédation ; et d'autre part modifier l'habitat des carabiques. Les différences d'assemblages conséquentes à ces bouleversements peuvent expliquer les variations de résultats obtenus lors des études de la prédation dans différentes modalités de travail du sol. Il semblerait qu'il soit dans la situation extrême de non travail où la prédation soit plus importante que dans le cas d'un travail plus conventionnel (Cromar et al 1999, Westerman *et al.* 2005, Menalled *et al.* 2007, Baraibar *et al.* 2009). Les résultats sont plus contrastés pour les autres techniques et il n'apparaît pas de gradient descendant de niveau de prédation en fonction de l'intensité du travail, tendance à laquelle on aurait pu s'attendre (Cromar et al 1999).

La récolte est peut-être la plus importante des perturbations : la structure du couvert change littéralement laissant le sol presque nu, et le déchaumage suivant de près la récolte perturbe sensiblement le sol et donc l'habitat des prédateurs. Il est actuellement difficile de statuer sur conséquences de la récolte sur la prédation car les résultats sont contradictoires. Heggenstaller *et al.* (2006) et Westerman *et al.* (2003) trouvent une baisse significative des taux de prédation post-récolte ; Mauchline *et al.* (2005) observent une première diminution puis une stabilisation vers le niveau pré-récolte.

Finalement, et compte tenu du fait que certains carabiques suivent un schéma de « colonisation cyclique » des cultures et qu'ils sont relativement mobiles (comme abordée dans la partie précédente), on peut penser que les taux de prédation pourraient dépendre de la structure du paysage. Ils pourraient notamment varier en fonction des compartiments (Table 1 'compart'=compartiment) et être plus importants sur l'extérieur du champ, près de ces zones refuges, plutôt qu'à l'intérieur du champ. Cependant, la relation semble plus complexe car les résultats sont contradictoires : dans certains cas, la prédation est en effet supérieure près de la bordure (Menalled et 2001), les différences ne sont pas significatives (Tooley et al 1999) ou la prédation intérieure est plus importante (Saska et al 2008). A plus large échelle, il a été montré que la conformation du paysage (Table 1, 'paysage') de par le type de bordure et la mosaïque de cultures influent sur la prédation (Booman *et al.* 2009), tout comme le degré de complexité du paysage affecte la prédation, les taux de prédation semblent augmenter avec la complexité du

paysage selon l'hypothèse que des milieux ouverts herbacés pourraient être des éléments de soutien aux espèces phytophages (Menalled *et al.* 2000).

Les études de prédation étaient relativement peu nombreuses quand ce travail de thèse a débuté (Figure 6). Elles étaient d'une part limitées en termes de localisation géographique et de contexte agronomique d'une part et menées sur un nombre très limité d'espèces adventices d'autre part. Aucune étude locale n'avait été réalisée. Ainsi, malgré la quantité non négligeable d'études relatives à la prédation, la complexité du système étudié ne laisse comprendre qu'une petite partie de son fonctionnement, notamment dans notre contexte local.

I.3.2 Approche fonctionnelle de la relation trophique

Dans l'étude d'un processus écologique, il est primordial de considérer le réseau global dans lequel les composantes de ce processus évoluent. Cette approche permet de considérer toute la diversité des communautés actrices du processus tout en le considérant à une échelle plus générale. Par exemple, dans le cas de la prédation des adventices (=processus écologique), prendre en compte les variabilités fonctionnelles des communautés carabiques et adventices pourraient permettre d'améliorer la compréhension du système. En effet, on a notamment mis en évidence une réponse fonctionnelle des carabiques à différents facteurs tels que la composition du paysage (Vandewalle *et al.* 2010) ou les perturbations de leurs habitats (Ribera *et al.* 2001) ; de nombreuses études montrent aussi le même type de réponse fonctionnelles pour les adventices (Fried *et al.* 2009, 2010; Borgy 2012). Ainsi, les deux communautés renferment une grande diversité de traits susceptibles d'affecter la relation trophique.

Utiliser des traits afin de classer les adventices en fonction des caractéristiques de la prédation a été étudié seulement par trois études. Ces études ont utilisé des caractéristiques des graines tels que le poids, la taille ou la composition, connues pour être décisives dans les choix des prédateurs (Symondson *et al.* 2002). L'étude de terrain testant le lien prédation-composition protéique et lipidique des graines n'a pas mis en évidence de relation significative (Alignier *et al.* 2008) tandis que les tests en laboratoire effectués sur 28 espèces adventices et 30 espèces carabiques ont corroboré la relation écologique générale de lien taille de prédateur-taille de graines (Honek *et al.* 2007 ; Sydmonson *et al.* 2002). Ce même lien de taille détermine ainsi la spécificité relative des prédateurs de graines pour les graines adventices. En effet, la plupart des semences de culture sont trop grosses pour être consommées (Menalled *et al.* 2001). Au sein de

la communauté carabique, des guildes trophiques sont considérées (comme développé précédemment). L'unique information se rapportant plus à l'étude d'un système trophique est l'étude à large échelle menée en 2012 par Brooks. Elle étudie les corrélations entre des groupes fonctionnels d'adventices et groupes fonctionnels de Carabidæ. Pour les Carabidae, la taille a été prise en compte, associée à la période de reproduction traduisant de leur principale période d'activité et à la guildes trophique correspondant aux groupes fonctionnels reposant sur les régimes alimentaires des prédateurs, non pas en termes d'importance de spectre de proie, mais de nature de proies (carnivores, omnivores ou granivores). Pour les adventices, les auteurs ont considéré la phénologie (période de grenaison) et la taille des graines. Malheureusement, cette étude ne comprend pas de mesure directe de prédation.

Pour autant, on ne peut exclure d'autres déterminants susceptibles d'être importants dans la relation trophique Carabidae-adventices et à ce jour encore non étudiés (dureté des téguments de la graine, composés volatiles olfactifs ...).

I.4. Quel impact de la prédation sur les adventices ?

Après avoir identifié les acteurs, leurs caractéristiques et leurs corrélations, l'interrogation suivante concerne les conséquences de cette prédation. Il y a-t-il ou non un impact conséquent sur les communautés adventices, et si oui de quel ordre est-il ?

Les études portant sur l'impact de la prédation des graines sur le devenir des communautés adventices sont très peu nombreuses. En effet, jusqu'alors seulement 8 ont été publiées, dont 6 ayant recours à la modélisation afin de statuer sur les pertes en graines ou la baisse de densité des plantes adultes.

La première étude est un modèle complet de Firbank et Watkinson, publié en 1986. Il prédit notamment l'évolution de la densité de plantes adultes d'*Agrostemma githago* dans du blé de printemps sur 15 ans, en identifiant deux taux de pertes en graines : au-delà de 50% de graines en moins, une réduction de la croissance de la population est observée et au-delà de 90%, la population commence à baisser. En 1995, Jordan *et al.* modélisent les dynamiques d'*Abutilon theophrasti* et *Setaria viridis* et l'analyse de sensibilité du modèle identifie la phase de pertes de graines comme une étape clef dans la régulation de la population. Dans cette même optique, Westerman et ses collaborateurs tentent dans un premier temps de quantifier les pertes annuelles en graines dues à la prédation, à partir des mesures ponctuelles de terrain. Ainsi, une étude en céréales portant sur *Stellaria media*, *Chenopodium album* et *Avena fatua* indique des taux de prédation annuels de l'ordre de 32% à 70% pour des graines disponibles de la pluie de graine à la récolte (Westerman *et al.* 2003). Une seconde modélisation, prenant en compte la disponibilité en graines et leur enfouissement grâce à des expérimentations de terrain indique une prédation de l'ordre de 70% (Westerman *et al.* 2006). En 2005, Westerman améliore le modèle introduit en 2003 en étudiant une densité de plantes en sortie pour *Abutilon theophrasti*. Les scénarii de réduction de la densité au champ considèrent des taux de prédation supérieurs à 40%, variables en fonction de la rotation considérée. Récemment, Davis *et al.* 2011, se basent sur le modèle de Westerman *et al.* 2003 afin de comparer différentes formulations et ensuite de simuler des taux de prédation annuels pour la littérature publiée pouvant s'y prêter (10 articles). Cette analyse portant sur 5 pays, 10 espèces adventices pour 9 cultures montre que les taux de prédation suivent une distribution normale avec $\mu = 0,52$ et $\sigma^2 = 0,05$ (Davis *et al.* 2011).

Ces différentes modélisations montrent qu'un impact sur la densité des plantes adultes ne serait ressentie par la communauté qu'au-delà de très forts taux, taux néanmoins accessibles dans certains cas. Cependant, certaines formulations et certains paramétrages de modèles peuvent être discutables et ne peuvent traduire que partiellement la véracité des conséquences de la prédation.

D'autres informations plus expérimentales sont apportées par une étude de Brust en 1994 dans laquelle quatre espèces adventices (deux monocotylédones et deux dicotylédones) furent semées puis exposées à des prédateurs invertébrés afin de comparer les effets de la prédation et des résidus de culture sur la densité de plantes adultes. Cette densité fut affectée de la même manière par la prédation et par les résidus et il semblerait qu'un seuil de prédation soit requis afin d'observer un quelconque impact car à une densité de prédateurs réduite de moitié, aucune baisse de densité n'a été observée.

L'étude la plus complète a été menée en 2007 par White et ses collaborateurs, sur *Setaria faberi*, *Abutilon theophrasti*, et *Amaranthus retroflexus*, avec un dispositif combiné de serre et de plein champ. En effet, la première expérimentation porte sur l'effet des prédateurs carabiques sur les émergences et enregistrent des baisses très faibles de l'ordre de 10%. Une diminution encore moins importante fut observée pour la même expérience au champ.

I.5. Problématiques de la thèse

Cette introduction a mis en relief l'importance potentielle du processus de prédation des graines d'adventices dans les parcelles cultivées en termes de régulation biologique mais aussi les nombreuses zones d'ombre qui subsistent sur la compréhension de ce processus. Cette revue de littérature a fait l'objet de deux publications :

- **Article 1** : *La prédation des graines d'adventices par les Carabidæ*. **Aline Boursault** et Sandrine Petit. Publié dans l'ouvrage « La lutte biologique, vers de nouveaux équilibres écologiques » de Lydie Suty aux Editions Quae-Educagri en 2010.
- **Article 2**: *Weeds in agricultural landscapes. A review*. Sandrine Petit, **Aline Boursault**, Mélanie Le Guilloux, Nicolas Munier-Jolain et Xavier Reboud. Publié dans *Agronomy for Sustainable Development* en 2010.

La présentation détaillée des méthodes utilisée sera présentée dans la partie II du manuscrit.

L'étude de la problématique s'organise ensuite en trois parties principales :

- (i) Le premier objectif est une caractérisation de cette relation trophique dans le contexte géographique local et dans une culture très dominante, le blé d'hiver. Ainsi, l'état des connaissances ne fournissant, au moment du début de la thèse, que peu d'informations sur les questionnements fondamentaux relatifs à une interaction trophique, il était primordial de caractériser l'intensité de la prédation, sa variabilité spatio-temporelles et les composantes en jeu dans notre contexte local. Nous avons donc dans un premier temps mené une **approche descriptive** de la prédation à travers une **expérimentation au champ** durant la période d'activité des prédateurs afin de **quantifier les taux de prédation** in situ, de **mesurer leurs variabilités spatio-temporelles** (mesures intra et inter champ pendant 5 mois), et **d'identifier les choix d'espèces adventices** des prédateurs.

Ces résultats sont présentés dans la partie III de ce manuscrit et comprend une publication :

- **Article 3**: *Spatio-temporal variations of weed seed predation by carabid beetles in winter wheat*. **Aline Boursault** et Sandrine Petit. Ressoumis après modifications à *Weed Research* en septembre 2012.

- (ii) Le second objectif qui a rapidement émergé a été de comprendre la relation trophique entre les deux communautés adventices et Carabidæ. Nous avons donc opté pour une **approche fonctionnelle** afin d'analyser les relations entre les différentes composantes de la prédation notamment en détaillant les **profils de prédation des principaux prédateurs** via des *tests de cafétéria* en laboratoire, puis, en se basant sur ces profils pour **mettre en relation la prédation, les activités densité de prédateurs et les quantités de graines disponibles** mesurées sur le terrain.

Ces questions sont l'objet de la partie IV du manuscrit qui comprend deux publications :

- **Article 4:** *Can laboratory measures of carabid diet help to improve the prediction of weed seed predation in arable fields?.* **Aline Boursault**, David Bohan, Aude Trichard et Sandrine Petit. En préparation pour *Agriculture, Ecosystems & Environment*
- **Article 5:** *Considering seed availability improves the predator-predation relationship in weed seed predation by carabid beetles.* **Aline Boursault**, David Bohan, Hugues Busset, et Sandrine Petit. En préparation. Journal à déterminer.

- (iii) Enfin, la question du potentiel de régulation des adventices par la prédation a été une question qui est demeurée sous-jacente à l'ensemble de ces travaux. Trois approches ont été envisagées pour traiter cette question et seront présentées dans la partie V du manuscrit.

La première a consisté à estimer le **potentiel de régulation biologique** de la prédation à travers une **simulation des taux de prédation annuels** à partir des taux ponctuels mesurés sur le terrain. Les résultats sont exposés dans l'**Article 3**.

La seconde a consisté en une mise en place d'une **expérimentation terrain** visant à **mesurer l'impact sur les émergences**. Cette expérimentation n'a hélas pas pu apporter de résultats car le dispositif n'a pas résisté à des conditions climatiques très difficiles.

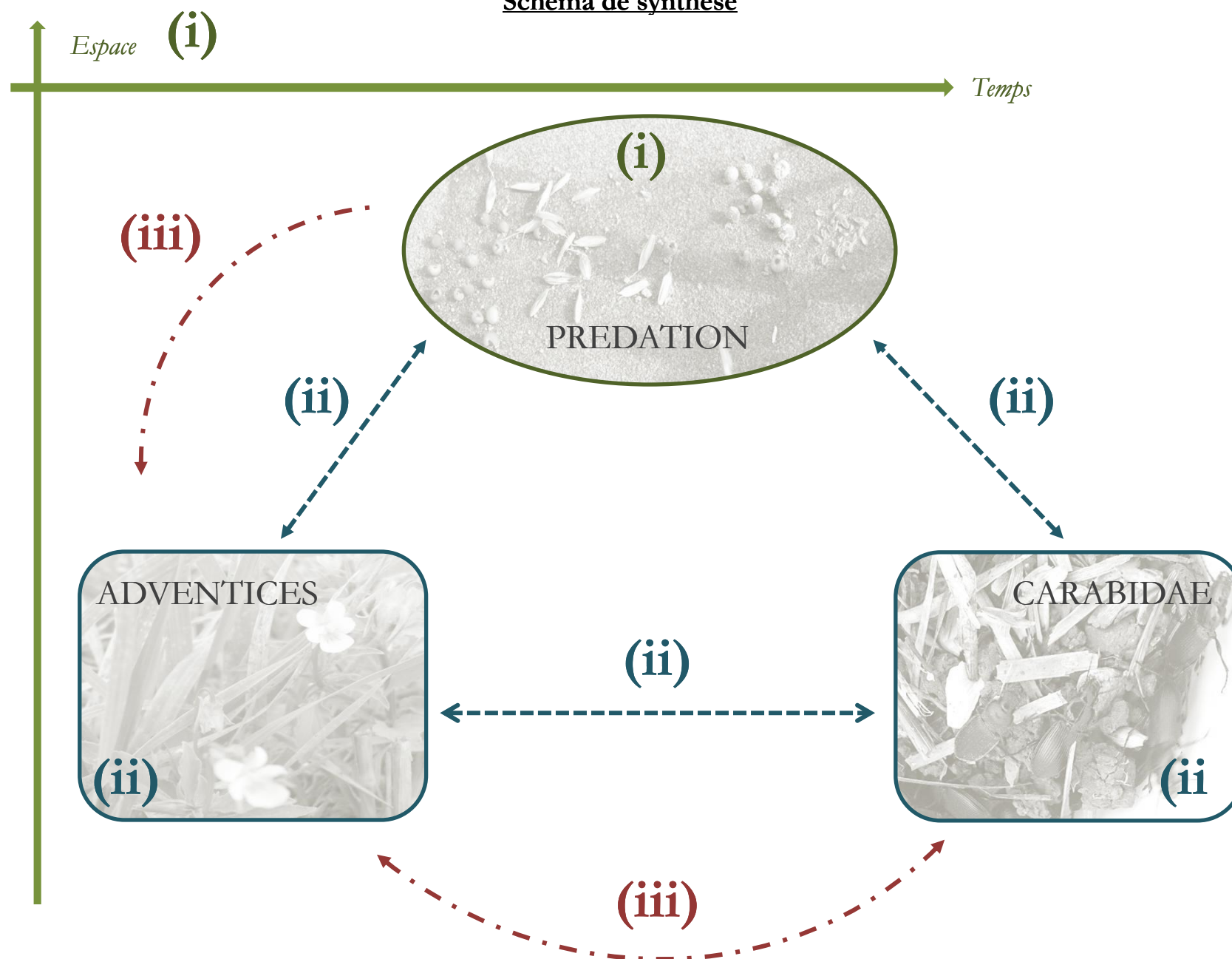
Finalement, par le biais d'une collaboration avec le BBSRC, cette question a pu être traitée par une analyse statistique d'un jeu de données à l'échelle nationale rapportant les activités densité de Carabidae et l'évolution de la banque de graines d'adventices.

Cette partie a donné lieu à une publication :

- **Article 6:** *National scale regulation of weed seed bank by carabid beetles.* David Bohan, **Aline Boursault**, Dave Brooks et Sandrine Petit. Publié dans *Journal of Applied Ecology* en 2011.

La problématique globale peut être présentée sous forme de ce schéma de synthèse:

Schéma de synthèse



Références

- Alignier A, Meiss H, Petit S, Reboud X. **2008**. Variation of post-dispersal weed seed predation according to weed species, space and time. *Journal of Plant Diseases And Protection*, 221-226
- Alba-Lynn C.; Henk S. **2010**. Potential for ants and vertebrate predators to shape seed-dispersal dynamics of the invasive thistles *Cirsium arvense* and *Carduus nutans* in their introduced range (North America) , *Plant Ecology*, 210, 291-301
- Altieri M.A. .**1999**. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.*,74, 19-31.
- Backman, JPC; Tiainen, J. **2002**. Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebees (Hymenoptera : *Bombus* and *Psithyrus*) , *Agriculture Ecosystems & Environment*, 89, 53-68
- Bailly, R. (1980) Guide pratique de defense des cultures, Le Caroussel, ACTA, edn.
- Balvanera, P. et al. **2006**. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services, *Ecology Letters*, 9, 1146–1156.
- Baraibar, B.; Westerman, P. R. & Recasens, J. **2009**. Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators *Journal Of Applied Ecology*, 46, 380-387
- Baraibar, B.; Ledesma, R.; Royo-Esnal, A. et al. 2011. Assessing yield losses caused by the harvester ant *Messor barbarus* (L.) in winter cereals , *Crop Protection*, 30, 1144-1148
- Baraibar, B.; Daedlow, D.; De Mol, F.; et al. **2012**. Density dependence of weed seed predation by invertebrates and vertebrates in winter wheat , *Weed Research*, 52, 79-87
- Bascompte J. **2010**. Structure and Dynamics of Ecological Networks, *Science*, 329, 765-766
- Baudry, J., Burel, F., Aviron, S., Martin, M., Ouin, A., Pain, G. **2003**. Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? *Landscape Ecol.*, 18, 303–314.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. **2003**. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.*, 18, 182–188.
- Benton T.G. **2007**. Managing farming's footprint on biodiversity. *Science*, 315, 341-342.
- Bianchi, F. J. J. A. Booij, C. J. H.; Tscharrntke, T. **2006**. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control . *Proceedings of The Royal Society Biological Sciences*,273, 1715-1727
- Blaney, C. & Kotanen, P. **2001**. Post-dispersal losses to seed predators: an experimental comparison of native and exotic old field plants, *Canadian Journal Of Botany*, 79, 284-292

- Bohan, D. A.; Hawes, C.; Haughton, A. J.; et al. **2007**. Statistical models to evaluate invertebrate plant trophic interactions in arable systems , *Bulletin of Entomological Research*, 97, 265 – 280
- Booman, G. C.; Laterra, P.; Comparatore, V. & Murillo, N. **2009**. Post-dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 129, 277-285
- Bournerias M., **1969**. Plantes adventices. *Encyclopedia universalis*, 259-260
- Borgy B. **2012**. Dynamique et assemblage des communautés adventices : Approche par modélisation statistique. Thèse de doctorat. Université de Bourgogne.
- 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
- Brust, G. E. & House, G. J. **1988**. Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input Soybean agroecosystems. *American Journal of Alternative Agriculture*, 3, 19-25
- Brust, G. E. 1994. Seed-Predators Reduce Broadleaf Weed Growth And Competitive Ability *Agriculture Ecosystems & Environment*, 48, 27-34
- Bunker, D.E., DeClerck, F., Bradford, J.C., Colwell, R.K., Perfecto, I., Phillips, O.L. et al. **2005**. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, 310, 1029-1031.
- Cardina, J.; Norquay, H. M.; Stinner, B. R. & McCartney, D. A. **1996**. Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds *Weed Science*, 44, 534-539
- Carmona, D. M.; Menalled, F. D. & Landis, D. A. 1999. *Gryllus pennsylvanicus* (Orthoptera : Gryllidae): Laboratory weed seed predation and within field activity-density, *Journal Of Economic Entomology*, 92, 825-829
- Carroll, C. R. & Risch, S. J 1984. The dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant, *Solenopsis geminata*. *Oecologia*, 61, 388-392
- Chaplin-Kramer R., O'Rourke M.E., Blitzer E.J., Kremen C. **2010**. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity, *Ecology Letters* 14, 922-932
- Charrier, S; Petit, S; Burel, F. **1997**. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: A radio-tracing study , *Agriculture Ecosystems & Environment* , 61, 133-144
- Chauhan B., Migo T, Westerman P.R. & Johnson D.E. **2010**. Post-dispersal predation of weed seeds in rice fields. *Weed Research* 50, 553–560.
- Chauvel B., J.P. Guillemain, N. Colbach, J. Gasquez. **2001**. Evaluation of cropping systems for

- management of herbicide-resistant populations of blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Crop Prot.*, 20, 127-137.
- Chikowo R., Faloya V., Petit S., Munier-Jolain N. **2009**. Integrated Weed Management systems allow reduced reliance on herbicides and long term weed control, *Agr. Ecosyst. Environ.* 132, 237–242
- 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
- Coulon J. Marchal P., Pupier R., Allemand R., Genest L-C., Clary J. **2000**. Coléoptères de Rhône Alpes. Carabiques et Cicindèles. Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. Société linéenne de Lyon.
- Crawley, M. J. **2000**. Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*.
- Crocker W. **1938**. Life span of seeds. *The Botanical Review*, 4, 5, 235-274
- Cromar, H. E.; Murphy, S. D. & Swanton, C. J. **1999**. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds *Weed Science*, 47, 184-194
- Dajoz R. **2002**. Les coléoptères carabidés et ténebrionidés: écologie et biologie. Tec et Doc. Editions Lavoisier.
- Dauer, J. T., Luschei, E. C.; Mortensen, D. **2009**. A Effects of landscape composition on spread of an herbicide-resistant weed. , *Landscape Ecology* ,24, 735-747
- Davis A.D & Raghu S. **2010**. Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation *Weed Research* **50**, 402-412
- Davis As, Deadlow D, Schutte Bj, Westerman PR **2011**. Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates, *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 682-690
- Dessaint, F; Chadoeuf, R; Barralis, G. **1997**. Nine years' soil seed bank and weed vegetation relationships in an arable field without weed control , *Journal Of Applied Ecology*, 34, 123-130
- Diekotter 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*
- Donelson S.L. 2011. Carabid (Coleoptera: Carabidae) ecology in agroecosystems of the southern

- great plains. Phd thesis. Cameron University , Lawton, Oklahoma
- Doré T. Makowski D., Malézieux E., Munier-Jolain N., Tchamitchian M., Tittone P., **2011**. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge, *European Journal of Agronomy*, **34**, 197-210
- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F., 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
- Firbank, L. G. & Watkinson, A. R. **1986**. Modelling the population dynamics of an arable weed and its effects upon crop yield. *Journal of Applied Ecology*, **1986**, **23**, 147-159
- Fischer C., Thies C. , Tschardt T. **2011**. Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **13**, 297–303
- Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Trautman Richers B., Lin B.B., Simpson N., Mayfield M.M., DeClerck F. **2009**. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa ,*Ecology Letters*, **12**, 22–33
- Flohre, A; Fischer, C; Aavik, T ; Bengtsson, J; Berendse, F; Bommarco, R; Ceryngier, P; Clement, LW; Dennis, C; Eggers, S; Emmerson, M; Geiger, F; Guerrero, I; Hawro, V; Inchausti, P; Liira, J; Morales, MB; Onate, JJ; Part, T; Weisser, WW; Winqvist, C; Thies, C; Tschardt, T. 2011. Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological applications*, **21**, 1772-1781
- Forbes, S. A. **1883**. The food-relations of the Carabidae and Coccinellidae. Illinois State *Laboratory Natural History Bulletin*, **1**, 33-64.
- Foley J.A., R. DeFries, G.P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S.R. Carpenter, F.S. Chapin, M.T. Coe, G.C. Daily, H.K. Gibbs, J.H. Helkowski, T. Holloway, E.A. Howard, C.J. Kucharik, C. Monfreda, J.A. Patz, I.C. Prentice, N. Ramankutty, P.K. Snyder.. **2005**. Global Consequences of Land Use. ,*Science*, **309**, 570-574
- Francis, C; Lieblein, G; Gliessman, S; 2003. Agroecology: The ecology of food systems. *Journal Of Sustainable Agriculture*, **22**, 99-118
- Fraval A., Silvy C. **1999**. La lutte biologique (II). *Dossiers de l'Environnement de l'INRA*, **19**, 274
- 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. **2010**. Spatial and temporal variation of weed communities of annual crops in France. *Acta Botanica Gallica*, **157**, 183-192.

- Gabriel D, Thies C, Tscharntke T. **2005**. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 7, 85–93.
- Gaëtan du Chatenet. **2005**. Coléoptères d'Europe. Carabes, Carabiques et Dytiques. Volume 1 : Adephaga. NAP Editions
- Gaines, H. R. & Gratton, C. 2010. Seed predation increases with ground beetle diversity in a Wisconsin (USA) potato agroecosystem, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137, 329 – 336
- Gallandt, E. R. **2005**. Experimental substrate affects rate of seed removal in assays of invertebrate seed predation, *Weed Technology*, 19, 481-485
- Gibot-Leclerc, S.; Brault, M.; Salle, G. **2003**. L'orobanche rameuse: la menace s'aggrave pour le colza, le chanvre et le tabac, *Phytoma*, 561, 9-12
- Gibson, RH; Nelson, IL; Hopkins, GW; et al. **2006**. Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study, *Journal of Applied Ecology*, 43, 246-257
- Gliessman, S.R., **2001**. Agroecology: Ecological Processes in Sustainable Agriculture. Lewis Publisher, Boca Raton, FL (USA).
- Green R.E., S.J. Cornell, J.P.W. Scharlemann, A. Balmford. **2005** Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307, 550-555.
- Hagley, E. A. C.; Holliday, N. J. & Barber, D. R. **1982**. Laboratory studies of the food preferences of some orchard carabids (Coleoptera: Carabidae). *Canadian Entomologist*, 114, 431-437
- Harrington R, Anton C, Dawson T.P, de Bello F, Feld C.K, Haslett J.R, Kluva'nkova-Oravska' T., Kontogianni A., Lavorel S., Luck G.W, Rounsevell M.D.A, Samways M.J., Settele J., Skourtos M., Spangenberg J.H., Vandewalle M., Zobel M. Harrison P.A. 2010. Ecosystem services and biodiversity conservation: concepts and a glossary nature. *Science*, 307, 550-555.
- Harrison, S. K. & Regnier, E. E. **2003**. Postdispersal predation of giant ragweed (*Ambrosia*

- trifida*) seed in no-tillage corn *Weed Science*, 51, 955-964
- Hawes, C; Haughton, AJ; Osborne, JL; et al. **2003**. Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops , *Philosophical Transactions Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences*, 358,1899-1913
- Heggenstaller A.H, Menalled F.D, Liebman M., Westerman P.R, **2006** Seasonal patterns in post dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *Journal of Applied Ecology* 43, 999-1010
- Holland J. M. **2002**. The agroecology of carabid beetles. Intercept Limited
- 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.; 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
- Holmes, R. J. & Froud-Williams, R. J. **2005**. Post-dispersal weed seed predation by avian and non--avian predators, *Agriculture Ecosystems & Environment*, 105, 23-27
- Honek, A.; Martinkova, Z. & Jarosik, V. **2003**. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal Of Entomology*, 100, 531-544
- Honek, A.; Martinkova, Z. & Saska, P. **2005**. Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed, *Journal Of Ecology*, 93, 345-352
- Honek, A.; Saska, P. & Martinkova, Z. **2006**. Seasonal variation in seed predation by adult carabid Beetles, *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, , 118, 157-162
- Honek, A.; Martinkova, Z.; Saska, P. & Pekar, S. **2007**. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic And Applied Ecology*, 8, 343-353
- Honek, A.; Martinkova, Z.; Saska, P. & Koprdoval, S. **2009**. Role of post-dispersal seed and seedling predation in establishment of dandelion (*Taraxacum agg.*) plants *Agriculture Ecosystems & Environment*, 134, 126-135

- Honek, A.; Martinkova, Z. & Saska, P. **2011**. Effect of size, taxonomic affiliation and geographic origin of dandelion (*Taraxacum agg.*) seeds on predation by ground beetles (Carabidae, Coleoptera), *Basic and Applied Ecology*, 2011, 12, 89 - 96
- Hulme P. **1994**. Seedling herbivory in grassland - relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82, 873-880
- Hulme, P. E.; Kollmann, J. 2005. Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*, CABI Publishing; Wallingford; UK
- Hurka, K. & Duchac, V. **1980**. Larvae and the breeding type of the central European species of the subgenera *Bradytus* and *Pseudobradytus* (Coleoptera, Carabidae, *Amara*). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, 44, 166-182
- Ichihara, M.; Maruyama, K.; Yamashita, M.; Sawada, H.; Inagaki, H.; Ishida, Y. & Asai, M. **2011**. Quantifying the ecosystem service of non-native weed seed predation provided by invertebrates and vertebrates in upland wheat fields converted from paddy fields *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 140, 191 - 198
- Ichihara M., Inagaki H., Matsuno K., Saiki C., Yamashita M., Sawada H. **2012**. Postdispersal seed predation by *Teleogryllus emma* (Orthoptera: Gryllidae) reduces the seedling emergence of a non-native grass weed, Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*) *Weed Biology and Management* 12, 131–135
- Inouye, R. S.; Byers, G. S. & Brown, J. H. **1980**. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*, 61, 1344-1351
- Isaacs, R.; Tuell, J.; Fiedler, A.; Gardiner, M.; Landis, D. **2009**. Maximizing arthropod-mediated Ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants, *Front Ecol Environ*, 7, 196–203
- Jacob, H. A.; Minkey, D. M.; Gallagher, R. S. & Borger, C. P. **2006**. Variation in postdispersal

- weed seed predation in a crop field, *Weed Science*, 54, 148-155
- Janzen.D.H. **1971**. Seed Predation by Animals, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465-492
- Jauzein, P. **2001** Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 21, 43-64.
- Jeanneret P. Schüpbach B., Luka H. **2003**. Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98, 311-320
- Jordan, N.; Mortensen, D. A.; Preznlow, D. M. & Cox, K. C. **1995**. Simulation Analysis Of Crop Rotation Effects On Weed Seedbanks *American Journal Of Botany*, 82, 390-398
- Karp D.S., Rominger A.J., Zook J., Ranganathan J., Ehrlich P.R., Daily G.C. **2012**. Intensive agriculture erodes b-diversity at large scales, *Ecology Letters*, 15, 963-970
- Kerley, Gih; Erasmus, T. **1991**. Chemical Attributes Of Seeds Of Some Economically Important Karoo Plants, *South African Journal Of Wildlife Research*, 21, 19-22
- Kibblewhite, M. G.; Ritz, K.; Swift, M. J. **2008**. Soil health in agricultural systems, *Philosophical Transactions Of The Royal Society B-Biological Sciences*, 363, 685-701
- King, R. A., Read, D. S., Traugott, M. **2008**. Molecular analysis of predation: a review of best practice for DNA-based approaches, *Molecular Ecology*, 17, 4, 947-963
- Kjellsson, G. **1985**. Seed Fate In A Population Of *Carex-Pilulifera* L. 2. Seed Predation And Its Consequences For Dispersal And Seed Bank *Oecologia*, 67, 424-429
- Klimes, P. & Saska, P. **2010**. Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in *Amara* (Coleoptera: Carabidae), *Journal Of Applied Entomology*, 134, 659-666
- Kollmann, J. & Bassin, S. **2001**. Effects of management on seed predation in wildflower strips in northern Switzerland, *Agriculture Ecosystems & Environment*, 83, 285-296
- Kromp, B. **1999**. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74, 187-228
- Lal R. **2007**. Carbon Management in Agricultural Soils. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 12, 303-322.

- Lamarque P., Quetier F, Lavorel S. **2011**. The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management. *Comptes Rendus Biologies*, 334 ,441–449
- Lovei G.L. et Sunderland K.D. 1996. Ecology And Behavior Of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae), *Annu Rev. Entomol.* 19, 231-56
- Luff, M. L. **1987**. Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology Reviews* ,2, 237-278.
- Lundgren J.G.; Shaw, J.T.; Zaborski E. R.; et al. **2006**. The influence of organic transition systems on beneficial ground-dwelling arthropods and predation of insects and weed seeds , *Renewable Agriculture And Food Systems* , 21, 227-
- MacFadyen S, Gibson R, Plaszek A, Morris R, Planque R, Symondson W.O.C, Memmot J. **2009**. Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters*, 12, 229-238.
- Majerus M, Strawson V., Roy H. **2006**. The potential impacts of the arrival of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), in Britain. *Ecological Entomology* 31, 207–215
- Martinkova, Z.; Saska, P. & Honek, A. **2006**. Consumption of fresh and buried seed by ground beetles (Coleoptera : Carabidae) ,*European Journal Of Entomology*, 103, 361-364
- Matalin A. **2007** Typology of life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Western Palaearctic. *Entomological Review* ,87, 947-972
- Mauchline AL, Watson SJ, Brown VK, Froud-Williams RJ .**2005**. Post-dispersal seed predation of non target weeds in arable crops. *Weed Research* ,45, 157-164
- McFadyen R. **1998**. Biological control of weeds. *Annu. Rev. Entomol.* ,43, 369–93
- McNeely, J.A., Scherr, S.J., **2003**. Ecoagriculture, Strategies to Feed the World and Save Wild Biodiversity. Island Press, Washington, DC (USA).
- Mantle, P. G. & Shaw, S. **1977**. Case-study of etiology of ergot disease of cereals and grasses. *Plant Pathology*, 26, 121-126.
- Marino, P. C.; Westerman, P. R.; Pinkert, C. & van der Werf, W. 2005. Influence of seed density and aggregation on post-dispersal weed seed predation in cereal fields, *Agriculture Ecosystems &*

Environment, 106, 17-25

Maris V. **2010**. Philosophie de la biodiversité. Petite éthique pour une nature en peril. Editions Buchet Chastel Ecologie.

Matson P.A., W.J. Parton, A.G. Power, M.J. Swift. **1997**. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* , 277, 504- 509

Meiss H, Lagadec L.L, Munier-Jolain N, ,Wardhardt R, Petit S. **2010**. Weed seed predation Increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 138, 10-16.

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, *Agriculture Ecosystems & Environment*, 77, 193-202

Menalled, F. D.; Lee, J. C. & Landis, D. A. **2001**. Herbaceous filter strips in agroecosystems: Implications for ground beetle (Coleoptera : Carabidae) conservation and invertebrate weed seed predation. *Great Lakes Entomologist*, 34, 77-91

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 & Environment*, 118, 49-54

Moore, L. R. **1978**. Seed predation in the legume *Crotalaria*. *Oecologia*, 34, 185-223

Millennium Ecosystem Assessment, **2005**. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.

Navntoft S, Wratten SD, Kristensen K, Esbjerg P .**2009**. Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biological Control*, 49, 11-16

Neave, M. J.; Huwer, R. K.. **2003**. Post-dispersal seed predation of three major pasture weeds in southern Australia. , *Plant Protection Quarterly*, 18, 102-106

Neser, S. & Kluge, R. L. **1985**. A seed-feeding insect showing promise in the control of a woody, invasive plant: the weevil *Erytanna consputa* on *Hakea sericea* (Proteaceae) in South Africa. *Proceedings of the VI International Symposium on Biological Control of Weeds. In Agriculture Canada*, 805-809

Noordhuis, R; Thomas, SR; 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
- Pearson, D. E. & Callaway, R. M. **2008**. Weed-biocontrol insects reduce native-plant recruitment through second-order apparent competition. *Ecological Applications*, 18, 1489-1500
- Pearson D.E, Callaway .R ,M Maron J.L. **2011**. Biotic resistance via granivory: establishment by invasive, naturalized, and native asters reflects generalist preference, *Ecology*, 92, 1748-1757
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarres, J.F., **2010**. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330, 1496–1501.
- Petit, S., Alignier, A., Colbach, N., Joannon, A., Thenail, C. **2012**. Weed dispersal by farming activities across spatial scales. *Agronomy for Sustainable Development*
- Pimentel, D.; Stachow, U.; Takacs, D. A. **1992**. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *BioScience*, 42, 254-362
- Pingali P. 2007. Agricultural growth and economic development: a view through the globalization lens, *Agricultural Economics*, 37, 1, 1-12
- Poggio SL, Chaneton EJ, Ghersa CM . **2010**. Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biol Conserv*, 143, 2477–2486.
- Povey, F. D.; Smith, H. & Watt, T. A. 1993. Predation Of Annual Grass Weed Seeds In Arable Field Margins, *Annals Of Applied Biology*, 122, 323-328
- Ribera, I; Doledec, S; Downie, IS; et al. **2001**. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages , *Ecology*, 82, 1112-1129
- Risch, S. J. & Carroll, C. R. 1986. Effects of seed predation by a tropical ant on competition among weeds. *Ecology*, 67, 1319-1327
- Robinson R.A., W.J. Sutherland. **2002**. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.*, 39, 157-176
- Roume A. **2011**. Quelle est la contribution des milieux semi-naturels à la diversité et à la répartition des assemblages de Carabidæ actifs et hivernants dans un paysage rural tempéré? Thèse de doctorat. Université de Toulouse.

- Sanguankeeo P.P., Leon R.G. 2011. Weed management practices determine plant and arthropod diversity and seed predation in vineyards, *Weed Research*, 51, 404–412.
- Saska P, van der Werf W, de Vries E, Westerman PR .2008. 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
- Sattler S.E, Gilliland L.U, Magallaned-Lundback M, Pollard M, DellaPennaa D. **2004**. Vitamin E Is Essential for Seed Longevity and for Preventing Lipid Peroxidation during Germination, *The Plant Cell*, 16, 1419–1432
- Shuler, R. E.; DiTommaso, A.; Losey, J. E. & Mohler, C. L. **2008**. Postdispersal weed seed predation is affected by experimental substrate. *Weed Science*, , 56, 889-895
- Sotherton, N.W. **1985** The distribution and abundance of predatory Coleoptera overwintering in field boundaries. *Annals of Applied Biology*, **106**, 17–21.
- Spehn, E.M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E. et al. **2005**. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecol. Monogr.*, 75, 37–63.
- Symondson W.O.C, Sunderland K.D, Greenstone M.H. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561-594
- Thébault E & Fontaine C. **2010**. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks, *Science*, 329, 853
- Thiele, H.U., **1977**. Carabid Beetles in Their Environments. A Study on Habitat Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour. Springer, Berlin.
- Tilman D. **1999**. Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for Sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. A.*, 96, 11, 5995-6000.
- Toft, S., and T. Bilde. **2002**. Carabid diets and food value, pp. 81-110. In J. M. Holland (ed.), *The Agroecology of Carabid Beetles*. Intercept, Andover.
- Tooley, J. A.; Froud-Williams, R. J.; Boatman, N. D. & Holland, J. M. **1999**. Laboratory studies of weed seed predation by carabid beetles ,*British Crop Protection Council*, 571-572
- Vander Wall S.B, Khun K.M., Beck M.J. **2005**. Seed removal, seed predation and secondary

- dispersal, *Ecology*, 83, 3, 801-806
- Vandewalle, M; de Bello F.; Berg, M.; et al. **2010**. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms , *Biodiversity And Conservation*, 19,2921-2947
- Van Driesche R.G., Carruthers R.I., Center T., Hoddle d, M.S. et al. **2010**. Classical biological control for the protection of natural ecosystems, *Biological Control* ,54, S2–S33
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., Lavigne, C. **2011**. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies ? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 138, 10-16.
- Wallin, H., and B. S. Ekbom. **1988**. Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereals fields: a field tracing study. *Oecologia* ,77, 39–43.
- Weibull, A. C., Ö. Östman, and A. Granqvist. **2003**. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1335–1355.
- Westerman PR, Hofman A, Vet LEM, 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, 417-42
- Westerman PR, Wes, JS, Kropff MJ, Van der Werf W .**2003**. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 40, 824-836
- Westerman, P.; Liebman, M.; Menalled, F. D.; Heggenstaller, A. H.; Hartzler, R. G. & Dixon, P. M. **2005**. Are many little hammers effective? - Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems, *Weed Science*, 53, 382-392
- Westerman P.R, Liebman M, Heggenstaller A.H, ,Forcella F. **2006**. Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation .*Weed Science* 54, 566 574.
- Westerman, P. R.; Borza, J. K.; Andjelkovic, J.; Liebman, M. & Danielson, B. **2008**. Density dependent predation of weed seeds in maize fields. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1612 1620
- Westerman, P. R.; Luijendijk, C. D.; Wevers, J. D. A.; **2011**. Weed seed predation in a

- phenologically late crop, *Weed Research* , 51,157-164
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., **2009**. Agroecology as a science, a movement and a practice. *A review. Agron. Sustain. Dev.* 29, 503–515
- White, S. S.; Renner, K. A.; Menalled, F. D. & Landis, D. A. **2007**. Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence *Weed Science*, 55, 606-612
- Williams, C. L.; Liebman, M.; Westerman, P. R.; Borza, J.; Sundberg, D. & Danielson, B. 2009. Over-winter predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* seeds in arable land *Weed Research*, 49, 439-447
- Wilson J.D., A.J. Morris, B.E. Arroyo, S.C. Clark, R.B. Bradbury. **1999**. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 75, 13-30.
- Wissinger, S. A. **1997**. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: A template for biological control in annual crop systems, *Biological Control*, 10, 4-15
- Zavaleta, E.S. & Hulvey, K.B. **2004**. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 306, 1175–1177.

I.6 : La prédation des graines d'adventices par les carabiques

→ Article 1

Cet article de revue intitulé « La prédation des graines d'adventices par les carabiques » par **Aline BOURSAULT** et Sandrine PETIT a été publié dans la partie 3 « Lutte contre les adventices de culture » du chapitre 7 « Les plantes et la lutte biologique » du livre « La lutte biologique : vers de nouveaux équilibres écologiques », coordonné par Lydie SUTY et publié en Mars 2010 dans la collection Sciences en partage aux éditions Quae/ Educagri.

La prédation des graines d'adventices par les carabiques

Aline Boursault et Sandrine Petit, INRA UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, Dijon, France.

Quels sont les facteurs influençant la prédation ?

La prédation est au centre d'un système complexe et de nombreux points restent encore à éclaircir afin d'être en mesure d'expliquer les variations extrêmement importantes des taux de prédation. Trois grands facteurs influencent la prédation : les caractéristiques de la communauté de prédateurs, celles des graines disponibles, et différents aspects de l'environnement (figure 1).

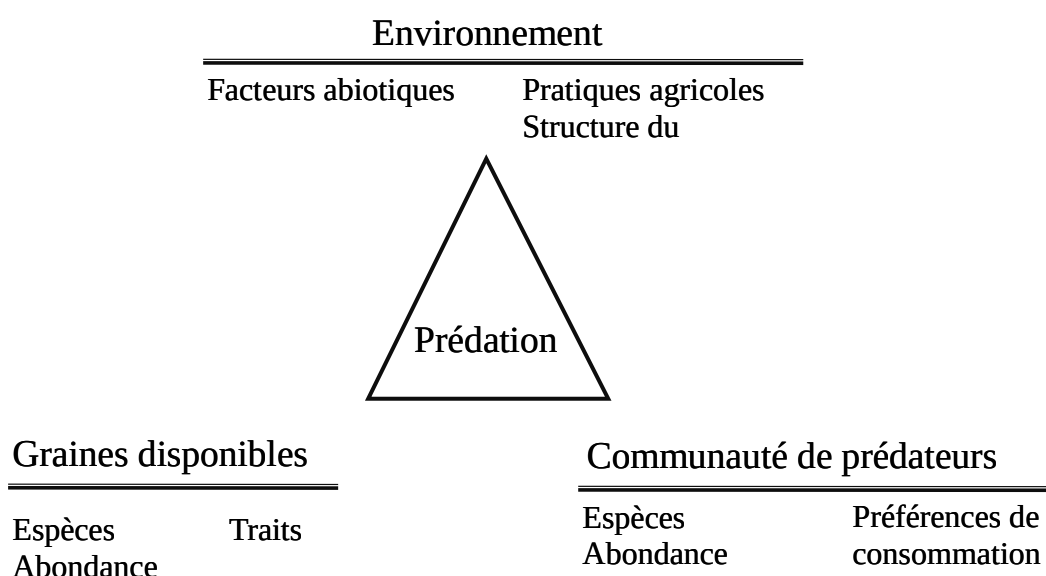


Figure 1: Schéma global du système "prédation"

Les graines peuvent être prédatées par de nombreux animaux et l'impact relatif de chaque prédateur varie principalement en fonction des conditions climatiques de chaque région. Les coléoptères carabiques semblent être globalement majoritaires dans les agrosystèmes tempérés, même si, localement, les rongeurs, les oiseaux, criquets ou les limaces peuvent aussi jouer un rôle important.

La saison d'activité des carabiques coïncide avec la période de grenaison des principales adventices (Honek et al. 2003), cependant, la nature et le nombre d'insectes présents changent au cours du temps. D'autre part, une graine n'aura pas la même attractivité en fonction de l'espèce carabique ainsi, les patrons de consommation des graines diffèrent. Il semblerait que les préférences d'une même espèce résultent principalement des caractéristiques morphologiques de l'insecte (e.g taille des mandibules) (Honek et al. 2007).

Des traits morphologiques de graines tels que l'épaisseur et la rigidité de l'enveloppe va dépendre la capacité du carabique à s'en nourrir. Les qualités nutritives de la graine comme la teneur en lipides ou en protéines, sont des points déterminants dans les stratégies d'acquisition de nourriture, mais n'ont pour l'instant pas été étudiés pour comprendre ces différences de consommation.

Tout comme pour les prédateurs, la nature et l'abondance des graines disponibles en surface sont très variables sur une saison et selon les saisons

La prédation est donc inhérente à une synchronisation entre carabique et graines dont les préférences des premiers correspondent avec les caractéristiques des secondes.

L'environnement influence la prédation à de nombreux niveaux. On peut classer ces variables environnementales en deux classes : les variables fixes, comme les facteurs abiotiques, et celles modifiables par l'homme (pratiques agricoles et structures du paysage). Les premières seront brièvement présentées dans ce paragraphe tandis que les secondes feront l'objet de discussions plus développée par la suite. Les distributions des espèces carabiques peuvent notamment s'expliquer par des habitats ayant des caractéristiques microclimatiques différentes (Holland 2002). Parmi les nombreux facteurs abiotiques en jeu, la température, l'humidité et l'intensité lumineuse semblent être les plus déterminants.

Quels facteurs pourraient être des leviers d'action sur la prédation?

Les pratiques agricoles

Les techniques de travail du sol vont doublement influencer la prédation. Elles vont d'une part faire remonter les graines à la surface rendant ainsi une partie du stock semencier du sol disponible à la prédation ; et d'autre part modifier l'habitat des carabiques. Dans un système où le travail du sol est réduit, les débris végétaux restent en surface (mulch) et apportent plus de nourriture potentielle aux prédateurs omnivores. On observe en effet globalement une communauté de carabiques plus diverse et abondante dans les systèmes limitant ou n'utilisant pas de travail du sol (Carcamo et al. 1995). Chaque espèce de carabique va néanmoins répondre de façon individuelle au travail du sol et on a identifié que certaines étaient plus abondantes dans les systèmes gérés en travail du sol conventionnel. Ces différences d'assemblage d'espèces prédatrices de graines peuvent expliquer les variations obtenues lors de mesures de taux de prédation dans différentes modalités de travail du sol. La prédation semble plus importante dans les systèmes sans travail du sol (Menalled et al. 2007) mais il n'apparaît pas de gradient décroissant de taux de prédation en fonction de l'intensité du travail.

Le type de culture va aussi directement modifier les habitats des prédateurs et leurs ressources de nourriture via les conditions microclimatiques; on observe ainsi des taux de prédation différents en fonction de ces facteurs (Gallandt et al 2005).

La récolte est peut-être la plus importante des perturbations : la structure du couvert change littéralement laissant le sol presque nu, et le déchaumage suivant de près la récolte perturbe le sol et ainsi l'habitat des carabiques et la quantité de nourriture disponible (certaines graines vont être enfouies tandis que d'autres seront peut-être remontées à la surface), ce qui bien sûr se ressentira sur les taux de prédation (Heggenstaller et al. 2006)

Toutes ces pratiques agricoles prisent individuellement influencent la prédation, mais certains effets d'interactions importants peuvent être masqués en les étudiant séparément. Trois études ont à ce jour comparé la prédation des graines d'adventices dans un système conventionnel et un système en

agriculture biologique ou faible en intrant. Les résultats montrent globalement des prédatons très faiblement supérieures dans les systèmes en agriculture biologique.

La structure du paysage

L'étude de la prédation ne peut se faire sans la prise en compte de la dimension paysagère :

- Echelle locale : Les prédateurs semblent suivre un schéma de « colonisation cyclique » : ils passeraient l'hiver dans des zones refuges, pour coloniser ensuite les champs cultivés durant leur saison d'activité, puis retourner à leur lieu d'hivernage (cf figure 2). On peut donc penser que les taux de prédation pourraient être plus importants sur l'extérieur du champ, près de ces zones refuges, plutôt qu'à l'intérieur. Cependant, la relation semble plus complexe car les résultats obtenus sont contradictoires (Tooley et al. 1999).
- Echelle paysagère : Il a été montré que le degré de complexité du paysage affecte la prédation, les taux de prédation étant plus importants dans un paysage plus complexe (champs plus petits avec plus de zones boisées et de haies) (Menalled et al. 2000). Diaz (1994) a mis en évidence que la distribution des prédateurs étaient déterminés par la structure de végétation mais aussi par le type d'utilisation de l'espace. Chaque groupe de prédateurs granivores étudié (i.e rongeurs, oiseaux et fourmis) répond à des variables environnementales différentes telles que la présence de zones refuges par exemple. Bien que cette étude n'ait pas été réalisée sur les carabiques, on peut penser que la structure du paysage les affecte similairement.

Quelles sont les conséquences de la prédation sur les communautés d'adventices ?

Des exemples de gestion de plantes invasives par des prédateurs de graines ou de changement de communauté de plantes engendrés par des taux de prédatons différents selon les espèces, ont été mis en évidence dans des milieux peu ou pas anthropisés. Néanmoins, les connaissances relatives aux agroécosystèmes restent lacunaires et il est donc difficile à l'heure actuelle de quantifier les conséquences de la prédation sur la dynamique des populations et la composition des communautés d'adventices. Cependant, on sait qu'une baisse du nombre de graines viables va entraîner un impact à de nombreux niveaux : abondance, distribution, compétition, succès reproducteur. On peut donc regrouper ces conséquences en deux groupes : celles dont dépendent la dynamique de la population et celles relatives à l'évolution de la communauté d'adventice.

