



Étude des interactions trophiques entre les communautés de carabes et de graines adventices sous l'angle d'un système proie-prédateur

Paul Deroulers

► To cite this version:

Paul Deroulers. Étude des interactions trophiques entre les communautés de carabes et de graines adventices sous l'angle d'un système proie-prédateur. Interactions entre organismes. Université de La Rochelle, 2017. Français. NNT : 2017LAROS030 . tel-01804985

HAL Id: tel-01804985

<https://theses.hal.science/tel-01804985>

Submitted on 1 Jun 2018

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.



THÈSE

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

École Doctorale : *Sciences pour l'Environnement Gay Lussac*

Spécialité : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Au Centre d'Études Biologiques de Chizé

Présentée par :

Paul DEROULERS

Étude des interactions trophiques entre les communautés de carabes et de graines adventices sous l'angle d'un système proie-prédateur

Directrice de thèse : Isabelle BADENHAUSSEUR

Soutenue le 30 novembre 2017 devant la Commission d'Examen

JURY

Marc DUFRENE, Professeur, Université de Gembloux
Annie OUIN, Maître de conférences (HDR), ENSAT
Vincent BRETAGNOLLE, Directeur de recherche, CEBC-CNRS
Antoine GARDARIN, Maître de conférences, AgroParisTech, INRA
Serge KREITER, Professeur, Sup Agro Montpellier
Isabelle BADENHAUSSER, Ingénieur de Recherche HDR, CEBC-CNRS

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Directrice de thèse

Résumé :

Titre : Étude des interactions trophiques entre les communautés de carabes et de graines adventices avec un modèle proie-prédateur

La flore adventice limite les rendements agricoles et entraîne une utilisation accrue d'herbicides. Cette flore est à la base des chaînes trophiques dans les agroécosystèmes et la baisse de diversité des adventices joue un rôle dans le déclin de la biodiversité. Des alternatives sont étudiées pour atténuer l'effet négatif des herbicides sur l'environnement, par exemple, la gestion de la flore adventice via les consommateurs de graines. En effet, certaines espèces granivores consomment les graines adventices, leur procurant ainsi la capacité de limiter la levée de la flore adventice. Dans les agroécosystèmes, de nombreuses espèces sont considérées comme granivores. Parmi les vertébrés, nous pouvons y trouver des oiseaux ainsi que des micromammifères. Parmi les invertébrés granivores, les carabes, sont identifiés comme principaux granivores des agroécosystèmes tempérés. L'objectif général de cette thèse est d'étudier sous un modèle « proie-prédateur » les interactions entre carabes et graines d'adventices afin d'évaluer le rôle potentiel des carabes dans la régulation de la flore adventice via leur consommation de graines. Le nombre d'interactions entre les espèces de ces deux communautés est potentiellement très élevé au vu de leur richesse spécifique.

Premièrement, un protocole a été établi afin de standardiser toutes les expériences et de n'avoir comme variable, lors des expérimentations, uniquement les espèces de carabes ou de graines d'adventices. Un second protocole a été mis en place dans l'objectif de pouvoir répéter les expérimentations avec un même individu pour, notamment, mesurer la consommation de graines d'adventices en modifiant la densité proposée (réponse fonctionnelle).

Ensuite, nous avons étudié les interactions entre les graines d'adventices et les carabes selon deux axes de recherche. Le premier a permis de comparer les niveaux de consommation de la communauté de carabes sur une même espèce de graines. Nous avons pu ainsi observer que la masse corporelle des carabes et le ratio entre la longueur des mandibules et la largeur du labrum n'étaient pas en relation avec la variation des niveaux de consommation. D'autres facteurs en relation avec la physiologie des carabes pourraient expliquer ces variations de consommations, tels que la composition de la flore intestinale ou des capacités de consommation plus spécifiques. Pour le deuxième axe, nous avons mesuré la consommation des carabes sur 42 espèces de graines pour identifier les capacités de consommation et explorer la stratégie d'alimentation selon deux caractéristiques : la masse des graines (taille) et leur concentration lipidique. Les degrés de généralisme (diversité d'espèces de graines d'adventices consommées) sont variables entre les carabes et semblent dépendre de leurs aptitudes morphologiques. De plus, les taux de consommation selon les espèces de graines d'adventices sont variables, ainsi la force des interactions est unique pour chaque espèce de carabe sur une espèce de graine d'adventices.

Enfin, pour évaluer le potentiel de régulation des carabes, nous avons déterminé les types de réponse fonctionnelle pour 4 espèces de carabes avec deux espèces de graines d'adventices. Pour chaque espèce (mâle et femelle) ont une réponse fonctionnelle de type II, sauf pour les femelles de *P.rufipes*. Cependant nos résultats doivent être interprétés avec précaution car en milieu naturel d'autres facteurs interviennent dans les interactions, telle que la présence de proies alternatives ou d'autres prédateurs.

En conclusion, nous montrons que les interactions entre les graines d'adventices et les carabes sont nombreuses et complexes. En effet, les caractéristiques physiologiques intervenant dans les interactions sont très nombreuses et très variables selon les espèces. Le potentiel de régulation des carabes est bien là mais de nombreuses précisions sont encore à apporter pour connaître l'impact de la consommation des carabes sur la dynamique de la banque de graines d'adventices.

Mots clés : Carabes, graines d'adventices, interactions, système proie-prédateur, variation inter — et intra spécifiques, prédation

Abstract:

Title: Study of the trophic interactions between weed seed community and ground beetles' community with a prey-predator model

Weed flora limits crop yields therefore herbicides inputs are important in order to manage weeds. Weeds are at the bottom of the trophic pyramid in agroecosystems, and this explains partly the decrease of biodiversity. Alternatives to manage weeds are studied to reduce negative effect of herbicides on the environment in order to preserve biodiversity. For example, weeds could be managed with granivorous species. Indeed, weed seeds are the origin of the weed community, thus seed consumption could limit weed abundance in cultivated fields. In agroecosystems, several taxa are known to be granivorous such as vertebrates (birds and rodents) and invertebrates (ground beetles). Ground beetles are considered as the main granivorous taxa in agroecosystems and are abundant in temperate agroecosystems. The main goal of this PhD was to study trophic interactions between communities, weed seed and ground beetles, with a prey-predator system in order to estimate the role of ground beetles through their seed consumption in weed seeds management.

First, we established a protocol with standardize steps in order to restrain variables to weed seed species at ground beetles' species. A similar protocol has been adapted to replicate experimentation with the same individuals to measure consumption at different weed seed densities.

We then studied interactions between weed seeds and ground beetles with two research axes. We first explored interspecific variation of consumption on the same weed seeds species, *Viola arvensis*, by ground beetles. Body mass and ratios between mandible length and labrum width had no relation with seed consumption by ground beetles. Thus, other factors were suggested to explain consumption variation such as gut symbionts of ground beetles or preferences for specific weed seed species. Secondly, we measured consumption of 42 weed seed species by four ground beetles to identify abilities in weed seed consumption for these beetles and to explore feeding strategy according to two seed characteristics, seed mass (size) and seed lipid content. Generalism degrees are different according to ground beetles' species and seem affected by physiological characteristics in both communities.

Finally, to assess the potential in weed seed management of ground beetles we determined functional response to four ground beetles on two weed seeds species. All species (male and female) showed type II response except for females of *P.rufipes*. Our results should be interpreted cautiously as, under natural conditions, generalist predators meet many alternatives prey types and it influence functional response.

To conclude, we showed that there are many complex interactions between weed seed and ground beetles communities, especially due to a wide range of diversity in physiological characteristics in both communities. The potential of ground beetles to regulate seeds must be more precisely explored, with all elements which should be investigated to understand the real effect of consumption by ground beetles on seed bank dynamics.

Keywords: Ground beetles, weed seeds, interaction, prey-predator system, inter- and intra-specific variation, predation

Remerciements

Je vais remercier avant tout l'ensemble des personnes grâce à qui cette thèse a pu se réaliser dans de bonnes conditions. Merci également à ceux qui ont partagé leurs connaissances et leur passion.

Un grand merci à mes nombreux encadrants que j'ai pu avoir plus ou moins officiellement lors de ma thèse. Notamment merci à Vincent BRETAGNOLLE (CNRS) qui a très fortement contribué au bon déroulement de ces 3 ans en me guidant sur les expérimentations et me donnant les informations nécessaires pour la construction d'une thèse. Je le remercie également pour le temps consacré à la relecture de ce mémoire, et aux conseils donnés pour la rédaction. Et merci à Isabelle BADENHAUSSER qui a aidé à ce que cette thèse puisse se faire sans encombre et pour avoir laissé à ma disposition du matériel expérimental.

Un grand merci également à Bertrand GAUFFRE qui a fait beaucoup lorsqu'il était à Chizé pour arriver à cet aboutissement. Merci à François BRETAGNOLLE et Sabrina GABA pour les divers et nombreux conseils livrés dans le contexte de cette thèse. Merci à Cyril ERAUD pour le temps passé au début de cette thèse à me conseiller et m'aider à la mise en place des expérimentations.

Merci également aux membres de mes deux comités de thèse lors desquels leurs conseils m'ont permis d'avancer de manière cohérente : Thibault POWOLNY, Jérôme MOREAU et encore à Sabrina GABA, François BRETAGNOLLE et Bertrand GAUFFRE.

Je tiens également à remercier particulièrement tous les membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail : Annie OUIN et Marc DUFRENE comme rapporteurs et Antoine GARDARIN et Serge KREITER comme examinateurs.

Un très grand merci à Marylin RONCORONI pour son aide et ses précieuses connaissances sur les carabes. Merci à Nadine GUILLON pour son aide au début de la thèse. Et merci à Jean-Luc GAUTIER avec qui le travail se fait toujours dans la bonne humeur et aussi à Eduardo TEDESCO pour ses conseils et son expérience. Merci aussi à l'équipe ECOPHY et plus particulièrement à Olivier LOURDAIS et Xavier BONNET pour avoir acceptés de me laisser leur matériel à ma disposition pour la réalisation de mes expérimentations.

Merci à Simon EMERIAU et Alexis HARISMENDY qui m'ont été d'une grande aide pour les expérimentations à travers la réalisation de leur stage. Merci également à Alexis qui a participé 15 jours à ce travail.

Merci à l'administration du CEBC pour leur patience pour l'explication des démarches administratives, Delphine, Annie, Pascale, Martine. Merci à Arnaud pour la résolution des problèmes informatiques. Sans oublier l'équipe de l'atelier, avec qui le bricolage est tout de suite plus simple, merci à Christian, Simon, Patrice. Et merci à Christophe et à Arnaud pour les nombreux repas cuisinés et servis au cours de cette thèse.

Merci au Département des Deux Sèvres et à la région Poitou-Charentes pour avoir permis la réalisation de ma thèse avec leurs financements.

Une pensée pour mes collègues de bureau, Almut et Gaëtane, pour toutes ces heures de travail passées chacun sur son sujet. Aux fameux Hannes et Pineau, fidèles compagnons d'Almut qui ont

très bien occupé l'espace du bureau par des ronflements ou de la curiosité. Et ensuite à Cécile qui a du supporter le silence que demande la rédaction d'une thèse, merci pour tes conseils avisés.

Un grand merci à Thierry, Helene et Mathieu et Maxime, Alexis, Thomas et Alicia avec qui de nombreux bons moments ont été passés en dehors du travail pour la détente et se changer les idées.

Merci aux anciens de Chizé : Laura, Gaël et Jodie, Ronan, Pierrick, Carine, Licia, Yves, Rémi, Geoffrey, Cécile et tous ceux que je peux oublier (le cœur y est !)

Merci à toutes les autres personnes qui ont été de passage au CEBC, pour un doctorat ou un postdoc, avec qui j'ai pu passer des moments sympas, notamment à Rui, Camille, Dimitri, Clément, Lucas, Héloïse, Loriane, Florian, Juliette, Nathan, Candice, Pierre, Gaëtan, Julien, Eugénie, Anaïs, Sophie, Baptiste.

Merci à tous ceux que j'ai rencontrés et qui ont passé quelques jours ou mois dans les mythiques bâtiments du CEBC et à ceux avec qui les soirées, les pauses, les midis, les week-ends ont été des moments à ne pas oublier lors de ces 3,5 années.

Je remercie aussi mes copains lillois (#gaysoux) qui m'ont permis de sortir pendant plusieurs week-ends du quotidien chizéen. C'est toujours un plaisir de les revoir pour passer de bons moments. Merci à Grégoire, à Florent et Anne, à Gautier et Laura, à Victor et Valentine, Matthieu et Fiona et Timothée, à Matthieu alias Papy et Julie nos heureux jeunes mariés et à Antoine le bourlingueur !

Merci à mes copains douaisiens, avec qui on arrive à se voir plus ou moins souvent depuis la fin du lycée, Thibault, Thomas et Thomas.

Je remercie aussi très fortement ma famille, mes parents, mes frères et ma sœur pour leur soutien et leurs encouragements, pour les visites rendues dans les environs niortais. Et encore merci à mes parents qui ont accepté de relire plusieurs fois un certain document. Merci à Nadine et Christian qui m'ont également encouragé pour finaliser ma thèse.

Et je finirai par Marie, pour sa présence, sa patience et ses encouragements tout au long de cette thèse, qui n'ont eu nulle autre valeur que de me donner l'envie de poursuivre et d'aller encore plus loin avec elle !

Table des matières

Remerciements	5
Liste des figures	9
Liste des tables	11
1 INTRODUCTION	13
1.1 Les enjeux de l'agriculture au XXI ^{ème} siècle	13
1.2 Un nécessaire changement de modèle agricole : l'agroécologie.....	16
1.3 La problématique de la gestion des adventices	18
1.4 Modèle d'étude : les carabes	23
1.5 L'analyse des relations trophiques de type ressources-consommateurs	26
1.6 La relation trophique entre les graines et les carabes	31
1.7 Objectifs et plan de la thèse.....	35
2 MATERIEL ET METHODES	39
2.1 Présentation du site de prélèvement.....	39
2.2 Mesures de biodiversité dans la ZAPVS	39
2.2.1 La capture des carabes	39
2.2.2 Sélection des graines d'adventices.....	41
2.3 Expérimentations en laboratoire	42
2.3.1 Matériels de base	42
2.3.2 Tests sans répétition : mesure de consommation	42
2.3.3 Tests avec répétition : détermination de la réponse fonctionnelle	43
3 CHAPITRE I : Établissement d'un protocole standardisé.....	45
3.1 Avant-propos et résumé du chapitre 1 :	45
3.2 Towards a standardized experimental protocol to investigate interactions between weed seeds and ground beetles (<i>Carabidae</i> , <i>Coleoptera</i>)	46
3.2.1 Introduction.....	47
3.2.2 Materials and Methods	49
3.2.3 Results	52
3.2.4 Discussion	55
4 CHAPITRE II : Prédateurs abondants sur un type de proies	63
4.1 Avant-propos et résumé du Chapitre 2 :	63
4.2 Consumption pattern of 28 species of carabid beetles (<i>Carabidae</i>) to a weed seed, <i>Viola arvensis</i>	64
4.2.1 Introduction.....	64

4.2.2	Materials and Methods	65
4.2.3	Results	67
4.2.4	Discussion	72
5	CHAPITRE III : Échantillon de proies sur carabes granivores et abondants.....	77
5.1	Avant-propos et résumé du Chapitre 3 :.....	77
5.2	Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (<i>Coleoptera</i> , <i>Carabidae</i>) within the smallest seeds	78
5.2.1	Introduction.....	79
5.2.2	Material and methods	80
5.2.3	Results	83
5.2.4	Discussion	88
5.3	Conclusion	89
6	CHAPITRE IV : Détermination de la réponse fonctionnelle	95
6.1	Avant-propos et résumé du Chapitre 4 :.....	95
6.2	Functional response of ground beetles on two weed seed species	96
6.2.1	Introduction.....	97
6.2.2	Material and methods	97
6.2.3	Results	99
6.2.4	Discussion	102
7	Discussion générale.....	107
7.1	Principaux résultats obtenus	107
7.2	Des interactions interspécifiques complexes.....	108
7.3	Les carabes peuvent-ils intervenir dans la gestion des adventices ?	111
7.4	Une complémentarité interspécifique chez les granivores ?	113
8	Bibliographie.....	114

Liste des figures

Figure 1 : Variation des rendements en céréales en France de 1961 à 2014 (Source : Banque mondiale, 2017)	13
Figure 2 : Quantité de substances actives vendues par an pour chaque catégorie de produits chimiques pour les usages agricoles. (Note de suivi ECOPHYTO 2015)	14
Figure 3 : Illustration de la modification du paysage lié au remembrement sur le paysage à Beauvoir-sur-Niort (79, Deux-Sèvres, France) entre 1958 et 2010 (Photo : IGN, Geoportail)	14
Figure 4 : Indicateur national de variations d'abondances des populations d'oiseaux communs généralistes par groupes de spécialistes de 1989 à 2014 (Lorrillière & Gonzalez, 2016)	15
Figure 5 : (A) Exemple d'anémochorie avec les graines de pissenlit (<i>Taraxacum officinale</i>) (Source : http://n2gf.com), et (B) Coupe transversale d'une graine de <i>Capsella bursa-pastoris</i> (Bourse à pasteur) présentant la structure d'une graine adventice (repris de Raven et al., 1992).....	20
Figure 6 : Morphologie d'un Carabidae, (A) Morphologie générale du corps, (B) Morphologie de la tête. (Source : personnelle).....	25
Figure 7 : (A) Catégorisation des interactions entre les consommateurs et leurs ressources en fonction de la durée d'interaction entre les deux espèces et de la probabilité de mort pour la ressource suite à cette interaction. (Ricklefs & Miller, 2005) (B) Pyramide écologique représentant les transferts d'énergie entre les organismes en fonction de leur position dans la pyramide (Lindeman, 1942).....	27
Figure 8 : Représentation des différents types de réponses fonctionnelles (a, b, c) nombre de proies consommées un prédateur en fonction de la densité de proie (d, e, f) proportion de proies consommées par un prédateur en fonction de la densité de proie.	29
Figure 9 : Variation des densités (réponse numérique) des populations de proies (<i>Eotetranychus sexmaculatus</i> = trait fin) et de son prédateur (<i>Typhlodromus occidentalis</i> = trait épais), au cours du temps, d'après Huffaker (1958).	31
Figure 10 : Exemple de réseaux d'interactions avec des degrés de généralisme variés selon les espèces de carabes et de graines.....	32
Figure 11 : Graine de pensée des champs (<i>Viola arvensis</i>) soumis à la prédation par un carabe (Carabidae : <i>Harpalus affinis</i>) (Source : personnelle).....	34
Figure 12 : Structure du projet de recherche de la thèse	38
Figure 13 : Localisation géographique de la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre ».....	39
Figure 14 : Position des pièges barber dans les parcelles agricoles pour la mesure de l'activité-densité, (A) en 2014 et (B) 2015 et 2016	40
Figure 15 : Masse moyenne (mg) des graines en fonction de leur teneur lipidique (%). La position de l'espèce de graine <i>Viola arvensis</i> est indiquée par un symbole différent des autres.....	41
Figure 16 : (A.) Exemple de boîte utilisée lors des expérimentations (B.) Schéma de la disposition des éléments dans la boîte expérimentale.....	42
Figure 17: Arrangement of used materials in experimental boxes (11x23x8 cm), seeds were placed in a 63.60 cm ² arena, corresponding to 25% of the plastic box area, moist cotton and a paper shelter (5x4 cm).....	49

Figure 18: Effect of fasting duration (in days) on (A) the number of faeces (mean +/- SE) and (B) the cumulative percentage body mass loss for 5 ground beetles species (mean +/- SE, red).....	52
Figure 19: Consumption rates of <i>Viola arvensis</i> seeds (% out of N = 50 seeds) +/- se, according to the substrate types of three species of ground beetles: <i>Amara similata</i> , <i>Poecilus cupreus</i> , and <i>Harpalus dimidiatus</i>	53
Figure 20: Number of seeds consumed by four ground beetles species for eight weed seeds species, Seeds are classified along increasing mass (see Table S1): PAPRH (<i>Papaver rhoeas</i>), POAAN (<i>Poa annua</i>), VIOAR (<i>Viola arvensis</i>), CHEAL (<i>Chenopodium album</i>), GERDI (<i>Geranium dissectum</i>), LOLMU (<i>Lolium multiflorum</i>), FUMOF (<i>Fumaria officinalis</i>) and POLCO (<i>Fallopia convolvulus</i>). Values given are mean +/- se.....	54
Figure 21: Consumption of <i>Viola arvensis</i> seeds with moistened and non-moistened seeds hidden by sand or offered on paper for <i>Poecilus cupreus</i> (a) and <i>Harpalus dimidiatus</i> (b).	54
Figure 22: Mean seed intake of <i>Viola arvensis</i> consumed by 28 carabid beetle species ($\pm$ SE), with the number of individuals tested on the bottom of the histogram for each species. Species are grouped according to their tribe, within tribe they are classified from the smaller consumer to the higher. ...	68
Figure 23: Mean consumption rate <i>Viola arvensis</i> seeds ($\pm$ SE) in relation to morphological traits (body mass ($\pm$ SE) and buccal parts). (A) Seeds consumption in relation to body mass ($\pm$ SE). (B) Seeds consumption in relation to the ratio of between the mandible length and the labrum width.....	69
Figure 24: (A) Occurrence of 86 carabid beetles captured in the LTSEr "Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre" over three years (2014-2015-2016), among which 28 have been tested to measure their consumption rate of <i>V. arvensis</i> seeds (in white + number of individuals tested on the bottom of the histogram), other species are in black, (B) Seed consumption rate in relation to frequency of occurrence (two thresholds as in Fig. 2 : dashed line when all species are considered and solid line when species ate at least 5 seeds).	71
Figure 25: Body weight (A), seed intake rate (B), total biomass ingested (C) and total lipid biomass ingested (D) according to the four beetle species studied. For each dot, the average between the five beetle individuals, then averaged for the 42 seed species, are shown with their standard errors.....	81
Figure 26 : Seed consumption of <i>P. rufipes</i> , <i>H. dimidiatus</i> , <i>H. affinis</i> and <i>P. cupreus</i> of the 42 weed seed species ranked in increasing order of seed consumption by <i>P. rufipes</i> the species who consumed the highest number of seeds. From top to bottom, ground beetles are ranked from the largest to the smallest species. For each seed and beetle, histogram represents the mean of the five individuals, with standard error.	83
Figure 27: (A) Relationship between total biomass intake and total lipid biomass intake for <i>Pseudophonus rufipes</i> and <i>Harpalus dimidiatus</i> and, from left to right, seed mass, seed lipid content, and seed total lipid,	85
Figure 27: (B) Relationship between total biomass intake and total lipid biomass intake for <i>Harpalus affinis</i> and <i>Poecilus cupreus</i> and, from left to right, seed mass, seed lipid content, and seed total lipid.	86
Figure 28: Mean of the number of seed consumed according to session for (A.) <i>Poecilus cupreus</i> , (B.) <i>Harpalus dimidiatus</i> , (C.) <i>Harpalus distinguendus</i> and, (D.) <i>Pseudophonus rufipes</i>	101
Figure 29: Total weed seeds consumption rates according to seed density for each carabid species with functional response shaped with the Random predator equation (Rodgers, 1972)	102

Figure 30 : Représentation des liaisons trophiques entre quatre carabes et 40 espèces de graines adventices. Plus la consommation de l'espèce de graine est élevée, plus la liaison est épaisse. Galium aparine (GALAP) et Veronica hederifolia (VERHE) n'apparaissent pas ici, car elles ne sont consommées par aucun des quatre carabes testés. 110

Liste des tables

Table 1: Examples of protocols used to test consumption of weed seeds by ground beetles under laboratory conditions. The literature survey conducted here is non-exhaustive.	48
Table 2: Feeding preference of 28 carabid beetle species tested during our experimentation based on literature survey (Laroche, 1990; Honek et al., 2003; Lundgren, 2009).	65
Table 3 : List of 42 weed seed species used in the experiment with seed mass (mg) and seed lipid content (%). Data sources are from Bretagnolle et al. (2016) and WCSP 2017. Taxonomy obtained from Tela Botanica (http://www.tela-botanica.org/site:botanique).	80
Table 4: Outputs of the models (GLM) for (A) seed intake (B) biomass intake and (C) lipid biomass intake as explained by seed mass, seed lipid content, and their interaction. All explaining variables were reduced and centered to allow comparisons between beetle species and parameters.	87
Table 5: Maximum likelihood estimates from generalized linear model analyses, of the proportion consumed by three carabids species on <i>Viola arvensis</i> and one on <i>Chenopodium album</i> . One with the intercept=0, the other intercept≠0.	100
Table 6: Results of Kruskal-Wallis rank sum test of each carabid beetle to verify any significant difference of the consumption between successive sessions	101
Table 7 : Adventices les plus résistantes aux herbicides d'après Heap (2014) avec la consommation totale de graines par les carabes pour les espèces testées (Chapitre III). (-) espèce non testée	111
Table 8 : Échantillon des espèces adventices avec leur masse (Bretagnolle et al., 2016), le nombre de graines produites par pied (Arvalis, 1995) et la consommation totale lors des expérimentations....	112

1 INTRODUCTION

1.1 Les enjeux de l'agriculture au XXI^{ème} siècle

Depuis les années 50, la population humaine montre un taux moyen de croissance élevé, de 1,8 % par an (Daily et al., 1998). Simultanément, la viande et les produits laitiers ont pris une part plus importante dans l'alimentation humaine (Pingali, 2007 ; Tilman et al., 2002). L'agriculture a dû répondre à ces besoins ; pour gérer cette demande croissante, entre les années 1960 et 2000, une forte hausse de la production agricole à l'échelle mondiale a été enregistrée (Tilman et al., 2002). La figure 1 illustre l'augmentation des rendements céréaliers en France entre les années 1960 et 2013. Cette tendance est vérifiée pour tous les types de cultures (Ray et al., 2012). Cette croissance continue a été permise par la « Révolution verte » (Evenson & Gollin, 2003), qui s'est aussi accompagnée d'une diminution de main-d'œuvre dans les fermes agricoles (Griffon, 2006). Par conséquent, la population rurale a aussi diminué fortement. En France, elle passe de 29 % à 10 % de la population totale entre 1950 et 1974 (Allaire, 1988).

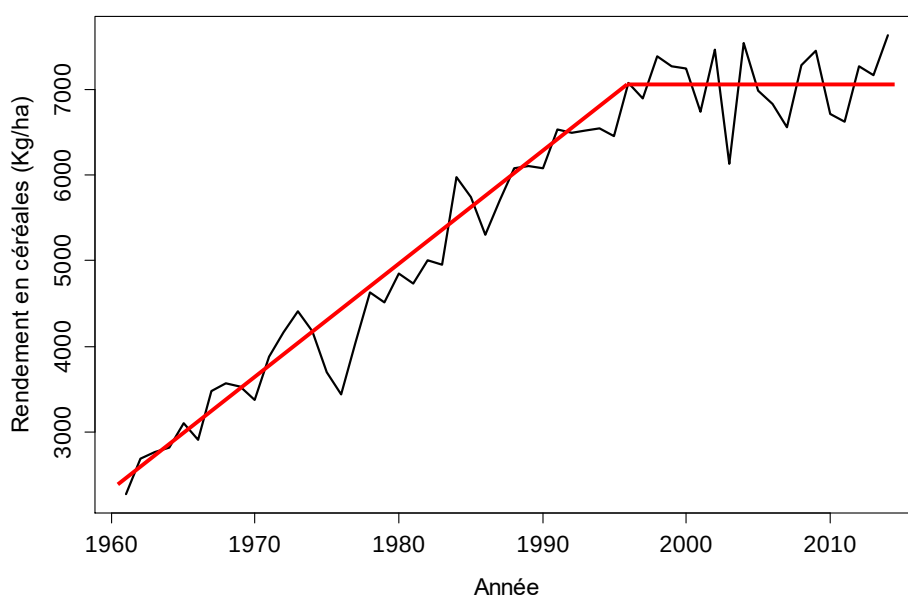


Figure 1 : Variation des rendements en céréales en France de 1961 à 2014 (Source : Banque mondiale, 2017)

La révolution verte recouvre plusieurs phénomènes simultanés : une amélioration des pratiques agricoles (Tilman et al., 2002), l'augmentation de la surface cultivée (SAU ; surface agricole utile), l'arrivée des fertilisants de synthèse et des pesticides, la sélection de variétés plus productrices, la mécanisation des pratiques et l'irrigation des parcelles agricoles (Matson et al., 1997 ; Tilman et al., 2002 ; Foley et al., 2005). L'agriculture est l'activité qui utilise la plus grande surface du sol, elle représente 37 % de la surface terrestre totale (Benton et al., 2003). De plus, l'utilisation des fertilisants de synthèse n'a cessé d'augmenter depuis les années 60 (FAO, 1997), avant de se stabiliser dans les années 2000. Quant aux pesticides (insecticides, fongicides et herbicides), ils sont utilisés à des doses de plus en plus importantes pour lutter contre les ravageurs des cultures. Pour les productions agricoles françaises, les herbicides (lutte contre les plantes adventices) restent les plus utilisés (Fig. 2), malgré la mise en place de politiques publiques a priori énergiques, censées en diminuer l'usage (comme le Plan ECOPHYTO en place depuis 2008).

Les écosystèmes agricoles, aussi nommés agroécosystèmes, ont la particularité d'être des écosystèmes où l'intervention de l'Homme modifie les processus écologiques dans l'optique de produire de la nourriture ou autre produit servant à l'Homme (Conway, 1986). Pourtant, la biodiversité dans ces écosystèmes est encore riche et diversifiée, autant sur les plans paysagers (échelle des écosystèmes), que spécifique (échelle interspécifique) ou génétique (échelle intraspécifique ; Le Roux et al., 2008).

Cependant, l'intensification de l'agriculture aux cours des dernières décennies a engendré une perte massive de diversité dans les écosystèmes agricoles (Stoate et al., 2009 ; Griffon, 2006). Ainsi depuis les années 60, les agroécosystèmes enregistrent des pertes de biodiversité, aussi bien pour les effectifs que pour la richesse spécifique (Benton et al., 2003). Par exemple, les oiseaux (Donald et al., 2006), les invertébrés (Östman et al., 2001), les plantes (Storkey et al., 2011) et les microorganismes (Kladivko, 2001) sont tous concernés par une diminution de leurs abondances. L'utilisation accrue d'intrants chimiques a eu des effets néfastes au niveau des écosystèmes, mais aussi au niveau sanitaire (Huber et al., 2000). L'utilisation d'engins agricoles nécessite du carburant, les élevages (bovins, ovins, porcins, caprins) qui émettent du méthane (CH₄) et les apports en azote sur les sols cultivés qui émettent du protoxyde d'azote (N₂O), placent l'agriculture comme la deuxième activité la plus émettrice de gaz à effet de serre (Dollé et al., 2011 ; Viard et al., 2013 ; Tubiello et al., 2014). L'intensification de l'agriculture a aussi provoqué une transformation des paysages ruraux, de manière à les rendre plus adaptés aux pratiques mécanisées (Stoate et al., 2001 ; Kroll, 2002). Le remembrement agricole a consisté à regrouper les diverses parcelles d'un même exploitant, et de les rapprocher du siège de l'exploitation pour optimiser les déplacements avec les engins agricoles (Verburg et al., 2010 ; Kroll 2002). Ainsi on assiste à la simplification des paysages avec la suppression des éléments semi-naturels (haies, boisements) (Tscharntke et al., 2005) (Fig. 3).

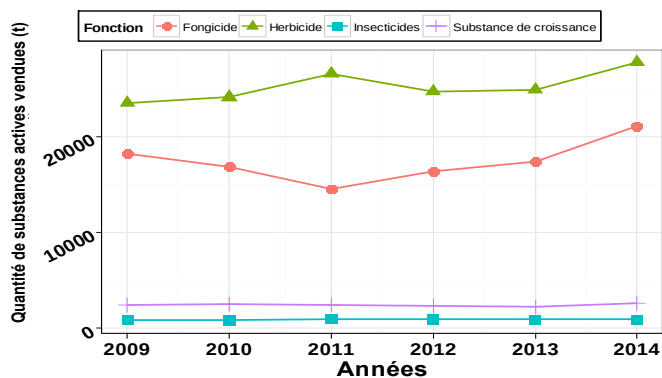


Figure 2 : Quantité de substances actives vendues par an pour chaque catégorie de produits chimiques pour les usages agricoles. (Note de suivi ECOPHYTO 2015)



Figure 3 : Illustration de la modification du paysage lié au remembrement sur le paysage à Beauvoir-sur-Niort (79, Deux-Sèvres, France) entre 1958 et 2010 (Photo : IGN, Geoportail)

Or ces éléments semi-naturels sont connus pour être l'habitat (ou le refuge) de nombreuses espèces animales et végétales des milieux agricoles (Benton et al., 2003). Les parcelles agricoles sont

des milieux régulièrement perturbés par l'intervention de l'homme. Ainsi, les organismes vont se réfugier dans les bordures ou bandes enherbées composées de ces éléments semi-naturels (Maudsley, 2000 ; Pfiffner & Luka, 2000), plus stables et pérennes.

Les oiseaux apparaissent comme d'excellents indicateurs de la qualité d'un environnement (Larsen et al., 2012). La figure 4 montre sous forme de graphique les tendances observées pour les oiseaux communs en France. Ces tendances illustrent très bien le déclin concernant les oiseaux inventoriés dans le milieu agricole comparés aux espèces inventoriées en milieu forestier ou généraliste qui ont un pourcentage de présence en augmentation. Ils sont concernés aussi bien directement qu'indirectement par les modifications du milieu agricole (Taylor et al., 2006 ; Chamberlain et al., 2000). En effet, les insectes, principales ressources alimentaires des oiseaux, voient également leur abondance diminuer avec l'utilisation des pesticides (Dritschilo & Wanner, 1980).

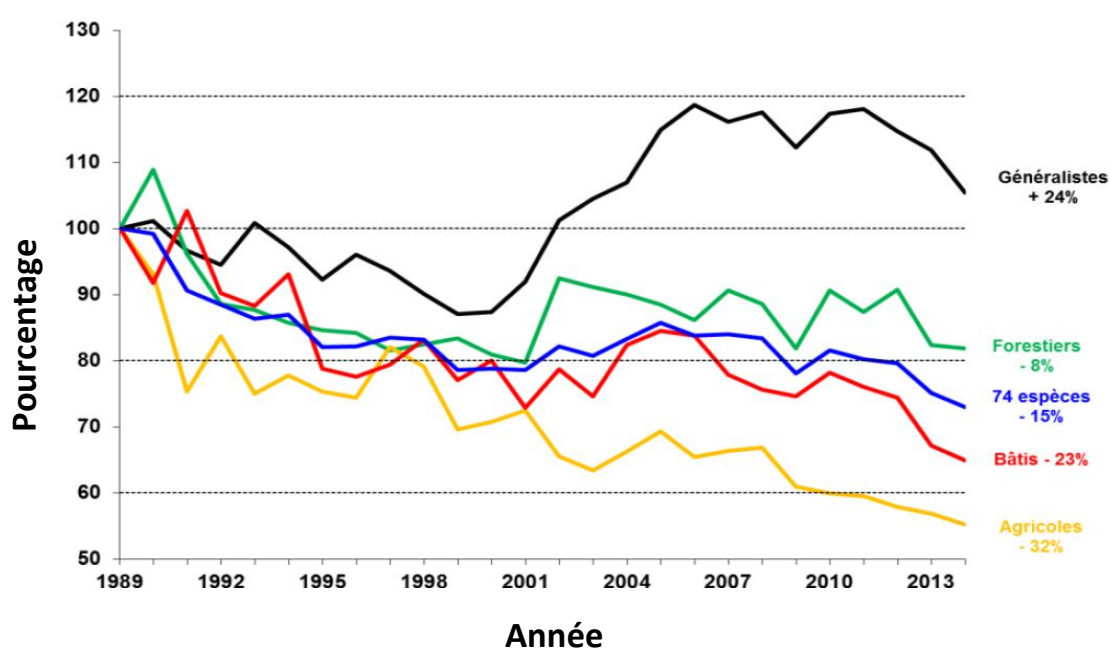


Figure 4 : Indicateur national de variations d'abondances des populations d'oiseaux communs généralistes par groupes de spécialistes de 1989 à 2014 (Lorrillière & Gonzalez, 2016)

Les invertébrés (arthropodes et organismes du sol) sont également impactés par l'évolution des pratiques agricoles et des paysages (Freemark & Boutin, 1995), de même que les microorganismes (bactéries, protozoaires et champignons). Pour ces derniers, l'incidence des pesticides va dépendre du stade de développement de l'invertébré au moment de l'application (Le Roux et al., 2008), mais aussi de la quantité appliquée (Freemark & Boutin, 1995). En effet, dans le cas des coléoptères, les pesticides peuvent causer un ralentissement du développement au stade larvaire voire la mort des individus et ainsi limiter l'abondance d'individus adultes (Adams, 1960). Ce seront davantage les itinéraires techniques de la culture elle-même qui affecteront la densité de la population (Curry, 1970). Ce sont les invertébrés en général et les coléoptères vivant à la surface du sol qui sont les plus exposés aux pesticides, car ils peuvent être directement atteints par les applications de produits chimiques (Freemark & Boutin, 1995). L'intensification des pratiques agricoles dans sa globalité est reconnue comme une cause majeure de ce déclin (Krebs et al., 1999 ; Stoate et al., 2001 ; Emmerson et al., 2016). Les effets négatifs peuvent être aussi bien directs

qu'indirects (McLaughlin & Mineau, 1995 ; Hart et al., 2006). Par exemple, l'application des herbicides va directement éliminer les adventices (Ramesh & Nadanassababady, 2005). Mais celles-ci sont une ressource alimentaire essentielle pour les espèces phytophages (Marshall et al., 2003) via leur biomasse (herbivores), pour les espèces pollinisatrices via leurs fleurs (Storkey, 2006) et pour les espèces granivores via leurs graines (Lundgren, 2009). En conséquence, le manque de ressource affecte l'abondance des espèces n'ayant plus de ressource, c'est un exemple d'effet indirect que peuvent avoir les herbicides sur la biodiversité (Hart et al., 2006).

La population humaine quitte les milieux ruraux, car l'emploi diminue dans les fermes agricoles. Les paysages subissent une simplification considérable avec le remembrement par la suppression des haies et des boisements. Les pratiques agricoles intensives sont tenues pour responsables de cette perte de biodiversité dans les agroécosystèmes (Le Roux et al., 2008). Au vu de ces nombreux constats, différents projets sont mis en place. Après le Grenelle de l'environnement de 2007, le plan « ECOPHYTO » a été publié en 2008, il vise à réduire de 50 % la consommation des pesticides en France, et ce, dès 2018. Devant l'impossibilité de respecter les objectifs, en 2014, ce plan a été reconduit pour 2025, sous le nom de plan ECOPHYTO II. Par conséquent, des alternatives à ces pratiques intensives sont proposées dans plusieurs synthèses (Tilman et al., 2002 ; Bommarco et al., 2013). C'est le cas de l'agroécologie qui suggère de s'appuyer sur le fonctionnement naturel des écosystèmes pour produire en limitant les effets sur la biodiversité (Gliessman, 2014). L'objectif de cette thèse s'insère dans la recherche de pratiques durables en suivant les principes de l'agroécologie.

1.2 Un nécessaire changement de modèle agricole : l'agroécologie

Le terme « agroécologie » est apparu dans les années 70 pour définir un mouvement ou un ensemble de pratiques agricoles s'appuyant sur les principes écologiques (Gliessman, 2014 ; Francis et al., 2003). La fusion de deux sciences a donné le nom à ce modèle d'agriculture, l'écologie et l'agronomie (Gliessman, 2014). L'agroécologie se définit comme un concept, qui vise à adapter les pratiques agricoles afin de profiter des services apportés naturellement par la biodiversité tout en la préservant (Wezel & Soldat, 2009). L'agriculture a évolué dans un réseau complexe caractérisé par quatre dimensions : le social, le culturel, le politique et l'économique (Altieri, 1989). L'agroécologie est un système de production qui tient compte de toutes ces dimensions tout en s'aidant des processus écologiques retrouvés dans les agroécosystèmes (Vandermeer, 1995). En résumé, l'agriculture doit tendre vers des pratiques durables pour préserver la qualité des agroécosystèmes tout en maintenant des rendements élevés afin de pouvoir répondre à la demande continue et croissante en ressources agricoles (Gliessman, 2015).

Un agroécosystème est composé de communautés végétales, animales et humaines avec toutes les interactions qui existent entre les espèces qui les composent. Certaines de ces interactions physiques et chimiques peuvent influencer la production de toutes les ressources nécessaires à l'Homme (Francis et al., 2003 ; Altieri, 2005). Pour pouvoir pratiquer une agroécologie efficace, il faut donc parvenir à comprendre le fonctionnement entre tous les composants des agroécosystèmes en tenant compte des éléments environnementaux et des infrastructures humaines (Altieri, 2005). Le but principal de l'agroécologie est d'avoir une vision globale des agroécosystèmes afin d'optimiser les processus écologiques, en limitant les impacts négatifs sur l'environnement (Altieri, 1995). Ce

modèle vise à s'appuyer sur les services que peut apporter la biodiversité dans les parcelles agricoles (Altieri 2005).

Cependant, la forte diminution de la biodiversité observée dans les agroécosystèmes (Tscharntke et al., 2005 ; Tilman et al. 2001) et les changements dans les paysages agricoles limitent l'efficacité des services que peut rendre la biodiversité (Tscharntke et al., 2005). Celle-ci remplit des fonctions qui pourraient être pour la plupart bénéfiques à l'Homme dans les domaines économiques, écologiques et sanitaires (Altieri, 1999). De plus, de nombreuses études ont démontré l'effet positif d'une diversité élevée dans les agroécosystèmes sur les rendements (ex. Cardinale et al., 2007), sur le contrôle biologique des ravageurs (Snyder et al., 2008 ; Altieri & Letourneau, 1982), mais aussi sur la pollinisation (Bommarco et al., 2012) et sur le contrôle de la communauté d'adventices par la régulation de la banque de graines (Fox et al., 2013). Ces services nombreux sont importants pour la productivité, l'environnement et pour la sécurité alimentaire et économique (Thompson et al., 2007).

Après avoir longtemps été jugés comme nuisibles aux cultures, la biodiversité et les services qu'elle peut rendre sont de plus en plus considérés. En effet, la biodiversité rend des services à l'Homme à travers des processus écologiques (Marris, 2007). Ces services peuvent être définis de différentes manières (Fisher et al., 2009) ; voici quelques exemples de définitions :

- Processus et conditions à travers les écosystèmes naturels et les espèces concernées, qui soutiennent et facilitent la vie humaine (Daily, 1997a)
- Bénéfices que les humains peuvent obtenir, directement ou indirectement, des fonctions écosystémiques (Costanza et al., 1997)
- Bénéfices obtenus par les écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005)

Les définitions de service écosystémique trouvées dans la littérature sont similaires, mais plus ou moins précises (Fisher et al., 2007). Elles emploient toutes le terme « service écosystémique » pour définir les services rendus à l'Homme par les écosystèmes. Ce sont, en très grande majorité, des processus biologiques, d'où l'importance de maintenir une diversité biologique élevée (Altieri, 1999). Le concept des services écosystémiques lie l'écologie et la société (Bommarco et al., 2013). Il existe quatre catégories de services écosystémiques (MEA, 2005) :

1. Service de support (ou de soutien) : créant les conditions de base au développement de la vie sur Terre (formation des sols, air respirable...)
2. Service d'approvisionnement (ou de production) : correspondant à la production des denrées commercialisables obtenues à partir des écosystèmes (nourriture, eau, combustibles...)
3. Service de régulation : permettant la régulation des phénomènes naturels (régulation du climat, de l'érosion, des parasites...)
4. Service culturel : bénéfices immatériels que l'humain peut tirer des écosystèmes (patrimoine, éducation, religion...)

Dans les agroécosystèmes, les pratiques agricoles conventionnelles (labour, engrais chimiques, etc.) se sont substituées aux processus naturels, et la plupart de ces substitutions ont participé à la baisse de la diversité dans les paysages agricoles (Swift et al., 2004). Par exemple, l'application des pesticides pour éliminer une espèce indésirable bien définie provoque la mort d'organismes vivants non ciblés avec des rôles bien précis dans le fonctionnement de l'écosystème, tels que les pollinisateurs en éliminant les adventices et leurs fleurs (Swift et al., 2004).