On peut s'attendre à ce que la prédation, en réduisant fortement la quantité de graines disponibles à la germination entraîne un fort bouleversement. Jusqu'alors, deux études ont utilisé une démarche expérimentale afin d'évaluer l'impact de la prédation des adventices, sans distinction de l'identité des prédateurs. La première a mis en évidence une augmentation significative des émergences de 12 espèces semées dans les modalités excluant tous prédateurs, et la seconde une baisse de 15% des émergences de *Setaria faberi* dans des cultures de maïs au Michigan. D'après ces résultats, la prédation affecterait bien la dynamique des espèces adventices.

Cette vision de la prédation est espèce centrée ; cependant, l'espèce adventice est au sein d'une communauté d'espèces régie par de nombreuses lois. La prédation différentielle des carabiques va entraîner une baisse du succès reproducteur des espèces préférées, ce qui va modifier les rapports de compétition entre espèces en faveur des adventices non prédatées. Lors d'une première étude en 1988, Brust et House ont montré que la prédation change effectivement les relations de compétition entre espèces, la prédation préférentielle des dicotylédones favorisant la présence de monocotylédones dans la communauté. Par la suite, une expérimentation de laboratoire dans laquelle on compare le devenir d'une même quantité de graines en présence ou en absence de carabiques a montré une diminution de plus de 50% du rendement des dicotylédones. La prédation semble donc fortement affecter la compétition entre adventices et modifier aussi la compétition avec la culture.

Le stade graine n'est qu'une étape parmi d'autres dans le cycle de la plante pour se maintenir dans son milieu et beaucoup d'autres facteurs vont venir perturber son installation. La perte de graines prédatées est elle plus ou moins importante pour la survie de l'espèce par rapport aux autres facteurs limitants tels que la dispersion ou la production de graines ? Les études de modélisation de dynamique des populations indiquent que la survie des graines est cruciale. Néanmoins, on peut s'attendre à ce que la prédation n'ait pas les mêmes répercussions suivant, notamment, la quantité de graines produites. Celle-ci aurait un effet important jusqu'à une certaine quantité de graines pour laquelle l'offre est supérieure à la demande des prédateurs (Crawley 1992). Cette relation est contrebalancée par la limitation supérieure de l'établissement des plantes due au manque de sites favorables à l'installation.

Quelles points la recherche doit elle encore éclaircir et quelles seraient les pistes d'action pour mieux utiliser le processus de prédation ?

Nous avons pu voir au cours de cet article que tous les points abordés nécessiteraient plus de connaissances. Compte tenu des leviers d'action possibles, à savoir les pratiques agricoles et l'aménagement du paysage agricole, certains points sont à étudier en priorité :

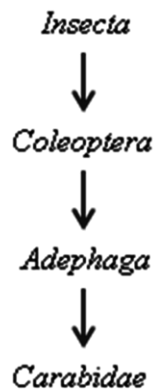
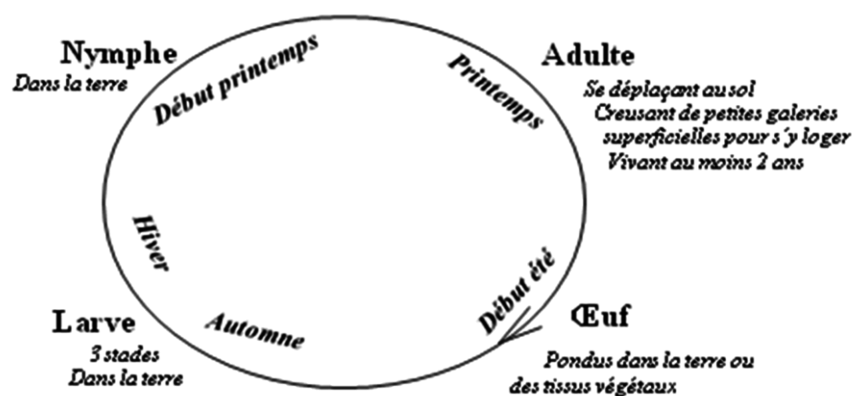
- La réponse des prédateurs à ces deux leviers : les connaissances progressent à ce niveau mais restent toujours limitantes pour comprendre avec précision quelles conditions leurs sont favorables et comment ceci affecte la prédation.
- Le comportement et la biologie des insectes prédateurs : malgré de nombreuses études s'intéressant aux Carabidae en tant qu'indicateurs biologiques de la biodiversité, les connaissances de base sur les espèces principales manquent et elles sont primordiales si l'on veut pouvoir conserver leurs habitats d'hibernation ou les conditions favorables au maintien de leurs populations. De plus, la détection des graines et les déterminants des préférences de consommation sont méconnus et mériteraient de plus amples investigations.
- L'impact de la prédation sur les communautés d'adventices est aussi primordial pour évaluer ce processus.

Le service écologique de prédation s'insère dans une vision plus globale de systèmes de cultures durables visant à élaborer des techniques diverses et complémentaires afin de gérer les adventices d'une manière non chimique. La finalité serait donc de concevoir des systèmes de culture (pratiques dans les parcelles, aménagement du parcellaire et des espèces semi-naturels hors-champ) qui favoriseraient les principaux prédateurs de graines d'adventices.

Références bibliographiques

- Brust, G. E. & House, G. J. Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean agroecosystems. *American Journal of Alternative Agriculture*, **1988**, 3, 19-25
- Carcamo, H. A.; Niemala, J. K. & Spence, J. R. Farming And Ground Beetles - Effects Of Agronomic Practice On Populations And Community Structure. *Canadian Entomologist*, **1995**, 127, 123-140
- Crawley, M. J. Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, Cabi, **1992**, 167-182
- Cromar, H. E.; Murphy, S. D. & Swanton, C. J. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds. *Weed Science*, **1999**, 47, 184-194
- Diaz, M. Granivory In Cereal Crop Landscapes Of Central Spain - Environmental Correlates Of The Foraging Impact Of Rodents, Birds, And Ants. *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology*, **1994**, 15, 739-751
- Gallandt, E. R.; Molloy, T.; Lynch, R. P. & Drummond, F. A. Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation *Weed Science*, **2005**, 53, 69-76
- Heggenstaller, A. H.; Menalled, F. D.; Liebman, M. & Westerman, P. R. Seasonal patterns in post dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *Journal Of Applied Ecology*, **2006**, 43, 999-1010
- Holland J. M The agroecology of carabid beetles. *Intercept Limited*, **2002**
- Honek, A.; Martinkova, Z. & Jarosik, V. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal Of Entomology*, **2003**, 100, 531-544
- Honek, A.; Martinkova, Z.; Saska, P. & Pekar, S. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic And Applied Ecology*, **2007**, 8, 343-353
- Hulme, P. E. & Kollmann, J. Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*, **2005**, 9-30
- Menalled, F. D.; Marino, P. C.; Renner, K. A. & Landis, D. A. Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure *Agriculture Ecosystems & Environment*, **2000**, 77, 193-202
- Menalled, F. D.; Smith, R. G.; Dauer, J. T. & Fox, T. B. Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **2007**, 118, 49-54
- Navntoft, S.; Wratten, S. D.; Kristensen, K. & Esbjerg, P. Weed seed predation in organic and conventional fields *Biological Control*, **2009**, 49, 11-16
- Tooley, J. A.; Froud-Williams, R. J.; Boatman, N. D. & Holland, J. M. Weed seed predation in arable field margins by carabid beetles (Carabidae: Coleoptera). *Aspects of Applied Biology*, **1999**, 211-21

Figure 2 : Qui sont les carabiques ?

Systématique:**Cycle de vie:**
(exemple d'une espèce à reproduction printanière)

N.B: Les Carabidae sont souvent, à tort, appelés carabes. Ce terme désigne un genre appartenant au Carabidae, le genre *Carabus*; or le terme générique adéquat pour la famille est carabique.

Difficultés expérimentales :

Plusieurs points sont à l'origine de la complexité des dispositifs expérimentaux visant la mesure de taux de prédation :

- Il est très difficile de séparer tous les facteurs et ainsi de les hiérarchiser car eux-mêmes sont en interaction (ex : précipitations et densité de couvert)
- Les prédateurs et les adventices ont des répartitions spatiales et temporelles très hétérogènes
- De par la variabilité de la prédation, les dispositifs doivent contenir de nombreuses répétitions et sont des expériences assez lourdes à mener.
- L'observation directe de l'action de prédation est très difficile (sauf peut-être recourir au film...) et ainsi la relation de cause à effet entre la graine prédatée reste toujours une corrélation mais n'est jamais directe (pièges à côté de la carte supposant que le prédateur qui est dans le piège est responsable de la prédation).
- Les études en laboratoire permettent ces distinctions mais sont très éloignées des conditions réelles et sont donc difficilement extrapolables

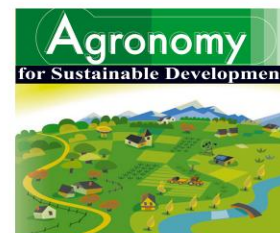
Peuvent ils aussi manger les semences de culture?

Si l'on pense à des mesures pour augmenter la prédation des graines, le risque sous-jacent pourrait être une consommation des semences de culture qui serait alors préjudiciable pour l'agriculteur. En 2001, une étude comparative a été menée entre la consommation des graines d'adventices et celle des graines de cultures par trois carabiques répandus (Menalled et al., 2001). Or, il est apparu que relativement à celle des graines d'adventices, leur consommation de graines de blé, soja ou maïs étaient très faibles. De plus, les périodes d'activité des principaux carabiques ne coïncident pas avec les périodes de semis de culture, qui sont d'ailleurs très souvent enfouis et donc très peu disponibles à la prédation.

Ainsi, la prédation des graines d'adventices ne serait pas une menace pour les semis de cultures.

I.7 : Weeds in agricultural landscapes. A review → Article 2

Cet article de revue intitulé « Weeds in agricultural landscapes. A review » par Sandrine PETIT, **Aline BOURSAULT**, Mélanie LE GUILLOUX, Nicolas MUNIER-JOLAIN et Xavier REBOUD a été publié dans *Agronomy for Sustainable Development* en Mars 2012



Review article

Weeds in agricultural landscapes*. A review

Sandrine PETIT**, Aline BOURSALT, Mélanie LE GUILLOUX, Nicolas MUNIER-JOLAIN, Xavier REBOUD

INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, 21000 Dijon, France

(Accepted 24 March 2010)

Abstract – There is currently an increasing societal and political shift towards more sustainable agricultural systems to provide both food production and ecological biodiversity levels. This shift has recently modified scientific questioning and brought up new research challenges for agro-ecological research. This is the case in particular for weed management, where issues have so far largely focused on the conflict between weeds and crop productivity. Here, we review recent findings that have led to a changing perception on weeds in agro-ecosystems and upcoming areas in terms of weed management options. Our main findings are that weeds have numerous interactions with other organisms and, in turn, some of these interactions can have direct, either negative or positive, effects on the functioning of the agro-ecosystem. Many interactions are species-specific, and therefore assessing the role of weed communities in the agro-ecosystem would benefit from further development in the functional grouping of weed species. In terms of weed management our review shows that alternative cropping systems can deliver both good levels of crop productivity and of weed management at the field level. Weeds respond to landscape attributes and there is a need to fully assess the scope for utilizing the spatio-temporal organization of cropping systems and uncultivated habitats as a tool for minimizing weed infestations. Weeds are also submitted to biological regulation through the predation of their seeds and further research is required to assess the effect of cropping systems and landscape on levels of weed natural enemies, and therefore on the potential contribution of biological regulation in the management of weeds.

ecosystem services / trophic web / biodiversity functions / integrated weed management / landscape scale / biological regulation / seed predation / sustainable agriculture

Contents

1	Introduction	1
2	The changing perception on weeds in agro-ecosystems	2
3	Sustainable management of arable weeds: emerging challenges	3
3.1	Alternative weed management at the field level	3
3.2	Weed management at the landscape level	4
3.3	Biological regulation and weed management	5
4	Conclusion	7

1. INTRODUCTION

Agriculture can be conceived as the management of terrestrial ecosystems to divert their productive capacity to serve human needs (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). As such, agro-ecosystems provide benefits for humankind, i.e.

“ecosystem services”, mostly in the form of primary production such as food, feed, timbers, fibers and other natural products. Recent research has shown that there is often a fundamental conflict between the increasing needs of agriculture and the maintenance of services other than primary production. Reliance on chemical inputs has well-known impacts on soil and groundwater quality (Arias-Estevéz et al., 2008). There is also a great deal of evidence about how agricultural changes pose a threat to biodiversity in agricultural landscapes (Petit et al., 2001), and influence species richness

* Selected article from the International Conference on Weed Biology, Dijon, France, 2009.

** Corresponding author: sapetit@dijon.inra.fr

and abundance of taxa (Benton et al., 2003; Tschamtko et al., 2005), and a consensus that pressures of agricultural intensification on biodiversity act on different spatial scales, i.e. land cover, landscape management and crop management (Firbank et al., 2008). It is also becoming obvious that the loss of some organisms has in turn consequences for agriculture, e.g. through the loss of natural enemies of crop pests or pollinators (Isaacs et al., 2009) or through the loss of microorganisms that are vital for the maintenance of soil health (Kibblewhite et al., 2008). This shows how crucial it is today to identify land management options that can provide both food production and levels of biodiversity that are sufficient to ensure the ecological functioning of the agro-ecosystem (McNeely and Scherr, 2003). Finding such options is the remit of agro-ecology (Wezel et al., 2009).

Weed diversity has declined drastically in farmed landscapes over the last decades (Andreasen et al., 1996; Sutcliffe and Kay, 2000; Hyvönen, 2007; Baessler and Klotz, 2006; Fried et al., 2009). We believe weeds are an excellent illustration for the current shift in paradigm that has resulted from the societal and political will to move towards a more sustainable agriculture. This paper describes and reviews available information on new questions of interest in relation to weeds in agro-ecosystems as a result of the move away from a solely productive agricultural objective and the emergence of the functional biodiversity concept. We also believe that there are a number of emerging challenges, in relation to the future management of arable weeds, given the 50% reduction in herbicide use expected to occur within the coming 10 years in France (Anonymous, 2008). In this paper, we review current knowledge on the role of weeds in agro-ecosystems, as well as upcoming challenges in three complementary areas that we deem the most promising for delivering sustainable weed management: integrated weed management at the field level, landscape management at different spatial scales and biological control.

2. THE CHANGING PERCEPTION ON WEEDS IN AGRO-ECOSYSTEMS

The role of biodiversity in the functioning of agro-ecosystems has been argued for many years (Altieri, 1995, 1999), but it is only recently that the concept of the functional group (cluster of genes, species or habitats) has boosted research on the relationship between biodiversity and its role in ecosystems (Hooper et al., 2002). A recent literature review reveals that little is known on the functional value of organisms in the agro-ecosystem (Moonen and Barberi, 2008) and one of the consequences is a relatively weak case for biodiversity conservation in cultivated landscapes (Jackson et al., 2007). This lack of knowledge partly results from the fact that many studies carried out in agro-ecosystems have focused on assessing the bioindicator value of organisms (in response to agricultural practices, e.g. Albrecht, 2003) rather than on their role in processes (Moonen and Barberi, 2008). Yet, the gap between the two approaches needs to be bridged as it is the effect of agricultural practices on functional diversity, and hence the

provision of services, that is of interest if we are to promote sustainable agriculture.

Weeds have numerous interactions with other organisms and some of these interactions can have direct effects on the functioning of the agro-ecosystem. Apart from the vast literature on weed-crop competition (Bastiaans et al., 2000), the best documented role of weeds results from their primary producer status, which places them at the basis of the agro-ecosystem food web. In particular, weeds are important as main food sources for animals such as pollinators that maintain rare plant species (Gibson et al., 2006), earthworms (Thompson et al., 1994), granivorous and omnivorous arthropods such as carabid beetles (Hawes et al., 2003), ants (Jacob et al., 2006), pollinators, e.g. bumblebees associated with particular weed species (Backman and Tiainen, 2002), farmland birds (Wilson et al., 1999; Gibbons et al., 2006), and mammals (Manson and Stiles, 1998).

Weeds also serve as an indirect resource for predatory species (Hawes et al., 2003). They can provide alternative food sources for organisms that play a role in pest control, e.g. omnivorous carabid beetles that also feed on aphids and slugs (Kromp, 1999). Most taxa feeding on weeds exhibit consumption preferences that are specific (Alignier et al., 2008; Thompson et al., 1994). Weeds may provide other services that may be beneficial or detrimental to a number of processes in the agro-ecosystem, but these have been less studied and quantified. Weed cover supports both primary and secondary consumers in the invertebrate community (Bohan et al., 2007) and thus supports the services provided by different guilds of invertebrates. More generally, weeds can significantly influence crop disease incidence by acting as vectors or reservoirs of plant pathogens (Wisler and Norris, 2005). They can be host plants for parasitic organisms, e.g. *Orobancha ramosa* L., which attacks winter rape fields and causes severe yield losses (Gibot-Lerclerc et al., 2003) or infectious fungi, e.g. ergot *Claviceps purpurea* (Mantle, 1977), and many viruses (Lavina et al., 1996). The seeds of weed species also have either beneficial or negative impacts on ecosystem functioning (Franke et al., 2009). Impacts can be indirect through trophic interactions, e.g. weed seeds provide food for earthworms which in turn improve soil quality, providing a habitat for seed-associated microorganisms and promoting their antifungal activity.

This review is not comprehensive but it highlights the fact that weeds have strong relations to other groups of organisms and that these interactions are usually species-specific. It means that the services provided by a weed community will strictly depend on the set of individual species and on their respective abundances within the community, or at least that these functions will depend on sets of species grouped according to the types of biotic interactions they have with other organisms. However, functional group approaches in weed communities have been scarce so far, mostly because of knowledge gaps; trophic-based approaches have been applied using published information on the (quantity/quality of) trophic links exhibited by some individual weed species, e.g. with birds, pollinators, beneficial insects and associated pests (Marshall et al., 2003; Hyvönen and Huusela-Veistola, 2008). More recently,

the identification of generic and robust links between invertebrate trophic groups and weed groups in large-scale datasets has validated trophic-based approaches (Bohan et al., 2007; Hawes et al., 2009). Functional approaches have also been developed based on eco-physiological weed traits to account for the pattern of weed productivity and weed competitive ability and thus their negative impact on crop yield (Storkey, 2006). Combining both approaches has led to the identification of weed groups allowing both biodiversity provision and crop production, i.e. species of high trophic value with a low impact on crop yield (Storkey, 2006). Yet, in the light of the large set of beneficial and detrimental 'services' listed above, it would be valuable to either compile existing information or conduct more research in order to rank individual arable weed species along a scale of provision of positive through to negative services. This would also help to assess whether the specific services rely on many or few species (i.e. the application of the concept of ecological redundancy to weed species).

3. SUSTAINABLE MANAGEMENT OF ARABLE WEEDS: EMERGING CHALLENGES

3.1. Alternative weed management at the field level

The conflict between crop productivity and weeds has so far mainly been managed through the sole use of herbicides, but relying solely on chemicals can be unsustainable when weed populations develop resistance to herbicides (Mace et al., 2007), and because of the environmental impacts of herbicides and their residues. One alternative is the application of current knowledge on the effects of agricultural practices on weed populations to design novel cropping systems (integrated weed management or IWM) that would require few herbicides to manage weeds. IWM combines the use of crop rotation design and adapting cultural practices such as type of soil tillage, sowing dates and densities, competitive cultivars, and mechanical weeding (Bastiaans et al., 2008). IWM relies on weed management principles that have proved to have satisfying efficiency for long-term weed containment in organic farming for decades (Bårberi, 2002). However, IWM systems differ from organic ones by several aspects. Crop mineral nutrition is not a limiting factor in IWM, as mineral fertilization is not restricted, so yielding potential is higher in IWM as compared with organic (in fact lying in between current systems with high inputs and organic farming; see Butault et al., 2010), which is an important issue in the current context of the world global food shortage for the next decades. However, early and high nutrient availability might also be advantageous to weeds, which are usually able to take up nutrients more quickly and efficiently than crops (Liebman and Davis, 2000; but see different results by Jørnsgård et al., 1996). IWM currently does not benefit from price premiums compensating yields lower than the local agricultural potential, hence restricting the feasibility of costly agro-ecological management options (e.g. growing crops with low direct economic profitability for expected agro-ecological future services, including weed population containment). However, limited use

of herbicide is possible in IWM, thus reducing the risk of severe weed infestations affecting crop yields, as frequently observed in organic farming with weed species poorly controlled by weed management measures (e.g. *Cirsium arvense*, cited in many organic field surveys; see Ulber et al., 2005).

The central question here is whether adopting such IWM-based cropping systems can deliver outcomes that are compatible with sustainable agriculture without side effects on the productivity and overall economic performance of the system (Gerowitt, 2003). Some IWM cropping systems seem to lead to higher levels of weed infestation (Koocheki et al., 2009). Other results derived from a few long-term farming system experiments seem to indicate that some combinations of IWM techniques allow weed control with low herbicide use or even no herbicide use, i.e. organic farming (Chikowo et al., 2009). Combinations of prevention strategies and control tactics have proved to be efficient enough to avoid any significant crop yield loss due to weed competition (Anderson, 2007). However, more research is needed to address concerns over possible seed return which may increase the weed burden in following crops (Storkey and Westbury, 2007). Furthermore, some measures that may be included in IWM strategies might have indirect impacts on crop productivity. For example, diversifying crop rotation is likely to mean moving away from crop sequences chosen by the farmer to maximize the gross return in the specific local environment. Modifying crop sowing dates to escape weed emergence flushes might also affect crop yielding potential. In addition, IWM principles tend to increase the system complexity (Bastiaans et al., 2008), hence hampering their feasibility at the farm level because of (i) possible bottlenecks in labor organization (Pardo et al., 2010), (ii) possible impediments due to the organization of the market of agricultural products, and (iii) lack of farmers' knowledge.

Research on IWM faces methodological difficulties owing to the long time scales needed to take account of cumulative processes. Moreover, real IWM cropping systems are scarce in commercial farms, so surveys of weed infestations in fields managed according to IWM for a long time are almost impossible. At the moment, the main challenges for IWM research relate to the following key issues.

Firstly, there is a need to increase knowledge of the consequences of alternative cropping systems not only for weed management, but also for other factors challenging crop production (Mouron et al., 2006; Pimentel et al., 2005). Multi-criteria assessments of IWM should be performed considering diverse issues such as pesticide contamination of the environment (Bockstaller et al., 2008), economic profitability, energy input and emission of greenhouse gases (Nemecek et al., 2008), and feasibility and acceptability for farmers (Pardo et al., 2010). Considering a wide range of aspects will help in demonstrating possible trade-offs among evaluation criteria (e.g. decreased herbicide use versus increased labor input per hectare). This kind of knowledge will be of particular importance for policy-makers and farmers in the future.

A second important issue is the question of risk assessment in IWM-based systems, a question which has seemingly not been addressed so far. Various risks might be considered, including: (i) the risk of insufficient weed control after a number

of satisfying years; (ii) the risk of a shift in weed community due to the replacement of currently dominating weed species by other harmful ones more adapted to the new crop management system; and (iii) unsuspected multiplicative problems as IWM became a dominant practice over the landscape. For example, the IWM measure of delaying fall sowings to escape fall peaks of weed emergence might increase the risk of unfavorable sowing conditions that can affect yielding potential in some years (Pardo et al., 2010). Risk assessment can be based on experimental networks, providing high amounts of data that make it possible to quantify the frequency of any accidental event. However, when available, models are also useful tools for risk assessment, as they can be used to simulate contrasting climatic scenarios (Debaeke and Aboudrare, 2004). Models of weed community demography accounting for the interaction between cropping system components, climatic conditions and weed life-history traits (Storkey and Cussans, 2007) could be used for predicting long-term changes in weed communities and the optimal combination of plant traits that could be selected by a given innovative cropping system. However, such simulation of “virtual” weed species should be complemented by research on comparative ecology analyzing the distribution of life traits among real weed species.

Finally, IWM research should integrate the links between weeds and other organisms. Insecticides and insect management measures might indirectly affect weed communities if non-target seed-eating insects are affected. This question of biological regulation, which is discussed in detail below, requires multidisciplinary agro-ecological approaches at both field and landscape scales, to address the great complexity of agro-ecological systems.

3.2. Weed management at the landscape level

Weed species composition is strongly influenced by environmental heterogeneity, which is itself partly related to crop type and management practices (tillage, fertilization and herbicide use). Data suggest that weed assemblages that span a large diversity of management treatments (a mosaic of crops and management regimes) tend to display a more complex structure than assemblages restricted to a more homogenous habitat, e.g. one large management unit. Increasing management heterogeneity leads to a shift from a unimodal to a multimodal species abundance distribution pattern and the most noticeable impact is a decreased abundance of aggressive and dominant problematic weeds (Dornelas et al., 2009).

Beyond the field level, there is also scope to increase environmental heterogeneity and therefore enhance complex weed communities (Petit et al., 2003). Indeed, many arable weeds develop outside the cultivated field per se (Fig. 1). Crop edges shelter a high diversity of arable weeds (Wilson and Aebischer, 1995), some of which have become gradually restricted to these habitats as land-use intensity has increased within the core of fields (Fried et al., 2009). Fertilizer-free management of crop edges in agri-environmental schemes has indeed proved successful for arable weed conservation

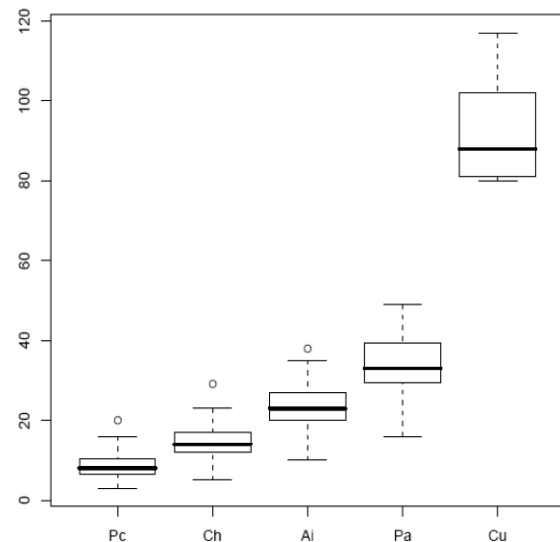


Figure 1. Increase in weed species richness from the core of the field to the landscape level. Pc = field core area; Ch = cultivated field (i.e. Pc + crop edge); Ai = Tilled zone (Ch + tilled area not sown); Pa = extended field (i.e. Ai + field margin); Cu = all the extended fields in the area grown with the same crop species. Sampled area for all plots is 2000 m² (after Fried, 2007).

(Walker et al., 2007). Field margins and disturbed semi-natural habitats embedded in the agricultural mosaics provide additional habitats for at least some arable weed species (Marshall and Arnold, 1995). There is surprisingly little knowledge about the level of exchanges between these adjacent habitats and therefore on the impact of introducing new suitable habitats on the dynamics of weed populations at the mosaic level. There is often concern among farmers that introducing new habitats for weeds may lead to greater infestation of fields. However, results show that introducing grassy margin strips along crop edges usually reduces weed populations in crop edges and therefore within the core of the field (Marshall, 2009), depending upon management type and intensity in the core field.

The effect of environmental heterogeneity on weeds has rarely been considered on scales larger than the field and its surrounding margins. Overall, it has been found that weed diversity in arable fields is higher in complex and heterogeneous landscapes. However, studies have compared landscapes that were highly contrasted in terms of structure, e.g. mixed landscapes with hedges versus open-field areas (Fried et al., 2008) or have followed a gradient of landscape complexity, e.g. arable landscape through to mixed-farmed landscape (Gabriel et al., 2005), with a resulting mix of many confounding effects. There is, on the other hand, little data on weed responses to the landscape context within a single landscape or in a set of landscapes that would be comparable in terms of composition and structure. Marshall (2009) could not detect an effect of field

size and landscape structure on weed diversity in a set of sites under agri-environmental schemes. Another study which compared the weed flora of 125 winter wheat fields within the same landscape showed that smaller parcels surrounded by a small-grain pattern or diversified mosaics of land-use types tended to harbor higher levels of weed diversity and richness (Petit et al., 2009). Both studies agree that the spatial extent to which landscape composition and structure would impact the arable flora is likely to be local, i.e. within a 300-m radius of the focal point. Landscape management options should therefore be considered at the crop and non-crop mosaic level even though it is recognized that some weed species can disperse over long distances and that anthropogenic dispersal is an important factor (Benvenuti, 2007).

This review illustrates that weed communities that are found within arable fields are influenced by the spatial context of the cultivated field and this appears valid at different scales. This indicates that, despite the high degree of disturbance experienced on the field scale, the landscape context of arable weeds is nevertheless an important factor, as found for plant assemblages in less disturbed habitats, e.g. extensively managed grassland (Pacha and Petit, 2008; Cousins and Aggemir, 2008) or woodland (Petit et al., 2004). Scales on which farmers and land managers can most realistically act are the immediate vicinity of cultivated fields (i.e. core of the field and associated crop edge, tilled area and field margin) and the fine scale of landscape mosaics, i.e. a group of adjacent cultivated and associated uncultivated habitats. Fully assessing the scope for utilizing the spatio-temporal organization of crops and uncultivated habitats as a tool for minimizing weed infestations within such mosaics will require: (i) identification of groups of weed species that exhibit comparable distribution patterns and population functioning in heterogeneous mosaics, and (ii) a quantification of the reproductive success of different weed species groups in the different habitats that compose agricultural mosaics. This will require methodological development at the interface between landscape ecology and agronomy in order to realistically represent in space and time the mosaics of agricultural practices that are relevant to weeds.

3.3. Biological regulation and weed management

The regulation of pests resulting from the activity of naturally present predators (natural enemies) is frequently cited as a potentially important ecosystem service in agro-ecosystems (Losey and Vaughan, 2006). In terms of weed demography, it has been suggested that an annual seed loss of 25–50% may be enough to slow down weed population growth substantially (Firbank and Watkinson, 1985). The same applies to low herbicide situations where a seed loss rate of 40% per year was deemed sufficient for stabilizing *Abutilon theophrasti* population densities (Westerman et al., 2005). The main seed predators in arable fields are rodents, ants, carabid beetles and birds, and the relative impact of the different taxa seems to vary according to the crop type and the context of studies. This means that weed seed predation may potentially contribute to weed

management (as well as deplete seeds of useful weeds) and studies exploring the natural predation of weed seeds are currently proliferating.

Within the range of available studies, predation rates observed in the field and attributed to carabids often appear sufficient to impact weed population densities (Brust, 1994; Tooley and Brust, 2002; White et al., 2007). Such findings are supported by large-scale studies showing a generic and robust association pattern between granivorous and omnivorous carabid species and weed seed abundance, while this pattern does not exist for species that are predators of invertebrates (Brooks et al., submitted). So far, few field studies have simultaneously recorded the activity-density of carabids and weed seed predation rates. Some studies provide evidence for a spatio-temporal correspondence between the activity-density of granivorous and omnivorous carabids and seed predation rates (Honek et al., 2003; Gallandt et al., 2005; Menalled et al., 2007) although other studies did not detect such a relationship (Mauchline et al., 2005; Saska et al., 2008). Patterns of seed consumption are shaped by the size of seeds and the size of predators, e.g. larger carabids consume larger weed seeds (Honek et al., 2007), and in general laboratory experiments show that carabids exhibit preferences in the seeds they consume (see Tab. I). However, little information has been gained so far on the identity of predators and the consumption rates experienced by specific weed species. This information would be valuable, especially for the most pernicious weed species.

In arable fields, predation rates are influenced by farming systems (Navntoft et al., 2009), vegetation cover provided by the crop (Cromar et al., 1999; Gallandt et al., 2005; Meiss et al., 2010) or in adjacent habitats, e.g. wildflower strips (Kollmann and Bassin, 2001), and specific agricultural practices such as tillage (Cardina et al., 1996; Cromar et al., 1999; Menalled et al., 2007), irrigation (Baraibar et al., 2009) and harvest (Heggenstaller et al., 2006). These effects are thought to result from changes in the abundance and activity of predators in response to crop growth or particular practices. It appears important to assess more comprehensively the impact of the crop management system on the abundance and activity of granivorous and omnivorous species, and on predation rates. Such knowledge would make it possible to include strategies for maximizing the predation of weed seeds by natural predators when designing cropping systems with low reliance on pesticides.

In the same way, the spatial context can affect predation rates through its impact on the distribution and abundance of predators. It might be expected that predation rates are higher (1) at the within-field level near the relatively undisturbed field margin and (2) at the landscape level within mosaics that are more complex and where semi-natural habitats are well represented. Indeed, few studies have so far explored the effect of the spatial context on weed seed predation, and results are often inconclusive (Menalled et al., 2000; Saska et al., 2008; Booman et al., 2009). This short review shows that although the scope for using seed predation as a control tool is probably important, weed seed predation is a complex process and further research is needed before its potential application to weed control can be fully assessed.

Table I. The 12 weed species that have been the focus of 2 or more studies on seed predation by carabid beetles. Weed species name, literature with number of carabid species tested in brackets, carabid species consuming these weeds in descending order of seed consumption. Carabid genus abbreviations: H = *Harpalus*; A = *Amara*; C = *Calathus*.

Weed species	Paper (number of carabid species)	Species (in descending order of seed consumption)
Capsella bursa-pastoris	Honek et al. (2003) (22)	<i>A. similata</i> , <i>A. aenea</i> , <i>H. distinguendus</i> , <i>H. affinis</i> , <i>A. ovata</i> , <i>C. ambiguus</i> , <i>H. signaticornis</i> , <i>A. familiaris</i> , <i>H. tardus</i> , <i>Ophonus azureus</i> , <i>H. rufipes</i> , <i>Trechus quadristriatus</i> , <i>Dolichus halensis</i> , <i>A. aulica</i> , <i>P. cupreus</i> , <i>A. consularis</i> , <i>Anchomenus dorsalis</i> (0), <i>C. fuscipes</i> (0), <i>H. atratus</i> (0), <i>Pterostichus melanarius</i> (0), <i>Stomis pumicatus</i> (0)
	Saska et al. (2008) (8)	<i>A. spreata</i> , <i>A. plebeja</i> , <i>A. aenea</i> , <i>H. distinguendus</i> , <i>A. familiaris</i> , <i>H. rufipes</i> , <i>H. affinis</i> , <i>A. muelleri</i>
	Goldsmith and Toft (1997) (3)	<i>H. rufipes</i> , <i>P. cupreus</i> , <i>P. versicolor</i>
	Martinkova et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. rufipes</i>
	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. distinguendus</i>
Taraxacum officinale	Honek et al. (2005) (28)	<i>A. montivaga</i> , <i>A. eurynota</i> , <i>A. convexiuscula</i> , <i>Zabrus tenebrioides</i> , <i>A. similata</i> , <i>A. ovata</i> , <i>Anisodactylus signatus</i> , <i>A. aenea</i> , <i>A. ingenua</i> , <i>A. bifrons</i> , <i>A. littorea</i> , <i>H. affinis</i> , <i>A. sabulosa</i> , <i>A. apricaria</i> , <i>A. anthobia</i> , <i>H. luteicornis</i> , <i>H. signaticornis</i> , <i>H. rufipes</i> , <i>A. consularis</i> , <i>C. ambiguus</i> , <i>Parophonus maculicornis</i> , <i>A. aulica</i> , <i>A. familiaris</i> , <i>H. atratus</i> , <i>Acupalpus meridianus</i> , <i>C. fuscipes</i> , <i>Ophonus azureus</i> , <i>Trechus quadristriatus</i>
	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. distinguendus</i>
	Martinkova et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. rufipes</i>
	Jorgensen and Toft (1997) (1)	<i>H. rufipes</i>
Cirsium arvense	Honek et al. (2003) (23)	<i>H. rufipes</i> , <i>Anisodactylus signatus</i> , <i>H. affinis</i> , <i>A. aulica</i> , <i>H. tardus</i> , <i>H. distinguendus</i> , <i>A. similata</i> , <i>A. ovata</i> , <i>A. littorea</i> , <i>A. aenea</i> , <i>H. signaticornis</i> , <i>P. cupreus</i> , <i>H. atratus</i> , <i>Pterostichus melanarius</i> , <i>Ophonus azureus</i> , <i>A. consularis</i> , <i>Anchomenus dorsalis</i> , <i>Dolichus halensis</i> , <i>A. familiaris</i> , <i>C. ambiguus</i> , <i>C. fuscipes</i> , <i>Trechus quadristriatus</i> (0), <i>Stomis pumicatus</i> (0)
	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. distinguendus</i>
	Martinkova et al. (2006) (2)	<i>H. rufipes</i> , <i>H. affinis</i>
Stellaria media	Saska et al. (2008) (8)	<i>H. rufipes</i> , <i>A. aenea</i> , <i>A. familiaris</i> , <i>H. distinguendus</i> , <i>H. affinis</i> , <i>A. spreata</i> , <i>A. plebeja</i> , <i>A. muelleri</i>
	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. distinguendus</i>
Amaranthus retroflexus	White et al. (2007) (3)	<i>H. pennsylvanicus</i> , <i>Anisodactylus sanctaecrucis</i> , <i>A. aenea</i>
	O'Rourke et al. (2006) (3)	<i>H. pennsylvanicus</i> , <i>P. lucublandus</i> , <i>P. chalcites</i>
	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. distinguendus</i>
Abutilon theophrasti	White et al. (2007) (3)	<i>H. pennsylvanicus</i> , <i>Anisodactylus sanctaecrucis</i> , <i>A. aenea</i>
	O'Rourke et al. (2006) (3)	<i>H. pennsylvanicus</i> , <i>P. lucublandus</i> , <i>P. chalcites</i>
Chenopodium album	Tooley, F. Williams (1999) (3)	<i>H. rufipes</i> , <i>A. aenea</i> , <i>Pterostichus melanarius</i>
	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> - <i>H. distinguendus</i>
Melandrium album	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> - <i>H. distinguendus</i>
	Martinkova et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. rufipes</i>
Polygonum persicaria	Tooley, F. Williams (1999) (3)	<i>H. rufipes</i> , <i>Pterostichus melanarius</i> , <i>A. aenea</i>
	Jorgensen and Toft (1997) (1)	<i>H. rufipes</i>
Thlaspi arvense	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> - <i>H. distinguendus</i>
	Martinkova et al. (2006) (2)	<i>H. rufipes</i> , <i>H. affinis</i> ,
Tripleurosp. inodorum	Honek et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> - <i>H. distinguendus</i>
	Martinkova et al. (2006) (2)	<i>H. affinis</i> , <i>H. rufipes</i> ,
Viola arvensis	Tooley, F. Williams (1999) (3)	<i>H. rufipes</i> , <i>Pterostichus melanarius</i> , <i>A. aenea</i>
	Jorgensen and Toft (1997) (1)	<i>H. rufipes</i>

4. CONCLUSION

This paper offers a review on the role of weeds in agro-ecosystems and on possible ways to manage arable weeds within the context of productive and sustainable agriculture. It shows that there is substantial evidence for interactions between weeds and other organisms but the challenge remains to exploit these interactions further in the context of complex anthropogenic pressures, mainly cropping systems and their organization within the agricultural landscape.

In terms of ecological services potentially provided by weeds, the key questions are: (i) whether all services listed in this paper are compatible and can or should co-exist within the same landscape; (ii) how we measure such services, and (iii) what the trade-offs in the provision of services can be in different contexts. The follow-up is whether we could identify a combination of management factors that would enhance all the biotic interactions we wish to enhance simultaneously.

This review also shows that ecological processes involved in weed interactions are interrelated, such that management options need to be complementary. For example, IWM should take into account the fact that while weed seed predation is dependent on the abundance of seed predators, this is itself affected by the landscape context of cultivated fields. As the processes act at different spatial scales, this calls for a multi-scale approach to weed management aimed at combining field-scale management systems into a composite landscape-scale management strategy. Integrating the diversity of ecological services within a multi-objective arable crop production framework that also produces goods and provides economic returns is definitely a huge challenge for the near future.

Acknowledgements: This review work was funded by the Advherb project (ANR-08-STRA-02). A. Boursault and M. Le Guilloux's Ph.D. studentships are, respectively, funded French Ministry of Research and by the Région Bourgogne. We would like to thank Richard Gunton for useful suggestions.

REFERENCES

- Albrecht H. (2003) Suitability of arable weeds as indicator organisms to evaluate species conservation effects of management in agricultural ecosystems, *Agr. Ecosyst. Environ.* 98, 201–211.
- Alignier A., Meiss H., Petit S., Reboud X. (2008) Variation of post-dispersal weed seed predation according to weed species, space and time, *J. Plant. Dis. Prot.* 21, 221–226.
- Altieri M.A. (1995) *Agroecology: the science of sustainable agriculture*, Westview Press, Boulder.
- Altieri M.A. (1999) The ecological role of biodiversity in agroecosystems, *Agr. Ecosyst. Environ.* 74, 19–31.
- Anderson R.L. (2007) Managing weeds with a dualistic approach of prevention and control. A review, *Agron. Sustain. Dev.* 2, 13–18.
- Andreasen C., Stryhn H., Streibig J.C. (1996) Decline of flora in Danish arable fields, *J. Appl. Ecol.* 33, 619–626.
- Anonymous (2008) Ecophyto 2018. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 10 septembre 2008, 20 p.
- Arias-Estevéz M., Lopez-Periago E., Martínez-Carballo E. (2008) The mobility and degradation of pesticides in soils and the pollution of groundwater resources, *Agr. Ecosyst. Environ.* 123, 247–260.
- Backman J.P.C., Tiainen J. (2002) Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebees (Hymenoptera: *Bombus* and *Psithyrus*), *Agr. Ecosyst. Environ.* 88, 53–68.
- Baessler C., Klotz S. (2006) Effects of changes in agricultural land use on landscape structure and arable weed vegetation in the last 50 years, *Agr. Ecosyst. Environ.* 115, 43–50.
- Baraibar B., Westerman P.R., Carrion E., Recasens J. (2009) Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators, *J. Appl. Ecol.* 46, 380–387.
- Bärberi P. (2002) Weed management in organic agriculture: are we addressing the right issues? *Weed Res.* 42, 177–193.
- Bastiaans L., Kropff M.J., Goudriaan J., van Laar H.H. (2000) Design of weed management systems with a reduced reliance on herbicides poses new challenges and prerequisites for modeling crop-weed interactions, *Field Crop. Res.* 67, 161–179.
- Bastiaans L., Paolini R., Baumann D.T. (2008) Focus on ecological weed management: what is hindering adoption? *Weed Res.* 48, 481–491.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188.
- Benvenuti S. (2007) Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment, *Weed Biol. Manag.* 7, 141–157.
- Bockstaller C., Guichard L., Makowski D., Aveline A., Girardin P., Plantureux S. (2008) Agri-environmental indicators to assess cropping and farming systems. A review, *Agron. Sustain. Dev.* 28, 139–149.
- Bohan D.A., Hawes C., Houghton A.J., Denholm I., Champion G.T., Perry J.N., Clark S.J. (2007) Statistical models to evaluate invertebrate-plant trophic interactions in arable systems, *Bull. Entomol. Res.* 97, 265–280.
- Booman G.C., Laterra P., Comparatore V., Murillo N. (2009) Post-dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment, *Agr. Ecosyst. Environ.* 129, 277–285.
- Brust G.E. (1994) Seed-predators reduce broadleaf weed growth and competitive ability, *Agr. Ecosyst. Environ.* 48, 27–34.
- Butault J.P., Dedryver C.A., Gary C., Guichard L., Jacquet F., Meynard J.M., Nicot P., Pitrat M., Reau R., Sauphanor B., Savini I., Volay T. (2010) Ecophyto R&D. Quelles voies pour réduire l'usage des pesticides ? Synthèse du rapport d'étude, INRA Editeur (France), 90 p.
- Cardina J., Norquay H.M., Stinner B.R., McCartney D.A. (1996) Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds, *Weed Sci.* 44, 534–539.
- Chikowo R., Faloya V., Petit S., Munier-Jolain N. (2009) Integrated Weed Management systems allow reduced reliance on herbicides and long term weed control, *Agr. Ecosyst. Environ.* 132, 237–242.
- Cousins S.A.O., Aggemyr E. (2008) The influence of field shape, area and surrounding landscape on plant species richness in grazed ex-fields, *Biol. Conserv.* 141, 126–135.
- Cromar H.E., Murphy S.D., Swanton C.J. (1999) Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds, *Weed Sci.* 47, 184–194.
- Debaeke P., Aboudrare A. (2004) Adaptation of crop management to water-limited environments, *Eur. J. Agron.* 21, 433–446.
- Dornelas M., Moonen A.C., Magurran A.E., Barberi P. (2009) Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes, *J. Appl. Ecol.* 46, 666–672.
- Firbank L.G., Watkinson A.R. (1985) On the analysis of competition within two-species mixtures of plants, *J. Appl. Ecol.* 22, 503–517.

- Firbank L.G., Petit S., Smart S.M., Blain A., Fuller R.J. (2008) Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 777–787.
- Franke A.C., Lotz L.A.P., Van der Burg W.J., Van Overbeek L. (2009) The role of arable weed seeds for agroecosystem functioning, *Weed Res.* 49, 131–141.
- Fried G. (2007) Variations spatiale et temporelle des communautés adventices des cultures annuelles en France, Thèse de doctorat, INRA-Université de Bourgogne, France, 357 p.
- Fried G., Norton L.R., Reboud X. (2008) Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France, *Agr. Ecosyst. Environ.* 128, 68–76.
- Fried G., Petit S., Dessaint F., Reboud X. (2009) Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Conserv.* 142, 238–243.
- Gabriel D., Thies C., Tschamtk T. (2005) Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity, *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7, 85–93.
- Gallandt E.R., Molloy T., Lynch R.P., Drummond F.A. (2005) Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation, *Weed Sci.* 53, 69–76.
- Gerowitt B. (2003) Development and control of weeds in arable farming systems, *Agr. Ecosyst. Environ.* 98, 247–254.
- Gibot-Leclerc S., Brault M., Pinochet X., Sallé G. (2003) Rôle potentiel des plantes adventices du colza d'hiver dans l'extension de l'orobanche rameuse en Poitou-Charentes, *C.R. Biol.* 326, 645–658.
- Gibbons D.W., Bohan D.A., Rothery P. (2006) Weed seed resources for birds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 273, 1921–1928.
- Gibson R.H., Nelson I.L., Hopkins G.W., Hamlett B.J., Memmott J. (2006) Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study, *J. Appl. Ecol.* 43, 246–257.
- Hawes C., Houghton A.J., Bohan D.A., Squire G.R. (2009) Functional approaches for assessing plant and invertebrate abundance patterns in arable systems, *Basic Appl. Ecol.* 10, 34–42.
- Hawes C., Houghton A.J., Osborne J.L., Roy D.B., Clark S.J., Perry J.N., Rothery P., Bohan D.A., Brooks D.R., Champion G.T., Dewar A.M., Heard M.S., Woiwod I.P., Daniels R.E., Young M.W., Parish A.M., Scott R.J., Firbank L.G., Squire G.R. (2003) Responses of plants and invertebrate trophic groups to contrasting herbicide regimes in the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 358, 1899–1913.
- Heggenstaller A.H., Menalled F.D., Liebman M., Westerman P.R. (2006) Seasonal patterns in post-dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems, *J. Appl. Ecol.* 43, 999–1010.
- Honek A., Martinkova Z., Jarosik V. (2003) Ground beetles (Carabidae) as seed predators, *Eur. J. Entomol.* 100, 531–544.
- Honek A., Martinkova Z., Saska P., Pekar S. (2007) Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera), *Basic Appl. Ecol.* 8, 343–353.
- Hooper D.U., Solan M., Symstad A., Diaz S., Gessner M.O., Buchmann N., Degrange V., Grime P., Hulot F., Mermillod-Bondin F., Roy J., Spehn E., Van Peer L. (2002) Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning in: Loreau M., Naeem S., Inchausti P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 195–281.
- Hyvönen T. (2007) Can conversion to organic farming restore the species composition of arable weed communities, *Biol. Conserv.* 137, 382–390.
- Hyvönen T., Huusela-Veistola E. (2008) Arable weeds as indicators of agricultural intensity – a case study from Finland, *Biol. Conserv.* 141, 2857–2864.
- Isaacs R., Tuell J., Fiedler A., Gardiner M., Landis D. (2009) Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants, *Front. Ecol. Environ.* 7, 196–203.
- Jackson L.E., Pascual U., Hodgkin T. (2007) Utilizing and conserving agrobiodiversity in agricultural landscapes, *Agr. Ecosyst. Environ.* 121, 196–210.
- Jacob H.S., Minkey D.M., Gallagher R.S., Borger C.P. (2006) Variation in postdispersal weed seed predation in a crop field, *Weed Sci.* 54, 148–155.
- Jørgsgård B., Rasmussen K., Hill J., Christiansen L.J. (1996) Influence of nitrogen on competition between cereals and their natural weed populations, *Weed Res.* 36, 461–470.
- Kollmann J., Bassin S. (2001) Effects of management on seed predation in wildflower strips in northern Switzerland, *Agr. Ecosyst. Environ.* 83, 285–296.
- Kibblewhite M.G., Ritz K., Swift M.J. (2008) Soil health in agricultural systems, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 363, 685–701.
- Koocheki A., Nassiri M., Alimoradi L., Ghorbani R. (2009) Effect of cropping systems and crop rotations on weeds, *Agron. Sustain. Dev.* 29, 401–408.
- Kromp B. (1999) Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement, *Agr. Ecosyst. Environ.* 74, 187–228.
- Lavina A., Aramburu J., Moriones E. (1996) Occurrence of tomato spotted wilt and cucumber mosaic virus in fieldgrown crops and associated weeds in northeastern Spain, *Plant Pathol.* 45, 837–842.
- Liebman L., Davis A.S. (2000) Integration of soil, crop, and weed management in low-external-input farming systems, *Weed Res.* 40, 27–47.
- Losey J.E., Vaughan M. (2006) The economic value of ecological services provided by insects, *BioScience* 56, 311–323.
- Mace K., Morlon P., Munier-Jolain N.M., Quere L. (2007) Time scales as a factor in decision-making by French farmers on weed management in annual crops, *Agric. Syst.* 93, 115–142.
- Manson R.H., Stiles E.W. (1998) Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields, *Oikos* 82, 37–50.
- Mantle P.G., Shaw S. (1977) A Case Study of the Aetiology of Ergot Disease of Cereals and Grasses, *Plant Pathol.* 26, 121–126.
- Marshall E.J.P. (2009) The impact of landscape structure and sown grass margin strips on weed assemblages in arable crops and their boundaries, *Weed Res.* 49, 107–115.
- Marshall E.J.P., Arnold G.M. (1995) Factors affecting field weed and field margin flora on a farm in Essex, UK, *Landscape Urban Plan.* 31, 205–216.
- 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.
- 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 Res.* 45, 157–164.
- Meiss H., Lagadec L., Munier-Jolain N., Walldhardt R., Petit S. (2010) Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops, *Agr. Ecosyst. Environ.* 38, 10–16.

- Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. Washington, DC, World Resources Institute.
- McNeely J.A., Scherr S.J. (2003) Ecoagriculture. Washington, Island Press.
- 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, *Agr. Ecosyst. Environ.* 77, 193–202.
- Menalled F.D., Smith R.G., Dauer J.T., Fox T.B. (2007) Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation, *Agr. Ecosyst. Environ.* 118, 49–54.
- Moonen A.C., Barberi P. (2008) Functional biodiversity: an agroecosystem approach, *Agr. Ecosyst. Environ.* 127, 7–21.
- Mouron P., Scholz R.W., Nemecek T., Weber O. (2006) Life cycle management on Swiss fruit farms: Relating environmental and income indicators for apple-growing, *Ecol. Econ.* 58, 561–578.
- Navntoft S., Wratten S.D., Kristensen K., Esbjerg P. (2009) Weed seed predation in organic and conventional fields, *Biol. Control.* 49, 11–16.
- Nemecek T., Von Richthofen J.S., Dubois G., Casta P., Charles R., Pahl H. (2008) Environmental impacts of introducing grain legumes into European crop rotations, *Eur. J. Agron.* 28, 380–393.
- Pacha M., Petit S. (2008) The effect of landscape structure and habitat quality on the occurrence of *Geranium sylvaticum* in fragmented hay meadows, *Agr. Ecosyst. Environ.* 123, 81–87.
- Pardo G., Riravololona M., Munier-Jolain N.M. (2010) Using a farming system model to evaluate cropping system prototypes: are labour constraints and economic performances hampering the adoption of Integrated Weed Management? *Eur. J. Agron.* 33, 24–32.
- Petit S., Chamberlain D., Haysom K., Pywell R., Allen D., Firbank L. (2003) Knowledge-based models for predicting species occurrence in arable conditions, *Ecography* 26, 626–640.
- Petit S., Firbank L., Wyatt B., Howard D. (2001) MIRABEL: Models for Integrated Review and Assessment of Biodiversity in European Landscapes, *Ambio* 30, 81–88.
- Petit S., Gaba S., Dessaint F., Chauvel B. (2009) Arable weeds in the agro-ecosystem: landscape effects on species richness and diversity at the regional level, in: *European Landscapes in Transformation Challenges for Landscape Ecology and Management*, European IALE Conference 2009, Salzburg, Austria, pp. 214–216.
- Petit S., Griffiths L., Smart S.M., Stuart R.C., Smith G., Wright S. (2004) Effects of area and isolation of woodland patches on plant species richness across Great Britain, *Landscape Ecol.* 19, 463–471.
- Pimentel D.P., Hepperly J., Hanson D., Douds, Seidel R. (2005) Environmental, energetic, and economic comparisons of organic and conventional farming systems, *BioScience* 55, 573–582.
- Saska P., Van der Werf W., De Vries E., Westerman P.R. (2008) Spatial and temporal patterns of carabid activity-density in cereals do not explain levels of weed seed predation, *Bull. Entomol. Res.* 98, 169–181.
- Storkey J. (2006) A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity, *Weed Res.* 46, 513–522.
- Storkey J., Cussans J.W. (2007) Reconciling the conservation of in-field biodiversity with crop production using a simulation model of weed growth and competition, *Agr. Ecosyst. Environ.* 122, 173–182.
- Storkey J., Westbury D.B. (2007) Managing arable weeds for biodiversity, *Pest. Manag. Sci.* 63, 517–523.
- Sutcliffe O.L., Kay Q.O.N. (2000) Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s, *Biol. Conserv.* 93, 1–8.
- Thompson K., Green A., Jewels A.M. (1994) Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland, *Funct. Ecol.* 8, 29–35.
- Tooley J., Brust G.E. (2002) Weed seed predation by carabid beetles in: Holland J.M. (Ed.), *The Agroecology of Carabid Beetles*, Intercept, Andover, pp. 215–229.
- Tscharntke T., Klein A.M., Kruess A., Steffan-Dewenter J., Thies C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management, *Ecol. Lett.* 8, 857–874.
- Ulber L., Steinmann H.H., Klimek S., Isselstein J. (2009) An on-farm approach to investigate the impact of diversified crop rotations on weed species richness and composition in winter wheat, *Weed Res.* 49, 534–543.
- Walker K.J., Critchley C.N.R., Sherwood A.J., Large R., Nuttall P., Hulmes S., Rose R., Mountford J.O. (2007) The conservation of arable plants on cereal field margins: an assessment of new agri-environment scheme options in England, UK, *Biol. Conserv.* 136, 260–270.
- Westerman P.R., Hofman A., Vet L.E.M., Van Der Werf W. (2003) Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeic weed seed predation in organic cereal fields, *Agr. Ecosyst. Environ.* 95, 417–425.
- Westerman P., Lieberman M., Menalled F.D., Heggenstaller A.H., Hartzler R.G., Dixon P.M. (2005) Are many little hammers effective? velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two and four year crop rotation systems, *Weed Sci.* 53, 382–392.
- Wezel A., Bellon S., Doré T., Francis C., Vallod D., David C. (2009) Agroecology as a science, a movement and a practice. A review, *Agron. Sustain. Dev.* 29, 503–515.
- White S., Renner K.A., Menalled F.D., Landis D.A. (2007) Feeding Preferences of Weed Seed Predators and Effect on Weed Emergence, *Weed Sci.* 55, 606–612.
- Wilson J.D., Morris A.J., Arroyo B.E., Clack S.C., Bradbury R.B. (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change, *Agr. Ecosyst. Environ.* 75, 13–30.
- Wilson P.J., Aebischer N.J. (1995) The distribution of dicotyledonous arable weeds in relation to distance from the field edge, *J. Appl. Ecol.* 32, 295–310.
- Wisler G.C., Norris R.E. (2005) Interactions between weeds and cultivated plants as related to management of plant pathogens, *Weed Sci.* 53, 914–917.

Partie II

Présentation des méthodes

Partie II: Présentation des méthodes

II.1.: Approche descriptive de la prédation

II.1.1. Caractérisation de la communauté de prédateurs

La méthode de piégeage

La caractérisation des communautés de prédateurs est un point crucial dans l'étude de la prédation compte tenu des différences de comportement des différents prédateurs évoqués en introduction. La plupart des invertébrés prédateurs de graines ayant un mode de vie épigée, la méthode la plus simple et la plus répandue afin de recenser les populations sont les « pièges d'interception », aussi appelés « pièges de Barber », « pièges à fosse », « pièges à chute », ou « pitfall traps » en anglais (Dajoz 2002).

Cette méthode consiste le plus souvent à enterrer un pot au ras du sol, entraînant ainsi la chute des insectes déambulant au sol. Les parois du pot étant lisses, ils sont piégés et ne peuvent ressortir. Le pot est souvent placé dans un récipient plus grand, qui permet de conserver l'empreinte au sol. Afin de limiter les risques de débordement en cas de pluie, et d'améliorer la conservation des individus, une pièce tenant lieu de toit est souvent placée au-dessus du pot. Les pièges peuvent être secs, comblés avec un peu d'eau ou de terre, ou encore différentes solutions conservatives (Dajoz 2002). Il a été choisi ici d'utiliser majoritairement des pièges remplis de terre afin de pouvoir capturer les carabiques vivants et tester leurs préférences de consommation en laboratoire (Photos 1 à 3). Compte tenu du type de piège choisi, un soin particulier a été appliqué à enlever toute particule pouvant potentiellement permettre aux individus capturés de ressortir du piège. Les fréquences de collecte des pièges étaient aussi modifiées en fonction des fréquences d'émergence des carabiques (de 5 jours à 2 jours) afin de limiter le cannibalisme au sein du piège.

Discussion sur la méthode de piégeage

Cette méthode très largement répandue est cependant aussi largement critiquée (Dajoz 2002, Holland 2002, Greenslade 1963, Andersen 1995). Les résultats obtenus correspondent à des activités-densités et non à des abondances, résultante des abondances des espèces présentes (densité) et de leurs déplacements (activité). Ainsi, la probabilité de capture d'une espèce à un endroit donné dépend bien sûr de son abondance locale, mais aussi de sa répartition spatiale, de ses capacités de mobilité (Holland 2002, Greenslade 1963), et de son comportement agglomératif. Luff a montré, en 1986, que la production de phéromones sexuelles ou de sécrétions défensives influençait la capture de certaines espèces. Plusieurs études ont aussi montré que cette méthode sous estimait les abondances des petites espèces, plus susceptibles de discerner les rebords du piège et de le contourner (Spence and Niemela 1994, Andersen 1995). De plus, le nombre, la forme, la dimension, l'arrangement (Andersen 1995), tout comme le type de solution (Luff 1986, Holopainen 1990) influent sur les espèces capturées.

Compte tenu de la sensibilité de cette méthode, de nombreux auteurs ont émis d'importantes réserves et ont préconisé des méthodes alternatives tels que les pièges à chute fermés (« fenced pitfall traps »), les pièges de lumière ou les prélèvements de sol (Andersen 1995, Dajoz 2002, Desender et Maelfait 1986). Néanmoins, dans notre contexte, les pièges de lumière n'étaient pas du tout appropriés compte tenu du fait que les insectes étudiés ne sont pas tous attirés par la lumière. Les pièges à chute fermés ne correspondent pas non plus aux questions de variations temporelles des activités-densités puisqu'ils caractérisent plutôt une densité d'insecte par unité de surface mais ne prennent pas en compte les déplacements entre cette surface et l'extérieur. Quant aux prélèvements de sol, méthode la plus précise et fiable, ils nécessitent une expérimentation trop importante à mettre en place à l'échelle de nos expérimentations et dans le contexte de cette thèse.

Cette méthode a donc ses limites et ses avantages, et son choix a été fait après une réflexion globale sur le contexte de la thèse. Ainsi, les résultats devront ensuite être étudiés à la lumière de ces remarques.



Photo 1

Pot piège au champ



Photo 2

Pot piège collecté

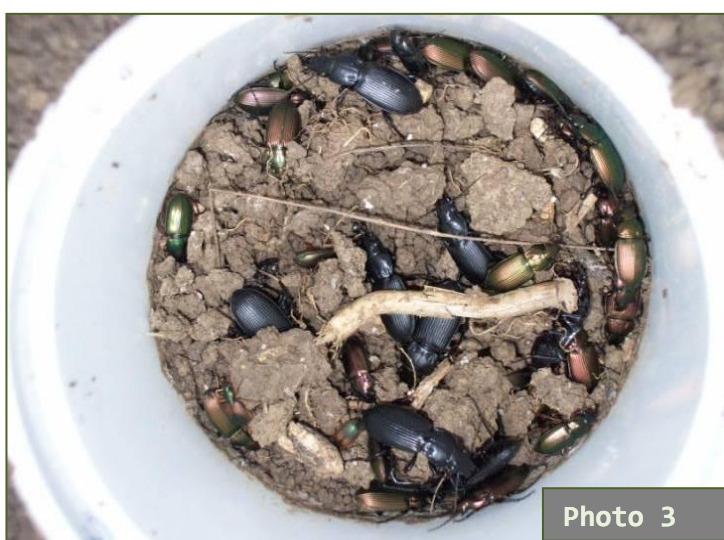


Photo 3

Pot piège collecté

L'identification

A la suite de la collecte, les échantillons sont lavés à l'eau, puis triés sous la loupe binoculaire à l'aide d'un recoupement de plusieurs clefs de détermination. Dans le cas de contradictions entre les classifications, celle de Jeannel (1941) était préférée car le plus souvent usitée. Pour les individus à l'identification difficile, l'avis d'un expert était demandé (Mr Jacques Coulon).

II.1.2. Caractérisation de la prédation

La méthode des cartes de prédation

Différentes méthodes d'évaluation de la prédation ont été expérimentées jusqu'alors. Il existe des méthodes de mesure directe telles que les cartes de prédation (Westerman *et al.* 2003, Meiss *et al.* 2010, Alignier *et al.* 2010), les boîtes de pétri (Baraibar *et al.* 2009, Navntoft *et al.* 2009) et les caméras à détecteur de mouvements (de Mol *et al.* 2010), ou des méthodes indirectes via l'analyse des résidus d'intestin des prédateurs (Holland 2002, King *et al.* 2008). Les méthodes de mesure directe demandent un investissement en temps très important compte tenu du nombre de répétitions à mettre en œuvre et la précision de la tâche (Holland 2002), cependant, ce sont les plus utilisées actuellement. En effet, la technique de détection de la prédation via des caméras n'est que très peu précise, à la fois au niveau de la reconnaissance des graines prédatées et des prédateurs (de Mol *et al.* 2010). L'analyse des résidus intestinaux est, quant à elle, peu applicable actuellement car les marqueurs ne sont disponibles que pour quelques espèces adventices (et étaient encore moins développés 3 ans auparavant lorsque nous avons choisi les méthodes à utiliser) (Holland 2002).

Ainsi, la méthode des cartes de prédation suivant le protocole réalisé dans Westerman *et al.* 2003 fut préférée pour l'expérience de suivi de la prédation. Il s'agit de coller les graines à tester sur une carte de papier de verre, positionnée ensuite au champ sous différentes cages d'exclusion (Photos 4, 5, 6). Deux types de cages d'exclusion furent utilisés : des cages d'exclusion pour les vertébrés, permettant ainsi de quantifier uniquement la prédation via les invertébrés (Photo 6) ; et des cages d'exclusion totale, quantifiant les pertes dues aux facteurs abiotiques tels que le vent, la pluie ou les mouvements du sol.(Photo 5).En soustrayant les pertes de graines observées dans la cage d'exclusion totale aux pertes de graines dans les cages d'exclusion vertébrés, nous obtenons une valeur de la prédation des invertébrés. A la fin de la période d'exposition aux prédateurs, les cartes sont transférées dans une enveloppe afin de limiter les pertes de graines lors du transport



Photo 4

Carte de prédation avant exposition



Photo 5

Carte de prédation dans cage d'exclusion totale



Photo 6

Carte de prédation dans cage d'exclusion vertebrés



Photo 7

Carte de prédation après exposition

puis les graines restantes sont dénombrées (Photo 7). Seules les graines plus d'à demi-mangées sont comptabilisées.

Cependant, cette méthode est très couteuse en terme de temps et les graines étant collées sur un support artificiel, on peut s'interroger sur le biais en résultant. C'est pour ces raisons qu'une méthode alternative a été préférée lors de la seconde expérimentation.

II.1.3. Caractérisation des graines disponibles au sol

Afin d'évaluer la nature et la quantité des ressources disponibles pour les prédateurs, des échantillons de sol de surface sont collectés dans chacun des champs testés et pour chacune des sessions. Un aspirateur à main est utilisé afin de prélever la couche superficielle de sol en aspirant un mètre d'inter-rang dans chacun des plots, durant 30 secondes. Les échantillons sont dans un premier temps lavés afin de séparer la fraction organique de la fraction minérale, puis tamisés sur cinq tailles décroissantes de tamis afin de séparer le matériel et de rendre la tâche de tri des graines moins périlleuse. Les cinq fractions sont : $4\text{ mm} > f1 > 1.5\text{ mm}$; $1.5\text{ mm} \geq f2 > 1.25\text{ mm}$; $1.25\text{ mm} \geq f3 > 1.0\text{ mm}$; $1.0\text{ mm} \geq f4 > 0.5\text{ mm}$; $0.5\text{ mm} \geq f5 > 0.25\text{ mm}$. Chaque fraction est ensuite inspectée sous la loupe binoculaire à deux reprises par deux expérimentateurs différents afin de s'assurer que le maximum de graine possible a été retrouvé. Après examen de dix échantillons de la plus petite des fractions ($f5$), cette fraction ne fut plus analysée compte tenu du nombre extrêmement limité de graines retrouvées comparé aux autres fractions. Chaque graine est ensuite identifiée à l'espèce (dans la mesure où l'état de la graine le permet), puis chaque fraction est comptée.

II.1.4. Mesure des facteurs externes

Dans le souci d'une meilleure caractérisation de l'environnement de prédation, deux types de mesures annexes sont effectués :

- une centrale d'acquisition enregistre les températures et humidités extérieures et dans les premiers centimètres du sol tout au long de la période de mesure
- une mesure de densité de couvert végétal (mesures Sunscan) est aussi réalisée durant la période de présence de la culture (i.e. 5 premières sessions de mesure).

Malheureusement, la centrale d'acquisition ayant subi un problème technique au début de l'expérimentation, les valeurs n'ont pas été exploitables pour l'analyse des résultats.

II.1.5. Mesurer les variations de la prédation dans le temps et dans

l'espace: expérience de suivi sur 6 mois de la prédation

Le suivi de la prédation a été réalisé sur 3 champs de blé d'hiver (culture très commune et répandue), d'environ 1 hectare, et gérés de la même manière, i.e. gestion conventionnel en Côte d'Or, sur le domaine expérimental d'Epoisses Bretennière (INRA).

Dans chaque champ, une zone de plein champ de 3m*120m est délimitée, puis divisée en 12 plots de 3m*2m ; séparés les uns des autres par 8m) (Figure 1 et Photos 8 et 9).

Quatre types de mesures sont réalisés dans cette zone (Figure 1) :

- (i) Les mesures de facteurs abiotiques : une centrale d'acquisition enregistre les températures et humidités extérieures et dans les premiers centimètres du sol.
- (ii) La caractérisation des communautés de prédateurs se fait à l'aide des pièges à chute présentés précédemment. Le piège est placé au centre du plot de 2m*3m.
- (iii) La caractérisation des communautés d'adventices présentes via les graines est réalisée grâce à une aspiration de la couche superficielle du sol sur environ 1cm dans un des entre rangs du plot.
- (iv) Les mesures de prédation sont réalisées à l'aide de la méthode des cartes de prédation déjà présentée. Quatre cartes de prédation sous cages d'exclusion sont disposées à chaque angle des plots. Huit cartes de prédation sous cage d'exclusion totale sont réparties entre les plots 2 et 10.

Un point de mesure consiste en une exposition des cartes et une ouverture des pièges durant 5 jours. L'aspiration des graines de surface se fait sur une journée pendant ces 5 jours en tentant le plus possible de conserver des conditions semblables de température et d'humidité.

Dix sessions de mesure sont menées, de mai à octobre, correspondant à 5 sessions pré-moisson (17juillet) et à 5 sessions post-moisson.

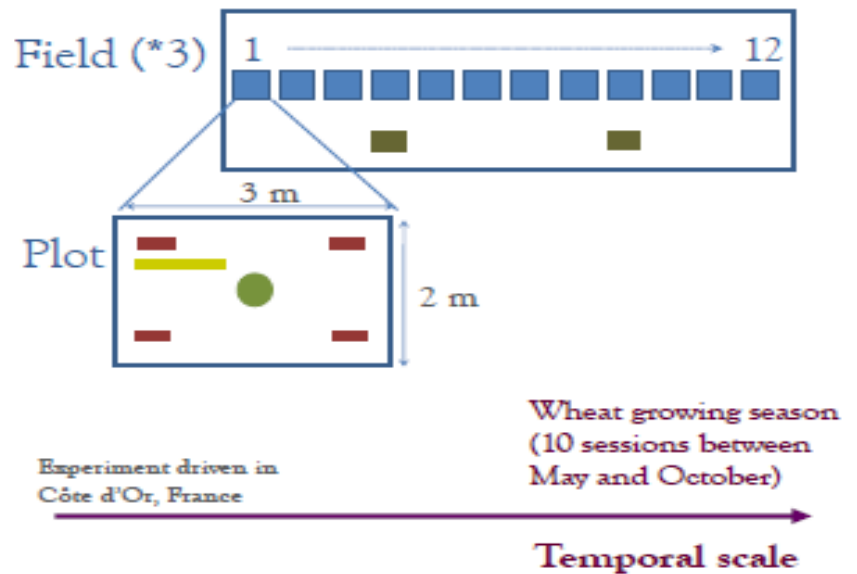


Photo 8



Photo 9

**Dispositif expérimental
sur la ferme Dijon-Epoisses**



Predation

Seed cards: ■

Alopecurus myosuroides (ALOMY), *Galium aparine* (GALAP),

Veronica hederifolia (VERHE) : large seeds

Viola arvensis (VIOAR) : intermediate seeds

Capsella bursa-pastoris (CAPBP) : small seeds

10 seeds per species per card

Exposed 6 days every 2 weeks under exclusion cages



Seed-eating carabids

Pitfall traps ●

Open during the same 6 d



Seed availability

Surface soil samples: —

Vacuumed once every 2 weeks

Washed to pick up seeds by size categories

Abiotic factors

Surface soil measures: ■

Temperature and humidity measured on the first 2 cm of soil

Protocole expérimental

Figure 1

Suivi temporel

II.2.: Approche fonctionnelle de la prédation

II.2.1. Quantifier la prédation et les préférences par espèce

La méthode permettant de quantifier précisément la prédation par espèce de prédateur et par espèce d'adventice est, à l'heure actuelle le test de cafétéria élaboré par Honek et al. 2003. Après capture des prédateurs dans des pièges à sec, ils sont conservés 3 à 5 jours dans un vivarium à 5°C dans l'obscurité afin de limiter le cannibalisme et de lisser les différences d'historique de consommation. Chaque individu est ensuite transféré dans une boîte de Petri de 25cm de diamètre dans laquelle sont disposées les 10 capsules de graines différentes nivelées au niveau du sol afin de simuler au mieux une prédation au champ (Photos 11 et 12). Le sol utilisé a été prélevé à plus de 50 cm de profondeur afin de n'avoir que très peu de graines susceptibles de fournir une autre source d'alimentation aux prédateurs. Les capsules sont remplies de Plasticine, substance qui permet aux graines de rester en place et ne semble pas altérer la consommation des graines (d'après Honek et al. 2003)(Photo 10). Les boîtes de pétri sont ensuite conservées dans une enceinte climatique recréant les conditions naturelles de photopériodisme et maintenant une température de 25°C. Le nombre de graines mangées est dénombré chaque jour et de nouvelles graines sont rajoutées. L'humidité est vérifiée et maintenue à un degré important tel qu'il est indiqué dans le protocole initial. Les graines à moitié mangées ou retrouvées dans la terre ne sont pas comptabilisées.

La consommation sur 5 jours est ensuite moyennée afin d'obtenir une consommation journalière moyenne par espèce de prédateur et par espèce adventice

II.2.2. Etudier les préférences de consommation

Le comportement sélectif des carabiques a été étudié en utilisant l'index alpha de Manly (Manly, 1972). Cet index tient compte du choix des prédateurs pour une espèce en fonction des fréquences relatives de prédation des autres espèces disponibles (Chesson 1978, Roberts and Kilpatrick 2004). Il se calcule selon la formule suivant

$$\alpha_i = \frac{\ln(P_i)}{\sum_{i=1}^n \ln(P_i)} \quad \text{avec } P_i \text{ correspondant au taux de prédation de l'espèce } i$$

Un choix non sélectif entre 5 espèces correspondrait à Manly's $\alpha = 1/5 = 0.2$. Les valeurs au-dessus de 0.2 indiquent une sélection préférentielle.



Photo 10

Capsules de présentation de graines



Photo 11

Boîte de Pétri avec capsules de graines:cafeteria



Photo 12

Individu *Amara* prédatant des graines de *Caspella*

II.3.: Evaluation de l'impact de la prédation

II.3.1. Simulation de la perte en graines annuelle

A partir des mesures de prédation ponctuelles de l'expérimentation terrain, une simulation utilisant le modèle développé par Westerman *et al.* (2003) et utilisé par Davis *et al.* (2011), a permis d'obtenir des valeurs annuelles de perte en graines.

Ainsi, une estimation moyenne annuelle $\bar{M}$, correspondant à $\bar{M} = 1 - \bar{S}$, $\bar{S}$ étant la proportion de graines restant après prédation et égale à :

$$\bar{S} = \frac{\sum_{i=1}^n \left(Y_i \prod_{j=1}^k S_j \right)}{\sum_{i=1}^n Y_i}$$

Avec Y, estimation annuelle de graines correspondant ici aux multiples pulses (Y_i) introduits via les cartes de prédation pour les n périodes. Les graines restantes non prédatées sur les cartes correspondent à S_j et la durée k, dans notre cas, à deux intervalles de prédation, (i.e deux fois la durée de la mesure initiale : période testée = 7 jours, période entre les sessions = 7 jours ; période simulée = 7+7=14 ; k=14/7=2).

II.3.2. Mesure directe de la prédation à court terme et petite échelle

En considérant les faiblesses des méthodes actuelles, nous avons tenté d'élaborer une méthode alternative en disposant les graines au sol, sous des cages d'exclusion. Comme le montre la photo 11, la zone de test correspond (i) à une gouttière test type piège à chute, remplie ici d'une solution d'eau salée et d'éthylène glycol (2 /3-1/3) permettant ainsi de tester la prédation sur une plus longue période qu'avec le piège à sec (Photo 13) ; (ii) une structure en plastique recouverte d'un tissu très fin laissant ainsi une épaisseur d'environ 3cm de sol (afin de laisser libre la dynamique des graines dans le sol) sur lequel sont disposées les graines à tester (Photos 13 et 14). Le tout est recouvert par une cage d'exclusion totale dont les derniers 5cm sont en maille de 12,5mm laissant ainsi entrer les invertébrés (Photo 16). Le témoin consiste en une structure similaire, sans la gouttière à chute afin de quantifier les pertes de graines non dues à la prédation (Photo 14). Les deux modalités sont disposées côte à côte, séparées de deux rangs (Photo 15). Cette expérimentation a été mise en place sur 10 champs, gérés de manières différentes afin de considérer un cas moyen. Trois répétitions sont disposées en plein champ sur un même inter-rang, séparées de 15m de distance (i.e. trois fois le dispositif exposé en Photo 15).



Photo 13

Zone de test expérimentation impact



Photo 14

Zone control expérimentation impact



Photo 15

Unité de mesure expérimentation impact



Photo 16

83
Cage d'exclusion expérimentation impact

Les cages et pièges ont été disposés mi-avril, correspondant au premier pic d'émergence des prédateurs et ont été enlevés juste avant la moisson. Une seconde série de mesure était prévue lors du second pic de septembre, néanmoins, la première série n'ayant pas été exploitable car les pertes de graines du témoin étaient plus importante que celles de la cage test, la seconde n'a pas eu lieu.

II.3.3. Mesure indirecte via les changements de la banque de graines sur le long terme et à grande échelle : FSE (Farm Scale Evaluation)

Une partie de ce travail a été réalisée en collaboration avec David Bohan et le BBSRC de Rothamsted, qui ont mis en place cette expérimentation à grande échelle. Cependant, je n'ai pas participé à l'élaboration de ce protocole, ni à la collecte de données, mais uniquement au travail sur la publication.

Le protocole contenait à la fois des mesures de prédateurs via des pièges à chute, et des mesures de changement de la banque de graines via des prélèvements de sol. Les caractéristiques détaillées de ce protocole sont expliquées dans l'article 6, en partie V de ce manuscrit.

Références

- Alignier A, Meiss H, Petit S, Reboud X. **2008**. Variation of post-dispersal weed seed predation according to weed species, space and time. *Journal of Plant Diseases And Protection*, 221-226
- Andersen J. **1995**. A comparison of pitfall trapping and quadrat sampling of Carabidæ (Coleoptera) on river banks, *Entomologica Fennica*, 6, 65-77
- Baraibar, B.; Westerman, P. R. & Recasens, J. **2009**. Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators *Journal Of Applied Ecology*, 46, 380-387
- Chesson J (1978) Measuring Preference in Selective Predation. *Ecology*, **59**,2, 211-215
- Dajoz R. **2002**. Les coléoptères carabidés et ténebrionidés: écologie et biologie. Tec et Doc. Editions Lavoisier.
- Davis As, Deadlow D, Schutte Bj, Westerman Pr. **2011**. Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates, *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 6, 682-690

- De Mol F., Babenschneider S, Huth V., Redwitz C. **2010**. Observing seed predators by infrared photography. *Proceedings of the 15th symposium of EWRS*, 2010, 183
- Desender K. and Maelfait J.P. **1986**. Pitfall trapping within exclosures: a method for estimating the relationship between the abundances of co-existing carabid species. *Holarctic Ecology*, 9, 245-250.
- Greenslade, P. J. M. **1963**. Daily Rhythms Of Locomotor Activity In Some Carabidae (Coleoptera) *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 6, 171-18
- Holland J. M. **2002**. The agroecology of carabid beetles. Intercept Limited
- Holopainen J.K. **1990**. Influence of ethylene glycol on the numbers of carabids and other soil arthropods caught in pitfall traps. *The role of ground beetles in ecological and environmental studies*. Ed Intercept, 339-341
- Honek, A.; Martinkova, Z. & Jarosik, V. **2003**. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal Of Entomology*, 100, 531-544
- Jeannel. R. **1941**. Coléoptères carabiques. *Faune de France* n°39 et n°40.
- King, R. A., Read, D. S., Traugott, M.. **2008**. Molecular analysis of predation: a review of best practice for DNA-based approaches ,*Molecular Ecology*, 17, 4, 947-963
- Luff, M. L. **1986**. Aggregation of some Carabidae in pitfall traps. *Carabid beetles. Their adaptations and dynamics*. Ed. Fishcher, 385-397
- Manly B.F., Miller J.P., Cook L.M. **1972**. Analysis of a selective predation experiment. *American Naturalist* **106**, 719-736.
- Meiss H, Lagadec L.L, Munier-Jolain N, Wardhardt R, Petit S. **2010**. Weed seed predation Increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 138, 10-16.
- Navntoft S, Wratten SD, Kristensen K, Esbjerg P .**2009**. Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biological Control*, 49, 11-16
- Roberts J.H., Kilpatrick J.M. **2004**. Predator feeding preferences for a benthic stream fish: Effects of visible injected marks, *Journal of Freshwater Ecology*, 19, 4, 531-538
- Spence J.R. and Niemela J.K. **1994**. Sampling carabid assemblages with pitfall traps, the madness and the method. *Canadian Entomologist*, 126, 881-894

Westerman PR, Hofman A, Vet LEM, 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, 417-42

Partie III

Caractériser la prédation

Partie III: Caractériser la prédation

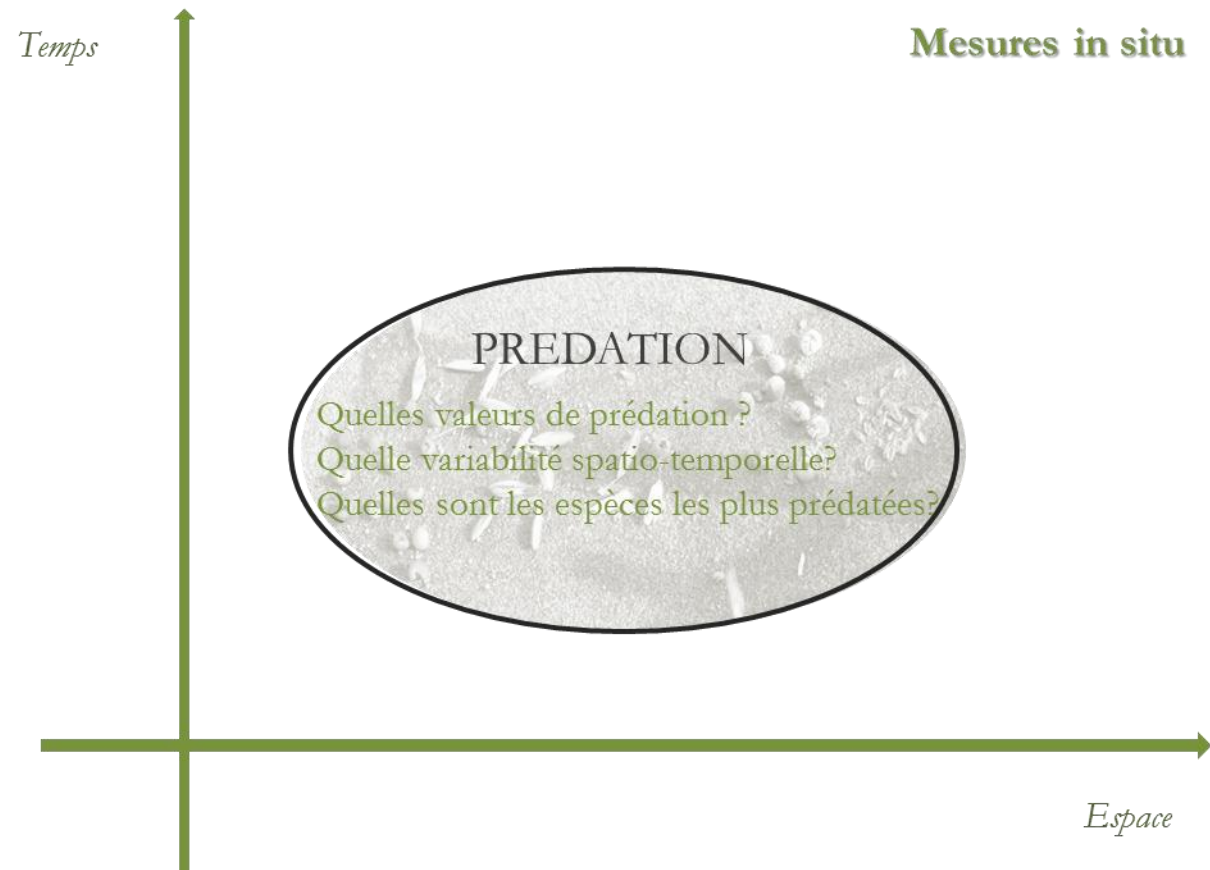
Introduction

Comme présenté précédemment, la prédation des graines d'adventices est extrêmement variable et de nombreuses zones d'ombre demeurent, notamment sur trois points principaux :

- 1) **La valeur de la prédation** : → *quelle valeur moyenne locale de la prédation indépendamment des facteurs de variations ?*
- 2) **La variabilité spatio-temporelle de la prédation** : peu d'études observent la prédation sur l'entière période d'activité des prédateurs. De plus, la variabilité spatiale semble être elle aussi non négligeable. → *Quelle variabilité temporelle durant la période d'activité des carabiques ? Quelle variabilité spatiale intra et inter champs sur une même ferme ?*
- 3) **Les préférences de prédation** : On sait que les carabiques ne consomment pas toutes les espèces adventices en même quantité. → *Parmi les espèces adventices présentes localement, quelles espèces sont les plus prédatées ? Comment varient ces préférences ?*

Une expérimentation de terrain mesurant la prédation de 5 espèces adventices durant 3 mois avant la moisson et 3 mois après sur 12 plots par champ sur 3 champs a été mise en place afin de répondre à ces questions.

(i) Approche descriptive: caractérisation de la prédation → *Partie III*



III: Spatio-temporal dynamics of weed seed predation and weed preferences by invertebrates in winter wheat → Article 3

Cet article, intitulé « Spatio-temporal dynamics of weed seed predation and weed preferences by invertebrates in winter wheat » par **Aline BOURSAULT** et Sandrine PETIT a été soumis à *Weed Research* en Septembre 2012.

Spatio-temporal dynamics of weed seed predation and weed preferences by invertebrates in winter wheat

ALINE BOURSAULT & SANDRINE PETIT*

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

Corresponding author: Dr Sandrine Petit, INRA, UMR 1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France. Tel: (+33) 380693032; Fax: (+33)380693262; E-mail: sapetit@diijon.inra.fr

Word count = 5481 (including all tables, legends and references)

Summary

Among possible natural processes that could regulate weeds in cultivated fields, seed predation has recently been identified as a potential mechanism. However, predation rates are highly variable and a better understanding of the sources of such variations is required in order to integrate the biological regulation of weeds in farmers weed management strategies. This study reports on predation rates resulting from the activity of invertebrates observed for 5 common weed species in three winter wheat fields over a 5 months period, i.e. during the wheat growing season and after wheat harvest. Our results indicate that predation patterns were consistent among fields and within fields with three predation peaks for all 5 species. Total predation averaged 26% over the period and the long term simulation of predation show non negligible rates of seed losses, especially for the preferred species. Small seeded species were clearly more predated than bigger seeded ones with more clear preferences again during the post harvest period.

Keywords: weed control, granivory, spatial and temporal variability, post-dispersal seed predation, carabid beetles, biological regulation, predation relative preferences, agroecology

Introduction

Biological control resulting from naturally occurring taxa is receiving increasing attention (Bianchi *et al.* 2006; Tscharnke *et al.* 2007; Macfadyen *et al.* 2009). Among the possible regulation processes that could regulate weeds, seed predation has been identified as an important potential mechanism (Westerman *et al.* 2003a, 2006; Menalled *et al.* 2007, Bohan *et al.* 2011). Indeed, a large range of animals living in farmed landscapes are seed eaters; these include vertebrates such as birds (Wilson *et al.* 1999; Navntoft *et al.* 2009), rodents (Brust & House 1988; Hulme, 1994) and various invertebrates, e.g. harvester ants (Baraibar *et al.* 2009), crickets (O'Rourke *et al.* 2006) or carabid beetles (Gallandt *et al.* 2005; Mauchline *et al.* 2005).

One current limitation in using seed predation in weed management strategies is the apparent high variability in predation rates observed in natural conditions. In addition to the effect of agricultural practices on weed seed predation levels (Cardina *et al.* 1996; Baraibar *et al.* 2009; Andersson, 1998; Davis & Liebman, 2003), many studies point out high temporal and spatial variations in predation rates within a given type of agronomic management. Predation rates can greatly vary from week to week. For example, within a single field of winter wheat, weekly predation rates of *Capsella bursa pastoris* (L.) Medikus (Shepherd's purse) were shown to vary from 10 to 80% from one week to the next (Saska *et al.* 2008). In the same way, predation rates of *Chenopodium album* L. (lamb's quarters) were reported to vary between 10 and 90% during a 3 months period (Westerman *et al.* 2003 b), and from 10% to 80% for *Setaria faberi* Herrm. (giant foxtail) (Davis & Raghu, 2010). Predation rates can also greatly vary in space. First, some studies report on differences according to the location of predation measures within a field, i.e. predation rates can differ strongly between field margins and the core of the field and these differences can shift over the season (Baraibar *et al.* 2009) or according to the distance to the field edge (Saska *et al.* 2008). When measured in the core of fields, predation intensity can vary greatly between fields, whether fields are located in different farms (Westerman *et al.* 2003 b) or located close to each other. For example, predation rates of *Stellaria media* L. Villars (common chickweed) in two fields located 500 meters apart with same management were reported to vary between 50% and 90% for any given measurement period (Saska *et al.* 2008). Finally, within a single field, predation rates recorded in sets of plots can be highly variable with standard errors commonly reaching 30% (Davis & Raghu, 2010).

A second source of variation is the weed species itself. Field measurements of seed predation as well as lab consumption measures suggest that strong preferences occur; i.e. that each predator species has a selected set of favoured weed species (Menalled *et al.* 2007; Alignier *et al.* 2008; Saska *et al.* 2008; Meiss *et al.* 2010). The precise factors underlying these preferences remain largely unknown to date probably because of the relatively poor range of weed species that have been the focus of seed predation studies and the lack of information on seed traits, although in the case of seed predation by carabid beetles, seed weight appears to be determinant and is positively associated to the body size of carabid (Honek *et al.* 2007). Because of

this selection, it is likely that, according to the range of seed predators occurring in a given situation, some weed species will be predated more than others.

In this paper, we assessed weed seed predation by invertebrates for 5 widely occurring weed species in 3 winter-wheat fields located within a single farm and over the wheat growing season and the post-harvest period. In temperate agrosystems, invertebrate predators are the predominant predators (Cromar *et al.* 1999, Westerman *et al.* 2003 a), Mauchline *et al.* 2005) dominated by carabids (Cromar *et al.* 1999, Westerman *et al.* 2003 a), Gallandt *et al.* 2005, Mauchline *et al.* 2005). In consequence, the focus will be here on invertebrate predators (the term predator will then correspond to invertebrate predators in the rest of the paper).

Our first objective was to assess the relative importance of spatial and temporal variations in weed seed predation within the farm over the 5 month period and estimate annual weed seed losses to predation for the weed species. The second objective was to study seed preferences by invertebrate predators and their variation in space and time.

Materials and Methods

Experimental design

The study was conducted on the experimental farm of INRA - Dijon -Epoisses (Côte d'Or, France; 47°20_N, 05°02_E) using a spatially nested design. We selected three 2-ha winter-wheat fields located 300 m apart. The 3 fields were sown between mid October and mid November 2008 and harvested on August the 3rd with no stubble-clearing. No pesticides were sprayed. Within each field, twelve 2 m x 3 m plots were set up 10 m apart along a parallel line, 15 m from the sandy track field edge, (the other edges being either roads or fields).

Weed species choice

Weed seed predation was measured during 10 consecutive sessions of 7 days from mid-May to October 2009 every other week. Five sessions were conducted during the crop growing period (pre-harvest) and five sessions were conducted after crop harvest (post-harvest).

We selected 5 weed species that occurred widely in the studied fields, namely *Alopecurus myosuroides* Hudson. (black grass) (Code: ALOMY), *Capsella bursa-pastoris* L. Medikus (CAPBP), *Galium aparine* L.

(goosegrass) (GALAP), *Veronica hederaefolia* L. (Ivy-leaved speedwell) (VERHE) and *Viola arvensis* Murray. (field pansy) (VIOAR). Seeds of these species differ in terms of seed weight (Table 2), a factor that is known to affect their consumption by carabids (Honek *et al.* 2007).

Seed availability measurements

In order to assess the availability of seeds on surface for predators, we collected soil surface samples for each field and each sampling session using a hand vacuum cleaner to remove the soil material of a 1m strip of an inter-row of each plot. Each strip was vacuumed for 30 seconds. The samples were washed to separate inorganic material from the organic material. The remaining part was then sieved in five size ranges to improve the efficiency of microscope sorting: $4\text{ mm} > s > 1.5\text{ mm}$; $1.5\text{ mm} \geq s > 1.25\text{ mm}$; $1.25\text{ mm} \geq s > 1.0\text{ mm}$; $1.0\text{ mm} \geq s > 0.5\text{ mm}$; $0.5\text{ mm} \geq s > 0.25\text{ mm}$. All the samples were then examined twice under a binocular microscope to sort out the seeds. After examination of ten samples of the smallest size, this portion was left over regarding the very limited number of seeds in comparison to other portions. Seeds were identified to species, or to genus where identification proved problematic, and counted. Based on this sampling and the presence of species per period, we could assess species temporal overlap (Table 1).

Table 1 near here

Seed cards (Westerman *et al.* 2003 b) were exposed for 7 days at each corner of the plots (4 cards per plot). Seed cards were made of sandpaper pieces (5.5 cm x 14 cm, grain size 80) sprayed with repositionable glue (multi usage aerosol SADER) and 100 seeds attached per card, an amount being rather low compared to the natural seed availability in the studied fields (considering seed availability measurements, seed density averaging 1240 seed.plot⁻¹). Seeds of 2 years (2007 and 2008) were purchased from Herbiseed® (Twyford, Great Britain, www.herbiseed.com). Seed cards were fixed to the ground and covered with vertebrate exclosure cage (width x length x height = 10 cm x 17.5 cm x 3.75 cm; mesh size = 1.25 cm). In order to assess accidental weed seed loss (due to wind, rain or non sufficient adhesive power of the glue), 8 seed cards were placed in each field within the 2nd and 9th plot, covered with a total exclosure cages of 1 mm wire mesh ('control cards'). Overall, a total of 144 test cards (4 per plot x 12 plots x 3 fields) and 24 control cards (8 x 3 fields) were exposed to predators at each session.

We chose to position the five species on the same card (20 seeds of each species per card) as in arable fields the selected seeds can possibly co-occur and invertebrate predators are more likely to encounter a mixture of seeds than seeds of a single species, which is indeed confirmed here by the soil sampling trial (Table 1). This design may lead to overestimate the consumption of the least preferred seeds but, in our

view, matches more closely the natural situation. Species were randomly arranged on each card to avoid neighbourhood effects. After exposure, test and control cards were removed from the soil, gently put into envelopes and numbers of remaining seeds of each of the five weed species on the card and in the envelope were counted. Total predation rate and predation rate of the 5 weed species was computed per plot and session as

$$\text{Pred} = (1 - (N_{\text{test}} / N_{\text{control}})) * 100$$

where N_{test} is the mean number of seeds remaining on the 4 test cards of the plot and N_{control} the mean number of seeds remaining on the control cards located in the focal field.

Data analysis

Temporal and spatial patterns of predation.

The two levels of spatial scales (among the 3 three fields and among the 12 plots within each field) and the two levels of temporal scales (before/after harvest and 10 sessions) were tested through a two-ways nested ANOVA on log transformed values of total predation and each species.

Long term estimates of predation.

We computed annual seed losses due to predation, $\bar{M}$ from our 10 point estimates by using the model developed Westerman *et al.* (2003) model and used in Davis *et al.* 2012 where $\bar{M} = 1 - \bar{S}$, $\bar{S}$ being the proportion of seeds that survive to predation for the whole period and equal to

$$\bar{S} = \frac{\sum_{i=1}^n (Y_i \prod_{j=1}^k S_j)}{\sum_{i=1}^n Y_i}$$

with Y_i annual seed production corresponding here to the multiple pulses (Y_i) of seeds introduced with the seed cards within n periods. Seeds survive at the episodic rate S_j where the duration k here corresponds to 2 predation intervals (i.e. initial predation interval=7; simulated predation interval=14; $k = 14 / 7 = 2$). The calculated values of S per plot, field, session and species (360 values * 5 species) were then combined as a boxplot using R software (in Figure 2).

Seed choice by invertebrates

Seed selection by invertebrates was assessed by using Manly's alpha for constant prey populations (Manly, 1972). Manly's alpha is a preference index taking into account the selective behaviour of predators from the relative frequencies of weed species available (Chesson 1978, Roberts and Kilpatrick 2004) corresponding to

$$\alpha_i = \frac{\ln(P_i)}{\sum_{i=1}^n \ln(P_i)}$$

with P_i being predation rate for the i species.

A non-selective behaviour would correspond here to a Manly's $\alpha = 1/5 = 0.2$. Values above 0.2 suggest selecting feeding for the weed species whereas values below 0.2 suggest that the weed is avoided in the diet.

Manly's alpha was calculated for each weed species at plot level averaged over the period (12 plots x 3 fields, $n=36$). This series of indexes was then used to create a barplot per species using R software. To test for changes in prey preference over time, we compared for each weed species Manly's α_i before and after harvest with a Wilcoxon test (Figure 3).

Results

Temporal and spatial patterns of weed seed predation

Total predation averaged 26% ($\pm 15.4\%$) per week over the 5 month study period (Figure 1). Abiotic losses were limited, averaging 10%. Predation was highly variable among the different sessions, but as a whole, the temporal pattern over the period was consistent among the three fields and the plots within each field, i.e. the field and plot effects were not significant (two way nested ANOVA, respectively, $F=1.23$, $p=0.30$ and $F=0.60$, $p=0.96$).

Three clearly separated predation peaks were observed (Figure 1). The first peak in May was the highest, with predation rates averaging 40 % to 55% for the three fields. The second peak occurred in June and July about 2 weeks before harvest. Harvest was followed by a period of low predation, overall less than 20 % of weekly predation. A third peak occurred in late September and lasted till the first half of October. During the five pre-harvest sessions, predation averaged 31 ± 17.6 % (mean $\pm$ sd), which was significantly

higher than the post-harvest predation observed ($21 \pm 11.2 \%$), (two-way nested ANOVA, $F = 0.93$, $p = 0.33$), while the differences between the sessions within the two periods were not significant (two-way nested ANOVA, $F = 1.15$, $p = 0.28$).

Figure 1 near here

Predation rates differed for the five species. *V. arvensis* was here the most eaten species ($50 \pm 27.5 \%$ (mean $\pm$ SD)). A second group of species were consumed at an intermediary rate and included *C. bursa-pastoris* ($24 \pm 18.8 \%$) and *A. myosuroides* ($23 \pm 27.5 \%$). Finally, a third group of species were less consumed, composed of *G. aparine* ($17 \pm 20.8 \%$) and *V. hederifolia* ($16 \pm 18.8 \%$).

Predation was quite consistent in space with no plot effect for any species and with a field effect only for *A. myosuroides* and *V. arvensis* (Table 2). Conversely, important temporal variations are confirmed with different predation values for the less preferred species between pre and post harvest while *V. arvensis* and *C. bursa-pastoris* predation vary with the sessions (Table 2).

Annual losses to predation for *V. arvensis* were estimated to exceed 80% but were lower for *C. bursa-pastoris* and *A. myosuroides* (40%) and even lower for *G. aparine* and *V. hederifolia* (30%) (Figure 2).

Figure 2 near here

Seed choice by invertebrates

Over the study duration, we detected selected feeding by invertebrates for three out of the weed five species (Figure 3), *V. arvensis* was clearly selected (Manly's $\alpha_{VIOAR} = 0.44$) while *G. aparine* and *V. hederifolia* were avoided in the invertebrate diet (Manly's $\alpha_{GALAP} = \text{Manly's } \alpha_{VERHE} = 0.09$). For *A. myosuroides* and *C. bursa-pastoris*, no selection was detected

(Manly's $\alpha_{ALOMY} = 0.17$ and Manly's $\alpha_{CAPBP} = 0.2$). These two species are the only species which have not been detected on soil surface (Table 1).

Figure 3 near here

No clear changes in preferences can be observed in this dataset in terms of relative order of preference (Figure 3). Indeed, the average Manly's α seems to vary around the 0.2 threshold only for *C. bursa-pastoris*, yet, the variability is too high to make it as a significant change. However, preferences tend to be more marked after harvest than before harvest for the other species (Wilcoxon test being highly significant (Figure 3)) with the less preferred species less eaten and a more strong preference again for *V. arvensis*.

Discussion

Temporal and spatial patterns of weed seed predation

Our results indicate that the temporal variation of weed seed predation over the 5 months of the study outweighed the spatial variation of seed predation within the farm. Although other studies reported high spatial variability of weed seed predation within small distance within fields (Saska *et al.*, 2008), in our case, weed seed predation patterns were consistent within and among the fields monitored. This is maybe not surprising given the fact that (i) the three fields were relatively small and managed identically and (ii) there were no differences in the availability of semi-natural habitats surrounding the fields that could provide alternative food sources or shelter for seed eating invertebrates. Indeed the three fields were surrounded by grassy field boundaries of standard width and were equally very distant from other habitat types that have been reported as important to seed-eating invertebrates, for example grasslands (Vanbergen *et al.* 2010).

If we detected little spatial variations in predation patterns, our data shows some important temporal variation in seed predation, with three clear predation peaks. The early summer pre-harvest peak observed here has been reported in all studies that have monitored weed seed predation over this time period (Westerman *et al.* 2003b; Saska *et al.* 2008) but the spring peak in only one of the two (Saska *et al.* 2008). Measures covering the late summer were only available in one study and no peak was detected there (Saska *et al.* 2008). The spring and late summer peaks coincide with the emergence periods of carabids, i.e. the emergence of the spring and the autumn cohorts (Matalin, 2007). On the other hand, the early summer peak is more difficult to link to insect phenology. It could result from the fact that the crop provides optimal habitat conditions in terms of vegetation cover (Heggenstaller *et al.* 2006; Meiss *et al.* 2010), temperature and humidity for seed predators at this very period. In addition, as many invertebrate seed eaters are omnivorous (Kromp, 1999), the peak could result from a shift in diet; predators could increase their seed consumption at times when alternative food resources become scarce and/or as weed seed availability increases (Honek & Jarosik, 2000; Honek *et al.* 2005; Smith, 2007; Brooks *et al.* 2012). For individual weed species, we detected significant differences in the intensity of predation between sessions. This short-term temporal variability is not unexpected as recent studies support the hypothesis that weed seed predation occurs in pulses, in response to recurrent weed seed rain episodes. Brief and intense periods of seed consumption by seed eaters would occur after such episodes and before seeds are protected by burial by abiotic factors such as rain and wind (Westerman *et al.* 2009; Davis and Raghu, 2010; Davis *et al.* 2012). In addition to this temporal background variation, we found that seed predation was significantly higher before than after the wheat harvest. Studies that have previously assessed the effect of harvest on seed predation by carabids in cereals found conflicting results. Predation rates were found to be more important before harvest in spring barley (Mauchline *et al.* 2005), or to increase post-harvest in winter wheat (Smith, 2007). Such a post-harvest decrease suggests that harvest may have caused

a decrease in invertebrate abundance, presumably through the disturbance of their habitat and/or by suppressing the vegetation cover provided by the crop. It is also possible that the presence of crop residues on the soil surface after harvest has limited the access to seeds at least for some of the invertebrate predators. A post-harvest increase could on the other hand be a response to the massive weed seed shed occurring at harvest, as seed predators have been shown to respond positively to seed availability (Honek & Jarosik, 2000; Honek *et al.* 2005; Bohan *et al.* 2011).

Long term estimates of predation

We estimated annual seed mortality due to predation to range between 30 and 75% according to species. These values are consistent with predictions available for other weed species in various agronomic contexts, with values highly variable (8 to 84%), depending on the environment and the tested species (see Davis *et al.* 2012). Further consequences about the potential of biological control of weeds through predation are difficult to draw in regards to the important impact of environmental factors, nevertheless, we can assume that such a reduction of 75 % of seeds as it appears for *V. arvensis*, combined to all the other regulation point during the life cycle of the species (seedling predation, competition, parasitism...) could have an impact on the demography of the most preyed species.