Cependant, ces services sont toujours présents bien que l'organisation des agroécosystèmes ait été modifiée par l'homme (Swift et al., 2004). Ainsi, pour retrouver les fonctions écologiques, les comprendre et les utiliser pour les pratiques agricoles, il faut identifier les espèces à fort potentiel

pour la régulation des espèces indésirables afin de favoriser les services écosystémiques (Altieri, 1999). Il faut savoir que plus la diversité est importante, plus les services écosystémiques sont efficaces et profitables à l'Homme (Cardinale et al., 2003 ; Hooper et al., 2012). Par la suite, le milieu doit être réaménagé et utilisé pour favoriser les prédateurs naturels des espèces indésirables (Barbosa, 1998). Alors seulement, les conditions seront rassemblées pour réguler une espèce indésirable, on parle alors de contrôle biologique, qui est un service écosystémique de régulation. Le contrôle biologique est le type de service écosystémique le plus étudié dans les agroécosystèmes (Ives et al., 2000 ; Wilby & Thomas, 2002 ; Tilman et al., 2002).

Pour la suite de l'étude, nous ciblerons plus particulièrement la gestion de la flore adventice. Car, les adventices jouent un rôle central dans les agroécosystèmes : (i) elles sont une ressource alimentaire pour d'autres espèces, (ii) elles sont la cause première de l'application d'herbicides et (iii) elles limitent la production (compétition) et la qualité des récoltes (mélange de graines). Dans la partie suivante, nous détaillerons les différents modes de gestion de la flore adventices et les méthodes potentielles pour la gérer de manière à respecter les exigences de l'agroécologie.

1.3 La problématique de la gestion des adventices

Au plan spécifique, la diversité des agroécosystèmes se compose de plantes adventices, d'espèces vertébrées et invertébrées, et de microorganismes (McNeely et al., 1990). Les adventices sont les plantes spontanées annuelles ou vivaces inféodées aux agroécosystèmes (Wilson, 1993). Ces plantes sont considérées comme une des causes principales de la baisse de rendement des cultures, une perte moyenne de 10 % serait liée aux adventices (Oerke, 2006). De plus, leurs graines peuvent diminuer la qualité des récoltes, car les graines de taille similaire à celles de la culture sont difficiles à enlever au moment du tri des semences (Dastgheib, 1988). Les adventices jouent cependant un rôle important pour les autres espèces des agroécosystèmes. En effet, elles sont une ressource alimentaire pour d'autres espèces dans les agroécosystèmes (Marshall et al., 2003). Ces plantes permettent aux espèces phytophages ou granivores de se nourrir, telles que l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) (Eraud et al., 2014) ou les carabes (famille : *Carabidae*) (p. ex. Honek et al., 2003). Les invertébrés du sol (microorganismes, vers de terre) jouent également un rôle important dans les agroécosystèmes, notamment en améliorant la structure du sol à travers la transformation des nutriments ou le recyclage de la matière organique (Lavelle et al., 1997).

Les adventices sont la cause d'une perte économique s'élevant à 76,6 milliards d'euros au niveau mondial (Pimentel et al., 2001). C'est pourquoi de nombreuses méthodes existent (labour, désherbage, sarclage, binage, herbicides) et sont appliquées au cours du développement de la culture en place afin de limiter l'envahissement de la parcelle par ces plantes adventices (Dorado et al., 1999). Le labour, la rotation des cultures et les applications d'herbicides sont les pratiques qui dominent dans la lutte contre les adventices. Le labour consiste à retourner les 20 à 30 premiers centimètres du sol de manière à ramener en surface les minéraux amenés en profondeur par le lessivage, à enterrer les restes de la culture récoltée ainsi que les graines produites par les adventices, à aérer le sol, et aussi à détruire les habitats de ravageurs. L'effet du labour sur les caractéristiques du sol et les communautés d'adventices est visible après plusieurs années (Dick & Daniel, 1987). La pratique du labour peut avoir aussi des effets négatifs sur l'environnement (Havlin et al., 1990). Il peut provoquer un assèchement du sol et favoriser son érosion ainsi que la dégradation de la matière organique (Law, 2012). Afin d'éviter les inconvénients du labour dans ces

sols fragiles, il existe une pratique efficace d'élimination des adventices : c'est le faux semis ; il complète le travail du sol après la récolte. Ce procédé permet de ramener les graines d'adventices en surface du sol afin de les faire germer avant de semer la culture et ainsi détruire les plantules, mais aussi de les rendre visibles aux granivores qui vont les consommer (Chauhan & Johnson, 2010). La rotation des cultures permet sur le long terme de limiter l'augmentation de l'abondance des communautés d'adventices (Dick & Daniel, 1987 ; Sosnoskie et al., 2006). En effet, les communautés adventices sont différentes d'une année à l'autre en fonction des pratiques agricoles réalisées sur la parcelle (Fried et al., 2008). Les herbicides, efficaces à plus de 95 % en moyenne (Valantin-Morison, 2008), sont devenus la méthode de gestion des adventices la plus usitée provoquant une surutilisation de produits chimiques. Les plantes adventices sont ciblées par les herbicides pour les détruire et limiter la compétition avec les cultures (Freemark & Boutin, 1995). Les herbicides ont entraîné une perte de diversité spécifique au profit des espèces adventices les plus robustes qui deviennent plus abondantes (Heap, 2014). Ce phénomène a eu aussi pour conséquence une baisse de la diversité floristique dans le milieu agricole, impactant l'ensemble de la faune qui s'alimente de ces végétaux (Storkey et al., 2007 ; Marshall et al., 2003). En effet, les adventices sont à la base de la composition des espèces dans les agroécosystèmes, car elles fournissent des ressources à de nombreuses espèces (Marshall et al., 2003). Par conséquent, la baisse d'abondance des adventices dans les parcelles agricoles se répercute sur d'autres taxons, tels que les oiseaux (Baillie et al., 2001) et les insectes (Marshall et al., 2003). Ces pratiques ont montré leurs limites du point de vue de la production (stabilisation des rendements) et de l'environnement (déclin de la biodiversité) (Law, 2012). Ainsi, les pratiques agricoles doivent être adaptées aux enjeux actuels, qui exigent une conversion vers une agriculture respectueuse de l'environnement (Roling & Wagemakers, 2000).

Les plantes adventices sont pour la plupart annuelles et vivent au rythme des cultures, ainsi leur population ne sont jamais les mêmes d'une année sur l'autre (Fried et al., 2012). Chaque année, une pluie de graines vient recharger le stock de graines contenu dans le sol, c'est la banque de graines. Celle-ci permet aux communautés d'adventices de persister dans les agroécosystèmes malgré les pratiques agricoles pour limiter leur abondance (Roberts, 1962 ; Roberts & Dawkins, 1967). Ainsi la banque de graines est la source de la composition de la flore adventice (Buhler et al., 1997).

Une fois la plante adventice arrivée à maturité, une quantité variable de graines selon les espèces, est produite afin d'assurer la survie de la plante et la colonisation des milieux (Fenner & Thompson, 2005). La production de graines par la plante adventice est un stade important dans la physiologie des plantes adventices, car c'est de cette manière que la plante adulte se disperse et pérennise son espèce (Fenner & Thompson, 2005). Ce processus demande à la plante de faire des compromis, celle-ci doit trouver le juste milieu entre la structure de la graine (protection) et la nutrition afin de maximiser sa germination (Lundgren et al., 2009).

Lorsque la graine est à maturité, elle subit le phénomène de dispersion, qui sera plus ou moins long selon les adventices (Cain et al., 2000). Certaines graines sont dispersées par le vent, on parle alors d'anémochorie (ex. *Taraxacum officinale* ; Fig. 5A), d'autres, par les animaux, c'est la zoochorie (*Galium aparine*). La barochorie est le phénomène de dispersion qui utilise la gravité pour faire tomber les graines arrivées à maturité dans un périmètre lié au développement de la plante. Cependant une fois au sol ces graines sont potentiellement soumises à d'autres types de dispersion, notamment sur les bords de rivière, ou en cas de forte pluie provoquant des ruissellements, les graines peuvent être déplacées par l'eau, on parle alors d'hydrochorie (Benvenuti, 2007). L'homme participe également à la dispersion des graines par le biais des travaux agricoles (Fenner &

Thompson, 2005), tel que l'apport du fumier sur les parcelles, le transport des graines via les machines agricoles. Il existe d'autres moyens de dispersion plus spécifique : l'autochorie (dispersion par elle-même, tel que pour le genre *Impatiens*), myrméchorie (dispersion par les fourmis), et *cetera*. Une fois dispersées, les graines se retrouvent à la surface du sol et sont par conséquent disponibles pour les granivores ou elles s'enfoncent dans le sol et viendront renouveler la banque de graines (Westerman et al., 2006). Cependant, la totalité des graines n'ira pas recharger la banque de semences, car une partie de celles-ci sont des graines stériles. D'autres seront consommées ou, après la dispersion, se retrouveront dans un milieu non propice à leur développement. Lorsque les graines d'adventices sont arrivées dans la banque de graines, leur durée de vie peut aller jusqu'à plusieurs années (Buhler and Hartzler 2001 ; Fenner & Thompson, 2005), mais elles restent toujours disponibles et soumises à la prédation.

Chaque espèce de graine possède des caractéristiques morphologiques et chimiques propres (Davis et al., 2008). Les graines sont de formes et de tailles très variables (variations inter et intraspécifiques), celles-ci sont, bien sûr, liées à la diversité des adventices retrouvées dans les parcelles agricoles (Hulme & Benckman, 2002). Les graines d'adventices ne possèdent pas d'endosperme (tissu végétal mis à disposition de l'embryon pour la germination, le plus souvent composé d'amidon), mais les réserves nutritionnelles sont contenues dans le cotylédon (Fig. 5B). La graine est un produit de la plante mère contenant une quantité importante de réserves en protéines, en carbohydrates et en huile, faisant de la graine l'organe le plus riche des matériaux végétaux (Bewley and Black, 1978). Il n'est donc pas surprenant que les plantes, dans le but de protéger les graines et de maximiser leur germination, développent des mécanismes de défense (Lundgren, 2009).

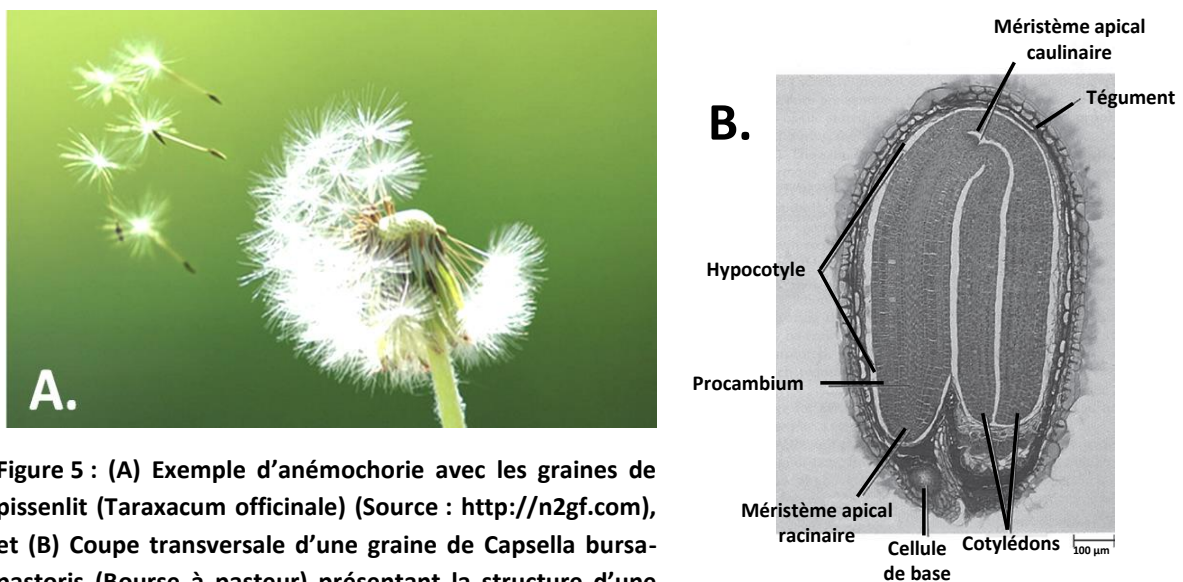


Figure 5 : (A) Exemple d'anémochorie avec les graines de pissenlit (*Taraxacum officinale*) (Source : <http://n2gf.com>), et (B) Coupe transversale d'une graine de *Capsella bursa-pastoris* (Bourse à pasteur) présentant la structure d'une graine adventice (repris de Raven et al., 1992)

La banque de graines est la source de la communauté d'adventices dans les parcelles cultivées (Hulme & Benkman, 2002 ; Fox et al., 2013), ainsi sa consommation est un moyen de gestion de la flore par les espèces granivores. L'abondance des carabes dans les agroécosystèmes, la diversité dans leurs régimes alimentaires font des carabes un bon modèle d'études en tant qu'agents de contrôle des adventices dans les cultures. Plusieurs études concluent que les carabes ont un grand potentiel pour jouer le rôle de régulateur de la banque de graines. Cependant, aucune d'entre elles n'a qualifié le vrai rôle que les carabes peuvent jouer dans la régulation de la banque de graines via leur consommation (Kulkarni et al., 2015). C'est donc notamment en étudiant sous forme d'une relation proie-prédateur les interactions entre les graines et les carabes que nous obtiendrons des informations sur l'impact de la consommation des graines par les carabes sur la densité de graines disponibles.

Le contrôle biologique

Le contrôle biologique repose sur la suppression des ravageurs par les auxiliaires des cultures. Les auxiliaires des cultures correspondent à tous les organismes vivants pouvant aider la culture à se développer en éliminant les organismes ravageurs (Symondson & Sunderland, 2002). Par exemple, les pucerons consommés par les coccinelles qui par conséquent réduisent leurs impacts négatifs sur les cultures (Kareiva, 1987). La recherche d'alternatives aux pratiques agricoles intensives fait l'objet de nombreuses études scientifiques autour de l'émergence de nouvelles pratiques agricoles durables, en intégrant les principes écologiques des écosystèmes (Tilman, 1999). De nombreuses méthodes peuvent être utilisées pour intervenir dans la régulation d'une population de ravageurs à travers une population d'auxiliaires (Van Driesche & Hoddle, 2009). L'une d'elles consiste à améliorer l'habitat afin de favoriser le développement de l'espèce prédatrice (espèces auxiliaires) et donc d'augmenter le nombre de prédateurs naturels des espèces indésirables (Balmer et al. 2013). Le semis de bandes enherbées est un exemple d'habitat refuge pour les auxiliaires de cultures (Macleod et al. 2004) permettant ainsi d'augmenter leur abondance et leurs effets sur les ravageurs (Altieri, 1999).

L'efficacité du contrôle biologique repose sur la compréhension des mécanismes d'interactions entre les espèces (Balmer et al. 2013). De nombreuses études réalisées permettent de comprendre la dynamique des interactions entre les proies et les prédateurs dans les agroécosystèmes (Hasselt, 1978). Le régime alimentaire des populations généralistes et leur efficacité en tant qu'agent de contrôle des populations de ravageurs ont également été explorés (Symondson et al., 2002). Pour évaluer la qualité d'un contrôle biologique d'une espèce proie par une espèce prédatrice, trois paramètres sont à définir (McFadyen, 1998). Le premier est de mesurer la capacité de régulation par le prédateur, le deuxième de connaître la physiologie du prédateur et le dernier de connaître la physiologie de la proie. Les renseignements apportés par la physiologie des espèces permettent de comprendre comment les espèces interagissent entre elles (Eamus et al., 2005). Cependant, la complexité des interactions dans les agroécosystèmes réside également sur la présence de nombreuses variables environnementales, telles que les perturbations liées aux pratiques agricoles, le climat et la composition des communautés (Tilman, 1999).

Le comportement alimentaire des espèces auxiliaires est une variable à prendre en compte dans l'estimation du contrôle biologique. La prédation potentielle intraspécifique (Rosenheim et al., 1995 ; Holland, 2002 ; Symondson et al., 2002), l'importance des proies alternatives dans les régimes alimentaires (Chailleux et al., 2014) et le comportement opportuniste de certaines espèces

(Symondson et al. 2002) sont des paramètres affectant la régulation d'un ravageur. Plusieurs études ont mis en avant la possibilité de régulation biologique de la flore adventice via la consommation de leurs graines (Fox et al., 2013 ; Buhler et al., 1997). En effet, des études ont montré que leur consommation par les granivores présents dans les agroécosystèmes pouvait influencer la densité des plantes adventices inventoriées dans les parcelles agricoles (Fox et al., 2013 ; Marschall et al., 2003).

Les consommateurs de graines d'adventices

Dans les agroécosystèmes, de nombreuses espèces vertébrées aussi bien qu'invertébrées sont considérées comme granivores. Parmi les vertébrés, les oiseaux et les micromammifères sont identifiés comme les granivores les plus importants (Castrale, 1987 ; Wilson, 1999). Ils sont tous deux concernés par des études sur leur rôle dans la régulation de la banque de graines. Wilson et al. (1999) présentent une étude portant sur le régime de 26 espèces d'oiseaux granivores des espaces agricoles tempérés d'Europe, où ils ont répertorié les familles des plantes retrouvées dans l'alimentation de ces oiseaux afin de savoir si la diminution de la diversité et de l'abondance des plantes pouvait expliquer la diminution des populations d'oiseaux. Les graines de céréales et les graines d'adventices, tel que les espèces des genres *Polygonum*, *stellaria*, *Chenopodium* ainsi que de la famille des *Asteraceae*, composent une partie importante de ce qui est consommé en graines d'adventices par les oiseaux des plaines agricoles. L'alouette des champs (*Alauda arvensis*) est une espèce d'oiseau retrouvée dans les agroécosystèmes en hiver et qui consomme majoritairement des graines d'adventices en hiver (Eraud et al., 2015). Cette espèce est granivore pendant toute la période hivernale (Donald et al. 2001) avant de modifier son alimentation vers un régime insectivore pour la période de reproduction (Green, 1978 ; Powolny, 2012). Une étude sur le régime alimentaire spécifique à l'alouette a permis d'identifier 36 espèces de graines d'adventices retrouvées dans 123 gésiers d'Alouette des champs originaires de différents sites nationaux (Eraud et al., 2015). Tout comme pour Wilson et al. (1999), les graines des genres *Polygonum* (*Fallopia convolvulus*, *Persicaria* spp et *P. aviculare*) et *Chenopodium* (*C. album*) sont fortement présentes, mais aucune graine de céréales n'a été retrouvée (Eraud et al., 2015). Cependant, pendant l'hiver, l'alouette ne pourrait pas se nourrir uniquement de graines d'adventices, elle ajoute donc du matériel végétal, tel que des feuilles afin d'obtenir l'énergie nécessaire pour survivre aux conditions climatiques hivernales (Geiger et al. 2014).

Les micromammifères granivores dans les agroécosystèmes sont également concernés par des études sur la consommation de graines d'adventices depuis de nombreuses années (Kollmann et al. 1998). Du fait de leur vitesse de déplacement, ils sont capables de parcourir de longues distances afin de trouver les patchs riches en graines (Baraibar, 2011). Une réponse densité-dépendante a été trouvée entre les densités de micromammifères et celle des graines, ce qui implique que plus il y aura de graines dans un endroit donné, plus la densité de micromammifères sera élevée (Cabin et al., 2000 ; Baraibar et al., 2012). Des informations concernant les graines les plus appréciées par les micromammifères sont les plus grosses (Brust & House, 1988). Cependant, les micromammifères semblent très affectés par les perturbations liées aux pratiques agricoles et préfèrent occuper un milieu non soumis à ces perturbations (Brust and House, 1988 ; Hulme, 1998).

Dans les agroécosystèmes tempérés, les granivores invertébrés sont principalement des carabes et des criquets (Honek et al., 2003 ; O'Rourke et al. 2006) mais dans des régions plus arides, ce sont plus les fourmis qui consomment des graines (Lundgren, 2009). Depuis plusieurs années, ces insectes sont des cibles étudiées pour leur comportement granivore et leur potentiel de régulateur des banques

de graines d'adventices. Les fourmis, les criquets et les carabes se déplacent au niveau du sol, ainsi leurs déplacements augmentent leurs chances de trouver les patches de graines d'adventices pour les consommer (Lundgren, 2009). Il existe d'autres espèces granivores invertébrées présentes dans les agroécosystèmes, tels que les vers de terre (*Oligochaeta : Opisthophora*) qui réduisent le taux de germination des graines en les digérant (Eisenhauer et al., 2009). Saska et al. (2008) a identifié d'autres espèces potentiellement granivores, telles que les isopodes terrestres (*Isopoda : Oniscidea*). Les millipèdes (*Tracheata : Diplopoda*) ont également montré des comportements alimentaires granivores (Koprdoва et al., 2010). Mais ces espèces invertébrées sont avant tout saprophages, qui se nourrissent donc principalement de résidus de plantes (Kime and Golovatch, 2000). Leur abondance peut atteindre plus d'une centaine d'individus par mètre carré en forêt (Coleman et al. 2004). Elles sont particulièrement abondantes dans les milieux forestiers et en lisières de forêts. Ces espèces vont privilégier la consommation de feuilles avant de se diriger vers une ressource alternative telle que les graines (Koprdoва et al., 2010).

Les carabes (Coleoptera, Carabidae) sont les insectes granivores les plus abondants dans les agroécosystèmes tempérés (Lundgren et al., 2006 ; Zhang et al. 1997). Ainsi ce sont les arthropodes des agroécosystèmes les plus étudiés (Duelli, 1997). Ils sont assez faciles à capturer et sont pour la plupart de grands prédateurs généralistes (Holland, 2002). Ils sont reconnus pour être d'excellents bio-indicateurs, car leur réponse aux perturbations est rapide (Thiele, 1977). C'est donc sur cette famille que nous allons centrer notre étude.

1.4 Modèle d'étude : les carabes

Les coléoptères de la famille des *Carabidae* se retrouvent dans de nombreux types d'habitats, allant des forêts tropicales aux déserts semi-arides en passant par les agroécosystèmes (Holland, 2002). Ce nombre élevé de milieux colonisés s'explique par les 40 000 espèces existantes dans cette famille (Lövei & Sunderland, 1996). Cette diversité taxonomique s'accompagne d'une diversité morphologique avec des traits et des modes de vie très différents selon les espèces provoquant un fort intérêt pour ce taxon par les scientifiques. Ils s'intéressent plus précisément à la régulation des ravageurs via les auxiliaires (Holland, 2002). De plus, la mobilité de cette famille lui permet de se déplacer rapidement en cas de menaces (Wallin et al., 2002) et lui facilite l'accès aux différentes strates de leurs habitats. Certaines espèces sont capables de monter le long des tiges de la végétation, d'autres de s'enterrer dans le sol, et la plupart ont de bonnes capacités pour parcourir la surface du sol assez rapidement (Dajoz, 2002). Néanmoins, leur capture en vue d'une étude est relativement facile à mettre en place.

En France, plus de 1000 espèces sont répertoriées (Office pour les Insectes et leur Environnement, OPIE, 2017). Leur répartition géographique est principalement influencée par la température et l'humidité (Dajoz, 2002). Leur nombre dans les agroécosystèmes des régions tempérées peut atteindre plus de 10 000 individus par hectare (Dajoz, 2002).

Dans les agroécosystèmes de l'ouest de la France comme ailleurs, la communauté des carabes varie en fonction des pratiques agricoles intensives et plus particulièrement avec l'utilisation plus ou moins importante de produits chimiques (engrais et insecticides) (Dajoz, 2002). Les carabes semblent plus ou moins sensibles et/ou adaptés aux techniques appliquées sur les parcelles. Dans une parcelle labourée, la population de certaines espèces de carabes peut diminuer (Shearin et al., 2007). C'est le cas pour *Amhara praetissima*, *Ophonus signaticornis*, tandis qu'une autre *Calosoma maderae*,

xérophile (adapté aux milieux pauvres en eau) et thermophile (besoin de température élevée pour vivre), est plus abondante (Dajoz, 2002).

Dans les zones tempérées, la plupart des carabes ne produisent qu'une génération par année (Thiele, 1977). Il existe deux groupes de carabes dont les périodes de reproduction sont différentes (Lovei & Sunderland, 1996), les « larval hibernators » et les « adult hibernators ». Les premiers se reproduisent en automne et passent l'hiver sous forme de larves dans le sol, les seconds se reproduisent au printemps et passent l'hiver au stade adulte (Holland, 2002). Cette différence implique des périodes d'activité variables. Par conséquent, les « larval hibernators » seront plus actifs du printemps à la fin de l'été et les « adult hibernators » seront actifs en été et au début de l'automne. Ils occupent ainsi une bonne partie de l'année les parcelles agricoles (Dajoz, 2002).

Les carabes pondent les œufs un par un à des endroits bien distincts pour limiter le cannibalisme, une fois que les larves sont aptes à se nourrir. Ce sont des insectes holométaboles c'est-à-dire que la différence morphologique entre la forme larvaire et la forme adulte est importante, la période de métamorphose entre ces deux stades s'appelle la nymphose. La larve est mobile et vit généralement dans le sol, elle se développe au cours de trois stades larvaires pour arriver à l'état adulte lors de la nymphose. Les adultes vivent à la surface du sol lors de la saison chaude, mais se cachent dans les premiers centimètres du sol la journée (Lovei & Sunderland, 1996). En effet, les carabes sont plus actifs la nuit. La plupart d'entre eux se déplacent en marchant, ils volent très peu, car leurs ailes sont atrophiées (Dajoz, 2002 ; Kromp, 1999). Les carabes qui passent la saison froide au stade adulte se réfugient en dehors des parcelles exploitées, dans les bordures enherbées, plus denses en végétation et donc moins exposées aux basses températures (Dajoz, 2002).

La diversité interspécifique chez les carabes est très marquée, mais elle l'est aussi sur leur taille, leur mode de déplacement et leur régime alimentaire (Forsythe, 1983). Cependant, la forme corporelle des carabes reste assez uniforme entre les espèces (Fig. 6A), indépendamment de leur milieu d'origine ou de la zone géographique où ils sont observés (Ingerson-Mahar, 2002). Les carabes des agroécosystèmes tempérés peuvent mesurer de 2,5 mm (*Metallina* sp.) à plus de 30 mm (*Carabus* spp.). Beaucoup des variations morphologiques sont liées au mode de vie (régime alimentaire, déplacements) (Dajoz, 2002) (Fig 6B). Trois types de locomotion sont identifiables (Ribera et al., 1998). Le groupe de type I est composé par les carabes qui ont des pattes longues et fines avec des trochanters (muscles situés à la base des pattes postérieures) plus étroits et par conséquent moins développés. On y trouve les espèces du genre *Nebria* et l'espèce *Poecilus cupreus* par exemple. Ces carabes possèdent des aptitudes pour parcourir la surface du sol que pour se déplacer dans les premiers centimètres de ce même sol, car les trochanters assurent le mouvement des fémurs permettant aux carabes de se glisser dans les interstices du sol (Dajoz, 2002). Dans le groupe de type III, les carabes sont plus lents dans leur déplacement, et plus aptes à s'enfouir dans les sols, ils sont retrouvés plus particulièrement dans les milieux sablonneux (espèces de la tribu des *Scaritini*). Le groupe de type II est l'intermédiaire entre les groupes de type I et III, il rassemble les carabes réalisant un compromis entre les deux premiers groupes (Dajoz, 2002).

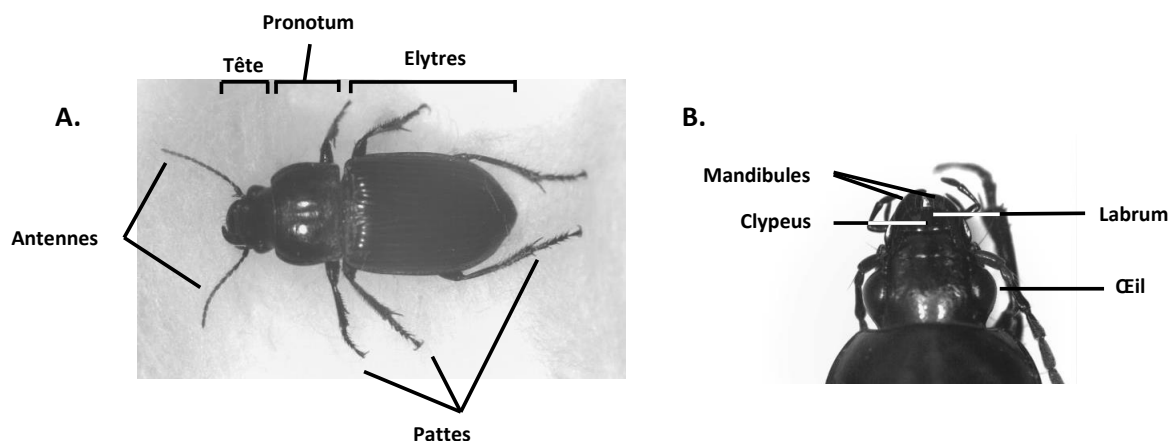


Figure 6 : Morphologie d'un Carabidae, (A) Morphologie générale du corps, (B) Morphologie de la tête. (Source : personnelle)

Les différenciations se font également au niveau du régime alimentaire (Toft & Bilde, 2002). En effet, les carabes sont équipés en fonction de leurs habitudes alimentaires et par conséquent ils ont des adaptations morphologiques selon leur alimentation.

Les carabes sont généralement considérés comme des prédateurs omnivores (Kotze et al., 2011). Ils font partie du sous-ordre des *Adephaga*, signifiant « qui mange beaucoup », rappelant les capacités de grands consommateurs de ses nombreuses espèces (Dajoz, 2002). Deux grandes classes de régimes alimentaires sont à distinguer : les généralistes et les spécialistes. Cependant, il existe des préférences alimentaires bien marquées pour certaines d'entre elles. La richesse et la diversité morphologique des carabes montrent la diversité des régimes alimentaires retrouvés au sein de la communauté des carabes (Hengeveld 1980a). En tenant compte de cette diversité, des classifications ont pu être réalisées (Forbes, 1883 ; Thiele, 1977 ; Hengeveld, 1980a ; Toft & Bilde, 2002). La plus récente (Toft & Bilde, 2002) a classé les carabes sous forme de guildes, c'est-à-dire en regroupant les espèces de carabes exploitant de la même manière une ressource commune dans la même niche écologique.

Les carnivores généralistes vont consommer une large gamme de proies, allant des vers de terre aux gastéropodes en passant par les arthropodes. Ce groupe a également la capacité de consommer de la biomasse végétale, mais à des degrés variables selon les espèces (genres *Pterostichus*, *Carabus*, *Abax*). Puis, il y a les insectivores généralistes qui vont consommer principalement des petits insectes, des limaces ou encore des petits vers (Toft & Bilde, 2002). Ils sont également capables de consommer de la biomasse végétale, mais à un degré moindre que ceux classés parmi les carnivores généralistes, quelques exemples de carabes insectivores : l'espèce *Agonum dorsalis* et les genres *Trechus*, *Bembidion* et *Calathus* (Zhavoronkova, 1969). Plusieurs espèces du genre *Carabus* préfèrent les mollusques, les limaces et les escargots (Digweed, 1993). Ces espèces montrent des adaptations morphologiques pour la prédation des escargots, mandibules puissantes et adaptées pour attraper l'escargot dans sa coquille (Ingerson-Mahar, 2002).

D'autres espèces ont un régime spécialiste sur des microarthropodes, les genres *Notiophilus* spp. et *Nebria*, l'espèce *Leistus ferrugineus*. Ces derniers vont consommer des collembolés et des acariens (Sunderland, 1975). Ces espèces spécialisées ne sont, morphologiquement, pas aptes à consommer de la biomasse végétale (Toft & Bilde, 2002). Un autre genre spécialiste, tel que *Calosoma* spp., consommerait en préférence des chenilles (Laroche, 1990). Les genres *Harpalus*, *Ophonus*, *Amhara*, *Zabrus*, *Synuchus*, *Ditomus* et *Diachromus*, adaptés pour la consommation de

biomasse végétale semblent prioriser les graines, proies riches en éléments nutritifs (Lundgren, 2009). Néanmoins, chez ces espèces, des restes d'insectes et autres aliments ont été retrouvés dans des analyses stomacales (Toft & Bilde, 2002). D'autres types de biomasses végétales peuvent être consommés en suppléments alimentaires par les carabes, tels que les feuilles, les fruits, qui ont été retrouvés dans des contenus intestinaux (Dawson, 1965). L'analyse des contenus intestinaux ont également permis de montrer que les graines d'adventices n'étaient pas uniquement consommées par des carabes à préférences granivores, car des résidus de graines ont été retrouvés dans les intestins de carabes considérés comme carnivores, notamment chez *Bembidion quadrimaculatum*, *Poecilus lucublandus* ou encore chez *Pterostichus permundus* (Lundgren et al., 2013).

1.5 L'analyse des relations trophiques de type ressources-consommateurs

La plupart des interactions entre espèces dans un écosystème sont étudiées via les relations trophiques (Bascompte, 2010). On appelle « relations trophiques » les processus biologiques qui font interagir les espèces entre elles sous forme de transfert d'énergie ou de nutriment entre un organisme (consommateur) et sa ressource (Holland & DeAngelis, 2010). Il existe plusieurs types de relations trophiques qui varient en fonction des bénéfices acquis par la ressource et le consommateur (négative ou positive) (Ricklefs & Miller, 2005). De plus, le contrôle biologique s'organise autour des relations trophiques entre les espèces (Chailleux et al., 2014).

Les premiers types de relations trophiques sont les interactions bilatérales, c'est-à-dire que les deux espèces concernées vont être impactées par la relation, positivement ou négativement. La **Compétition** qui est une interaction interspécifique, mais qui ne rapporte aucun bénéfice aux deux espèces. Le principal objectif est l'élimination de l'autre de la même niche écologique (Glavic & Lukman, 2007). Par exemple, deux espèces peuvent être en compétition pour une même ressource. Ensuite, la **Prédation**, qui consiste en la consommation de la ressource par le consommateur et provoque la mort de la ressource, la relation est négative pour la ressource et positive pour le consommateur. Lors de la prédation, la ressource est rapidement consommée, contrairement au **Parasitisme** où le consommateur (parasite) s'installe sur son « hôte » pour une période plus longue, pouvant provoquer la mort de l'hôte. Les parasites de ce type se développent en se nourrissant de leur hôte (Godfray, 2004), la plupart des parasites sont des insectes des familles des diptères (mouches) ou des hyménoptères (guêpes, abeilles, fourmis) (Hasselt, 2000). Vient ensuite le **Mutualisme** qui est une interaction bénéfique pour les deux espèces (Glavic & Lukman, 2007). Par exemple, les pollinisateurs qui vont venir consommer le nectar des fleurs et, en se déplaçant de fleur en fleur, vont aider à la fécondation de celles-ci et permettre la reproduction de la plante.

Puis il y a les interactions trophiques unilatérales, seule une espèce sur les deux est affectée par la présence de l'autre. C'est le cas du **Commensalisme**, qui lie deux espèces entre elles de manière à ce que l'espèce 1 soit favorisée par l'espèce 2, sans que l'espèce 2 soit affectée (Glavic & Lukman, 2007). C'est le cas des lichens, qui se développent sur les écorces d'arbres, tout en n'ayant aucun effet sur la survie de l'arbre. À l'inverse, on parle d'**Amensalisme** lorsque l'espèce 1 n'est pas affectée par l'espèce 2 qui quant à elle subit négativement la présence de l'espèce 1 (Glavic & Lukman, 2007). Par exemple, dans une forêt, les arbres limitent l'arrivée de la lumière au sol, par conséquent les plantes herbacées reçoivent moins de lumière, et leur développement en est impacté.

La différenciation entre les interactions se fait au niveau de la durée de l'interaction et de la probabilité de mort de la ressource (Fig. 7A). Dans cette catégorisation, les interactions telles que le commensalisme et l'amensalisme ne sont pas prises en compte, car notre étude ne concerne que les

cas d'interactions où la relation est négative pour la ressource et est positive pour son consommateur, la prédation.

Selon une théorie développée par Thienemann (1926), un économiste en écologie, les producteurs sont ceux qui permettent de synthétiser l'énergie solaire en énergie organique via le phénomène de photosynthèse, on parle alors d'espèce autotrophe (production de sa propre nourriture). Les espèces autotrophes sont les plantes et le matériel végétal que l'on retrouve à la base de la pyramide trophique (Fig. 7B). Toutes les autres espèces sont hétérotrophes, elles ont besoin d'autres organismes pour acquérir de l'énergie (Ricklefs & Miller, 2005). En effet, l'énergie synthétisée par les plantes est ingérée par les consommateurs primaires, correspondant aux herbivores, on assiste au premier transfert d'énergie. Ces herbivores sont souvent les proies des consommateurs secondaires considérées comme des prédateurs, qui sont à leur tour consommés par les consommateurs tertiaires qui sont en haut de la chaîne trophique (Ricklefs & Miller, 2005). Une chaîne trophique est la dynamique qui relie les organismes vivants le long d'un transfert d'énergie acquis en consommant la ressource (Lindeman, 1942).

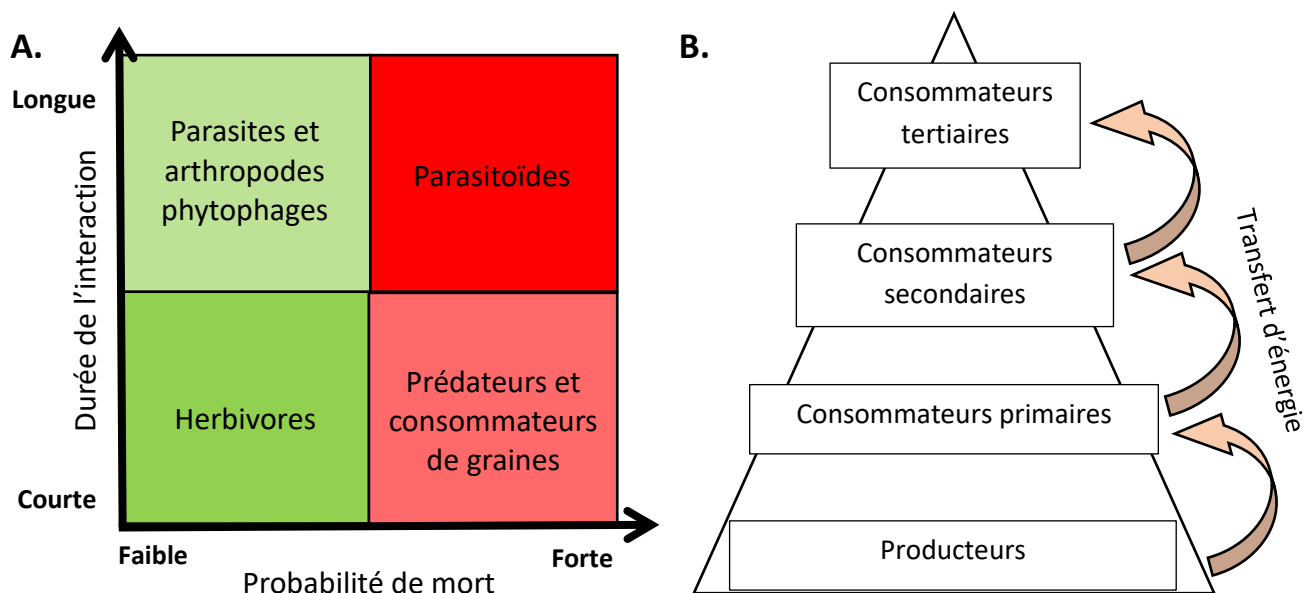


Figure 7 : (A) Catégorisation des interactions entre les consommateurs et leurs ressources en fonction de la durée d'interaction entre les deux espèces et de la probabilité de mort pour la ressource suite à cette interaction. (Ricklefs & Miller, 2005) (B) Pyramide écologique représentant les transferts d'énergie entre les organismes en fonction de leur position dans la pyramide (Lindeman, 1942).

Dans les agroécosystèmes, de nombreuses interactions entre espèces font l'objet d'études approfondies afin de comprendre leur fonctionnement, notamment pour favoriser la lutte biologique (Cardinale *et al.*, 2003 ; Symondson *et al.*, 2002 ; Altieri, 1999). L'étude de ces interactions se fait par la compréhension du réseau trophique dans les parcelles cultivées entre les espèces. De nombreuses espèces sont identifiées comme potentiellement capables de réguler des espèces ravageuses dans les cultures (Symondson *et al.* 2002). C'est notamment le cas des carabes, qui représentent une grande partie de la population invertébrée des agroécosystèmes tempérés (Zhang *et al.*, 1997) et qui consomment de nombreuses ressources au sein des parcelles agricoles, tel que les graines d'adventices (Honek *et al.*, 2003).

Les carabes qui consomment les graines seront des consommateurs primaires qui vont manger de la biomasse végétale. Par conséquent, les carabes pourraient être considérés comme des espèces herbivores, puisqu'ils entrent en interaction avec de la matière végétale. Cependant, le temps d'interaction entre les carabes et les graines d'adventice reste très court et surtout une fois que la graine est consommée, elle n'a plus les capacités de donner une plante (mort de la graine). Une interaction trophique dont la durée est faible et qui provoque la mort de la ressource par le consommateur est une interaction proie-prédateur (Fig.6A) (Ricklefs & Miller, 2005). Ainsi dans cette thèse, les granivores (plus particulièrement les carabes) sont considérés comme des prédateurs et les graines comme leurs proies. Par conséquent, nous allons étudier les interactions entre les graines d'adventices et les carabes comme une relation proies-prédateurs.

La relation proie-prédateur est une relation bilatérale correspondant à une interaction bénéfique pour le prédateur (+) et négative pour la proie (-). Cette relation repose sur un transfert d'énergie et/ou de nutriments qui se fait entre un consommateur et sa ressource. Ce type d'interaction se retrouve dans tous les écosystèmes (Wang et al., 2011), aussi bien aquatiques que terrestres, et fait l'objet de modélisations théoriques depuis de nombreuses années (p. ex. McArthur & Levins, 1967 ; Holling, 1958). Les interactions proie-prédateur jouent un rôle majeur dans l'équilibre d'un écosystème, elles peuvent influencer de nombreux paramètres tels que le taux d'accroissement et l'abondance d'une population, le comportement et la distribution des espèces, ainsi que la composition de la biodiversité (Beauchamp *et al.*, 2007).

En effet, la prédation d'une espèce par une autre peut réguler la dynamique de la population consommée, et ainsi réduire le développement et la survie de l'espèce proie (Tonn et al., 1992 ; Mehner, 2010). Les proies ont également un impact sur la population des prédateurs. Si l'abondance en proie ne suffit plus à assurer la survie des prédateurs, le taux d'accroissement des prédateurs finit par diminuer. Ainsi, la disponibilité des proies impacte fortement le taux de prédation et le développement des prédateurs (Beauchamp *et al.* 2007). Ces interactions sont aussi influencées par les caractéristiques physiques et chimiques de l'environnement, qui par conséquent, sont affectées par les perturbations liées aux activités humaines (Coutant et al., 1979 ; Sutherland, 1996).

L'influence de tous ces paramètres montre la complexité de l'étude des interactions proies-prédateurs. L'étude de ce type d'interactions demande une approche large, combinant plusieurs observations acquises lors d'expérimentations, de mesures et de modélisations (Beauchamp et al., 2007). De nombreux paramètres entrant dans l'interaction entre la proie et le prédateur doivent être pris en compte pour représenter la dynamique de l'interaction. Il faut tout d'abord être sûr du type d'interaction entre les deux espèces étudiées, ensuite la mesure du taux de prédation est nécessaire pour estimer l'impact de la population prédatrice sur la population proie. De plus, la prédation peut varier dans le temps et dans l'espace selon la disponibilité et la densité des proies (Beauchamp et al., 2007). Des questions plus complexes peuvent apparaître dans le cas d'une interaction entre deux communautés. C'est le cas pour l'étude de la relation entre les graines d'adventices et les carabes.