Weed species preferences

Considering our results, it seems that when invertebrate seed-eaters are given a choice of weed seeds, a situation widely occurring in arable fields, they tend to feed selectively. Here, *V. arvensis* was preferentially consumed whereas seed-eaters avoided *V. hederifolia* and *G. aparine* in their diet. This weed preference order is in accordance with predation studies carried out in the same farm (Alignier *et al.* 2008; Meiss *et al.* 2010) and consistent with a preference order that would be driven by seed size (Honek *et al.* 2007). Indeed, the two less preferred seeds are big in size and heavy, whereas the two preferred ones are smaller (Table 2). Moreover, other factors could have impacted on the choice as the difficulty of handling the seed, their energy content or their presence in fields. In lab tests, we could observe that carabids were not attracted by *V. hederifolia* and we were rarely seeing marks of mandibles on the seeds, however, *G. aparine* were more attracted and more often “tested”, i.e carabids were trying to cut the coat but were stopping before reaching the embryo (direct lab observations). The handling time for these species could be too long to make them interesting for predators. In the same line of optimal foraging, we can assume that predators will favour rich seeds, the two less eaten seeds being relatively less rich than the others (*G. aparine* oil content = 3,1%, *V. hederifolia* oil content = 18,5%; in comparison to *C. bursa-pastoris* oil content = 30,6% and *V. arvensis* oil content = 34%; (biolflor database data)). One more explanation for these choices could be the availability of the species for the predators and their habituation to this type of

food. Indeed, surprisingly, the two species not presenting any positive or negative feeding choice, *A.mysosuroides* and *C.bursa-pastoris*, are the two species scarcely detected in the fields. We could assume that the predators have discovered them on the card, and have tested them indifferently. Of course, further researches on the determinism of carabid seed choice should be done at bigger scale to get this point clearer.

Trends in selection were robust all over the study period, but the intensity of these preferences was stronger after harvest. This could result from a change in the predator community after harvest (in terms of species composition and/or relative abundances of individual species) as a result to changes in habitat conditions, and that the remaining species were reluctant to consume the 3 least preferred species. Another explanation could be that predators shifted their diet after harvest knowing that omnivorous predators can be quite versatile and their seed selection is likely to depend strongly on the range and the nature of other food items available (Brooks *et al.* 2012).

Acknowledgements

The authors thank Jérôme Lutz for his precious technical help, the staff of the experimental farm Epoisses for their adjustments of farming practices to this experiment. The experiment was funded through the project ANR SYSTERRA ADVHERB (ANR-08-STRA-02) and Aline Boursault benefits from a studentship from the French ministry of Research. Many thanks to Helmut Meiss and Audrey Alignier for their precise and very useful insights on the paper. The authors are really thankful to the reviewers for the improvement they suggested on the paper.

References

- ALIGNIER A, MEISS H, PETIT S, REBOUD X (2008) Variation of post-dispersal weed seed predation according to weed species, space and time. *Journal of Plant Diseases And Protection*, 221-226
- ANDERSSON L (1998) Post-dispersal seed removal in some agricultural weeds. *Aspects of Applied Biology* **51**, 159-164
- BARAIBAR B, WESTERMAN PR, RECASENS J (2009) Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators. *Journal of Applied Ecology* **46**, 380-387
- BIANCHI F, BOOIJ CJH, TSCHARNTKE T (2006) Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal British Society of Biology* **273**, 1715-1727.

- BOHAN DA, BOURSALT A, BROOKS D, PETTT S (2011). National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* **48**, 388-398
- BROOKS, D. R., STORKEY, J., CLARK, S. J., FIRBANK, L. G., PETTT, 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
- BRUST GE & HOUSE GJ (1988) Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean agroecosystems. *American Journal of Alternative Agriculture* **3**, 19-25
- CARDINA J, NORQUAY HM, STINNER BR , MCCARTNEY DA (1996) Post dispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed Science* **44**, 534-539
- CHESSON J (1978) MEASURING PREFERENCE IN SELECTIVE PREDATION. *ECOLOGY*, 59,2, 211-215
- DAVIS AS & LIEBMAN M (2003) Cropping system effects on giant foxtail (*Setaria faberi*) demography: I. Green manure and tillage timing. *Weed Science* **51**, 919-929
- DAVIS AS & RAGHU S (2010) Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation *Weed Research* **50**, 402-412
- DAVIS AS, DEADLOW D, SCHUTTE BJ, WESTERMAN PR (2011) Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates, *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 6, 682-690
- GALLANDT ER, MOLLOY T, LYNCH RP, DRUMMOND FA (2005) Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation. *Weed Science* **53**, 69-76
- HEGGENSTALLER AH, MENALLED FD, LIEBMAN M, WESTERMAN PR (2006) Seasonal patterns in post-dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *Journal of Applied Ecology* **43**, 999-1010
- HONEK A & JAROSIK V (2000) The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology* **97**, 517-525
- HONEK A, MARTINKOVA Z, SASKA P (2005) Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology* **93**, 345-352
- HONEK A, SASKA P, MARTINKOVA Z (2006) Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **118**, 157-162
- HONEK A, MARTINKOVA Z, SASKA P & PEKAR S (2007) Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology* **8**, 343-353

- HULME P (1994) Seedling herbivory in grassland - relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* **82**, 873-880
- 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
- MACFADYEN S, GIBSON R, PLASZEK A, MORRIS R, CRAZE P, PLANQUE R., SYMONDSON WOC, MEMMOTT J (2009) Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters* **12**, 229-238.
- MANLY, B. F. J., P. MILLER, AND L. M. COOK. (1972). Analysis of a selective predation experiment. *American Naturalist* **106**, 719-736.
- MATALIN A (2007) Typology of life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Western Palaearctic. *Entomological Review* **87**, 947-972
- MAUCHLINE AL, WATSON SJ, BROWN VK, FROUD-WILLIAMS RJ (2005) Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research* **45**, 157-164
- MEISS H, LAGADEC LL, MUNIER-JOLAIN N, WALDHARDT R, PETTIT S (2010) Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **138**, 10-16.
- MENALLED FD, SMITH RG, DAUER JT, FOX TB (2007) Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture Ecosystems and Environment* **118**, 49-54
- NAVNTOFT S, WRATTEN SD, KRISTENSEN K, ESBJERG P (2009) Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biological Control* **49**, 11-16
- O'ROURKE ME, HEGGENSTALLER AH, LIEBMAN M, RICE ME (2006) Post-dispersal weed seed predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agriculture Ecosystems and Environment* **116**, 280-288
- ROBERTS JH, KILPATRICK JM (2004) Predator feeding preferences for a benthic stream fish: Effects of visible injected marks, *Journal of Freshwater Ecology*, 19, 4, 531-538
- SASKA P, VAN DER WERF W, DE VRIES E, WESTERMAN PR (2008) 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
- SMITH VC (2007) Invertebrate response to weed diversity and spatial arrangement within arable fields. Phd thesis. Reading University (UK).

- STORKEY J (2006) A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* **46**, 513-522
- VANBERGEN, A.J., WOODCOCK, B.A., KOIVULA, M., **et al.** **2010**. Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan European study. *Ecological Entomology*, *35*, 226–235.
- WESTERMAN PR, HOFMAN A, VET LEM, VAN DER WERF W (2003) Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeic weed seed predation in organic cereal fields. *Agriculture Ecosystems and Environment* **95**, 417-42
- WESTERMAN PR, WES, JS, KROPFF MJ, VAN DER WERF W (2003) Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology* **40**, 824-836
- WESTERMAN PR, LIEBMAN M, MENALLED FD, HEGGENSTALLER AH, HARTZLER RG, DIXON PM (2005) Are many little hammers effective? - Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems. *Weed Science* **53**, 382-392 .
- WESTERMAN PR, LIEBMAN M, HEGGENSTALLER AH, FORCELLA F (2006) Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation .*Weed Science* **54**, 566-574.
- WILSON JD, MORRIS AJ, ARROYO BE, CLARK SC, BRADBURY RB (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture Ecosystems and Environment* **75**, 13-30.

Table 1: Seed availability and test session periods

Time period	May 18-25	Jun 01-08	Jun 15-22	Jun 29-Jul 06	Jul 13-20	Jul 27-Aug 03	Aug 10-17	Aug 24-31	S
Session	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>A.myosuroides</i>									
<i>C.bursa-pastoris</i>									
<i>G.aparine</i>									
<i>V.bederaefolia</i>									
<i>V.arvensis</i>									

The grey boxes correspond to the presence of the species in at least one plot of one of the fields.

Table 2: Spatial and temporal effects on species predation *P*

Weed species	Seed weight	Spatial variation		Temporal variation	
	mg	Field	Plot	Harvest	Session
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0.13	0.01 ns	0.75 ns	2.18 ns	21.91 ***
<i>Viola arvensis</i>	0.51	9.50 **	0.90 ns	0.43 ns	3.91 *
<i>Alopecurus. myosuroides</i>	2.33	10.3 ***	0.63 ns	49.01 ***	2.65 ns
<i>Veronica hederaefolia</i>	3.01	2.20 ns	0.46 ns	74.45 ***	0.49 ns
<i>Galium aparine</i>	8.34	1.59 ns	0.44 ns	62.81 ***	0.05 ns

F and associated p values of two-ways nested ANOVA for spatial variation and temporal variations. ns = $p > 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.

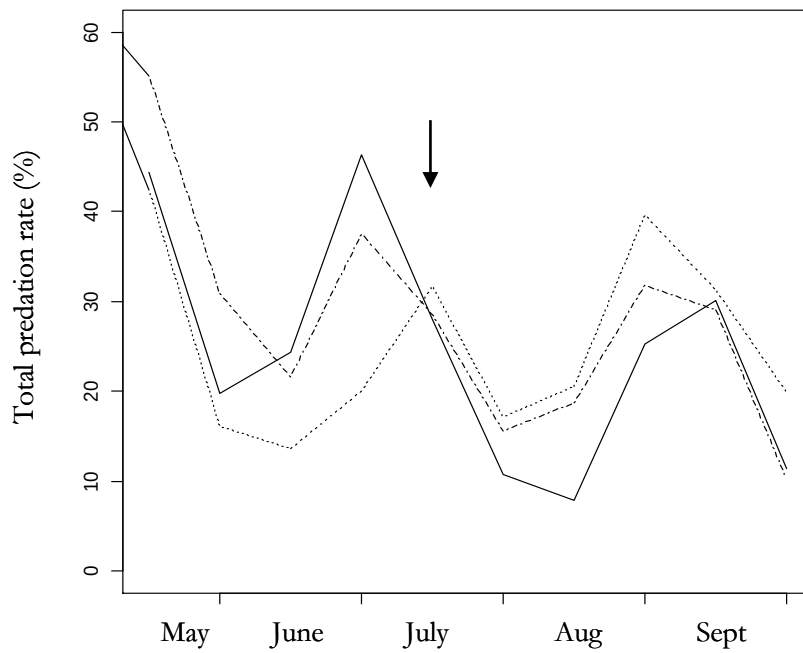


Figure 1: Temporal dynamics of total predation.

Total predation rates (mean of sum of the 5 weed species) in the 3 fields over 10 sessions (May to September). The three lines correspond to the three fields. The arrow stands for harvest date.

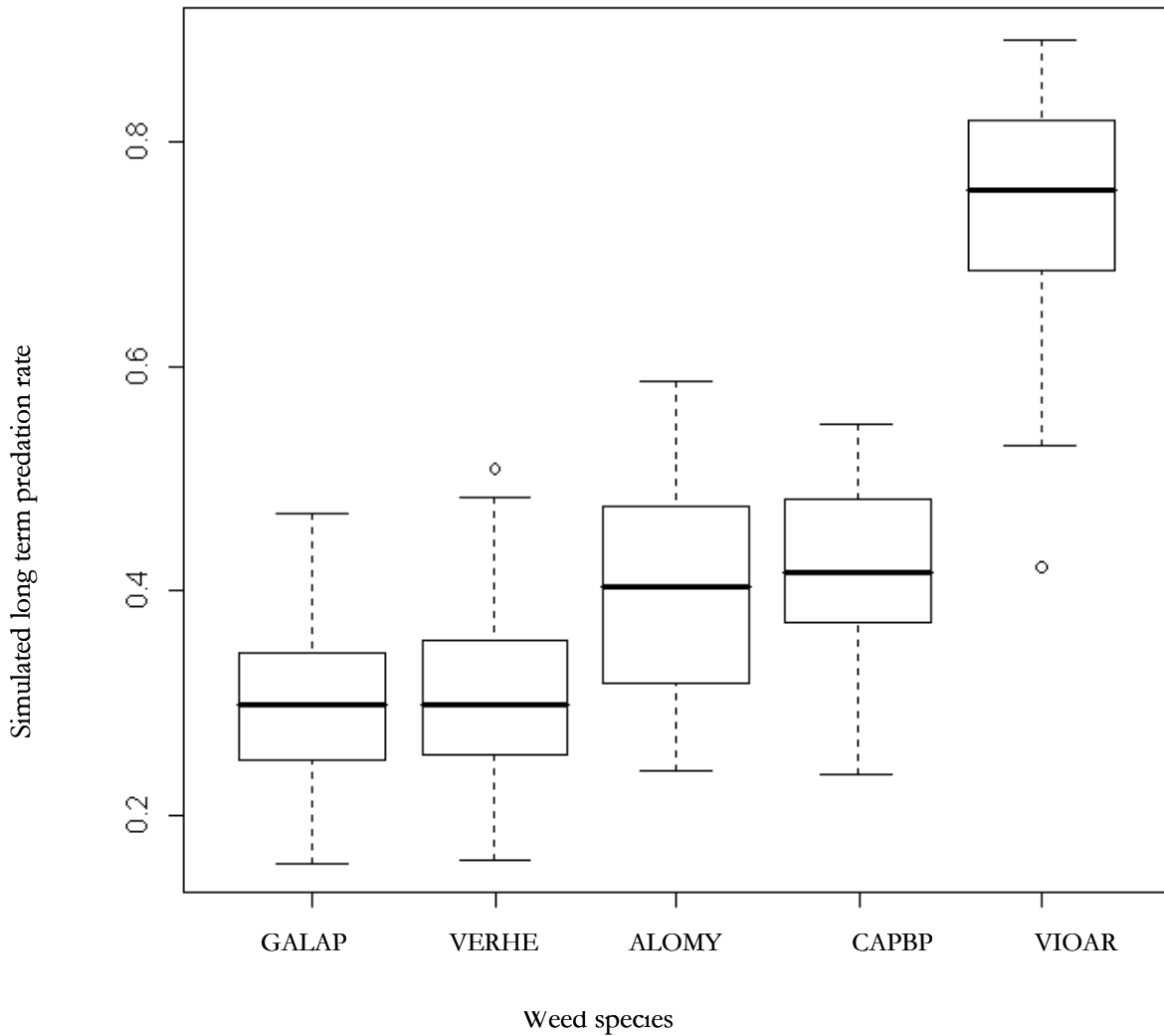


Figure 2: Simulated predation rates from Westerman *et al.* 2003 b) model for each weed species.

Long term (5 months) predation rates simulated from point estimates (1 week) of predation of each species. GALAP corresponds to *G.aparine*, VERHE to *V.bederaefolia*, ALOMY to *A.myosuroides*, CAPBP to *C.bursa-pastoris* and VIOAR to *V.arvensis*.

Manly Index

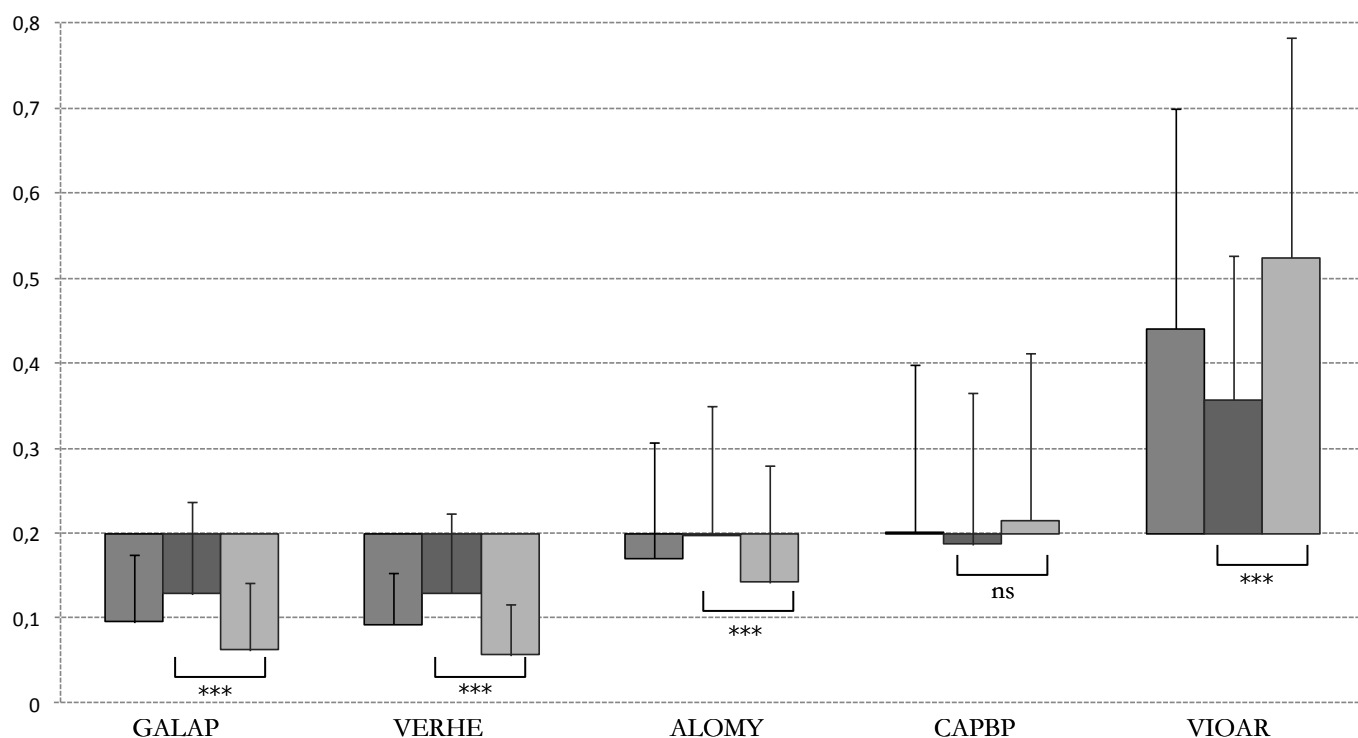


Figure 3: Changes of preferences for pre and post harvest periods

Manly indexes values and standard deviation for the five weed species averaged over three period: 1) total period ($n=360$); 2) pre harvest period ($n=180$); 3) post harvest period ($n=180$). GALAP corresponds to *G.aparine*, VERHE to *V.bederaefolia*, ALOMY to *A.myosuroides*, CAPBP to *C.bursa-pastoris* and VIOAR to *V.arvensis*.

A Wilcoxon test has been computed between the two series of values pre and post harvest. ns= non significant; *** corresponds to $p < 0.001$.

Figure legends

Figure 1: Temporal dynamics of total predation.

Total predation rates (mean of sum of the 5 weed species) in the 3 fields over 10 sessions (May to September). The three lines correspond to the three fields. The arrow stands for harvest date. The two horizontal lines correspond to the two thresholds that are used to assess key predation periods.

Figure 2: Simulated predation rates from Westerman *et al.* 2003 b) model for each weed species.

Long term (5 months) predation rates simulated from point estimates (1 week) of predation of each species. GALAP corresponds to *G.aparine*, VERHE to *V.bederaefolia*, ALOMY to *A.myosuroides*, CAPBP to *C.bursa-pastoris* and VIOAR to *V.arvensis*.

Figure 3: Changes of preferences for pre and post harvest periods

Manly indexes values and standard deviation for the five weed species averaged over three period: 1) total period ($n=360$); 2) pre harvest period ($n=180$); 3) post harvest period ($n=180$). GALAP corresponds to *G.aparine*, VERHE to *V.bederaefolia*, ALOMY to *A.myosuroides*, CAPBP to *C.bursa-pastoris* and VIOAR to *V.arvensis*.

A Wilcoxon test has been computed between the two series of values pre and post harvest. ns= non significant; *** corresponds to $p < 0.001$.

Points clefs

- 1) La **valeur moyenne** de la prédation indépendamment des échelles spatio-temporelles est de **26%**.
- 2) - Les **variations temporelles** observées sont **plus importantes** que les **variations spatiales**, ce qui est en accord avec les études précédentes
 - La **dynamique de prédation** est **constante** aux deux **échelles spatiales** (intra et inter champ) et comportent **3 pics** de prédation. Deux d'entre eux (le premier et le dernier) correspondent aux **périodes principales d'émergence** des prédateurs, et le restant est observé juste **avant la moisson**.
 - La prédation est globalement **plus importante** durant la période **pré-moisson**.
- 3) - Les **petites graines** ont été **préférées** aux grosses, ce qui est en accord avec le lien taille proie-taille prédateur déjà observé.
 - La prédation des **cinq espèces** suit la **même dynamique temporelle** de prédation et est **constante dans l'espace**.
 - Les **préférences** de prédation sont elles aussi **robustes dans le temps et dans l'espace** et sont **plus marquées** durant la période **post-récolte**
 - La **sélection des espèces** pourrait être en lien avec leur **disponibilité** sur la parcelle et donc le **degré de familiarité** entre l'espèce prédatrice et l'espèce prédatée.

Partie IV

Approche fonctionnelle de la prédation

Partie IV: Approche fonctionnelle de la prédation

Introduction

Après avoir caractérisé la prédation au champ et évalué les préférences de prédation et la variabilité spatio-temporelle, afin de mieux comprendre le fonctionnement du réseau trophique en jeu, il est important de caractériser les facteurs biotiques affectant la prédation, soient les communautés carabiques et adventices en place :

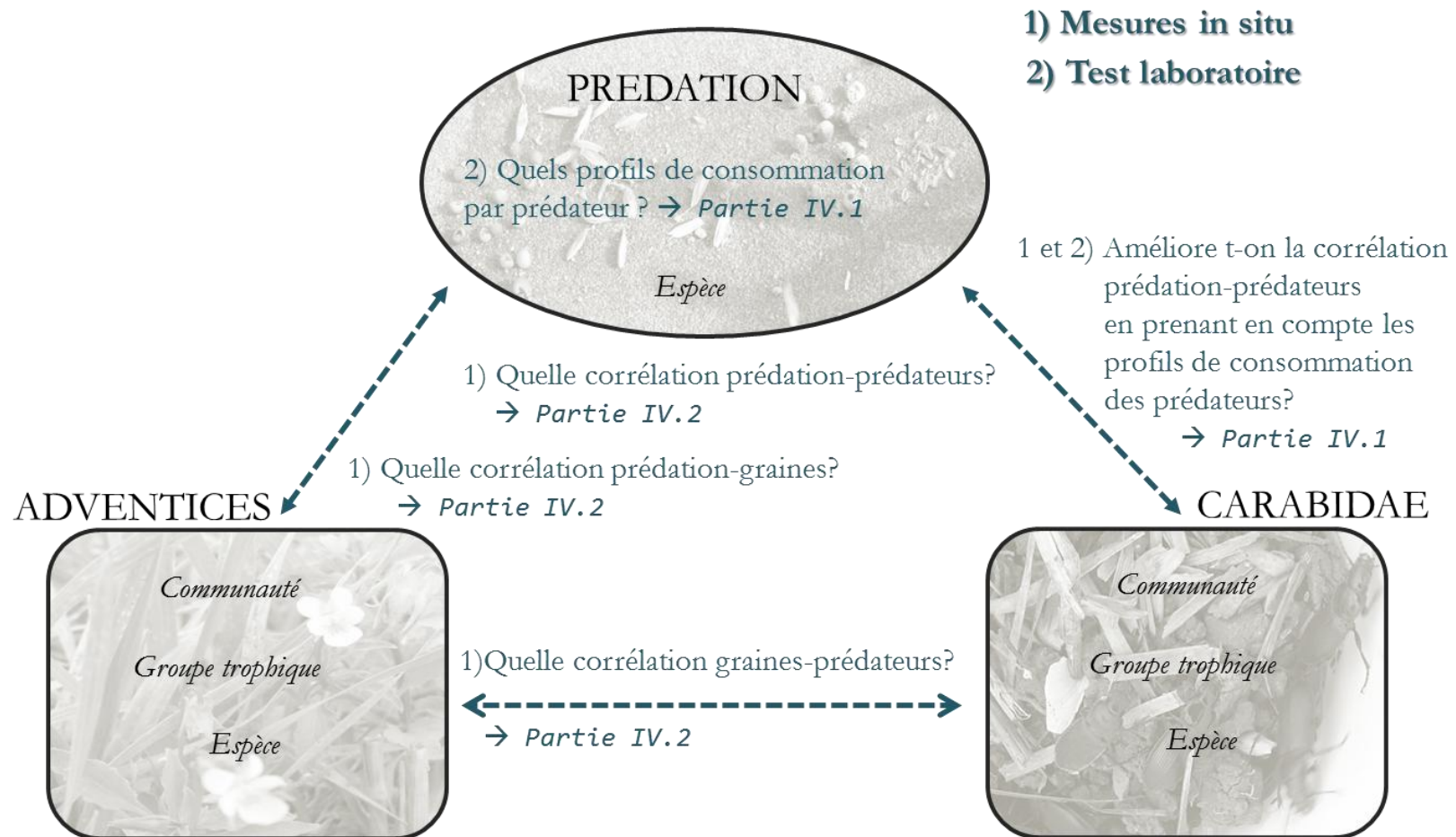
- ➔ *Quelle communauté de prédateurs en place ? Quelle répartition des guildes trophiques, des espèces ? Quelles variabilités spatio-temporelles de leurs activités-densités ? : Partie IV.1*
- Quels profils de prédation précis des principales espèces prédatrices ? Partie IV.1*
- ➔ *Quelle communauté d'adventices en place ? Quelle répartition des groupes fonctionnels, des espèces ? Quelles variabilités spatio-temporelles des abondances ? Partie IV.2*

Comment ces communautés en place permettent-elles de mieux comprendre le processus de prédation ?

- ➔ *Quelle corrélation prédateurs-prédation ? Partie IV.1*
- ➔ *Quelle corrélation proies-prédation ? Partie IV.2*
- ➔ *Quelles relations entre les composantes au sein du système trophique ? Peut-on mieux expliquer la prédation en prenant en compte à la fois l'activité densité des prédateurs et l'abondance de la ressource en graines disponibles ? Partie IV.2*

Ces questions seront étudiées à l'échelle de la communauté, du groupe fonctionnel et de l'espèce grâce à un dispositif de tests cafétéria pour déterminer les profils de consommation précis et à deux dispositifs de mesures in situ pour les autres problématiques.

(ii) Approche fonctionnelle: relier les acteurs de la prédation en prenant en compte les préférences de consommation des prédateurs → **Partie IV**



*IV.1: Can laboratory measures of carabid diet help improve
the prediction of weed seed predation in arable fields??*

--> *Article 4*

Cet article intitulé “*Can laboratory measures of carabid diet help improve the prediction of weed seed predation in arable fields?*” par **Aline BOURSAULT**, David BOHAN, Romuald CELLA, Aude TRICHARD et Sandrine PETIT est en voie de soumission à Agriculture, Ecosystems & Environment pour Octobre 2012.

Can laboratory measures of carabid diet help improve the prediction of weed seed predation in arable fields?

A.Boursault, D.Bohan, A.Trichard, and S.Petit

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

Corresponding author: Dr Sandrine Petit, INRA, UMR 1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France. Tel: (+33) 380693032; Fax: (+33)380693262; E-mail: sapetit@dijon.inra.fr

Word count = 5041 (including all tables, legends and references)

Summary

To date, building an understanding of the complexity of the mechanisms underlying weed seed predation has proved difficult. We know that carabid predators have different dietary preferences that have never been included in explanations of variations in weed seed predation. In this study, we conducted two field experiments to evaluate in-field predation of five standard weed species under different predators' community conditions to assess field preferences and variation in predation. With field-trapped carabids, we did cafeteria tests to determine the preferences of the main carabids species in our fields and to assess dietary differences at the feeding guild- and species-level. To determine if taking into account these preferences improved the correlation between predators and predation, we tested three different generalized linear regression models relating predation of the five weed species to: (i) raw predator number; and predator number weighted by the daily consumption rates of weed seed in the laboratory at the; (ii) predator feeding guild-; and, (iii) species-level. The field and laboratory results show that all carabids have the same overall preference for small seed species. Even though important variation exists between carabid species, a clear increase of seed consumption was observed from the carnivorous, through omnivorous to granivorous guild members. However, species exhibit strong laboratory preferences for different weed species. Including these dietary preferences of predators improves the relationship for one weed species, *V. arvensis*, in one of the two field experiments. The quality of the relationship between predation and activity density of predators appears to depend on the weed species and carabid community combination.

Keywords: agroecology, weed seed predation, diet, carabid beetles, food preferences, prey predator correlation, *Capsella bursa-pastoris*, *Viola arvensis*, *Harpalus* sp, *Pterostichus melanarius*

Introduction

Weed control is a considerable challenge for developing a sustainable approach to agriculture. The reliance on chemical management has had great environmental impact, notably on water quality (Flury, 1996) the efficiency of weed control, which has led to losses of biodiversity and the evolution of herbicide resistance (Mace et al., 2007; Dauer et al., 2009). Agroecology has brought a new perspective by proposing ecological mechanisms as the basis for identifying new management practices (Wezel et al. 2009). Among such mechanisms, biological regulation, through the regulation of 'pest' organisms by naturally occurring natural enemies, has raised considerable research interest (Altieri 1999). For arable weeds, the depletion of weed seeds by predators has been identified as a potentially important regulation mechanism (Westerman *et al.* 2003; Bohan,et al., 2011).

In temperate agroecosystems, carabid beetles have been shown to be key players involved in weed seed predation (Cromar *et al.* 1999, Westerman *et al.* 2003 b), Gallandt *et al.* 2005, Mauchline *et al.* 2005, Davis et al. 2011). Current knowledge about the network of trophic interactions that can emerge between weed and carabid communities in arable fields remains limited and while in some instances seed-eating carabid abundance has been positively related to seed predation level (Menalled et al.2007; O'Rourke et al. 2006) or depletion of the weed seed bank (Bohan,et al., 2011), other studies have failed to find evidence for such links (Davis & Raghu 2010; Gaines & Gratton 2010; Mauchline et al. 2005; Saska et al. 2008). This variability means that it remains difficult to predict effective weed seed predation rates from the carabid community composition observed within a given field.

One plausible explanation for the lack of a clear link between predator abundance and predation level in empirical field studies may lie in the assumption that all seed predators within the carabid community contribute equally to seed predation. Indeed, the diet of carabids is not well documented, and is even less understood with regard to plant material. Some classifications suggest that seed-eating carabids may be classified as omnivorous species or as granivorous species (Holland 2002), although there are inconsistencies as to the status of individual species among existing classifications. Diet range studies conducted in laboratories also suggest that the respective sizes of carabids and weed seeds may explain preference in the diet (Honek et al. 2007) and more recently, a large scale survey by Brooks et al. (2012) has detected signals of preferential associations (co-occurrence) between sub-groups of weeds (weed size, timing of seed shed) and sub-groups of carabids (trophic guild, body size, activity period). These findings would suggest

that linking carabid abundance to weed seed predation level may well require additional knowledge on the diet preferences of seed-eating carabids, a knowledge that could be translated into a functional value of individual carabid species for the weed seed predation process.

In this paper, we combine experimental field data on weed seed predation and carabid community structure, in two different experimental studies, with laboratory measurements of the diet of individual carabid species to fully explore the functional links between carabid groups and weed seed predation. Our aim is to compare the performance of three models for predicting weed seed predation level of the two predominant weed species in our fields using: (i) a classical model using seed-eating carabid abundance, alone; (ii) a model using the abundance of 2 trophic guilds, weighted by the mean consumption per trophic guild; and, (iii) a model using the abundance of individual species weighted by their specific weed seed consumption.

Material and Methods

Field experiments: linking the activity density of seed eaters to predation rates

2.1.1 Experimental design

We set up two experiments in fields of winter-wheat fields that encompassed distinct management regimes and landscape contexts, and that differed in timing during the season.

The first experiment was conducted after harvest (July 27th – Sept 28th 2009) on a conventionally managed farm (INRA Dijon –Epoisses farm; 47°20_N, 05°02_E) located within an area of intensive cereal growing on the Plaine de Saône. The experiment was set up in three 2-ha winter-wheat fields and within each field, twelve 2 m x 3 m plots were set up 10 m apart along a parallel line, 15 m from the field edge. We conducted 5 consecutive sessions of 7 days every other week. In total we collected 3 fields*12 plots*5 sessions = 180 measures of carabid abundance (1 trap) and weed seed predation (4 cards pooled).

The second experiment was conducted prior to harvest over five consecutive 7-day sessions from 26th April to 31st May 2010 in 28 winter-wheat fields scattered within a radius of 50 km of Dijon. Half of the fields were under a no-tillage, direct-sowing management regime and the other half under conventional management regime. The 28 fields were located on a plateau, with more diversified landscapes (permanent pastures, woodland areas) than in first experiment. In each field, a plot of 20 m x 10 cm was delimited between the rows of wheat, 50 m from the field edge.

Carabid communities and seed predation

Carabid activity-density was assessed by pitfall trapping using plastic cups of 8.5 cm diameter sheltered by a 14 cm diameter plastic roof. In the first experiment, the carabid data was collected using live trapping, with the traps filled with soil. In the second experiment, carabid data were for the summed of catches of the three traps. Total carabid catches per plot were summed per species and per trophic group (after Brooks et al. 2012).

Weed seed predation was estimated using a modification of the “seed cards” developed by Westerman et al. (2003 a). Sandpaper pieces (5.5 cm x 14 cm, grain size 80) were sprayed with repositionable glue (SADER) and randomly sprinkled with 100 seeds per card. Seed cards were fixed to the ground with nails and covered with a wire mesh cage (mesh size = 1.25 cm) to limit predation by vertebrates. Five weed species were used in experiment 1 and four in experiment 2. Predation rates were computed as

$$\text{Pred} = (1 - (N_{\text{test}} / N_{\text{control}})) * 100$$

where N_{test} is the mean number of seeds remaining on the 4 test cards of the plot and N_{control} the mean number of seeds remaining on the control cards located in the focal field.

We computed Manly's alpha preference index in order to take into account the selective behaviour of predators from the relative frequencies of weed species available (Chesson 1978, Roberts and Kilpatrick 2004).

$$\alpha_i = \frac{\ln(P_i)}{\sum_{i=1}^n \ln(P_i)} \text{ with } P_i \text{ being predation rate for the } i \text{ species.}$$

A non-selective behaviour would correspond here to a Manly's $\alpha = 1/5 = 0.2$ for the experiment 1 (five species being presented) and to a Manly's $\alpha = 1/4 = 0.25$ for the second experiment (four species being presented). Values above these thresholds suggest selecting feeding for the weed species whereas values below suggest that the weed is avoided in the diet.

Cafeteria tests: measuring the diet of individual carabid species

We selected ten weed species that were common in winter-wheat, in the region around Dijon, and varied in mean seed size (weight) from 0.1 mg to 8.9 mg. These were, per increasing seed weight: *Capsella bursa-pastoris* Medikus; *Senecio vulgaris* L.; *Taraxacum officinale* Weber; *Viola arvensis*, Murray; *Cirsium arvense* (L.) Scop.; *Alopecurus myosuroides* Hudson; *Fallopia convolvulus* (L.) Á.Löve; *Veronica hederaefolia*, L.; *Galium aparine* L.; and, *Fumaria officinalis* L.. Seeds were provided by Herbiseed ® (Twyford, Great Britain, www.herbiseed.com). The cafeteria consisted of a large Petri dish (diameter = 18 cm, depth = 4 cm), filled with 2 cm of clean, moist soil (after Honek et al. 2003). The soil was changed at the end of each test. Dishes were kept in a climatic chamber at 25 °C and natural photoperiod was adjusted all over the period of tests. Seeds were presented on small round trays (Ø 28 mm * 6 mm depth) filled with white plasticine (JOVI ®, Barcelona). There were 15 seeds per tray for large species (seed weight > 1mg) and 30 for small species (seed weight < 1mg) (Table 2). Ten trays were arranged in a ring around the edge of each dish, level with soil surface to ensure an easy access to seeds for predators.

Six locally common carabid species were tested from May to October 2009 and 2010. This included 5 species reported to be seed-eaters and one species reported to be carnivorous (*Anchomenus dorsalis* Pontoppidan) (Brooks et al. 2012). Among the seed-eaters, three were reported to be granivorous (*Harpalus rufipes* De Geer, *Harpalus affinis* Schrank and *Amara* sp. and two were reported to be omnivorous *Pterostichus melanarius* Illiger and *Poecilus cupreus* L. Species within the genus *Amara* were pooled, because of their low trapping frequency, and treated as a single ‘species’. Prior to testing, all carabids were kept for between 3 and 5 days in the dark in an insectarium, filled with moist soil, at 5°C in order to standardise their level of hunger. One randomly selected carabid individual was placed in the centre of each dish for 5 consecutive days and each day, consumed seeds were replaced in order to keep the number of seeds on offer constant.

Daily predation was summed over the five days and averaged to obtain standardised daily consumption rate and reducing hypothetical biases from dish adaptation (under consumption) or restricted area adaptation (hyper consumption of seeds after an under consumption period). By averaging standardized consumption of the n individual tested per species (Table 2), we obtained a daily predation per carabid taxa and per weed species labelled as LabPred.

Data analysis

To test differences in LabPred values between functional groups and species, a two-way, nested ANOVA (species within guilds) was used. We also computed a Manly ‘alpha index’ per weed species and carabid species. The Manly’s threshold value here is, $\alpha = 1/10 = 0.1$ (ten species presented in one dish).

The link between carabid activity density and predation rate was explored for each field experiment using generalised linear regression models with quasi-binomial link for proportional data. We took into account plot data where more than 1 carabid individual was trapped and transformed carabid variables as $\log_{10}(\text{predator activity-density} + 1)$. Three different models were developed:

Model 1 PR = f (activity density of seed eating carabids)

Model 2 PR = f ((activity density omnivorous * LabPred omnivorous) + (activity density granivorous * LabPred granivorous))

Model 3 PR = f ((activity density species 1 * LabPred species 1) + (activity density species 2 * LabPred species 2) +)

The goodness of fit of the models was scrutinized by checking the model standardized residuals for normality and evidence of systematic variation. The intercepts and regression coefficients were recorded. Models were then compared by using an F-test on the change in deviance between the models.

Results*3.1 Experimental field data*

In the first experiment, we collected 5447 carabids (11 species), mostly the omnivorous *Pterostichus melanarius* which represented 88% of the total catches. Granivorous species represented 10% of the catches and were mostly represented by *Harpalus rufipes* (Table 1).

Predation rates for *Viola arvensis* averaged 50% ($\pm 29\%$ (sd)) and for CAPB 24 % ($\pm 17\%$). *Viola arvensis* was selected for ($\alpha_{V.ARVENSIS} = 0.55$) while CAPB was not ($\alpha_{CAPB} = 0.22$).

Capsella bursa-pastoris predation could not be related to the activity density of carabids (Table 1, model 1). *Viola arvensis* predation was correlated with the activity density of granivorous carabids and within this guild with the activity density of *Harpalus rufipes*, but also with the omnivorous

and its main species; and therefore with the total seed eaters (Table 1, model 1). However, the amount of variation in *V.arvensis* predation rate explained by carabids was limited (from 6.9% for *H.rufipes* to 8.9% for total seed eaters).

Table 1 near here

In the second experiment, we collected a total of 3833 carabids belonging to 56 species. The carabid fauna was here dominated by carnivorous species (60.7% of catches), with half of them being *Anchomenus dorsalis*; and omnivorous species (36%) dominated by *Poecilus cupreus*. Granivorous species represented only 3.3% of total catches with a well-balanced occurrence of *Harpalus affinis*, *Harpalus rufipes* and *Amara sp.* (Table 1) Predation rate for *v.arvensis* was 26.0% ($\pm 26.8\%$) and for *C.bursa-pastoris* 38.6% ($\pm 25\%$). *C.bursa-pastoris* was selected for ($\alpha_{CAPB} = 0.73$) while *v.arvensis* was not ($\alpha_{VIOAR} = 0.21$).

CAPB predation rate was only correlated to the activity density of *H. rufipes* (Table 1, model 1). *V.arvensis* predation rate correlated well with the activity density of total seed eaters, as well as total granivores and with the two *Harpalus* species (Table 1, model 1). The amount of variation in predation rates explained by carabids reached 23% (*H. rufipes*).

3.2 Diet of individual carabid species

In terms of quantity, granivorous species ate more seeds per day than omnivores (Table 2) while the carnivore *A. dorsalis* rarely consumed any seeds (0,4 seed daily). Within the granivorous guild, *H. rufipes* consumed more seeds (26.35 seed.day⁻¹) than *H. affinis* (11.82 seed.day⁻¹) and *Amara sp.* (11.62 seed.day⁻¹) while within the omnivorous trophic guild, *P. cupreus* consumed more seeds (5.26 seed.day⁻¹) than *P. melanarius* (1.28 seed.day⁻¹) (Table 2).

In terms of seed choice, carabids tended to eat the smallest seeds (Table 2). For the smallest seeds, our results suggest clear diet differences within and between carabid trophic guilds (Table 3). Even though an important intraspecific variability was detected, each carabid species appear to have a specific diet with one or several weed species that are selected for (Table 2). The two *Harpalus* species show similarities in their food choices and a clear preference towards *V.arvensis* while *C.bursa-pastoris* was selected for by the two omnivorous *P. melanarius* and *P. cupreus* as well as by the granivorous *Amara sp.*

Table 2 near here

3.3 Integrating the diet of individual carabid species to predict weed seed predation

In the case of *C.bursa-pastoris*, model 1 was never significant and the integration of carabid diet in model 2 and model 3 did not improve the relationship between carabids and observed predation rates in experiment 1 and experiment 2 (Table 4). Conversely, model 1 was significant for *V.arvensis* in both experiments, i.e. the activity density of seed eaters alone was a significant predictor of predation rate. Weighting the activity density of carabids by their consumption improved prediction only in experiment 2 (Table 4).

Discussion

This study was aimed at evaluating the relationship between predator abundance and level of seed predation by integrating knowledge on the diet of predators most commonly found in our arable fields

The diet study performed in the laboratory was designed to assess the consumption pattern of individual carabid species when encountering a mixture of arable weed seed species, a situation our fieldwork suggests is likely to occur in arable conditions (Boursault unpublished data). Three points can be drawn out from this lab experiment. First; despite the wide range of carabid body size used in the test, weed seeds exceeding 2 mg in weight were clearly selected against, suggesting that weed regulation by carabids would only be relevant for small seeded weeds. We could not detect any clear correspondence between carabid body size and seed size, as has previously been reported by Honek (2007), but the number of weed and carabid species tested here was limited in order to increase our level of replication). Second; when only seed prey were available to carabids, species classified as omnivorous by Brooks et al. (2012) consumed a significantly lower number of seeds per day than granivorous carabids, in accordance with previous work (Honek, 2003; Tooley et al., 1999). The amount of seeds consumed by omnivores in this study should, however, be treated with caution as these predators had no access to alternative animal prey and consumption rates of omnivorous might be overestimated. Third; our results suggest that both omnivorous and granivorous carabids are generalist in their food choice as most small seeded species were consumed by all carabid species. Within this generalist behavior, however, each carabid species exhibited a set of preferred species (usually 2 or 3), which it selected for. If these cafeteria test results are predictive for the situation occurring in arable fields, they would suggest a trophic network linking weed communities and carabid

communities where strong and weak interactions coexist and where the potential regulation of an individual weed species is redundant with respect to the number of carabid species that will prey upon it.

Among the small seeded species, *V.arvensis* and *C.bursa-pastoris*, were clearly the most strongly selected for by most of the carabid species tested. This selection matches well with our field measurements of weed seed predation where either *V.arvensis* or *C.bursa-pastoris*, were preferentially consumed. It is also in accordance with predation rates observed in previous studies carried out in the region (Alignier et al., 2008; Meiss et al., 2010). Despite *V.arvensis* and *C.bursa-pastoris*, apparently sharing a similar status of ‘preferred species’, the performance of models linking predator abundance to seed predation levels in-field clearly differed for the two species. *V.arvensis* predation rate was strongly related to predator abundance in both experiments, i.e. in the spring as well as in the late summer. Some of the preferential associations between a carabid and a weed species detected in the lab (e.g. *Harpalus-V.arvensis* with alpha manly = 0.62) could be detected in the field data, e.g. the marked relationship between *V.arvensis* predation rate and the abundance of *Harpalus* species (Table 2). Integrating the daily consumption of *V.arvensis* per trophic guild (model 2) and per carabid species (model 3) significantly improved the prediction of observed predation rates in one of the experiment. As such, analyses performed on *V.arvensis* predation rates corroborate two of the tested expectations of this paper: (i) that considering the relative abundance at trophic guild and individual carabid species level should improve the prediction of observed predation rate from predator community data; and, (ii) that improvement may be expected when abundances are weighted by the relative consumption rates of the predators involved. Further laboratory experiments could be performed in order to evaluate the effect of alternative animal prey on omnivore consumption of weed seeds. Conversely, and despite the high predation rates observed for *C.bursa-pastoris* both in the lab and in the field, in-field *C.bursa-pastoris* predation rate could not be related to predator abundance, regardless of the predictor used to describe the predator community. This result was surprising to us; however, the lack of relationship between observed predation rate and predator abundance is not unusual in the literature (Davis & Raghu 2010; Gaines & Gratton 2010; Mauchline et al. 2005; Saska et al. 2008). For *C.bursa-pastoris*, a thorough analysis of functional links that neither considering trophic groups or individual carabid species nor integrating consumption rates in the analysis enabled us to detect a clear link between predation rate and predators.

Acknowledgment

The authors thank Jérôme Lutz, Chantal Ducourtieux and Cyrille Auguste for their precious technical help in field, the staff of the experimental farm Epoisses for their adjustments of farming practices to this experiment, Christian Muba and Romuald Cella for their help in lab testing and Jovi Company for their kind support in providing plasticine. The experiment was funded through the project ANR SYSTERRA ADVHERB (ANR-08-STRA-02) and Aline Boursault benefits from a studentship from the French ministry of Research.

References

- ALTIERI M.A. .**1999**. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.*,**74**, 19-31.
- BOHAN DA, BOURSAULT A, BROOKS D, PETTIT S .**2011**. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* **48**, 388-398
- BROOKS, D. R., STORKEY, J., CLARK, S. J., FIRBANK, L. G., PETTIT, 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
- CHESSON J .**1978**. Measuring Preference in Selective Predation. *Ecology* , **59**,2, 211-215
- CROMAR, H. E.; MURPHY, S. D. & SWANTON, C. J. **1999**. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds *Weed Science*, **47**, 184-194
- DAUER, J. T., LUSCHEI, E. C.; MORTENSEN, D. **2009**. A Effects of landscape composition on spread of an herbicide-resistant weed. , *Landscape Ecology* ,**24**, 735-747
- DAVIS AS & RAGHU S .**2010**. Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation *Weed Research* **50**, 402-412
- DAVIS AS, DEADLOW D, SCHUTTE BJ, WESTERMAN PR **2011**. Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates, *Methods in Ecology and Evolution*, **2**, 682-690
- FLURY M .**1996**. Experimental Evidence of Transport of Pesticides through Field Soils: A Review, *Journal of Environmental Quality*, **25**, 25-45.

- GAINES, H. R. & GRATTON, C. **2010**. Seed predation increases with ground beetle diversity in A Wisconsin (USA) potato agroecosystem, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137, 329– 336
- GALLANDT ER, MOLLOY T, LYNCH RP, DRUMMOND FA .**2005**. Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation. *Weed Science* 53, 69-76
- HOLLAND, J. M. (Ed.) **2002**, The agroecology of carabid beetles *Intercept Limited; Andover; UK*
- HONEK, A.; MARTINKOVA, Z. & JAROSIK, V. **2003**. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal Of Entomology*, 100, 531-544
- HONEK A, MARTINKOVA Z, SASKA P & PEKAR S . **2007**. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology* 8, 343-353
- MANLY, B. F. J., P. MILLER, AND L. M. COOK. **1972**. Analysis of a selective predation experiment. *American Naturalist* **106**, 719-736.
- MAUCHLINE AL, WATSON SJ, BROWN VK, FROUD-WILLIAMS RJ . **2005**. Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research* 45, 157-164
- MENALLED FD, SMITH RG, DAUER JT, FOX TB .**2007**. Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture Ecosystems and Environment* 118, 49-54
- O'ROURKE ME, HEGGENSTALLER AH, LIEBMAN M, RICE ME .**2006**. Post-dispersal weed seed predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agriculture Ecosystems and Environment* 116, 280-288
- ROBERTS JH, KILPATRICK JM .**2004**. Predator feeding preferences for a benthic stream fish: Effects of visible injected marks, *Journal of Freshwater Ecology*, 19, 4, 531-538
- SASKA P, VAN DER WERF W, DE VRIES E, WESTERMAN PR **2008** 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
- TOOLEY, J. A.; FROUD-WILLIAMS, R. J.; BOATMAN, N. D. & HOLLAND, J. M. **1999**. Laboratory studies of weed seed predation by carabid beetles ,*British Crop Protection Council*, 571-572

WEZEL, A., BELLON, S., DORE, T., FRANCIS, C., VALLOD, D., DAVID, C., **2009.**

Agroecology as a science, a movement and a practice. *A review. Agron. Sustain. Dev.* 29, 503–515

WESTERMAN PR, HOFMAN A, VET LEM, 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, 417-42

WESTERMAN PR, WES, JS, KROPFF MJ, VAN DER WERF W **.2003.** Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 40, 824-836

WESTERMAN PR, LIEBMAN M, MENALLED FD, HEGGENSTALLER AH, HARTZLER RG, DIXON PM **.2005.** Are many little hammers effective? - Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems. *Weed Science* 53, 382-392.

WESTERMAN PR, LIEBMAN M, HEGGENSTALLER AH, FORCELLA F **.2006.** Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation. *Weed Science* 54, 566-574.

Table 1:

		Carabids	<i>Capsella bursa-pastoris</i>				<i>Viola arvensis</i>			
		% catches	estimate	t value	Pr(> t)	% Var	estimate	t value	Pr(> t)	% Var
Total seed eaters	Exp 1	99,5	-0,07	-1,27	0,21	0,96	0,26	3,23	<0,01 **	8,89
	Exp 2	39,3	0,10	1,21	0,31	0,83	0,28	2,24	0,03 *	4,05
Total granivores	Exp 1	10,2	-0,10	-1,00	0,32	0,60	0,43	2,74	<0,01 **	6,88
	Exp 2	3,3	0,19	1,22	0,23	1,20	0,89	4,65	<0,001 ***	16,31
<i>Harpalus rufipes</i>	Exp 1	9,7	-0,10	-1,00	0,32	0,59	0,44	2,76	<0,01 **	6,94
	Exp 2	0,8	0,63	2,17	0,03 *	3,88	1,90	5,61	<0,001 ***	23,53
<i>Harpalus affinis</i>	Exp 1	0,2	0,13	0,19	0,85	0,02	1,60	1,13	0,26	1,88
	Exp 2	0,9	0,35	1,34	0,18	1,45	1,13	3,65	<0,001 ***	10,31
<i>Amara sp.</i>	Exp 1	0,3	-0,18	-0,39	0,69	0,09	-0,10	-0,14	0,89	0,00
	Exp 2	1,2	0,21	0,95	0,34	0,73	0,47	1,75	0,08	2,49
Total omnivores	Exp 1	89,3	-0,09	-1,50	0,13	1,33	0,24	3,06	<0,01 **	8,14
	Exp 2	36,0	0,07	0,76	0,45	0,47	0,15	1,24	0,22	1,29
<i>Pterostichus melanarius</i>	Exp 1	88,1	-0,68	-1,46	0,14	1,26	0,24	3,07	<0,01 **	8,20
	Exp 2	8,2	0,03	0,18	0,86	0,03	-0,03	-0,11	0,92	0,00
<i>Poecilus cupreus</i>	Exp 1	1,2	-0,17	-0,76	0,45	0,34	0,27	0,71	0,48	0,51
	Exp 2	32,0	-0,04	-0,48	0,63	0,19	0,16	1,48	0,14	1,80

Table 2: Lab tests results (daily consumption (mean and (SD))

	Seed weight (mg)	Carnivorous <i>A.dorsalis</i> size :5.8 to7.5 mm n = 47		Omnivorous <i>P.melanarius</i> 12 to 18 mm n = 31		<i>P.cupreus</i> 9 to 13 mm n = 48		Granivorous <i>Amara sp</i> 7 to 10 mm n = 27		<i>H.affinis</i> 9 to 12 mm n = 26		<i>H.rufipes</i> 10 to 16.7 mm n = 27	
		dc	alpha	dc	alpha	dc	alpha	dc	alpha	dc	alpha	dc	alpha
<i>Fumaria officinalis</i>	8,9	0,01 (0,04)	0,04 (0,17)	0,03 (0,07)	0,05 (0,19)	-	-	0,16 (0,53)	0,03 (0,07)	0,01 (0,05)	- (0,02)	0,02 (0,06)	-
<i>Galium aparine</i>	6,9	- (0,01)	0,01 (0,10)	0,03 (0,10)	0,02 (0,08)	-	-	0,01 (0,08)	0,02 (0,08)	0,03 (0,12)	- (0,01)	-	-
<i>Veronica hederæfolia</i>	4,0	-	-	0,03 (0,10)	0,03 (0,10)	0,01 (0,06)	0,01 (0,04)	0,01 (0,04)	0,01 (0,03)	0,01 (0,04)	- (0,01)	-	-
<i>Fallopia convolvulus</i>	3,2	- (0,03)	- (0,03)	-	-	-	-	0,2 (0,40)	0,20 (0,36)	0,01 (0,08)	- (0,01)	-	-
<i>Alopecurus myosuroides</i>	2,0	- (0,03)	0,02 (0,15)	0,06 (0,18)	0,06 (0,18)	0,05 (0,11)	0,08 (0,22)	0,02 (0,06)	0,01 (0,04)	0,12 (0,42)	0,02 (0,08)	0,40 (0,46)	0,02 (0,03)
<i>Cirsium arvense</i>	1,3	0,01 (0,04)	0,05 (0,21)	0,23 (0,1)	0,11 (0,22)	0,41 (0,1)	0,11 (0,19)	0,54 (1,22)	0,05 (0,17)	1,78 (1,54)	0,15 (0,13)	4,43 (3,46)	0,13 (0,12)
<i>Viola arvensis</i>	0,9	0,04 (0,12)	0,08 (0,26)	0,15 (0,24)	0,13 (0,25)	0,40 (0,62)	0,17 (0,28)	0,55 (1,31)	0,02 (0,041)	4,65 (3,13)	0,47 (0,33)	15,37 (6,06)	0,62 (0,17)
<i>Taraxacum officinale</i>	0,7	0,02 (0,07)	0,05 (0,20)	0,12 (0,26)	0,10 (0,21)	1,12 (3,04)	0,07 (0,16)	3,24 (4,31)	0,23 (0,30)	2,52 (2,90)	0,19 (0,23)	4,34 (2,89)	0,15 (0,12)
<i>Senecio vulgaris</i>	0,2	0,02 (0,06)	0,06 (0,22)	0,17 (0,33)	0,11 (0,19)	1,87 (3,83)	0,18 (0,24)	2,18 (4,77)	0,14 (0,19)	1,12 (2,35)	0,06 (0,10)	1,02 (1,28)	0,03 (0,03)
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0,1	0,29 (1,41)	0,19 (0,38)	0,46 (1,06)	0,20 (0,34)	1,40 (2,58)	0,28 (0,35)	4,71 (6,02)	0,30 (0,28)	1,57 (3,31)	0,09 (0,16)	0,77 (0,70)	0,05 (0,15)
Total		0,39		1,28		5,26		11,62		11,82		26,35	

The n values correspond to the number of individuals tested in lab cafeteria tests; dc corresponds to ‘daily consumption’, i.e, the averaged daily consumption of this species per the n individuals; and alpha corresponds to the Manly’alpha index.

Values <0.1 were not written.

Carabid sizes are extracted from the book “Coléoptères d’Europe; carabes, carabiques et dityques. Vol 1: Adephaga” Gaetan du Chatenet, NAP Editions, 2005.

Table 3: Differences of predation at different functional levels with two ways nested ANOVAs

	Feeding guild		Species	
	F value	p value	F value	p value
<i>Cirsium arvense</i>	44,74	< 0,001 ***	32,26	< 0,001 ***
<i>Viola arvensis</i>	161,8	< 0,001 ***	167	< 0,001 ***
<i>Taraxacum officinale</i>	30,11	< 0,001 ***	2,95	0,04 *
<i>Senecio vulgaris</i>	5,54	0,005 **	4,78	0,003 **
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	8,87	< 0,001 ***	9,42	<0,001 ***
Total	99,83	< 0,001 ***	25,08	<0,001 ***

Table 4

		<i>CAPB Capsella bursa pastoris</i>				<i>V.ARVENSIS Viola arvensis</i>			
		estimate	t value	Pr (> t)	% Var	estimate	t value	Pr (> t)	% Var
Exp 1	Model 1	-0,073	-1,27	0,21	0,96	0,26	3,23	0,001 **	8,87
	Model 2	-0,064	-1,11	0,27	0,73	0,25	3,19	0,001 **	8,49
	Model 3	-0,095	-1,4	0,16	1,16	0,21	3,05	0,002 **	7,82
Best fit model		F	ddf			F	ddf		
		Models 1-2	0,4849	1/214	ns	0,1333	1/112	ns	
		Models 1-3	0,4251	1/214	ns	1,06	1/112	ns	
Exp 2	Model 1	0,1	1,01	0,31	0,83	0,28	2,24	0,03 *	4,05
	Model 2	0,11	1,09	0,27	0,96	0,44	4	<0,001 ***	12,41
	Model 3	0,01	0,17	0,88	0,02	0,51	4,76	<0,001 ***	16,82
Best fit model		F	ddf			F	ddf		
		Models 1-2	0,893	1/214	ns	10,69	1/112	**	
		Models 2-3	1,577	1/214	ns	5,93	1/112	*	

IV.2: Etude du système trophique prédation-prédateurs-graines ?

--> Article 5

Cet article intitulé « Considering seed availability improves the predators-predation relationship in weed seed predation by carabid beetles » par **Aline BOURSAULT**, Davif BOHAN, Hugues BUSSET, et Sandrine PETIT est en préparation pour une soumission en décembre 2012. Le journal est encore à définir.

Considering seed availability improves the predator-predation relationship in weed seed predation by carabid beetles

Aline Boursault, David A. Bohan, Hugues Busset, and Sandrine Petit*

INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, 21000 Dijon, France.

* Corresponding author: Sandrine Petit: sapetit@diijon.inra.fr

Abstract

Although predation of weed seeds has recently become of great interest to agroecologists, the precise factors driving its variations remain largely unclear. The majority of studies have only considered predator activity density at community level, as a proxy for evaluating impact on weed communities. However, it might be expected that the availability of seed food resources for predators is critical for explaining predation. In order to test whether taking seed availability into account improves the predator-predation relationship, we set up an experiment during the activity period of predators to measure simultaneously seed abundance on the soil surface, carabid activity density and seed predation, in three fields of winter wheat. Five weed species, of contrasted seed size, were exposed to seed predators on seed cards to assess predation rates. The dynamics of the three variables were studied and correlations evaluated at different scale of considering predators. We found that amalgamating predators into a community did not seem to improve model fit; correlations were strongest at the species level. Although seed predators and seed resources show high spatio-temporal variations, a consistent pattern of predation was found. Considering both seed availability and predator activity density are necessary to explain and better understand weed seed predation by invertebrates.

Keywords: biological regulation, post-dispersal seed predation, granivory, agroecology, functional ecology, predator-dependant predation, ratio-dependant predation

1. INTRODUCTION

Interest in agroecology has recently grown, bringing new management concepts into agriculture. Amongst them, new ways of managing weeds appear through biological regulation by seed predators. It is assumed that the predation of seeds would lead to a decrease in seedlings, and consequently impact the survival and growth of weed communities. Selective feeding by the predators, with predators choosing their preferred food-seed species, gives advantage to non-preferred species, potentially leading to changes in the assemblage of communities (Tooley and Brust 2002). To date, little is understood about the impact of this predation on seed communities. The first step towards the practical use of weed seed predation as biological regulation would be to understand the different factors causing variation in predation.

We know that weed seed predation is highly variable in space and time (Saska et al. 2008), and that this is affected by agricultural practices (Cardina et al. 1996; Baraibar et al. 2009; Davis & Liebman 2003), landscapes features (Gaines and Gratton 2010, Menalled et al. 2000, Booman et al. 2009) and the type of predators present (Navntoft et al. 2009; O'Rourke et al. 2006, Cromar et al. 1999). Within the invertebrate predator community, which appears to cause the major part of predation in temperate agrosystems (Cromar et al. 1999, Westerman et al. 2003; Mauchline et al. 2005), the composition of the community and the abundance of predators can vary greatly (Honek and Jarosik 2000; Saska et al. 2008). Variability is also caused by different selective feeding from the predators between feeding guilds with omnivorous and granivorous predators (Brooks et al. 2012) but also within feeding guilds, with different preferences for species (Honek et al. 2007; Boursault et al. in prep). The weed community is also very diverse and heterogeneous in terms of resources available in space and time in first hand (Fried et al. 2009, 2010) but also with the diversity of seeds: life span of seeds (Barralis et al. 1988), size, strength of seed coat or composition (Bioflor database, Kühn et al., 2004). All these factors interact, and this leads to the variable predation rates observed in the field.

Treating weed seed predators as a standard prey-predator system, the first relationship to study would be to clarify the predation link between weed seed prey and predators (Arditi and Ginzburg 2012). Over the last ten years, ten studies have published field observations of invertebrate predator activity density together with weed seed predation rates (Table 1).

Table 1 near here

From these papers, both the intensity and the nature of the correlation are not clear. Indeed, two of them consider the two variables separately (Navntoft et al. 2009 et O'Rourke et al. 2006); two indicate significant correlations without mentioning the direction (Shuler et al. 2008, Menalled 2007); two more demonstrate no significant relationships (Saska et al. 2008; Mauchline et al. 2005); one finds a neutral relationship (Baraibar et al. 2011) while four studies (two at community level and two at species level) show positive relationships (Table 1).

Fewer papers have studied the seed availability-predation relationship (Table 1). Measurement of the seed prey available to predators is difficult to make in field, and consequently seed rain has been considered a proxy of the quantity of resources available. Making conclusions about these relationships is therefore not easy. Of the available studies, one paper does not examine the two variables in combination (Westerman et al. 2011); two find non-significant relationships (Davis et al. 2011; Marino et al. 2005) and two a negative relationship against three positive ones (Table 1).

In effect, all these studies have considered the predator and prey separately. Only one has explored the relation between prey and predators. Using a large-scale experiment, Bohan et al. (2011) highlighted a positive relationship between carabid predators and seed rain, and a negative one between the same predators and seed bank change. However, no studies have confronted predators (carabids), prey (weed seeds) and their interaction (weed seed predation) simultaneously.

In this paper, we set up a field experiment to measure weed seed predation of five different weed species, predators' activity density via carabid trapping and prey availability through direct surface soil vacuuming during the main activity period of carabids, in three winter wheat fields. Three different points will be detailed:

- (i) the study of spatio-temporal variability of the three variables (prey-predator-predation)
- (ii) an exploration of pair relationships to compare with literature (prey-predation, predator predation and prey-predators)
- (iii) a comparison of the three variables models to the two variable ones

Community, feeding guild and species level will be explored if consistent with the results.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Experimental design

The study was conducted on the experimental farm of INRA - Dijon -Epoisses (Côte d'Or, France; 47°20_N, 05°02_E) using a spatially-explicit nested design. We selected three 2-ha winter-sown wheat fields located at least 300 m apart. The 3 fields were sown between mid October and mid November 2008, and harvested on August the 3rd with no stubble-clearing. No pesticides were applied. Within each field, twelve 2 m x 3 m plots were set up 10 m apart along a parallel line, 15 m from the field edge (Figure 1). We conducted 10 7-day long sampling sessions every second week from mid-May to October 2009. Five sessions were conducted during the crop growing period (pre-harvest) and five sessions were conducted after crop harvest (post-harvest), considering that habitat of predators is highly affected by harvest.

Figure 1 near here

2.2. Predation measurements

We selected 5 weed species that occurred widely in the studied fields, namely *Alopecurus myosuroides* Huds. (black grass) (Code: ALOMY), *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (shepherd's purse) (CAPBP), *Galium aparine* L. (cleavers) (GALAP), *Veronica hederifolia* L. (ivy-leaved speedwell) (VERHE) and *Viola arvensis* Murray. (field pansy) (VIOAR). Seeds of these species differ in terms of seed weight (from 0.13g for *C.bursa-pastoris* to 8.34 for *G.aparine* (Bioflor database, Khün et al. 2004), a factor that is known to affect their consumption by carabids (Honek *et al.* 2007).

Seed cards (Westerman *et al.* 2003 b) were exposed at each corner of the plots (4 cards per plot) and were made of sandpaper pieces (5.5 cm x 14 cm, grain size 80) sprayed with repositionable glue (multi usage aerosol SADER) and 100 seeds attached per card. This amount is rather low compared to the natural seed availability in the studied fields (seed availability measurements showing seed densities averaging 1240 seed.plot⁻¹). Seeds of 2 years (2007 and 2008) were purchased from Herbiseed ® (Twyford, Great Britain, www.herbiseed.com). Seed cards were fixed to the ground and covered with vertebrate exclosure cage (width x length x height = 10 cm x 17.5 cm x 3.75 cm; mesh size = 1.25 cm). In order to assess accidental weed seed loss (due to wind, rain or non sufficient adhesive power of the glue), 8 seed cards were placed in each field within the 2nd and 9th plot,

covered with a total enclosure cages of 1 mm wire mesh ('control cards'). Overall, a total of 144 test cards (4 per plot x 12 plots x 3 fields) and 24 control cards (8 x 3 fields) were exposed to predators at each session.

We chose to position the five species on the same card (20 seeds of each species per card) as in arable fields the selected seeds can possibly co-occur and invertebrate predators are more likely to encounter a mixture of seeds than seeds of a single species. This design may lead to overestimate the consumption of the least preferred seeds but, in our view, matches more closely the natural situation. Species were randomly arranged on each card to avoid neighbourhood effects. After exposure, test and control cards were removed from the soil, gently put into envelopes and numbers of remaining seeds of each of the five weed species on the card and in the envelope were counted.

2.3. Predator trapping

In the centre of each plot, a pitfall trap made of a plastic cup of 8.5 cm of diameter was dug in the soil. Traps were covered by a plastic roof of a diameter greater than the trap (around 14 cm) and filled with a third of their volume of soil. The soil and the shadow from the roof were used to create more favourable habitat conditions for carabid survival than the trapping methods typically used (Holland. 2002), alive individuals being required for lab tests. Traps were open for 7 days one week over two and were collected twice per week during low activity periods and three times a week for high activity ones. Insects were kept at 5°C for some time to reduce their activity, sorted and counted per species. Individuals with problematic identification were killed and descriptors could be inspected under microscope.

2.4. Seed availability measurements

In order to assess the availability of seeds on the soil surface for predators, we collected soil surface samples for each field and each sampling session using a hand vacuum cleaner to remove the material at the soil surface of a 1m strip of an inter-row of each plot. Each strip was vacuumed for 30 seconds. The samples were washed to separate inorganic material from the organic material. The remaining sample was then sieved in five size ranges to improve the efficiency of microscope sorting: $4\text{ mm} > s > 1.5\text{ mm}$; $1.5\text{ mm} \geq s > 1.25\text{ mm}$; $1.25\text{ mm} \geq s > 1.0\text{ mm}$; $1.0\text{ mm} \geq s > 0.5\text{ mm}$; $0.5\text{ mm} \geq s > 0.25\text{ mm}$. All the samples were then examined twice under a binocular microscope to sort out the seeds. After examination of ten samples of the smallest size, this portion was left over regarding the very limited number of seeds in comparison to other portions. Seeds were identified to species, or to genus where identification proved problematic, and counted.

2.5. Data analysis

2.5.1. Quantifying weed seed predation

Total predation rate and predation rate of the 5 weed species was computed per plot and session as

$$\text{Pred} = (1 - (N_{\text{test}} / N_{\text{control}}) * 100)$$

where N_{test} is the mean number of seeds remaining on the 4 test cards of the plot and N_{control} the mean number of seeds remaining on the control cards located in the focal field.

2.5.2. Identifying predator community

Carabids were classed into three trophic guilds following the classification of Brooks *et al.* (2012): omnivorous with granivorous preferences (*Granivorous*), omnivorous with mixed diet (*Omnivorous*) and carnivorous (*Carnivorous*). The individuals were then summed per plot, field and time session.

2.5.3. Identifying resources availability

Invertebrates exhibiting seed preferences that depend on seed size, seed data were split into 3 variables: *total seed number* corresponding to the total number of seeds sorted out per field and per session; *small seed number*, relative to the number of seeds with a size $s \leq 1$ mm and susceptible to be preferred by predators (Honek *et al.* 2007); and *large seed number* relative to the number of seeds bigger than 1 mm.

2.5.4. Statistical analyses

An exploration of data was done to determine which transformations were needed to ensure normality. A $\log_{10}$ transformation improved the normal distributions of all the variables. The correlations between variables were tested using log-linear regressions using a generalised linear model (glm) assuming a quasibinomial distribution for predation values and a gaussian distribution for the seed availability values. Multiple regression models were built for different weed and carabid species adding field and harvest effects. The intensity of predation was considered through predation rates and the preferences through a ratio of species predation on the total predation of other species. Model comparisons were done using F tests. All statistical analysis were completed using R 2.12.0 (R Development Core Team).

3. RESULTS

3.1. Spatio-temporal variations

3.1.1. Spatio-temporal variations of predation

Total predation averaged 26% ($\pm 15.4\%$) per week over the 5 month study period (Figure 2). Abiotic losses were limited, averaging 10%. Predation was highly variable among the different sessions, but as a whole, the temporal pattern over the period was consistent among the three fields and the plots within each field (for more details, see Boursault and Petit in prep)

Figure 2 near here

Three clearly separated peaks in predation were observed (Figure 2). The first peak in May was the highest, with predation rates averaging 40 % to 55% for the three fields. The second peak occurred in June and July about 2 weeks before harvest. Harvest was followed by a period of low predation, overall less than 20 % of weekly predation. A third peak occurred in late September and lasted till the first half of October.

Predation rates differed for the five species. *V. arvensis* was the most eaten species ($50 \pm 27.5\%$ (mean $\pm$ SD)). A second group of species were consumed at an intermediary rate and included *C. bursa-pastoris* ($24 \pm 18.8\%$) and *A. myosuroides* ($23 \pm 27.5\%$). Finally, a third group of species were less consumed, composed of *G. aparine* ($17 \pm 20.8\%$) and *V. hederifolia* ($16 \pm 18.8\%$).

For the rest of the analysis, we will focus on total predation and on the two most consumed species, *V. arvensis* and *C. bursa-pastoris*.

3.1.2. Spatio-temporal variations of carabid beetles

5447 carabids from 11 species/taxa were collected. The omnivorous carabid, *Pterostichus melanarius*, represented 88% of the total catch. Granivorous species represented 10% of the catch, with *Harpalus rufipes* being the most frequently trapped species. The composition of the feeding guilds and species was similar for the three fields with a high predominance of omnivorous and a presence of granivorous species only on the second half of the test period (after harvest). However, there remained important differences between fields in terms of activity density, with maximums of around 250 individual.week⁻¹ in field 1, 850 individual.week⁻¹ in field 3 and 1150 individual.week⁻¹ in field 2.

Two clearly separated peaks of carabid activity density were apparent in the three fields. The first peak occurred in the April-May period and the second in the August-September period.

For the following analyses, we will focus on the total of seed predator activity density (i.e. granivorous + omnivorous, excluding carnivorous) and on the two most counted species, *P.melanarius* and *H.rufipes*.

3.1.3. Spatio-temporal variations of weed seeds

The dynamics of available seeds in field show a consistent pattern over the three fields with the important peak in mid-June/mid-July, occurring just before harvest. However, other smaller peaks appeared in some fields: 2 peaks for field 2 and 4 for field 3. The abundance of seeds varies in time and between fields with the maximum of seeds in field 2 being over 20 000 seed. week⁻¹, while it is only around 8000 seed.week⁻¹ in field 3 and 2500 seed. week⁻¹ for field 1.

The ratio between small and big seeds was also very variable in time and between fields.

For the following analyses, we will focus only on the small seed species, which our in-field observations have are the most frequently consumed seeds.

3.2. Pair correlation between predation, predators and seed availability

3.2.1. Predation-predators correlation

3.2.1.1. Considering the amount of predation

At the community level, there is no significant correlation between total predation and the total abundance of seed eaters, or any interactions (Table 2, 1.a.). At level of the individual species, the relationship between the most eaten species, *V.arvensis*, and the most abundant predator, *P.melanarius*, was significant and positive ($p=0.03$, Table 2, 1.b.). The relationship between *V.arvensis* and the most abundant granivorous species, *H.rufipes*, was not significant (Table 2, 1.c.). If we consider the second most eaten weed species, *C.bursa-pastoris*, the correlation is highly significant, but negative, with positive interactions with fields and harvest seem (Table 2, 1.d.).

Table 2 near here

3.2.1.2. Considering the preferences of predation

The predation of *V.arvensis* does not seem directly linked with most numerous predators. Indeed, no correlation is found with predators' abundance except through field and harvest interactions for *P.melanarius* (Table 2, 2.a.and b.). Conversely, highly significant and negative preference relationship is found for *C.bursa-pastoris* (Table 2, 2.c.).

3.2.2. Predation-seed availability correlation

Significant relationships are found between predation and small seed number, for the total amount of predation, as well as for predation by individual carabid species (Tables 2 and 3.). The amount of small seed available to predators is negatively linked with total predation and *V.arvensis* predation while positively correlated with *C.bursa-pastoris* predation. Field 3 seems to have a different pattern from the two other fields with significant interaction with amount of seeds present for the three tested relationships.

3.2.3. Predators-seed availability correlation

Total seed eaters and *P.melanarius* appear to be negatively correlated with the amount of small seeds available while no such relationship appears for *H.rufipes* (Table 2, 4.). No interaction between seeds, field or/and harvest has been recorded.

3.3. Does integrating seed availability improve the correlation predation-predators?

3.3.1. Considering the amount of predation

The negative relationship between total predation and small seed number remains when introducing the two explanatory variables. However, seed predators no longer appear in the relationships (Table 3 (i)). The same pattern occurs for the correlation between *V.arvensis*, *P.melanarius* and the number of small seeds. For the *H.rufipes* and *C.bursa-pastoris*, no effect of predators nor seed availability appear strongly enough to be significant.

However, the four models introducing seed availability explain all much better the variations of predation than by considering only the abundance of predators (Table 3, (i)).

Table 3 near here

3.3.2. Considering the preferences of predation

The same pattern happens for the study of preferences: predators' abundance and seed availability are not significant anymore, except the seed availability, through an interaction with harvest in the case of *C.bursa-pastoris*, *P.melanarius* and small seed number (Table 3, (ii)).

Similarly, the three models considering the couple seed availability and predators' abundance significantly improves the power of the model explaining predation (Table 3, (ii)).

4. DISCUSSION

In this experiment, we found that despite great variation in between fields there was a consistent and strong pattern of seed predation. Predation of small seed was greater than predation of big seeds, which is in accordance with the relationship found by Honek (2007) and our laboratory tests (Boursault *et al.* in prep). The carabid community had very low diversity and we believe that this predominance of more than 80% by only one species (*P.melanarius*) drives the results found in this experiment.

Measurements of seed availability show that the resource available for predators was highly variable during the predation period, but also between fields. Moreover, in contrast to what might be expected – that the most important period of seed provisioning would be through seeds falling on soil surface because of harvest-, we found the greatest quantity of seed resources was available just before harvest. A similar important peak of resources was also been measured by Westerman (2006). This heterogeneous pattern of seeds availability adds to the difficulty of studying seed resource and predator relationships. One way to discriminate some of the links within the system might be to consider smaller scales than the community. Indeed, the evidence here is that the community scale does not seem to be the most relevant one to study weed seed predation. Correlations using total predation and total seed eaters have little or no effect while stronger links are found at the species level, even though they are already excluding carnivorous. In Bohan *et al.* (2011), a similar result was found with higher significance for carabid species and groups of weeds for the correlation between predators' abundance and seed bank changes.

However, the seed species preferred in the laboratory (Boursault *et al.* in prep), do not correspond to the strongest model relationship found for the field. The strongest relationships in the laboratory were found between *V.arvensis*/*H.rufipes* and *C.bursa-pastoris*/*P.melanarius*. In the field, no model included *H.rufipes* was significant and the best relationship linked *V.arvensis* to *P.melanarius*, much more strongly than to *C.bursa-pastoris*. This discordance could be explained by the fact that *C.bursa-pastoris* was almost absent from the fields. If field exposure (history) determines what a carabid prefers, then the carabids would not be exposed to *C.bursa-pastoris* and not consume it (Powell 2011). Changes in behaviour between the laboratory and field, brought about by laboratory handling, might also explain the difference, alongside the relatively limited scale of the both studies. The low abundance and late presence of granivorous species such *H.rufipes* could explain why we could not identify them as important predation nor record some correlations with seed availability. This point

is reinforced by the fact that the strongest correlation appears between the most abundant predator and the most eaten species.

This strong positive relation between *V.arvensis* and *P.melanarius* would signify that weed seed predation would be a density dependant process, at least for these species predation which is in accordance with previous studies (Baraibar *et al.* 2011, Bohan *et al.* 2011). However, a contrasted relationship was found for *C.bursa-pastoris* in terms of amount of seed eaten, as well as in species preferences suggesting that this species is not preferred.

Across all the tested relationships, the availability of resources plays an important role in explaining predation. The negative relationship between the presence of seeds and total and *V.arvensis* amounts of predation could signify that the more predators find resources in their surroundings, the less they need to predate on seed cards.

For predation, predators are strongly linked with seed abundance, which explains an important amount of variation, at least for total seed eaters and the most counted species. This correlation is strongly negative. This finding could be used to argue in favour of the regulatory potential of seed predator by considering that the predators are responsible for a decrease in the abundance of seeds on soil surface; a result in accordance with the negative correlation between seed bank and predators in Bohan *et al.* (2011). Nevertheless, the pitfall trapping method introduces a difficulty in the analysis of this relationship by measuring an activity-density, and not a direct abundance. From this angle, we could also consider that the more resources available in the field, the less the predators need to forage to find food and the less they are susceptible to fall into the traps.

Integrating seed availability in addition to predator activity density in the analysis of weed seed predation seems to be a key factor in improving the efficiency of explaining variability of predation. With regard to the seven models tested, including seed resource data improved considerably the power of the models. However, little or no effect of predators and seeds appeared in these results. We can assume that considering the scale of the experiment and the numerous factors entering into account in this process, large scale experiments would be more susceptible to reflect such correlations. Moreover, we are considering here predators and seeds as separated variables, basing our approach on some density dependence relationship between predation and predators. However, the proportion of food per predator could be important to take into account and an analysis with a ratio-dependant focus could potentially highlight interesting results (Arditi and Ginzburg 2012).

5. CONCLUSION

This study highlights different points:

- Even though resources and predators are highly variable in space and time, as well as in quantity and quality, some consistent predation patterns can be found in similar farm context.
- Studying weed seed predation by invertebrates should be done at species or maybe functional group level, but considering communities seems to reduce the information.
- Considering predators and seed availability together to explain predation has a much higher power than by taking into account only predator activity density, even at species scale.
- Large scale and long term experiment should be done measuring predators, seed availability and predation in order to test whether weed seed predation responds to a predator or a ratio-dependance.

Acknowledgements

The authors thank Jérôme Lutz, Florence Strbik and Francois Dugue for their precious technical help, the staff of the experimental farm Epoisses for their adjustments of farming practices to this experiment. They also wish to express their gratitude to Emilie Cadet for her help in sorting the seeds and in their identification, and for her advices for the botanical nomenclature. The experiment was funded through the project ANR SYSTERRA ADVHERB (ANR-08-STRA-02) and Aline Boursault benefited from a studentship from the French ministry of Research. We thank Pavel Saska for his very interesting insights in the process of building the protocol.

6. REFERENCES

- Arditi R, & Ginzburg L.V. **2012**. How species interact; Altering the standard view on trophic ecology, Oxford University Press.
- Baraibar, B.; Westerman, P. R. & Recasens, J. **2009**. Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators *Journal Of Applied Ecology*, *46*, 380-387
- Baraibar, B.; Ledesma, R.; Royo-Esnal, A. et al. **2011**. Assessing yield losses caused by the harvester ant *Messor barbarus* (L.) in winter cereals , *Crop Protection*, *30*, 1144-1148
- Barralis G, Chadoeuf R & Lonchamp J .**1988**. Longévité des semences de mauvaises herbes annuelles dans un sol cultivé. *Weed Research* *28*, 407-418.
- Bohan D.A, Boursault A, Brooks D, and Petit S **2011**. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* *48*, 388-398
- Booman, G. C.; Laterra, P.; Comparatore, V. & Murillo, N. **2009**. Post-dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *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
- Cardina, J.; Norquay, H. M.; Stinner, B. R. & McCartney, D. A.**1996**. Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds *Weed Science*, *44*, 534-539
- Cromar, H. E.; Murphy, S. D. & Swanton, C. J. **1999**. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds *Weed Science*, *47*, 184-194
- Davis, A. & Liebman, M. **2003**. Cropping system effects on giant foxtail (*Setaria faberi*) demography: Green manure and tillage timing, *Weed Science*, *51*, 919-929
- Davis A.D & Raghu S. **2010**. Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation *Weed Research* *50*, 402-412

- Davis As, Deadlow D, Schutte Bj, Westerman PR **2011**. Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates, *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 682-690
- 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. **2010**. Spatial and temporal variation of weed communities of annual crops in France. *Acta Botanica Gallica*, 157, 183-192.
- Gaines, H. R. & Gratton, C. **2010**. Seed predation increases with ground beetle diversity in a Wisconsin (USA) potato agroecosystem, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137, 329 –336
- Gallandt, E. R. **2005**. Experimental substrate affects rate of seed removal in assays of invertebrate seed predation, *Weed Technology*, 19, 481-485
- Honek, A. & Jarosik, V. **2000**. The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera) *European journal of entomology*, 97, 517-525
- Honek, A.; Martinkova, Z. & Jarosik, V. **2003**. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal Of Entomology*, 100, 531-544
- Honek, A.; Martinkova, Z. & Saska, P. **2005**. Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed, *Journal Of Ecology*, 93, 345-352
- Honek, A.; Martinkova, Z.; Saska, P. & Pekar, S. **2007**. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic And Applied Ecology*, 8, 343-353
- Kühn, I., W. Durka et S. Klotz. **2004**. BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 10, 363-365.
- Marino, P. C.; Westerman, P. R.; Pinkert, C. & van der Werf, W. **2005**. Influence of seed density and aggregation on post-dispersal weed seed predation in cereal fields *Agriculture Ecosystems & Environment*, 106, 17-25
- 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

- 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, *Agriculture Ecosystems & Environment*, 77, 193-202
- 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 & Environment*, 118, 49-54
- Navntoft S, Wratten SD, Kristensen K, Esbjerg P. **2009**. Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biological Control*, 49, 11-16
- 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
- Powell A. **2011**. Predation and scavenging by the generalist predator *Pterostichus melanarius*. Thèse de doctorat. Cardiff University
- Saska P, van der Werf W, de Vries E, Westerman PR. **2008**. 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
- Shuler, R. E.; DiTommaso, A.; Losey, J. E. & Mohler, C. L. **2008**. Postdispersal weed seed predation is affected by experimental substrate. *Weed Science*, , 56, 889-895
- Tooley, J. & Brust, G. E. **2002**. Weed seed predation by carabid beetles. *Agroecology Of Carabid Beetles*, 215-229
- Westerman PR, Hofman A, Vet LEM, Van der Werf W. **2003**. Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeic weed seed predation in organic cereal fields. *Agriculture Ecosystems and Environment* 95, 417-42
- Westerman PR, Wes, JS, Kropff MJ, Van der Werf W. **2003**. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 40, 824-836

- Westerman, P.; Liebman, M.; Menalled, F. D.; Heggenstaller, A. H.; Hartzler, R. G. & Dixon, P. M. **2005**. Are many little hammers effective? - Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems, *Weed Science*, 53, 382-392
- Westerman P.R, Liebman M, Heggenstaller A.H, ,Forcella F. **2006**. Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation .*Weed Science* **54**, 566-574.
- Westerman, P. R.; Borza, J. K.; Andjelkovic, J.; Liebman, M. & Danielson, B. **2008**. Density dependent predation of weed seeds in maize fields. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1612-1620
- Westerman, P. R.; Luijendijk, C. D.; Wevers, J. D. A.; **2011**. Weed seed predation in a phenologically late crop, *Weed Research* , 51,157-164

Figure 1: Experimental design

WW = Winter Wheat; F1-F2-F3 = 3 experimental fields; P1 → P12 = 12 plots in the experimental area;

Cc1→Cc8 = 8 control cards; C1→ C4 = predation card under exclosure cage; P = pitfall trap; S = soil vacuuming area.

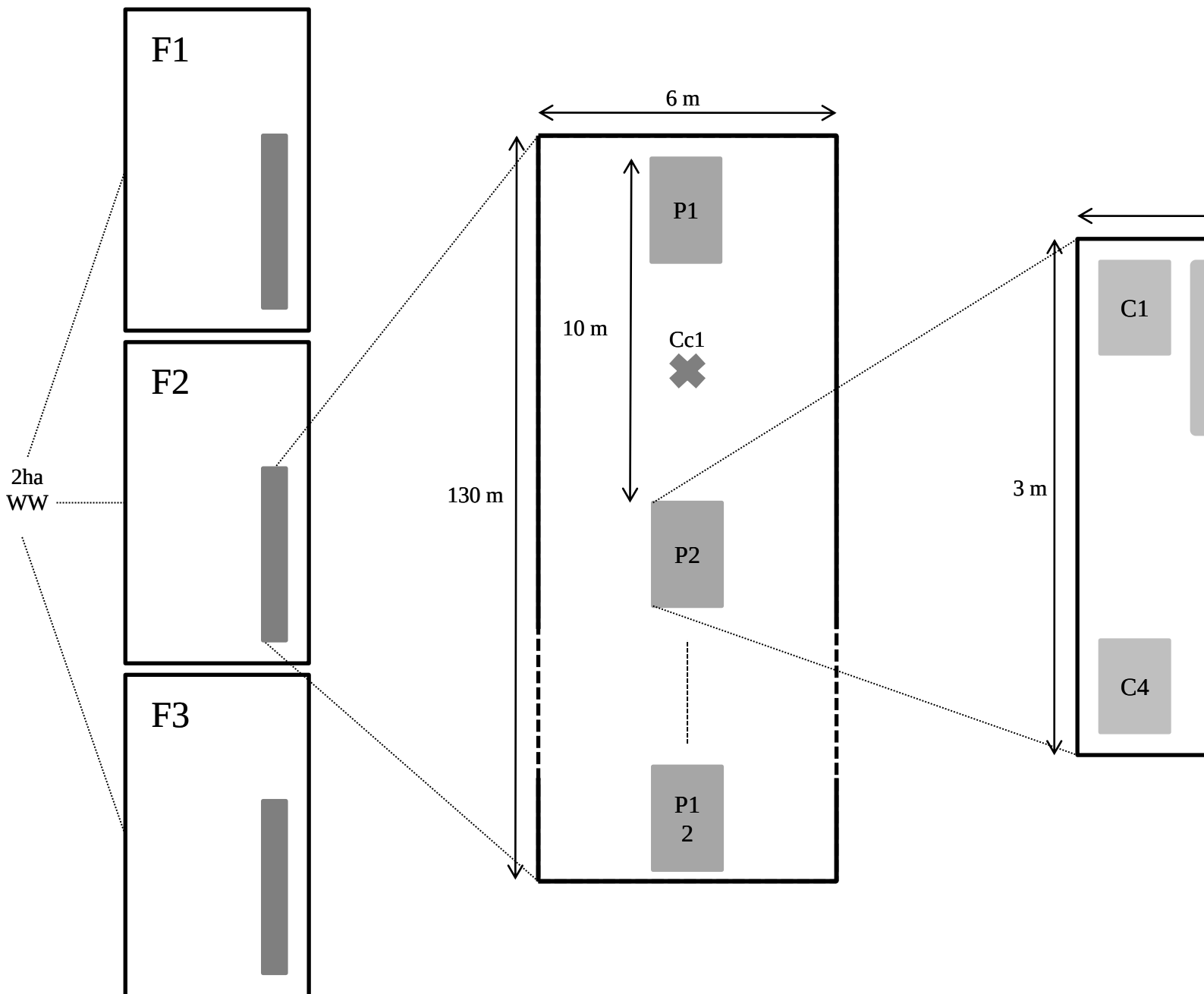
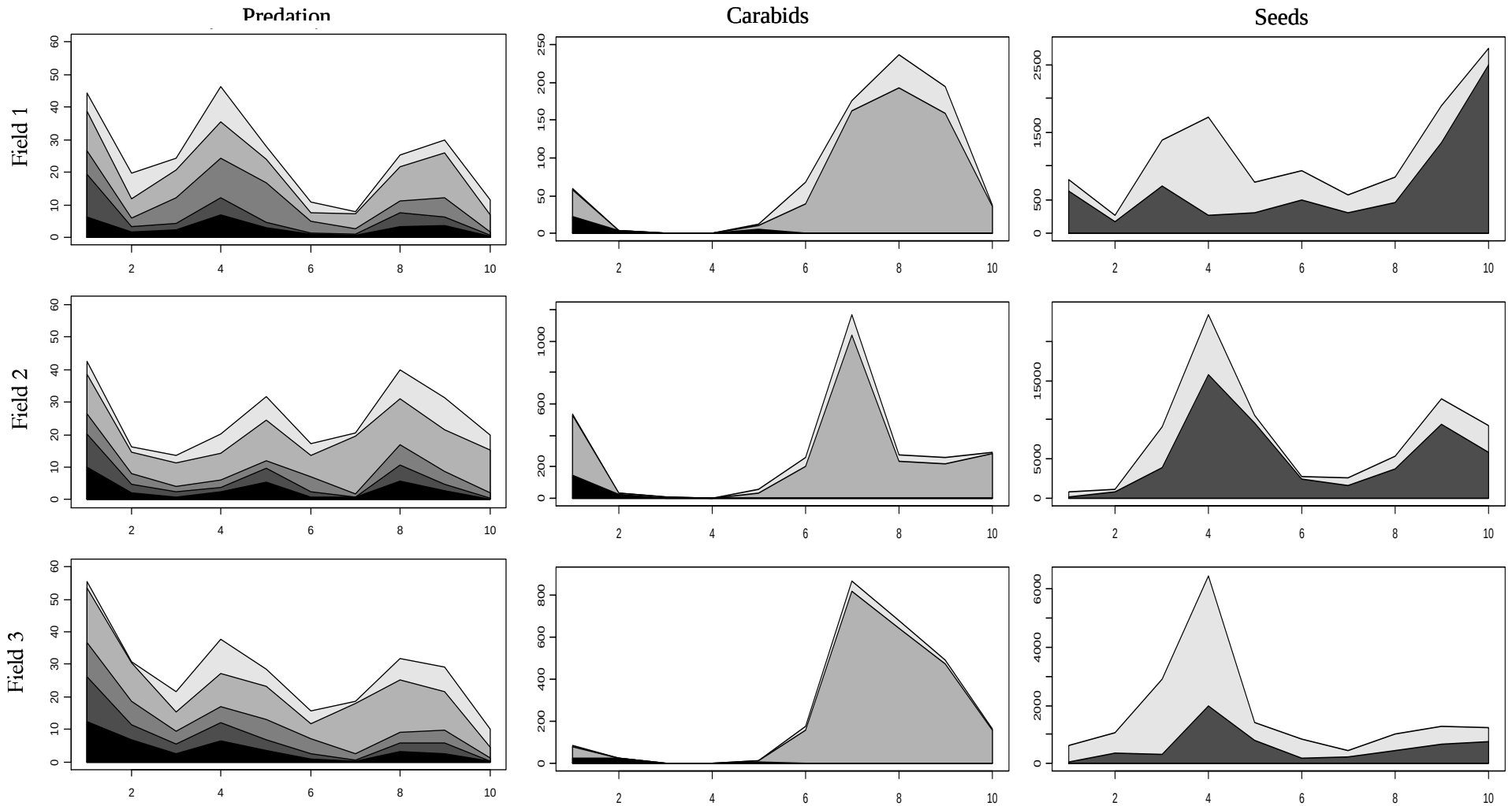


Figure 2: Spatio temporal variations of predation per species, feeding guild of predators and available seeds on soil per size.



Predation rates are in percentage, carabid counts in number of individuals and seed counts in number of seeds. The x-axis corresponds to the number of the sessions. The colour for the predation graph represent the different species, colour gradient corresponding to weight gradient (darker being heavier). For predators, the three colours represent the three trophic guilds, black=carnivorous, dark grey= omnivorous and light grey = granivorous. Black colour corresponds to seeds above 1mg and grey for seeds below.

Table 1: Literature studying weed seed predation and predators or seed availability data

			Predators	Predation	Seed availability
Davis <i>et al.</i>	2011	<i>Methods in Ecology and Evolution</i>			ns (seed rain)
Baraibar <i>et al.</i>	2011	<i>Crop protection</i>	0 (tot pred)		
Bohan <i>et al.</i>	2011	<i>Journal of Applied Ecology</i>	- (tot pred; omni; grani; <i>Pmel</i> , <i>Hruf</i>) + (tot pred; omni; grani; <i>Pmel</i> , <i>Hruf</i>)		seed bank seed rain
Westerman <i>et al.</i>	2011	<i>Weed Research</i>			not presented (seed rain)
Davis <i>et al.</i>	2010	<i>Weed Research</i>			- (seed rain)
Gaines <i>et al.</i>	2010	<i>Agriculture, Ecosystems and Environment</i>	+ (tot pred)		
Navntoft <i>et al.</i>	2009	<i>Biological control</i>			
Westerman <i>et al.</i>	2008	<i>Journal of Applied Ecology</i>			2+ ; 1- (seed addition on soil)
Shuler <i>et al.</i>	2008	<i>Weed Science</i>	* (<i>Pmel</i> , <i>Hruf</i>)		
Saska <i>et al.</i>	2008	<i>Bulletin Of Entomological Research</i>	ns (tot pred)		
Menalled <i>et al.</i>	2007	<i>Agriculture, Ecosystems and Environment</i>	* (tot pred)		
O'Rourke <i>et al.</i>	2006	<i>Agriculture, Ecosystems and Environment</i>	not presented		
Mauchline <i>et al.</i>	2005	<i>Weed Research</i>	ns (tot pred) ; + (<i>Harpalus</i> , <i>Amaru</i>)		
Marino <i>et al.</i>	2005	<i>Agriculture, Ecosystems and Environment</i>			ns (seed addition on soil)
Honek <i>et al.</i>	2005	<i>Journal of Ecology</i>			+ (seed dispersal)
Gallandt <i>et al.</i>	2005	<i>Weed Science</i>	+ (<i>Hruf</i>)		
Honek <i>et al.</i>	2003	<i>European Journal of Entomology</i>	+ (tot seed eaters)		

In this table, only the data with correlation study of field predation through predators and/or seed availability published from last ten years have been referenced. The signs, values, or non significant symbol (ns) correspond to the nature of the correlation between predators or seed availability and predation. Tot pred = total predators; omni = omnivorous carabid species; grani = granivorous carabid species; *Pmel* = *P.melanarius*; *H.ruf* = *H.rufipes*; tot seed eaters = total seed eaters. The quality in brackets in the last column corresponds to the nature of the seed availability variable.

Table 2: Couple correlations

		Full model			Predator effect		Seed effect		Field effect		Harvest effect		Interaction effect	
1. Predation-Predators: Quantity		r ²	F	Fitted terms in final model	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P
a. Total predation	tot seed eaters	0.22	F11,359 = 104,18 ***	-0.71F2 -1.27Harv +1.77F2.Harv	ns	ns	-	-	-5.03	<0.001 ***	-4.75	<0.001 ***	4.98	<0.001 ***
b. <i>V.arvensis</i>	<i>P.melanarius</i>	0.18	F11,359 = 78,70 ***	0.39Pmel -0.54F2 (1) -0.62F3 (2) -1.83Harv +2.15F2.Harv(a)+1.42F3.Harv (b)	2.25	0.03 *	-	-	(1) -2.64 (2) -2.33	0.009 ** 0.02 *	-4.81	<0.001 ***	(a) 4.39 (b) 2.96	<0.001 *** 0.003 **
c. <i>V.arvensis</i>	<i>H.rufipes</i>	0.14	F11,359 = 60,41 ***	-0.80Harv + 1.33F2.Harv	ns	ns	-	-	ns	ns	-2.15	0.03 **	2.94	0.003 **
d. <i>C.bursa-pastoris</i>	<i>P.melanarius</i>	0.12	F11,359 = 50.04 ***	-0.59Pmel +0.55F3 + 0.70Pmel.F2 (a) + 0.54Pmel.Harv (b)-1.14F3.Harv (c)	- 2.69	0.008 **	-	-	2.15	0.03 *	ns	ns	(a) 2.80 (b) 2.27 (c) -3.39	0.005 ** 0.02 * <0.001 ***
2. Predation-Predators : Preferences														
a. <i>V.arvensis</i>	<i>P.melanarius</i>	0.33	F11,359 = 175.40 ***	-0.22F3 -0.19Pmel.F2 (a) + 0.19Pmel.Harv (b) +0.80F3.Harv (c)	ns	ns	-	-	3.08	0.002 **	ns	ns	(a) -2.20 (b) 2.07 (c) 2.68	0.03 * 0.04 * 0.007 **
b. <i>V.arvensis</i>	<i>H.rufipes</i>	0.25	F11,359 = 122.89 ***	0.55Harv	ns	ns	-	-	ns	ns	3.12	0.002 **	ns	ns
c. <i>C.bursa-pastoris</i>	<i>P.melanarius</i>	0.17	F11,359 = 73.26 ***	-0.66Pmel + 0.58F2 (1) + 0.66F3 + 1.74Harv +0.51Pmel.F2 (a) + 0.66Pmel.F3 (b) -1.13F2.Harv (c) -1.52F3.Harv (d)	- 3.58	<0.001 ***	-	-	(1) 3.19 (2) 3.11	0.002 ** 0.002 **	6.13	<0.001 ***	(a) 2.54 (b) 2.26 (c) -3.20 (d) -4.17	0.01 * 0.02 * 0.001 ** <0.001 ***
3. Predation-Seed availability														
a. Total predation	small seed nb	0.24	F11,359 = 112.70 ***	-0.19SS -1.67F3 -2.78Harv +0.39SS.F3	-	-	-1.95	0.05 *	-2.99	0.003 **	-2.52	0.01 *	2.95	0.003 **
b. <i>V.arvensis</i>	small seed nb	0.18	F11,359 = 81.18 ***	-0.47SS -1.96F2 (1) -3.23F3 (2) +0.66SS.F3 (a) -4.56F2.Harv (b) -8.74F3.Harv(c)	-	-	-3.01	0.001 **	(1) -2.11 (2) -3.59	0.03 * <0.001 ***	ns	ns	(a) 3.16 (b) -2.42 (c) -3.60	0.002 ** 0.02 * <0.001 ***
c. <i>C.bursa-pastoris</i>	small seed nb	0.23	F11,359 = 110.53 ***	0.92SS +3.64F2 (1) +4.40F3 (2) -0.80SS.F2 (a) -0.81SS.F3 (b) +1.02SS.Harv (c)	-	-	6.33	<0.001 ***	(1) 4.05 (2) 5.25	<0.001 *** <0.001 ***	ns	ns	(a) -4.51 (b) -4.41 (c) 2.05	<0.001 *** <0.001 *** 0.04 *
4. Predators-Seed availability														
a. Total seed eaters	small seed nb	0.52	F11,359 = 391.66 ***	-0.72SS -2.58F3 +3.77Harv -7.12F3.Harv	-	-	-3.65	<0.001 ***	-2.23	0.02 *	1.98	0.05 *	-2.52	0.01 *
b. <i>P.melanarius</i>	small seed nb	0.56	F11,359 = 457.01 ***	-0.39SS +5.80Harv -7.02F3.Harv	-	-	-2.01	0.04 *	ns	ns	3.14	0.002 **	-2.56	0.01 *
c. <i>H.rufipes</i>	small seed nb	0.45	F11,359 = 297.53 ***	2.64Harv -6.07F3.Harv	-	-	ns	ns	ns	ns	2.37	0.02 *	-3.66	<0.001 ***

SS corresponds to small seed nb; Pmel to *P.melanarius*; Hruf to *H.rufipes*; F2 and F3 to Field n°2 and N°3; Harv to Harvest period; and the interaction between different terms is symbolized by a dot. ns marks non-significant values of correlation

Table 3: System correlations

	Predation	Predators	Seed av.	Full model			Predator effect		Seed effect		Field effect		Harvest effect		Interaction effect	
				r ²	F	Final fitted model	t	P	t	P	t	P	t	P	t	P
(i) Quantity	total predation	total seed eaters	sm seed nb	0.31	F11,359 = 164.04 ***	-0.64SS -3.21F2(1) -3.41F3(2) + 0.61SS.F3	ns	ns	-2.08	0.04 *	(1) -2.40 (2) -2.62	0.02 * 0.01 *	ns	ns	2.53	0.01 *
	comparison Model 1a				F1,359 = 46.39 ***											
	comparison Model 4a				F1,359 = 39.09 ***											
	<i>V.arvensis</i>	<i>P.melanarius</i>	sm seed nb	0.29	F11,359 = 145.88 ***	-3.67SS -14.18F2	ns	ns	-2.02	0.04 *	-1.99	0.05 *	ns	ns	ns	ns
	comparison Model 1b				F1,359 = 55.13 ***											
	comparison Model 4b				F1,359 = 52.76 ***											
	<i>V.arvensis</i>	<i>H.rufipes</i>	sm seed nb	0.25	F11,359 = 121.09 ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	comparison Model 1c				F1,359 = 51.95 ***											
	comparison Model 4c				F1,359 = 32.55 ***											
	<i>C.bursa-pastoris</i>	<i>P.melanarius</i>	sm seed nb	0.30	F11,359 = 153.76 ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	comparison Model 1d				F1,359 = 91.03 ***											
	comparison Model 4d				F1,359 = 33.05 ***											
(ii) Proportion	<i>V.arvensis</i>	<i>P.melanarius</i>	sm seed nb	0.44	F11,359 = 290.12 ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	comparison Model 1b				F1,359 = 76.14 ***											
	comparison Model 4b				F1,359 = 53.97 ***											
	<i>V.arvensis</i>	<i>H.rufipes</i>	sm seed nb	0.42	F11,359 = 251.52 ***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	comparison Model 1b				F1,359 = 96.45 ***											
	comparison Model 4b				F1,359 = 29.41 ***											
	<i>C.bursa-pastoris</i>	<i>P.melanarius</i>	sm seed nb	0.35	F11,359 = 197.78 ***	20.65Harv -4.83SS.Harv	ns	ns	ns	ns	ns	ns	2.30	0.02 *	-2.07	0.04 *
	comparison Model 1b				F1,359 = 103.19 ***											
	comparison Model 4b				F1,359 = 42.71 ***											

SS corresponds to small seed nb; Pmel to *P.melanarius*; Hruf to *H.rufipes*; F2 and F3 to Field n°2 and N°3; Harv to Harvest period; and the interaction between different terms is symbolized by a dot. ns marks non-significant values of correlation.