Les modèles proie-prédateur sont étudiés depuis de nombreuses années. Le modèle Lotka-Volterra (1926) qui part de l'hypothèse d'une croissance exponentielle de la population de proies (Barbault, 2008) qui peut être impactée uniquement par le taux de prédation (Anselme, 2015) s'écrit avec deux équations :

$$1) \frac{dN}{dt} = N(t).(\alpha - \beta.P(t))$$

$$2) \frac{dP}{dt} = P(t) \cdot (\gamma \cdot N(t) - \delta)$$

Où $N(t)$ représente la population de proies (eq. 1) et $P(t)$ celle des prédateurs (eq. 2). Le taux de croissance (α) est limité par le taux de prélèvement (β) réalisé par le prédateur $P(t)$. La population de prédateur a , quant à elle, son taux de reproduction (γ) en fonction de la quantité de proies consommée $N(t)$ impacté négativement par son taux de mortalité lié à l'absence de proies. Un transfert d'énergie se déroule. Le prélèvement d'énergie à la proie est représenté par $-(\beta \cdot N(t) \cdot P(t))$ et acquis par le prédateur par $\gamma \cdot N(t) \cdot P(t)$.

Mais ce modèle a été critiqué et revu, car de nombreux facteurs peuvent influencer la dynamique des populations et ils ne sont pas pris en compte (Holling, 1966 ; Anselme, 2015). En effet, la population de proies peut être affectée par la mortalité naturelle des proies ou encore celle liée à la saturation du milieu (Anselme, 2015). Ainsi d'autres modèles sont apparus intégrant à la relation entre proies et prédateurs des facteurs supplémentaires susceptibles d'impacter la dynamique des populations proies-prédateurs. Nous allons nous intéresser plus particulièrement au modèle développé par Holling (1966) qui s'appuie sur les bases du modèle Lotka-Volterra (1926) et de Solomon (1949).

Holling (1959a) a détaillé tous les composants pouvant affecter une relation proies-prédateurs, puis il a identifié deux variables qui ont un impact majeur sur la dynamique des deux populations et qui sont essentielles pour l'étude d'un système proies-prédateurs : la densité des proies et la densité des prédateurs. C'est Solomon (1949) qui a proposé deux termes pour décrire ces deux composantes : la réponse numérique et la réponse fonctionnelle. Définie respectivement comme la relation entre le nombre de prédateurs et le nombre de proies dans le temps et la relation entre la densité de proies et le taux de consommation du prédateur par unité de temps. L'étude d'une interaction proie-prédateur se fait plus généralement par l'estimation de ces deux paramètres et ce sont ceux que nous allons définir par la suite et utiliser pour étudier l'interaction entre les graines et les carabes.

La réponse fonctionnelle est utilisée pour déterminer le type de relation entre la densité de proie disponible et le nombre de proies consommé par le prédateur par unité de temps (Solomon, 1949 ; Holling 1959). C'est une approche expérimentale qui est généralement utilisée pour modéliser le lien entre la densité des proies et la consommation par le prédateur. Il existe trois types de courbe (Holling, 1959) représentant le type de réponse fonctionnelle (Fig. 8).

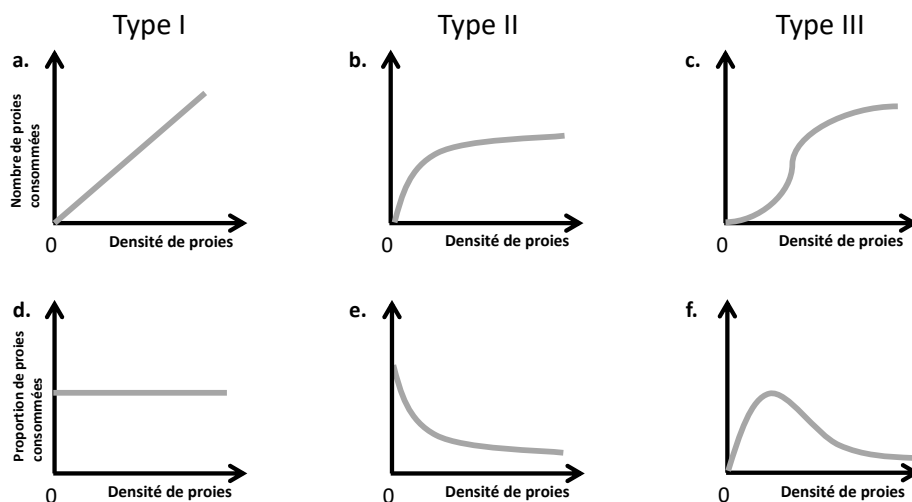


Figure 8 : Représentation des différents types de réponses fonctionnelles (a, b, c) nombre de proies consommées un prédateur en fonction de la densité de proie (d, e, f) proportion de proies consommées par un prédateur en fonction de la densité de proie.

Les types de réponses fonctionnelles (Holling, 1959 ; Begon et al., 2006) où N est la densité de proies disponibles, n=nombre de proies consommées, T=durée d'exposition des proies au prédateur, a= taux de capture, Th=temps de manipulation, k=asymptote (consommation maximale).

- **Le type I** : $n/T = aN$ (Lotka-Volterra, 1926) (Fig. 9a et d)

La réponse fonctionnelle de type I est linéaire, c'est-à-dire que la quantité de proies mangées va augmenter proportionnellement à la densité de proies. Ce type de réponse laisse conclure qu'il n'y a pas de limites concernant le nombre de proies consommé par le prédateur, interprétation qu'il est peu probable de retrouver dans les milieux naturels (Camara, 2009). Cependant, un phénomène de linéarité peut se retrouver avec de faibles densités (Korpimäki & Norrdahi, 1991) et concerne plus particulièrement les organismes filtrants (araignées). Il est donc très peu probable que ce type de réponse soit trouvé entre une espèce de graine et une espèce de carabe.

- **Le type II** : $n/T = \frac{aN}{1 + aThN}$; réponse densité-dépendante négative (Fig. 9 b et e)

La réponse fonctionnelle de type II présente une augmentation rapide du nombre de proies consommées en fonction de leur densité, mais atteint un plateau. La présence d'un plateau peut s'expliquer par la capacité de consommation du prédateur, il arrive à satiété. Ensuite, lorsque le prédateur capture plus de proies, il passe plus de temps à manipuler et consommer ses proies, ce qui limite le temps de recherche et diminue la consommation. Ce type de réponse fonctionnelle est généralement associée aux prédateurs invertébrés (Hassell et al., 1977).

- **Le type III** : $n/T = \frac{kN^2}{D^2 + N^2}$; réponse densité-dépendante positive (Fig. 9c et f)

La réponse fonctionnelle de type III se distingue par un nombre de proies consommées qui augmente lentement dans les faibles densités puis s'accélère avant d'atteindre un plateau à des densités plus élevées (forme sigmoïde). Ce type de réponse fonctionnelle apparaît lorsque le prédateur augmente son temps de recherche lorsque la densité de proie dépasse un certain seuil (Camara, 2009). Cela résulterait du changement de comportement du prédateur à la variation de la densité de proies (Barbault, 2008). D'après Begon et al. (2006), la réponse fonctionnelle de type III se produira dès qu'il y aura une augmentation de la densité de proies provoquant une réaction du prédateur en élevant son taux de capture.

Les différents types de réponses fonctionnelles informent sur le comportement alimentaire des prédateurs face aux variations de densités de la proie (Begon et al., 2006 ; Jeschke et al., 2002). Beaucoup de facteurs biologiques peuvent potentiellement impacter la forme de la réponse du prédateur sur sa proie. Tout facteur affectant le taux de consommation du prédateur modifie la forme de la réponse fonctionnelle (Ricklefs & Miller, 2005). La réponse fonctionnelle de type I n'atteint pas de plateau, contrairement aux réponses de type II et III. Ce plateau peut être expliqué par deux facteurs : plus le prédateur consomme plus son état approche de la satiété, par conséquent ce plateau représente la capacité d'ingestion du prédateur sur un temps donné, le deuxième est en relation avec les temps de recherche et de manipulation qui augmentent avec la densité de proie.

Un prédateur qui a une réponse fonctionnelle de type III va avoir tendance à consommer les proies uniquement lorsque celles-ci dépassent une certaine densité (Anselme, 2015). À faible densité, le taux de prédation est faible. Ce type de réponse indique une capacité du prédateur à augmenter son taux de prédation en fonction de la densité de proie, ce qui laisse penser à un comportement d'agent de contrôle de cette proie (Barbault, 2008).

La réponse numérique est la relation entre le nombre de prédateurs et la densité de la ressource dans le temps (Sutherland, 1996). Ce paramètre prend en compte de nombreux facteurs,

tels que les taux de naissance et de mortalité, l'immigration et l'émigration des espèces prédatrices et des espèces proies (Andersson and Erlinge, 1977). Par conséquent, la réponse numérique donne des renseignements sur l'efficacité de la reproduction et sur les mobilités sur une génération dans le système proie-prédateur (Korpimäki & Norrdahl, 1991).

Huffaker (1958) a étudié expérimentalement les variations des densités de la proie (l'acarien *Eotetranychus sexmaculatus*) et de son prédateur (*Typhlodromus occidentalis*) dans le temps et les a représentées graphiquement (Fig. 9). On observe qu'à chaque augmentation de la densité de proies s'ensuit une augmentation de la densité de prédateur provoquant la baisse de la population de proies, on parle alors du phénomène de coexistence. Cependant, pour obtenir ce phénomène de coexistence dans un environnement homogène, des conditions particulières sont nécessaires ; d'abord éviter un taux de rencontre trop élevé entre les proies et les prédateurs puis ajouter un facteur limitant à la croissance des proies autres que la consommation par le prédateur étudié (Luckinbill, 1973).

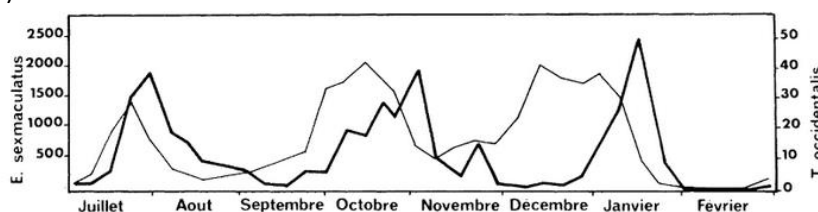


Figure 9 : Variation des densités (réponse numérique) des populations de proies (*Eotetranychus sexmaculatus*= trait fin) et de son prédateur (*Typhlodromus occidentalis*= trait épais), au cours du temps, d'après Huffaker (1958).

1.6 La relation trophique entre les graines et les carabes

Janzen (1971) est le premier à employer le terme « prédation des graines » afin de différencier les organismes qui consomment les graines jusqu'à les détruire et ceux qui les ingèrent sans stopper le mécanisme de germination des graines. Lorsqu'une proie est consommée par un prédateur cela implique la mort de cette dernière. Par conséquent, la consommation des graines par les carabes peut limiter la densité de graines qui impacte la composition de la flore adventice (Buhler et al., 1997 ; Tooley & Brust, 2002). Les graines sont stockées dans le premier horizon du sol sous forme de banque de graines, et sont ainsi disponibles pour les carabes qui explorent la surface du sol de manière instinctive à la recherche de nourriture (Holland, 2002). La prédation des graines est possible à deux stades selon l'état d'avancement du développement de la graine (Crawley, 2000). Les graines peuvent être consommées avant la dispersion (prédispersion), lorsque la graine n'est pas encore mature et est encore sur la plante mère (Honek & Martinkova, 2005), ou après la dispersion (post-dispersion), lorsque les graines sont arrivées à maturité et disponibles à même le sol (Tooley & Brust, 2002). La prédation post-dispersion est la plus commune (Harper, 1977). La perte annuelle de graines d'adventices causée par la prédation, mais aussi par le vieillissement des graines et leur érosion, varie de 70 à 99 % de la production annuelle (Bohan et al., 2011 ; Westerman et al., 2003). Ces variations de la prédation dépendent du temps d'exposition des graines et de leur vulnérabilité. Ces variations sont essentiellement impactées par la période où les graines tombent de la plante et de leur vitesse d'enfoncement dans le sol (Westerman et al., 2003). Les graines sont consommées principalement par des carabes adultes, mais pour certaines espèces les larves ont également les capacités de consommer les graines d'adventices (Hartke et al., 1998 ; Saska & Jarosik, 2001 ; Hurka & Jarosik, 2003). De plus, les taux de prédation des graines vont varier en fonction des espèces

présentes sur un milieu donné. Car les carabes n'ont pas les mêmes capacités dans la prédation des graines et par conséquent les carabes ont des préférences selon les espèces de graines d'adventices. Le nombre d'interactions est variable selon les espèces de graines et de carabes. En effet, nous pouvons voir sur l'exemple figure 10 que le nombre de connexions peut varier entre les carabes, mais aussi entre les espèces de graines. Des carabes peuvent avoir de fortes préférences pour les graines et de bonnes aptitudes morphologiques pour les consommer. Par conséquent, le nombre d'interactions sera élevé. Ce profil pourrait correspondre à des carabes des genres *Harpalus* ou *Amara*, connus comme des espèces à fortes préférences granivores (Lundgren, 2009). En revanche, d'autres carabes, qui ne sont pas équipés seront très fortement limités dans la prédation des graines, et leur nombre d'interactions sera très faible, voire nul, tel que les carabes des genres *Calathus* et *Nebria*, surtout connus comme carnivores (Toft & Bilde, 2002). Des carabes présentent des capacités intermédiaires pour la prédation des graines et auront des interactions moins nombreuses que ceux à préférences granivores, mais qui cibleront des espèces de graines aux caractéristiques plus précises, telles que les carabes du genre *Poecilus* (Laroche, 1990).

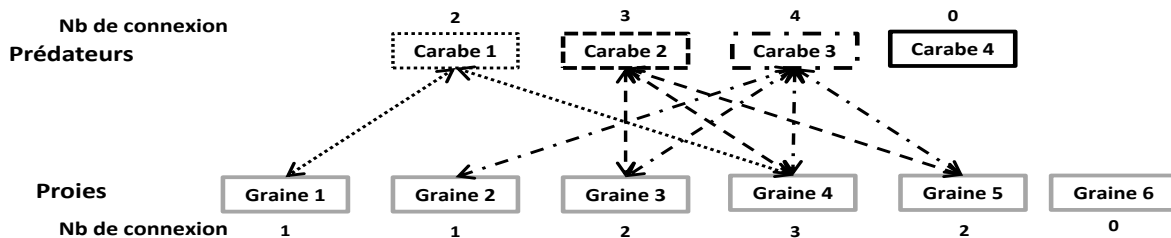


Figure 10 : Exemple de réseaux d'interactions avec des degrés de généralisme variés selon les espèces de carabes et de graines.

Le nombre de connexions ou d'interactions qu'un carabe peut avoir avec des espèces de graines d'adventices correspond à son degré de généralisme (Thébault & Fontaine, 2008). Les degrés de généralisme des carabes vont être impactés par l'attractivité et/ou l'accessibilité des graines d'adventices (Borchert & Jain 1978 ; Jørgensen & Toft 1997). Cette attractivité va dépendre de la composition de la graine, qui sera plus ou moins attractive en fonction de ses caractéristiques, notamment de ses défenses physiques, de sa composition chimique et de sa valeur nutritionnelle (Jørgensen & Toft 1997 ; Davis et al., 2008). Et l'accessibilité de la ressource sera quant à elle plus ou moins élevée en fonction des capacités du carabe à briser les défenses (physiques et chimiques) des graines. Ainsi, la diversité des caractéristiques des graines, mais aussi par la variabilité morphologique au sein de la communauté des prédateurs impactera les degrés de généralisme des carabes sur les graines d'adventices (Brousseau et al., 2017). Les carabes des agroécosystèmes tempérés sont en majorité des espèces omnivores dont les préférences alimentaires sont plus ou moins identifiées à l'échelle de la tribu principalement (Kulkarni et al., 2015). Cependant, les carabes sont tous limités dans leur sélection de proies par leur morphologie, leur physiologie ou leur comportement (Symondson et al., 2002). Il est donc nécessaire d'identifier les capacités des carabes pour consommer telle ou telle espèce de graines d'adventice et de quantifier cette consommation. Des facteurs autres que les caractéristiques des graines et des carabes impactent la prédation des graines d'adventices par les carabes (Honek et al., 2003 ; Lundgren & Rosentrater, 2007).

En plus des caractéristiques de chaque communauté limitant les interactions entre les carabes et les graines d'adventices, certains facteurs abiotiques influencent le taux de prédation. En effet, le taux de prédation a tendance à augmenter avec la température, cependant les résultats ont des allures différentes selon les espèces de carabes (Saska et al., 2010). Une étude a montré que le taux de

prédation des graines d'adventices par deux espèces de carabes n'est pas constant au cours d'une année (Honek et al., 2006). La prédation de graines est à son maximum à la fin du printemps (juin), ce qui correspondrait à la période de reproduction (besoins énergétiques plus importants) des deux espèces testées (Holliday & Hagley, 1978). Ainsi, les carabes se reproduisant au printemps (adult hibernators) devraient montrer les mêmes profils de consommation que celles testées par Honek et al. (2006), et ceux se reproduisant en automne (larval hibernators) devrait augmenter leur consommation de graines à la fin de l'été. Cette prédiction est approuvée par Westerman et al. (2003a) qui ont montré que les carabes larval hibernators étaient les principaux responsables de la prédation des graines en automne. En automne, le taux d'humidité augmente comparé à celui de l'été. Or, les graines humidifiées d'une espèce adventice seront davantage consommées comparées à des graines non humidifiées (Law & Gallagher, 2015 ; Kulkarni et al., 2017). De plus, les graines humides se détectent plus facilement, car elles émettent plus de composants volatiles ; ce qui est très important, car la méthode de détection des graines par les carabes se fait essentiellement de manière olfactive à l'aide de leurs antennes (Wheater, 1989).

D'autre part, certains facteurs biotiques ont également des effets sur la prédation des graines d'adventices par les carabes. En effet, les carabes sont limités par la taille des graines (Honek et al., 2003), peuvent être influencé par la composition chimique des graines (Davis et al., 2008), limitées par leur épaisseur tégumentaire (Lundgren & Rosentrater, 2007), mais aussi par leur forme. Ces caractéristiques citées vont impacter les préférences et les capacités des carabes à consommer les graines. Les graines de taille importante vont être difficiles à manipuler pour les carabes (Brousseau et al., 2017). D'autres études réalisées en laboratoire ont montré une préférence marquée des carabes pour des graines de petite taille (Honek et al., 2003 ; Honek et al., 2007 ; Petit et al., 2014). Une graine avec un tégument épais va demander des dépenses énergétiques plus importantes pour la consommer qu'une espèce à tégument plus fin (Lundgren & Rosentrater, 2007). Ainsi, les carabes avec des mandibules plus puissantes auront un degré de généralisme plus important, car les graines d'adventices disponibles pour leur consommation sont plus nombreuses (Forsythe, 1983). La masse corporelle des carabes impacte également le degré de généralisme des carabes (Honek et al., 2003 ; Honek & Martinkova, 2005). Cependant, d'autres caractéristiques peuvent jouer un rôle dans les préférences et les taux de consommations de graines d'adventice par les carabes, telles que la valeur nutritive des graines. Seulement quelques études ont suggéré l'importance de la qualité nutritive de la graine dans les préférences des carabes (Inouye et al., 1980). En effet, la valeur nutritive d'une graine consommée impacte directement le métabolisme dans l'activité de recherche de nourriture des carabes (Kulkarni et al., 2015). L'acquisition de connaissance sur la stratégie d'alimentation des carabes permettrait de comprendre leur priorité alimentaire, nous pouvons nous demander s'ils favorisent l'ingestion de biomasse ou l'ingestion d'énergie.

70 à 99 % des graines d'adventices produites chaque année n'arrivent pas jusqu'à la banque de graines (Westerman et al., 2003). En effet, les graines d'adventices sont une ressource convoitée par de nombreuses espèces granivores (exemple Fig. 11), du fait de leur composition énergétique et nutritive (Hulme & Benckman, 2002). Les graines possèdent plusieurs mécanismes de défense contre leurs différents prédateurs (Janzen, 1971). Dans un premier temps, elles ont une protection physique, avec le tégument (Fig. 6B) : l'épaisseur de celui-ci rend l'accès plus difficile au contenu de la graine (Davis *et al.*, 2008). Une autre protection physique est leur taille ou leur forme (Lundgren, 2009), qui peuvent devenir des obstacles dans leur manipulation par les prédateurs (Honek *et al.*, 2003 ; Davis *et al.*, 2008 ; Lundgren, 2009).

Ensuite, certains composants chimiques, présents dans les graines jouent le rôle de répulsifs contre les granivores, ces composants sont essentiellement des polyphénols et des alcaloïdes (Davis et al., 2008 ; Lundgren, 2009). Au sujet de ces derniers, peu d'informations sont répertoriées quant à leur mode d'action, toutefois ils semblent agir sur les fonctions neuroendocriniennes (Robinson, 1979). De plus, il faut savoir que les alcaloïdes ne sont pas retrouvés systématiquement



Figure 11 : Graine de pensée des champs (*Viola arvensis*) soumis à la prédation par un carabe (*Carabidae* : *Harpalus affinis*) (Source :

dans les graines et, quand il y en a, les concentrations sont très variables, même entre les graines d'une même espèce (Poutaraud and Girardin, 2005). Les quantités présentes sont fortement liées aux concentrations en éléments calcium (Ca) et cobalt (Co) retrouvés dans le sol où la plante a poussé avant de produire ses graines (Lundgren, 2009). Les composés phénoliques sont nombreux (flavonoïdes, tannins, anthocyanines, lignines... ; Bennett et al., 2004) et pour la plupart, ils sont situés dans le tégument de la graine (McKey, 1979). Les fonctions défensives des composés phénoliques sont plus ou moins connues (Lundgren, 2009). Les tannins se lient aux protéines solubles, telles qu'aux acides nucléiques, et provoquent une interruption des fonctions enzymatiques et rendent non-digestibles les éléments nutritifs (Muchuweti et al., 2006 ; Lundgren, 2009). La lignine a pour rôle de consolider le tégument de la graine, ainsi, plus la concentration en lignine est élevée, plus le tégument est résistant (Swain, 1979).

Malgré ces mécanismes de défense, les graines d'adventices restent la cible de nombreuses espèces vivantes, et notamment celle des carabes dans les agroécosystèmes (Westerman et al., 2003). Les carabes sont des invertébrés qui ont besoin d'acquérir de l'énergie pour se reproduire. Or, les graines sont des ressources riches en énergie et facilement accessibles surtout pour des arthropodes épigés. Il existe différents types d'interactions pour étudier une relation entre le consommateur et sa ressource, on parle alors de relations trophiques.

L'identification des caractéristiques de chaque espèce affectant la consommation des graines par les carabes est importante pour étudier les interactions entre ces deux communautés (Brousseau et al., 2017). Malgré ces informations acquises, le rôle des carabes en tant qu'agent de contrôle de la banque de graines dans les agroécosystèmes n'est pas complètement démontré (Kulkarni et al., 2015). Dans ce sens, la prise en compte des caractéristiques physiologiques des deux communautés accompagnées des mesures de prédation, devrait améliorer la compréhension des interactions entre les carabes et les graines d'adventices (Boursault, 2012). Au vu de la diversité des régimes alimentaires des carabes et de leur abondance, ceux-ci sont considérés comme des organismes ayant un potentiel important pour endosser le rôle d'agent de contrôle biologique de la banque de graines dans les cultures (Kromp, 1999 ; Holland, 2002). Cependant, le comportement granivore chez les carabes est connu essentiellement à l'échelle des tribus (Lundgren, 2009), mais des précisions sont à apporter à l'échelle des espèces (Kulkarni et al, 2015).

Ainsi, la détermination du type de réponse fonctionnelle et la réponse numériques peuvent apporter des informations sur la relation entre les graines d'adventices et les carabes granivores. Cependant, cette interaction combine deux communautés, les carabes et les graines d'adventices. Pas moins de 130 espèces de carabes (Marrec et al. 2015, Caro et al. 2016) et plus de 400 espèces de plantes adventices ont été répertoriées dans les agroécosystèmes de l'ouest de la France. De ce fait, avant d'estimer les densités de la banque de graines et des carabes dans les parcelles agricoles pour étudier la réponse numérique entre les deux communautés, il est nécessaire d'identifier les interactions entre les espèces des deux communautés. Mais nous nous sommes plutôt concentrés sur la détermination la réponse fonctionnelle, car cette dernière permet d'estimer les capacités d'un prédateur à jouer un rôle dans la régulation de sa proie. Par conséquent, il faut identifier au préalable les carabes à fort potentiel de régulation (capacité d'ingestion élevée) pour le présenter face à une espèce de graine. Dans ce cadre, il existe déjà des études scientifiques qui se sont penchées sur l'étude de l'interaction entre les graines d'adventices et les carabes (Kulkarni et al., 2015).

1.7 Objectifs et plan de la thèse

Dans cette introduction, nous avons progressivement délimité le principal enjeu de cette thèse. La flore adventice limite potentiellement les rendements agricoles et entraîne une utilisation accrue d'herbicides, mais cette flore est à la base des chaînes trophiques dans les agroécosystèmes. Dans le cadre de l'agroécologie, reconnaissant le rôle crucial de la biodiversité, l'étude de la prédation par les carabes des graines d'adventices, comme une méthode de gestion de la flore adventice, nous est apparue comme une alternative intéressante. En effet, cette solution pourrait également réduire l'usage des herbicides et donc remplir les objectifs du plan ECOPHYTO. Cependant, peu d'études se sont concentrées sur l'impact des carabes dans le contrôle des adventices via leur consommation de graines (Kulkarni et al., 2015).

L'objectif général de cette thèse est donc d'apporter des éléments de base dans l'étude des interactions trophiques entre les carabes et les graines d'adventices. La capacité des carabes à consommer des graines d'adventices au niveau spécifique n'est pas encore bien connue (Kulkarni et al., 2015). En effet, les graines d'adventices ne sont pas uniquement consommées par les carabes à préférences granivores (Lundgren et al., 2013). Des études existent déjà sur les relations entre les carabes et les graines d'adventices, mais pour la plupart ces études se concentrent soit sur un nombre réduit d'espèces soit ce sont des tests de préférences limitant ainsi les conclusions sur les réelles capacités des carabes à consommer des graines d'adventices. Il est donc nécessaire de réaliser des tests de non-choix pour évaluer les forces d'interactions espèce-espèce entre les carabes et les graines d'adventices. Cependant, ces deux communautés recèlent chacune des centaines d'espèces différentes (voir section méthodes ci-dessous), et il est bien sûr hors de portée d'étudier toutes ces interactions trophiques deux à deux. Nous avons donc dans un premier temps sélectionné des espèces : nous avons travaillé avec les espèces les plus abondantes parmi les carabes (une trentaine d'espèces au total) et nous avons effectué une sélection des graines d'adventice en fonction de leur présence dans les agroécosystèmes de l'ouest de la France (une quarantaine d'espèces). Mais le nombre de paires d'interactions trophiques était encore trop important, et nous avons donc procédé en deux étapes : l'une a consisté en l'étude de la prédation, par quelques espèces de carabes, de l'ensemble du cortège de graines sélectionnées ; et l'autre, à l'inverse,

quelques gaines et l'ensemble des carabes prédateurs. Enfin, afin de pouvoir comparer tous ces tests entre eux, est apparue la nécessité de disposer d'une méthode standardisée.

Dans un premier temps, j'ai donc établi un protocole pour étudier les forces d'interactions espèce-espèce et pour évaluer les capacités des carabes à consommer les graines d'adventices (Chapitre 1). Ensuite, j'ai exploré les interactions sous deux axes de recherches. Un premier axe pour lequel j'ai mesuré la consommation des graines pour une espèce d'adventices par 28 espèces de carabes (Chapitre 2). Et le second axe où la consommation des graines a été mesurée pour 42 espèces de graines adventices chez 4 espèces de carabes (Chapitre 3). Ces deux parties vont nous apporter des éléments de réponse sur les caractéristiques physiologiques favorisant ou limitant la consommation des graines que ce soit chez les carabes ou chez les adventices. Enfin, j'ai réalisé les premières analyses avec la théorie des relations proies-prédateurs pour déterminer la réponse fonctionnelle de quelques espèces de carabes sur des espèces de graines d'adventices (Chapitre 4). Ainsi, la thèse a été réalisée en quatre chapitres, détaillés ci-après. Chacun des chapitres a fait l'objet d'articles qui sont à différents stades d'avancement (en préparation ou soumis).

CHAPITRE I : Établissement d'un protocole standardisé

Article 1 : Towards a standardized experimental protocol to investigate interactions between weed seeds and ground beetles (*Carabidae*, *Coleoptera*) => soumis à « Arthropods-Plants Interactions »

Plusieurs études ont exploré l'effet des conditions climatiques sur la consommation des graines d'adventices par les carabes (Honek et al., 2006 ; Saska et al., 2010). Par conséquent, il semblait primordial de fixer les paramètres expérimentaux, tels que la température, l'humidité ambiante ou encore la photopériode pour limiter les effets de ces conditions sur la prédation. Ce premier chapitre correspond au contenu du premier article. Lors de ce dernier, nous avons établi un protocole avec des conditions standardisées. Il est nécessaire d'éliminer un maximum de variables afin de ne garder que la variable espèce-espèce, lors des mesures de consommation des graines d'adventices par les carabes. Dans un premier temps, les conditions climatiques (température, humidité ambiante et photopériode) sont fixées de manière à reproduire les conditions estivales. Ensuite, les durées de jeûne et d'expérimentation sont fixées afin de limiter le taux de mortalité lors des tests. Enfin, la détermination du substrat et l'état physique des graines proposées ont également fait l'objet de tests pour définir les conditions standards pour les mesures de consommation. Dans ce chapitre, une autre partie développe la mise en place d'un protocole de manière à ce que les expérimentations puissent être répétées avec le même individu.

Une fois ce protocole établi, nous avons étudié à l'échelle des deux communautés les interactions entre les espèces qui les composent. Pour la communauté des carabes, nous avons quantifié les niveaux de consommation sur une espèce de graine d'adventice. Et pour la communauté des graines d'adventices, nous avons identifié la stratégie d'alimentation des carabes et l'impact de la masse et de leur contenu lipidique (de 42 espèces de graines d'adventices) sur la consommation des graines d'adventices de quatre espèces de carabes. Ces deux points font l'objet de chapitres détaillés ci-après.

CHAPITRE II : Prédateurs abondants sur un type de proies

Article 2 : Consumption pattern of 28 species of carabid beetles (Carabidae) to a weed seed, *Viola arvensis* => Re-soumis à Bulletin of Entomological Research

- **Retrouvons-nous les groupes de préférences alimentaires identifiés dans la littérature pour la consommation d'une espèce de graine adventice ?**

La diversité morphologique interspécifique dans la communauté des carabes est très grande. Par conséquent, les régimes alimentaires sont également très variés. Nous savons que la plupart des carabes sont généralistes, mais présentent des préférences pour des ressources en particulier. Ce chapitre a permis de mesurer les niveaux de consommation de 28 espèces de carabes face à une même espèce de graine. On s'attend à retrouver une structuration bien nette des niveaux de consommation en fonction des régimes alimentaires identifiés dans la littérature. Nous supposons retrouver trois groupes de préférence : (i) Celui des carabes considérés comme carnivores qui ne vont consommer aucune graine de l'espèce adventice proposée. (ii) Celui des carabes omnivores, qui vont les consommer à un taux intermédiaire. (iii) Enfin, celui des carabes phytophages qui vont les consommer à des taux particulièrement élevés.

CHAPITRE III : Échantillon de proies sur carabes granivores et abondants

Article 3 : Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*) within the smallest seeds => soumission prévue à Agriculture, Ecosystems & Environment

- **Quelle est la stratégie d'alimentation des carabes, consommer de la biomasse (valeur quantitative) ou favoriser l'ingestion de lipide (valeur énergétique) ?**

Pour comprendre la stratégie des carabes dans leur consommation des graines d'adventices, nous avons sélectionné des graines d'adventices de manière à ne pas avoir de corrélation entre la masse des graines et leur teneur lipidique. La consommation de cette sélection a été mesurée pour quatre espèces de carabes : une espèce omnivore et trois autres à préférence granivore. Les tests sont réalisés avec le protocole décrit au chapitre I et utilisé dans le chapitre II. Le nombre d'interactions entre les carabes et les graines d'adventices peuvent être nombreuses et d'intensités différentes. Dans ce cas, l'identification des espèces de graines d'adventices les plus consommées et les espèces de carabes qui consomment à des taux les plus élevés est donc nécessaires. Cette identification permettra de concentrer l'étude sur les espèces interagissant le plus (degré de généralisme important) pour évaluer leur rôle dans les graines consommées.

On s'attend à ce que les carabes soient limités par la taille des graines, ils vont donc se diriger vers les graines plus petites (Petit et al., 2014 ; Honek et al., 2007). Cependant au sein des petites graines, il existe des variations dans les teneurs lipidiques. Ainsi, sur la base de ces hypothèses, on pourrait supposer que les carabes vont consommer à des taux plus élevés les graines de petite taille dont la valeur énergétique est élevée afin de répondre à leurs besoins nutritionnels.

CHAPITRE IV : Détermination de la réponse fonctionnelle

Article 4: Intraspecific variation in functional response of carabid beetles on weed seeds

- **Quel comportement adoptent les carabes face aux changements de la densité de graines ?**

La réponse fonctionnelle correspond au nombre de proies consommées par prédateur et par unité de temps (Holling, 1958), l'individu testé doit donc être capable de survivre aux tests successifs avec des densités plus ou moins faibles. Le protocole utilisé est détaillé dans le chapitre I. La détermination de la réponse fonctionnelle permettra de connaître l'impact d'un prédateur sur la population d'une espèce. La réponse fonctionnelle a été déterminée pour 4 espèces de carabes, trois

sur l'espèce de graines *Viola arvensis* et une sur *Chenopodium album*. Les réponses fonctionnelles de type II sont généralement associées aux invertébrés (Hassel et al., 1977), mais Hassel et al. (1977) ont prouvé le contraire en indiquant qu'à partir d'un seuil de densité les prédateurs détectent plus facilement les proies et les consomment à des taux de plus en plus élevés au fur et à mesure que la densité de proie augmente.

Tout va dépendre des résultats obtenus lors de la détermination de la réponse fonctionnelle des carabes. Nous nous attendons à ce que le carabe omnivore ait une réponse fonctionnelle de type II, car il n'apprécie pas forcément ce type de proies. Par contre, les carabes à préférence granivore devraient avoir une réponse fonctionnelle de type III. Si le carabe a une réponse fonctionnelle de type II, sa réaction sera densité-dépendante négative, cela implique une réaction, mais qui n'est pas liée à la densité de graines. Si la réponse fonctionnelle est de type III, on parle alors de réactions densité-dépendantes positives. Dans ce cas, le carabe sera réactif aux changements de densité de la graine adventice à partir d'une certaine densité. Si ce type de réponse fonctionnelle est déterminé pour une espèce de carabe sur une espèce de graines adventices, cela permettrait de conclure que le carabe joue un rôle dans la régulation de cette espèce de graine (Oaten & Murdoch, 1975).

La figure 12 présente l'organisation de la thèse. Celle-ci est développée en 4 chapitres, qui sont énumérés ci-dessous.

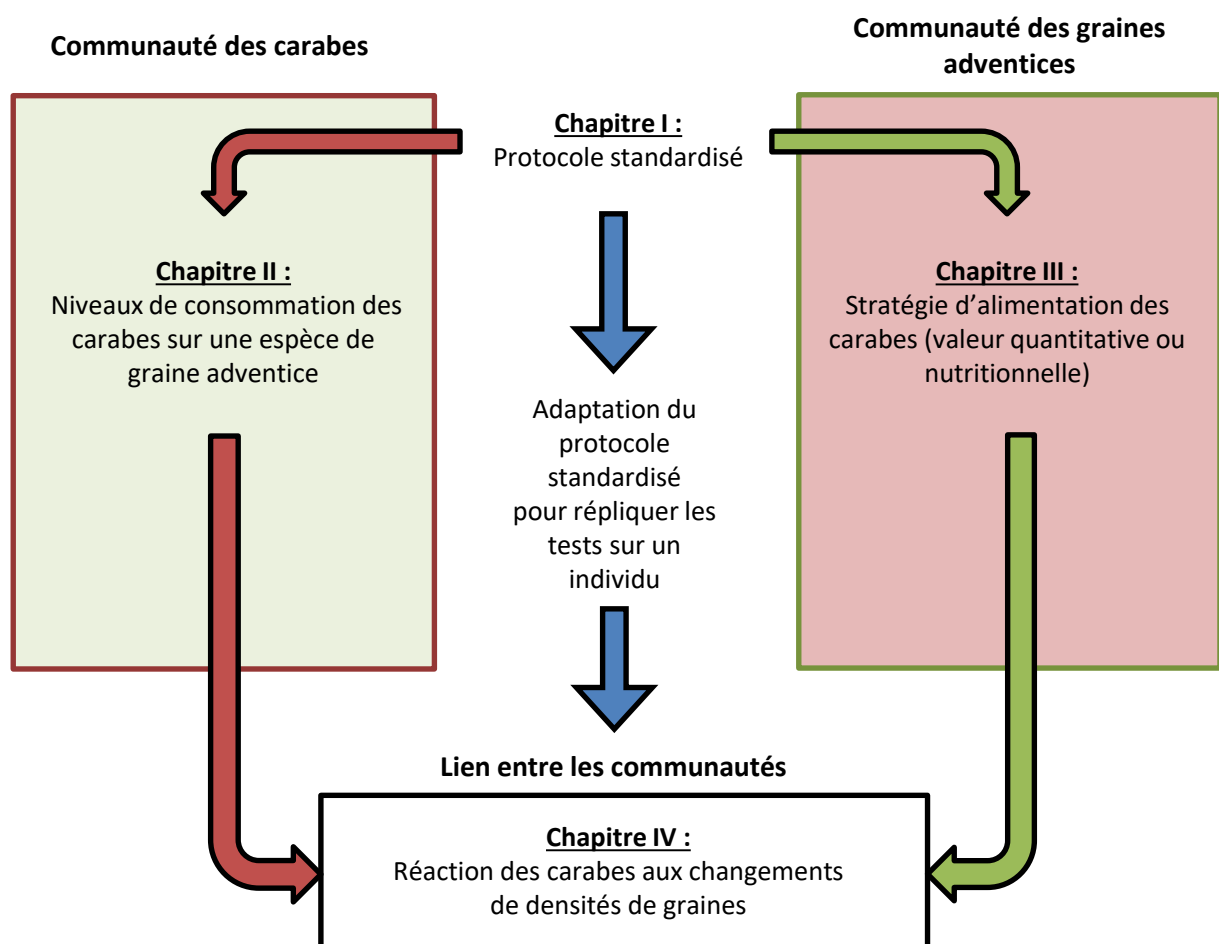


Figure 12 : Structure du projet de recherche de la thèse

2 MATERIEL ET METHODES

2.1 Présentation du site de prélèvement

La Zone Atelier « Plaine & Val de Sèvre » (ZAPVS) est située à l'ouest de la France, au nord de la région Nouvelle Aquitaine, dans le sud du département des Deux-Sèvres en France (Fig. 13). C'est une plaine céréalière d'une superficie de 450 km², sur laquelle sont implantées 450 exploitations, qui cultivent sur un total de 13 000 parcelles. Les cultures principales sont les céréales (49 % ; orge et blé en majorité), les prairies (15 %), le maïs (15 %), le tournesol (9 %), le colza (8,6 %) et la luzerne (3 %) (données de 2016). Le territoire de la ZAPVS est exploité principalement de manière conventionnelle. En effet, seuls 2,5 % des exploitants cultivent avec un mode d'exploitation biologique.

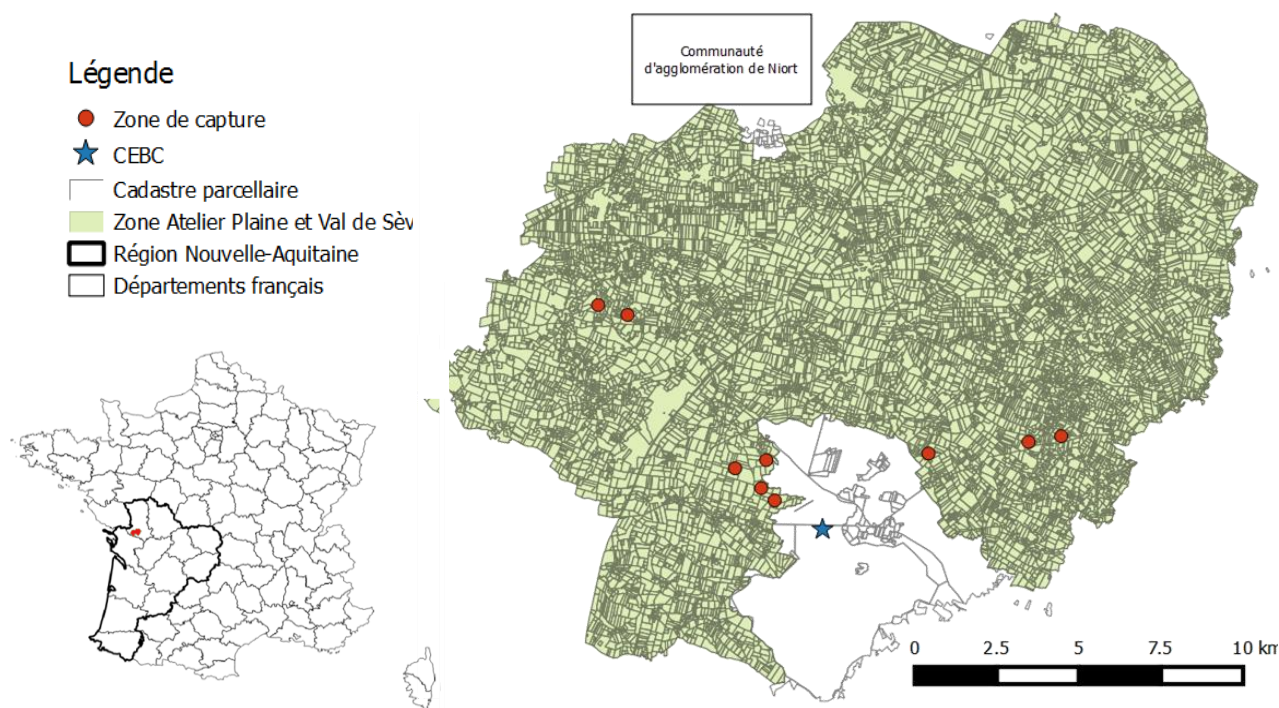


Figure 13 : Localisation géographique de la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre »

2.2.1 La capture des carabes

2.2.1.1 Fréquence de capture des carabes dans la ZAPVS

L'estimation de la fréquence de capture des carabes s'est faite dans le cadre du projet FarmLand, qui est un projet de recherche international regroupant plusieurs sites d'études en France, en Allemagne, au Royaume-Uni, en Espagne et au Canada. Il s'est déroulé entre 2012 et 2015. L'objectif de ce projet était de vérifier l'impact de l'agencement des cultures dans le paysage sur la biodiversité, afin d'améliorer son développement et de favoriser les services écosystémiques. Pour cela un gros travail de suivi est réalisé depuis 2013 sur la biodiversité, incluant les oiseaux (points d'écoute), les carabes et les araignées (pot barber), les abeilles (pan traps), syrphes et papillons (au filet) et les plantes (quadrats). Nous avons utilisé les relevés botaniques et les résultats du piégeage des carabes des années 2014, 2015 et 2016 en suivant les protocoles de ce projet.

La fréquence de capture des carabes a été mesurée à l'aide de pièges barber. Ce sont des pots en plastique enterrés de manière à ce que le bord du pot soit au niveau de la surface du sol. Une fois enterrés, les pots sont remplis à 30 % avec une solution contenant 10 gouttes de savon sans odeur, 10 g de sel par litre d'eau. En 2014, cinq pièges étaient disposés selon un schéma identique dans toutes les parcelles (Fig. 14A). Deux d'entre eux sont placés à 50 centimètres de la bordure de champs et séparés de 50 mètres, ensuite deux autres sont placés à 25 m en avançant dans la parcelle dans le même axe que les deux premiers. Le cinquième piège est placé au milieu entre un piège de bordure et un piège placé au centre. En 2015 et 2016, quatre pièges sont placés dans les champs (Fig. 14B), le cinquième piège de 2014 a dû être retiré, car pour accéder à son emplacement, il fallait provoquer des dégâts sur la culture. Une fois posés dans les parcelles, les pièges sont laissés pendant quatre jours puis récupérés et amenés au laboratoire pour identification des carabes. Ainsi, sur ces trois années un total de 635 parcelles a été visité. Les suivis se sont faits sur six cultures différentes : les céréales (42 % ; orge et blé), prairies (20 %), colza (15 %), luzerne (9 %), maïs (7 %) et tournesol (7 %). Une fois capturés et identifiés, les carabes sont conservés dans une solution contenant 99,9 % d'éthanol dans des tubes eppendorf.