The models refer to Table 1 models

Points clefs

Caractérisation des communautés de prédateurs et de proies :

- Les principaux prédateurs locaux sont en majorité de omnivores avec une large prédominance de *Pterostichus melanarius*. Quelques espèces **granivores** sont présentes dont *Harpalus rufipes*, *Harpalus affinis* et des individus *Amara*.

Les espèces à **petites graines** sont en **minorité** relativement aux espèces à grosses graines, et ce, tout au long de la **saison d'activité** des prédateurs

- Les **dynamiques spatio-temporelles des prédateurs** sont **constantes** dans l'**espace** mais comportent **un seul pic** d'activité densité sur toute la période de test.

Les **dynamiques spatio-temporelles des graines** d'adventices sont quant à elles **extrêmement variables entre les champs** testés, comportant de **2 à 4 pics**.

➔ Malgré des composantes de la prédation très variables, on observe des variations de taux de prédation similaires.

- Les **profils de prédation** mettent en évidence les **guildes trophiques** mais aussi des **disparités de quantité** de graines consommées par jour et de **préférences au sein d'une même guildes**.

Des **préférences différentes marquées** sont observées **entre les espèces** en **laboratoire** mais n'ont **pas été retrouvées** sur le **terrain**, malgré une hiérarchisation des **préférences similaires**.

Approche fonctionnelle de la prédation :

- Il semble **important de considérer les prédateurs** non pas au niveau de la communauté mais au moins au niveau du groupe trophique des **prédateurs de graines**, si ce n'est à la **guilde trophique** ou à l'**espèce**.
- La prise en compte à la fois de l'**activité des prédateurs** et de la **ressource en graines disponible**, à l'échelle de l'**espèce** ou du **groupe trophique** permet **d'améliorer la prédiction** de la prédation.

Partie V

Quel impact de la prédation ?

Partie V: Approche gestion : quel impact de la prédation ?

Introduction

Par l'approche fonctionnelle, on a déterminé que la disponibilité en graines couplée aux prédateurs améliorerait la prédiction de la prédation. Cependant, pour de tels niveaux de prédation, quel impact sera ensuite observable sur les communautés adventices ?

- 1) *Simulation de la quantité de pertes perdues annuellement via la prédation par les carabiques.*

→ Partie V.I

- 2) *Mesure de l'impact de la prédation sur les émergences :* → Partie V.II

- 3) *Evaluation de l'impact de la prédation sur la banque de graines :* → Partie V.III

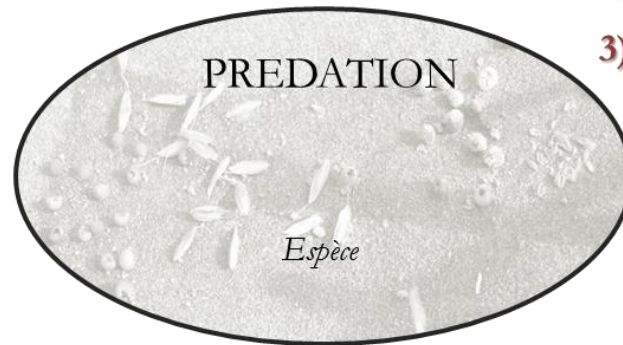
(ii) Approche gestion : Quel impact de la prédation sur les adventices? → *Partie V*

1) Simulation

2) Expérimentation terrain

3) Etude in situ à grande échelle

1) Quelle perte en graine annuelle due à la prédation? → *Partie V.1*



2) Quel impact de la prédation sur les émergences? → *Partie V.2*

ADVENTICES



CARABIDAE



3) Quelle corrélation prédateurs-banque de graines? → *Partie V.3*
3) Quelle corrélation prédateurs-banque de graines? → *Partie V.3*

V.1 : Quelle perte en graines annuelle due à la prédation ?

En utilisant le modèle construit par Westerman en 2003, puis testé par Davis en 2012, une perte annuelle en graines à partir des mesures ponctuelles effectuées lors de l'expérimentation in situ.

Le détail de cette partie figure dans l'article 3, partie III.

V.2 : Quel impact de la prédation sur les émergences ?

Afin de quantifier l'impact observable de la prédation sur les émergences de l'année, une expérimentation, présentée dans la partie II.3.2, a été mise en place du blé d'hiver.

Malheureusement, de forts orages ont inondés les parcelles, rendant le témoin ouvert aux prédateurs. Les résultats, sans valeur contrôle ne sont donc pas exploitables.

V.3: Quelle corrélation prédation-banque de graines ?

→ Article 6

Cet article intitulé « National-scale regulation of the weed seed bank by carabid predators » par David BOHAN, **Aline BOURSAULT**, Dave BROOKS et Sandrine PETIT est paru en 2011 dans *Journal Of Applied Ecology*.

National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators

David A. Bohan^{1,2*}, Aline Boursault², David R. Brooks¹ and Sandrine Petit²

¹Department of Plant and Invertebrate Ecology, Rothamsted Research, West Common, Harpenden AL5 2JQ, UK; ²INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon CEDEX, France

Summary

1. Assuring future food productivity and security will require that better use is made of pest regulation provided by naturally occurring ecological services. However, empirical evidence of large-scale regulatory effects that might be employed in agriculture is still relatively scarce.

2. Using data from 257 conventionally managed arable fields at the UK national scale, we examine whether changes in the long-term store of weed seed in the seedbank are consistent with regulation by seed predatory carabid beetles.

3. We test three expectations of a simple conceptual model for carabid seed predation. The relationships we estimate are consistent with the model and suggest that carabid predation of weed seeds shed onto the soil surface changes the amount of seed returned to the seedbank bringing about seed-bank change and regulation.

4. Granivorous and omnivorous carabids regulated seedbank abundance, with effects being observed on monocotyledon seedbank abundance, in all crops, and on total seedbank abundance, in spring maize and winter oilseed rape; effects that were robust across fields with differing pesticide management and between regions of the UK.

5. We found evidence of density dependence, with increasing amounts of seed rain leading to stronger regulation of the seedbank.

6. Our results also suggest that correlations between seed predators and seed rain abundance, which might be used to infer important effects of seed predators, do not provide sufficient evidence to indicate regulation of the weed seedbank.

7. *Synthesis and applications.* A major challenge for the future is to manage ecological, pest control services in place of current pesticides with little or no additional risk to productivity and food security. Our work shows that carabid seed predators have regulatory effects on the seedbank that appear general and robust across a range of current cropping and farm management situations at the national scale. Environmental Stewardship methods already exist across Europe to enhance carabid numbers in farmland. This means that carabid seed predators fit within a working framework that could be used to promote integrated pest management alongside or even in place of herbicides.

Key-words: carabid, Carabidae, ecosystem service, food security, granivore, omnivore, regulation, seed predation, seed rain, seedbank

Introduction

There is a critical need to assure future food security, and increasing emphasis will be placed on greater crop productivity while reducing environmental impact and the reliance on chemical use in modern agriculture (OECD-FAO 2008; Royal

Society 2009). One way of achieving this aim will be to make farmland biodiversity 'work harder' by identifying ecological processes that may be managed to deliver robust ecosystem services. Recent studies have put emphasis on ecosystem services provided in agro-ecosystems (Moonen & Barberi 2008; Macfadyen *et al.* 2009). After several decades of intensive use of chemicals in agriculture and landscape simplification, a key question that has emerged is whether the extent of biodiversity loss that has occurred in agro-ecosystems (Benton, Vickery &

*Correspondence author. E-mail: david.bohan@bbsrc.ac.uk, weed.dynamics@gmail.com

Wilson 2003) still allows ecosystem services to be delivered in intensive agricultural landscapes (Loreau, Mouquet & Gonzalez 2003; Tschamntke *et al.* 2005).

The regulation and control of pests that results from the activity of naturally present predators (natural enemies) is frequently cited as an important ecosystem service in arable agriculture (Losey & Vaughan 2006). To date, however, few natural enemy functions have been demonstrated to elicit regulation or apply with robustness and generality in real agro-ecosystems. Although mass release of natural enemies has been shown to work in closed systems, such as greenhouses, management of agro-ecosystems to enhance natural enemies rarely matches expectations (Gurr, Wratten & Altieri 2004).

Policy-driven changes in herbicide use may lead to increases in weed plant densities in arable fields, and reductions in crop productivity (Kim *et al.* 2002) and more generally the economic performance of agriculture. In the UK, in 2008 alone, 3 229 254 ha of cereal crops were treated with some 5 717 110 kg of herbicides (Garthwaite *et al.* 2010). The move away from chemical weed control will only be possible if ecological services are available and function well enough to substitute for these chemical inputs. For farmers to adopt these alternatives, it will be necessary to show that ecological processes could be employed to replace herbicides with little or no additional risk.

Carabid beetles have been studied as potential natural enemies of weeds, through predation of weed seeds by omnivorous and granivorous species (Tooley & Brust 2002; Westerman *et al.* 2003; Honek *et al.* 2007; Baraibar *et al.* 2009). It has been suggested that an annual seed loss of 25–50% may be enough to slow down weed population growth substantially (Firbank & Watkinson 1985), and predation rates observed in the field can exceed this level. Weed seed predation studies have shown that certain carabid species can aggregate to weed patches in the field (Holland, Perry & Winder 1999; Hough-Goldstein, VanGessel & Wilson 2004) and readily eat weed seeds under laboratory conditions (Honek, Martinkova & Jarosik 2003).

Although one might expect a positive relationship between seed predation rate and activity density of granivorous ground beetles in the field (Kromp 1999; Tooley & Brust 2002), field data are relatively scarce and the results are equivocal; some data show a relationship (Honek, Martinkova & Jarosik 2003; Honek, Martinkova & Saska 2005; Menalled *et al.* 2007), while other data sets indicate a lack of spatio-temporal correspondence (Mauchline *et al.* 2005; Saska *et al.* 2008). Ongoing, unpublished analyses of large-scale data sets suggest that the abundance of many granivorous and omnivorous carabid species are positively associated with weed seed abundance, while predominantly carnivorous species are not (D. R. Brooks, pers. comm.). It is not clear, however, whether these associations indicate that granivorous and omnivorous carabids can regulate weeds and represent an ecosystem service.

For seed predation by carabids to be considered an important ecosystem service, it would be necessary to show that the beetles are capable of regulating the long-term store of seed in the weed seedbank. It might be expected (Expectation 1) that regulation would be apparent as a negative relationship

between the change in the weed seedbank over 1 year and the abundance of carabids in that year, all other factors being equal. In our simple model, the seedbank changes as weed seed are shed as seed rain from plants and return to the soil. Some of this seed rain may be found (intercepted), at the soil surface, and eaten by seed predator carabids reducing the amount returned to the seedbank. If the interception rate is high and enough seeds are eaten, there will be a net decline in the seedbank over the year. This simple model suggests two subsidiary expectations that would be required for systematic changes in the weed seedbank to be attributable to regulation by carabid beetles; Expectation 2 that 'seedbank population density is positively related to seed rain abundance'; and Expectation 3 that, with successful interception, 'carabid abundance is positively related to seed rain'. Here, we test these three expectations for seedbank regulation using data on carabid, seedbank and seed rain counts collected in 257 fields of four crops located across regions of Great Britain (GB).

Materials and methods

EXPERIMENTAL DESIGN AND DATA

The count data for the weed seedbanks, seed rain and carabids comes from 66 spring-sown beet, 59 spring maize, 67 spring oilseed rape and 65 winter oilseed rape fields sampled as part of the farm scale evaluations (FSE) of genetically modified, herbicide-tolerant (GMHT) crops (Champion *et al.* 2003; Bohan *et al.* 2005). The fields were spread across the geographical regions (Fig. 1) and conditions under which these four crops are grown commercially across mainland UK and each field was sampled for one cropping year (Firbank *et al.* 2003) between 2000 and 2004. Fields ranged in size from 2.7 to 70.8 ha, with an average of 11 ha, 79.4% of which were assessed to have hedgerows. Only data from the conventionally managed treatments were used for the analyses presented in this study. Herbicide management was applied by the farmers at levels designed to achieve cost-effective weed control (Champion *et al.* 2003). Applications of herbicides varied between fields from 1 to 6 applications of either dicotyledon (broadleaved) or monocotyledon (grass) specific herbicides or broad-spectrum herbicides against all weeds. Fields also received up to five applications of insecticide (including seed treatments) that could directly affect the carabids.

The pitfall-trapping of soil-surface-active invertebrates employed the method described by Brooks *et al.* (2003). Six-centimetre-diameter pitfall traps were positioned at 2, 8 and 32 m from the crop edge along four transects. Trapping was conducted in the spring (April–May) and summer (June/July), and in the late summer (August) for the spring-sown crops and in the autumn (September/October), spring (April/May) and summer (June/July) for winter oilseed rape. Traps were opened for a 2-week period and then removed. The invertebrate taxa were identified and counted. Data were then pooled, by summation to give in each field a year-total estimate of the *pitfall count* of each carabid species, of total carabids and the carabid functional groups of Granivore and Omnivore (Luff 2002).

Seedbank samples were taken just prior to sowing in the experimental cropping year (*t*) and just prior to sowing in the following cropping year (*t* + 1), which hereafter are termed the 'initial' and 'follow-up' seedbanks, respectively. Seedbank abundance was estimated by taking soil cores (2 L at 15 cm depth) at 2 and 32 m sampling points along four transects running into the crop. Counting of

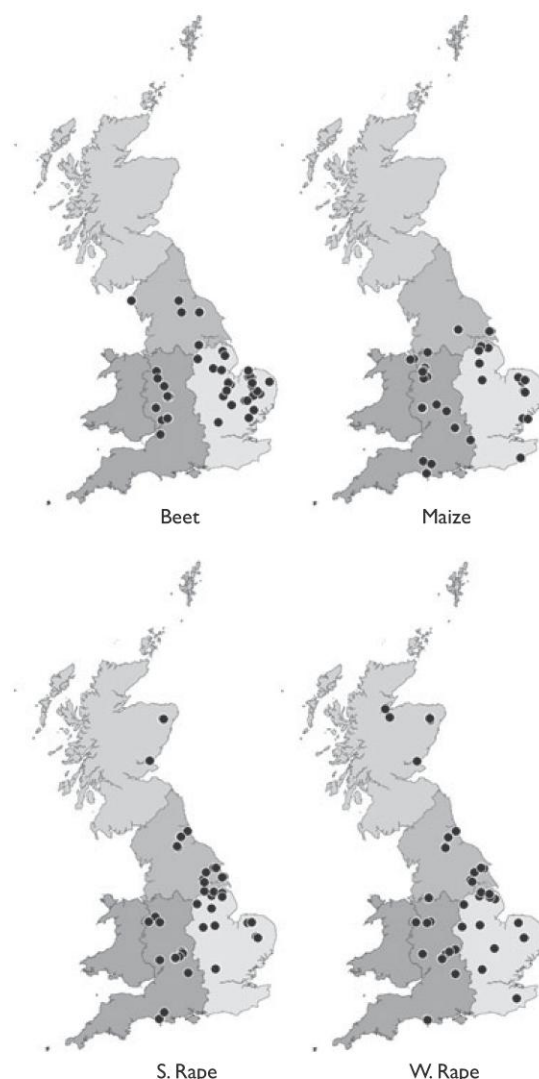


Fig. 1. Distribution of the 66 spring-sown beet, 59 spring maize, 67 spring oilseed rape and 65 winter oilseed rape fields sampled as part of the farm scale evaluations (FSE) of GMHT crops (Champion *et al.* 2003; Bohan *et al.* 2005). Field sites are marked by symbols (●) across four regions of GB (East, West, North and Scotland).

the germinated seeds in the seedbank sample was done at the species level for up to 18 weeks after sample preparation (Squire, Rodger & Wright 2000; Heard *et al.* 2003). The seedbank counts were then pooled, by summation, to give an estimate of the seedbank in each field (total weeds) as well as dicotyledon and monocotyledon counts to account for differential responses to herbicide management.

The return of weed seed to the seedbank (*seed rain*) was measured using four seed rain traps (0.1 m diameter) at two locations along four transects per field (Heard *et al.* 2003). The traps, which were designed to exclude carabid beetles and prevent seed predation within the trap, were emptied every 2 weeks between anthesis and crop harvest (Heard *et al.* 2003). All non-crop seeds were identified to species, and viable seeds were counted. Counts were then pooled, by summation,

to give a year-total estimate of the seed rain in each field (total weeds) as well as dicotyledon and monocotyledon counts.

Alongside the factor for the *crop* grown in each experimental field, the fields were assigned a factor, *year*, denoting the experimental year. Each site was also assigned a level of a factor (*zone*) for one of the six Environmental Zones of the ITE Land Classification of Great Britain (Bohan *et al.* 2005) to describe its fundamental environmental and geographical properties.

STATISTICAL ANALYSIS

Carabid species data were treated as follows. Where a particular carabid species had a zero count at 10 or fewer sites, these sites were retained and the carabid variable was transformed as $\log_{10}(\text{pitfall count} + 0.5)$. Conversely, where a particular species had zero counts at more than 10 sites, these zero count sites were removed from the analysis and the carabid variable was calculated as $\log_{10}(\text{pitfall count})$. Logarithms of the seedbank were calculated as $\log_{10}(\text{follow up} + 0.5)$ and $\log_{10}(\text{initial} + 0.5)$ for each of three seedbank change variables. Seed rain was transformed as $\log_{10}(\text{seed rain} + 0.5)$ for each of three seedbank change variables.

The expectations were tested using multiple linear or simple linear regression in GenStat (2008). Initial analysis of the data showed that there was no consistent pattern of significance for the co-variables of *zone* and *year*, or their interaction terms, and these were therefore excluded from all analyses. For Expectation 1 and 2, multiple linear regressions were performed for the follow-up seedbank against the initial seedbank, seed rain and carabid variables and the crop factor, for each combination of variables in turn. We tested Expectation 1 either by a significant main effect of carabid or significant carabid interaction terms, with negative coefficients indicating seedbank regulation. To test Expectation 2, significant, positive seed rain main effects or seed rain interactions would indicate that the change in seedbanks was at least in part driven by the amount of seed rain. For Expectation 3, simple linear regression of the carabid variables on each of the seed rain variables was carried out to test for positive seed rain or interaction effects. Discrimination between models was by standard partial *F*-tests on one degree of freedom (Perry 1982). The goodness-of-fit of the models was scrutinized by checking the standardized residuals for conformity to normality and evidence of systematic variation. It should be noted that only the main and interaction effects required to test the expectations are presented here. The relationships between the follow-up and initial seedbanks are not given.

Results

Full details of the abundance and diversity of carabids, the weed seedbank and seed rain sampled in the FSEs were presented by Heard *et al.* (2003), Brooks *et al.* (2003) and Bohan *et al.* (2005); all primary FSE papers are freely available on The Royal Society Publishing website.

CARABID COUNTS IN PITFALL TRAPS

A total of 374638 individuals of 126 species were identified in the pitfall traps. These carabid counts were spread unevenly between the spring-sown beet (42.4%), spring maize (19.8%), spring oilseed rape (25.4%) and winter oilseed rape (12.3%) crops. A total of 194333 of the carabids were *Pterostichus melanarius*, representing some 51.8% of the carabid total,

followed by *Pterostichus niger* (15 353) and *Poecilus cupreus* (9040) among the omnivores and *Harpalus rufipes* (14 853), *Calathus* spp. (8582) and *Amara* spp. (5431) among the granivores. Omnivores in the pitfall traps outnumbered granivores approximately in the ratio of 4:1.

THE SEEDBANK

A total of 38 402 seeds were sampled in the initial and 52 662 seeds in the follow-up seedbanks, representing some 201 taxa. The distribution of seeds in the initial seedbank was relatively evenly spread between the spring-sown beet (24.8%), spring maize (28.2%), spring oilseed rape (25.7%) and winter oilseed rape (21.3%) crops, possibly reflecting the mixed arable background of the fields. The ratio of monocotyledon to dicotyledon seed across the seedbank samples was approximately 3:2.

SEED SHED INTO SEED RAIN TRAPS

A year total of 5 08 777 seeds were shed into seed rain traps, and 211 taxa identified. This rain was highly uneven across the crops with spring-sown beet (6.8%) and spring maize (4.5%) having relatively low amounts, through spring oilseed rape (33.3%) to winter oilseed rape (55.4%) with the greatest amount. There was also a large difference in the relative amount of monocotyledon to dicotyledon seed shed which was approximately in the ratio of 1:6.

EXPECTATION 1. SEEDBANK POPULATION DENSITY IS NEGATIVELY RELATED TO CARABID ABUNDANCE

A significant Crop.Carabid interaction was found for total carabid abundance with the total seedbank (Table 1). The coefficients for spring maize and winter oilseed rape were significant and negative (Fig. 2a), while in spring beet and oilseed rape, the coefficients were not significantly different from 0. A significant negative coefficient was found for the total carabids on monocotyledon weeds across all crops (Fig. 2b). No effects of total carabids were observed for the dicotyledon weeds.

The omnivore functional group was found to have a significant Crop.Carabid interaction with the total seedbank (Table 1). This effect was limited to spring maize, where a significant negative coefficient was found (Table 1). A significant negative coefficient was found for the omnivore group on the monocotyledon seedbank across all crops (Table 1, Fig. 2c). No effect of the omnivore functional group was found on the dicotyledon seedbanks (Table 1). The granivorous carabid functional group was found to regulate the monocotyledon seedbank across crops (Table 1, Fig. 2d). No relationships were found between dicotyledon and total seedbank change and the Granivore functional group (Table 1).

We found a significant Crop.Carabid interaction for the omnivore, *P. melanarius*, and the total and monocotyledon follow-up seedbanks (Table 1), but no effect for the dicotyledon seedbanks (Table 1). In the total seedbank, a significant positive coefficient was found in beet and a negative coefficient

in maize alone (Fig. 2e), but for the monocotyledon seedbank, a negative coefficient was found across all crops (Fig. 2f). For both the total and monocotyledon seedbanks, significant negative Seed rain.Carabid interactions were found (Table 1). These suggest density-dependent responses of *P. melanarius* to seed rain amount, with the regulatory effect of the carabid increasing with increasing amounts of seed rain.

A significant Crop.Carabid interaction was found for the omnivore, *P. cupreus*, on the dicotyledon follow-up seedbanks, with significant negative coefficients being limited to winter oilseed rape. A significant main effect of the granivore, *H. rufipes*, was found on the monocotyledon seedbank, but all estimated coefficients were not significantly different from 0. We found no significant effects for any other carabid species, from either the omnivore or granivore functional groups.

EXPECTATION 2. SEEDBANK POPULATION DENSITY IS POSITIVELY RELATED TO SEED RAIN ABUNDANCE

Seedbank change was found to be positively related to the amount of seed rain, explaining a significant amount of variation in the dicotyledon, monocotyledon and total seedbanks (Table 1). No seed rain interactions were found.

EXPECTATION 3. CARABID ABUNDANCE IS POSITIVELY RELATED TO SEED RAIN

The total number of carabids was estimated to be related to dicotyledon and total seed rain, but not monocotyledon seed rain abundance (Table 2).

The abundance of the omnivore functional group was estimated to be related to dicotyledon, monocotyledon and total seed rain abundance (Table 2). The granivores were found to be related only to the rain of dicotyledon seeds (Table 2).

Significant relationships were found between the omnivorous carabids, *P. cupreus*, *P. melanarius* and *P. niger*, and all the seed rain groups (Table 2). The abundance of the granivore, *H. rufipes*, was found to be related to dicotyledon and total weed seed rain, but not monocotyledon rain abundance (Table 2). The abundance of granivorous *Amara* spp. was negatively related to all the seed rain groups (Table 2). No relationship was found for the granivorous, *Calathus* spp. Scrutiny of the model fits did not suggest that there was any systematic change in the standardized residual values with seed rain count.

Discussion

We find strong evidence for carabid seed predation regulating parts of the weed seedbank, and potentially providing an important ecosystem service in farmland. The change in the total weed seedbank, in spring maize and winter oilseed rape, and the monocotyledon seedbank, in all crops tested, was found to be negatively related to the abundance of carabids; responses were consistent with our expectations that carabids intercept and eat seeds that have fallen as seed rain onto the soil surface, and that seed surviving this predation returns to the

Table 1. Statistics of fit for the multiple linear regression relationships between the follow-up seedbank and initial seedbank, seed rain, crop and carabid count for Expectation 1 and 2. Here, the fit for the full model is presented, with the statistics and estimated coefficients for the seed rain and carabid main effects and interaction terms

Response variable (y)		Effects				$r^2_{(S)}$ %	$r^2_{(C)}$ %
Carabid explanatory variable (x)		Full model	Seed rain main effect (SE)	Carabid main effect (SE)	Interaction terms (SE)		
Follow-up seedbank ($\log_{10}(\text{follow-up} + 0.5)$)							
Carabid counts							
Total							
$\log_{10}(\text{Total Carabids} + 0.5)$		$F_{9,225} = 21.37^{***}$, $r^2 = 43.9\%$	$F_{1,225} = 54.46^{***}$; 0.171 (0.027)	ns	Cr:Ca $F_{3,225} = 2.96^*$; B 0.153 (0.101), M -0.399 (0.138), SR -0.211 (0.142), WR -0.290 (0.136)	13.04	2.50
$\log_{10}(\text{Omnivores} + 0.5)$		$F_{9,225} = 21.23^{***}$, $r^2 = 43.8\%$	$F_{1,225} = 54.29^{***}$; 0.169 (0.027)	ns	Cr:Ca $F_{3,225} = 2.64^*$; B 0.090 (0.088), M -0.274 (0.114), SR -0.079 (0.106), WR -0.185 (0.102)	13.04	2.25
$\log_{10}(\text{Granivores})$		$F_{2,232} = 88.24^{***}$, $r^2 = 42.7\%$	$F_{1,231} = 53.31^{***}$; 0.163 (0.022)	ns	ns	13.04	—
$\log_{10}(\text{Pocillus cupreus})$		$F_{2,232} = 88.24^{***}$, $r^2 = 42.7\%$	$F_{1,231} = 53.31^{***}$; 0.163 (0.022)	ns	ns	13.04	—
$\log_{10}(\text{Pterostichus melanarius} + 0.5)$		$F_{10,224} = 19.86^{***}$, $r^2 = 44.6\%$	$F_{1,224} = 55.14^{***}$; 0.316 (0.075)	ns	Sr:Ca $F_{1,224} = 3.90^*$; -0.066 (0.031) Cr:Ca $F_{3,224} = 2.64^*$; B 0.228 (0.105), M -0.234 (0.099), SR -0.053 (0.093), WR -0.136 (0.091)	13.04	3.27
$\log_{10}(\text{Pterostichus niger} + 0.5)$		$F_{2,232} = 88.24^{***}$, $r^2 = 42.7\%$	$F_{1,231} = 53.31^{***}$; 0.163 (0.022)	ns	ns	13.04	—
$\log_{10}(\text{Amara spp.})$		$F_{2,232} = 88.24^{***}$, $r^2 = 42.7\%$	$F_{1,231} = 53.31^{***}$; 0.163 (0.022)	ns	ns	13.04	—
$\log_{10}(\text{Calathus spp.})$		$F_{2,232} = 88.24^{***}$, $r^2 = 42.7\%$	$F_{1,231} = 53.31^{***}$; 0.163 (0.022)	ns	ns	13.04	—
$\log_{10}(\text{Harpalus rufipes})$		$F_{2,232} = 88.24^{***}$, $r^2 = 42.7\%$	$F_{1,231} = 53.31^{***}$; 0.163 (0.022)	ns	ns	13.04	—
Dicot							
$\log_{10}(\text{Total Carabids} + 0.5)$		$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.9\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$; 0.190 (0.025)	ns	ns	15.77	—
$\log_{10}(\text{Omnivores} + 0.5)$		$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.9\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$; 0.190 (0.025)	ns	ns	15.77	—
$\log_{10}(\text{Granivores})$		$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.9\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$; 0.190 (0.025)	ns	ns	15.77	—
$\log_{10}(\text{P. cupreus})$		$F_{9,128} = 8.94^{***}$, $r^2 = 34.3\%$	$F_{1,128} = 31.92^{***}$; 0.157 (0.040)	ns	Cr:Ca $F_{3,128} = 3.43^{**}$; B 0.041 (0.073), M -0.002 (0.122), SR 0.117 (0.114), WR -0.209 (0.098)	15.32	4.94
$\log_{10}(\text{P. melanarius} + 0.5)$		$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.9\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$; 0.190 (0.025)	ns	ns	15.77	—
$\log_{10}(\text{P. niger} + 0.5)$		$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.9\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$; 0.190 (0.025)	ns	ns	15.77	—

Table 1. Continued

Response variable (y)	Effects				
	Carabid explanatory variable (x)	Full model	Seed rain main effect (SE)	Carabid main effect (SE)	Interaction terms (SE)
r^2 (s) %	$\log_{10}(\text{Amaru spp.})$	$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.99\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$, $0.190 (0.025)$	ns	ns
	$\log_{10}(\text{Catalus spp.})$	$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.99\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$, $0.190 (0.025)$	ns	ns
	$\log_{10}(\text{H. rufipes})$	$F_{2,232} = 66.55^{***}$, $r^2 = 35.99\%$	$F_{1,232} = 57.56^{***}$, $0.190 (0.025)$	ns	ns
r^2 (c) %	Monocot				
	$\log_{10}(\text{Total Carabids} + 0.5)$	$F_{3,231} = 107.36^{***}$, $r^2 = 57.7\%$	$F_{1,231} = 22.17^{***}$, $0.113 (0.025)$	$F_{1,231} = 4.37^*$; $-0.123 (0.059)$	ns
	$\log_{10}(\text{Omnivores} + 0.5)$	$F_{3,231} = 107.82^{***}$, $r^2 = 57.8\%$	$F_{1,231} = 22.23^{***}$, $0.116 (0.025)$	$F_{1,231} = 4.96^*$; $-0.084 (0.038)$	ns
	$\log_{10}(\text{Granivores})$	$F_{3,219} = 104.57^{***}$, $r^2 = 58.3\%$	$F_{1,219} = 16.80^{***}$, $0.101 (0.024)$	$F_{1,219} = 4.44^*$; $-0.079 (0.038)$	ns
	$\log_{10}(\text{P. cupreus})$	$F_{8,226} = 48.62^{***}$, $r^2 = 61.9\%$	$F_{1,226} = 24.65^{***}$, $0.096 (0.026)$	ns	ns
	$\log_{10}(\text{P. melanarius} + 0.5)$	$F_{10,224} = 41.65^{***}$, $r^2 = 60.8\%$	$F_{1,224} = 25.68^{***}$, $0.281 (0.072)$	$F_{1,224} = 7.70^{**}$; $-0.004 (0.044)$	Sr.Ca $F_{1,224} = 6.83^{**}$; $-0.078 (0.030)$
	$\log_{10}(\text{P. niger} + 0.5)$	$F_{8,226} = 48.62^{***}$, $r^2 = 61.9\%$	$F_{1,226} = 24.65^{***}$, $0.096 (0.026)$	ns	ns
	$\log_{10}(\text{Amaru spp.})$	$F_{8,226} = 48.62^{***}$, $r^2 = 61.9\%$	$F_{1,226} = 24.65^{***}$, $0.096 (0.026)$	ns	ns
	$\log_{10}(\text{Catalus spp.})$	$F_{8,226} = 48.62^{***}$, $r^2 = 61.9\%$	$F_{1,226} = 24.65^{***}$, $0.096 (0.026)$	ns	ns
	$\log_{10}(\text{H. rufipes})$	$F_{10,183} = 40.57^{***}$, $r^2 = 65.0\%$	$F_{1,183} = 9.25^{**}$, $0.069 (0.028)$	$F_{1,183} = 6.02^*$; $-0.068 (0.038)$	ns

For the main effect of carabids, an F -value is presented with an associated probability value P (denoted ns $P > 0.05$, $*P \leq 0.05$, $**P \leq 0.01$ and $***P \leq 0.001$); alongside the estimated regression coefficient. For the Interaction terms, an F -value is presented with an associated probability value alongside regression coefficients for spring beet (B) and the differences in value for maize (M), rape (SR) and winter oilseed rape (WR), if appropriate; we find significant Seed rain, Carabid (Sr.Ca) and Crop, Carabid (Cr.Ca) interactions. The percentage of total variation explained by the seed rain main effect (r^2 (s)) and the carabid main effect and Interactions terms (r^2 (c)) is also presented.

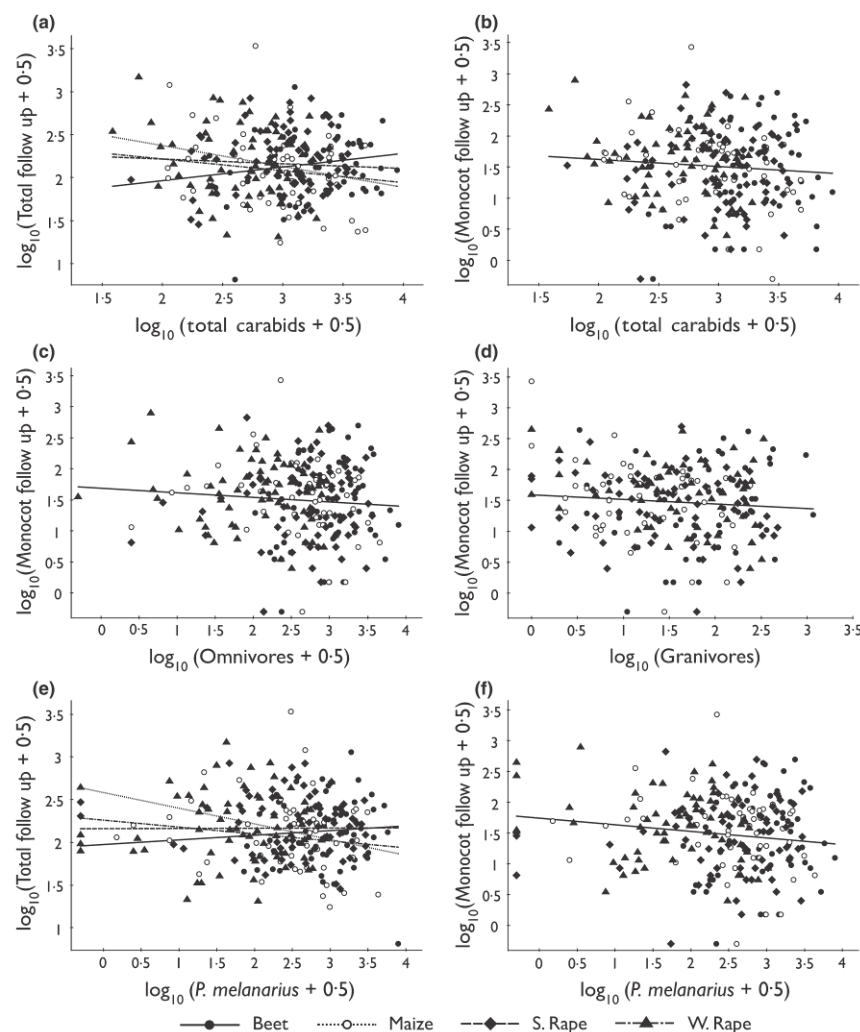


Fig. 2. Multiple linear regression model fits to test Expectation 1. The raw $\log_{10}(\text{follow-up} + 0.5)$ seedbank is plotted against $\log_{10}(\text{pitfall count} + 0.5)$ carabids in spring-sown beet ($\bullet$), spring maize ($\circ$), spring oilseed rape ($\blacklozenge$) and winter oilseed rape ($\triangle$) for: (a) the total follow-up seedbank against total carabids; (b) the monocotyledon follow-up seedbank against total carabids; (c) the monocotyledon follow-up against omnivorous carabids; (d) the monocotyledon seedbank against granivorous carabids; (e) total follow-up seedbank and *Pterostichus melanarius*; and (f) monocotyledon follow-up seedbank and *P. melanarius*. The best models, shown for each relationship, were either four individual lines for spring-sown beet (solid line), spring maize (long dashed line), spring oilseed rape (medium dashed line) and winter oilseed rape (short dashed line) or a single line through all four crops (solid line). Sample data points removed during model checking and scrutiny are included in the figures.

seedbank and mediates seedbank change. As expected, we found both granivores and omnivores had a role in regulating the seedbank, although species within these two functional groups, most notably the omnivore *P. niger* and the granivorous *Amara* spp., did not have significant effect. Only the omnivore *P. melanarius* convincingly caused seedbank regulation. This signal of seedbank regulation was detectable against this noise in 257 fields, spread across much of the UK, suggesting that our results are valid for a range of agricultural situations. Seed predation only explained a small amount of seedbank variation (0.8–5%), but this is of comparable magnitude to the

contribution of the seed rain; the main source of seed entering the seedbank. Compounded over cropping years (see Bohan *et al.* 2011 for long-term effects on the seedbank), the effect would be much greater and we believe that the seed regulation effects of carabids could be employed alongside or even in place of herbicides in optimised integrated pest-management approaches. In other cropping systems where perturbations due to management are different, we would expect a greater apparent influence of seed predation on seedbank change.

Differences in crop traits and management mean that dicotyledon crops, such as spring-sown beet, spring oilseed rape and

Table 2. Statistics of fit for the simple linear regression relationships between carabid count and seed rain and crop for Expectation 3. Here, the fit for the full model is presented with the statistics and estimated coefficients for the seed rain main effect and interaction terms

Response variable (y)		Effect of seed rain	
Seed rain explanatory variable (x)	Full model	Main effect (SE)	Interaction terms (SE)
Carabid counts			
$\log_{10}(\text{seed rain} + 0.5)$			
$\log_{10}(\text{Total Carabids} + 0.5)$			
Total	$F_{4,246} = 16.00^{***}, r^2 = 19.4\%$	$F_{1,246} = 0.60$ ns; 0.068 (0.034)	ns
Dicot	$F_{4,248} = 15.55^{***}, r^2 = 18.8\%$	$F_{1,248} = 0.17$ ns; 0.066 (0.033)	ns
Monocot	$F_{3,251} = 19.93^{***}, r^2 = 18.3\%$	ns	ns
$\log_{10}(\text{Omnivores} + 0.5)$			
Total	$F_{4,239} = 23.33^{***}, r^2 = 26.9\%$	$F_{1,239} = 1.92$ ns; 0.117 (0.046)	ns
Dicot	$F_{4,243} = 23.63^{***}, r^2 = 26.8\%$	$F_{1,243} = 2.09$ ns; 0.091 (0.045)	ns
Monocot	$F_{4,237} = 23.07^{***}, r^2 = 26.8\%$	$F_{1,237} = 0.02$ ns; 0.076 (0.034)	ns
$\log_{10}(\text{Granivores})$			
Total	$F_{3,240} = 5.46^{***}, r^2 = 5.2\%$	ns	ns
Dicot	$F_{4,236} = 4.60^{***}, r^2 = 5.7\%$	$F_{1,236} = 4.25^{*}$; 0.093 (0.054)	ns
Monocot	$F_{3,237} = 5.11^{**}, r^2 = 4.9\%$	ns	ns
$\log_{10}(\text{Poecilus cupreus})$			
Total	$F_{4,140} = 6.97^{***}, r^2 = 14.2\%$	$F_{1,140} = 6.97^{***}$; -0.034 (0.086)	ns
Dicot	$F_{4,140} = 6.96^{***}, r^2 = 14.2\%$	$F_{1,140} = 6.78^{**}$; -0.028 (0.084)	ns
Monocot	$F_{4,140} = 6.97^{***}, r^2 = 14.2\%$	$F_{1,140} = 5.24^{*}$; 0.024 (0.059)	ns
$\log_{10}(\text{P. melanarius} + 0.5)$			
Total	$F_{4,236} = 24.88^{***}, r^2 = 28.5\%$	$F_{1,236} = 9.95^{***}$; 0.072 (0.050)	ns
Dicot	$F_{4,237} = 26.21^{***}, r^2 = 29.5\%$	$F_{1,237} = 6.55^{**}$; 0.081 (0.047)	ns
Monocot	$F_{4,234} = 26.00^{***}, r^2 = 29.6\%$	$F_{1,234} = 3.83^{*}$; 0.039 (0.037)	ns
$\log_{10}(\text{Pterostichus niger} + 0.5)$			
Total	$F_{4,247} = 27.02^{***}, r^2 = 29.3\%$	$F_{1,247} = 20.48^{***}$; 0.339 (0.070)	ns
Dicot	$F_{4,247} = 25.08^{***}, r^2 = 27.7\%$	$F_{1,247} = 16.82^{***}$; 0.287 (0.068)	ns
Monocot	$F_{7,245} = 19.55^{***}, r^2 = 34.0\%$	$F_{1,245} = 32.79^{***}$	Cr.Sr $F_{3,245} = 3.82^{*}$; B 0.410 (0.103), M -0.143 (0.148), SR 0.069 (0.141), WR -0.334 (0.134)
$\log_{10}(\text{Amara spp.})$			
Total	$F_{4,190} = 43.74^{***}, r^2 = 47.4\%$	$F_{1,190} = 26.99^{***}$; -0.028 (0.048)	ns
Dicot	$F_{4,186} = 43.89^{***}, r^2 = 47.4\%$	$F_{1,186} = 23.03^{***}$; -0.038 (0.047)	ns
Monocot	$F_{4,186} = 43.87^{***}, r^2 = 47.4\%$	$F_{1,186} = 12.43^{***}$; -0.028 (0.036)	ns
$\log_{10}(\text{Calathus spp.})$			
Total	$F_{3,140} = 6.07^{***}, r^2 = 9.6\%$	ns	ns
Dicot	$F_{3,140} = 6.07^{***}, r^2 = 9.6\%$	ns	ns
Monocot	$F_{3,137} = 6.58^{***}, r^2 = 10.9\%$	ns	ns
$\log_{10}(\text{Harpalus rufipes})$			
Total	$F_{4,205} = 15.53^{***}, r^2 = 21.8\%$	$F_{1,205} = 2.38$ ns; 0.204 (0.064)	ns
Dicot	$F_{4,205} = 15.67^{***}, r^2 = 21.9\%$	$F_{1,205} = 3.37$ ns; 0.205 (0.063)	ns
Monocot	$F_{3,208} = 16.52^{***}, r^2 = 18.1\%$	ns	ns

For the main effect of seed rain, an F-value is presented with an associated probability value P (denoted ns $P > 0.05$, * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$ and *** $P \leq 0.001$); alongside the estimated regression coefficient. For Crop.Seed rain interaction terms (Cr.Sr), an F-value is presented with an associated probability value alongside regression coefficients for spring beet (B), and the differences in value for maize (M), rape (SR) and winter oilseed rape (WR).

winter oilseed rape, tend to select for dicotyledon weeds and seed production, while monocotyledon crops like spring maize select for monocotyledon weeds (Heard *et al.* 2003; Bohan *et al.* 2005). This effect, coupled with high weed seed productivity in spring and winter oilseed rape, explains why the seed rain count was heavily dominated by dicotyledons. We estimated that dicotyledon seedbank change was positively related to the dicotyledon seed rain, suggesting that as the amount of dicotyledon seed rain increased the dicotyledon weed seedbank

grew. We also found that there were positive relationships between the counts of carabids and dicotyledon seed rain, suggesting that omnivorous and granivorous species respond to the dicotyledon weed seed. However, barring a result for *P. cupreus* in winter oilseed rape, no effect of carabids was found on dicotyledon seedbank change. There was much less monocotyledon seed rain present at the soil surface. Yet, we found carabids had a regulatory effect on the monocotyledon seedbank. Indeed, *P. melanarius* showed density-dependent

responses with monocotyledon seed rain. Seemingly, with increasing monocotyledon seed rain, the coefficient used to test for regulation became increasingly negative, indicating an increasing rate of regulation.

Tests of Expectation 3 suggest that a variety of carabid species intercepted dicotyledon and monocotyledon weed seed rain. It would appear, therefore, that the monocotyledons might have been eaten preferentially, despite the fact that monocotyledons were less abundant than dicotyledons (ratio of 1:6 in the seed rain). How such a difference in feeding rate could come about is not clear. It might be that monocotyledon seeds are simply easier to handle and devour. Alternatively, it might be that differences in the nutritional quality of the monocotyledon and dicotyledon seed (Wilson, Arroyo & Clark 1996) leads to seed-feeding preferences that increase individual predator fitness (Mayntz *et al.* 2005). Scrutiny of the model fits and standardized residuals, however, would not suggest that the apparent lack of effect of the carabids on the dicotyledon seedbank was because of the increasing abundance of dicotyledon seed rain 'swamping' the regulatory abilities of the carabids.

Poecilus cupreus and *Amara* spp. had unexpected, negative relationships with the seed rain. We believe that this may be because of interactions with other carabid species that both respond to the seed rain variates and are capable of intra-guild predation, such as *P. melanarius*. Predation interactions, removing individual *P. cupreus* and *Amara* spp., or predator avoidance behaviours by these seed predators (e.g. Armsworth *et al.* 2005) could lead to negative relationships. A recent study of carabid spatial and temporal patterns has shown that different carabid species have positive and negative co-occurrence patterns consistent with predation interactions (Bell *et al.* 2010).

Regulation of the total weed seedbank appears to be limited to the spring maize and winter oilseed rape. We do not believe that this result can be explained by variation in carabid activity brought about by systematic differences in cropping density and microclimate (Baker & Dunning 1975; Honek 1988) between the crops, because this would not account for why carabids are able to elicit control of monocotyledon weeds in all crops. An alternative explanation for crop-specific effects might be difference in the species compositions of crops. Smith *et al.* (2008) found that each of these crops had distinct weed and invertebrate species compositions. We also know that carabid seed predators show preferences for particular seed species when presented with a choice under laboratory conditions (Tooley & Froud-Williams 1999; Honek, Martinkova & Jarosik 2003; Honek, Saska & Martinkova 2006; White *et al.* 2007; Saska *et al.* 2008). The patterns of relationship we have observed here for broad weed classes will probably be determined by particular carabid species preying upon specific weed seeds within each class. Predation of monocotyledon weeds might also explain the effects on the total weed seedbank. Studies of these specific relationships, and in particular for economically important monocotyledon weed species, could be carried out with this data set. However, such analyses would be greatly strengthened by screening the guts of carabids for the DNA of

particular seeds using species-specific PCR primers, such as have been developed for invertebrate prey (Symondson, Sunderland & Greenstone 2002; King *et al.* 2010). Molecular analyses would directly test for predation which we only infer from tests of expectations for carabid seed predation interactions. This information would also allow us to evaluate the relative importance of the wide range of vertebrate and invertebrate species known to feed on weed seeds (Westerman *et al.* 2003, 2008; Holmes & Froud-Williams 2005; Franke *et al.* 2009), as well as intra-guild predation interactions and wider interactions with alternative prey.

Previous studies of carabid seed predation have typically considered predation of weed seed at the soil surface (Honek, Martinkova & Jarosik 2003; Honek, Martinkova & Saska 2005; Mauchline *et al.* 2005; Menalled *et al.* 2007; Saska *et al.* 2008). Relationships with seeds have been used to make statements about the value of carabid predation. This paper presents the first study that we are aware of that considers the effect of carabid predation on the soil seedbank, and consequently weed seed regulation, and it suggests that positive relationships between carabid and seed rain abundance are not evidence enough to indicate regulatory changes in the weeds. Particularly for the dicotyledon weeds, positive relationships between carabids and the seed rain do not translate into seedbank regulation.

Research on *P. melanarius* foraging for invertebrates has shown strong spatial and temporal scales of predation interaction (Bohan *et al.* 2000). Bohan *et al.* (2000) found spatial patterning on the scale of 9–10 m between *P. melanarius* and two species of slug prey. These patterns also changed from positive association, where the *P. melanarius* and slug distributions were similar, to negative, where if there were carabids there were no slugs, on a time-scale of about 1 month. A similar spatio-temporal scaling argument has been applied to carabid-seed interactions and can be used to explain why some studies have shown a relationship (Honek, Martinkova & Jarosik 2003; Honek, Martinkova & Saska 2005; Menalled *et al.* 2007), because the study was appropriate to this implicit scaling, while other data sets have not (Mauchline *et al.* 2005; Saska *et al.* 2008). Our study takes a more pragmatic approach. For a predation interaction to be a valuable ecosystem service, it should manifest at spatial and temporal scales that are appropriate to the management of the system being studied. Here, we show that seed-predation effects are apparent in the year total data from fields spread across the national scale; scales that are appropriate for policy for farmers to incorporate carabid seed predation within their management approaches.

Conclusion

The needs of farming are undergoing revision. Current policy is directed toward conserving farmland biodiversity. The need to assure food security will place greater emphasis on increasing crop productivity and yield while reducing chemical inputs (Royal Society 2009). There will be real pressure

to better balance the often competing needs of biodiversity and crop productivity by maximising both and, where possible, utilizing biodiversity to support productivity (Foresight 2011).

We find that carabids can elicit regulatory effects on monocotyledon and total weed seedbanks sampled over a number of years and from fields undergoing management by farmers. Monocotyledon weeds have marked impact on arable system productivity, and there is great concern about the development and spread of herbicide-resistant varieties of pest grasses such as black-grass *Alopecurus myosuroides*. Non-herbicide control of monocotyledon weeds would be an important ecosystem service with the potential for considerable economic and societal impact. Moreover, much work on maintaining and managing carabids in farmland systems has already been carried out, in support of carabids as natural enemies of invertebrate pests (Kromp 1999). Policy tools have been developed for environmental stewardship that support the installation of beetle bank refuges for beetles and other approaches to maintain beetle numbers (Thomas, Goulson & Holland 2000). This means that carabids, as seed predators, already fit within a working framework in arable agriculture in Europe, and might be used to deliver an integrated pest management solution.

The priority for the future should be to establish the limits of seedbank regulation by carabids. Analysis of this, and other, data sets should indicate specific interactions between carabid and weed species that can be field-tested using molecular approaches. Tests should be conducted to examine whether carabid-driven changes in the soil seedbank lead to observable changes in the amount of standing weed flora. Herbicide manipulation experiments might then be used to determine whether carabids can be used alongside or even in place of herbicides in real-world situations.

Acknowledgements

The authors thank Ian Denholm, Geoffrey Caron-Lormier, Stephen Powers and Sarina Macfadyen for constructive comments on earlier drafts of this manuscript, and for constructive criticism made by two referees. Rothamsted Research receives grant-aided support from the Biotechnology and Biological Sciences Research Council (BBSRC).