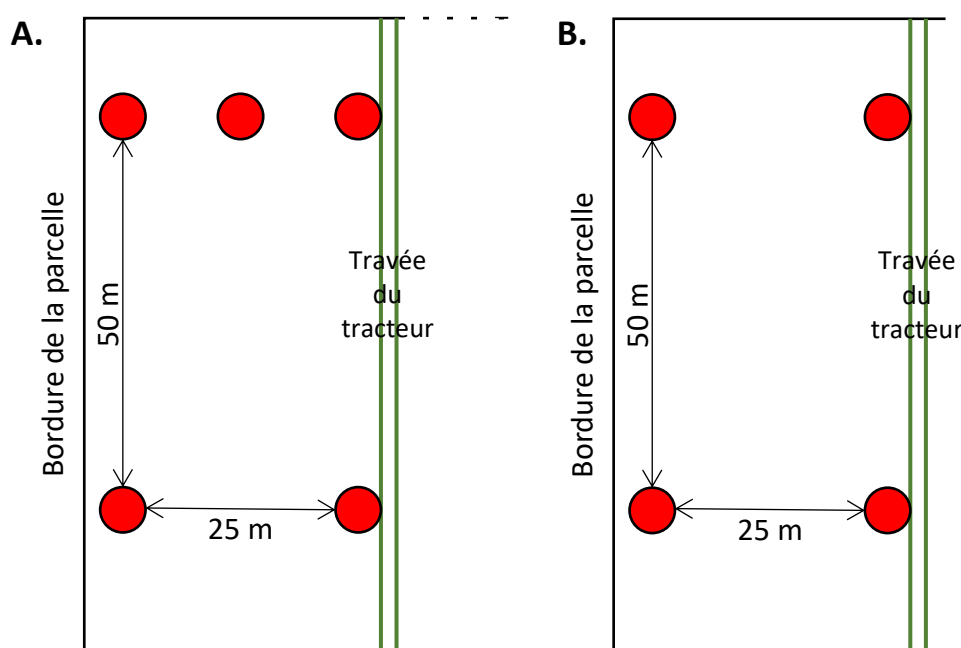


Figure 14 : Position des pièges barber dans les parcelles agricoles pour la mesure de l'activité-densité, (A) en 2014 et (B) 2015 et 2016

2.2.1.2 Capture des carabes pour les expérimentations

Les carabes sont capturés à l'aide de pot barber, placés à 50 centimètres de la bordure des parcelles. Les pots ne sont pas remplis de la solution détaillée dans le paragraphe ci-dessus, mais avec des éléments du sol afin de fournir un abri aux carabes piégés et de les capturer vivants. Les carabes sont ramassés toutes les 24 h pour minimiser les risques de cannibalisme entre les individus d'un même piège. Les zones de piégeage sont indiquées sur la figure 13, elles sont choisies de manière à capturer la plus grande diversité d'espèces. Elles sont toutes en milieux agricoles, mais dans des cultures différentes avec un type de sol différent et des variations dans la composition du paysage (lisière de forêt, zone sans éléments semi-naturels, proximité de zone humide, zone bocagère).

2.2.1.3 Mesures des traits morphologiques des carabes

La mesure des traits des carabes est faite à l'aide d'un microscope stéréo (Leica Microsystems M50) équipé d'une caméra haute définition (Leica IC80 HD). Les mesures effectuées sont effectuées sur des individus morts, capturés auparavant et venant des stocks réalisés suite au suivi des protocoles tel que FarmLand. Par conséquent, nous avons utilisé des mesures moyennes pour la longueur des mandibules et la largeur du labrum (chapitre II).

2.2.2 Sélection des graines d'adventices

Les espèces de graines d'adventices sont sélectionnées pour les expérimentations selon trois critères principaux. Le critère principal est que les espèces sélectionnées doivent être présentes dans la ZAPVS. Ainsi les relevés de flore adventice ont permis cette sélection. Ensuite, les 42 espèces testées (chapitre III) sont choisies de manière à avoir un échantillon pour lequel la masse des graines et leur teneur lipidique ne soient pas corrélées (Fig. 15) (test de corrélation de Pearson ; $r = -0.1472$; $df=40$; $p = 0,36$), cela nous permet d'évaluer l'influence de ces deux caractéristiques des graines dans la consommation des carabes.

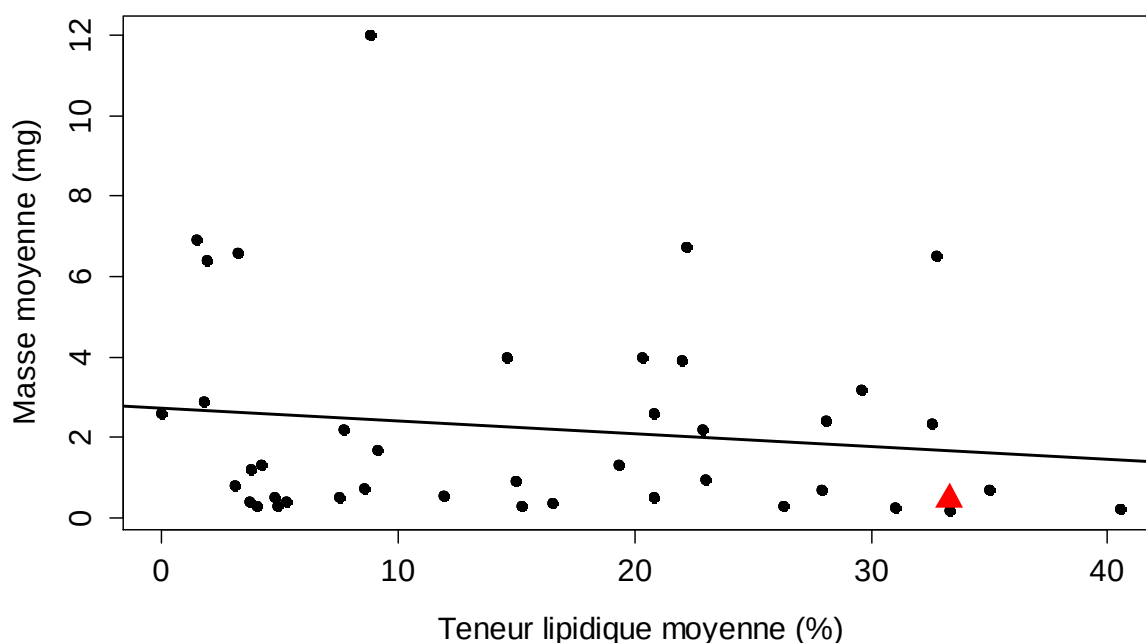


Figure 15 : Masse moyenne (mg) des graines en fonction de leur teneur lipidique (%). La position de l'espèce de graine *Viola arvensis* est indiquée par un symbole différent des autres () ▲

L'espèce de graine adventice la plus utilisée dans les tests de consommation est *Viola arvensis* (en rouge sur Fig. 15). Cette espèce est retrouvée abondamment dans la ZAPVS, elle est la 28e espèce la plus abondante dans la ZAPVS, elle compose 4,6 % de la flore adventice sur 399 espèces. Nous avons fait le choix de cette espèce, car elle répond au critère de préférence des graines de la majorité des carabes, c.-à-d. graine de petite taille. L'objectif étant d'optimiser la consommation de graines par les carabes pour identifier les capacités granivores d'un maximum d'espèces de carabes (Chapitre II).

2.3 Expérimentations en laboratoire

2.3.1 Matériels de base

Toutes les expérimentations ont été réalisées suivant un protocole standardisé (détaillé dans le Chapitre I). Par conséquent, le matériel est gardé pour toutes les expérimentations réalisées lors de la thèse. L'ensemble des tests sont réalisés dans des chambres climatiques (Vötsch Industrietechnik®) pour maîtriser une partie des facteurs abiotiques, notamment la température, l'humidité. Et un dispositif d'éclairage avec une minuterie est mis en place pour contrôler la photopériode.

Chaque expérimentation est réalisée dans des boîtes en plastique (11*23*8 cm) à angles arrondis, afin que les carabes ne soient pas bloqués (Fig. 16A). Les côtés de la boîte et le

couvercle sont percés et grillagés (maille : 1*1 mm) pour favoriser une bonne circulation d'air dans ces boîtes de tests.

La disposition des éléments dans la boîte est gardée pour toutes les expérimentations (Fig. 16B). Le patch de graine s'étend sur une aire de 63,60 cm², ce qui correspond à un quart de la surface totale de la boîte et les graines sont disposées aléatoirement dans ce patch, telle une dispersion barochore. Ensuite, elles sont recouvertes de sable fin (granulométrie : 0.1/0.3mm, couleur : marron, quartz ; le marchand de sable®, 85 300 Challans, France). La quantité de sable utilisée varie selon la taille des graines, l'objectif étant de recouvrir les graines et le fond de la boîte totalement. Enfin, le coton est placé au centre de la boîte expérimentale après avoir été humidifié avec de l'eau. L'abri est fabriqué avec du papier (4*5 cm) légèrement plié en deux ; il est placé à l'autre extrémité de la boîte par rapport au patch de graines. Toutes les espèces de graines utilisées pour les expérimentations viennent du même fournisseur (Herbiseed®, Twyford, UK).

Après les tests, les graines sont séparées du sable à l'aide d'un tamis, les graines non consommées sont comptées. Une graine consommée à plus de 50 % est considérée comme incapable de germer par la suite. Ensuite, les boîtes sont nettoyées au savon noir et à l'eau avant leur réutilisation afin d'éviter toute trace olfactive d'un carabe testé précédemment. Le sable n'est utilisé qu'une fois, car nous considérons que les carabes peuvent aussi y laisser une odeur.

Avec les descriptions détaillées ci-dessus, nous avons réalisé différents tests : des tests pour mesurer la consommation de graines d'adventices des carabes et, d'autres tests pour déterminer leur réponse fonctionnelle. Ces mesures ont été effectuées sous forme de tests de non-choix.

2.3.2 Tests sans répétition : mesure de consommation

De manière à retrouver les densités de graines similaires à ce qui peut être retrouvé dans les parcelles agricoles de la ZAPVS (Powolny, 2012), correspondant à une densité moyenne de 2000 graines par m². Cette densité ramenée à la surface de la boîte fournit une densité de 50 graines. Ainsi lors des expérimentations cinquante graines sont proposées aux carabes.

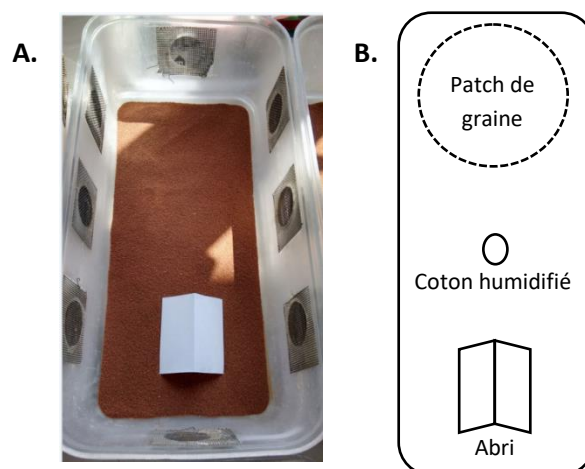


Figure 16 : (A.) Exemple de boîte utilisée lors des expérimentations (B.) Schéma de la disposition des éléments dans la boîte expérimentale

Après les captures dans les parcelles agricoles, les carabes sont ramenés au laboratoire et placés dans des pots en plastique (diamètre : 5,5 cm, hauteur : 6,5 cm) avec de la nourriture ad libitum. La nourriture mise à disposition est composée d'un mélange de graines d'adventices et de croquettes de chat broyées (Purina®, Friskies®). Ce temps d'attente a permis d'atteindre les effectifs nécessaires pour lancer les tests (5 individus par espèce). Cependant, une fois tous les effectifs atteints pour une espèce, une période de 24 h minimum est laissée aux carabes pour se nourrir. Ensuite, les carabes sont pesés et mis en période de jeûne pendant 72 heures pour niveler le niveau de faim de chaque carabe de la même espèce. À la fin de cette période, les carabes sont à nouveau pesés avant d'être mis dans leur boîte expérimentale pour 24 h. Une fois l'expérimentation terminée, les carabes sont pesés et remis toujours individuellement dans un pot en plastique (diamètre : 5,5 cm, hauteur : 6,5 cm) avant d'être relâchés à proximité de l'endroit où ils ont été capturés.

2.3.3 Tests avec répétition : détermination de la réponse fonctionnelle

Pour vérifier l'effet de la variation de la densité de graines sur leur consommation par les carabes, 8 densités ont été fixées : des densités faibles (3, 5, 9, 15 graines) et des densités élevées (25, 50, 100, 200). Chaque individu a été gardé pour mesurer les taux de consommation pour chacune des densités fixées.

Par conséquent, une période supplémentaire de 24 h a été ajoutée au protocole existant pour permettre au carabe de récupérer, cette période s'avère nécessaire si le carabe a passé un test à faible densité et s'il n'a pas répondu à ses besoins nutritionnels durant le test. Ainsi, un mélange de graines et de croquettes pour chats broyées été mis à leur disposition pendant 24 h. Un individu testé dans un premier temps sur une faible densité sera présenté dans un second temps à une forte densité. Nous avons fixé les effectifs à 32 individus par espèce. À la fin des mesures de consommation, 32 répétitions ont été effectuées pour chaque densité.

3 CHAPITRE I : Établissement d'un protocole standardisé

3.1 Avant-propos et résumé du chapitre 1 :

Même si la consommation des graines adventices par les carabes a déjà largement été étudiée avec de nombreux tests réalisés en milieu naturel ou en laboratoire (Lundgren, 2009), peu d'étude a exploré le rôle des carabes dans la régulation des graines adventices (Kulkarni et al., 2015). Par conséquent, aucun protocole n'a été réellement établi dans l'objectif d'estimer le potentiel des carabes dans la régulation des graines adventices. Il était donc nécessaire dans le cadre de l'étude des interactions entre les graines et les carabes sous l'angle d'une interaction proie-prédateur, d'établir un protocole permettant de répondre aux questions de cette thèse.

Dans ce premier chapitre, l'objectif principal a été d'établir un protocole pour lequel toutes les variables pouvant impacter la consommation des graines par les carabes ont été fixées, pour éliminer ces variables. Par conséquent, les expérimentations ont été réalisées dans des chambres climatiques (Vötsch Industrietechnik®). Ceci nous a permis de fixer les conditions climatiques, telles que l'humidité (fixée à 70 %), la température (fixée à 25 °C) et la photopériode (17h de jour/7h de nuit). Ensuite, une sélection de matériel a été réalisée et des tests supplémentaires ont été effectués pour les durées des étapes du protocole, pour valider le choix du substrat et la condition dans laquelle les graines d'adventices sont proposées. C'est ainsi que le temps de jeûne a été fixé à 72 h, que nous avons choisi de proposer des graines non humidifiées et d'utiliser le sable comme substrat, parmi ceux testés lors des expérimentations (sable, gazon synthétique court, gazon synthétique long et papier). Ces tests ont été réalisés avec une seule et même espèce de graine adventice, *Viola arvensis*. Ensuite afin de vérifier la faisabilité du protocole, des tests supplémentaires ont été mis en place avec 7 espèces de graines adventices. Pour chaque espèce, les tests ont été répétés à cinq reprises avec des individus différents. Enfin, un second protocole a été établi dans l'objectif de pouvoir répéter les tests avec un même individu, pour par exemple mesurer la consommation d'un même individu en variant la densité de graines adventices (réponse fonctionnelle). Pour ce faire, nous avons testé deux protocoles différents, avec deux espèces de carabes. La comparaison de la qualité du protocole s'est faite avec les taux de mortalité pour chacune des deux espèces. L'importance était de garder les carabes en bonne condition corporelle pour toute la durée de l'expérimentation (7 à 8 semaines).

Ce chapitre a fait l'objet d'un article soumis dans le journal « *Arthropods-Plants Interactions* » et intitulé : « Towards a standardized experimental protocol to investigate interactions between weed seeds and ground beetles (Coleoptera, Carabidae) »

3.2 Towards a standardized experimental protocol to investigate interactions between weed seeds and ground beetles (*Carabidae*, *Coleoptera*)

Deroulers P.¹; Gauffre B.^{1,2,3}; Emeriau S.¹; Harismendy A.¹; Bretagnolle V.^{1,2}

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR7372, CNRS & Université de La Rochelle, F-79360 Villiers-en-Bois, France

² LTSE « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre », F-79360 Villiers-en-Bois, France

³ INRA, USC 1339 CEBC, F-79360 Villiers en Bois, France

Abstract

Seedbank control is the mainspring of agricultural management practices. Using weeds seeds natural predators as a weed control strategy can be a valuable alternative to herbicide use. Among natural predators, ground beetles (Coleoptera, Carabidae) have been claimed to be one of the most important invertebrate seed predators in agroecosystems. However, information on the trophic relationship among these two large communities is fragmentary. Laboratory experiments have been conducted using a wide variety of protocols on a few ground beetles and weed seeds species. To better characterize trophic relationship among these communities a standardized and simple protocol is required. We propose a protocol to quantitatively assess weed seeds consumption by ground beetles. Importantly, we explore parameters that should be optimized and fixed since they are not targeted, such as fasting time, test duration, substrate type. We also investigate whether, and under which conditions, tests may be replicated with the same individuals. Tests were carried out on five ground beetles species and eight weed seeds species, though in the majority of tests *Viola arvensis* was used. Using climatic chambers, parameters such as temperature, humidity and photoperiod were fixed at 25 °C, 70% and 17h/7h day/night, respectively. Fasting time prior testing and test duration were fixed to three days and 24h, respectively to avoid mortality of ground beetles species that do not rely on seeds as their main food. Also, a recovery period of 24h between successive tests is required when multiple tests are conducted on the same individuals. Among the substrate tested we recommend using sand as it appeared the most convenient substrate to conduct a large number of replicated experiments.

Keywords

Ground beetles, weed seeds, seed consumption, laboratory experiments, standardized conditions, replicating tests

3.2.1 Introduction

A major target of public policies is to reduce negative effects of intensive agriculture, particularly regarding pesticide use (Geiger et al., 2010). Decreasing reliance on pesticides while maintaining income or yield (or both), obviously requires alternative and innovative cropping systems (Rusch et al., 2010; Pretty, 2006). Under the ecological intensification paradigm, equivalent or higher yield levels are expected through explicit biodiversity management, by enhancing ecosystem services (Bommarco et al., 2013). Biological control agents for pest regulation could help reduce pesticide use in agricultural systems (Wilby & Thomas 2002), especially herbicides that are massively sprayed against weeds (Petit et al. 2011; Gaba et al., 2014, 2015). Indeed, weeds regulation by their vertebrates and invertebrates predators has attracted a lot of attention (Heggensteller et al., 2006; Menalled et al., 2007; Powolny et al., 2011). While many granivorous species have been identified, quantifying their precise impact on seed populations has, however, remained challenging. For instance, ground beetles (Carabidae) have been repeatedly claimed to be one of the most important invertebrate seed predators in agroecosystems (Honek et al., 2003; Lundgren et al., 2006; O'Rourke et al., 2006). Many studies have focused on their seed consumption rates in the field on their potential as biological control agents of the weed seed bank (Westerman et al., 2003; Honek et al., 2003, 2005, 2007; Menalled et al., 2007; Gaines & Gratton, 2010). While there is some empirical support for the latter (Thiele 1977, Holland and Luff 2000, Bohan et al. 2011), we still lack information on the trophic relationship between ground beetles and weed seeds communities, such as the number and identity of ground beetles species feeding on seeds (Kulkarni et al., 2015).

Laboratory experiments are a useful tool to explore weed seeds consumption by ground beetles. Seed consumption experiments have been conducted using a wide variety of conditions, ranging from seeds set up in white plasticine tested over 5 consecutive days (Petit et al., 2014; Honek et al., 2003) to cafeteria tests with 28 different real seed species with trays replacement every 24 hours (Table 1). Since weed seeds and ground beetles are two large communities a standardized and simple protocol, allowing rapid collection of information on dietary preferences and the experimental parameters which could influence weed seed consumption by ground beetles, is required (Kulkarni et al., 2015). This would allow to determine whether a particular ground beetle species consumes a particular weed seeds species and to quantify this consumption. First, such protocol should be performed under standardized housing conditions: temperature and humidity during tests should be controlled to reduce environmental variation. The substrate should be easy to use and to standardize to conduct multiple and simultaneous experiments. Importantly, it should not contain any food or seeds and should allow fast counting of seed consumption. Individual level of satiation should also be standardized: a fasting period must therefore be applied (Lovei et al., 1990; Sunderland et al., 1987) and individuals should be maintained and tested individually to prevent cannibalism. In addition, if individual variation is a target parameter to be quantified, individual beetles must be tested several times. To that aim, lag time and rearing conditions between successive tests should be optimized in order to avoid carrying out tests on individuals with variable condition along successive tests and decreasing survival probability. Similarly, the seed coat imbibition (moistened) is a factor which may impact seed predation by ground beetles (Law & Gallagher, 2014). Many of these parameters remain to be determined and optimized experimentally.

Table 1: Examples of protocols used to test consumption of weed seeds by ground beetles under laboratory conditions. The literature survey conducted here is non-exhaustive.

ground beetle species	Fasting time	Condition for fasting, Temperature	Weed seed species	Substrate	Temperature (°C) during the test	Photoperiod	Humidity	Test time	Question of the study	Protocol type	Reference
19 granivorous species	5–8days	5 °C in darkness	<i>Taraxacum</i> from different regions	Soil from 50 cm depth, sieved, seeds in plasticine	26	Natural photoperiod	-	4 days	taxonomy, geographic origin and size of seeds	Preference experiment	Honek et al., 2011
H. affinis P. rufipes	5 days	5 °C	<i>Taraxacum</i>	Soil from 50 cm depth, sieved, seeds in plasticine	10.5, 14, 17.5, 21, 24.5 or 28	17/7h	-	4 days	Effect of temperature on consumption	No-choice	Saska et al., 2010
30 granivorous species	3–5days	5–7°C in darkness	28 species of dicotyledonous	plasticine	25–27	14.5/9.5h (April) 17/7h (June) 11h/13h (Oct)	100%	5 days	Preference of seed according to size and taxonomy	Preference experiments	Honek et al., 2007
3 species	48 hours	5 °C	Canola seeds (rapeseed)	Steamed soil sterilized	22	16/8h	-	72h	Seed consumption according to burial depth	Choice according to depth	Kulkarni et al., 2015
5 species	3–5days	5 °C in darkness	10 species of seeds	Seeds in plasticine	25	Natural photoperiod	-	5 days	Seed preference and quantify consumption	Preference experiments	Petit et al., 2014
8 species	5 days	5 °C in the freezer	4 species	Soil from 50 cm depth, sieved and moistened + plasticine	-	-	-	4 days	laboratory preference experiment	Preference experiments	Saska et al., 2008
23 carabids species for no-choice 2 for multi-choice	1–4days	5–7°C in the dark	2 for no-choice 64 for preference	Moistened soil	25–27	Natural photoperiod	100%	3 days	carabid species, condition seeds: size and species on consumption	No-choice, preference experiments	Honek et al., 2003
24 species	-	-	3 species + Leaves of wheat	Filter paper	-	-	-	7 days	explore granivory for 12 genera of Carabidae	Preference experiments	Goldschmidt & Toft, 1997

In the present study, our aim was to develop such a standardized protocol allowing investigation of the abilities of ground beetles to ingest seeds. We conducted tests to optimize the following major parameters: length of fasting, substrate (i.e., the matter on which seeds are provided), concealment of seeds, and the weed seeds species. Furthermore, we investigated the level of intra-individual variation and in which way it was achievable to use the same ground beetle individual in successive tests while maintaining the set of initial conditions (fasting, body mass).

3.2.2 Materials and Methods

- Ground beetle species capture

Adult ground beetles were collected in an intensive crops area, the Long Term Social Ecological Research - Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre (LTSER-ZAPVS), Deux-Sèvres, France, using pitfall traps placed in fields that were *a priori* chosen to provide high capture rates and high species diversity (oilseed rape, wheat, sunflowers, and maize). Beetles were captured between April and August in 2015 and 2016. The beetles were brought to the laboratory and kept individually in plastic boxes (diameter: 5.5cm, height: 6.5cm) at room temperature. They were fed *ad libitum* diet consisting of a weed seeds mixture (20 weed seeds every 2 days, see table S1) and crushed cat crockets (Purina®, Friskies®). Before tests, ground beetles have been fed with this food mixture for at least 24h until a number of individuals required for the experiment have been reached. Most tests were performed on five granivorous or omnivorous ground beetle species representing a reasonable level of diversity of body size, and caught in sufficient numbers to allow several experiments with replicates. These five species were, from smallest to largest, *Amara similata* (Gyllenhal; 8.7mm), *Harpalus affinis* (Schrank; 10 mm), *Poecilus cupreus* (Linnaeus; 12 mm), *Harpalus dimidiatus* (P.Rossi ; 13 mm) and *Pseudoophonus rufipes* (DeGeer; 15 mm).

- General test procedure

All tests were carried out with a single individual and a single species of seed at a time. A minimum of five individuals were tested per experiment, which was a good compromise between time needed and statistical power. In order to control the climatic conditions and avoid any additional confounding factor, all experiments were carried out in climate chambers (Vötsch Industrietechnik®) at 70% humidity, 25 °C and 17/7-hour day/night photoperiod which is optimal conditions for ground beetles feeding activity (Honek et al. 2003, Petit et al. 2014, Eskelson et al. 2011). During the experiments, we used plastic boxes (11x23x8 cm) with rounded corners and screened openings on the lid to allow good air circulation in the box (mesh: 1x1mm). Seeds were placed in a 63.60 cm² arena, corresponding to 25% of the plastic box area. Moist cotton and a paper shelter (5x4 cm) were placed in the plastic box (see Fig.17). After the experiment, boxes were washed (water + liquid black soap) to remove odours of the previous ground beetles that could be detected by next ground beetles (Kielty et al., 1996). For similar reasons, substrates were used only once.

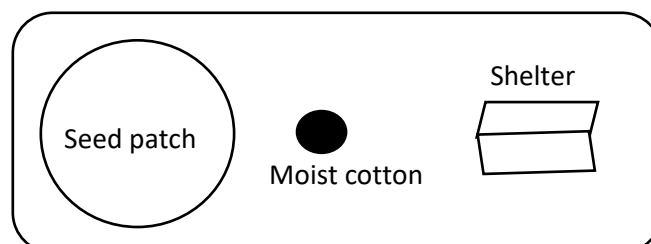


Figure 17: Arrangement of used materials in experimental boxes (11x23x8 cm), seeds were placed in a 63.60 cm² arena, corresponding to 25% of the plastic box area, moist cotton and a paper shelter (5x4 cm)

After each experiment, the number of remaining seeds was counted; missing seeds and those of which <50% was consumed were considered eaten (Honek et al., 2005). In most tests, seed density was fixed to 50 (see below). This number was set to match the average seed density estimated empirically in our study site (2000 seeds per m², Powolny et al., 2011). All seeds were provided by Herbiseed® (Twyford, the UK), and most tests were conducted with *Viola arvensis*, a common dicotyledonous annual weed found in our study site and which was already used in other studies with ground beetles. This weed species has been already tested to measure the consumption by ground beetles, and *V. arvensis* was easily consumed (Boursault, 2012; Alignier et al., 2008), allowing therefore comparisons between species and experimental conditions.

- *Assessing optimal fasting duration*

A total of 25 individuals from five ground beetle species (five per species) were used for this experiment. They have been fed in the laboratory in order to level out the presumably high variability in regard to feeding status of each individual. Then, they were exposed to five days fasting period, placed singly in plastic pots (diameter: 5.5 cm, height: 6.5 cm) with only a moist cotton. Each day, beetles were put into a new plastic pot. On this occasion, we recorded individual's body mass and counted the number of faeces to monitor their body condition during the fasting period and the time needed to empty their guts.

- *Testing the influence of the substrate*

We selected four substrate types in order to investigate to which extent they could impact seed consumption rates, depending on ground beetles species. Seeds directly offered on paper were used as an extreme situation in which seeds were fully visible and very easy to handle. Three other substrates were tested: sand (granulometry: 300µm, color: chocolate; Le marchand de sable, Challans 85), short synthetic grass (height: 2.8 mm, saint-maclou.com), and long synthetic grass (density: 12 stitches/cm², height: 8 mm, saint-maclou.com). Each type of substrate was tested with 50 seeds of *Viola arvensis* on five individuals of three species, *Amara similata*, *Poecilus cupreus*, and *Harpalus dimidiatus*. In the case of sand, seeds were dispersed in the arena and then seeds and the whole bottom of the experimental box was covered with sand. In the case of synthetic grass, seeds were scattered in the arena, and usually landed at the base of the plastic grass stitches.

- *Conditions for replicating tests with the same individual*

Our next aim was to conceive a protocol able to replicate the simple seed consumption test several times using the same individual, maintaining an identical set of initial conditions for each trial round. The aim here was to keep individuals alive, and feed them enough between successive tests such that their body condition and motivation to feed on seeds remained stable. We thus compared two protocols with two species (*Harpalus dimidiatus* and *Harpalus distinguendus*) and compared their survival rates. A total of 24 individuals per species were tested with the first protocol and 32 in the second protocol. For both species, before each test, a fasting period of 72h was imposed as described previously. Protocols then differed in the length of test duration (48h for the first protocol and 24h for the second protocol). In order to maintain their body condition, ground beetles were fed at 24h after the test in the second protocol only, with the same mix of resources as when housed (see general protocol). To summarize, protocol 1 consisted in 72/48h fasting/test, while protocol 2 consisted in 72/24/24h fasting/test/feeding. Ground beetles were always kept in climatic chambers in the same conditions during all steps of the experimentation. All individuals were weighed before and after the tests.

- *Testing the influence of seed species and its moisture*

Since most tests were performed with *Viola arvensis*, we checked whether the weed species identity may affect results obtained. We therefore tested seven additional weed seeds species, selected according to two traits known to vary much between weed seed species: seed mass and oil content (Bretagnolle et al. 2015), and in order to have two weed seed species for each combination of these two traits (high and low; low and high; low and low; high and high). In addition, they have been shown to be important traits for dietary preferences in granivorous animals (Gaba et al. 2014). The seven additional species were *Lolium multiflorum*, *Fallopia convolvulus*, *Geranium dissectum*, *Fumaria officinalis* (the four heaviest), *Chenopodium album*, *Poa annua*, and *Papaver rhoeas* (the four lightest, including *Viola arvensis*; see Table S1). Consumption tests were performed with four ground beetles species: *Harpalus dimidiatus*, *Harpalus affinis*, *Poecilus cupreus*, and *Pseudoophonus rufipes* following the general protocol described above. We offered 50 seeds of each seven weed seed species in no-choice experiments.

We further compared seed consumption rates according to seed softness, therefore between non-moistened and moistened seeds using only *Viola arvensis*. We tested twenty individuals for two ground beetle species (20 *Harpalus dimidiatus* and 20 *Poecilus cupreus*). We placed batches of 50 seeds in humidified cotton for 24h before the test. Seeds were placed in the 63.60 cm² arena. We chose sand and paper as substrates for comparison. After standardize satiation levels and the 72h fasting period, we placed individuals individually for 24 hours in the plastic boxes for the experimentation. There were four combinations (moistened seeds on paper; moistened seeds under sand; non-moistened seeds on paper; non-moistened seeds under sand), for each one five individuals have been tested.

- *Statistical analyses*

Body mass losses and number of faeces have been compared between ground beetles species with ANOVA, with body mass percentage losses as the response variable and species identity of ground beetles as factors. We then explored the effect of the substrate (factor) and ground beetle species (factor) on the total seed consumed (response variable) using generalized linear model (GLM) with Poisson errors and the individual ground beetle identity as a random effect. To compare the effect of seed imbibition and seed visibility (sand or paper) on the total seed consumed, we used a Wilcoxon rank sum test. To compare weed seed consumption according to ground beetles species and weed seed species, we used an ANOVA with consumption as the response variable and species of ground beetles and of weed seeds as factors. Comparison of body mass between sessions was performed using kruskal Wallis rank sum test. All data analyses were performed using R software, version 3.1.3 (R Core Team, 2016).

3.2.3 Results

- Assessing standardized experimental conditions

After three days of fasting, no further faeces were found for *A. similata* and *H. dimidiatus* individuals. Faeces production completely stopped after four days for *H. affinis* and *P. cupreus* while there were still faeces after 5 days in a single species, *P. rufipes* (Fig. 18A). All species but *H. dimidiatus* lost body mass from the very first day (Fig. 18B). After four days, species *P. rufipes*, *H. affinis*, *A. similata*, and *P. cupreus* lost 6.5%, 6.4%, 10%, 10.3% respectively.

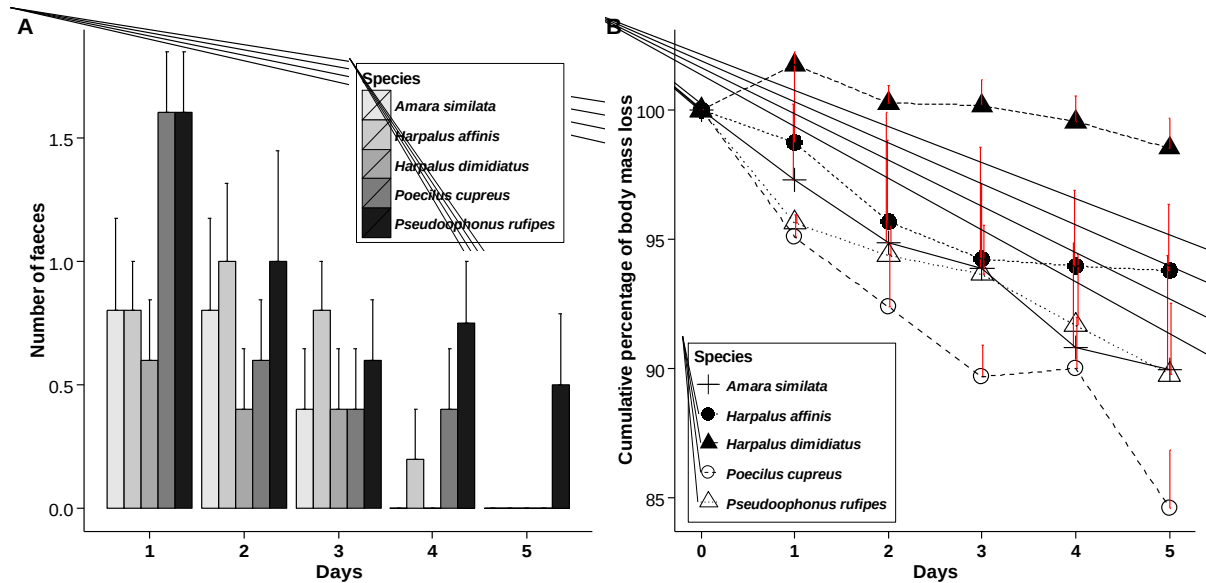


Figure 18: Effect of fasting duration (in days) on (A) the number of faeces (mean +/- SE) and (B) the cumulative percentage body mass loss for 5 ground beetle species (mean +/- SE, red).

Surprisingly, the body mass remained stable for *H. dimidiatus* even after four days of fasting (body mass loss of 0.6%). Globally, after four days, the five ground beetle species tested had very little food content left in their guts, and accordingly, that fixing the fasting period to three days was a reasonable compromise to avoid carrying out experiments on individuals which were too weak and had a low survival probability. Note that no correlation was found between the number of faeces produced and ground beetles body mass (Spearman's rank test; $S = 1\,768.596$; $p = 0.1192$). Regarding substrate types, we found that seed consumption rate was affected by ground beetle species ($F_{2,3} = 36.6$; $p < 0.0001$) and by the substrate ($F_{3,N=4} = 5.76$; $p = 0.001$; see Fig.19). Among ground beetles, *H. dimidiatus* ate significantly more seeds (GLM; estimate= 2.46; $p < 0.0001$) than *A. similata* and *P. cupreus*. The long synthetic grass modality significantly and negatively impacted seed consumption (GLM; estimate=-2.07; $p < 0.0001$), we observed the same results with sand (Glm; estimate=-0.61; $p < 0.0001$).

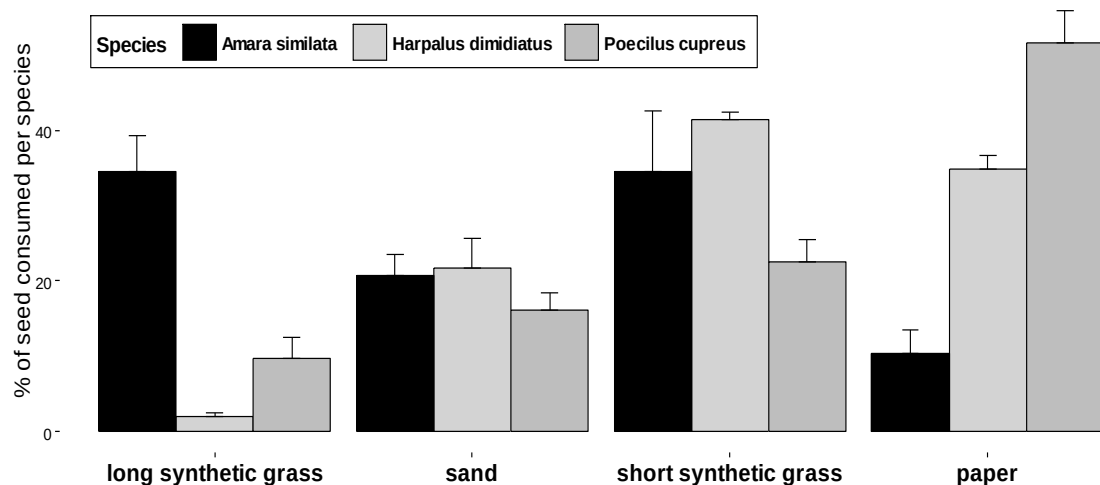


Figure 19: Consumption rates of *Viola arvensis* seeds (% out of N = 50 seeds) +/- se, according to the substrate types of three species of ground beetles: *Amara similata*, *Poecilus cupreus*, and *Harpalus dimidiatus*.

- *Assessing conditions for replicating tests with identical individuals*

Mortality rates increased for both species tested with increasing test duration. *H. distinguendus* and *H. dimidiatus* showed respectively 33% and 58% mortality rate with 48h test duration without recovery period, compared to 9% and 0% for 24h with recovery period (see Fig. S1). These results suggest that test duration should not exceed 24h, and that a recovery period with food items other than only seeds, even for granivorous species, is much recommended. Under these conditions, we kept ground beetle individuals alive in captive conditions for up to two months (before releasing them in the wild). Similarly, body mass remained stable when there was a recovery period: there was no variation in body mass for *H. distinguendus* (Kruskal-Wallis; chi-squared = 12.59; $p = 0.083$) nor for *H. dimidiatus* (Kruskal-Wallis; chi-squared = 2.91; $p = 0.893$), while with the 48h test duration body mass was significantly different among replicates for both species (Kruskal-Wallis; *H. distinguendus*; chi-squared = 136.13; $p < 0.0001$; *H. dimidiatus*; chi-squared = 17.359; $p = 0.008$).

- *Comparing seed consumption according to seed species and conditions*

As expected, seed consumption rates varied between both seed species and ground beetle species (Fig. 20). Overall, small seeds (i.e. $< 0.001g$) were more consumed than large ones. Some ground beetle species, e.g. *P. cupreus*, appeared more selective than others. *P. rufipes* consumed more seeds than any other ground beetle tested (a total of 96 seeds consumed out of 400 offered), followed by *Harpalus* species (52 seeds consumed for *H. dimidiatus* and 46 for *H. affinis*), whereas the lowest consumer was *P. cupreus* (21.8 seeds consumed).

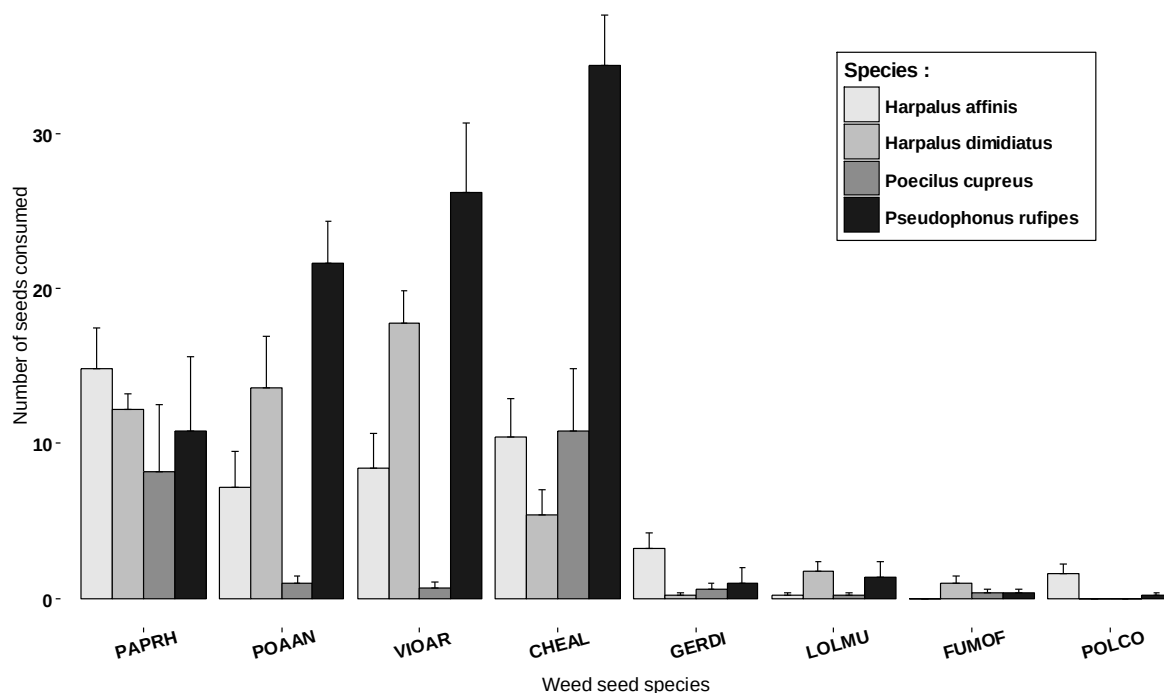


Figure 20: Number of seeds consumed by four ground beetle species for eight weed seeds species, Seeds are classified along increasing mass (see Table S1): PAPRH (*Papaver rhoeas*), POAAN (*Poa annua*), VIOAR (*Viola arvensis*), CHEAL (*Chenopodium album*), GERDI (*Geranium dissectum*), LOLMU (*Lolium multiflorum*), FUMOF (*Fumaria officinalis*) and POLCO (*Fallopia convolvulus*). Values given are mean $\pm$ se.

For this latter ground beetle species, however, we found that the number of seeds consumed was higher when seeds were moistened (Wilcoxon Test, $W = 1114.5$, $p = 0.0025$; Fig. 21a), and when the seeds were placed on paper (fully exposed) than sand ($W = 1012.5$; $p = 0.04$). Conversely, *H. dimidiatus* was unaffected by seed condition (Wilcoxon Test, $W = 207$, $p = 0.86$; Fig. 21b), but was affected by the substrate, with higher consumption when exposed (Wilcoxon Test, $W = 302$, $p = 0.006$; Fig. 21b).

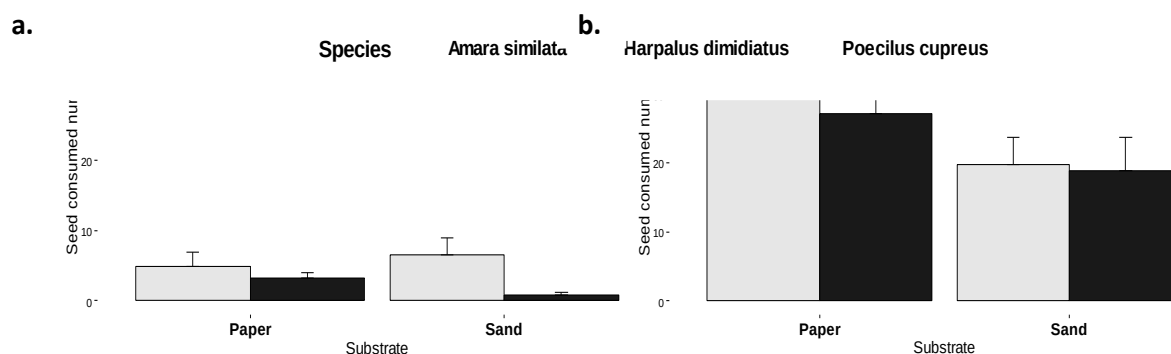


Figure 21: Consumption of *Viola arvensis* seeds with moistened and non-moistened seeds hidden by sand or offered on paper for *Poecilus cupreus* (a) and *Harpalus dimidiatus* (b).

3.2.4 Discussion

Weed seed banks could be regulated by granivorous species and would be a key option for weed management in agroecosystems (Marshall et al. 2003, Fox et al. 2013). However, a recent extensive review by Kulkarni et al. (2015) concluded that studies investigating the relative role of omnivorous and granivorous ground beetles species for weed management were lacking. One of the reasons would be the lack of a standardized protocol that limits any comparative analyses. For example, the way seeds are exposed vary strongly between studies (Honek et al., 2007; Saska et al., 2008). Saska et al. (2014) showed that seed exposure strongly affects their consumption: when presented on seed cards or on filter paper, seeds were more consumed than when mounted on a tin tray. In addition, there has been a long debate on the efficiency of no-choice vs. cafeteria tests (e.g. Withers & Mansfield, 2005), after which the authors finally agreed that these two approaches test different hypotheses. In a no-choice experiment, one can efficiently compare seed consumption rates between seed species and use many seeds, which is indeed needed since farmland landscapes often harbor several hundreds of weed species (Meiss et al. 2010, Gaba et al. 2010). On the other hand, cafeteria tests allow to explore weed seed preferences in a controlled seed bank, i.e. with a limited amount of seed species (Petit et al., 2014; Honek et al., 2003, 2006). In the present study, we used no-choice experiments for the sake of simplicity as our overarching aim was to set up standardized experimental conditions for a simple and easy to replicate protocol. However, our experimental conditions can be used to conduct cafeteria tests.

Here we contribute to elaborating a standardized protocol, fixing values for parameters such as temperature, humidity and photoperiod, and studying the effect experimentally of other parameters, such as fasting period or substrate. In cases when individuals are caught in the field (as in our case), individuals show a strong variation in body mass, as a likely consequence of different levels of nutritional reserves at the time of capture. This inter-individual variation must be controlled by a fasting period. Our results indicate that, at 25 °C, fasting period should last at least three days, a shorter period than the one suggested by Sunderland et al. (1987), where Carabidae were starved (at 20 °C) for seven days to empty the gut and induce hunger. This shorter period was expected since temperature affects metabolism, hunger, activity of insects, such as ground beetles (Chown and Nicolson, 2004; Saska et al., 2009). In fact, most fasting periods recorded in the literature varied from three to 5 days (see Table 1), though shorter times were also suggested, e.g. two days (Fawki et al., 2005; Lundgren and Rosentrater, 2007). However, to be sure ground beetles are on the same level of hunger in our experimentation, it could be better to include a longer feeding period with the food mix between the catch and the beginning of the test. In our experimentation, sex of ground beetles weren't considered. However, differences among sex have been previously identified (Saska et al., 2010) suggesting taking into account this parameter in future studies. The mechanisms by which seed are detected by ground beetles is variable according ground beetles feeding preferences (Wheater, 1989). Most granivorous ground beetles use olfaction to detect food (Kielty et al. 1996), and moistened seeds may be more fragrant, which would facilitate their detection by ground beetles (Law & Gallagher, 2014), although further research is needed to validate this hypothesis (Kulkarni et al., 2015). In our study, we found that *Poecilus cupreus*, one of the most abundant beetles in Western Europe farmland landscapes (Cl  r   & Bretagnolle 2001, Marrec et al. 2015), consumed more seeds when moistened and when presented on a paper substrate rather than when buried in sand. But this was not true for other species such as *Harpalus dimidiatus*, suggesting possible differences across species in seed search when foraging. We chose to burying seeds in sand, to include a searching time, as it is required to investigate functional response (Holling, 1966). Although

there are other soil types not tested here for hiding weed seeds, such as sieved soil, sand appeared the most convenient to conduct a large number of replicated experiments. In our study, we focused our standardized tests on *Viola arvensis* seeds, because this species was already used in many previous studies and shows variable- but always high - consumption rates by ground beetles (Goldsmith & Toft, 1997; Honek et al., 2003; Saska et al., 2008; Petit et al., 2014; this study). In a field study, Alignier et al. (2008) observed a predation rate around 40% for *Viola arvensis* seeds for one week, this seed species was the most consumed among seven other weed seeds species. As expected, we found that consumption rates of *Viola arvensis* was fairly representative of ground beetle species appetite for weed seeds, being consumed by all ground beetle species tested here (though consumption rates varied), and belonging to the seed group that attracts ground beetles. Our tests showed a strong preference for smaller seeds (see also Honek et al., 2007; Petit et al., 2014), i.e. weighing less than 0.001 g. In the field, Jonason et al. (2013) found that *Viola arvensis* was the most consumed seed. For *H. affinis*, our daily consumption rates were around 10.8 seeds/24h/individual, a value that is close to those found in another study (11.8 seeds/day/ind: Petit et al., 2014; Boursault, 2012; Honek et al., 2006).

Moreover, granivorous behaviour of some ground beetles larvae has been demonstrated (Klimes & Saska, 2010), and as adult ground beetles, foraging behaviour of larvae is impacted by the differences in weed seeds characteristics (Lundgren, 2009). Thus, our protocol may be adapted to investigate weed seed consumption with ground beetles' larvae and compare seed characteristics which limit their consumption.

To summarize, our recommendation for a standardized protocol to test ground beetles seed consumption are the following: (i) Individuals should be stored and tested in individual containers and maintained with a mix of food *ad libitum*, until the number of individuals required for the experiment have been reached. Prior to the start of experiments, individuals should be fed for a period of 24h minimum to homogenize their level of satiation. (ii) Then, we recommend a fasting period of three days (72h), in order to level the hunger between each ground beetle with moistened cotton to provide water resources. (iii) We recommend a 24h duration of the test, which appeared sufficient to identify differences among treatments or species. Weeds seeds should be disposed in a patch to mimic seed spatial distribution in the field (barochory). We recommend burying seeds in sand as it appeared the most convenient substrate to conduct a large number of replicated experiments. Indeed, sand without any seeds and other food supply is easy to find and identification of remaining seeds is simple, in particular with small-grained sand.

In addition to our protocol and general experimental setup, we further propose some general care conditions to keep ground beetles alive between successive tests and even for extended experimental sessions of up to two months with the same individuals. Our results suggest adding a feeding period with food mixture (24h). A shorter period of test (24h vs 48h) may also explain the lower mortality rate measured in the second protocol of replicated test. Our general housing conditions were tested on a total of 28 different ground beetle species (unpubl. data) using the same conditions (box size, food items, temperature and humidity), and all species accustomed to these conditions despite supposed large diets differences. For future research, this protocol type will allow to replicate tests, as an example, to compare interspecific consumption between weed seed by ground beetles, or to measure and to compare consumption with the same individual of ground beetle species with different seed densities.

Acknowledgements

We thank Sabrina Gaba, François Bretagnolle, Olivier Lourdais and Isabelle Badenhauer for their advice and materials used for experiments, Marilyn Roncoroni for her support for species identification and for sharing her knowledge on ground beetles. Many thanks to Almut Schlaich and Camille Coux who read and improved this Ms. PHD funding was obtained from Conseil Départemental Des Deux-Sèvres and Région Poitou Charentes. This study took place under, and was funded by ANR AGROBIOSE and LISEA foundation projects.

Literature cited

- 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.*, 221-226
- Bohan D. A., Boursault A., Brooks D.R., Petit S., 2011. National scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *J. Appl. Ecol.* 48, 888–898.
- Bommarco, R., Kleijn, D. & Potts, S. G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trend. Ecol. Evol.* 28, 230–238.
- Bretagnolle, F., Matejcek, A., Gregoire, S., Reboud, X. & Gaba, S., 2015. Determination of fatty acids content, global antioxidant activity and energy value of weed seeds from agricultural fields in France. *Weed Res.* 56, 78–95.
- Chown, S. L., & Nicolson, S. 2004. *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press. 242 pp.
- Cléré E. & Bretagnolle V., 2001. Disponibilité alimentaire pour les oiseaux en milieu agricole : biomasse et diversité des arthropodes capturés par la méthode des pots-pièges. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 56.
- Eskelson, M. J., Chapman, E. G., Archbold, D. D., Obrycki, J. J. & Harwood, J. D., 2011. Molecular identification of predation by carabid beetles on exotic and native slugs in a strawberry agroecosystem. *Biol. Control.* 56, 245–253.
- Fawki, S. & Toft, S., 2005. Food preferences and the value of animal food for the carabid beetle *Amara similata* (Gyll.) (Col., Carabidae). *J. Appl. Entomol.* 129, 551–556.
- Fox, A. F., Reberg-Horton, S. C., Orr, D. B., Moorman, C. E. & Frank, S. D., 2013. Crop and field border effects on weed seed predation in the southeastern U.S. coastal plain. *Agric. Ecosyst. Environ.* 177, 58–62.
- Gaba, S., Collas, C., Powolny, T., Bretagnolle, F. & Bretagnolle, V., 2014. Skylarks trade size and energy content in weed seeds to maximize total ingested lipid biomass. *Behav. Process.* 108, 142–150.
- Gaba S., Chauvel B., Dessaint F., Bretagnolle V. & Petit S., 2010. Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 138, 318–323.
- Gaines, H. R. & Gratton, C., 2010. Seed predation increases with ground beetle diversity in a Wisconsin (USA) potato agroecosystem. *Agric. Ecosyst. Environ.* 137, 329–336.

- Geiger et al., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.* 11, 97–105.
- Goldschmidt H. & Toft S., 1997. Variable degrees of granivory and phytophagy in insectivorous carabid beetles. *Pedobiologia* 41, 521–525.
- Holland J.M. & Luff M.L., 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integr. Pest Manag. Rev.* 5, 109–129.
- 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: Cropping system effects on weed seed predation. *J. Appl. Ecol.* 43, 999–1010.
- Holling C. S., 1966. The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 98, pp 586.
- Honek, A. & Martinkova, Z., 2005. Pre-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *J. Ecol.* 93, 335–344.
- 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 Appl. Ecol.* 12, 89–96.
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. & Koprdoval, S., 2009. Role of post-dispersal seed and seedling predation in establishment of dandelion (*Taraxacum* agg.) plants. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 126–135.
- 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.
- Honek, A., Saska, P. & Martinkova, Z., 2006. Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomol. Exp. Appl.* 118, 157–162.
- Honek A., Jarosik V., 2000. The role of crop density seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *Eur. J. Entomol.* 97, 517–525.
- Honek A., Matinkova Z., Jarosik V., 2003. Ground beetles as seed predators. *Eur. J. Entomol.* 100, 531–544.
- Hulme, P. E. & Benkman, C. W., 2002. Granivory. *Plant – animal interactions: An evolutionary approach* 132–154.
- Hulme, P.E., 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspect. Plant. Ecol. Evol. Syst.* 1, 46–60.
- Jonason D., G. Smith H., Bengtsson J. & Birkhofer K., 2013. Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Landsc. Ecol.* 28, 487–494.
- Kielty J. P., Allen-Williams L. J., Underwood N. and Eastwood E. A., 1996. Behavioral Responses of Three Species of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) to Olfactory Cues Associated with Prey and Habitat. *J. Insect Behav.* 9, No. 2.

- Klimes, P. & Saska P., 2010. Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in *Amara* (Coleoptera: Carabidae). *J. Appl. Entomol.* 134, 659–666
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M. & Willenborg, C. J., 2015. The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: Review. *Weed Sc.* 63, 335–376.
- Law, J. J. & Gallagher, R. S., 2014. The role of imbibition on seed selection by *Harpalus pensylvanicus*. *Appl. Soil Ecol.* 87, 118–124.
- Luff M.L., 1983. The potential of predators for pest control. *Agric. Ecosyst. Environ.* 10, 159–181.
- Lundgren, J. G. & Rosentrater, K. A., 2007. The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interact.* 1, 93–99.
- Lundgren, J. G., Saska, P. & Honěk, A., 2013. Molecular approach to describing a seed-based food web: the post-dispersal granivore community of an invasive plant. *Ecol. and Evol.* 3, 1642–1652.
- Marrec, R., Badenhassser, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., Gauffre, B., 2015. Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* 199, 282–289.
- Marshall, E. J. P., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., 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., 2005. Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Res.* 45, 157–164.
- Meiss H., Le Lagadec L., Munier-Jolain N., Waldhardt R., Petit S., 2010. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 138, 10–16.
- Menalled, F. D., Smith, R. G., Dauer, J. T., Fox, T. B., 2007. Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 118, 49–54.
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 116, 280–288.
- Petit, S., Boursault, A., Bohan, D. A., 2014. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *Eur. J. Entomol.* 111, 000–000.
- Petit, S., Boursault, A., Le Guilloux, M., Munier-Jolain, N. & Reboud, X., 2010. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agron. Sustain. dev.*
- Powolny, T., 2012. Faire face à l'hiver-Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*). (Université de Poitiers)
- Pretty, J.N., Noble, A.D., Bossio, D., Dixon, J., Hine, R.E., Penning De Vries, F.W.T., Morison, J.I.L., 2006. Resource-Conserving Agriculture Increases Yields Developing Countries. *Environ. Sc. Technol.* 40, No. 4.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Roger-Estrade, J., 2010. Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems: Effects of Crop Management, Farming Systems, and Seminatural Habitats at the Landscape Scale: A Review. *Adv. Agron.* 109, 219.

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. *Bull. Entomol. Res.* 98.

Saska P., Koprdoва S., Martinkova Z. & Honek A., 2014. Comparing methods of weed seed exposure to predators. *Ann. Appl. Biol.* 164, 301–312.

Sunderland K.D., Crook N.E., Stacey D.L., Fuller B.J., 1987. A study of feeding by polyphagous predators on cereal aphids using ELISA and gut dissection. *J. Appl. Ecol.* 24, 907–933.

Thiele H.U., 1977. Carabids beetles in their environments: A study on habitat selection by adaptations in physiology and behavior, Springer, Berlin.

Ward, M. J., Ryan, M. R., Curran, W. S., Barbercheck, M. E., Mortensen, D. A., 2011. Cover Crops and Disturbance Influence Activity-Density of Weed Seed Predators *Amara aenea* and *Harpalus pensylvanicus* (Coleoptera: Carabidae). *Weed Sci.* 59, 76–81.

Westerman, P. R., Wes, J. S., Kropff, M. J. & Van der Werf, W., 2003. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *J. Appl. Ecol.* 40, 824–836.

Wilby, A. & Thomas, M. B., 2002. Are the ecological concepts of assembly and function of biodiversity useful frameworks for understanding natural pest control? *Agric. For. Entomol.* 4, 237–243.

Withers, T., Mansfield, S., 2005. Choice or no-choice tests effect of experimental design on the expression of host range. *2nd Int. Symp. Biol. Control of Arthropod.*

Supplementary materiel:

Table S1: Weed seed species with their mass (for 1000 seeds) and lipid concentration

Weed species	Mass (g)	Lipid content (%)
<i>Lolium multiflorum</i>	2.90	1.8
<i>Fallopia convolvulus</i>	6.90	1.5
<i>Chenopodium album</i>	0.72	8.55
<i>Poa annua</i>	0.30	4
<i>Geranium dissectum</i>	2.4	28.1
<i>Fumaria officinalis</i>	3.17	29.6
<i>Viola arvensis</i>	0.46	33.3
<i>Papaver rhoeas</i>	0.20	40.55

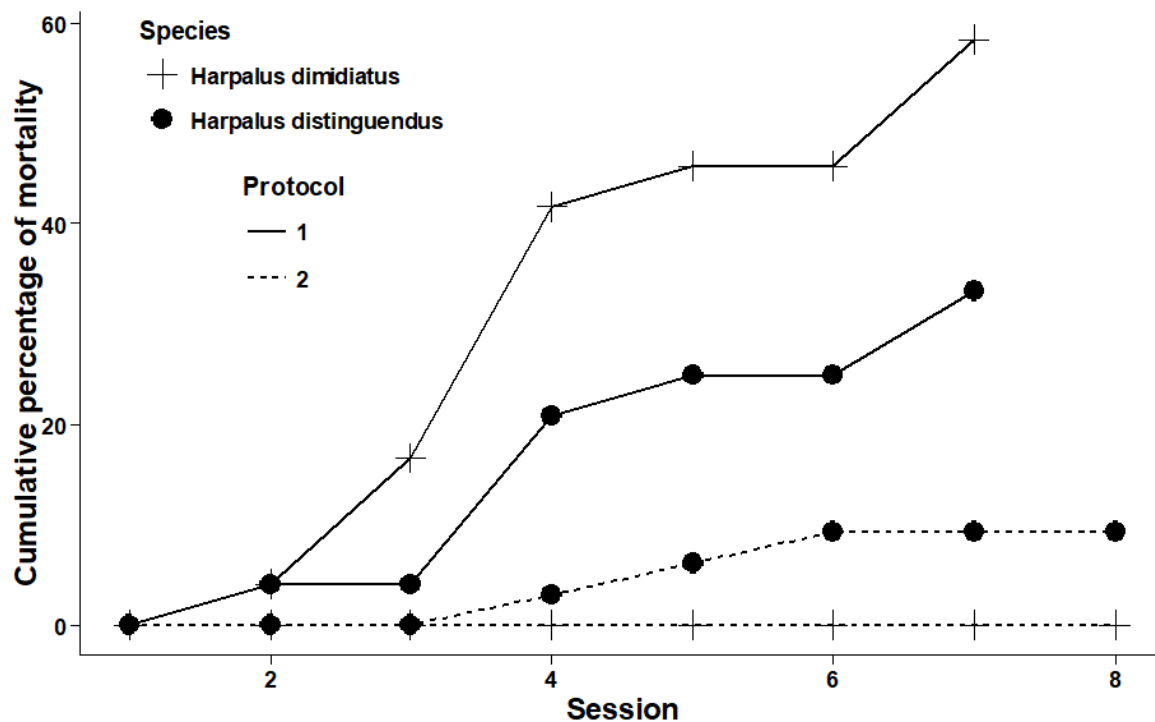


Figure S1: Cumulative percentages of mortality for two different replicated experimentations:

- Protocol 1: fasting period: 72h + test: 48h.
- Protocol 2: fasting period: 72h + test: 24h + feeding period: 24h

4 CHAPITRE II : Prédateurs abondants sur un type de proies

4.1 Avant-propos et résumé du Chapitre 2 :

Après avoir élaboré un protocole standardisé dans le chapitre 1, où nous avons fixé les conditions d'expérimentation de manière à éliminer toutes autres variables pouvant impacter la consommation de graines adventices par les carabes. Nous avons choisi d'explorer les interactions sous deux axes de recherche différents. Un premier axe où nous avons mesuré la consommation sur une même espèce de graine adventice pour un maximum d'espèces de carabes piégées dans les parcelles cultivées. Le second axe de recherche va quant à lui concerner la mesure de consommation pour la même espèce de carabes sur un échantillon d'espèce de graine adventice (voir chapitre 3).

Dans ce second chapitre, nous avons regardé si les différents régimes alimentaires retrouvés dans la littérature chez les carabes correspondent à nos mesures de consommation sur une même espèce de graine. Les carabes sont classés selon trois guildes principales de régimes alimentaires : les carnivores, les omnivores et les phytophages (principalement granivores). Nous avons également mesuré les variations de consommation interspécifiques et cherché à comprendre l'origine de ces variations.

Tout d'abord, nous avons recherché les préférences alimentaires selon les trois guildes identifiées pour les 28 espèces de carabes capturées dans les parcelles agricoles et ensuite nous avons mesuré leur capacité de consommation sur une espèce de graine adventice, *Viola arvensis*. Par conséquent, nous nous attendions à retrouver trois niveaux de consommation, les non-consommateurs (carnivores), les consommateurs intermédiaires (omnivores) et les gros consommateurs (phytophages). Les résultats ont montré une très forte variation entre les espèces de carabes allant de 0 graine consommée à plus de 19. Cependant, nous n'observons pas de groupes bien distincts correspondant aux régimes alimentaires des carabes identifiés. Il y a une augmentation progressive de la consommation moyenne de graines lorsque les carabes sont classés du plus faible au plus gros consommateur. Ce que nous observons également c'est que cette classification laisse apparaître une préférence en fonction des genres de chaque espèce qui seraient peut-être liés aux particularités physiologiques de chacun des genres. En effet, les niveaux de consommation moyens sont similaires entre les espèces d'un même genre. Nous avons regardé l'effet de deux traits morphologiques des carabes : la masse corporelle et le ratio entre la longueur de mandibule et la largeur du labrum, pour essayer d'expliquer ces variations interspécifiques entre les taux de consommation sur une même espèce de graine. Les résultats ont montré qu'en tenant compte de l'ensemble des espèces testées, ces traits n'affectaient pas significativement la consommation de graines. Cependant, les tendances sont devenues significatives lorsque les analyses ont été faites avec les espèces ayant consommé plus de 5 graines de *V.arvensis*. De plus, nous avons constaté que les carabes les plus consommateurs de graines de *V.arvensis* étaient parmi les plus abondantes suite à des mesures de fréquence d'apparition des carabes dans les pots pièges, sur trois années (2014, 2015 et 2016).

La variation de consommation des graines de *V.arvensis* ne varie pas en fonction des traits morphologiques sélectionnés pour nos analyses. Par conséquent, ce sont d'autres facteurs tels que la composition de la flore intestinale des carabes ou de la composition chimique des graines de *V.arvensis* qui repoussent certains carabes.

Ce chapitre a fait l'objet d'un article re-soumis dans le journal « Bulletin of Entomological Research » et intitulé: « Consumption pattern of 28 species of carabid beetles (Carabidae) to a weed seed, *Viola arvensis* ».

4.2 Consumption pattern of 28 species of carabid beetles (Carabidae) to a weed seed, *Viola arvensis*

Deroulers P. 1 ; Bretagnolle V. 1, 2

1 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR7372, CNRS & Univ. La Rochelle, F-79360 Villiers-en-Bois, France

2 LTSER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre », F-79360 Villiers-en-Bois, France

4.2.1 Introduction

Carabid beetles actually show a wide range of feeding behaviour and a continuum of diets, from complete carnivore to complete phytophagy, with granivorous and omnivorous species lying between them (Lundgren, 2009). Many carabid species have been considered as potentially important biological control agents (Lövei & Sunderland 1996; Kromp 1999; Kotze et al. 2011). Indeed, pest control by carabid beetles was established on slugs (Bohan et al., 2000; McKemey et al., 2003), and suspected on aphids (Sunderland et al., 1987; Firlej et al., 2013). Forsythe (1983) explored buccal parts of carabid beetles in relation to feeding habits and proposed three general feeding groups: carnivorous, polyphagous and phytophagous, with several subgroups in each. Similarly, polyphagous feeders have different prey types according to the proventriculus morphology (Evans et al., 1985; Kerkut & Gilbert, 2013) and their mandibles (Forsythe, 1983). Finally, phytophagous species show wide and rounded mandibles since they need powerful mandibular movements to crush plant material (leaves and seeds) (Ingerson-Mahar, 2014).

In temperate agroecosystems, carabid beetles are a numerically abundant taxonomic group, which many of these being granivorous species (Zhang et al., 1997). Therefore, several studies have investigated weed seed predation by carabid beetles (Honek et al., 2003, 2005, 2006, 2007; Fawki et al., 2005; Petit et al., 2014), particularly using cafeteria experiments (Saska et al., 2010; Kulkarni et al., 2015). The main granivorous carabid beetle species found in agroecosystems belong to two different tribes (Honek et al., 2007): Pterostichini (genera *Amara*, *Zabrus*, *Pterostichus*) and Harpalini (*Harapalus*, *Ophonus*, *Pseudoophonus*), although other tribes present also contain granivorous species, e.g. Trechini or Platinini (Hurst & Doberski, 2003; Honek et al., 2003, 2007). Carabid beetles are believed to play a role in biocontrol of weed seeds (Honek et al., 2003; Bohan et al., 2011), but quantification in that role still remains elusive (review in Kulkarni et al., 2015). The lack of knowledge in that role may also result from the complex trophic relationship between carabids and weed seeds, which both typically consist of hundreds of species. Indeed, in our study site, more than 100 carabid beetle species have been identified in the last 20 years, while the weed community contains 450 species. Carabid beetles (mouthparts morphology) and weed seeds (physical and chemical defences) functional traits (Davis et al., 2008; Rusch et al., 2015) could play extra roles in this complex trophic web.

Here, we explored carabid interspecific variation in their consumption on a single seed species. The aim was to elucidate how carabid community was ordered on their seed consumption to a weed species: to their feeding habits or their phylogenetic classification?

Carabids morphological traits, as well as climatic conditions may impact on their consumption rate (Honek et al., 2006; Rusch et al., 2015; Russel et al., 2017). Thus, we used highly standardized experimental conditions (Deroulers et al., in review), and selected two morphological traits of

carabids, body size and the ratio of mandible length to labrum width (ML/LW), which are strongly related to feeding habits of carabid beetles (Forsythe, 1983). Thus, we verified if the ratio ML/LW and body mass allow to explain variation in seed consumption. Finally, we investigated whether consumption shown by our 28 species were related to their relative abundance in the field.

4.2.2 Materials and Methods

- Literature survey

Based on a literature review of carabid beetles feeding habits and diet (reviewed in Table 2), we classified the tested species according to the main feeding habits groups, from species almost strictly carnivorous, to intermediate polyphagous species (feeding on seeds) and finally phytophagous species, which are mainly granivorous. Tribes of each species are also noted to compare consumption according to phylogeny.

Table 2: Feeding preference of 28 carabid beetle species tested during our experimentation based on literature survey (Larochelle, 1990; Honek et al., 2003; Lundgren, 2009).

Tribes	Genus	species	Carnivorous	Polyphagous	Phytophagous (granivorous)	observation number
Pterostichini	<i>Amara</i>	<i>aenea</i>			x	1
Pterostichini	<i>Amara</i>	<i>apricaria</i>		x	x	13
Pterostichini	<i>Amara</i>	<i>consularis</i>	x		x	1
Pterostichini	<i>Amara</i>	<i>similata</i>			x	11
Platini	<i>Anchomenus</i>	<i>dorsalis</i>	x	x		2
Harpalini	<i>Anisodactylus</i>	<i>signatus</i>	x	x		9
Brachinini	<i>Brachinus</i>	<i>crepitans</i>	x	x		3
Brachinini	<i>Brachinus</i>	<i>sclopetus</i>	x			1
Pterostichini	<i>Calathus</i>	<i>fuscipes</i>	x	x		15
Harpalini	<i>Dixus</i>	<i>clypeatus</i>			x	3
Harpalini	<i>Harpalus</i>	<i>affinis</i>		x	x	25
Harpalini	<i>Harpalus</i>	<i>atratus</i>		x	x	4
Harpalini	<i>Harpalus</i>	<i>dimidiatus</i>		x	x	4
Harpalini	<i>Harpalus</i>	<i>distinguendus</i>		x	x	10
Harpalini	<i>Harpalus</i>	<i>tardus</i>			x	2
Bembidiini	<i>Metallina</i>	<i>spp</i>	x			1
Nebriini	<i>Nebria</i>	<i>salina</i>	x			1
Notiophilini	<i>Notiophilus</i>	<i>spp</i>	x			9
Harpalini	<i>Ophonus</i>	<i>sabulicola</i>			x	1
Pterostichini	<i>Poecilus</i>	<i>cupreus</i>		x		14
Harpalini	<i>Pseudoophonus</i>	<i>calceatus</i>		x	x	11
Harpalini	<i>Pseudoophonus</i>	<i>rufipes</i>		x	x	50 and more
Pterostichini	<i>Pterostichus</i>	<i>anthracinus</i>	x	x		1
Pterostichini	<i>Pterostichus</i>	<i>madidus</i>	x	x	x	31
Pterostichini	<i>Pterostichus</i>	<i>melanarius</i>	x	x		47
Harpalini	<i>Scybalicus</i>	<i>oblongiusculus</i>			x	1

Harpalini	<i>Semiophonus</i>	<i>signaticornis</i>	x	x	1
Pterostichini	<i>Zabrus</i>	<i>tenebroides</i>		x	50 and more

- *Feeding experiments*

We tested the most common carabid beetles found in the Long Term Social Ecological Research – Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre (LTSER-ZAPVS). The LTSER site covers approximately 450 km² of an intensively managed agricultural landscape, mostly dedicated to the cereal crop production, located in western France in South of Niort (79, Deux-Sèvres department) (Bretagnolle et al. in review). Adult carabid beetles were collected alive with traps, placed in fields that were known to provide high capture rates and high species diversity, from April to August in 2015 and 2016. Traps were filled with soil pebbles placed at the bottom of the trap to provide shelter for trapped arthropods. Each trap was emptied daily to avoid cannibalism between individuals. Then, carabid beetles were brought back to the lab and placed in a room kept at a temperature of 20-23°C. They were placed individually in a plastic box (diameter: 5.5cm, height: 6.5cm) with moist cotton, and fed with weed seeds and crushed cat crockets (Purina®, Friskies®) to prevent from cannibalism. We kept individuals before the experiments until we collected 5 individuals of the same species. But, due to limitations in the capture rate for scarce carabid beetle species, some of the tests were occasionally performed on a smaller number of individuals.

All feeding experiments were carried out in climatic chambers set to optimize carabid beetle predation activity (humidity: 70%, temp.: 25 °C, day/night conditions: 17/7 hours) (Honek et al. 2003, Petit et al. 2014, Eskelson et al. 2011). Before consumption measures, carabid beetles were left to starve for 72 hours, in order to standardize the level of satiation among individuals (Lovei et al., 1990; Sunderland et al., 1987). All individuals were weighted to assess body mass before and after the experimentation.

The initial number of seeds offered to carabids during experimentation was fixed to 50, in order to match the average seed density as estimated in the field (2000 seeds per m²) from our study site (Powolny, 2012). Seeds were placed in a 63.60 cm² area, corresponding to 25% of the experimental box and covered by 5 mm of sand in order to hide seeds (granulometry: 300µm, color: chocolate; Le marchand de sable, Challans 85). All tests were conducted with *Viola arvensis*, a common dicotyledonous annual weed found in the study site (Meiss et al. 2010, Gaba et al., 2010), and they are attractive and accessible to carabids because their lipid content is high (Bretagnolle et al., 2015) and have a thin seed coat. Seeds were obtained from Herbiseed® (Twyford, the UK).

We used plastic boxes (11x23x8 cm) with rounded corners and with six screened openings on the sides (mesh: 1x1mm) to have a good air circulation in the box. All tests were carried out with one individual in one box. Moist cotton and a paper shelter (5x4 cm) were placed in the plastic box. After 24h of test, the remaining seeds were counted; missing seeds and the ones consumed >50% were considered to be eaten (Honek et al., 2005). And after each test, in order to erase any smell from previous individuals (Kielty et al., 1996), all boxes were washed with water and black soap.

- *Carabid beetles occurrence and morphological traits measurements*

Carabid beetles were also trapped on the LTSER-ZAPVS. To calculate carabid beetles occurrence, we used data collected for another study for which data were collected over three years (2014, 2015 and 2016). There were sampled 635 fields (see Marrec et al. 2015, Caro et al. 2016). Between four (2015 and 2016) to five (2014) traps per experimental field (around 1250 m²) were placed. Pitfall traps consisted of plastic cups (8.5 cm in diameter and 7 cm deep), buried at the ground level, and were filled with a solution containing ten drops of odorless soap and 10g of salt per liter of water to

improve insect preservation. Pitfall traps were left in place for four trapping effective days during two trapping sessions with a one-month interval between. Two traps were placed in the field's border and two or three (2014) placed in the core. Beetles were brought back to the lab, stored in alcohol and identified at species level.

The morphological traits measured are the ones that could impact on weed seed consumption, such as body mass or size (see Honek et al., 2007), and mandibles (Forsythe, 1983). Since the latter are asymmetrical in carabid beetles we systematically measured the left one, as well as the labrum width. These measurements were then used to calculate the following ratio: mandible length/labrum width (ML/LW). This ratio appears as a good proxy to estimate robustness and strength of mandibles in carabid beetles (Brandmayr et al., 1998). For these latter variables, we used an average measurement for each carabid beetle species. Mandible length and labrum width were measured on dead individuals in 2013 in another study. Individuals were selected randomly irrespectively from the crop they were trapped. We used trapped individuals from random years (2011, 2012) to avoid any year effect on trait measurement. All individuals had been conserved in alcohol ethyl 96 surfen (99.9% of ethanol). Body and trait measurements were performed using a stereo microscope (Leica Microsystems M50) equipped with an integrated high definition microscope camera (Leica IC80 HD). But 10 carabid species were not measured in 2013. Therefore, we measured individuals trapped in 2016 following the same process.

- *Statistical analyses*

All tests were performed on R 3.2.5 (R Core Team, 2015). A preliminary analysis was realized to test relationships between selected morphological traits (body mass and ratio ML/LW) with a spearman correlation test. We analyzed the variation of seed consumption between carabid beetle species using generalized linear model (GLM) with Poisson's error. Since many carabid species ate very few seeds, we fixed two threshold values of consumption to analyze effects of each morphological trait on seeds consumption. Then, to analyze the effects of body mass and of the ratio ML/LW on seeds consumption, we varied the threshold value, at 0 (i.e., including all species) and at 5 seeds consumed. Then, effects of body mass and ratio ML/LW on seed consumption was analyzed using a linear model. Similar analyses were conducted between carabid beetle occurrence (as caught in traps in 2014, 2015 and 2016) and *V. arvensis* seed consumption (with our experiments).

4.2.3 Results

In total 225 carabid individuals, from 28 different species, were tested to measure their consumption on *V. arvensis* seeds. Two main tribes are identified, Harpalini with 12 species and Pterostichini with 10 species. And other tribes are composed of one or two species (Platini, Brachinini, Bembidiini, Nebriini, Notiophilini). Feeding habits found in our literature survey shown different classifications for carabid species. Five species are classified as strict carnivorous. Only *Poecilus cupreus* are classified as strict polyphagous species. And eight species are classified as strict phytophagous, especially for *Amara* species with 3 between 4 tested. All other species are classified either as carnivorous-polyphagous either as polyphagous-phytophagous.

There were obvious variations in the consumption shown by different beetle species for the seed (Fig. 22). It was ten of the twelve species tested in Harpalini tribes that seem to actively seek up and eat *Viola* seeds (5 seeds or more). For species of Pterostichini tribe, they ate on average seeds of *Viola* seeds between 0 and 3.28.

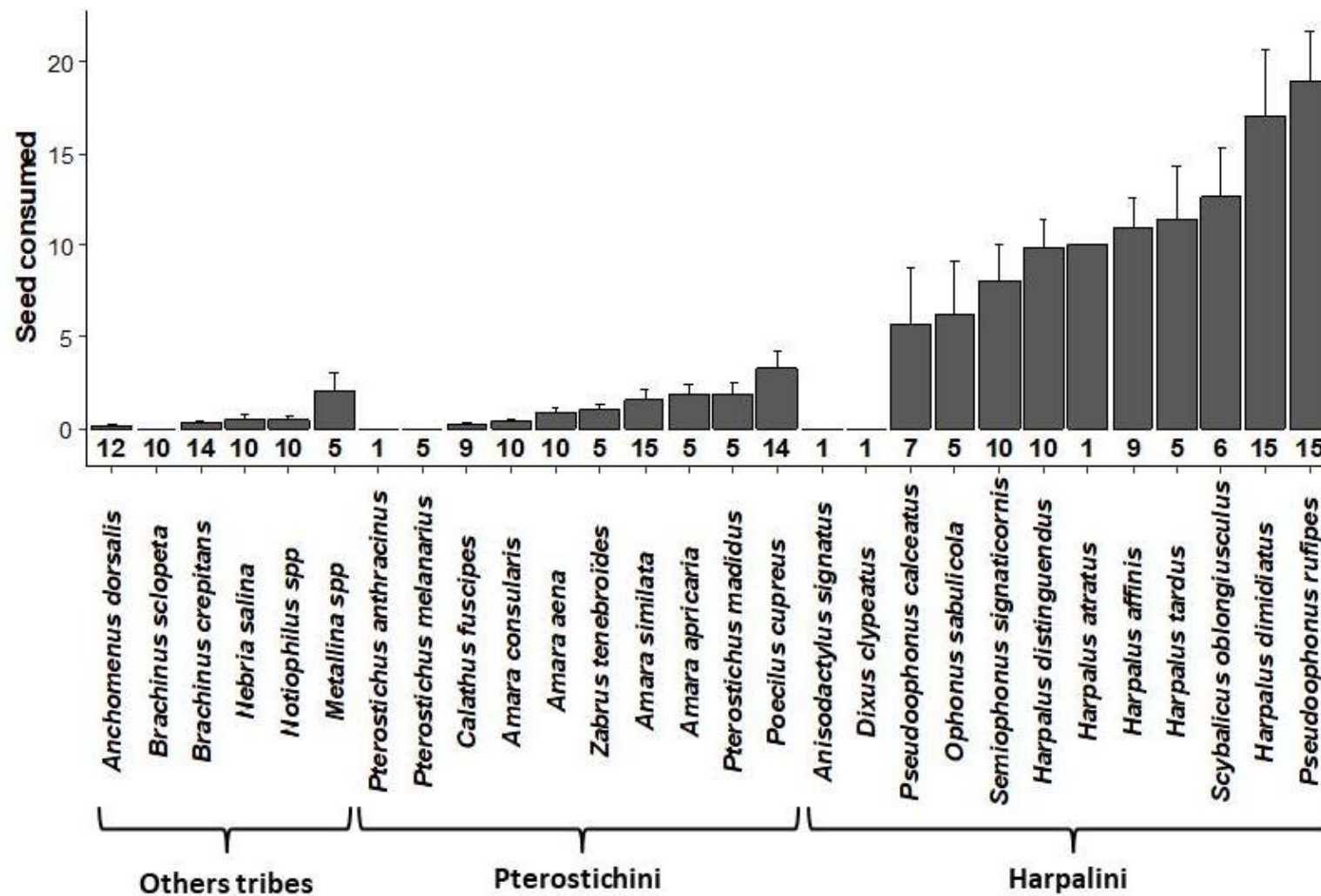


Figure 22: Mean seed intake of *Viola arvensis* consumed by 28 carabid beetle species ($\pm$ SE), with the number of individuals tested on the bottom of the histogram for each species. Species are grouped according to their tribe, within tribe they are classified from the smaller consumer to the higher.

There was no correlation between body mass and the ratio ML/LW ($S=2949$; $p=0.62$). But there is a relationship between body mass and mandible length ($S=622.59$; $p < 0.0001$) and body mass and labrum width ($S=1655.8$; $p < 0.01$). We found no effect of body mass on *Viola* seeds consumption including all species in the analysis ($F=0.231$; $df=1$; $p=0.635$) (Fig. 23A). And, in the same way, there was no effect of the body mass on seeds consumption within species which ate more than 5 seeds ($F=3.27$; $df=1$; $p=0.108$). Results obtained with the ratio ML/LW, there was no relationship overall ($F=0.56$; $df=1$; $p=0.462$). However, there was a significant positive correlation for species which had eaten more than 5 seeds ($F=9.58$; $df=1$; $R^2=0.49$; $p=0.015$) (Fig. 23B).

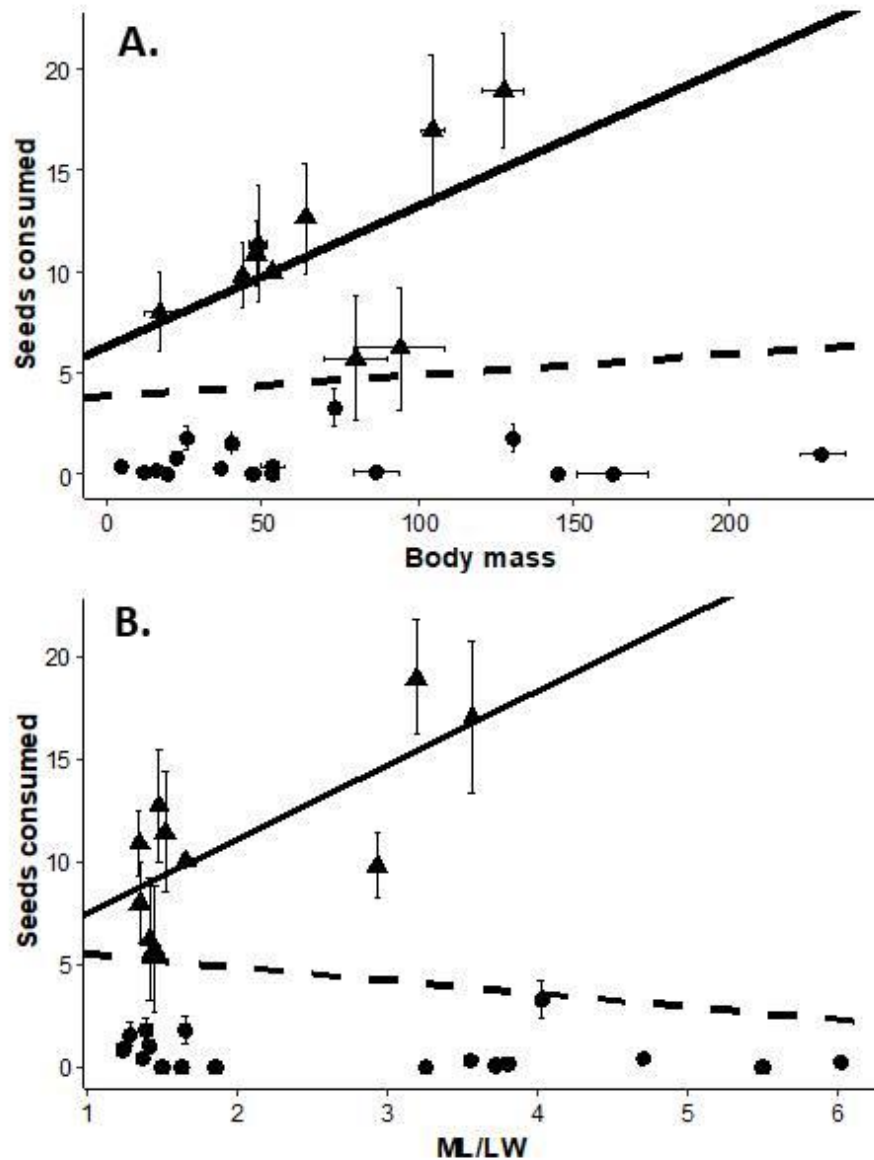


Figure 23: Mean consumption rate *Viola arvensis* seeds ($\pm$ SE) in relation to morphological traits (body mass ($\pm$ SE) and buccal parts). (A) Seeds consumption in relation to body mass ($\pm$ SE). (B) Seeds consumption in relation to the ratio of between the mandible length and the labrum width.

- i. Dashed line when all species are considered
- ii. Solid line when only species that consumed at least 5 seeds are considered

- Occurrence of eaters of *V.arvensis* seeds

Across three years, 86 carabid beetle species were trapped at our study site (Fig. 24A). The dominant species, *Poecilus cupreus* showed a frequency of occurrence of 69% in cultivated fields, followed by *Anchomenus dorsalis* (57%). Of these 86 species, the consumption of *Viola* seeds could be measured for 28 of them. Again, there was no overall correlation between occurrence and consumption rate ($F= 0.13$; $df=1$; $p=0.72$), but restricting the analysis to species which had eaten more than 5 seeds yielded a significant positive correlation ($R^2= 0.59$; $df=1$; $p <0.01$) (Fig. 24B). Therefore, among the carabid beetles that ate *Viola* seeds, the most common carabid species (present in our study site) consumed seeds at a higher rate consumption (e.g., *H. dimidiatus*, *P.rufipes* were respectively 4th and 6th most common among the 86 carabid beetle species found in the study area).