References

- Armstrong, C.G., Bohan, D.A., Powers, S.J., Glen, D.M. & Symondson, W.O.C. (2005) Behavioural responses by slugs to chemicals from a generalist predator. *Animal Behaviour*, **69**, 805–811.
- Baker, A.N. & Dunning, R.A. (1975) Some effects of soil type and crop density on the activity and abundance of epigeic fauna, particularly Carabidae, in sugar beet fields. *Journal of Applied Ecology*, **12**, 809–818.
- Baraibar, B., Westerman, P.R., Carrion, E. & Recasens, J. (2009) Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 380–387.
- Bell, J.R., King, R.A., Bohan, D.A. & Symondson, W.O.C. (2010) Spatial co-occurrence networks coupled with molecular analysis of trophic links reveal the dynamics and feeding histories of polyphagous predators. *Ecography*, **33**, 64–72.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 182–188.
- 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., Boffey, C.W.H., Brooks, D.R., Clark, S.J., Dewar, A.M., Firbank, L.G., Haughton, A.J., Hawes, C., Heard, M.S., May, M.J., Osborne, J.L., Perry, J.N., Rothery, P., Roy, D.B., Scott, R.J., Squire, G.R., Woivod, I.P. & Champion, G.T. (2005) Effects on weed and invertebrate abundance and diversity of herbicide management in genetically modified herbicide-tolerant winter-sown oilseed rape. *Proceedings of The Royal Society of London, Series B*, **272**, 463–474.
- Bohan, D.A., Powers, S.J., Champion, G.T., Haughton, A.J., Hawes, C., Squire, G., Cussans, J. & Mertens, S.K. (2011) Modelling rotations: can crop sequences explain arable weed seedbank abundance? *Weed Research*, **51**, doi: 10.1111/j.1365-3180.2011.00860.x.
- 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., Woivod, 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., Horne, 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 spring crops I. Soil-surface-active invertebrates. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London, Series B*, **358**, 1847–1862.
- Champion, G.T., May, M.J., Bennett, S., Brooks, D.R., Clark, S.J., Daniels, R.E., Firbank, L.G., Haughton, A.J., Hawes, C., Heard, M.S., Perry, J.N., Randle, Z., Rossall, M.J., Rothery, P., Skellern, M.P., Scott, R.J., Squire, G.R. & Thomas, M.R. (2003) Crop management and agronomic context of the Farm Scale Evaluations of genetically modified herbicide-tolerant crops. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London, Series B*, **358**, 1801–1818.
- Firbank, L.G. & Watkinson, A.R. (1985) On the analysis of competition within two-species mixtures of plants. *Journal of Applied Ecology*, **22**, 503–517.
- 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.
- Foresight. (2011) *The Future of Food and Farming Final Project Report*. The Government Office for Science, London.
- Franke, A.C., Lotz, L.A.P., Van Der Burg, W.J. & Van Overbeek, L. (2009) The role of arable weed seeds for agroecosystem functioning. *Weed Research*, **49**, 131–141.
- Garthwaite, D.G., Thomas, M.R., Heywood, E. & Battersby, A. (2010) Pesticide usage survey report 224. Arable crops in Great Britain 2008 (including aerial applications 2007–2008). Department for Environment, Food & Rural Affairs and Scottish Executive Environment & Rural Affairs Department, 99 pp.
- Genstat (2008) *GenStat® Lawes Agricultural Trust (Rothamsted Research)*, 11th edn, VSN International, Hemel Hempstead, UK.
- Gurr, G.M., Wratten, S.B. & Altieri, M.A. (2004) *Ecological Engineering for Pest Management. Advances in Habitat Manipulation for Arthropods*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Heard, M.S., Hawes, C., Champion, G.T., Clark, S.J., Firbank, L.G., Haughton, A.J., Parish, A.M., Perry, J.N., Rothery, P., Scott, R.J., Skellern, M.P., Squire, G.R. & Hill, M.O. (2003) Weeds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops I. Effects on abundance and diversity. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London, Series B*, **358**, 1819–1833.
- Holland, J.M., Perry, J.N. & Winder, L. (1999) The within field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research*, **89**, 499–513.
- Holmes, R.J. & Froud-Williams, R.J. (2005) Post-dispersal weed seed predation by avian and non-avian predators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **105**, 23–27.
- Honek, 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.
- Honek, A., Martinkova, Z. & Jarosik, V. (2003) Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal of Entomology*, **100**, 531–544.
- Honek, A., Martinkova, Z. & Saska, P. (2005) Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seeds. *Journal of Ecology*, **93**, 345–352.

- Honek, A., Saska, P. & Martinkova, Z. (2006) Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **118**, 157–162.
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. & Pekar, S. (2007) Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology*, **8**, 343–353.
- Hough-Goldstein, J.A., VanGessel, M.J. & Wilson, A.P. (2004) Manipulation of weed communities to enhance ground-dwelling arthropod populations in herbicide-resistant field corn. *Environmental Entomology*, **33**, 577–586.
- Kim, D.S., Brain, P., Marshall, E.J.P. & Caseley, J.P. (2002) Modelling herbicide dose and weed density effects on crop:weed competition. *Weed Research*, **42**, 1–13.
- King, R.A., Vaughan, I.P., Bell, J.R., Bohan, D.A. & Symondson, W.O.C. (2010) Prey choice by carabid beetles feeding on an earthworm community analysed using species- and lineage-specific PCR primers. *Molecular Ecology*, **19**, 1721–1732.
- 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.
- Loreau, M., Mouquet, N. & Gonzalez, A. (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **22**, 12765–12770.
- Lossy, J.E. & Vaughan, M. (2006) The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, **56**, 311–323.
- Luff, M.L. (2002) Carabid assemblage organisation and species composition. *The Agroecology of Carabid Beetles* (ed. J.M. Holland), pp. 41–80. Intercept, Andover.
- Macfadyen, S., Gibson, R., Plaszek, A., Morris, R., Craze, P., Planque, R., Symondson, W.O.C. & Memmott, J. (2009) Do differences in food web structure between organic and conventional farms affect the ecosystem service of pest control? *Ecology Letters*, **12**, 229–238.
- 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.
- Mayntz, D., Raubenheimer, D., Salomon, M., Toft, S. & Simpson, S.J. (2005) Nutrient-Specific Foraging in Invertebrate Predators. *Science*, **307**, 111–113.
- 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.
- Moonen, A.C. & Barberi, P. (2008) Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **127**, 7–21.
- OECD-FAO. (2008) *Agricultural Outlook 2008–2017*. Paris.
- Perry, J.N. (1982) Fitting split-lines to ecological data. *Ecological Entomology*, **7**, 421–435.
- Royal Society. (2009) *Reaping the Benefits: Science and the Sustainable Intensification of Global Agriculture*. Royal Society, London.
- Saska, P., Van der Werf, W., de Vries, E. & Westerman, P.R. (2008) Spatial and temporal patterns of carabid activity-density in cereals do not explain levels of weed seed predation. *Bulletin of Entomological Research*, **98**, 169–181.
- Smith, V., Bohan, D.A., Clark, S., Haughton, A., Bell, J. & Heard, M. (2008) Weed and invertebrate community compositions in arable farmland. *Arthropod-Plant Interactions*, **2**, 21–30.
- Squire, G.R., Rodger, S. & Wright, G. (2000) Community-scale seedbank response to less intense rotation and reduced herbicide input at three sites. *Annals of Applied Biology*, **136**, 315–338.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002) Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, **47**, 561–594.
- Thomas, S.R., Goulson, D. & Holland, J.M. (2000) The contribution of beetle banks to farmland biodiversity. *Aspects of Applied Biology*, **62**, 31–38.
- Tooley, J. & Brust, G.E. (2002) Weed seed predation by carabid beetles. *The Agroecology of Carabid Beetles* (ed. J.M. Holland), pp. 215–229. Intercept, Andover.
- Tooley, J.A. & Froud-Williams, R.J. (1999) Laboratory studies of weed seed predation by carabid beetles. *Proceedings 1999 Brighton Conference – Weeds*. BCPC, Brighton, pp. 571–572.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**, 857–874.
- Westerman, P.R., Hofman, A., Vet, L.E.M. & van der Werf, W. (2003) Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeic weed seed predation in organic cereal fields. *Agriculture Ecosystems and Environment*, **95**, 417–425.
- Westerman, P.R., Borza, J.K., Andjelkovic, J., Liebman, M. & Danielson, B. (2008) Density-dependent predation of weed seeds in maize fields. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1612–1620.
- White, S.S., Renner, K.A., Menalled, F.D. & Landis, D.A. (2007) Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence. *Weed Science*, **55**, 606–612.
- Wilson, J.D., Arroyo, B.E. & Clark, S.C. (1996) *The Diet of Species of Lowland Farmland: A Literature Review*. Department of the Environment and English Nature, London.

Received 28 January 2011; accepted 20 April 2011

Handling Editor: Doug Landis

Points clefs

- **Les taux de prédation simulés à l'année** semblent très **importants**. Ils sont de l'ordre de **80%** de graines prédatées pour l'espèce préférée ***Viola arvensis***.
- **L'étude à grande échelle** met en évidence à la fois une **corrélation positive** entre activité densité des **prédateurs** et **pluie de graines**, mais aussi une **corrélation négative** entre activité densité des **prédateurs** et **changement de la banque de graines**, suggérant une possible **régulation**.

Partie VI

Discussion générale

Partie VI: Discussion

Les problématiques de ce travail, étudié à l'aide de différentes méthodes nous éclairent à plusieurs égards sur la relation trophique de prédation des graines d'adventices au sein de l'agrosystème. Après avoir présenté et discuter l'étude des composantes de la relation trophique, le système global sera présenté et les implications de gestion conséquentes aux nouvelles connaissances du réseau trophiques seront discutées.

VI.I. Les composantes de la relation trophique

VI.1.1. Les adventices et la ressource en graines

Dans nos travaux, nous avons identifié deux aspects importants relatifs à la proie : (i) l'identité des espèces adventices sur lesquelles nous avons mesuré la prédation et (ii) la disponibilité des graines dans l'environnement (biomasse totale, biomasse par classe de taille de graine, représentativité des espèces offertes à la prédation).

Concernant l'identité des espèces adventices, les taux de prédation varient fortement en fonction des espèces, et ce, au niveau des observations en laboratoire comme au champ (Articles 3 et 4). Ainsi, les espèces dont le poids de graines est supérieur à 1mg semblent peu concernées par la relation trophique avec les Carabidæ. Au sein même de cette classe de taille (>1mg), certaines espèces demeurent cependant plus prédatées que d'autres (dans le cas de notre étude, *Viola arvensis* et *Capsella bursa-pastoris*). La préférence pour les graines de petite taille corrobore la théorie écologique de rapport 'taille prédateurs-taille ressource' qui peut expliquer une partie de la sélectivité observée (Symondson *et al.* 2002).

Notre travail a permis de mettre en évidence ces différences et ouvre vers de nouveaux questionnements sur les mécanismes et les caractéristiques proies-prédateurs qui pourraient expliquer les associations préférentielles carabiques-adventices mises en évidence (valeur nourricière, stimuli chimiques émis par les graines, comportement des carabiques....)

La mesure des graines disponibles a fourni, pour la première fois dans les champs cultivés, une mesure réelle de la ressource au sol pour les prédateurs, non approximée par la pluie ou la banque de graines. En effet, ces deux proxis de la disponibilité en ressources sont généralement utilisées (Davis *et al.* 2010, Westerman *et al.* 2006), cependant, le devenir de la pluie de graines est relativement mal connu (quel effet de la taille des graines et de la nature des sols sur l'enfouissement ?) et la mesure de la première fraction de sol (le plus souvent supérieure ou égale

à 1 cm de profondeur) n'engage pas de surcroît une disponibilité des graines (des petites graines étant enfouies à 4-5 mm de profondeur ne sont déjà plus visibles à la surface et ainsi non disponibles aux prédateurs). Cette mesure de graines a ainsi montré une ressource atteignant au maximum jusqu'à 160 graines.m⁻². Cette densité est largement inférieure aux densités testées par Westerman *et al.* (2008) où la plus faible densité est de 1000 graines.m⁻².

La conformation du protocole expérimental utilisé visait à estimer la variation temporelle de la disponibilité en graines plutôt que sa variation spatiale à résolution fine (*plot*). Le suivi temporel a clairement mis en évidence une ressource très variable au cours de la période d'activité des prédateurs, tant par la nature de l'assemblage des graines disponibles que par la quantité. D'un point de vue évolutif, le caractère temporellement variable de cette ressource pourrait être une explication de l'omnivorie de la plupart des prédateurs (Symondson *et al.* 2002). Les prédateurs spécialistes granivores, compte tenu des changements rapides de communautés adventices, dues notamment aux successions de culture et à différents modes de gestion, n'ont probablement pas pu trouver assez de nourriture pour perpétuer dans les agrosystèmes ; les prédateurs actuellement présents peuvent se tourner vers des sources alternatives de nourriture en cas d'absence de ressources en graines. Cependant, une étude à résolution spatiale plus fine (*plot* plutôt que *parcelle*) aurait permis une analyse plus précise des interactions au sein du réseau trophique (travail avec n=360 au lieu de n=30). Toutefois, le travail soigné d'analyse requiert 2 passages d'identification à la loupe binoculaire pour 4 tailles dans chacun des échantillons, demandant ainsi un long travail (soit 30*4*2). Dans le cadre de notre expérimentation, il nous était impossible de mettre en œuvre une pression de travail 12 fois plus importante, indépendamment hélas de la valeur de l'information. Une méthode alternative à l'aspiration, testé dans le cadre du travail récent de Thibault Powolny peut être de prélever en grand nombre de petits disques de sol d'environ 1 cm de profondeur (Powolny 2012). Ces échantillons sont ensuite mis à germer afin d'estimer la densité de graines. Cette méthode, plus précise qu'un carottage standard car multipliant le nombre de prélèvements, est cependant tout aussi longue quant à la durée de l'identification et plus difficile à traiter car la surface étant très petite, le jeu de données contient beaucoup de zéros.

VI.1.2. Les Carabidæ et leurs régimes alimentaires

Les tests de choix en laboratoire nous apprennent que :

- (i) Les carabiques sont généralistes dans leur consommation de graines. Dans les conditions de tests de choix en laboratoire, une espèce carabique donnée consomme plusieurs espèces adventices au sein du groupe des espèces à petites graines, même l'espèce communément considérée comme carnivore stricte (Article 4).
- (ii) Les guildes trophiques se distinguent clairement en terme de quantité totale journalière de graines consommées (moins de 1 graine.jour⁻¹ pour les carnivores ; entre 1 et 6 graines.jour⁻¹ pour les omnivores et plus de 10 pour les granivores) (Article 4).
- (iii) Indépendamment de l'appartenance à une guilda trophique particulière, chaque espèce se distingue par une sélection de graines qu'ils consomment positivement ou négativement (Article 4).

De par les mesures de terrain, on observe que la communauté carabique est caractérisée par une très faible diversité, une prédominance des omnivores par rapports aux granivores et la présence largement majoritaire de *Pterostichus melanarius*, une situation souvent observée en agriculture intensive (Brooks et al 2012, Holland 2002). La ferme expérimentale où a été menée l'étude principale a mis en place différents modes de gestion se succédant sur les dernières décennies, proches de pratiques conventionnelles, pouvant peut-être expliquer la faible diversité des communautés de prédateurs. Le cas de *Pterostichus melanarius* dans notre étude est singulier et particulièrement intéressant. Cette espèce a très souvent été identifiée comme agent de lutte biologique de ravageurs animaux, prédatant sur une grande diversité de proies représentant près de 50 familles (Kromp *et al.* 1999, Powell 2011). Sa prédominance, compte tenu de son caractère opportuniste, de son ultra-généralisme en termes de type de proies, ainsi que de sa capacité accrue à s'adapter à des milieux très diverses, confortent l'argument en faveur d'une évolution des espèces granivores vers des espèces plus adaptables dans les agroécosystèmes. Ces caractéristiques écologiques semblent faire de cette espèce une espèce clef du système trophique de prédation des graines d'adventices dans les agrosystèmes conventionnels.

Les résultats de laboratoire et la prédation mesurée sur le terrain apparaissent globalement cohérents entre eux. D'une part, les espèces adventices préférées en laboratoire, i.e. *Viola arvensis* et *Capsella bursa-pastoris*, sont clairement les plus prédatées sur le terrain et dans d'autres études menées localement (Meiss *et al.* 2010, Alignier *et al.* 2008). D'autre part, la caractérisation précise

des préférences via l'étude des profils de prédation en laboratoire met en avant des couples espèce-espèce qui apparaissent statistiquement significatifs dans les analyses de relation abondance de prédateur-taux prédation d'adventice. Ceci est particulièrement vrai dans le cas de *Viola arvensis*, considérant son association préférentielle avec *Harpalus rufipes*. Dans le cas de *Capsella bursa-pastoris*, si elle est préférentiellement consommée à la fois en labo et sur le terrain, nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre les taux de prédation sur le terrain et la communauté de carabiques en place. Diverses explications peuvent être proposées. Une différence majeure entre laboratoire et terrain est la diversité de ressources. En effet, en laboratoire la seule ressource à disposition est la graine d'adventice (pas de présence de proie alternative e.g. animale). On peut penser que compte tenu du caractère omnivore des espèces dominantes, ce point peut être non négligeable. Les taux de prédation de graine observés peuvent ainsi être surestimés, notamment pour les omnivores. La seconde différence est qu'en laboratoire, un seul individu est disposé par boîte et ne peut interagir avec d'autres prédateurs. De telles interactions existent dans les parcelles et peuvent impacter la prédation (Letourneau *et al.* 2009). L'absence d'interactions entre les prédateurs induirait une addition simple des taux de prédation (Losey et Denno 1998). Certains prédateurs peuvent aussi renforcer la prédation en rendant les proies plus vulnérables à d'autres prédateurs (ici le cas d'un premier prédateur ne rongant qu'un morceau de la graine, laissant alors le tégument brisé favorisant l'accès à un autre prédateur qui n'aurait lui, pas pu le briser). Dans le système étudié, on s'attend plutôt à un effet négatif des interactions sur les taux de prédation comme effet direct ou indirect de la prédation intra-guille. En effet, le cannibalisme au sein des Carabidæ est reconnu (Currie *et al.* 1996) et nous avons pu directement l'observer lors du relevé des pots pièges. Cette interaction peut aussi être une cause expliquant le petit nombre de carabiques granivores observés qui ont pu être une source de nourriture pour les carabiques omnivores ou carnivores. Les effets indirects négatifs peuvent être de deux ordres. Les prédateurs peuvent d'une part modifier leur comportement afin d'éviter au mieux la prédation intra-communautaire et en conséquence, consommer moins de graines (Prasad et Snyder 2004, Bell *et al.* 2008). D'autre part, un prédateur tentant vainement d'ouvrir une graine, pourrait l'enfoncer dans le sol, la rendant ainsi indisponible aux prédateurs suivants. Toutes ces interactions ne sont pas mesurables pratiquement, malgré cela, une meilleure connaissance des interactions au sein de la communauté carabique des milieux agricoles pourrait être un apport très important à l'étude du réseau trophique étudié.

Ainsi, d'un point de vue des deux composantes principales, notre étude montre que lorsque l'on s'intéresse aux interactions trophiques entre communautés, les niveaux d'organisation plus fins tels que les groupes trophiques et les espèces sont importants à considérer et peuvent apporter des informations que la considération seule de l'échelle de la communauté n'apporte pas. Dans les prochains travaux relatifs à la prédation, il sera donc important de considérer *a minima* le niveau du groupe fonctionnel au détriment de l'abondance totale des prédateurs. De même, la quantité totale de graines n'est pas la variable la plus adéquate. La quantité de petites graines ou la présence de certains groupes fonctionnels présentés par Brooks (2012) pourrait permettre d'aborder plus finement et avec plus de justesse le processus. D'autre part, les variabilités spatiales importantes en intra et inter parcellaires des composantes de la prédation - distribution spatiale hétérogène des carabiques (Holland *et al.* 2005) et de la ressource en graines due à la distribution en tâches des adventices (Dieleman et Mortensen 1999, Izquierdo *et al.* 2009) - laissaient supposer une variabilité importante de la prédation. Cela n'a pas été le cas dans notre étude, la dynamique de prédation stable dans l'espace traduisant peut être un effet tampon résultant de l'action conjointe de plusieurs espèces de prédateurs. En revanche, on constate bien que l'intensité de la prédation est variable dans le temps, notamment en réponse à la phénologie de la culture (résultat en accord avec Heggenstaller *et al.* 2006). Aussi, pour des études à venir sur la mesure de la prédation, on pourra privilégier le nombre de parcelles étudiées (avec relativement peu de répliques par parcelle) mais porter une attention particulière à la période de mesure (période globale d'activité des prédateurs pour une estimation annuelle, période pré moisson pour des taux plus importants ou période post moisson pour des préférences plus marquées).

VI.2 Un système trophique à interactions multiples

Une ambition forte de ce travail était d'analyser les relations entre les différentes composantes du système trophique, à savoir les relations (1) entre prédateurs et taux de prédation, (2) entre taux de prédation et quantité de graines, (3) entre l'abondance des prédateurs et des graines, (4) puis d'étudier la réponse fonctionnelle des prédateurs et (5) la structure du réseau trophique.

VI.2.1. La relation prédateurs-prédation

La littérature existante n'apporte pas de réponse précise sur la relation entre abondance de carabes et taux de prédation des adventices (voir la table 1 en partie I). En effet, les corrélations ne sont pas forcément significatives (Saska *et al.* 2008, Honek *et al.* 2003), et le plus souvent elles sont étudiées à l'échelle de la communauté (à savoir activité densité totale des carabiques) (Davis *et al.* 2010, O'Rourke *et al.* 2006, Menalled *et al.* 2001). Toutefois, après les résultats de notre étude en laboratoire et la mise en évidence des préférences par espèces on pouvait s'attendre à une amélioration des corrélations par la prise en compte des guildes trophiques et des couples préférentiels prédateur-proie. En effet, le lien prédateurs de graines (i.e. omnivores + granivores) et taux de prédation totale n'est pas significatif (Article 5). Cependant, l'analyse à l'échelle de l'espèce fait d'avantage ressortir les résultats. L'espèce la plus prédatée au champ, *Viola arvensis*, est fortement et positivement corrélée à l'activité densité de *Pterostichus melanarius*. En revanche, *Harpalus rufipes*, préférant cette espèce au laboratoire, n'y est pourtant pas significativement lié *in natura*, le nombre restreint de captures de cette espèce expliquant peut-être ce manque de significativité (Article 4). *Capsella bursa-pastoris* est elle aussi très fortement corrélée avec *Pterostichus melanarius*, mais négativement ; cette espèce la prédatant pourtant préférentiellement au laboratoire. Cette relation négative met en évidence la préférence de ce prédateur sur le terrain pour *V. arvensis* (Articles 3 et 5) montrant ainsi une différence de comportement entre le champ et les conditions de laboratoire. Cette différence peut être attribuée aux facteurs déjà présentés tels que notamment l'absence de source alternative de nourriture, les différences de conditions d'habitat, ou la compétition entre prédateurs.

VI.2.2. La relation prédation-graines

La prédation des graines d'adventices montre parfois un caractère densité dépendant positif plus ou moins marqué (Baraibar *et al.* 2009, Cromar *et al.* 1999, Cardina *et al.* 1996), nous laissant supposer une relation positive entre la prédation et la disponibilité en graines. La sélectivité des espèces de prédateurs restreint cette disponibilité à celle des petites graines uniquement. En analysant nos résultats, il apparaît que la seule corrélation positive est celle expliquant la prédation de *Capsella bursa-pastoris* ; la corrélation avec *Viola arvensis* et la prédation totale étant elles, négatives. Aucune étude n'a pour l'instant rapporté une telle relation négative. Cette relation, négativement densité dépendante peut être due à la méthode de mesure de la prédation. Elle mesure en effet une approximation de la prédation réelle à travers les cartes de prédation, mais ne traduit pas complètement la prédation ayant lieu sur le terrain. On peut ainsi

envisager que, la ressource étant plus disponible dans l'environnement, la prédation ait été ensuite plus faible sur les cartes.

Nos résultats suggèrent aussi une interaction entre la disponibilité de certaines espèces adventices à petites graines et les taux de prédation observés. Cette interaction est tout d'abord sous tendue à l'échelle de l'espèce par les préférences marquées sur le terrain pour les espèces effectivement présentes au sol (Article 3) ; puis vérifiée pour la ressource globale par l'amélioration de la prédiction de la prédation en prenant en compte la quantité de petites graines (Article 5). La consommation passée peut déterminer leur consommation actuelle. A notre connaissance, de tels effets n'ont actuellement été étudiés que par Powell qui a testé différents passés de consommation de *P.melanarius*. Cette étude n'a cependant pas mis en évidence d'effets de l'historique de consommation sur les préférences de *P.melanarius* (Powell 2011).

VI.2.3. La relation prédateurs-graines

A l'échelle de notre étude de suivi temporel, nous avons observé une corrélation négative entre l'activité densité des prédateurs et l'abondance des graines, tandis que l'étude large du FSE met en évidence une corrélation positive. Cette différence de résultat est peut-être imputable à la différence d'échelle d'étude, mais peut-être aussi en partie à la méthode employée et ainsi la variable mesurée. Les pièges à chute traduisent d'une 'activité-densité' et non d'une abondance. Des mesures d'abondances strictes pourraient nous informer clairement sur la densité dépendance des prédateurs. Toutefois, dans notre cas, elle est couplée à l'intensité de l'activité. On peut ainsi imaginer que lorsque les prédateurs n'ont accès qu'à peu de ressources dans l'environnement, leur activité de recherche de nourriture s'intensifie, les rendant ainsi plus susceptibles d'être piégés. Au contraire, lorsque la ressource trophique est très abondante dans leur proche environnement, ils se déplaceraient moins, et seraient donc moins piégés.

VI.2.4. L'étude de la réponse fonctionnelle des prédateurs

La réponse fonctionnelle d'un système, i.e. le nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps, est un élément important dans l'étude de la relation trophique (Jost *et al.* 2005, Arditi et Ginzburg 2012). Elle est déterminée par la fonction reliant la densité de ressources disponibles (souvent représentée en abscisse) à la pression de prédation par prédateur (représentée en ordonnée). Dans notre système d'étude, elle correspondrait donc à la fonction reliant la densité de graines disponibles au sol à la prédation mesurée rapportée par prédateur. Notre étude étant la première étude mesurant les trois composantes de la prédation, il serait donc

possible de déterminer le type de réponse fonctionnelle caractérisant la prédation des adventices par les carabiques. Toutefois, l'ampleur de notre expérience étant limitée, aucune réponse n'est dans notre cas identifiable (pas de relation significative). Il serait très intéressant de mettre en place une étude à plus grande échelle mesurant ces mêmes composantes et de pouvoir déterminer cette réponse dans le but de mieux prévoir les dynamiques proies-prédateurs de ce système. Néanmoins, ces relations sont souvent étudiées dans le cadre simple d'une interaction espèce prédatée-espèce prédatrice (Jost *et al.* 2005). Dans le cas de la prédation des graines adventices, les espèces prédatées sont multiples, tout comme les espèces prédatrices, qui de plus sont généralistes et en interactions au sein de leur communauté. Ainsi, il se peut que même avec un jeu de données plus important, la réponse fonctionnelle ne soit pas observable et qu'il faille l'aborder par d'autres biais, à savoir la mise en place de dispositifs expérimentaux permettant à la fois une étude précise des relations entre espèces et d'observation globale de l'interaction trophique.

VI.2.5. Structure du réseau trophique

Les tests de choix nous permettent d'avoir une vision plus précise de la structuration du réseau trophique (Figure XX) notamment en calculant un index de généralisme par espèce de prédateur (Bersier *et al.* 2002). En tenant compte du nombre limité d'espèces adventices et carabiques testées, il semblerait que, contrairement à ce qui aurait été attendu compte tenu de la démonstration de Thébault et Fontaine (2010) présentée dans l'introduction, le système trophique de prédation soit assez complexe. En effet, les espèces adventices sont prédatées par au moins 3 des 5 espèces carabiques, qui elles prédatent de 3 à 4 espèces adventices (à plus de 10% de leur consommation totale) (Figure 1). Si l'on compare le degré de généralisme des carabiques en utilisant l'index de généralisme (Bersier *et al.* 2002), on voit que les *Harpalus* sont à la fois les moins sélectifs avec *H.affinis* (2,13) et les plus sélectifs avec *H.rufipes* (1,64). Les espèces du genre *Amara* sont entre ces deux granivores avec 1,91, tandis que ces deux espèces omnivores ont des comportements très proches (2,04 et 2,08). Ainsi, même au sein des prédateurs de graines généralistes, on observe des degrés de généralisme. D'un point de vue écologique, *H.rufipes* et *P.melanarius* ne vont pas jouer le même rôle dans l'équilibre du système. Quant à la gestion, un prédateur plus choisissant préférentiellement une espèce adventice problématique serait très intéressant à conserver, cependant *H.rufipes* est très lié à *V. arvensis*, qui n'est pas vraiment une espèce problématique en termes de gestion. En revanche, les prédateurs omnivores, même s'ils mangent quotidiennement un plus petit nombre de graines, sont largement majoritaires et prédatent plus d'espèces qu'*H.rufipes*, pouvant ainsi potentiellement prédater en plus grand nombre des espèces plus en compétition avec la culture.

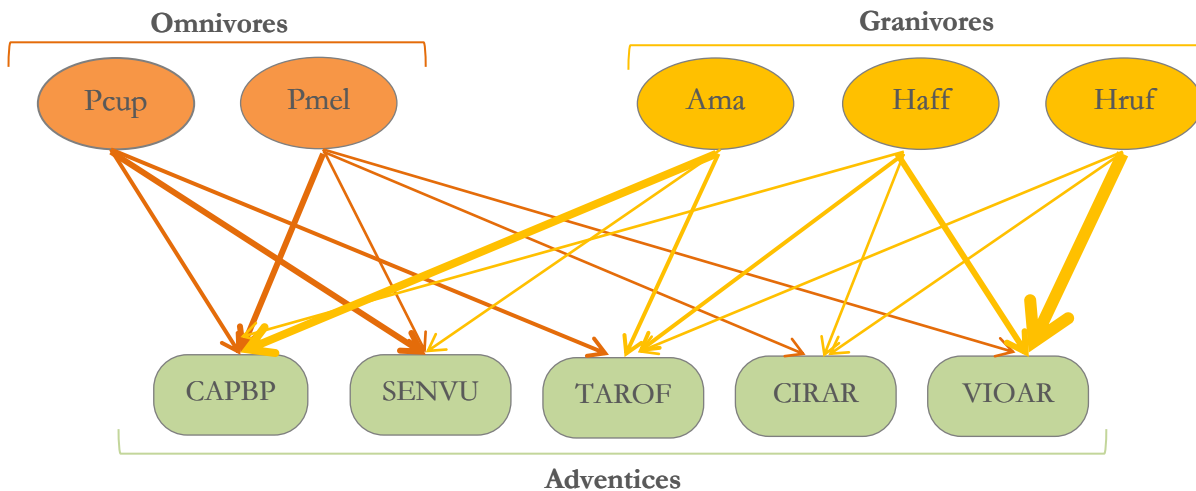


Figure 1 : Relations préférentielles entre les espèces de prédateurs et les espèces adventices mises en évidence à partir des tests de choix en laboratoire.

Les espèces à la base en vert correspondent aux adventices (CAPBP= *Capsella bursa-pastoris*, SENVU = *Senecio vulgaris*, TAROF= *Taraxacum officinale*, CIRAR= *Cirsium arvense*, VIOAR= *Viola arvensis*) et les espèces au niveau trophique supérieur sont les prédateurs carabiques (Pcup = *Poecilus cupreus*, Pmel = *Pterostichus melanarius*, Ama = *Amara* sp., Haff= *Harpalus affinis* et Hruf = *Harpalus rufipes*).

La largeur des flèches correspond à l'intensité de la préférence (consommation de cette espèce/consommation totale)

Ce système trophique complexe de prédation de graines d'adventices par les Carabidæ est cependant compris dans un réseau bien plus grand et encore plus complexe qu'il serait très intéressant de prendre en compte, via notamment les interactions au sein de la communauté de prédateurs, les sources alternatives de nourriture ou la prise en compte de leurs propres prédateurs. De telles études de réseaux trophiques basés sur des communautés et non pas des interactions entre espèces n'ont à notre connaissance pas été mises en place dans les agrosystèmes concernant les communautés adventices, principalement pour des raisons pratiques de complexité de protocole. Néanmoins, avec l'apparition de nouveaux outils, notamment les marqueurs ADN, il se peut que l'on soit bientôt en mesure de découvrir une plus grande part de la richesse ces réseaux trophiques complexes.

VI.3 Implications pour la gestion agroécologique des adventices

L'interaction observée lors de cette étude, bien que variable, atteint des taux en pertes de graines non négligeables (jusqu'à 80% de pertes annuelles estimées pour l'espèce la plus prédatée), et ce dans le cadre de communautés peu riches en biodiversité, d'agriculture conventionnelle et de paysage simplifié. On peut donc penser que cette interaction peut être potentiellement intéressante dans le cadre d'une gestion agroécologique des adventices à plusieurs niveaux.

VI.3.1. Prédation et régulation biologique

Une des questions relatives à ces recherches relevait de la pertinence considérer la relation trophique Carabidæ-adventices comme régulation biologique. Nos travaux ont permis de détecter un signal de l'effet des abondances de carabes consommateurs de graines sur le changement de la banque de graines. Nos travaux montrent aussi que ce sont surtout les adventices produisant des graines de petite taille qui sont concernées par cette relation. À partir de mesures ponctuelles, nous avons pu estimer que les pertes annuelles de graines dues à la prédation par les Carabidæ variaient de 30% à 80%, en fonction de l'adventice considérée (Article 3). On peut maintenant s'interroger sur l'impact de cette mortalité des graines due à la prédation sur la dynamique des espèces adventices. Une des pistes pour répondre à cette question est la modélisation. On dispose en effet de modèles mécanistes de prédiction de la dynamique de la flore sous l'effet du système de culture en interaction avec le pédo-climat. Il pourrait être judicieux d'intégrer les taux de mortalité des graines due à la prédation dans ce type de modèles, par exemple la perte de graines estimée ici pour le vulpin pourrait être intégrée dans le modèle ALOMYSIS (Colbach *et al.* 2006, 2007). On pourrait dans un second temps mesurer les effets de la mortalité de graines due à la prédation et identifier le niveau de prédation qu'il faudrait atteindre pour réguler la démographie du vulpin. De nouvelles séries d'évaluation de taux de prédation dans des systèmes de cultures contrastés seraient dans ce cas nécessaires au paramétrage des modèles.

VI. 3.2. Prédation et composition des communautés adventices

Le caractère sélectif des prédateurs carabiques pour les petites graines pourrait donc favoriser les espèces adventices à grosses graines (d'ailleurs observées en plus grande quantité sur le terrain (Article 5)) dans le cas d'une diminution de la banque de graines (Article 6). L'impact de la sélectivité des prédateurs sur la composition des communautés adventices demeure néanmoins difficile à mesurer sans analyser les effets des déplétions en graines sur la dynamique de chacune des espèces adventices de la communauté. Comme pour le cas d'une seule espèce, le recours à des modèles de dynamique de flore plurispécifiques, par exemple FLORSYS (Gardarin *et al.*, 2012) pourrait permettre d'évaluer les effets de la prédation sur chaque espèce adventice respectivement et *in fine* sur la communauté finale, FLORSYS intégrant les interactions entre adventices via des processus de compétition pour la lumière.

Finalement, il faut noter que notre analyse se limite aux effets de la prédation des graines adventices par les seuls Carabidæ alors que le réseau trophique de prédation qui se développe dans les agroécosystèmes est bien plus large et les graines de grosse taille sont probablement consommées par des prédateurs vertébrés tels les oiseaux ou petits mammifères (Navntoft *et al.* 2009, Kollman et Bassin 2001, Cardina *et al.* 1996).

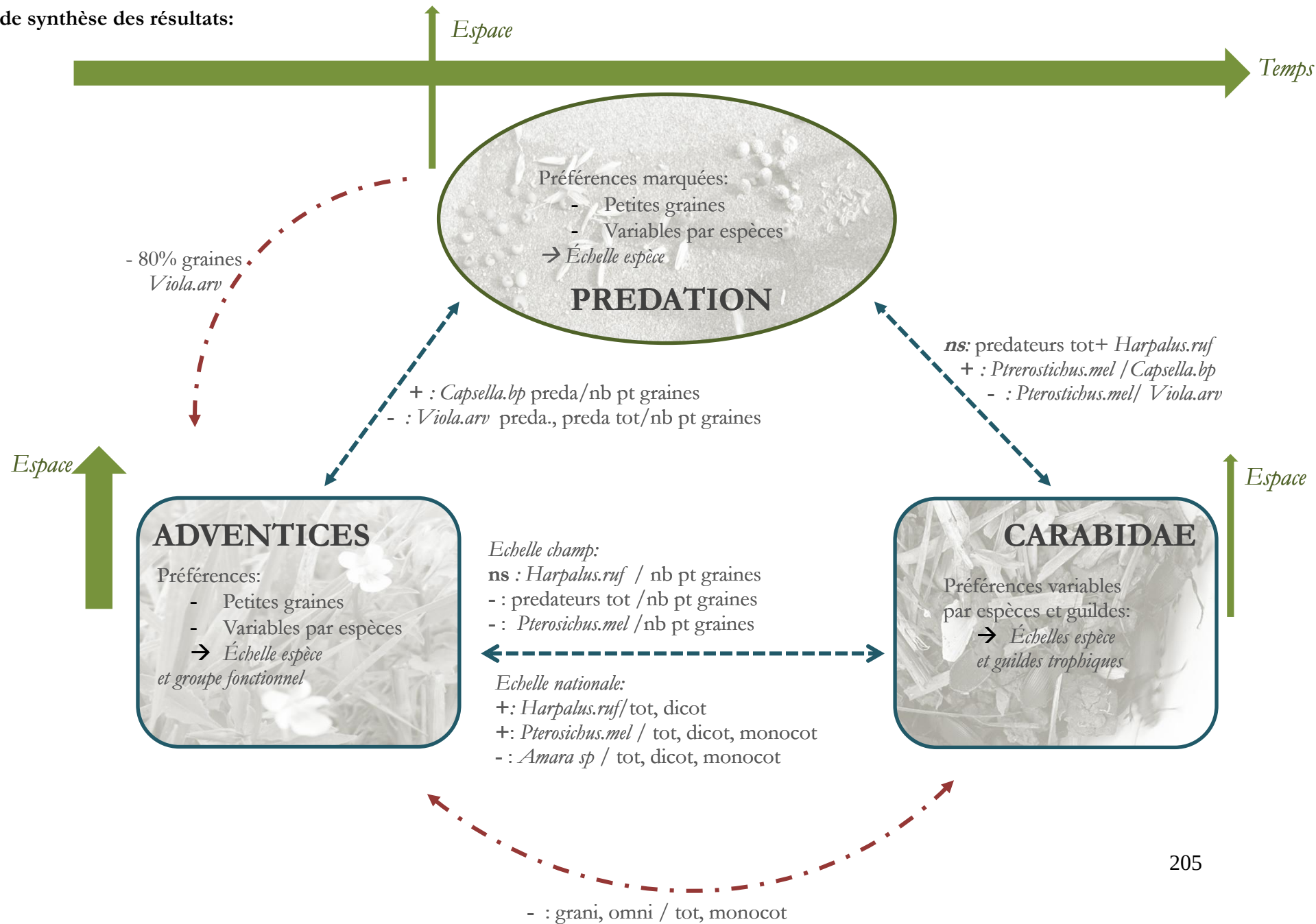
VI.3.3. Augmenter l'intensité de la prédation

Même si comme nous l'avons vu, la relation entre l'activité densité des Carabidæ et l'intensité de la prédation résulte de nombreuses interactions entre les composantes du système, on peut penser que dans le cas de communautés plus diverses, l'augmentation de consommateurs de graines implique une intensité accrue de la prédation (pour *V. arvensis*, Article 4 et pour *Capsella bursa-pastoris*, Article 5). Ainsi, les leviers de gestion classiquement utilisés pour augmenter les effectifs de carabiques telle que l'installation de '*beetle banks*' ou de bandes enherbées en bordure de champ (Thomas *et al.* 1991 ; Frank & Shrewsbury, 2004) ou la réduction des opérations de travail du sol (Clarke *et al.*, 2006) pourraient avoir un impact positif sur le niveau de prédation. Néanmoins, ces modifications seraient évidemment dépendantes de la nature et de l'intensité des interactions 'négatives' qui pourraient exister entre les guildes trophiques de Carabidæ (Finke & Snyder, 2010): par exemple une baisse d'activité de petits carabiques granivores pour éviter la prédation intra-gilde exercée par des omnivores de plus grande taille qui pourrait se traduire par une réduction de l'intensité de prédation (Prasad & Snyder 2004). D'autre part, nous avons vu que si des Carabidæ omnivores et granivores se nourrissent de graines, les granivores en

consomment plus *per capita*. Ces granivores représentent dans nos études une très faible proportion des individus piégés (Article 4) et toute mesure permettant de les favoriser pourrait être intéressante. Pour ce faire, des travaux récents ont notamment montré que la simplification généralisée des paysages a affecté les Carabidæ et plus particulièrement les granivores (que ce soit en termes de richesse (Purtauf *et al.* 2005) ou d'abondance (Vanbergen *et al.* 2010)), que ces espèces co-occurrent et se maintiennent mieux dans les paysages où des milieux ouverts pérennes subsistent (Vanbergen *et al.* 2010). Ces résultats suggèrent que la composition du paysage entourant les cultures annuelles pourrait donc influencer sur l'abondance de granivores dans les cultures et potentiellement devenir un levier d'action pour augmenter l'intensité de la prédation d'adventices dans les champs.

Les résultats clefs de ce travail peuvent être synthétisés sous forme du schéma suivant.

Schéma de synthèse des résultats:



References

- Alignier A, Meiss H, Petit S, Reboud X. **2008**. Variation of post-dispersal weed seed predation according to weed species, space and time. *Journal of Plant Diseases And Protection*, 221-226
- Arditi R, & Ginzburg L.V. **2012**. How species interact; Altering the standard view on trophic ecology, Oxford University Press.
- Baraibar, B.; Westerman, P. R. & Recasens, J. **2009**. Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators *Journal Of Applied Ecology*, 46, 380-387
- Bell, J. R.; Mead, A.; Skirvin, D. J.; Sunderland, K. D.; Fenlon, J. S. & Symondson, W. O. C. **2008**. Do functional traits improve prediction of predation rates for a disparate group of aphid predators? *Bulletin of Entomological Research*, 98, 587-597
- Bersier, L.F., Banasek-Richter, C., Cattin, M.F. **2002**. Quantitative descriptors of food- web matrices. *Ecology*, 83, 2394–2407.
- 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
- Cardina, J.; Norquay, H. M.; Stinner, B. R. & McCartney, D. A. **1996**. Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds *Weed Science*, 44, 534-539
- Clark, S., Szlavecz, K., Cavigelli, M.A., Purrington, F., **2006**. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in organic, no-till, and chisel-till cropping systems in Maryland. *Environ. Entomol.* 35, 1304–1312.
- Colbach, N.; Dürr, C.; Roger-Estrade, J.; Chauvel, B. & Caneill, J. **2006**. ALOMYSYS: modelling black- grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) germination and emergence, in interaction with seed characteristics, tillage and soil climate. I.Construction. *European Journal of Agronomy*, 24, 95-112
- Colbach, N.; Chauvel, B.; Gauvrit, C. & Munier-Jolain, N. **2007**. Construction and evaluation of ALOMYSYS modelling the effects of cropping systems on the blackgrass life-cycle: From seedling to seed production, *Ecological Modelling*, 201, 283-300
- Cromar, H. E.; Murphy, S. D. & Swanton, C. J. **1999**. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds *Weed Science*, 47, 184-194

- Currie, C.R., Spence, J.R. & Niemelä, J. **1996**. Competition, cannibalism and intraguild predation among ground beetles (Coleoptera: Carabidae): a laboratory study. *The Coleopterists Bulletin*, *50*, 135-148.
- Davis A.D & Raghu S. **2010**. Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation *Weed Research* **50**, 402-412
- Dieleman, J.A., Mortensen, D.A., **1999**. Characterizing the spatial pattern of *Abutilon theophrasti* seedling patches. *Weed Res.* *39*, 455-467.
- Finke, D.L. & Snyder, W.E. **2010**. Conserving the benefits of predator biodiversity. *Biological conservation*, *143*, 2260-2269.
- 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. *Environ. Entomol.* *33*, 1662–1672.
- Gardarin, A.; Dürr, C. & Colbach, N. **2012**. Modeling the dynamics and emergence of multispecies weed seed bank with species traits, *Ecological Modelling*, *240*, 123-138
- Heggenstaller A.H, Menalled F.D, Liebman M., Westerman P.R, **2006** Seasonal patterns in post dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *Journal of Applied Ecology* *43*, 999-1010
- Holland, J. M. (Ed.) **2002**, The agroecology of carabid beetles *Intercept Limited; Andover; UK*
- 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
- Honek, A.; Martinkova, Z. & Jarosik, V. **2003**. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal Of Entomology*, *100*, 531-544
- Izquierdo, J., Blanco-Moreno, J.M., Chamorro, L., González-Andújar, J.L., Sans, F.X., **2009**. Spatial distribution of weed diversity within a cereal field. *Agron. Sustain. Dev.* *29*, 491-496.
- Jost C, Devulder G, Vucetich J.A, Peterson R.O, Arditi R. **2005**. The wolves of Isle Royale display scale-invariant satiation and ratio-dependent predation on moose, *Journal of Animal Ecology*, *74*, 809–816
- Kollmann, J. & Bassin, S. **2001**. Effects of management on seed predation in wildflower strips in northern Switzerland, *Agriculture Ecosystems & Environment*, *83*, 285-296

- Kromp, B. **1999**. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement *Agriculture Ecosystems & Environment*, **74**, 187-228
- Letourneau D.K., Jedlicka J.A., Bothwell S.G., Moreno C.R. 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics*, **40**, 573-592.
- Losey J.E., Denno R.F. **1998**. Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergetic suppression of aphid populations. *Ecology*, **79**, 2143-2152.
- Meiss H, Lagadec L.L, Munier-Jolain N, Wardhardt R, Petit S. **2010**. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **138**, 10-16.
- Menalled, F. D.; Lee, J. C. & Landis, D. A. **2001**. Herbaceous filter strips in agroecosystems: Implications for ground beetle (Coleoptera : Carabidae) conservation and invertebrate weed seed predation. *Great Lakes Entomologist*, **34**, 77-91
- Navntoft, S.; Wratten, S. D.; Kristensen, K. & Esbjerg, P. **2009**. Weed seed predation in organic and conventional fields *Biological Control*, **49**, 11-16
- 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
- Powell A. **2011**. Predation and scavenging by the generalist predator *Pterostichus melanarius*. Thèse de doctorat. Cardiff University
- Powolny T. **2012**. Faire face à l'hiver - Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agro-écosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*). Thèse de Doctorat, Université de Poitiers
- Prasad, R.P. & Snyder, W.E. **2004**. Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biological Control*, **31**, 428-437.
- Purtauf, T.; Roschewitz, I.; Dauber, J.; Thies, C.; Tscharnkte, T. & Wolters, V. 2005. Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity *Agriculture Ecosystems & Environment*, **108**, 165-174
- Saska P, Van Der Werf W, De Vries E, Westerman P.R. **2008**. 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
- Symondson W.O.C, Sunderland K.D, Greenstone M.H. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, **47**, 561-594

- Thébault E & Fontaine C. **2010**. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks, *Science*, 329, 853
- Thomas, M.B., Wratten, S.D., Sotherton, N.W., **1991**. Creation of island habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods—predator densities and emigration. *J. Appl. Ecol.* 28, 906–917.
- 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.
- Westerman P.R, Liebman M, Heggenstaller A.H, ,Forcella F. **2006**. Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation .*Weed Science* **54**, 566–574.
- Westerman, P. R.; Borza, J. K.; Andjelkovic, J.; Liebman, M. & Danielson, B. **2008**. Density dependent predation of weed seeds in maize fields. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1612

Annexes

Liste des annexes :

- 1) **Article** : *Bandes enherbées: Quelle flore, Quels prédateurs , Quelle predation?* S.Cordeau, H.meiss et **A. Boursault**. XIII ième colloque international sur la biologie des mauvaises herbes. 2009
- 2) **Poster** : *Service écologique de prédation des graines d'adventices par le Carabidae : les acteurs et l'impact sur les communautés d'adventices.* **A.Boursault** et S. Petit. Forum des jeunes chercheurs, juin 2009, Dijon.
- 3) **Poster** : *What are the drivers of variations of weed seed predation by carabid beetles ?* **A.Boursault** et S.Petit. EWRS Weeds and Biodiversity Working Group Symposim, Lleida, Spain, 2009.
- 4) **Poster**: *How to explain variations in weed seed predation during carabid's activity period?* **A. Boursault** et S. Petit. EWRS Symposium, Kaposvar, Hungary, 2010.
- 5) **Poster**: *Estimation de la predation des grains d'adventices exercée par deux modèles biologiques: les Phasianidae et les Carabidae.* R. Cella, **A.Boursault**, S.Petit et B.Chauvel. 21^{ème} conférence du COLUMA, Dijon, 2010.
- 6) **Poster** : *Sown field margins : what flora ?what seed predators?what seed predation?* S. Cordeau, H.Meiss et **A.Boursault**. 21^{ème} conférence du COLUMA, Dijon, 2010.

**XIII^{ème} COLLOQUE INTERNATIONAL SUR LA BIOLOGIE DES MAUVAISES HERBES
DIJON – 8 - 10 SEPTEMBRE 2009**

**BANDES ENHERBÉES :
QUELLE FLORE, QUELS PRÉDATEURS, QUELLE PRÉDATION ?**

S. Cordeau¹, H. Meiss^{1,2}, A. Boursault¹

¹ INRA - UMR1210 INRA-ENESAD-UB Biologie et Gestion des Adventices.
17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon cedex, France.

² Institute of Landscape Ecology and Resources Management, Division of Landscape Ecology and Landscape Planning, Justus-Liebig-University Giessen, Heinrich-Buff-Ring 26-32, D-35392 Giessen, Germany.

Email : stephane.cordeau@dijon.inra.fr

RÉSUMÉ

Les bandes enherbées implantées pour des raisons environnementales le long des cours d'eau pourraient aussi faire office de réservoir de biodiversité végétale et animale. De plus, les adventices étant à la base des chaînes trophiques, leurs graines constituent une nourriture non négligeable pour des oiseaux, des rongeurs et des invertébrés comme les carabiques. Ces organismes sont souvent abondants dans les agro-écosystèmes. Néanmoins, la prédation de graines dans les bandes enherbées est encore très mal connue. Par conséquent, connaissant de la flore adventice des bandes enherbées, quelle ressource en graines est potentiellement disponible pour les animaux ? Les bandes enherbées sont-elles un milieu riche en prédateurs de graines ? Quel taux de prédation peut-on y observer et varie-t-il avec le mode gestion ? Nos résultats préliminaires montrent que les bandes enherbées sont un milieu riche en espèces adventices, dont les espèces les plus fréquentes sont vivaces. Les bandes non fauchées sont plus riches en adventices. Le taux de prédation de graines varie fortement entre les 7 espèces adventices testées (20-77%) mais aucune différence de prédation n'a été observée entre les zones fauchées et non-fauchées. Enfin la diversité des groupes de prédateurs est grande. Même si les agriculteurs ne souhaitent pas laisser grainer les adventices sur les bandes enherbées, la richesse floristique présente offre potentiellement beaucoup de nourriture aux animaux, notamment aux Carabidae. C'est donc un milieu, qui, de part la flore qui s'y développe, est potentiellement attractif pour l'entomofaune.

Mots clés : *bandes enherbées, adventices, graine, prédation, insecte, Carabidae.*

Title: Sown field margin strips: What flora, what seed predators, what weed seed predation?

ABSTRACT

Field margin strips sown alongside watercourses for environmental reasons may also constitute a refuge for plants and animals. Weed seeds may be important for the diets of birds, small mammals and various invertebrates, notably beetles. Such organisms may be abundant in agro-ecosystems, but weed seed predation has rarely been studied in field margin strips. Knowing the weed flora of the margin strips, what seed resources could be available for predators? Are sown field margin strips habitats with high seed predator abundances and diversities? What seed predation rates can be observed? Our preliminary results show that weed communities were very diverse and mostly characterized by perennial species. Uncut plots had higher plant species richness than cut plots. Seed predation rates varied strongly between 7 tested weed species (from 20 to 77% on average) but differences between cut and uncut plots were not significant. Seed predator diversities were high. Though most farmers don't like weed seed production on margin strips, the high floristic diversity on margin strips may offer a lot of food resources for farmland animals, especially beetles. Therefore, it can be an attractive habitat for weed seed predators.

Key words: *Field margin strips, weed, seed, predation, insect, Carabidae*

INTRODUCTION

Les agro-écosystèmes constituent actuellement le mode majoritaire d'usage des terres aux plans national et européen. De nombreux paysages gérés par l'homme contiennent une diversité spécifique comparable à celle de nombreux écosystèmes naturels (Altieri, 1999). Cependant, depuis la seconde moitié du vingtième siècle, l'intensification des modes de gestion des agro-écosystèmes sous l'influence de la Politique Agricole Commune (PAC) a entraîné une homogénéisation du paysage et la raréfaction ou l'extinction de nombreuses espèces de plantes, insectes, oiseaux et mammifères en France et en Europe (Benton *et al.*, 2003). Les agrosystèmes sont des systèmes caractérisés par des éléments paysagers en mosaïque. L'intensification agricole a aussi conduit à l'homogénéisation du paysage et résulte de l'augmentation de la taille des parcelles, de la destruction des haies, de la spécialisation de certaines régions de production mais également de la diminution des surfaces prairiales pérennes et temporaires. Or, à l'opposé des cultures annuelles dont la succession génère un environnement instable soumis à une forte variation des états du milieu, les milieux pérennes ont un rôle fonctionnel capital grâce à leur relative stabilité.

Or, depuis 2005, le paysage agricole français s'est doté d'un nouvel élément du paysage, stable dans le temps : les bandes enherbées. Sous l'impulsion de la réforme de la PAC de 2003 (mise en place du principe d'éco-conditionnalité des aides agricoles), les agriculteurs ont implanté ces « trames vertes » principalement le long des cours d'eau pour limiter la dérive des produits phytosanitaires et des fertilisants dans les eaux superficielles et limiter l'érosion hydrique des sols. Cette fonction environnementale a été très largement étudiée (Tollner *et al.*, 1976; Souiller *et al.*, 2002; Gry, 2006). Mais outre ce rôle premier, la mise en place de cette zone tampon dans le paysage agricole peut avoir des conséquences secondaires très diverses, tant agronomiques, écologiques, sociologiques que paysagères (Bernard *et al.*, 1998).

La réglementation impose qu'aucun produit phytosanitaire ni engrais chimique ou organique ne soit utilisé sur cette surface. De plus cet habitat est stable dans le temps, car les agriculteurs sèment la bande enherbée et ne travaille plus le sol comme ils le font dans la parcelle adjacente. Ainsi, ce milieu semi-naturel, à l'image des bords de champs ou des prairies, peut aussi faire office de réservoir de biodiversité végétale et animale (Benton *et al.*, 2003). Les bordures de champs sont des habitats connus pour cette fonction (Marshall and Moonen, 2002). Elles hébergent une flore riche et abondante (Fried *et al.*, 2009). La faune et l'entomofaune interagissent avec la flore en place. Cole *et al.* (2007) montrent qu'il existe un nombre d'espèces végétales plus important et un assemblage de carabiques différent dans les bandes enherbées gérées sans intervention que dans les bandes enherbées et les prairies gérées de manière intensive. Perner (2005) démontre que la composition des communautés de plantes affecte l'abondance des différents groupes fonctionnels d'arthropodes. Woodcock *et al.* (2007) trouvent que les groupes fonctionnels de scarabées peuvent être influencés par l'architecture de couvert végétal et sa composition. La diversité en arthropodes dans un habitat agricole semi-naturel est augmentée dans les bordures du champ en relation avec la diversité végétale (Thomas and Marshall, 1999).

De plus les espèces végétales présentes dans les bandes enherbées sont à la base de chaînes trophiques. Les graines, notamment, constituent une nourriture non négligeable pour les oiseaux (Wilson *et al.*, 1999) (Blaney and Kotanen, 2001; Navntoft *et al.*, 2009), les rongeurs (Alcántara *et al.*, 2000) (Holmes and Froud-Williams, 2005) (Hulme, 1994; Hulme, 1998; Westerman *et al.*, 2003a; Westerman *et al.*, 2005) et les carabiques (Brust and House, 1988; Cromar *et al.*, 1999) (Honek *et al.*, 2003). Il est maintenant largement accepté que la prédation des graines d'adventices pourrait être une cause majeure de leur mortalité (Westerman *et al.*, 2003a; Westerman *et al.*, 2008) et qu'elle peut affecter toutes les espèces (Maron and Simms, 2001). L'impact de la prédation peut être particulièrement fort dans des cultures pérennes et les bandes enherbées, où l'ensemble des graines nouvellement produites

restent à la surface du sol contrairement aux cultures annuelles, où le sol est plus ou moins travaillé tous les ans.

De plus, les bandes enherbées sont un milieu riche en espèces végétales (Cordeau *et al.*, 2009), et un réservoir potentiel d'adventices (Gardarin *et al.*, 2007b; Cordeau and Chauvel, 2009). Plusieurs études montrent que la prédation de graines varie en fonction de la densité du couvert végétal (Hulme, 1998; Gallandt *et al.*, 2005; Heggenstaller *et al.*, 2006). En effet, ces facteurs peuvent directement influencer les organismes prédateurs et leur habitat. Leur environnement immédiat détermine ainsi leur comportement de prédation (Manson and Stiles, 1998; Heggenstaller *et al.*, 2006). La nature du mélange semé et le type de gestion du couvert végétal (fauche) vont donc probablement influencer la prédation.

L'objectif de ce travail est de connaître les espèces adventices se développant dans les bandes enherbées, illustrant la ressource potentielle de graines pour des prédateurs. Dans un autre temps, il s'agit de quantifier la prédation des graines d'adventices et d'identifier la présence d'insectes prédateurs. Quelle ressource en graines pourrait être disponible pour l'entomofaune ? Les bandes enherbées sont-elles un milieu riche en prédateurs de graines ? Quel taux de prédation peut-on y observer ? Ce taux de prédation varie-t-il selon la gestion des bandes ou selon les espèces adventices ?

MATERIELS ET METHODES

Les bandes enherbées ont été semées au printemps 2006 avec un mélange graminées-légumineuses : 40% *Dactylis glomerata*, 40% *Festuca rubra*, 20% *Lotus corniculatus*. Elles ont été entretenues de manière identique jusqu'en juin 2008 à raison de 3 fauchages par an. En juin 2008, 2 modes de gestion ont été réalisés : Fauchage (modalité F+), et non fauchage (modalité F-). Les suivis ont été faits sur 2 bandes «F+» et 1 bande «F-». Les bandes mesurent 25 m de long sur 5 m de large (largeur réglementaire).

Relevés floristiques

Des relevés floristiques ont été réalisés avant fauchage (mi-juin) et deux mois après (mi-août). Les 2 relevés de flore permettent d'observer la flore hivernale-printanière et la flore estivale. Par ailleurs, la description des espèces en présence a été faite sur le cumul des deux dates de relevés. La présence et l'abondance des espèces (semées ou adventices) a été notées. L'abondance est quantifiée par des pourcentages de recouvrement de chaque espèce selon l'échelle de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974) modifiée (5: l'espèce couvre plus de 75% du quadrat, 4 : entre 50 et 75%, 3 : entre 25 et 50%, 2 : entre 5 et 25 %, 1 : <5 %, + : recouvrement insignifiant et r : un individu). L'abondance est quantifiée sur 4 quadrats de 0.36m² disposés par paire, soit 2 à un mètre de la culture et 2 à 1 mètre de la bordure herbacée. Pour compléter les relevés des quadrats, un parcours a été réalisé dans la bande permettant d'identifier les espèces présentes seulement en tâches. La nomenclature utilisée est la flore des champs cultivés (Jauzein, 1995). Une base de données composée à partir de la base de trait de vie BiolFlor (Kühn *et al.*, 2004) <http://www.ufz.de/biolflor/index.jsp> et de la flore des champs cultivés (Jauzein, 1995) a permis de caractériser les espèces rencontrées.

Mesure de la prédation

Nous avons utilisé la méthodologie « cartes à graines » développée par Westerman *et al.* (2003c) : 25 graines de chaque espèce sont fixées sur des cartes de papier de verre (5×10cm) à grains moyens (P 100) à l'aide d'une colle repositionnable (Sader ; Bostik SA, Paris, France). Le support et la colle choisis permettent une bonne tenue des graines sur la carte et une certaine résistance à la pluie et au vent, pour éviter des pertes accidentelles. Des clous assurent le bon maintien des cartes au sol. Sept espèces adventices ont été choisies : le chénopode blanc, *Chenopodium album* L. ; le gaillet grateron, *Galium aparine* L. ; la stellaire intermédiaire, *Stellaria media* (L.) Vill. ; le mouron de champs, *Anagallis arvensis* L. ; le vulpin des champs, *Alopecurus myosuroides* Huds. ; la moutarde des champs,

Sinapis arvensis L. ; la pensée des champs, *Viola arvensis* Murray. Ces espèces sont très communes dans les champs cultivés en France. Afin de quantifier les pertes accidentelles, des billes plastiques ont été disposées à côté des graines d'adventices. Les cartes ont été installées le 14 juillet. Après une période de 2 semaines d'exposition, les cartes ont été collectées et les graines restantes ont été comptées directement sur place. Le taux de prédation est calculé comme étant le pourcentage de graines enlevées durant la période. Aucune correction des taux de pertes de graines n'a été nécessaire vu les très faibles pertes accidentelles des billes plastiques.

Piégeage d'insectes

Le piégeage des insectes a été réalisé grâce à des pots pièges (diamètre = 7 cm, profondeur = 10 cm) contenant une solution alcoolique. Deux pots étaient disposés à environ 1m de chaque côté des 8 stations de cartes de prédation. Ils ont été mis en place un jour après les cartes et relevés une semaine après. Le contenu des pots a ensuite été trié par guildes et les coléoptères ont été identifiés à l'espèce à l'aide du guide des Coléoptères d'Europe (Du Chatenet, 2005).

Analyses statistiques

Concernant la flore, des tests t bilatéraux ont permis de comparer les moyennes des taux de recouvrement (totaux, espèces adventices et espèces semées) entre les modalités F+ et F-. Les taux de prédation et les abondances des carabiques ont été analysés tout d'abord par des ANOVA à deux facteurs : espèce (adventice ou carabique) et régime de fauche. En raison d'interactions significatives, des tests t bilatéraux ont ensuite été utilisés pour comparer les abondances des trois espèces carabiques principales dans les bandes F+ et F-.

RESULTATS PRELIMINAIRES

Composition et structure des communautés végétales

Sur les bandes enherbées, 35 espèces adventices ont été recensées (Tableau 1) auxquelles s'ajoutent les 3 espèces semées. Dans les 2 bandes enherbées fauchées (F+), la richesse spécifique, observée dans les parcours, était de 22 espèces contre 24 dans la bande non fauchée (F-).

Parmi les 35 espèces, 65% sont pluriannuelles (Tableau 1). Selon Jauzein (1995), plus de 70% des espèces observées sont des espèces qualifiées de « très communes » à « assez communes », dans les parcelles agricoles, alors que seulement 9.7% sont « rares ». La couverture végétale totale des bandes était de $70.3 \pm 15.1\%$ (moyenne $\pm$ écart-type) pour les parties non fauchées (F-) et de $60.3 \pm 18.6\%$ pour les parties fauchées (F+). La différence n'est pas significative ($F_{1,22}=1.687$; $p=0.207$). Les espèces semées couvrent largement plus que les espèces adventices (Figure 1). Ainsi au sein des espèces semées comme des espèces adventices, le régime de fauche n'influe pas sur le recouvrement des espèces.

Tableau 1 : Liste des espèces adventices rencontrées dans les bandes enherbées caractérisées par le type biologique (Raunkjær, 1905; BiolFlor Trait database, Kühn *et al.*, 2004), présence des espèces dans les bandes F+ et F- aux 2 dates de relevés, abondance moyenne (en pourcentage de recouvrement) sur les deux dates et fréquence d'observation moyenne sur les deux dates. Les espèces sont triées par leur fréquence d'observation.

Table 1 : List of weed species in field margin strips with plant life forms (Raunkjær, 1905; BiolFlor Trait database, Kühn *et al.*, 2004), occurrence of species in cut (F+) and uncut (F-) plots, mean abundance (in percentage of soil cover) and mean frequency of occurrence over both study dates. Species are sorted by the frequency of occurrence.

Espèces	Type biologique	Présence	Présence	Abondance moyenne	Fréquence
		dans les bandes F+	dans les bandes F-		
<i>Taraxacum officinale</i>	Hemicryptophyte	1	1	1.12	100.0
<i>Plantago lanceolata</i>	Hemicryptophyte	1	1	0.44	41.7
<i>Geranium dissectum</i>	Therophyte	1	1	0.95	37.5
<i>Cirsium arvense</i>	Geophyte	1	1	0.21	25.0
<i>Convolvulus arvensis</i>	Geophyte	1	1	0.11	25.0
<i>Daucus carota</i>	Hemicryptophyte	1	1	0.21	25.0
<i>Lolium sp.</i>	Therophyte	1	1	0.13	25.0
<i>Pastinaca sativa</i>	Hemicryptophyte	1	1	0.64	20.8
<i>Picris hieracioides</i>	Hemicryptophyte	1	1	0.12	16.7
<i>Potentilla repens</i>	Hemicryptophyte	1	0	0.74	16.7
<i>Sonchus asper</i>	Therophyte	1	0	0.01	16.7
<i>Trifolium sp.</i>	non mentionné	1	1	0.11	16.7
<i>Geranium rotundifolium</i>	Therophyte	1	1	0.01	12.5
<i>Verbena officinalis</i>	Hemicryptophyte	1	0	<0.01	12.5
<i>Veronica persica</i>	Therophyte	1	1	0.11	12.5
<i>Arctium lappa</i>	Hemicryptophyte	1	0	2.19	8.3
<i>Geranium colombinum</i>	Therophyte	1	0	0.10	8.3
<i>Geranium sp.</i>	Therophyte	0	1	<0.01	8.3
<i>Lamium purpureum</i>	Therophyte	0	1	<0.01	8.3
<i>Poa trivialis</i>	Hemicryptophyte	0	1	<0.01	8.3
<i>Rumex crispus</i>	Hemicryptophyte	1	0	0.10	8.3
<i>Silene latifolia</i> subsp. <i>alba</i>	Hemicryptophyte	0	1	0.11	8.3
<i>Tragopogon dubium</i>	Hemicryptophyte	1	0	<0.01	8.3
<i>Veronica arvensis</i>	Therophyte	0	1	<0.01	8.3
<i>Anagallis arvensis</i>	Therophyte	0	1	0.10	4.2
<i>Artemisia vulgaris</i>	Hemicryptophyte	0	1	<0.01	4.2
<i>Cerastium arvense</i>	Hemicryptophyte	0	1	<0.01	4.2
<i>Crepis vesicaria</i> subsp. <i>taraxacifolia</i>	Hemicryptophyte	0	1	<0.01	4.2
<i>Elytrigia repens</i>	Geophyte	1	0	<0.01	4.2
<i>Hypericum perforatum</i>	Hemicryptophyte	0	1	0.63	4.2
<i>Lactuca serriola</i>	Therophyte	1	0	<0.01	4.2
<i>Achillea millefolium</i>	Hemicryptophyte	1	1	<0.01	0.0
<i>Centaurea scabiosa</i>	Hemicryptophyte	1	1	<0.01	0.0
<i>Malva sylvestris</i>	Hemicryptophyte	1	0	<0.01	0.0
<i>Reseda lutea</i>	Therophyte	1	1	<0.01	0.0

Prédation des graines d'adventices

Les pertes accidentelles de graines ont été très faibles (2.9% en moyenne pour les billes en plastique). Le taux de prédation de graines varie significativement en fonction de l'espèce adventice ($F_{6,42}=3.47$; $p=0.007$) entre 77% pour *Viola arvensis* et 20% pour *Galium aparine* (Figure 2). Mais aucune différence significative du taux de prédation n'a été observée entre les zones fauchées et non-fauchées ($F_{1,42}=0.25$; $p=0.617$) (46% contre 51% en moyenne). L'interaction entre l'entretien de bandes et les espèces adventices n'est pas significative ($F_{1,42}=0.96$; $p=0.467$).

Figure 1 : Recouvrement des espèces semées et adventices dans les bandes enherbées fauchées (F+) et non fauchées (F-). Les recouvrements non qualifiés par les mêmes lettres sont significativement différents (test de Tukey).

Figure 1: Soil cover rates of sown and weed species in cut and uncut treatments (F+, F-). Rates not connected by the same letter are significantly different (Tukey).

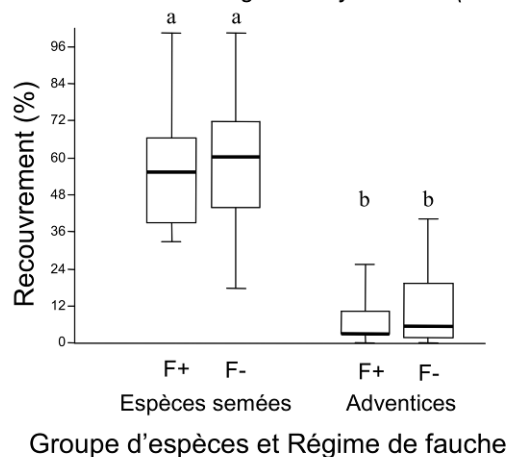
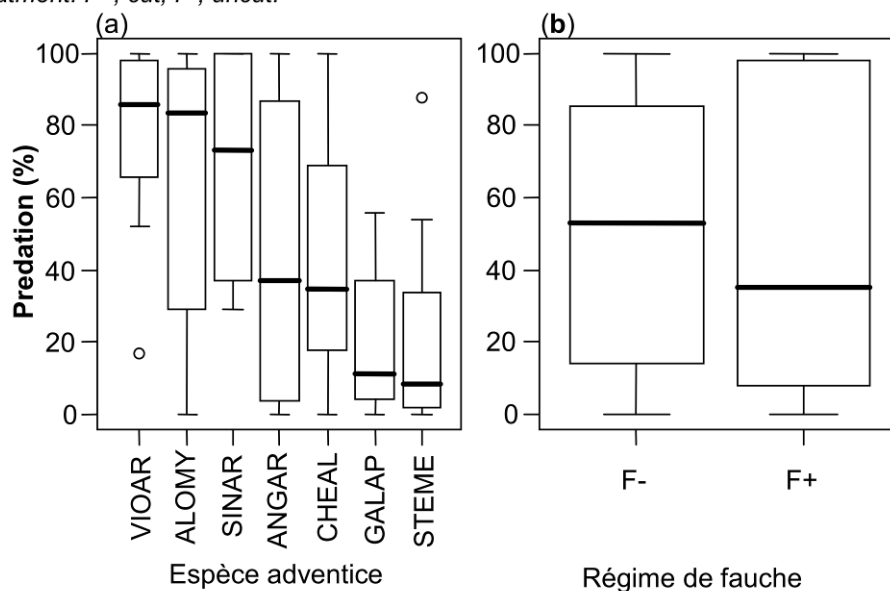


Figure 2 : Taux de prédation des graines d'adventices, (a) en fonction de l'espèce adventice et (b) du régime d'entretien. GALAP, *Galium aparine* ; STEME, *Stellaria media* ; CHEAL, *Chenopodium album* ; ANGAR, *Anagallis arvensis* ; ALOMY, *Alopecurus myosuroides* ; SINAR, *Sinapis arvensis* ; VIOAR, *Viola arvensis* ; F+, bande fauchée ; F-, bande non fauchée.

Figure 2 : Weed seed predation rates (a) as a function of weed species and (b) cutting treatment. F+, cut; F-, uncut.

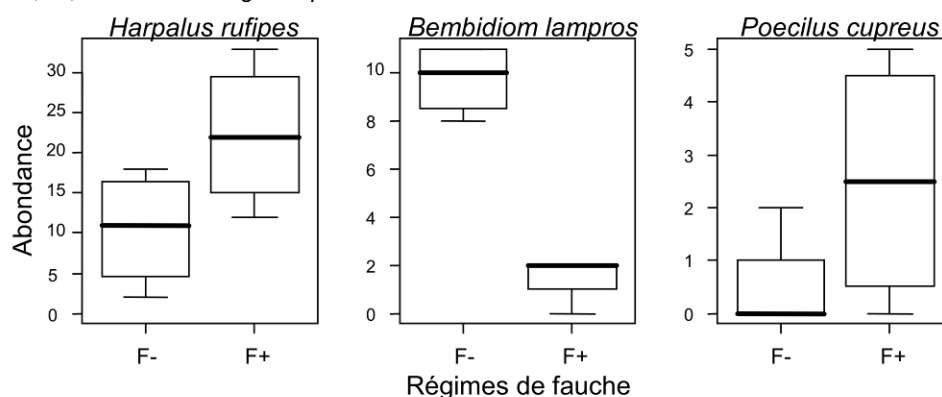


Insectes prédateurs

Les principaux invertébrés granivores piégés sont les carabiques. Au total, 113 individus de carabiques ont été piégés dans la bande F+ contre 85 dans la bande F-. L'analyse de variance a montré une forte interaction entre l'espèce de carabique et le régime de fauche ($F_{6,42}=5.39$; $p=0.0003$) (Figure 3). L'abondance de *Bembidiom lampros* était plus forte dans les bandes F- que dans F+ ($t_{1,3}=5.5$, $p=0.0067$). *Harpalus rufipes* et *Poecilus cupreus* ont montré des patterns inverses (Figure 3), mais les différences n'étaient pas significatives.

Figure 3 : Abondances (en nombre d'individus par piège) des trois espèces carabiques majoritaires. F+, bande fauchée ; F-, bande non fauchée.

Figure 3 : Abundances (number of individuals per trap) of three main carabid species. F+, cut; F-, uncut field margin strips.



La richesse spécifique était de 7 dans la bande F+ et de 4 dans la bande F-. Néanmoins, l'indice de Shannon est quelque peu supérieur dans la bande non fauchée ($H' = 0.88$) que dans la bande fauchée ($H' = 0.84$), ceci pouvant s'expliquer par la prédominance, dans cette dernière, d'*Harpalus rufipes* (Figure 3).

DISCUSSION

Le dispositif était de petite envergure. Afin d'éclaircir les résultats préliminaires il faudrait mettre en place une expérimentation permettant d'aboutir à un jeu de données plus important. Ainsi, il serait alors intéressant de regarder plus en détails les relations entre couverture végétale, richesse végétale, abondance des prédateurs et taux de prédation.

Cependant, cette analyse préliminaire permet de décrire trois aspects importants du fonctionnement de l'agro-écosystème : la fore adventice comme ressource trophique potentielle, la communauté de carabiques comme importants prédateurs de graines et le processus de prédation.

Flore étudiée

Les résultats montrent que les bandes enherbées sont un milieu favorable au développement des adventices. En effet, nous avons observé une diversité spécifique 2 à 3 fois plus importante que dans les parcelles cultivées (Gardarin *et al.*, 2007b; Fried *et al.*, 2009). Néanmoins, l'abondance (taux de recouvrement) des adventices était très faible par rapport à celles des espèces semées. La moitié de ces espèces sont annuelles donc fortement dépendant de la reproduction par les graines pour se maintenir dans le milieu.

Sur le pas de temps de l'expérimentation, aucune différence n'a été observée en terme de recouvrement d'adventices entre les bandes enherbées fauchées et non-fauchées.

Prédation

Le taux de prédation varie fortement en fonction des espèces adventices. De nombreuses études ont montrées de telles préférences (Honek *et al.*, 2003; Honek *et al.*, 2007; Saska *et al.*, 2008). De plus, dans une étude préalable sur les mêmes espèces, l'ordre de préférences a été assez bien conservé (Alignier *et al.*, 2008). Cependant, les déterminants de ces choix sont encore peu connus. Compte tenu de ces préférences, on peut penser que la prédation pourrait changer la composition de la communauté végétale. En effet, les forts taux de prédation pourraient défavoriser les adventices annuelles au profit des espèces pérennes (semées et adventices).

Des études préalables ont montrées que la prédation varie en fonction de la couverture de végétation (Gallandt *et al.*, 2005; Heggenstaller *et al.*, 2006). L'absence de différences de taux de prédation entre les bandes fauchées et non fauchées (Figure 2) pourrait donc être due aux faibles différences de recouvrement entre ces deux modalités (Figure 1).

En effet, la végétation repousse très vite. Les cartes de prédation ont été disposées 4 semaines après la fauche. Ainsi, l'habitat n'était probablement pas si différent pour des prédateurs malgré les taux de couvertures végétales différents.

Enfin, le dispositif a été mis en place 15 jours en Juillet or on sait par ailleurs que les périodes d'activité des prédateurs se succèdent au cours du temps et que les prédateurs actifs se déplacent dans la mosaïque paysagère au cours de la saison, en fonction des ressources.

Prédateurs

Les espèces carabiques n'ont pas les mêmes besoins en terme d'habitat. En effet, certaines espèces préfèrent plutôt des milieux secs avec une lumière directe tandis que d'autres des zones plus abritées et plus humides (Holland, 2002). Or, la fauche va perturber le milieu et créer des types d'habitats différents qui pourraient expliquer les différences de composition des communautés carabiques. *Bembidion lampros* est connu pour préférer les milieux couverts et humides (Holland, 2002) ce qui pourrait expliquer son abondance plus forte dans les bandes non fauchées. *Poecilus cupreus*, en revanche, est souvent associé aux milieux plus ouverts et semble ici être plus présent dans les bandes fauchées. On sait aussi que d'autres espèces sont moins exigeantes et plus ubiquistes, ce qui pourrait être le cas d'*Harpalus rufipes*. Nos résultats préliminaires suggèrent que le régime de fauche pourrait être un élément important pour la composition des communautés de carabiques.

Limites et perspectives

Dans cette étude, les espèces choisies pour étudier la prédation ne sont pas présentes dans la flore exprimée de ces bandes enherbées, excepté *Anagallis arvensis*. Ainsi il est assez difficile de relier la flore présente à une ressource potentielle de graines pour en étudier la prédation. De plus, la prédation a été mesurée à l'aide de cartes à graines qui n'étaient pas protégées par des cages d'exclusion. Ainsi, la prédation mesurée est celle de l'ensemble de la faune (vertébrés et invertébrés). Les carabiques recensés dans les pots pièges ne représentent qu'une partie des prédateurs potentiels.

Ainsi pour confirmer les résultats préliminaires, un dispositif de plus grande envergure intégrant des répétitions spatiales et temporelles serait nécessaire.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Lise LE LAGADEC, stagiaire Master 1^{ère} année de l'UMR BGA, pour le travail réalisé sur la prédation des graines. Ce stage a été encadré par Sandrine PETIT et Helmut MEISS, et a bénéficié de l'appui technique de Florence STRBIK.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(à la fin de la thèse).

Service écologique de prédation de graines d'adventices par les Carabidae : les acteurs et l'impact sur les communautés d'adventices

Boursault Aline * et Petit Sandrine *

* : UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA Dijon,
17, rue de Sully BP 86510 21065 Dijon
aline.boursault@dijon.inra.fr



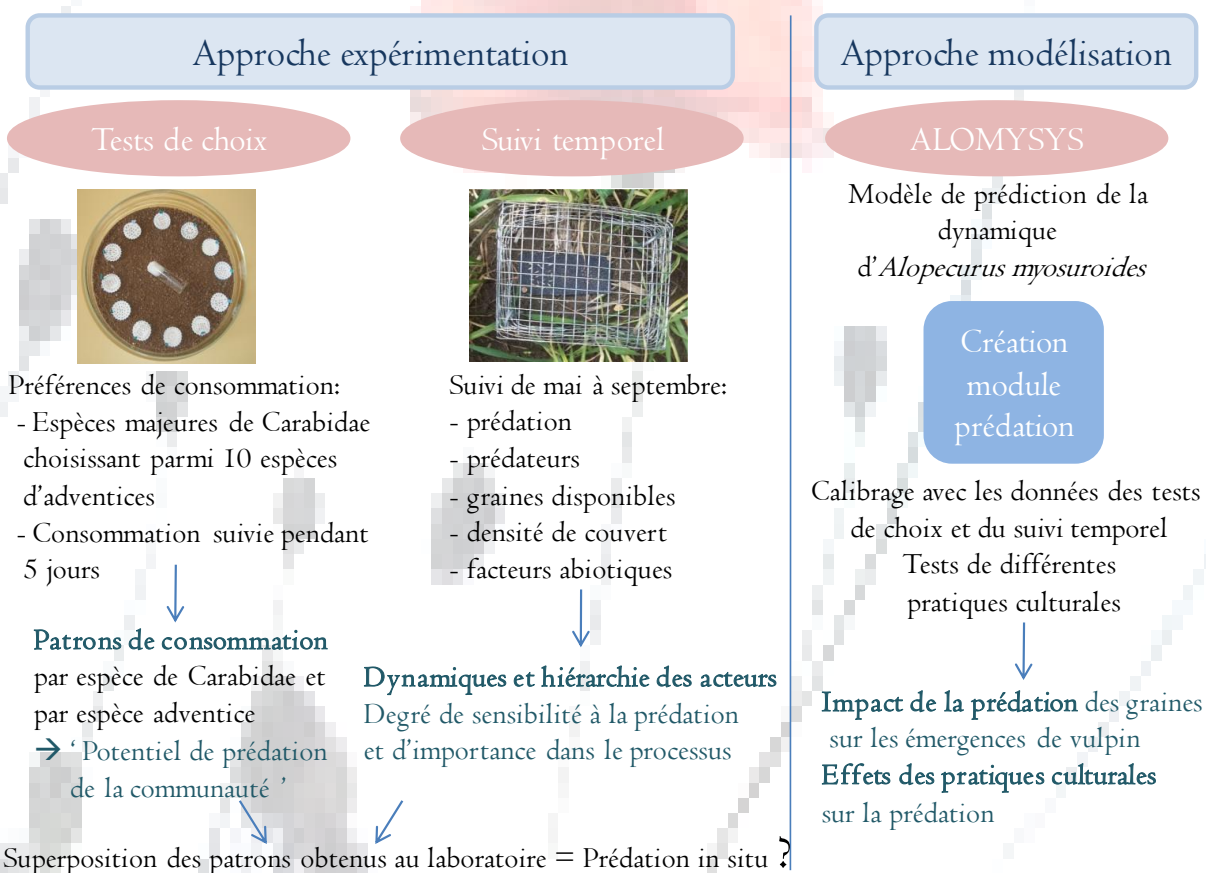
Contexte réglementaire et scientifique

- Plan Ecophyto 2018 et Grenelle de l'Environnement : suppression de nombreuses molécules pesticides
→ Nécessité de développer de **nouvelles approches de gestion des adventices**
 - Approche écologique de l'agrosystème
→ nouveaux concepts en **agroécologie**: ex, les **services écologiques**
- Ainsi, la prédation de graines d'adventices par les Carabidae pourrait être un levier de gestion qu'il est important d'évaluer*

Problématiques

- Par quels facteurs peut on expliquer les variations de prédation ?
- Quelles espèces adventices sont les plus affectées par la prédation? Quelles sont les principaux carabiques prédateurs?
- Quel peut-être l'impact de la prédation sur les communautés adventices?

Méthodologies adoptées



Forum des Jeunes Chercheurs 25/26 juin 2009 Dijon





What are the drivers of variations in weed seed predation by carabid beetles?

Boursault Aline and Petit Sandrine
UMR BGA (Weed Biology and Management), INRA Dijon

aline.boursault@dijon.inra.fr
17, rue de Sully, 21065 Dijon, France

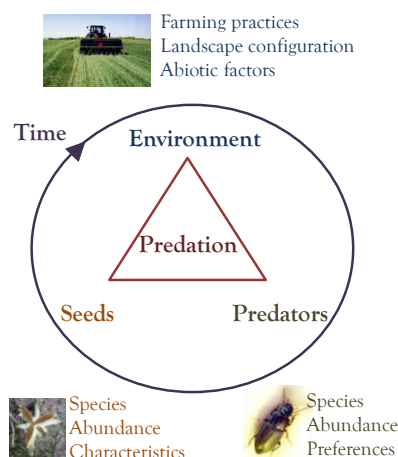
Introduction

The current shift towards a more sustainable agriculture (i.e. increased crop productivity and reduced chemical inputs) requires the development of alternative management strategies. Reduced herbicide use may lead to weed infestations within cultivated arable fields, potentially leading to important crop yield losses. Alternative management strategies rely on changes in agricultural practices and biological regulations. Weed seed predation has recently been identified as an ecological process that could potentially strongly regulate weed population growth. However, studies conducted so far show that the intensity of seed predation is highly variable and potentially affected by a number of biotic, abiotic and anthropogenic factors (Figure 1).

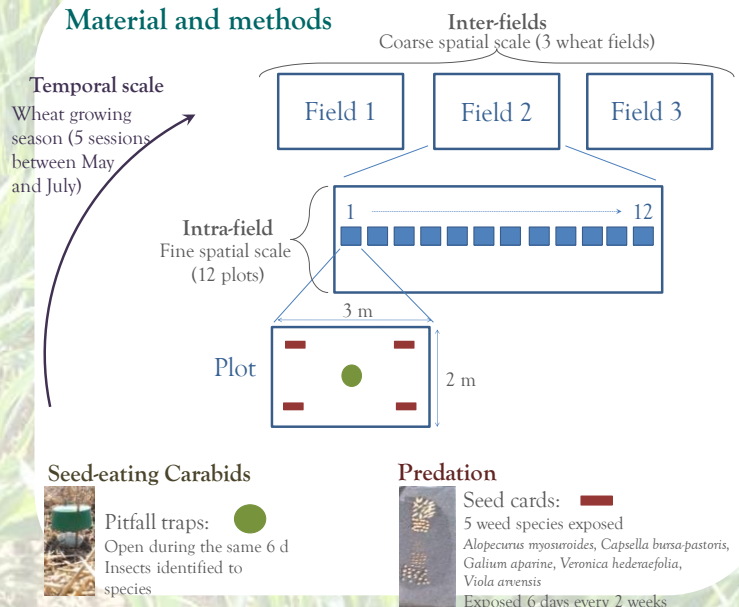
Questions

- ➡ 1) What is the overall weed seed predation rate during the growing season of a wheat crop?
- ➡ 2) How does predation rate vary in time and in space (and at what scale) ?
- ➡ 3) Can we relate predation rates to the presence or abundance of weed seed predators (here seed-eating carabid beetles)?

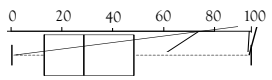
Figure 1: Model of factors potentially affecting weed seed predation rates

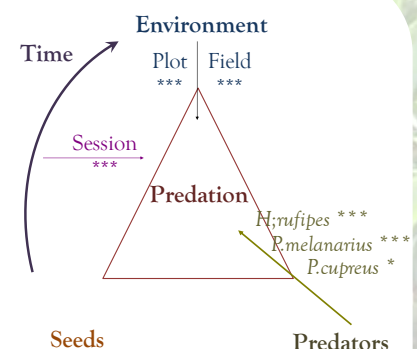


Material and methods



Preliminary results

- ➡ 1) The overall mean seed predation rate (n= 720 seed cards) was 31.2% with variations from 0 to 100%

- ➡ 2) Predation rates were highly heterogeneous in time and in space at both the within-field level (plots) and between the 3 fields that were surveyed (Anova, $p < 0.0001$ (***)).
- ➡ 3) The most abundant seed-eating carabid species were *Pterostichus melarius*, *Poecilus cupreus*, *Harpalus rufipes* and *Anchomenus dorsalis*. Their distribution was also highly spatially heterogeneous within and across fields and variable over the wheat growing season. Carabid abundances were highly correlated with observed seed predation rates: *H. rufipes*, $p < 0.0001$; *P. melanarius*, $p < 0.0001$; *P. cupreus*, $p < 0.01$ (*)



These results confirm that seed predation is an important process and suggest the role of carabid beetles in potentially regulating weeds. Additional analyses will assess the effects of seed availability, crop cover density and harvest on the intensity of predation.

Acknowledgement: Authors would like to thank Jérôme Lutz for his very helpful technical help and all the INRA experimental farm for their kind adaptation to the experimental design.
Financial support: ANR Advherb e and MESR



How to explain variations in weed seed predation during carabids' activity period ?

Boursault Aline, Busset Hugues and Petit Sandrine

aline.boursault@dijon.inra.fr

UMR BGA (Weed Biology and Management), INRA Dijon

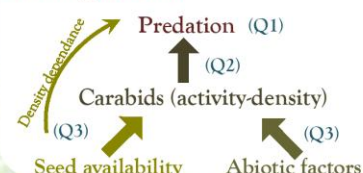
17, rue de Sully, 21065 Dijon, France

Introduction

Weed seed predation has recently been identified as an ecological process that could potentially impact weed population dynamics. However, studies conducted so far show that the intensity of seed predation by carabid beetles is highly variable and potentially affected by a number of biotic (characteristics of weed community and carabids' community), abiotic (temperature, humidity for example), and anthropogenic factors (cultural practices, landscape configuration) (Figure 1).

Since only few studies have been carried out during long periods of time and with all variables, it is difficult (i) to understand the role of each variable in the process of predation and (ii) to assess the potential impact of predation on individual weed species and IWM.

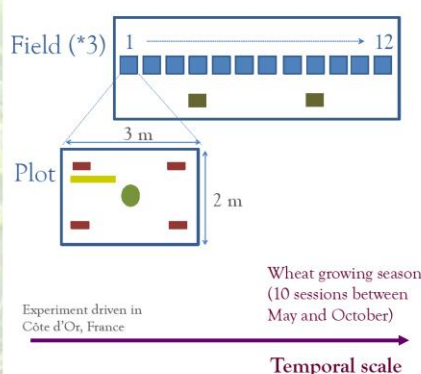
Figure 1: Direct and indirect variables affecting predation



Questions

- ➔ 1) What is the overall predation rate over the carabids' activity period? Does it depend on weed seed species?
- ➔ 2) Can temporal variations in predation rate be directly linked to carabids' activity-density?
- ➔ 3) Can temporal variations in predation rate be indirectly linked to seed availability or abiotic factors?

Material and methods



Predation

Seed cards: *Alopecurus myosuroides* (ALOMY), *Galium aparine* (GALAP), *Veronica hederaefolia* (VERHE); large seeds
Viola arvensis (VIOAR): intermediate seeds
Capella bursa-pastoris (CAPBP): small seeds
20 seeds per species per card
Exposed 6 days every 2 weeks under exclusion cages

Seed-eating carabids

Pitfall traps
Open during the same 6 d

Seed availability

Surface soil samples:
Vacuumed once every 2 weeks
Washed to pick up seeds by size categories

Abiotic factors

Surface soil measures:
Temperature and humidity measured on the first 2 cm of soil

Results

(Graphics representing one field)

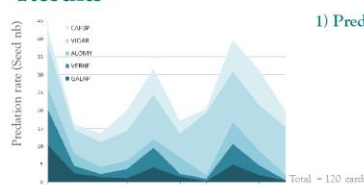


Fig1: Temporal variations in weed seed predation per weed species

1) Predation rate

- Mean total predation rate = 25.25%; 3 pics
- Preference order: VIOAR (55%), CAPBP (24%), ALOMY (17%), GALAP = VERHE (15%)
- Changes in proportions of the less preferred species linked to total predation rate



Fig2: Temporal variations in carabid functional groups activity-density

2) Predation rate and activity density of carabids

- *Harpalus rufipes* (93%)
- *Pterostichus melanarius* (93%)
- *Anchomenus dorsalis* (91%) (same pattern for the 3 fields)
- omnivorous: two pics → over-represented
- granivorous: one late pic
- carnivorous: one early pic
- total predation: no significant correlation
- predation per species: better correlations with omnivorous than granivorous

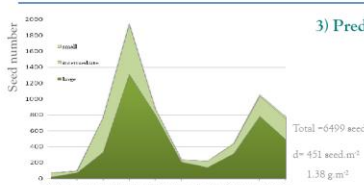


Fig3: Temporal variations of seed seeds number on soil surface per size category

3) Predation/ Seed availability/ Temperature/ Humidity

- two peaks of seed availability
- no correlation between predations rates or carabids activity density and seed availability

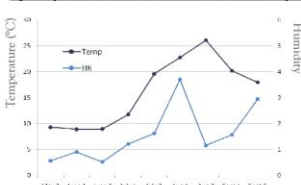


Fig4: Temporal variations of temperature and humidity in soil surface

- total predation: weak correlation with abiotic factors
- predation per species: strong correlation with humidity (except for VIOLA)
- carabids: strong correlation with humidity for granivorous

	Temperature	Humidity
total predation	1	1
ALOMY	1	3
CAPBP	1	3
GALAP	1	3
VERHE	0	2
VIOLA	1	0
granivorous	0	3
omnivorous	0	1

Table 2: Number of positive significant correlations (no negative correlation) with Spearman's rho test (on 3 fields, for p<0.05)

Conclusions and perspectives

- ➔ 1) The overall predation was high all over the season and depends on weed species (higher rates for *Viola ar.*; consistent with preferences lab tests)
- ➔ 2) Activity-density of carabid beetles was not directly linked to seed predation (omnivorous stronger correlated than granivorous)
- ➔ 3) Predation was neither directly linked to seed availability (seed number, seed mass), nor to temperature. Nevertheless, humidity was correlated with predation rates and activity density of granivorous carabid species.

In order to assess the effects of each variable more precisely along with their interactions considering their temporal dimension, a complete model will be done.

Acknowledgements:

Authors would like to thank Jérôme Lutz for his very helpful technical help and the staff of the INRA experimental farm for their kind adaptation to the experimental design. Financial support: ANR Systerra Adverh and MESR.





Estimation de la prédation des semences d'adventices exercée par deux modèles biologiques : Phasianidae et Carabidae



Romuald CELLA¹, A. BOURSAULT², S. PETIT² et B. CHAUVEL²

1 - Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, F-21000 Dijon

2 - INRA, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, AGRO SUP, INRA, UB, F-21065 Dijon Cedex



OBJECTIF

Estimer, dans un contexte de forte réduction de l'utilisation des herbicides, la potentialité de régulation des espèces adventices par deux communautés animales : les perdrix grises (*Perdix perdix*) et les Carabidae (*Coleoptera*).

Modèle oiseau :

Modèle insecte :

MATERIELS ET METHODES



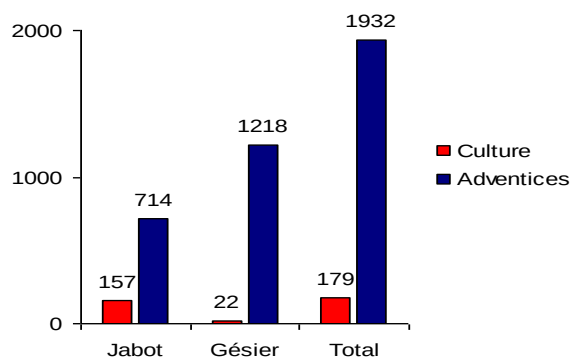
Analyse du contenu de jabots et de gésiers en graines d'adventices sur des gibiers prélevés.

Étude de la consommation journalière de 10 espèces adventices par 7 espèces carabiques.



RESULTATS

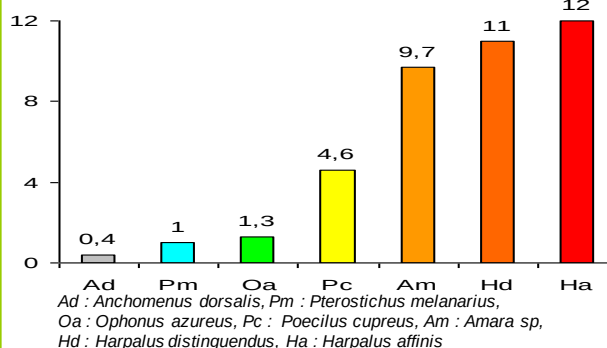
Quantité totale de graines retrouvées



- Plus de 90% des perdrix analysées ont consommé des semences d'adventices.
- Plus de 50% des graines retrouvées appartiennent à la famille des Graminées et plus de 25% appartiennent aux Polygonaceae (renouées).



Consommation quotidienne de graines d'adventices



- La consommation moyenne journalière est très variable selon les espèces carabiques.
- Il existe une consommation préférentielle des espèces d'adventices : préférences globales pour les petites graines (<1mg) et spécificité prononcée chez quelques espèces (pensée des champs par *Harpalus affinis*).



Viola tricolor

PERSPECTIVES

- ✓ Ce travail met l'accent sur la possibilité de gestion complémentaire des plantes adventices par la réduction des stocks semenciers.
- ✓ Des aménagements de structures paysagères (bandes enherbées, haies) peuvent favoriser l'intensité de cette régulation biologique.



Sown field margin strips: what flora, what seed predators, what weed seed predation?

Stéphane CORDEAU¹, Helmut MEISS^{1,2}, Aline BOURSAULT¹

¹ INRA, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, Dijon.

² Institute of Landscape Ecology and Resources Management, Division of Landscape Ecology and Landscape Planning, Giessen, Germany.



INTRODUCTION

In an agricultural landscape: **perennial surfaces**

↳ **enhancement of biodiversity**

In France (2003, CAP reform): **farmers grow margin strips**
along rivers, **for environmental reasons**

BUT, because of less selection pressures, no herbicide, no fertilizer

↳ Sown field margin strips **could be a refuge for flora and fauna**



AIMS, MATERIALS & METHODS

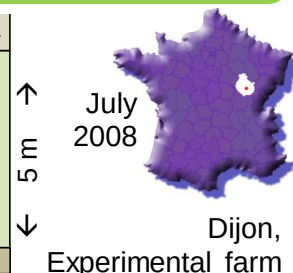
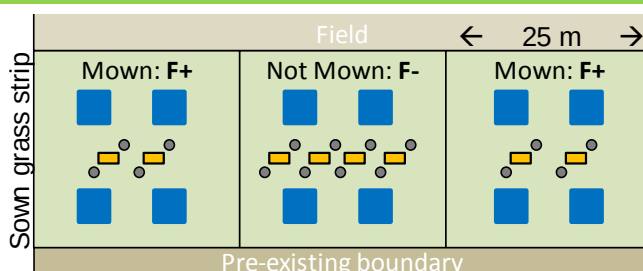
1 To describe
sown and weed communities
(potential food resource)

2 To quantify
weed seed predation
(ecological service)

3 To identify
seed predators
(invertebrates)

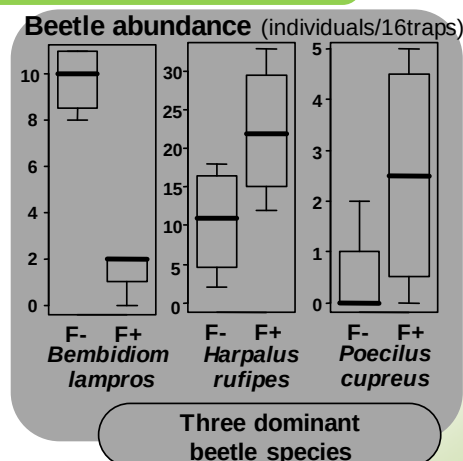
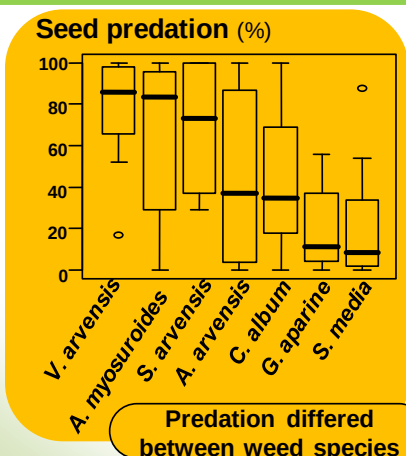
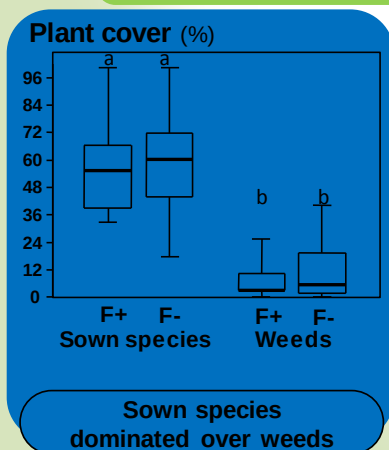
Effect of the mowing regime of margin strips (F+ vs F-)

- **4 quadrats / strip**
% of cover of each species
- **8 Seed cards**
with 7 weed species
- **16 Pitfall traps**
with alcoholic solution



RESULTS

Mowing had no impact on plant cover and seed predation, but beetle abundance.



CONCLUSIONS

- 1) 3 times more species than in field, and biologically diverse
- 2) high weed seed predation (more than in field)
- 3) high abundance of beetles but other predators may have contributed to the observed predation



XIII ème COLLOQUE INTERNATIONAL
SUR LA BIOLOGIE DES MAUVAISES HERBES
DIJON – 8 - 10 SEPTEMBRE 2009



Summary

Agroecology gives evidence of new perspectives in agriculture and open doors for alternative weed management approaches through different regulation mechanisms. Seed predation is one of them and the interest is growing to deepen the knowledge relative to this process.

This PhD work aims (i) to describe weed seed predation, the dominant carabid predators and the available resource at local scale in a common crop (winter wheat); (ii) to study predation profiles of main predators and the pair-wise correlations between the biological components of the system; (iii) to bring new insights regarding to the potential regulation of weed communities through seed predation by carabid beetles. Complementary approaches have been used to tackle these aspects: a long term field study, some cafeteria tests, a simulation of annual predation rates from point to point estimates, as well as a large scale field study of predators and seed resource. Study of spatio-temporal variations of predation via field experiment during the main activity period of carabids has shown a three peak pattern, one of them corresponding to predators' peak (just before harvest). Weed resource available on soil surface is high in the first and last peaks of predation, and no increase of resource has been observed after harvest. These dynamics are independent of spatial scale (intra or inter field) and carabid species.

The different weed species do not show the same levels of predation and as a whole, small seeded species are more eaten, in both lab and field. However, carabids have different preferences among trophic guilds but also within a same guild. Therefore, in order to study predation, it is essential to combine predators and seed data as well as considering preferences of predators.

A simulation of annual seed predation shows important rates of seed loss, reaching up to 80% for the most predated species, *V. arvensis*. A large scale study of seed bank shows a negative correlation between predators' activity density and seed bank change, assuming a seed bank regulation by carabid predators.

All together, these results show that functional diversity of predators' and weeds' communities is a key factor in understanding predation.

Keywords: Agroecology, plant-insect interaction, predation, weeds, Carabidae, carabid beetles, prey-predator relationship, biological control, weed control

Résumé

L'agroécologie offre de nouvelles perspectives à l'agriculture et ainsi une voie vers une gestion alternative des adventices à travers différents mécanismes écosystemiques de régulation. La prédation des graines est l'un d'entre eux et son étude fait depuis peu l'objet de recherches visant à approfondir les connaissances relatives à ce processus.

Ce travail de thèse cherche (i) à caractériser la prédation des graines d'adventices, les principaux prédateurs Carabidæ et la ressource en graines disponible à l'échelle locale dans une culture courante (blé d'hiver); (ii) à étudier précisément les profils de prédation des principaux prédateurs et les interactions entre les composantes biologiques du processus; (iii) à introduire des éléments de réponse relatifs au potentiel de régulation des communautés d'adventices via la prédation des graines par les Carabidæ. Des approches complémentaires ont été utilisées afin de répondre à ces problématiques : un suivi à long terme de terrain, des tests de préférences en laboratoire, une simulation des taux de prédation à long terme à partir des données ponctuelles ainsi qu'une étude à grande échelle des prédateurs et du stock de graines.

L'étude des variations spatio-temporelles de la prédation via un dispositif de terrain durant la période d'activité des prédateurs a mis en évidence trois pics de prédation dont un seul correspond au pic de prédateurs (avant la moisson). La ressource en graines disponible au sol est quant à elle présente majoritairement lors du premier et du dernier pic de prédation, et aucune augmentation de ressource n'a été observée après moisson. Ces dynamiques semblent stables, restant valables indépendamment de l'échelle spatiale (intra ou interchamp) et des espèces carabiques et adventices étudiées.

Toutes les espèces adventices ne font pas l'objet de la même intensité de prédation, et de manière générale, les graines de petites tailles ont été préférentiellement prédatées, au champ comme en test de cafétéria au laboratoire. Cependant, les espèces carabiques semblent avoir des profils de prédation différents entre guildes trophiques, ainsi qu'au sein d'une même guilda. De ce fait, la prise en compte des préférences de consommation dans l'étude des relations prédation-prédateurs tout comme la combinaison des données prédateurs et graines disponibles permet parfois d'améliorer les corrélations, notamment pour les espèces les plus prédatées.

Une simulation de la prédation annuelle suggère des pertes en graines dues à la prédation non négligeables, pouvant atteindre pour l'espèce la plus prédatée, ici *Viola arvensis*, jusqu'à près de 80% des graines disponibles. En parallèle, une étude à grande échelle de l'évolution du stock de graines montre une corrélation négative entre prédateurs et évolution de la banque de graines, suggérant une régulation de la banque de graines via les prédateurs carabiques.

L'ensemble de ces résultats suggère que prendre en compte la diversité fonctionnelle des communautés de prédateurs et d'adventices est un point important dans la compréhension de la prédation compte tenu des préférences de consommation des prédateurs et des dynamiques temporelles des différents acteurs.

Mots clefs : Agroécologie, interaction plante-insecte, prédation, adventices, Carabidae, carabique, relation proie-prédateur, régulation biologique, gestion des adventices