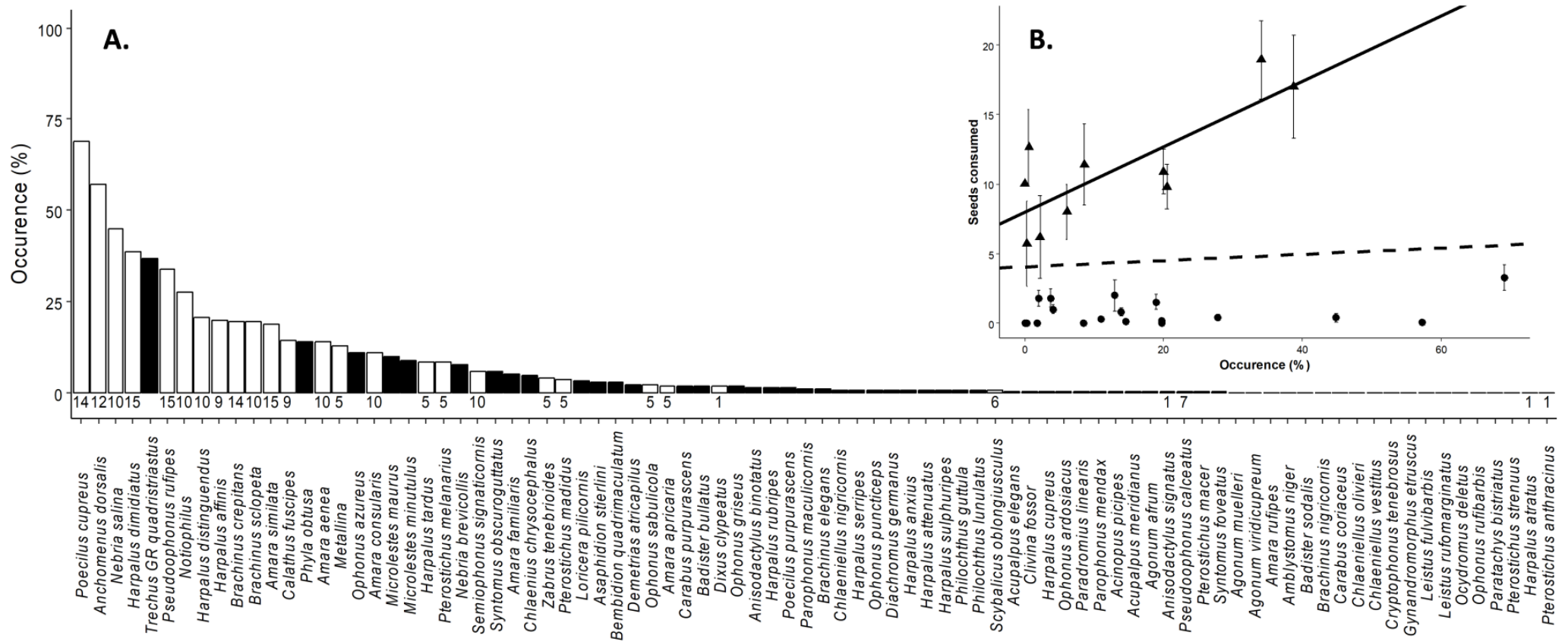


Figure 24: (A) Occurrence of 86 carabid beetles captured in the LTSER “Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre” over three years (2014-2015-2016), among which 28 have been tested to measure their consumption rate of *V. arvensis* seeds (in white + number of individuals tested on the bottom of the histogram), other species are in black, (B) Seed consumption rate in relation to frequency of occurrence (two thresholds as in Fig. 2 : dashed line when all species are considered and solid line when species ate at least 5 seeds).

4.2.4 Discussion

Three feeding groups are usually recognized for carabid beetles, polyphagous predators, carnivorous predators and phytophagous species (Thiele, 1977; Forsythe, 1983; Dajoz, 2002). But carabids are also claimed to be mainly polyphagous predators (Kotze et al., 2011). First, we found that the claimed carnivorous species actually consumed seeds (e.g. *Nebria salina* consumed in average 0.4 seeds), as much species known as strict and obligate granivorous and seed eaters, like *Amara similata* (consumed in average 1.5 seeds). The genus *Pterostichus* is known as a generalist carnivore (Pollet and Desender, 1985, 1986), though Hurst & Doberski (2003) indicated that *Pterostichus madidus* is a potential predator of weed seeds. Conversely, genus *Amara*, which did not consume *Viola arvensis* seeds during our experiments, is believed to be a strong seed consumer (Toft & Bilde, 2002; Fawki et al., 2005). However, Boursault (2012) also found that *Amara* does not eat *Viola* seeds, perhaps because this genus prefers Brassicaceae seeds (Thiele, 1977). Or possibly, the composition of the bacterial guts symbionts could be a consequence of the inability of *Amara* species to consume seeds of *Viola* (Lundgren et al., 2010). Finally, our results were in close agreement with regard to other genera: *Harpalus*, *Ophonus* and *Pseudoophonus* species, which are regarded as high consumers of seeds (Tooley et al., 1999; Toft & Bilde, 2002). Our results showed a phylogenetic signal on seeds consumption (species of the same tribes showed similar abilities to consumed *Viola* seeds). The tribe Harpalini (e.g. *Harpalus*, *Ophonus* and *Pseudoophonus*) appears less specialized than tribe Pterostichini (*Amara*, *Zabrus*) (Brandmayr, 1990; Honek et al., 2007). Thus, they may consume a wider range of weed seed species than specialist granivorous species from Pterostichini.

It is possible that *Viola arvensis* is a peculiar seed, with a chemical composition which is not suitable for some carabid beetle species (e.g., *Amara* spp). In addition, weed seeds differ in mechanical traits, in particular regarding the seed coat hardness (Lundgren and Rosentrater, 2007; Davis et al., 2008; Gaba et al., 2014). Furthermore, the buccal apparatus is different according to carabid beetle species, thus their abilities to consume weed seeds is variable (Forsythe, 1983). Therefore, some carabid beetle species which did not eat *Viola arvensis* seed may be able to consume other weed seed species (Honek et al., 2007).

Body mass and ratio of ML/LW were poor predictors of seed consumption. However, the correlation between the ratio of ML/LW and consumption became significant when restricted to species which ate more than 5 seeds. Indeed, all these species belong to the recognized category of strict phytophagous species, with mandibles being wider and stouter than for the other species (Forsythe, 1983). Therefore, at least in seed predator specialists, consumption increased with both body mass and the degree of specialization in morphological traits. And for these species, we found a positive correlation between their consumption toward seeds and their occurrence. Indirectly, these results are in favour to weed seeds control by carabids. Clear limits of this study are the use of a single seed species and under control conditions. Our study ignored species trophic network position within specialist-generalist gradient (Thebault & Fontaine, 2008) and effects of natural conditions on seed consumption by carabid beetles. However, our study provides a comparative assessment among a fairly large range of carabid species, hence this call for additional studies to check for consistencies in consumption against other seed species.

Acknowledgements

We thank Gaétanne Leprovost who provided trait measurements, Isabelle Badenhäusser for help in measurements, Marilyn Roncoroni who helped in species identification and for sharing her knowledge on ground beetles. Many thanks to Edoardo Tedesco and Charlotte Gibson who read and improved this manuscript. Many thanks too for their help, to Alexis Harismendy and Simon Emeriau. PHD funding was obtained from Conseil Départemental Des Deux-Sèvres and Région Poitou Charentes. This study took place under, and was funded by ANR AGROBIOSE and LISEA foundation projects.

Literature cited

- Bohan, D. A., Bohan, A. C., Glen, D. M., Symondson, W. O., Wiltshire, C. W., & Hughes, L. (2000). Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *Journal of Animal Ecology* 69, 367-379.
- Bohan, D. A., Boursault, A., Brooks, D. R., & Petit, S. (2011). National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* 48, 888-898.
- Boursault, A. (2012). Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidae. *Doctoral dissertation*, Université de Bourgogne.
- Brandmayr, T. Z. (1990). Spermothagous (seed-eating) ground beetles: First comparison of the diet and ecology of the harpaline genera Harpalus and Ophonus (Col., Carabidae). In N. Stork (Ed.), *The role of ground beetles in ecological and environmental studies* (pp. 307–316). Andover: Intercept.
- Brandmayr, T. Z., Giglio, A., Marano, I., & Brandmayr, P. (1998). Morphofunctional and ecological features in carabid (Coleoptera) larvae. *Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 449-490.
- Bretagnolle V., Berthet E., Gross N., Gauffre B., Plumejeaud C., Houte S., Badenhäusser I., Monceau K., Aliier F., Monestiez P., Gaba S. (in review). Biodiversity, ecosystem services and citizen science: the value of long term monitoring in farmland landscapes for sustainable agriculture. *Science of the Total Environment*.
- Bretagnolle, F., Matejcek, A., Gregoire S., Reboud, X., Gaba, S., (2015). Determination of fatty acids content, global antioxidant activity and energy value of weed seeds from agricultural fields in France. *Weed Research* 56, 78–95.
- Caro, G., Marrec, R., Gauffre, B., Roncoroni, M., Augiron, S., & Bretagnolle, V. (2016). Multi-scale effects of agri-environment schemes on carabid beetles in intensive farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 229, 48-56.
- Dajoz, R. (2002). *Les coléoptères Carabidés et Ténébrionidés: Ecologie et Biologie*. Éditions Tec & Doc. Paris. ISBN: 2-7430-0539-4.
- Davis, A. S., Schutte, B. J., Iannuzzi, J., & Renner, K. A. (2008). Chemical and physical defense of weed seeds in relation to soil seedbank persistence. *Weed Science* 56(5), 676-684.

- Deroulers, P., Gauffre, B., Emeriau, S., Harismendy, A., Bretagnolle, V. (in review). Towards a standardized experimental protocol to investigate interactions between weed seeds and ground beetles (Carabidae, Coleoptera). *Arthropods and Plant Interactions*.
- Eskelson, M. J., Chapman, E. G., Archbold, D. D., Obrycki, J. J., & Harwood, J. D. (2011). Molecular identification of predation by carabid beetles on exotic and native slugs in a strawberry agroecosystem. *Biological Control* 56(3), 245-253.
- Evans, M. E. G., & Forsythe, T. G. (1985). Feeding mechanisms, and their variation in form, of some adult ground-beetles (Coleoptera: Caraboidea). *Journal of Zoology*, 206(1), 113-143.
- Fawki, S., & Toft, S. (2005). Food preferences and the value of animal food for the carabid beetle *Amara similata* (Gyll.)(Col., Carabidae). *Journal of Applied Entomology* 129(9-10), 551-556.
- Firlej, A., Doyon, J., Harwood, J. D., & Brodeur, J. (2013). A multi-approach study to delineate interactions between carabid beetles and soybean aphids. *Environmental entomology*, 42(1), 89-96.
- Forsythe, T. G. (1983). Mouthparts and feeding of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 79(4), 319-376.
- Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V., & Petit, S. (2010). Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agriculture, ecosystems & environment* 138(3), 318-323.
- Gaba, S., Collas, C., Powolny, T., Bretagnolle, F., & Bretagnolle, V. (2014). Skylarks trade size and energy content in weed seeds to maximize total ingested lipid biomass. *Behavioural processes* 108, 142-150.
- Honek, A., Martinkova, Z., & Jarosik, V. (2003). Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal of Entomology* 100(4), 531-544.
- Honek, A., Martinkova, Z., & Saska, P. (2005). Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology* 93(2), 345-352.
- Honek, A., Saska, P., & Martinkova, Z. (2006). Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia experimentalis et applicata* 118(2), 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(4), 343-353.
- Hurst, C., & Doberski, J. (2003). Wild flower seed predation by *Pterostichus madidus* (Carabidae: Coleoptera). *Annals of Applied Biology*, 142(2), 251-254.
- Ingerson-Mahar, J.M. (2014). Relating diet and morphology of the head, mandibles and proventriculus in adult carabid beetles. Doctoral dissertation. The State University of New Jersey.
- Kerkut, G. A., Gilbert, L. I., & Chapman, R. (2013). Structure of the digestive system.

- Kielty, J. P., Allen-Williams, L. J., Underwood, N., & Eastwood, E. A. (1996). Behavioral responses of three species of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) to olfactory cues associated with prey and habitat. *Journal of Insect Behavior* 9(2), 237-250.
- Kotze, D. J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M. J., ... & Pizzolotto, R. (2011). Forty years of carabid beetle research in Europe—from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys* 100, 55–148.
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1), 187-228.
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M., & Willenborg, C. J. (2015). The role of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in weed seed consumption: a review. *Weed Science* 63(2), 335-376.
- Lövei, G. L., Sopp, P. I., & Sunderland, K. D. (1990). Digestion rate in relation to alternative feeding in three species of polyphagous predators. *Ecological Entomology* 15(3), 293-300.
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology* 41(1), 231-256.
- Lundgren, J. G., & Rosentrater, K. A. (2007). The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interactions* 1(2), 93-99.
- Lundgren, J. G. (2009). *Relationships of natural enemies and non-prey foods* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.
- Lundgren, J. G., & Lehman, R. M. (2010). Bacterial gut symbionts contribute to seed digestion in an omnivorous beetle. *PLoS one* 5(5), e10831.
- Marrec, R., Badenhauer, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., & Gauffre, B. (2015). Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 199, 282-289.
- McKemey, A. R., Symondson, W. O. C., & Glen, D. M. (2003). Predation and prey size choice by the carabid beetle *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae): the dangers of extrapolating from laboratory to field. *Bulletin of Entomological Research* 93(3), 227-234.
- Meiss, H., Médiène, S., Waldhardt, R., Caneill, J., & Munier-Jolain, N. (2010). Contrasting weed species composition in perennial alfalfas and six annual crops: implications for integrated weed management. *Agronomy for sustainable development* 30(3), 657-666.
- Petit, S., Boursault, A., & Bohan, D. A. (2014). Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology* 111(5), 615.
- Pollet, M., & Desender, K. (1985). Adult and larval feeding ecology in *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae). *Rijksuniversiteit Faculteit Landbouwwetenschappen, Gent*.

Pollet, M., & Desender, K. (1986). Prey selection in carabid beetles (Coleoptera, Carabidae): Are diet activity patterns of predators and prey synchronized. *Med. Fac. Landbouw. Rijksuniv. Gent* 51, 957-971.

Powolny, T. (2012). *Faire face à l'hiver-Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème? L'exemple de l'alouette des champs (Alauda arvensis)* (Doctoral dissertation, Université de Poitiers).

R Development Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.

Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2015). Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic and Applied Ecology* 16(3), 250-259.

Saska, P., Martinkova, Z., & Honek, A. (2010). Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). *Biological Control* 52(2), 91-95.

Sunderland, K. D., Crook, N. E., Stacey, D. L., & Fuller, B. J. (1987). A study of feeding by polyphagous predators on cereal aphids using ELISA and gut dissection. *Journal of Applied Ecology*, 907-933.

Thébault, E., & Fontaine, C. (2008). Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? *Oikos* 117(4), 555-563.

Thiele, H. U. (1977). *Carabid Beetles in Their Environments: A Study on Habit Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour*. Translated by Joy Wieser. Springer-Verlag.

Toft, S., & Bilde, T. (2002). Carabid diets and food value. In *Agroecology of Carabid Beetles* (pp. 81-110).

Tooley, J. A., Froud, W., Boatman, N. D., Holland, J. M., Davies, D. H. K., Chaney, K., ... & Sparks, T. H. (1999). Weed seed predation in arable field margins by carabid beetles (Carabidae: Coleoptera). *54*, 211-216.

Zhang, J., Drummond, F. A., Liebman, M., & Hartke, A. (1997). TB163: Insect Predation of Seeds and Plant Population Dynamics.

5 CHAPITRE III : Échantillon de proies sur carabes granivores et abondants

5.1 Avant-propos et résumé du Chapitre 3 :

Pour continuer sur les deux axes de recherche, le chapitre 2 a permis de mesurer la consommation de 28 espèces de carabes sur une même espèce de graine adventice. Dans ce troisième chapitre, nous avons développé le deuxième axe de recherche qui est de mesurer la consommation pour la même espèce de carabe sur plusieurs espèces de graines adventices. Ces mesures vont permettre de comprendre la stratégie d'alimentation du carabe lorsqu'il consomme des graines, notamment en mesurant la quantité de lipide et de biomasse ingérée lors de l'expérimentation. Mais aussi de mesurer les capacités de consommation des carabes sur de nombreuses espèces de graines d'adventices.

Dans les mêmes conditions expérimentales que celles du chapitre 2, nous avons dans ce chapitre mesuré la consommation de quatre espèces de carabes sur 42 espèces de graines d'adventices. Les carabes ont été sélectionnés tout d'abord en fonction de leur abondance dans les parcelles piégées, mais aussi en fonction de leur régime alimentaire. Nous avons donc sélectionné deux espèces à préférence granivore et deux autres considérées plutôt comme omnivore. Quant aux graines, elles ont été sélectionnées de manière à ce que la masse des graines ne soit pas corrélée à leur concentration lipidique. Toutes espèces vivantes doivent répondre à ses besoins énergétiques pour assurer sa survie, par conséquent nous nous attendons à ce que les carabes priorisent la consommation des graines à forte concentration lipidique en étant limités dans la consommation des graines les plus grandes.

Les résultats montrent que pour les deux espèces granivores (*Harpalus*), le nombre d'espèces de graines d'adventices consommées à plus de 5 graines est supérieur aux deux autres espèces. Cela n'empêche pas *P.rufipes* d'avoir consommé les graines d'adventices en plus grandes quantités. L'exploration de la stratégie d'alimentation des carabes a permis de confirmer que la masse des graines apparaît comme une limite importante à la consommation. Ils ont donc consommé en plus grand nombre les graines de faible masse. Cependant, parmi les graines de faible masse, les graines riches en lipides ont été plus consommées. Les capacités de consommation sont variables entre les carabes, du fait de leurs habitudes alimentaires et de leurs adaptations morphologiques pour atteindre le contenu des graines. *P.cupreus* semble plus limité à des graines avec des caractéristiques plus spécifiques. Les degrés de généralisme et les niveaux de consommation des trois autres espèces testées suggèrent un comportement plus généraliste dans la consommation de graines adventices.

Les carabes sont limités dans la consommation des graines adventices, par les mécanismes de défense physiques et/ou chimiques des graines. Par conséquent, nous nous demandons si les espèces granivores des agroécosystèmes ne peuvent pas être complémentaires dans la régulation de la banque de graines. Il serait intéressant de réaliser le même type d'expérimentation avec des espèces de graines adventices similaires afin d'explorer l'existence d'une éventuelle complémentarité.

5.2 Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*) within the smallest seeds

Deroulers Paul ¹, Gaba Sabrina ^{2,3,4}, Bretagnolle François⁴

& Bretagnolle Vincent^{1,2*}

¹ Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR7372, CNRS & Université de La Rochelle, F-79360 Villiers-en-Bois, France

² LTSE « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre », F-79360 Villiers-en-Bois, France

³ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRA, Université Bourgogne Franche-Comté, F-21065 Dijon cedex, France

⁴ USC 1339 Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, F-79360 Villiers-en-Bois, France

⁵ UMR Biogéosciences, CNRS- Université Bourgogne Franche-Comté, 6 bd Gabriel, F-21000 Dijon

* Corresponding author: Vincent Bretagnolle, CNRS Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, 79360 Villiers-en-Bois, France. Tel = 0549097817, e-mail : breta@cebc.cnrs.fr

Abstract

Since the Green Revolution, weed control has mainly relied on herbicide applications. However, herbicide use has raised much concern in regard to its negative impacts on the environment. Among possible alternative, weed management based on seed predation by natural predators has been suggested as the most promising to control the weed seedbank. However, the complex aspects that determine seed species preference are not yet fully understood, especially, the relationship between weed seed traits and feeding behaviour of seed predator species. In this study, we examine seed consumption of 42 weed species by four major ground beetles species in regard to two major seed traits: seed mass and seed lipid content. Our results show that all ground beetles species consumed weed seeds, but at different rate. The smallest weed seeds with high lipid content were among the most consumed seed species. While seed mass might be a limit for ground beetles due easiness in handling or thinner seed coat, ground beetles may preferentially consumed seeds rich in lipids to increase energy uptake. To our knowledge, this study is the first to reveal that two major seed traits drive seed intake by ground beetles.

Keywords: Agroecology, biological control, seed mass, ground beetles, seed predation, trade-off

5.2.1 Introduction

Weeds may compete strongly with the crop and negatively impact production (hence yield). Indeed, weed management has been one major challenge in agriculture (Oerke et al. 2006). For decades, weeds have been mainly managed by herbicides applications. However, the negative consequences of herbicide use on human health (Wilson & Tisdell 2001) and on the environment (Geiger et al. 2010), and the recurrent emergence of weeds resistance (Heap 2014), have called for considering alternative weed control strategies. Ecological intensification based on the use of natural enemies such as seed predators has been suggested as an alternative to current intensive practices relying on agrochemicals (Bommarco et al. 2013, Gaba et al. 2014a). The majority of arable weeds are annuals producing large numbers of seeds that persist in the seed bank. Post-dispersal seed predation may therefore be a key process to regulate the weed seed bank (Westerman et al. 2003, Pannwitt et al. 2017), and as such has recently received much consideration. Seed loss due to predation in cereals was estimated at 32-70% of the seed bank (Westerman et al. 2003), and granivorous ground beetles are often considered as major weed seed predators, able to regulate weeds in arable fields (Honek et al. 2003; Bohan et al. 2011; Kulkarni et al. 2015). However, for an efficient top-down weed regulation by seed eating animals, a full understanding of the various parameters that determine food uptake from granivorous predators is required, in particular the relationship between weed seed traits, such as seed size and nutrient content, and feeding behavior of seed predators. However, they are complex and still largely unexplored (Moles et al. 2003; Wang and Chen. 2009).

In the present study, we investigate the influence of two major seed traits, namely seed mass (highly positively correlated to seed size) and seed lipid content in the feeding preferences of four common ground beetle species of Western European arable farmlands. Seed mass and seed lipid content are positively related to seed energy (Bretagnolle et al. 2016), which is an important determinant of seed preferences in rodents and arthropods in general (Brust and House 1988; White et al. 2007), including ground beetles (Petit et al. 2014). However, the influence of these two major traits in seeds preferences is not straightforward. In the skylark (*Alauda arvensis*) for instance, a trade-off in foraging decision was found between smaller seeds and seeds with high lipid content (Gaba et al. 2014b). Indeed in weeds, seed mass and seed lipid content are usually negatively correlated (Bretagnolle et al. 2016). Our aim in this study was therefore to quantitatively assess seed preferences in ground beetles and disentangle the effects of seed size and seed lipid content in their seed preferences. Seed selection was investigated through three different components of consumption (as dependent parameters): (i) total number of seeds, (ii) total biomass of seeds, and (iii) total lipid content of seeds. We selected a sample of 42 weed species such as avoiding any statistical correlation between the two investigated traits (seed mass and seed lipid content), and thus determine whether beetles trade and prioritize weed seed consumption according to nutritional (lipid intake) or quantitative (biomass) parameters. We predict (i) that carabid beetles would show preference for the seeds with lowest seed mass among the set of seeds, since larger seeds would raise handling constraints (Honek et al. 2007; Petit et al. 2014), and (ii) that within the smallest seeds, beetles would prefer those with high lipid content. Finally, we expect ground beetles to maximise energy uptake and hence to maximize total lipid content (the product between seed lipid content and seed mass), rather than the number of seeds or the total biomass.

5.2.2 Material and methods

5.2.2.1 Weed seeds selection

To perform our preference experiments, we selected 42 weed species belonging to the weed flora of the Long-Term Social-Ecological Research “Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre” (LTSER ZA-PVS, Bretagnolle et al. 2018; see species lists in Meiss et al. 2010 and Gaba et al. 2010), Deux-Sèvres, France. We selected those 42 weed species such as their seed mass and lipid content were uncorrelated (Table 3). The trait values (seed mass, in mg, and lipid content, in %) of each species were obtained from Bretagnolle et al. (2016). Lipid content and seed mass were indeed uncorrelated within the 42 selected weed species data set (Spearman correlation test: $r_s = -0.19$, p -value = 0.22). All seeds were obtained from Herbiseed® (Twyford, the UK). The frequency of occurrence in natura of the 42 weeds species was estimated from weed surveys performed in 2013, 2014 and 2015 in arable fields (492 fields in total) in the study site (see details on the survey protocol in Bretagnolle et al. 2018). 70% of the 42 selected weed species were among the most frequent species, being in the first quartile of the weed species list of the LTSER ZA-PVS.

Table 3 : List of 42 weed seed species used in the experiment with seed mass (mg) and seed lipid content (%). Data sources are from Bretagnolle et al. (2016) and WCSP 2017. Taxonomy obtained from Tela Botanica (<http://www.tela-botanica.org/site:botanique>).

Clade	Order	Family	Species	EPPO	Mass (mg)	lipid (%)
Malvids	Malvales	Malvaceae	<i>Abutilon theophrasti</i>	ABUTH	0.90	15.0
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Alopecurus myosuroides</i>	ALOMY	2.21	7.70
Eudicots	Caryophyllales	Amaranthaceae	<i>Amaranthus retroflexus</i>	AMARE	0.50	7.50
Campanulids	Asterales	Asteraceae	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	AMBEL	3.99	20.3
Asterids	Ericales	Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i>	ANGAR	0.50	20.8
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Avena fatua</i>	AVEFA	12.00	8.80
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Bromus sterilis</i>	BROST	6.42	1.90
Campanulids	Asterales	Asteraceae	<i>Centaurea cyanus</i>	CENCY	3.90	22.0
Eudicots	Caryophyllales	Chenopodiaceae	<i>Chenopodium album</i>	CHEAL	0.72	8.55
Eudicots	Caryophyllales	Chenopodiaceae	<i>Chenopodium hybridum</i>	CHEHY	1.69	9.10
Eudicots	Caryophyllales	Chenopodiaceae	<i>Chenopodium polyspermum</i>	CHEPO	0.30	15.2
Campanulids	Asterales	Asteraceae	<i>Cirsium arvense</i>	CIRAR	1.30	19.3
Campanulids	Asterales	Asteraceae	<i>Crepis capillaris</i>	CVPCA	0.24	31.0
Asterids	Solanales	Solanaceae	<i>Datura stramonium</i>	DATST	6.75	22.2
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Digitaria sanguinalis</i>	DIGSA	0.51	4.80
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Echinochloa crus-galli</i>	ECHCG	0.40	3.70
Fabids	Malpighiales	Euphorbiaceae	<i>Euphorbia helioscopia</i>	EPHHE	2.34	32.6
Eudicots	Caryophyllales	Polygonaceae	<i>Fallopia convolvulus</i>	POLCO	6.90	1.50
Eudicots	Ranunculales	Papaveraceae	<i>Fumaria officinalis</i>	FUMOF	3.17	29.6
Asterids	Gentianales	Rubiaceae	<i>Galium aparine</i>	GALAP	6.60	3.20
Malvids	Geraniales	Geraniaceae	<i>Geranium dissectum</i>	GERDI	2.40	28.1
Malvids	Geraniales	Geraniaceae	<i>Geranium pusillum</i>	GERPU	0.70	27.9
Campanulids	Asterales	Campanulaceae	<i>Legousia speculum-veneris</i>	LEGSV	0.19	33.3
Fabidees	Malpighiales	Linaceae	<i>Linum usitatissimum</i>	LIUUT	6.50	32.8
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Lolium multiflorum</i>	LOLMU	2.90	1.80
Campanulids	Asterales	Asteraceae	<i>Matricaria perforata</i>	MATIN	0.36	16.6

Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Panicum capillare</i>	PANCA	0.30	4.87
Eudicots	Ranunculales	Papaveraceae	<i>Papaver rhoeas</i>	PAPRH	0.20	40.5
Asterids	Lamiales	Plantaginaceae	<i>Plantago media</i>	PLAME	0.53	11.9
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Poa annua</i>	POAAN	0.30	4.00
Eudicots	Caryophyllales	Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i>	POLAV	1.30	4.20
Eudicots	Caryophyllales	Polygonaceae	<i>Polygonum lapathifolium</i>	POLLA	1.19	3.80
Commelinids	Poales	Poaceae	<i>Setaria viridis</i>	SETVI	0.80	3.10
Malvidees	Brassicales	Brassicaceae	<i>Sinapis arvensis</i>	SINAR	2.20	22.9
Asterids	Solanales	Solanaceae	<i>Solanum nigrum</i>	SOLNI	0.70	35.0
Campanulids	Asterales	Asteraceae	<i>Sonchus asper</i>	SONAS	0.28	26.3
Eudicots	Caryophyllales	Caryophyllaceae	<i>Stellaria media</i>	STEME	0.40	5.30
Campanulids	Apiales	Apiaceae	<i>Torilis arvensis</i>	TOIAR	2.60	20.8
Fabids	Fabales	Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i>	TRFPR	2.60	0.00
Asterids	Lamiales	Plantaginaceae	<i>Veronica hederifolia</i>	VERHE	4.00	14.6
Asterids	Lamiales	Plantaginaceae	<i>Veronica persica</i>	VERPE	0.96	23.0
Fabids	Malpighiales	Violaceae	<i>Viola arvensis</i>	VIOAR	0.46	33.3

5.2.2.2 Ground beetles

We selected four ground beetle species for the experiment, i.e. from largest to smallest (see Fig. 25A for body weights): in decreasing order of size (in mm), *Pseudophonus rufipes* (15mm), *Harpalus dimidiatus* (13mm), *Poecilus cupreus* (12 mm) and *Harpalus affinis* (10mm). Adult ground beetles were collected in the LTSER ZA-PVS using pitfall traps placed arable fields between April and August 2016. The capture frequency of the four selected species are high to very high in the LTSER ZA-PVS (Marrec et al. 2014, Deroulers & Bretagnolle in revision), *P. cupreus* being the most frequent species in the study site (Marrec et al. 2014). Traps consisted of plastic cups (diameter: 8.5 cm, depth: 7 cm), and were buried to be at ground level. Pebbles of soil were placed at the bottom of the traps to provide shelter for trapped arthropods, and traps were checked daily to avoid cannibalism. Once brought back to the laboratory, ground beetles were kept individually in plastic boxes (diameter: 5.5cm, height: 6.5cm) at room temperature. They were fed ad libitum every two days, diet consisting on a weed seeds mixture and crushed cat crockets (Purina®, Friskies®). Ground beetles emergence from the soil occur at different periods according to species, consequently experiments were performed according to their life cycle, hence with *H. dimidiatus* and *P. cupreus* in spring, *H. affinis* in late June and *P. rufipes* in August.

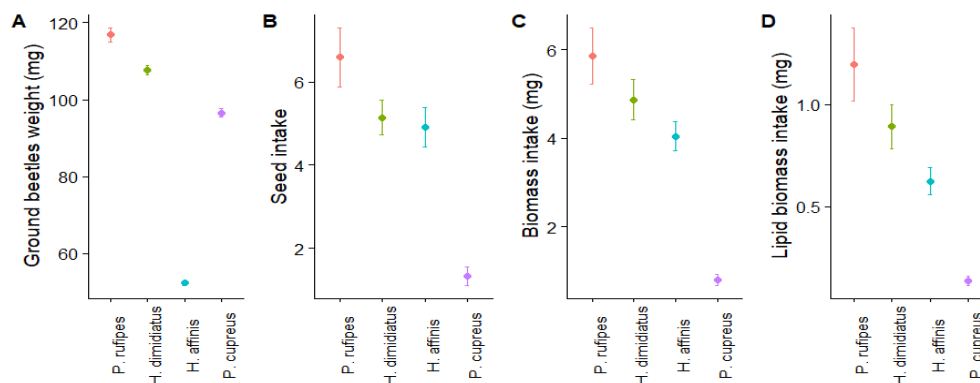


Figure 25: Body weight (A), seed intake rate (B), total biomass ingested (C) and total lipid biomass ingested (D) according to the four beetle species studied. For each dot, the average between the five beetle individuals, then averaged for the 42 seed species, are shown with their standard errors.

5.2.2.3 *Experimental design*

All experiments were carried out in climatic chambers (Vötsch Industrietechnik®) to control for temperature and humidity and avoid any additional confounding factors. Humidity was set at 70%, temperature at 25°C and photoperiod at summer condition (17h/7h; day/night). These thermoclimatic conditions are the most appropriated for ground beetles' predation activity (Honek et al. 2003; Petit et al. 2014; Eskelson et al. 2011). Before starting any tests, we standardized the level of hunger among all the individuals by fixing a fasting period to 72h. The experimentation duration was fixed to 24h (see Deroulers et al. in review and Deroulers & Bretagnolle in revision for details on standard protocols).

We used plastic boxes (11 x 23 x 8 cm³) with rounded corners and screened openings on the lid to allow good air circulation in the box (mesh: 1 x 1 mm²). Weed seeds were placed in a 63.60 cm² arena, corresponding to 25% of the plastic box area and covered by sand (granulometry: 300µm, color: chocolate; Le marchand de sable, Challans 85) in order to hide them. A moistened cotton and a paper shelter (5x4 cm) were placed in the plastic box. Tests were carried out with a single individual and 50 seeds of a single weed species. This number was set to match the average seeds density i.e. 2000 seeds per square meters, estimated using soil cores in the LTSEZ ZA-PVS (Powolny et al. 2011). Consumption rate per weed species and per ground beetle species was quantified based on the consumption rates of five different individual ground beetles per species. 210 individuals were used in total in the experiment; each individual being used only once except for a few individuals of *H. affinis* that were used twice. After each trial, the number of remaining seeds was counted; missing seeds and those of which >50% was consumed were considered eaten (Honek et al. 2003). Boxes were washed (water and liquid black soap) to remove odors of the previous ground beetles that could be detected by next ground beetles (Kielty et al. 1996). For similar reasons, sand, cotton and shelter were used only once. After all experiments, we released all the ground beetles. In total 840 trials (42 species x 5 individuals x 4 ground beetle species) were performed and 10500 seeds were offered per ground beetle species (42 species x 50 seeds x 5 individuals/species).

5.2.2.4 *Statistical analyses*

A preliminary analysis was realized to test for a phylogenetic signal in weed seed consumption rate. We used the taxonomic level as a proxy for phylogenetic parameter. Indeed, families were unequally distributed and 60% of family had only one single species. Consequently, we used the clade of weed seed as a proxy for phylogeny. We used an ANOVA to examine the relationship between seed mass or lipid content (response variable) and clade (factor with 6 levels). We detected no significant signal for seed mass ($F_{5,36}=0.487$, $p=0.78$), but there was a significant effect in seed lipid content ($F_{5,36}=6.22$, $p=0.0003$). Statistical analyses were conducted using three different metrics of seed consumption that were successively considered as the dependent variables: the total intake of seeds (i.e. number of seeds consumed per trial), total seed biomass (i.e. the product of the number of eaten seeds and seed mass) and total lipid biomass (i.e. the product of total seed biomass and % seed lipid content). We used general linear model (GLM) with Poisson error for seed intake and linear models (LM) for biomass and lipid biomass intakes with individual seed mass (mg), seed lipid content (%) and their interaction as dependent variables. Seed mass and seed lipid content were centered and reduced in all analyses, such that coefficients in the models could be compared between species and between factors.

All analyses were performed using R software, version 3.1.3 (R Core Team, 2015).

5.2.3 Results

All four ground beetles species consumed weed seeds, though at different rates and with different preference patterns (Fig. 25B, Fig. 26). *P. rufipes* ate the largest amount of seeds with a grand total of 1396 seeds consumed (13.3% of the total number of seeds offered to this species, when totaling all experiments). Then, *H. dimidiatus* and *H. affinis* consumed respectively 1081 (10.3%) and 1031 (9.8%) seeds. Seed consumption was far lower for *P. cupreus* with a total of only 277 seeds (2.64%). Ranking was similar using the total biomass or lipid intake but with a greater difference between *H. dimidiatus* and *H. affinis* (1023.57mg and 850.01mg, respectively; Fig. 25C & D). Therefore, apart from *P. Cupreus*, consumption rate accorded with body size (Fig. 25), hence presumed food requirement. The five most consumed weed seeds among the 42 weed seed species used in the experiment were *Chenopodium polyspermum* (346 seeds consumed in total) followed by *Plantago media* (314), *Chenopodium album* (305), *Viola arvensis* (265) and *Sonchus asper* (245). Only two weeds were not consumed at all: *Galium aparine* and *Veronica hederifolia* (Fig. 26).

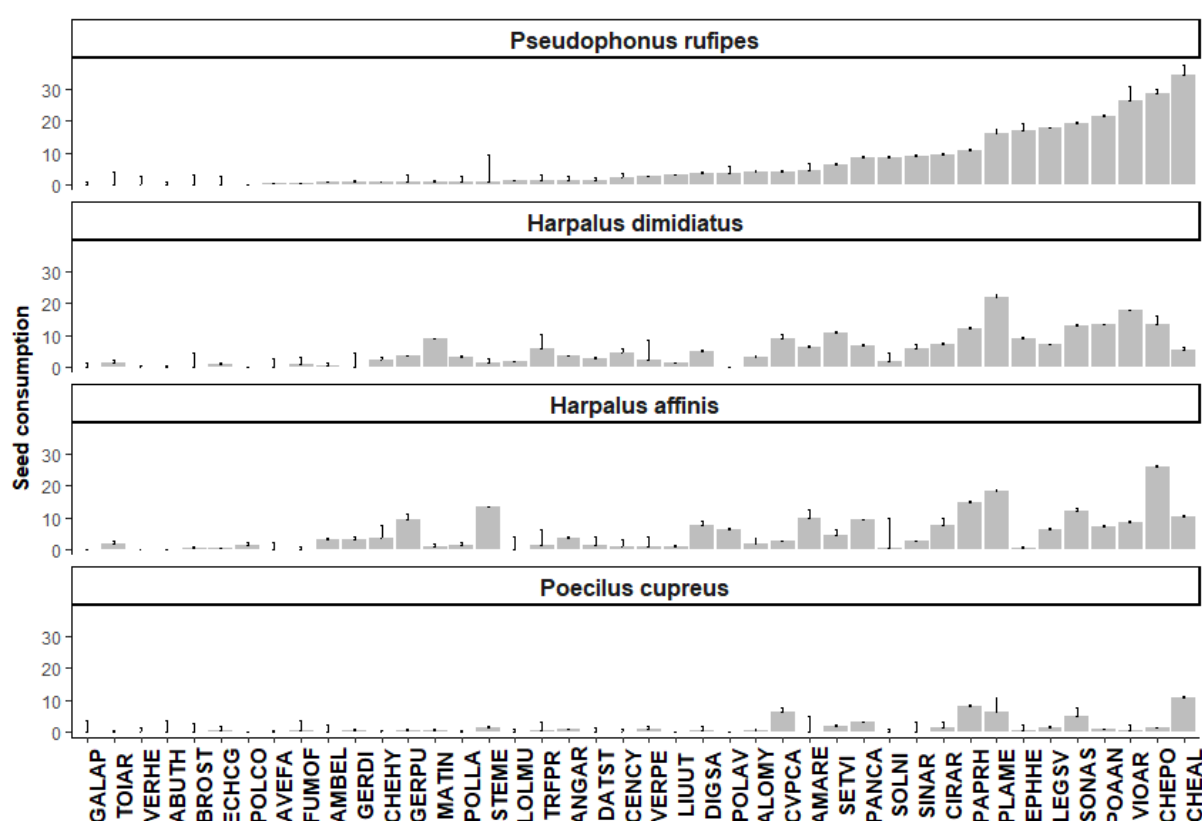


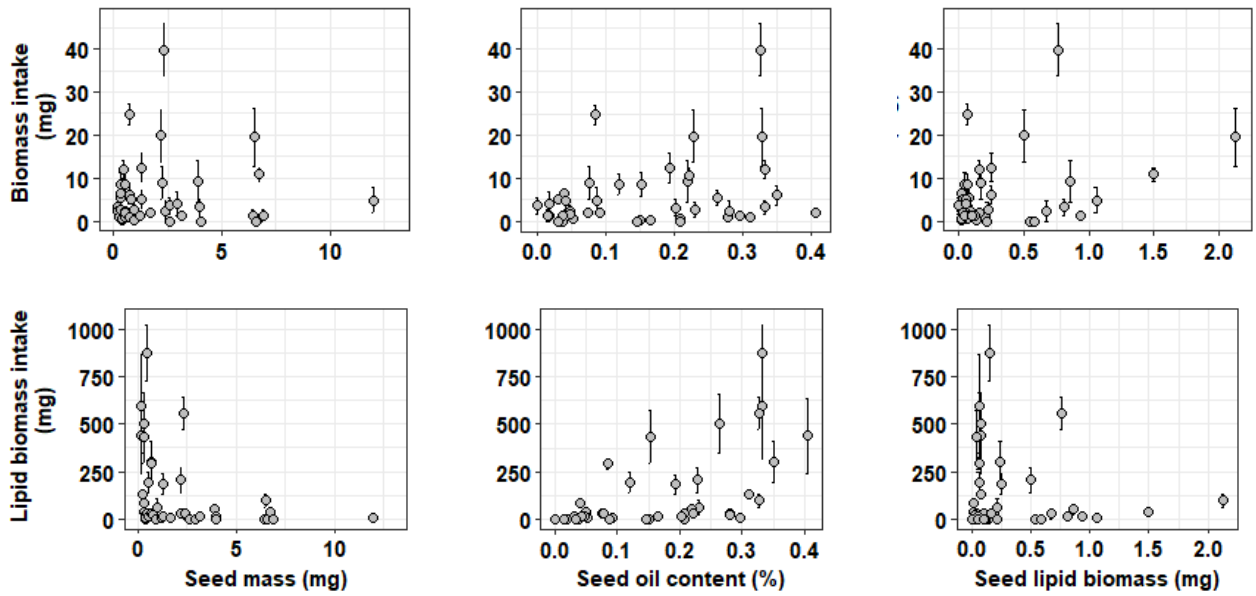
Figure 26 : Seed consumption of *P. rufipes*, *H. dimidiatus*, *H. affinis* and *P. cupreus* of the 42 weed seed species ranked in increasing order of seed consumption by *P. rufipes* the species who consumed the highest number of seeds. From top to bottom, ground beetles are ranked from the largest to the smallest species. For each seed and beetle, histogram represents the mean of the five individuals, with standard error.

Pairwise correlations indicated that the two *Harpalus* species and *P. rufipes* were rather similar in their patterns of seed preferences (Fig. 26; *H. dimidiatus* and *H. affinis*; $r_s=0.64$, $p<0.0001$; *H. dimidiatus* and *P. rufipes*; $r_s= 0.83$, $p<0.0001$; *H. affinis* and *P. rufipes*, $r_s=0.63$, $p<0.0001$). Conversely, *P. cupreus* showed a rather distinct pattern of seed preference (Fig. 26). Therefore, in addition to showing far smaller seed consumption, *P. cupreus* also differed in seed preferences, which altogether suggested that this latter species is actually not a seed consumer. *P. rufipes*, *H. dimidiatus* and *H. affinis* consumed more than five seeds of 14, 18, and 15 weed species respectively.

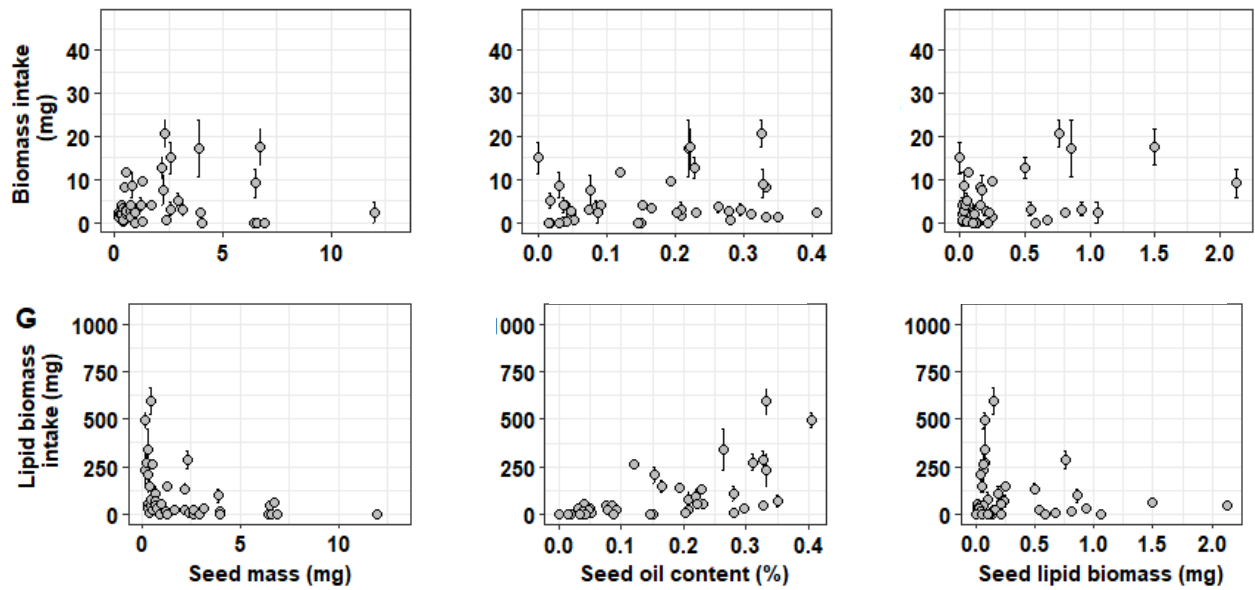
Within carabid beetle species, we found overall strong correlation between seed number intake rate and seed biomass or lipid biomass seed rank in decreasing order (Fig. S1 in supplementary material): the most consumed weed seed species were also the species with the highest total of biomass intake ($r_s=0.54$, $P<0.0001$), and with the highest total of lipid biomass intake ($r_s=0.51$, $p<0.001$). However, there was also strong within species variability between pairs of seed consumption metrics, indicating that analyzing the three metrics separately was pertinent.

Then we investigated the total number of ingested seeds for the four ground beetles, and the effects of seed mass and seed lipid content on various components of intake rate (Table 4, Fig. 27A-B). Seed intake rate (number of seeds eaten) was strongly and negatively affected by seed mass in all four species, while lipid content had a positive significant effect for two of the four species (*P. rufipes*, *H. dimidiatus*). In these two latter species, the two largest species, there was a further significant and positive interaction between seed mass and lipid content, but seed intake was mainly accounted for by seed mass (see coefficients in Table 4), with no effect of seed lipid content in smaller seeds. As expected, biomass intake (total biomass ingested) was positively affected by seed mass, at least for the three seed eaters (all species but *P. cupreus*). Seed lipid content had also a significant positive effect in *P. rufipes* and *H. dimidiatus* with a significant positive interaction (Table 4; see also Fig. 27A). The most interesting figure appeared with total lipid biomass intake (Table 4). In all four species, seed mass had a negative effect, oil content had a positive effect, and the interaction between these two factors was significantly negative (Table 4). Therefore, in each species, maximum lipid biomass intake was for smaller seeds with high lipid content (Fig. 27A-B). However, in other situations, the relative magnitude (as indicated by the coefficient) between the two factors differed between the four species. In *P. rufipes*, the largest species, lipid seed content coefficient was twice as much as seed mass and interaction coefficients, so maximizing lipid biomass intake was achieved by maximizing oil content in seeds whatever the situation (Fig. 27A). In this species, small seeds were ingested preferentially (maximum seed size preferred was only 2.5 mg). The relative importance of seed oil content decreased gradually from *P. rufipes* to *P. cupreus* (Fig. 27A-B, second column from right), highlighting the decrease in the coefficient value (Table 4) in the model while seed size remained approximately as much important. Therefore, small seeds and high seed oil content were the main drivers of choice in all four species, but with decreasing body size in the carabid beetle, oil content had lesser relative importance compared to seed size.

A



Pseudophonus rufipes



Harpalus dimidiatus

Figure 27: (A) Relationship between total biomass intake and total lipid biomass intake for *Pseudophonus rufipes* and *Harpalus dimidiatus* and, from left to right, seed mass, seed lipid content, and seed total lipid,

B

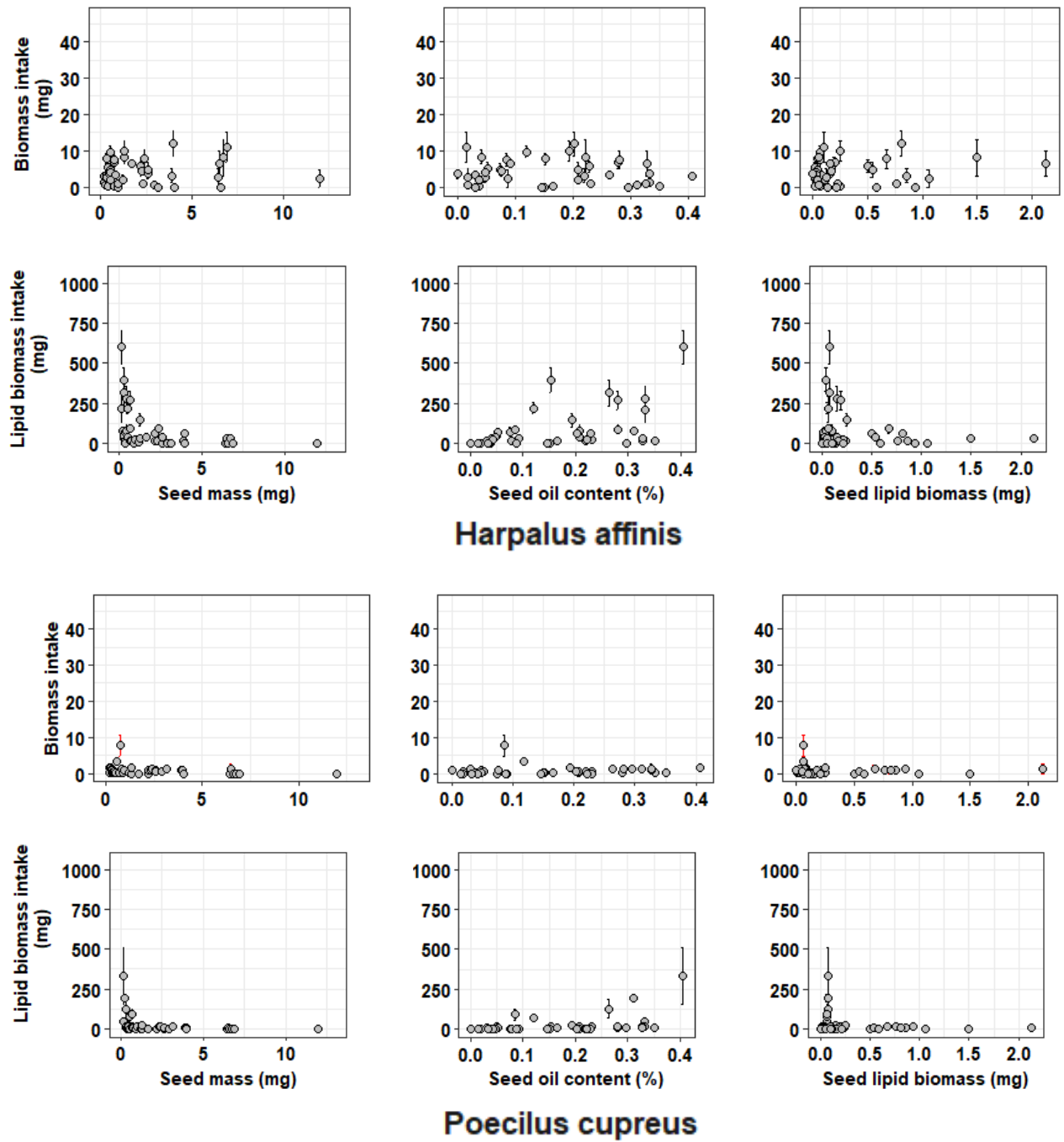


Figure 28: (B) Relationship between total biomass intake and total lipid biomass intake for *Harpalus affinis* and *Poecilus cupreus* and, from left to right, seed mass, seed lipid content, and seed total lipid.

Table 4: Outputs of the models (GLM) for (A) seed intake (B) biomass intake and (C) lipid biomass intake as explained by seed mass, seed lipid content, and their interaction. All explaining variables were reduced and centered to allow comparisons between beetle species and parameters.

	<i>Pseudophonus rufipes</i>					<i>Harpalus dimidiatus</i>					<i>Harpalus affinis</i>					<i>Poecilus cupreus</i>				
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)		Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
Seed intake (total N. seeds)																				
(Intercept)	1.28376	0.05864	21.891	<2e-16	***	1.25424	0.04962	25.279	<2e-16	***	1.05682	0.05816	18.170	<2e-16	***	-0.86442	0.17663	-4.894	9.89e-07	
Seed mass	-1.51025	0.09202	-16.412	<2e-16	***	-1.13979	0.07737	-14.732	<2e-16	***	-1.45525	0.08949	-16.262	<2e-16	***	-2.39633	0.26614	-9.004	<2e-16	***
Oil content	0.52978	0.05635	9.402	<2e-16	***	0.23272	0.05113	4.552	5.32e-06	***	-0.05416	0.06084	-0.890	0.373		-0.04112	0.18382	-0.224	0.823	
Seed mass x Oil content interaction	0.58742	0.08326	7.055	1.73e-12	***	0.19464	0.07503	2.594	0.00948	**	-0.02446	0.08879	-0.275	0.783		-0.31305	0.25981	-1.205	0.228	
Biomass intake (total mass)																				
(Intercept)	6.2695	0.6052	10.360	<2e-16	***	5.2066	0.4251	12.248	<2e-16	***	4.1587	0.3399	12.236	<2e-16	***	0.82319	0.12686	6.489	6.31e-10	***
Seed mass	1.6065	0.6412	2.506	0.013	*	1.3881	0.4504	3.082	0.00234	**	0.5743	0.3601	1.595	0.1123		-0.20395	0.13440	-1.517	0.131	
Oil content	2.5535	0.6080	4.200	3.98e-05	***	1.2391	0.4271	2.901	0.00412	**	-0.1222	0.3415	-0.358	0.7208		0.04134	0.12746	0.324	0.746	
Seed mass x Oil content interaction	2.7221	0.6710	4.057	7.06e-05	***	2.2611	0.4714	4.797	3.09e-06	***	0.7554	0.3769	2.005	0.0463	*	0.16907	0.14066	1.202	0.231	
Lipid biomass intake																				
(Intercept)	118.87	14.49	8.202	2.53e-14	***	88.327	7.687	11.491	<2e-16	***	75.227	8.269	9.098	<2e-16	***	22.581	5.424	4.163	4.61e-05	***
Seed mass	-68.25	15.36	-4.444	1.44e-05	***	-52.344	8.144	-6.427	8.85e-10	***	-53.246	8.761	-6.078	5.82e-09	***	-21.232	5.747	-3.695	0.000282	***
Oil content	103.40	14.56	7.101	1.97e-11	***	73.656	7.723	9.537	<2e-16	***	49.477	8.308	5.955	1.11e-08	***	22.623	5.450	4.151	4.84e-05	***
Seed mass x Oil content interaction	-61.75	16.07	-3.842	0.000162	***	-48.737	8.523	-5.718	3.74e-08	***	-44.736	9.168	-4.879	2.13e-06	***	-23.489	6.014	-3.906	0.000127	***

5.2.4 Discussion

The aim of this study was to understand how seed mass and seed lipid content govern the seed preference of four common ground beetles varying in body size. As expected weed seed consumption varied both with seed and ground beetles' species. We assumed that ground beetles should be limited by seed mass (i.e. seed size) and that, among the smallest seeds, ground beetles should consume more seeds with higher lipid content. Our results broadly confirmed these expectations, revealing a preferential intake of small seed species even for *P. cupreus* which showed the lowest seed consumption rate. Preferential seed intake of the smallest seeds is consistent with previous findings in ground beetles (Honek et al. 2007; Petit et al. 2014, Deroulers et al. in review), and more generally in granivorous predators, which showed that seed mass (i.e. size) strongly influenced seed predation mainly because of physical constraint (Wang et al. 2009; Gaba et al. 2014b; Honek et al. 2011). *H. affinis* was found to consume more species of weed seeds than other ground beetles species tested (see also Honek et al. 2007), and results found for *P. rufipes* also seem in agreement with others studies (Goldschmidt & Toft 1997; Hartke et al. 1998; Harrison & Gallandt 2012). Handling larger seeds is generally more time-consuming (Heredia et al. 2005) and requires more energy than for the smaller seeds (Pirk et al. 2011). The positive relationship between seed mass and seed coat thickness (Davis et al. 2008) may also explain the preferential intake for smaller seeds by ground beetles. Indeed, we observed that at least for the larger seeds, carabid beetles remove coat and ingest only the seed itself. The two weed species that were not consumed at all are also among the largest (diameter: 3-4mm for *G. aparine* and 2.5 to 3.5mm for *V. hederifolia*) and the heaviest among our set (the 4th and 7th heaviest seeds), further showing thorny or scarred coat (see www2.dijon.inra.fr/hyppa), presumably making their consumption more difficult for ground beetles. Seeds of *G. aparine* have been daily consumed less than 0.01 seed in another study (Petit et al. 2014) as in our study, while 0.45 seed (± 0.28) have been daily consumed in winter wheat during a field preference experiments (Honek et al. 2003). Clear preference for some seeds, e.g. *Viola arvensis* or *Chenopodium album* have been found in other studies as well (Petit et al. 2014).

Our results further showed a higher consumption of the seed species with high lipid content. Thus, provided seed size allowed its consumption, ground beetles consumed seeds with higher lipid content. Indeed, we detected positive correlation between seed lipid content and seed intake for the two largest ground beetles tested while no relation were observed for the two lightest ones (*H. affinis* and *P. cupreus*). Though the four carabid beetles tested in this study clearly preferred small seeds, we found that seed lipid content also drive in parts consumption rate. Indeed, many small weed seeds were not consumed at all, thus others seed characteristics could repulse ground beetles to consume them, such as lack of lipids, or alternatively chemical compounds. In addition, quantifying the statistical interaction between seed size and seed lipid content, and thanks to our weed seed selection design avoiding correlation between seed mass and seed lipid content, we found that that both *Harpalus* species and *P. rufipes* actually prioritized consumption of seed lipidic biomass over size.

Our results partly support the hypothesis that largest-bodied beetles would have access to a wider set of weed seed species (Honek et al. 2003). *P. cupreus* showed both the lowest total consumption and the smallest range of weed seeds consumed, is known to have omnivorous feeding habits, and seems to be a specialist of few weed seeds (Hanski et al. 1991). It is also known that imbibed seeds are more easily consumed by ground beetles than dry seeds (Kulkarni et al. 2017), because moisture improves release of volatile compounds, such as ethanol or acetaldehyde

(Jorgensen, 2001). Since ground beetles detect weed seeds with olfactory cues, at least partly, seeds would be easier to be detected (Kulkarni et al. 2017) in addition to be softened hence easier to ingest (Law & Gallagher 2014).

5.3 Conclusion

Top-down regulation of weeds resulting from the activity of granivorous species is potentially an important ecosystem function (Losey and Vaughan. 2006; Bohan et al. 2011; Evans et al. 2011; Gaba et al. 2014b). To which extant beetles might be involved remains to be studied quantitatively. Indeed, weed seedbank regulation potential has not been compared between beetles, and e.g., birds and small mammals (but see Brust & House 1988; Honek et al. 2003). The different seed predators, because of their different sizes and metabolic requirements, may be actually complementary in regard to preferences for seed size and seed lipid biomass. Few studies have investigated seed trait effects on weed seed consumption by granivorous species, such as skylarks (*Alauda arvensis*), a winter seed feeder and a common farmland specialist bird (Robinson. 2004; Eraud et al. 2015). In this bird, most eaten seeds were as small as seeds selected by carabid beetles, i.e. <2 mg (Green. 1978; Eraud et al. 2015). Seed species most consumed by ground beetles and skylark include for instance *Chenopodium*. Skylarks also trade size and lipid content, showing a preference for smallest weed seeds with high lipid content (Gaba et al. 2014). Conversely a preference for largest seeds, including hard-shelled seeds, was found in the mice *Peromyscus maniculatus* (Brust & House 1988; see also Moles et al. 2003). It may therefore be relevant to compare foraging preferences of the main seed eaters in farmland landscapes.

Acknowledgements

The authors would like to thank Isabelle Badenhauer and Olivier Lourdaux for advices and materials for the experiment, Bertrand Gauffre, Simon Emeriau and Alexis Harismendy for help in elaborating protocols and conducting trials, and Marilyn Roncoroni for ground beetle identification. This work was supported by the ANR AGROBIOSE (ANR-13-AGRO-0001) and ERANET ECODEAL grants from the French Agence Nationale de la Recherche. PD PhD was co-funded by the Conseil Départemental des Deux-Sèvres and the Région Poitou-Charentes.

Literature cited

- Belsley. D. A., Kuh. E. and Welsch. R. E. 1980 Detecting and Assessing Collinearity. in Regression Diagnostics: Identifying Influential Data and Sources of Collinearity. John Wiley & Sons. Inc., (pp. 85–191). Hoboken. NJ. USA. doi: 10.1002/0471725153.ch3
- Boyetchko. S. M., Bailey. K. L., & De Clerck-Floate. R. A. 2009. Current biological weed control agents-their adoption and future prospects. *Prairie Soils Crops*. 2(6).
- Bohan. D. A., Boursault. A., Brooks. D. R. & Petit. S. 2011. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators: Carabid seed predation. *Journal of Applied Ecology* 48. 888–898.
- Bretagnolle. F., Matejicek. A., Gregoire. S., Reboud. X. & Gaba. S. 2016. Determination of fatty acids content, global antioxidant activity and energy value of weed seeds from agricultural fields in France. *Weed Research* 56. 78–95.

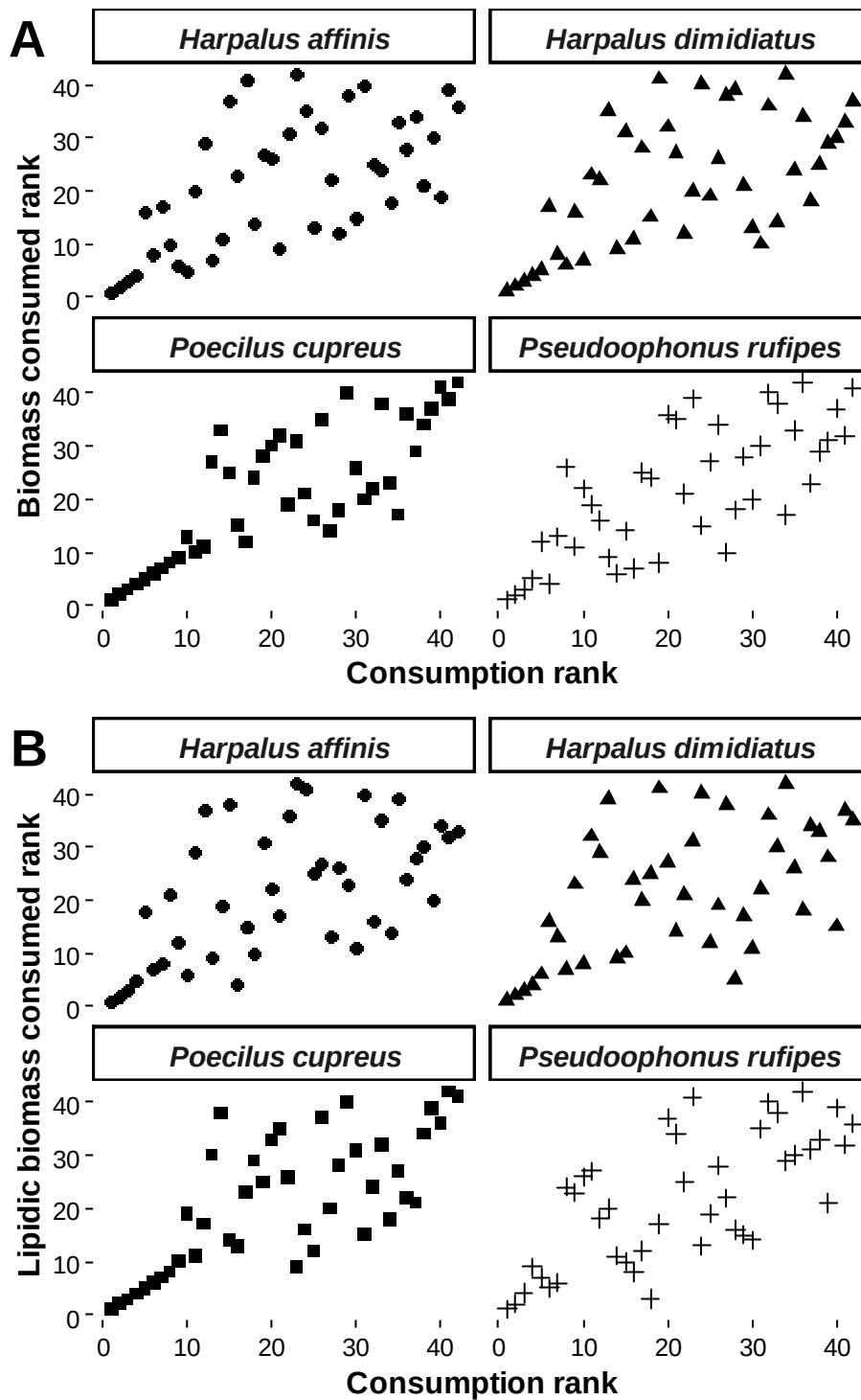
- Bretagnolle, V., Berthet, E., Gross, N., Gauffre, B., Plumejeaud, C., Houte, S., Badenhauer, I., Monceau, K., Fabrice, A., Monestiez, P. & Gaba, S. (2018) Biodiversity, ecosystem services and citizen science: the value of long term monitoring in farmland landscapes for sustainable agriculture. *Science of the Total Environment* 627: 822-834.
- 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.
- Buhler, D. D., Hartzler, R. G. & Forcella, F. 1997. Implications of weed seedbank dynamics to weed management. *Weed Science* 329–336.
- Crawley, M. J. 1992 Population Dynamics of Natural Enemies and their Prey. in *Natural Enemies: The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases* (ed M. J. Crawley). Blackwell Scientific Publications. (pp. 40-89). Oxford. UK. doi: 10.1002/9781444314076.ch3.
- Crawley, M. J. 2000. Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford. 167-182.
- Cromar, H. E., Murphy, S. D., & Swanton, C. J. 1999. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds. *Weed Science*. 184-194.
- Davis, A. S., Schutte, B. J., Iannuzzi, J., & Renner, K. A. 2008. Chemical and physical defense of weed seeds in relation to soil seedbank persistence. *Weed Science*. 56(5). 676-684.
- Eraud, C., Cadet, E., Powolny, T., Gaba, S., Bretagnolle, F., & Bretagnolle, V. 2015. Weed seeds, not grain, contribute to the diet of wintering skylarks in arable farmlands of Western France. *European journal of wildlife research*. 61(1). 151-161.
- Eskelson, M. J., Chapman, E. G., Archbold, D. D., Obrycki, J. J., & Harwood, J. D. 2011. Molecular identification of predation by carabid beetles on exotic and native slugs in a strawberry agroecosystem. *Biological Control*. 56(3). 245-253.
- Forsythe, T. G. 1983. Mouthparts and feeding of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 79(4). 319-376.
- Gaba, S., Bretagnolle, F., Rigaud, T. & Philippot, L. 2014a. Managing biotic interactions for ecological intensification of agroecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2. 29.
- Gaba, S., Collas, C., Powolny, T., Bretagnolle, F., & Bretagnolle, V. 2014b. Skylarks trade size and energy content in weed seeds to maximize total ingested lipid biomass. *Behavioural Processes*. 108. 142-150.
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., ... & Reboud X. 2017. Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research*. 57(3). 123-147.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W., Emmerson, M., Morales, M. B., ..., & Eggers, S. 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*. 11(2). 97-105.
- Green, R. 1978. Factors affecting the diet of farmland skylarks *Alauda arvensis*. *The Journal of Animal Ecology*. 913-928.
- Heap, I. 2014. Herbicide resistant weeds. In *Integrated pest management* (pp. 281-301). Springer Netherlands.

- 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(5), 999-1010.
- Henderson, C. B. 1990. The influence of seed apparency, nutrient content and chemical defenses on dietary preference in *Dipodomys ordii*. *Oecologia*, 82(3), 333-341.
- Heredia, A., and C. Detrain. 2005. Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. *Behavioural Processes*, 70, 289-300.
- Holm, F. A., & Johnson, E. N. 2009. The history of herbicide use for weed management on the prairies. *Prairie Soils Crops*, 2, 1-11.
- Honek, A., Martinkova, Z., & Jarosik, V. 2003. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *Eur. J. Entomology* 100(4), 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(4), 343-353.
- Jorgensen, E. E. 2001. Emission of volatile compounds by seeds under different environmental conditions. *The American Midland Naturalist*, 145(2), 419-422.
- Kelrick, M. I., MacMahon, J. A., Parmenter, R. R., & Sisson, D. V. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia*, 68(3), 327-337.
- Kielty, J. P., Allen-Williams, L. J., Underwood, N., & Eastwood, E. A. 1996. Behavioral responses of three species of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) to olfactory cues associated with prey and habitat. *Journal of Insect Behavior*, 9(2), 237-250.
- Kollmann, J., Coomes, D. A., & White, S. M. 1998. Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. *Functional Ecology*, 12(4), 683-690.
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M., & Willenborg, C. J. 2015. The role of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in weed seed consumption: a review. *Weed Science*, 63(2), 335-376.
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M., Spence, J. R., & Willenborg, C. J. 2017. Seed detection and discrimination by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) are associated with olfactory cues. *PloS One*, 12(1), e0170593.
- Law, J. J., & Gallagher, R. S. 2015. The role of imbibition on seed selection by *Harpalus pensylvanicus*. *Applied Soil Ecology*, 87, 118-124.
- Lundgren, J. G. 2005. Ground beetles as weed control agents: effects of farm management on granivory. *American Entomol.* 51, 224-226.
- Lundgren, J. G., & Rosentrater, K. A. 2007. The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interactions*, 1(2), 93-99.
- Lundgren, J. G. 2009. Biological Control of Weed Seeds in Agriculture Using Omnivorous Insects. *Relationships of Natural Enemies and Non-Prey Foods*, 333-351.
- Lundgren, J. G., Saska, P., & Honěk, A. 2013. Molecular approach to describing a seed-based food web: the post-dispersal granivore community of an invasive plant. *Ecology and evolution*, 3(6), 1642-1652.

- Marone. L., Horno. M. E., & Solar. R. G. D. 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology*. 88(6). 940-949.
- 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(2). 157-164.
- Menalled. F. D., Gross. K. L., & Hammond. M. 2001. Weed aboveground and seedbank community responses to agricultural management systems. *Ecological Applications*. 11(6). 1586-1601.
- Moles. A. T., Warton. D. I., & Westoby. M. 2003. Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology*. 84(12). 3148-3161.
- O'Brien. R. M. 2007. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & Quantity*. 41(5). 673-690
- Pannwitt, H., Westerman, P.R., de Mol, F., Selig, C. & Gerowitt, B. 2017. Biological control of weed patches by seed predators; responses to seed density and exposure time. *Biological Control* 108: 1-8.
- Petit. S., Boursault. A., & Bohan. D. A. 2014. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology*. 111(5). 615. doi:10.14411/eje.2014.086
- Pirk. G. I., & De Casenave. J. L. 2011. Seed preferences of three harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in the Monte desert: are they reflected in the diet? *Annals of the Entomological Society of America*. 104(2). 212-220.
- Powles. S. B., & Yu. Q. 2010. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*. 61. 317-347.
- Powolny. T. 2012. Faire face à l'hiver-Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) (Doctoral dissertation. Université de Poitiers).
- Robinson. R. A. 2004. The diet of seed-eating birds on lowland farmland. *British Birds*. 97(9). 464-467.
- Swanton. C. J., & Booth. B. D. 2004. Management of Weed Seedbanks in the Context of Populations and Communities. *Weed Technology* 18: 1496-1502.
- Veldman. J. W., Greg Murray. K., Hull. A. L., Mauricio Garcia-C. J., Mungall. W. S., Rotman. G. B... & McNamara. L. K. 2007. Chemical defense and the persistence of pioneer plant seeds in the soil of a tropical cloud forest. *Biotropica*. 39(1). 87-93.
- Ward. M. J., Ryan. M. R., Curran. W. S., Barbercheck. M. E., & Mortensen. D. A. 2011. Cover crops and disturbance influence activity-density of weed seed predators *Amara aenea* and *Harpalus pensylvanicus* (Coleoptera: Carabidae). *Weed Science*. 59(1). 76-81.
- Westerman. P. R., Wes. J. S., Kropff. M. J., & Van der Werf. W. 2003. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*. 40(5). 824-836.
- 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(6). 606-612.
- Zhang. J., Drummond. F. A., Liebman. M., & Hartke. A. 1997. TB163: Insect Predation of Seeds and Plant Population Dynamics.

Supplementary Material

Figure S1. Relationship between the rank of the weed species based on seed intake and the rank of the species based on biomass intake(A) and lipid biomass intake (B) for the four ground beetles.



6 CHAPITRE IV : Détermination de la réponse fonctionnelle

6.1 Avant-propos et résumé du Chapitre 4 :

Après avoir exploré les deux axes de recherche suivants, la variation de consommation entre les carabes (chapitre 2) et la variation de consommation entre les espèces de graines (chapitre 3), nous nous sommes intéressés à la variation de consommation des carabes en fonction de la densité des graines. Cette mesure de consommation est également appelée réponse fonctionnelle, définit par Salomon (1949) comme la proportion de proies consommée par un prédateur en fonction de la densité de proies. Cette réponse permet de déterminer la capacité d'un prédateur à jouer un rôle dans la régulation d'une espèce proie. Par conséquent, pour étudier le potentiel des carabes dans la régulation des graines adventices, nous avons choisi de déterminer la réponse fonctionnelle pour quatre carabes sur une même espèce de graine et d'explorer la variation intraspécifique. La réalisation de tests successifs nous a également permis de vérifier la constance des niveaux de consommation sur une même espèce de graine adventice par une espèce de carabe.

Dans ce quatrième chapitre, nous avons donc utilisé le protocole détaillé dans le chapitre 1 pour la réalisation de tests successifs. Ainsi nous reprenons les protocoles suivis dans les chapitres 2 et 3, en ajoutant une période de récupération de 24h avec de la nourriture *ad libitum* contenant un mélange de graines adventices et des croquettes pour chats broyées, après les 24h d'expérimentation. Nous avons pu mesurer la consommation de 32 individus d'une même espèce de carabes avec des densités de graines variables. Nous avons sélectionné huit densités (3, 5, 9, 12, 25, 50, 100 et 200 graines) pour déterminer la réponse fonctionnelle des carabes sur les graines de *V.arvensis*. Cela implique la réalisation de 8 tests successifs avec le même individu. Comme dans le chapitre 3 nous avons réalisé ces mesures sur quatre carabes, dont deux à préférence granivore et deux omnivores. Les résultats n'ont pu être obtenus pour *P.cupreus*, car le taux de mortalité était trop important (29 % après 3 tests successifs). Par conséquent, pour cette même espèce nous avons déterminé la réponse fonctionnelle sur l'espèce de graines d'adventices de *Chenopodium album*, car les résultats obtenus pour le chapitre 3 nous ont montrés un taux de consommation moyen supérieur à 10 graines *P.cupreus*.

Nous avons déterminé des réponses fonctionnelles de types II pour les espèces à préférences granivores (*Harpalus*) et *P.cupreus* sans différence entre les femelles et les mâles. Cependant pour *P.rufipes*, les mâles ont également une réponse fonctionnelle de type II, mais pour les femelles nous avons déterminé une réponse de type III. Par ailleurs, l'espèce testée sur *C.album* a fortement diminué sa consommation moyenne après les quatre premiers tests successifs. Cette brusque diminution de la consommation peut être liée soit à la composition chimique de la graine qui devient toxique à fortes doses, soit à un phénomène d'habituation des individus à la présence d'une période de récupération après la phase d'expérimentation.

Ce travail fait l'objet d'un manuscrit qui est en cours de rédaction.

6.2 Functional response of ground beetles on two weed seed species

Deroulers P. ; Bretagnolle V.

CEBC, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers-en-Bois, France

Abstract

Interactions between weed seed and carabid beetles can be studied within a predator prey interaction framework. In particular, determining the type of functional response, i.e. the number of prey killed by a predator according to the prey density, may help elucidate whether or not a predator can regulate its prey. In the present study, we selected four carabid species according to their abundance and their feeding behaviour to characterize their functional response of a common weed seed species for three of them (all granivorous), *Viola arvensis* whiel another weed species was used for the fourth carabid species Results showed that a type II functional response was by far the commonest (seven cases out of eight, four species and two sex), only the female of one of the species, *P. rufipes*, possibly showing a type III functional response. Incidentally, this species is the largest of the four, and a weed seed specialist species. Type III functional response indicates a potential role in the weed seed species regulation. We also call for further studies, especially in the field, since we offered only a single seed species, while many are available, and prey switching could not be quantified here, possibly underestimating type III responses.

Keywords: Carabids, weed seed, granivory, functional response, biological control

6.2.1 Introduction

Predation is defined as a trophic interaction between two species, in which one is consumed by the other, the former being most often killed (Ricklefs & Miller, 2005). Two sides of the predator-prey relationships have attracted most attention: the impact of predator consumption rate on prey abundance, and the dynamics between prey and predators' densities (Ricklefs & Miller, 2005). Solomon (1949) coined these two as numerical and functional responses, respectively. Numerical response relates to co-variation between prey and predator densities, while functional response describes the number of prey killed by a predator according to prey density (Holling, 1959). Three different types of functional responses have been described: (i) predators may consume a constant proportion of prey irrespectively of prey density (type I; Holling, 1958); (ii) there may be an inverse density-dependent relationship between the predation and prey density (type II; Luff, 1983), in which predators consume prey with a negatively accelerating response; and (iii) predator response may be sigmoid and showing an upper asymptote that corresponds to an upper limit (satiation; type III). Type II is the most commonly found (Luff, 1983). In Type III, predators are able to learn or to switch between preys according to resource densities (Jeschke et al., 2002). Only in this functional response type, predators may be able to regulate their prey (Oaten & Murdoch, 1975; Redpath & Thirgood, 1999).

Regulating prey, such as agricultural pests, has been a recent major issue in the context of weed regulation, especially under the agro-ecology transition (González-Chang et al., 2016). Weeds have traditionally been suppressed by intensive use of herbicides, which raised environmental and health issues (review in Petit et al. 2011; Gaba et al., 2014, 2015, Marshall et al., 2003). The alternative ecological intensification paradigm, which consists in enhancing ecosystem intermediate services through biodiversity (Bommarco et al., 2013) may help reducing reliance on herbicides uses (Buhler et al., 1997; Menalled et al., 2001). However, this new paradigm needs identifying key species able to regulate or controlling weed abundance. Seed predators (granivorous species) may be such candidates (Crawley, 2000). Carabid beetles (*Carabidae*) are claimed to be one of the most important invertebrate seed predators in agroecosystems (Honek et al., 2003; Lundgren et al., 2006; O'Rourke et al., 2006), able to impact weed seed bank density (Bohan et al., 2011; Fox et al. 2013). Indeed, weed seed predation in agroecosystems increases with carabid beetles diversity (Gaines & Gratton, 2010) and the seed bank abundance was shown to be negatively correlated to the abundance of carabid beetles (Bohan et al., 2011). However, whether carabid beetles are effective biological control agents able to regulate weeds still remains to be demonstrated (Kulkarni et al., 2015). In particular, neither numerical nor functional responses of carabid beetles have ever been described. Here we explored carabid-weed seed interaction as predator-prey relationship, focusing especially on functional responses of carabid beetles to weed seed density, as a prerequisite for elaborating management options relying on carabid beetles to regulate weeds, as a necessary first step (Redpath & Thirgood, 1999). We quantitatively describe the functional response of four different species of carabid beetles and two weed seeds, and establish that all but one show type II response.

6.2.2 Material and methods

- Study species

Carabids were collected in the Long Term Social-Ecological Research 'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre' (LTSER-ZAPVS), Deux-Sèvres, central-western France (see Bretagnolle et al., in review). Animals were caught with pitfall traps that were placed in field edges and filled with soil pebbles to provide shelter for trapped individuals. Each trap was emptied daily to avoid cannibalism. Carabid

beetles were then brought back to the laboratory and kept individually in plastic boxes (diameter: 5.5cm, height: 6.5cm) at room temperature (22 °C) and fed *ad libitum* with weed seeds mixture and crushed cat crockets (Purina®, Friskies®). Catching and housing beetles lasted until the numbers of individuals required to start experiments had been reached (i.e., 32 individuals per species available simultaneously). Three granivorous species were tested *Harpalus dimidiatus*, *Harpalus distinguendus* and *Pseudoophonus rufipes*. In addition, we tested an omnivorous species: *Poecilus cupreus* which is one of the most abundant species in Western France agroecosystems (Marrec et al. 2015).

- Weed seed species

Functional responses of the different beetles were initially assessed using a single weed seed species, *Viola arvensis*, a common species in western France agroecosystems and known to be consumed by granivorous carabids beetles (Deroulers & Bretagnolle, in review). However, *P. cupreus* did not much consume *V. arvensis*, so for this species we used *Chenopodium album* (Deroulers et al., MS submit.). All seeds were obtained from Herbiseed® (Twyford, UK). Eight different weed seed densities were tested: 3, 5, 9, 15, 25, 50, 100 and 200 seeds per trial. This range of seed density was fixed according to natural densities found in the LTSEZ-ZAPVS: Powolny (2012) found an average density of 1200 seeds/m², corresponding to 30 seeds in our 253 cm² experimental area.

- Experimental procedure

All tests were conducted in climatic chambers (Vötsch Industrietechnik®) with 70% humidity, 25 °C temperature and 17/7 hours day/night (Deroulers et al. Ms submitted). Experimental set up consisted in plastic boxes (11x23x8 cm), on which seeds were placed in a 63.60 cm² arena and covered by sand (granulometry: 300µm, colour: chocolate; le marchand de sable, Challans 85). Moist cotton and a paper shelter (5x4 cm) were placed in the box (see Fig. 1). Before any test, every individual had a 72h fasting period, in order to standardize hunger of beetles. Then, they were weighted and placed in the experimental boxes for 24 h, the complete test duration. After the test, they were weighted again, and replaced in their respective plastic pot with food mixture during 24h until next trial. Each individual was subjected to the eight seed densities, such that functional responses could be obtained at individual level. Successive sessions for each individual have been ordered to alternate low and high densities. To avoid any effect of plastic box position in the climatic chamber, they were randomly placed for each session. After the test, the remaining seeds were counted; missing seeds and the ones consumed <50% were considered to be eaten (Honek et al., 2005). A total of 32 individuals per species were tested (i.e. four per density at each session) during 40 days.

- Statistical analyses of functional response

Functional responses of type II and type III are difficult to differentiate, especially since they differentiate at very low prey density (Trexler et al., 1988; Juliano, 2001). To determine the shape of the functional response between seed consumption of each carabid beetles and seed densities, we followed the process recommended by Trexler et al. (1988), estimating parameters with the proportion of prey eaten (N_a/N_0) as a function of prey density (N_0 ; Juliano, 2001), following

$$\frac{N_a}{N_0} = \frac{\exp(P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3)}$$

Where P_0 = Intercept; P_1 = Linear coefficient; P_2 = Quadratic coefficient; P_3 = Cubic coefficient; N_a = Number of prey consumed; N_0 = Prey density

There is argument about whether the intercept should be set at 0 (see Trexler et al., 1988), so we ran two models, one with the intercept at 0, the other not. A first step consisted in checking whether the cubic coefficient (P3) differ statistically from zero. If not, models were ran again without the cubic coefficient. Then, if the linear coefficient (P1) is positive and significant, the proportion of prey consumed is positively density dependent, suggesting a type III functional response. Alternatively, if the linear coefficient is negative and significant, the proportion of prey consumed declines monotonically with the initial number of prey offered, thus describing a type II functional response (Juliano, 2001). We fitted the polynomial regression with GLM using maximum likelihood with binomial error in R-software with the package 'lme4' (R development Core Team, 2008).

Results for the logistic regression indicated, for each ground beetles species, that our data fit with a type II functional response. Since, there was no replacement during our experiments, we used the random predator equation of Rogers (1972) to describe the functional response: $N_a = N_0[1 - \exp(aT_h N_a - aT)]$ with N_a and N_0 are respectively Number of prey consumed and Prey density, T is the total experimentation time (24h), a is the attack rate and T_h is the handling time.

6.2.3 Results

Results from generalized linear model fit by maximum likelihood are summarized in Table 5. Both *Harpalus* species showed clearly type II functional response on *Viola arvensis* seeds, whatever the sex. For the other two species (*P.cupreus* and *P.rufipes*), males showed a also a type II functional response, as females on *C.album* seeds for *P.cupreus*, while females of *P.rufipes* had type III functional response on *V. arvensis*.

Table 5: Maximum likelihood estimates from generalized linear model analyses, of the proportion consumed by three carabids species on *Viola arvensis* and one on *Chenopodium album*. One with the intercept=0, the other intercept≠0.

Prey species	Predator species	With intercept ≠ 0						With intercept = 0				
		Sexe	Parameters	Estimate	Std. Error	z value	Pr(< z)	Parameters	Estimate	Std. Error	z value	Pr(< z)
Viola arvensis	Harpalus dimidiatus	Male	intercept	-4.940e-01	7.759e-02	-6.368	<0.0001	linear	-2.800e-02	2.950e-03	-9.492	<0.0001
			linear	-6.865e-03	1.759e-03	-3.903	<0.0001	quadratic	2.331e-04	4.782e-05	4.876	<0.0001
			quadratic	3.508e-06	7.432e-06	0.472	0.637	cubic	-6.814e-07	1.680e-07	-4.057	<0.0001
			cubic				NS					
		Female	intercept	-7.855e-01	1.094e-01	-7.183	<0.0001	linear	-3.712e-02	4.133e-03	-8.982	<0.0001
			linear	1.219e-03	2.417e-03	0.505	0.61385	quadratic	4.145e-04	6.640e-05	06.243	<0.0001
			quadratic	-3.023e-05	1.015e-05	-2.977	<0.01	cubic	-1.364e-06	2.321e-07	-5.877	<0.0001
			cubic				NS					
Viola arvensis	Harpalus distinguendus	Male	intercept	1.039e-01	8.549e-02	1.215	0.224	linear	-2.643e-02	1.164e-03	-22.71	<0.0001
			linear	-2.867e-02	2.184e-03	-13.128	<0.0001	quadratic	6.861e-05	6.366e-06	10.78	<0.0001
			quadratic	7.732e-05	9.625e-06	8.034	<0.0001					
		Female	intercept	2.643e-02	9.872e-02	0.268	0.789	linear	-2.316e-02	1.276e-03	-18.148	<0.0001
			linear	-2.371e-02	2.434e-03	-9.740	<0.0001	quadratic	5.780e-05	6.928e-06	8.343	<0.0001
			quadratic	5.994e-05	1.059e-05	5.659	<0.0001					
Viola arvensis	Pseudoophonus rufipes	Male	intercept	2.192e-01	8.998e-02	2.436	0.02	linear	-9.808e-03	9.557e-04	-10.263	<0.0001
			linear	-1.403e-02	1.984e-03	-7.070	<0.0001	quadratic	2.558e-05	5.070e-06	5.046	<0.0001
			quadratic	4.135e-05	8.246e-06	5.015	<0.0001					
		Female	intercept	-3.463e-01	1.646e-01	-2.104	0.04	linear	1.014e-02	3.898e-03	2.601	<0.01
			linear	2.648e-02	8.690e-03	3.047	0.00231	quadratic	-2.396e-04	6.226e-05	-3.847	<0.001
			quadratic	-4.261e-04	1.084e-04	-3.933	<0.0001	cubic	8.497e-07	2.167e-07	3.921	<0.0001
			cubic	1.417e-06	3.461e-07	4.095	<0.0001					
Chenopodium album	Poecilus cupreus	Male	intercept	-3.396e-01	1.080e-01	-3.145	0.002	linear	-1.622e-02	1.260e-03	-12.873	<0.0001
			linear	-9.533e-03	2.453e-03	-3.885	<0.001	quadratic	3.631e-05	6.804e-06	5.337	<0.0001
			quadratic	1.104e-05	1.044e-05	1.058	0.290141					
		Female	intercept	-6.457e-01	2.829e-01	-2.283	0.02	linear	-7.867e-02	7.927e-03	-9.924	<0.0001
			linear	-4.668e-02	1.574e-02	-2.966	0.003	quadratic	9.084e-04	1.283e-04	7.079	<0.0001
			quadratic	5.351e-04	2.029e-04	2.637	<0.01	cubic	-2.862e-06	4.501e-07	-6.35	<0.0001
			cubic	-1.715e-06	6.595e-07	-2.600	<0.01					

Consumption rate on *Chenopodium album* varied significantly between sessions for *P. cupreus* (Tab. 6). It decreased abruptly after session four (Fig. 28A), falling from 9.70 (+/-1.07) during the first four sessions to 1.04 (+/-0.22) during the last four. Therefore, we analyzed data for only the four first successive tests for this particular species. For the three others species, using *Viola arvensis*, there was no significant consumption variation among sessions (Tab. 6), indicating we could use the eight sessions for the other three carabid beetle species (Fig. 28B-D).

Table 6: Results of Kruskal-Wallis rank sum test of each carabid beetle to verify any significant difference of the consumption between successive sessions

	Chi ²	df	p-value
H.dimidiatus	7.8127	7	0.3494
H.distinguentus	8.3279	7	0.3046
P.rufipes	4.293	7	0.7455
P.cupreus	92.865	7	<0.0001

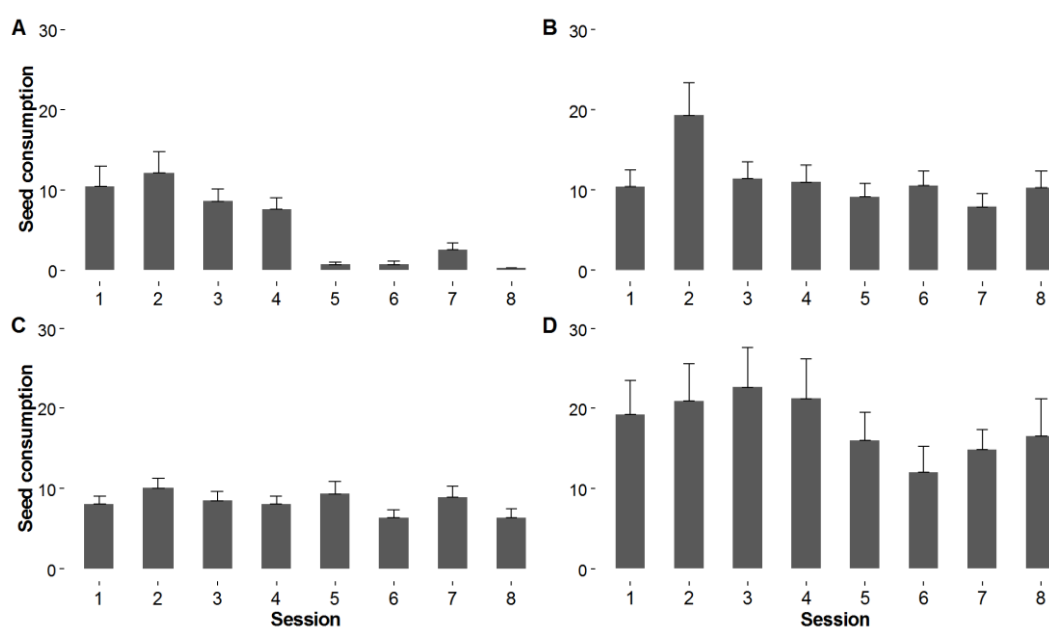


Figure 29: Mean of the number of seed consumed according to session for (A.) *Poecilus cupreus*, (B.) *Harpalus dimidiatus*, (C.) *Harpalus distinguendus* and, (D.) *Pseudoophonus rufipes*.

Total weed seeds consumption rates according to seed density are represented in figure 29 for each carabid species, a rather clearly suggest type II responses in all cases.

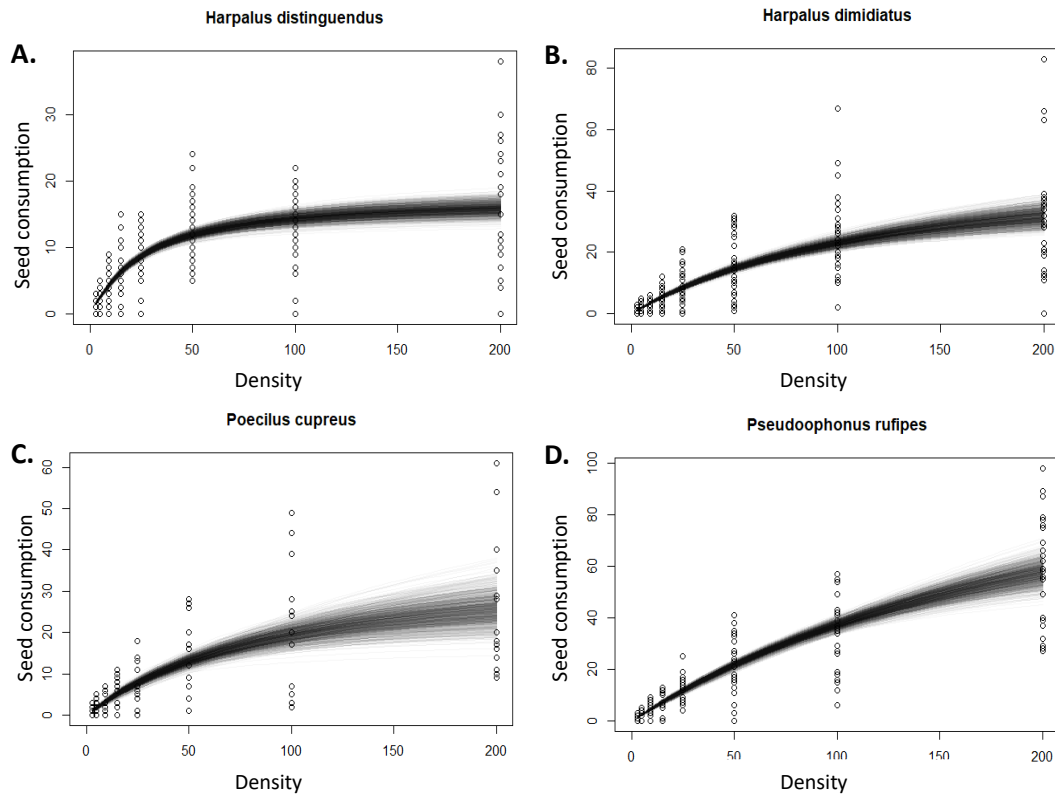


Figure 30: Total weed seeds consumption rates according to seed density for each carabid species with functional response shaped with the Random predator equation (Rodgers, 1972)

6.2.4 Discussion

In seven of eight cases (four species, two sex), we found a type II functional response. This type of functional response is characterized by a decreasing rate of prey consumed with prey density and is the most common in insects (Shah and Khan 2013). Functional responses of type II were often found in studies where only single prey species were offered (Shenk & Bacher, 2002). However, Hassel (1977) argued that type III of functional response are more common than supposed. While results on male individuals on *P.rufipes* suggested a type II of functional response, results on females individuals of *P.rufipes* suggested a type III functional response. Difference in the response between male and female in *P.rufipes* species could be explain by the difference in physiology between sexes (Knapp, 2016). Alternatively, the difference found in this study may be an artifact, since the difference between type II and III is only at very low densities of prey.

Artefactual results could not indeed be excluded. For instance, there was an important decrease of *C.album* seeds consumption after the first four tests for *P.cupreus*. Since we used the same individuals, sequentially, for all tests, such decrease may have been caused by increasing reluctance to consume seeds. Indeed, seeds are composed by secondary metabolites, such as phenols and alkaloids, which can play a role as chemical defenses against seed predators (Veldman et al. 2007; Davis et al., 2008). Thus, after a certain amount of seeds consumed, carabid beetles may no longer be able to ingest seeds. Davis et al. (2008) studied the composition of several weed seed species, including *C. album*, in *ortho*-dihydroxyphenols (o-DHP), a class of putative seed defense compounds

(Hendry et al. 1994) and found *C. album* seeds to be the least protected species tested, among six other species ($9.2 \mu\text{g.g seed}^{-1}$) (Davis et al., 2008). But other compounds, such as cyanoglycosides (Hendry et al., 1994) or phytoalexins (Haloïn, 1983) may play a role in seed chemical defense. Mortality rate during our experimentations varied according to carabid species, and was indeed highest for *P. cupreus*, just after *P. rufipes*. Body mass affected seed consumption between carabid species, with heavier species consumed more seeds, as previously found (Honek et al., 2007).

Functional response can theoretically determine if a predator is able to regulate the density of its prey (Murdoch & Oaten 1975). Our study suggests that carabid beetles may be considered as biological control agents for weed seeds, though type II responses was the norm. However, functional response of a generalist predator to a single prey species should be interpreted cautiously as, under natural conditions, generalist predators meet a large variety of seed species and prey types (Shenk & Bacher, 2002), and thus may switch to different prey types according to their relative density. This calls therefore for future studies investigating other components of functional response, in particular prey switching, which signs type III response type.

Acknowledgements

We thank Isabelle Badenhäusser and Olivier Lourdais for helping with the equipment needed for the tests, Marilyn Roncoroni for her support in species identification sharing her knowledge on ground beetles, and François Bretagnolle and Bertrand Gauffre for their advice. Many thanks at Alexis Harismendy and Simon Emeriau for their support for experimentation. PHD funding was obtained from Conseil Départemental des Deux-Sèvres and Région Poitou-Charentes. This study took place under, and was funded by ANR AGROBIOSE and LISEA foundation projects.

Literature cited

- Barbault, R. (2008). *Écologie générale-6e éd. : Structure et fonctionnement de la biosphère*. Dunod.
- Bohan, D. A., Boursault, A., Brooks, D. R., & Petit, S. (2011). National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators: Carabid seed predation. *Journal of Applied Ecology*, 48 (4), 888–898.
- Davis, A. S., Schutte, B. J., Iannuzzi, J., & Renner, K. A. (2008). Chemical and physical defense of weed seeds in relation to soil seedbank persistence. *Weed Science*, 56 (5), 676–684.
- Fox, A. F., Reberg-Horton, S. C., Orr, D. B., Moorman, C. E., & Frank, S. D. (2013). Crop and field border effects on weed seed predation in the southeastern U.S. coastal plain. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 177, 58–62.
- Gaines, H. R., & Gratton, C. (2010). Seed predation increases with ground beetle diversity in a Wisconsin (USA) potato agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137 (3–4), 329–336.
- González-Chang, M., Wratten, S. D., Lefort, M.-C., & Boyer, S. (2016). Food webs and biological control: A review of molecular tools used to reveal trophic interactions in agricultural systems. *Food Webs*, 9, 4–11.
- Halloin, J. M., & others. (1983). Deterioration resistance mechanisms in seeds. *Phytopathology*, 73 (2), 335–339.
- Hassell, M. P., Lawton, J. H., & Beddington, J. R. (1977). Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *The Journal of Animal Ecology*, 249–262.
- Hendry, G. A. F., Thompson, K., Moss, C. J., Edwards, E., & Thorpe, P. C. (1994). Seed persistence: a correlation between seed longevity in the soil and ortho-dihydroxyphenol concentration. *Functional Ecology*, 658–664.
- Holland, J. M., & others. (2002). *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Limited.
- Holling, C. S. (1959). Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism¹. *The Canadian Entomologist*, 91 (7), 385–398.
- Holling, C. S. (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 98 (S48), 5–86.
- Honek, A. (1997). The effect of temperature on the activity of Carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *European Journal of Entomology*, 94 (1), 97–104.
- Honek, A., & Martinkova, Z. (2005). Pre-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology*, 93 (2), 335–344.
- Honek, A., Martinkova, Z., Jarosik, V. (2003). Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *EJE*, 100 (4), 531–544.
- 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*, 12 (1), 89–96.
- 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 (4), 343–353.

- Honek, A., Saska, P., & Martinkova, Z. (2006). Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118(2), 157–162.
- Hulme, P. E., & Benkman, C. W. (2002). Granivory. *Plant – animal Interactions: An Evolutionary Approach*, 132–154.
- Juliano, S. A. (2001). Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. *Design and Analysis of Ecological Experiments*.
- Klimeš, P., & Saska, P. (2010). Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in *Amara* (Coleoptera: Carabidae): Seed consumption in *Amara*. *Journal of Applied Entomology*, 134 (8), 659–666.
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M., & Willenborg, C. J. (2015). The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science*, 63 (2), 335–376.
- Luff, M. L. (1983). The potential of predators for pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 10 (2), 159–181.
- Makarov, K. V. (1994). Annual reproduction rhythms of ground beetles: a new approach to the old problem (pp. 177–182). Springer.
- Marrec, R., Badenhassner, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., & Gauffre, B. (2015). Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199, 282–289.
- Marshall, E. J. P., Brown, V. K., Boatman, N. D., Lutman, P. J. W., Squire, G. R., & Ward, L. K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields*. *Weed Research*, 43 (2), 77–89.
- Mauchline, A. L., Watson, S. J., Brown, V. K., & FROUD-WILLIAMS, R. (2005). Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research*, 45 (2), 157–164.
- 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 (1–4), 49–54.
- Oaten, A., & Murdoch, W. W. (1975). Functional response and stability in predator-prey systems. *The American Naturalist*, 109 (967), 289–298.
- Powolny, T. (2012). Faire face à l'hiver-Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*). Université de Poitiers.
- Ricklefs, R. E., Miller, G. L., & Bugnicourt, M. (2005). *Écologie*. De Boeck Supérieur.
- Schenk, D., & Bacher, S. (2002). Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. *Journal of Animal Ecology*, 71 (3), 524–531.
- Shah, M. A., & Khan, A. A. (2013). Functional response-a function of predator and prey species. *The Bioscan*, 8 (3), 751–758.
- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology*, 1–35.
- Trexler, J. C., McCulloch, C. E., & Travis, J. (1988). How can the functional response best be determined? *Oecologia*, 76 (2), 206–214.

Veldman, J. W., Greg Murray, K., Hull, A. L., Mauricio Garcia-C, J., Mungall, W. S., Rotman, G. B., ... McNamara, L. K. (2007). Chemical defense and the persistence of pioneer plant seeds in the soil of a tropical cloud forest. *Biotropica*, 39 (1), 87–93.

Westerman, P. R., Wes, J. S., Kropff, M. J., & Van der Werf, W. (2003). Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 40 (5), 824–836.

7 Discussion générale

7.1 Principaux résultats obtenus

L'analyse des interactions entre les graines adventices et les carabes sous l'angle d'une interaction proie-prédateur est une approche jusqu'ici peu développée. Pourtant, cette dernière peut fournir des éléments de réponse sur les capacités des espèces prédatrices à réguler une espèce proie (Murdoch & Oaten, 1975). Cependant, les interactions trophiques potentielles entre ces deux communautés, composées de plusieurs centaines d'espèces sont très diverses et d'intensité très variées. Afin de réduire ce nombre dans le but d'analyser ces interactions, nous nous sommes intéressés (i) à la variation de consommation entre 28 espèces prédatrices sur une même espèce de graine, (ii) à la variation de la consommation de quatre espèces prédatrices sur 42 espèces proies et (iii) à la réponse fonctionnelle de trois espèces prédatrices sur deux espèces proies. Toutes les expérimentations ont été réalisées en laboratoire afin de s'affranchir de variables externes pouvant affecter la consommation des graines adventices par les carabes (Chapitre I).

La capacité des carabes à consommer des graines restait encore mal connue, et trois résultats principaux ressortent de cette étude : (i) les taux de consommation varient entre espèces de carabes et entre espèces de graines de manière non-aléatoire, (ii) les carabes montrent une préférence pour les graines de faible masse et riches en lipides, (iii) un type de réponse fonctionnelle principale a été identifiée, mais de petites variations liées au sexe suggèrent l'existence possible d'un deuxième type. Toutes ces comparaisons ont pu être établies grâce à la mise au point d'un protocole standardisé pour mesurer la consommation des espèces de graines par les carabes.

- (i) Les carabes consomment les graines adventices à des taux variables selon les espèces. Ceci peut s'expliquer par le fait que les graines adventices ont des défenses chimiques et physiques contre les consommateurs de graines (Davis et al., 2008), et que les carabes sont plus ou moins équipés (morphologie et flore intestinale) pour les consommer (Forsythe, 1983 ; Lundgren & Lehman, 2010). Par ailleurs, les préférences de consommation semblent répondre plus fortement à un signal phylogénétique qu'à une classification des espèces selon leurs régimes alimentaires.
- (ii) De manière générale, la taille des graines adventices semble être la principale limite de consommation pour les carabes. La composition chimique de la graine peut aussi avoir un effet répulsif sur le carabe, soit au sens gustatif soit au sens olfactif (Henderson, 1990). De plus, la quantité ingérée peut être une cause de l'arrêt de la consommation de la graine adventice par effet de satiété (chapitre 4).
- (iii) Enfin, seules les carabes femelles de *P. rufipes* présentent une réponse fonctionnelle de type III sur la graine de *Viola arvensis*, c'est à dire une réponse densité-dépendante positive à la variation de la densité de ces graines. Cela implique qu'à faible densité le taux de consommation sera faible, et le carabe va donc se nourrir avec une autre ressource plus abondante. Au-delà de cette densité, la consommation en graine augmente fortement avant d'atteindre un niveau correspondant à la capacité maximale d'ingestion en graine. Dans tous les autres cas les réponses fonctionnelles sont de type II, soit une réponse fonctionnelle densité dépendante négative qui rend peu probable la régulation de la proie par le prédateur (Hassell & May, 1973 ; Murdoch & Oaten, 1975). Cependant, il faut également tenir compte des nombreux facteurs qui existent en milieux naturels influençant les taux de consommation : la présence de proies alternatives, de prédateurs, de congénères, la densité de la ressource...

Cette thèse représente donc une contribution originale à l'étude des interactions entre carabes et graines, et propose un cadre de travail à l'évaluation du potentiel des carabes à réguler les graines d'adventices par la détermination de leur réponse fonctionnelle, une étape préalable indispensable.

7.2 Des interactions interspécifiques complexes

Les interactions entre les graines adventices et les carabes peuvent être très nombreuses selon les espèces et dépendent pour la plupart des caractéristiques spécifiques qui vont soit favoriser les interactions, soit les limiter. Une étape fondamentale dans l'étude des interactions entre deux communautés, selon Cohen (1977), est d'identifier les traits trophiques intervenant dans ces interactions. Les traits trophiques sont tous les traits pouvant impacter l'intensité des interactions entre deux espèces ou communautés (Rossberg et al., 2010). Les traits trophiques qui ont un impact négatif sur la consommation des graines par les carabes sont la masse (taille) des graines (Honek et al., 2011 ; Petit et al., 2014), leur dureté tégumentaire (Davis et al., 2008), les composants chimiques (phénols et alcaloïdes) (Davis et al., 2008), la composition de la flore intestinale des carabes (Lundgren et al., 2010), et leur force mandibulaire (Forsythe, 1983).

Nous avons constaté que le nombre de graines adventices consommées de *V. arvensis* n'est pas corrélé à la masse corporelle des carabes. Honek et al. (2003) a montré des tendances différentes entre consommation et masse des carabes en fonction de l'espèce de graine : pour des graines de *Cirsium arvense*, la consommation augmentait avec la masse des carabes, alors que pour les graines de *Capsella bursa-pastoris* aucune corrélation n'a été observée. Ainsi, l'effet de la masse corporelle des carabes sur la consommation pourrait être confondu avec les préférences alimentaires (Honek et al., 2003). La force mandibulaire des carabes joue également un rôle sur l'accès au contenu des graines adventices (Forsythe, 1983). Les carabes à préférence granivore sont majoritairement équipés de mandibules plus larges et robustes que les carabes ayant d'autres préférences (Forsythe, 1983). Or, nous savons que l'épaisseur de ce tégument est positivement corrélée à la masse de la graine (Davis et al., 2008). Les carabes avec des mandibules larges et robustes devraient avoir une meilleure capacité à consommer les graines de masse élevée et donc au tégument plus épais. L'effet de la dureté tégumentaire est cependant contesté par Lundgren & Rosentrater (2007), qui ont indiqué que celle-ci ne semblait pas être un frein à la consommation du fait de la présence du hile (ancien point d'attache de la graine à la plante, correspondant au funicule c'est-à-dire au cordon vasculaire apportant les sucs nourriciers à la graine). Cette zone plus fragile que le tégument rend le contenu de la graine plus accessible (Bewley & Black, 1994). Cette caractéristique n'entraîne toutefois pas que les graines adventices de masse élevée soient toutes consommées par les carabes (e.g. *Galium aparine* : 6.6mg, *Veronica hederifolia* : 4,0 mg). En plus des défenses physiques, les graines possèdent également des défenses chimiques. Lors des tests successifs de consommation réalisés avec l'espèce *Poecilus cupreus* sur les graines de *Chenopodium album* (chapitre 4), nous avons constaté une baisse brutale de la consommation moyenne (+/-SE) en passant d'une moyenne de consommation de 9,70 (+/-1,07) pour les sessions 1 à 4 à une moyenne de consommation de 1,04 (+/-0,22) pour les sessions 5 à 8. Ainsi, après le facteur taille des graines, les composants chimiques présents dans celles-ci pourraient également jouer un rôle majeur dans leur défense contre les carabes et autres insectes granivores. En effet, la composition chimique des graines adventices peut varier entre les espèces ; par exemple les ortho-dihydroxyphénols (o-DHP ; classe de composants chimiques de défense des graines) ont été mesurés sur six espèces de graines, allant de 9,2 $\mu\text{g.g seed}^{-1}$ chez *Chenopodium album* à 34,1 $\mu\text{g.g seed}^{-1}$ pour les graines de *Kochia*

scoparia (Davis et al., 2008). D'autres composants chimiques pourraient également jouer un rôle dans cette défense tels que les cyanoglycosides ou encore les phytoalexines (Hendry et al., 1994 ; Halloin, 1983). En conclusion, les facteurs limitant la consommation des graines d'adventices par les carabes sont la taille et la composition chimiques de celles-ci.

La communauté d'adventices est caractérisée par une très grande diversité spécifique, une abondance élevée (Davis et al., 2008) et une offre en ressource très riche en énergie notamment pour les invertébrés (Lundgren, 2009), malgré son déclin dans les agroécosystèmes (Marshall et al., 2003). Les variations interspécifiques influencent les préférences des carabes qui peuvent consommer une espèce de graine particulière et ne pas consommer les autres. Le caractère généraliste des espèces de carabes (nombre d'interactions possibles entre un prédateur et ses proies, Thébault & Fontaine, 2008) est variable selon les espèces (Chapitre 3). Les consommations trouvées dans le cadre de ce travail de thèse rejoignent différentes études relevant le caractère granivore pour trois des quatre espèces testées (Trichard et al., 2014 ; Honek et al., 2006 ; Honek et al., 2007), et le caractère omnivore, voire carnivore, pour la quatrième *P.cupreus* (Lang & Gsödl, 2003 ; Lövei et al., 1985). Pour ces quatre espèces testées avec 42 espèce de graines, il est possible de quantifier les préférences trophiques en fonction de la consommation (Fig. 30). Cette représentation indique assez clairement la complexité du réseau d'interactions entre carabes et adventices.

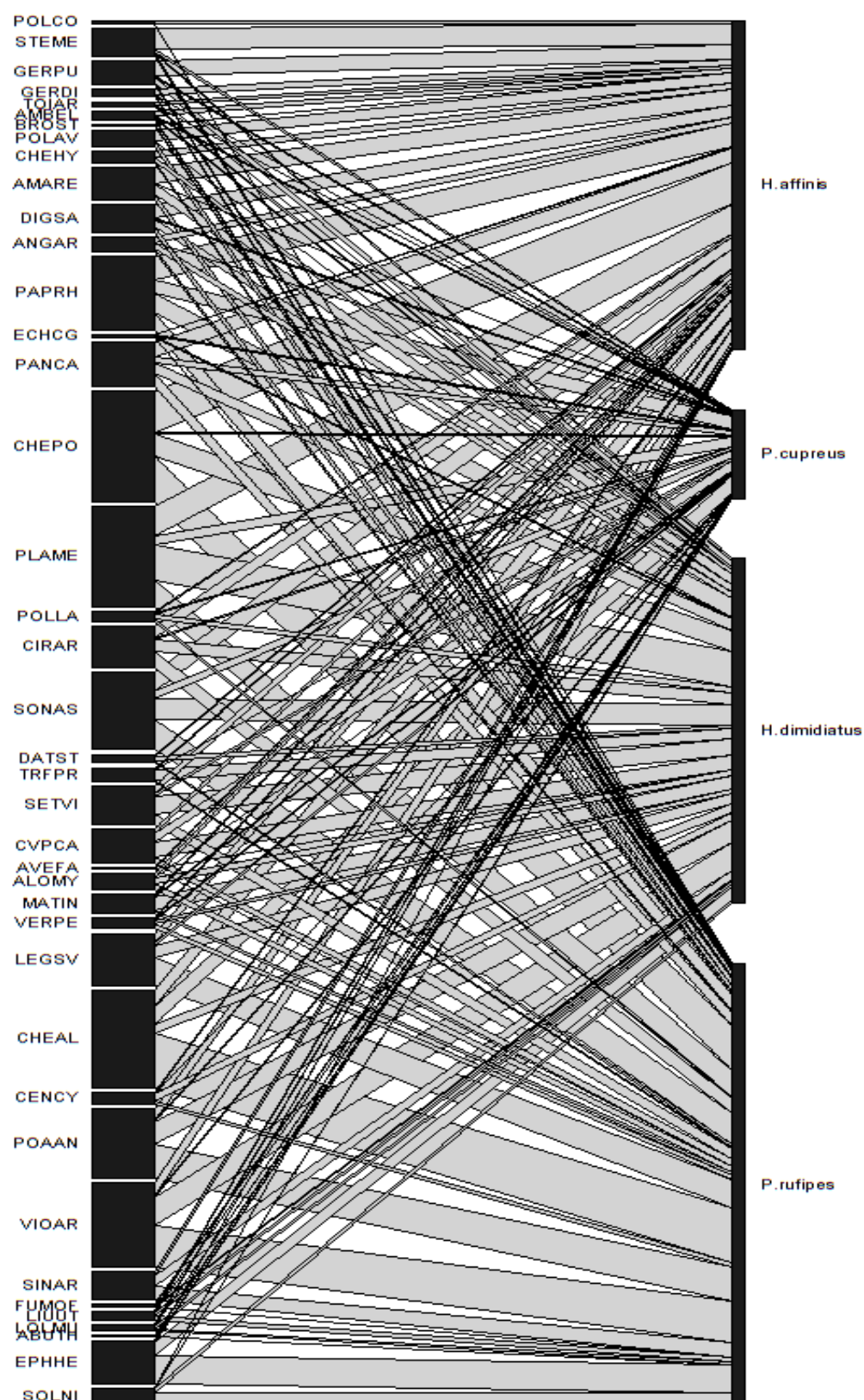


Figure 31 : Représentation des liaisons trophiques entre quatre carabes et 40 espèces de graines adventices. Plus la consommation de l'espèce de graine est élevée, plus la liaison est épaisse. *Galium aparine* (GALAP) et *Veronica hederifolia* (VERHE) n'apparaissent pas ici, car elles ne sont consommées par aucun des quatre carabes testés.

7.3 Les carabes peuvent-ils intervenir dans la gestion des adventices ?

Dans l'introduction, nous avons évoqué différentes pratiques agricoles utilisées pour la gestion des adventices (labour, rotation des cultures, faux semis et herbicides). Les herbicides sont aujourd'hui le moyen le plus utilisé à tel point que cette famille de pesticides est la plus importante parmi les produits phytosanitaires. Cependant, déjà à la fin des années 50, des scientifiques observent un phénomène de résistance de certaines adventices (Harper, 1956). En effet, des espèces sont connues pour développer des résistances et ces dernières persistent dans le champ malgré l'application d'herbicides. On constate également que le nombre d'espèces résistantes ne cesse d'augmenter depuis les années 1980 (Heap, 2012). En 2014, Heap estime le nombre d'espèces adventices résistantes aux herbicides à 210 sur 1200 espèces au total. Heap (2014) a référencé, grâce à une enquête internationale, les vingt espèces adventices les plus résistantes aux herbicides dans les parcelles cultivées (Tab. 7). Parmi elles, nous en avons testé neuf. Elles sont consommées à des taux variables selon les espèces de carabes que nous avons testées ici, mais au moins pour *Chenopodium album*, *Poa annua*, *Setaria viridis* et *Amaranthus retroflexus*, les taux de consommations sont non nuls. Par contre, aucun des carabes testés n'a consommé les graines de Gaillet gratteron (*Galium aparine*) ni celles de Véronique à feuille de lierre (*Veronica hederifolia*), le premier étant référencé comme une espèce fortement défavorable aux cultures. En effet, seulement deux à trois pieds de Gaillet par mètre carré suffisent pour provoquer une baisse de 5 % des rendements en céréales à paille, d'après des études d'ARVALIS. Des espèces graminées sont également défavorables aux céréales, notamment les espèces telles que le Vulpin (*Alopecurus myosuroides*) ou encore le Ray grass d'Italie (*Lolium multiflorum*), très peu consommées par les quatre espèces de carabes testées. À l'inverse, pour le Coquelicot (*Papaver rhoeas*), espèce de dicotylédone à forte production de graines par pied (20 000 à 130 000 graines ; ACTA, INRA, Arvalis, 1995) et également connue pour être résistante aux herbicides et défavorable aux cultures est l'une des espèces pour lesquelles les graines sont les plus consommées.

Table 7 : Adventices les plus résistantes aux herbicides d'après Heap (2014) avec la consommation totale de graines par les carabes pour les espèces testées (Chapitre III). (-) espèce non testée

Nom latin	Nom vernaculaire	Code Bayer	Consommation lors de nos tests
<i>Lolium rigidum</i>	Ivraie à épis serrés	-	-
<i>Conyza canadensis</i>	Vergerette du Canada	-	-
<i>Avena fatua</i>	Folle-avoine	AVEFA	4
<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Amarante rugueuse	-	-
<i>Chenopodium album</i>	Chénopode blanc	CHEAL	305
<i>Echinochloa crus-galli</i>	Panic pied-de-coq	ECHCG	12
<i>Amaranthus palmeri</i>	Amarante de Palmer	-	-
<i>Amaranthus retroflexus</i>	Amarante réfléchie	AMARE	103
<i>Eleusine indica</i>	Éleusine d'Inde	-	-
<i>Echinochloa colona</i>	Blé du Dekkan	-	-
<i>Lolium multiflorum</i>	Ray-grass d'Italie	LOLMU	18
<i>Kochia scoparia</i>	Bassia à balais	-	-
<i>Alopecurus myosuroides</i>	Vulpin	ALOMY	49
<i>Poa annua</i>	Pâturin annuel	POAAN	217
<i>Setaria viridis</i>	Sétaire verte	SETVI	117
<i>Phalaris minor</i>	Petit Alpiste	-	-

<i>Conyza bonariensis</i>	Vergerette de Buenos Aires	-	-
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Ambrosie à feuilles d'Armoise	AMBEL	23
<i>Sorghum halepense</i>	Houlque d'Alep	-	-
<i>Raphanus raphanistrum</i>	Ravenelle	-	-

Nos expérimentations ont montré que les carabes ont cette capacité à consommer de nombreuses espèces de graines d'adventices qu'elles soient ou non résistantes aux herbicides. Cependant, pour les espèces à forte masse (taille) les taux de consommation sont plus faibles. Mais lorsque l'on compare les productions de graines en fonction des espèces, nous pouvons observer que pour les graines de masse élevée le nombre de graines produites est plus faible (Tab. 8). Ainsi, la probabilité de rencontrer une espèce de grande taille en milieu naturel pour un carabe est moins élevée que de trouver des graines de petite taille. L'effort de prédation des graines avec une masse plus élevée pour limiter leur abondance devrait être moins important que pour les graines de faible masse.

Table 8 : Échantillon des espèces adventices avec leur masse (Bretagnolle et al., 2016), le nombre de graines produites par pied (Arvalis, 1995) et la consommation totale lors des expérimentations

Nom latin	Nom vernaculaire	Masse d'une graine (mg)	Graines produites par pied	Consommation
<i>Galium aparine</i>	Gaillet gratteron	6,6	300	0
<i>Alopecurus myosuroides</i>	Vulpin	2,21	3000	49
<i>Lolium multiflorum</i>	Ray-grass italien	2,9	3000	18
<i>Chenopodium album</i>	Chénopode blanc	0,72	7500	305
<i>Poa annua</i>	Pâturin annuel	0,3	7000	217
<i>Papaver rhoeas</i>	Coquelicot	0,2	200 000	230

Par ailleurs, tout organisme vivant a besoin d'ingérer de l'énergie pour répondre au besoin de son métabolisme (Stephens & Krebs, 1986). Il répond à ses besoins énergétiques via la consommation de ressources disponibles dans son milieu. Ainsi les besoins énergétiques d'un carabe vont l'amener à s'alimenter et à prendre des décisions de rester ou quitter un « patch » de ressources (ici, les graines) selon la profitabilité espérée (Charnov 1974). En suivant la théorie de la valeur marginale de Charnov (1974), Brown (1988) a identifié trois coûts majeurs pour un individu qui vont lui permettre d'avoir des bénéfices énergétiques acquis via la consommation de la proie plus élevée. La théorie de la valeur marginale prédit qu'un individu exploitera un patch de ressources jusqu'à ce que les bénéfices liés à l'acquisition des ressources (H) soient équilibrés avec les dépenses énergétiques identifiées par Brown (1988). Le premier est l'énergie dépensée (C), le second est lié au risque de prédation (P) et le dernier aux possibilités d'échecs (MOC : Miss Opportunity Costs).

Les coûts énergétiques vont donc influencer la décision de l'individu à quitter un patch. Lorsque le patch est quitté, il n'est plus considéré comme profitable, on parle alors de densité critique du patch. La densité de proie restante est la « Giving-Up-Density » (GUD) qui s'obtient par $H=C+P+MOC$. La mesure de cette densité critique pour un carabe à travers la GUD, devrait permettre d'estimer la densité à partir de laquelle le patch de graines n'est plus intéressant pour répondre à ses besoins. La connaissance de cette valeur est importante d'un point de vue agro-écologique, car elle permet d'estimer à quel point les carabes seraient en mesure de limiter (et à quel seuil) l'abondance de graines. Aucune étude à ma connaissance n'a été réalisée sur ce point précis. Ainsi l'estimation de la GUD des graines pour les carabes permettrait d'évaluer la densité critique à laquelle ils quittent un patch de graines. Si cette densité critique donne une levée estimée inférieure au seuil où

l'abondance des adventices devient défavorable à la culture, les carabes pourront être considéré comme régulateur de la communauté d'adventices.

7.4 Une complémentarité interspécifique chez les granivores ?

Dans l'introduction de cette thèse, nous avons vu que chez les oiseaux, les graines des genres *Polygonum*, *stellaria*, *Chenopodium* ainsi que celle de la famille des *Asteraceae* étaient principalement retrouvées dans les gésiers des oiseaux étudiés (Wilson et al., 1999 ; Eraud et al., 2015). En ce qui concerne les micromammifères des agroécosystèmes tempérés, aucune étude n'a permis d'identifier des préférences pour la consommation de graines adventices. Cependant, une étude sur *Dipodomys ordii* (Rat-kangourou d'Ord) a montré que ce dernier avait une préférence pour les graines de taille supérieure à la moyenne dont le taux en lipide est élevé, et dont les mécanismes de défense chimique, notamment au niveau des taux de concentration en saponines ou du nombre d'acides aminés non protéiques, sont faibles (Henderson et al., 1990). De plus, Brust & House (1988) ont indiqué que les micromammifères étaient les seuls avec les fourmis et les carabes, à avoir les capacités de consommer les graines adventices au tégument épais.

Au cours de ce travail de thèse nous avons mis en évidence que les carabes ne consommaient qu'une partie de la communauté de graines adventices, et pour celles qui le sont, en quantités très variable d'une espèce à l'autre. Il est toutefois possible, sinon probable, qu'il existe une certaine complémentarité entre les différents prédateurs de graines adventices, entre carabes, oiseaux et mammifères, dépendant en partie de leurs tailles respectives. Les carabes semblent privilégier la consommation de biomasse lipidique afin d'optimiser leur ingestion de lipides en sachant que la taille et la composition chimique des graines sont des freins à la consommation. Aucune étude à ce jour n'a testé l'hypothèse de complémentarité de prédation entre granivores d'un agro-écosystème, c'est certainement une priorité.

Le travail réalisé lors de cette thèse ne rassemble pas tous les éléments pour affirmer que les carabes jouent potentiellement un rôle important vis-à-vis de la régulation de la banque de graines, mais montre néanmoins que pour les carabes utilisés lors des expérimentations, ce potentiel existe. Différentes pistes d'explorations seraient ainsi à creuser :

- Identifier le type de réponse fonctionnelle d'autres espèces de carabes granivores envers des adventices plus problématiques par rapport aux rendements agricoles
- Estimer la densité de graines pour laquelle un carabe granivore change de proie (détermination de la GUD)
- Déterminer les composants chimiques des graines ou les caractéristiques morphologiques des carabes (flore intestinale, appareil buccal) limitant la consommation de certaines espèces de graines
- Multiplier les tests en laboratoire pour mesurer la consommation des graines par les carabes et étudier les interactions espèce-espèce afin de déterminer les caractéristiques physiologiques des carabes et des graines adventices qui influencent la consommation des graines par les carabes

Il est espéré que cette thèse aura contribué à l'hypothèse que les carabes sont une alternative crédible aux herbicides dans les agroécosystèmes.

8 Bibliographie

- Adams, J. B. (1960). Effects of spraying 2, 4-D amine on coccinellid larvae. *Canadian Journal of Zoology*, 38 (2), 285–288.
- Allaire, G. (1988). Le modèle de développement agricole des années 1960. *Économie Rurale*, 184 (1), 171–181.
- Altieri, M. A., & Letourneau, D. K. (1982). Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection*, 1 (4), 405–430.
- Altieri, M. A. (1989). Agroecology: A new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 27 (1–4), 37–46.
- Altieri, M. A., & others. (1995). *Agroecology: the science of sustainable agriculture*. Intermediate Technology Publications Ltd (ITP).
- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74 (1–3), 19–31.
- Altieri, M. A., & Nicholls, C. I. (2005). *Agroecology and the search for a truly sustainable agriculture*. United Nations Environmental Programme, Environmental Training Network for Latin America and the Caribbean.
- Andersson, M., & Erlinge, S. (1977). Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 591–597.
- Anselme, B. (2015). *Biomathématiques : Outils, méthodes et exemples*. Dunod.
- Baillie, S. R., Marchant, J. H., Crick, H. Q. P., Noble, D. G., Balmer, D. E., Barimore, C., ... others. (2001). Breeding Birds in the Wider Countryside: their conservation status 2000. *BTO Research Report*, 252.
- Balmer, D., & Mauch-Mani, B. (2013). More beneath the surface? Root versus shoot antifungal plant defenses. *Frontiers in Plant Science*, 4.
- Baraibar, B., Carrión, E., Recasens, J., & Westerman, P. R. (2011). Unravelling the process of weed seed predation: Developing options for better weed control. *Biological Control*, 56 (1), 85–90.
- Baraibar, B., Daedlow, D., De Mol, F., & Gerowitt, B. (2012). Density dependence of weed seed predation by invertebrates and vertebrates in winter wheat. *Weed Research*, 52 (1), 79–87.
- Barbault, R. (2008). *Écologie générale-6e éd. : Structure et fonctionnement de la biosphère*. Dunod.
- Barbosa, P. A. (1998). *Conservation biological control*. Academic Press.
- Bascompte, J. (2010). Structure and dynamics of ecological networks. *Science*, 329 (5993), 765–766.
- Beauchamp, D. A., Wahl, D., & Johnson, B. M. (2007). Predator-prey interactions. *Analysis and Interpretation of Freshwater Fisheries Data*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 765–842.

- Begon, M., Townsend, C. R. H., John, L., Colin, R. T., & John, L. H. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*.
- Bennett, R. N., Mellon, F. A., Rosa, E. A., Perkins, L., & Kroon, P. A. (2004). Profiling glucosinolates, flavonoids, alkaloids, and other secondary metabolites in tissues of *Azima tetraacantha* L. (Salvadoraceae). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52 (19), 5856–5862.
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18 (4), 182–188.
- Benvenuti, S. (2007). Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management*, 7 (3), 141–157.
- Bewley, J. D., & Black, M. (1978). The legacy of seed maturation (pp. 40–105). Springer.
- Bewley, J. D., & Black, M. (1994). Seeds (pp. 1–33). Springer.
- Bohan, D. A., Boursault, A., Brooks, D. R., & Petit, S. (2011). National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators: Carabid seed predation. *Journal of Applied Ecology*, 48 (4), 888–898.
- Bommarco, R., Marini, L., & Vaissière, B. E. (2012). Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia*, 169 (4), 1025–1032.
- Bommarco, R., Kleijn, D., & Potts, S. G. (2013). Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution*, 28 (4), 230–238.
- Borchert, M. I., & Jain, S. K. (1978). The effect of rodent seed predation on four species of California annual grasses. *Oecologia*, 33 (1), 101–113.
- Boursault, A. (2012). *Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidae*.
- Brousseau, P.-M., Gravel, D., & Handa, I. T. (n.d.). Trait matching and phylogeny as predictors of predator – prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology*, n/a–n/a.
- Brown, J. S. (1988). Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22 (1), 37–47.
- 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 (1), 19–25.
- Buhler, D. D., Hartzler, R. G., & Forcella, F. (1997). Implications of weed seedbank dynamics to weed management. *Weed Science*, 329–336.
- Buhler, D. D., & Hartzler, R. G. (2001). Emergence and persistence of seed of velvetleaf, common waterhemp, woolly cupgrass, and giant foxtail. *Weed Science*, 49 (2), 230–235.
- Cabin, R. J., Marshall, D. L., & Mitchell, R. J. (2000). The demographic role of soil seed banks. II. Investigations of the fate of experimental seeds of the desert mustard *Lesquerella fendleri*. *Journal of Ecology*, 88 (2), 293–302.

- Cain, M. L., Milligan, B. G., & Strand, A. E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87 (9), 1217–1227.
- Camara, B. I. (2009). *Complexité de dynamiques de modèles proie-prédateur avec diffusion et applications*.
- Cardinale, B. J., Harvey, C. T., Gross, K., & Ives, A. R. (2003). Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 6 (9), 857–865.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S.,... Weis, J. J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (46), 18123–18128.
- Caro, G., Marrec, R., Gauffre, B., Roncoroni, M., Augiron, S., & Bretagnolle, V. (2016). Multi-scale effects of agri-environment schemes on carabid beetles in intensive farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 229, 48–56.
- Castrale, J. S., Speer, R. T., Whitaker Jr, J. O., & others. (1987). Influence of tillage practices on the diets of deer mice (Vol. 97, pp. 527–534).
- Chailleux, A., Mohl, E. K., Teixeira Alves, M., Messelink, G. J., & Desneux, N. (2014). Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. *Pest Management Science*, 70 (12), 1769–1779.
- Chamberlain, D. e., Fuller, R. j., Bunce, R. g. h., Duckworth, J. c., & Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, 37 (5), 771–788.
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9 (2), 129–136.
- Chauhan, B. S., & Johnson, D. E. (2010). The role of seed ecology in improving weed management strategies in the tropics. *Advances in Agronomy*, 105, 221–262.
- Cohen, J. E. (1977). Food webs and the dimensionality of trophic niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74 (10), 4533–4536.
- Coleman, D. C., Crossley, D. A., & Hendrix, P. F. (2004). *Fundamentals of soil ecology*. Academic press. com. Accessed 10 Aug 2012.
- Conway, G. R., & others. (1986). *Agroecosystem analysis for research and development*. Winrock International Institute for Agricultural Development Bangkok.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... others. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387 (6630), 253–260.
- Coutant, C. C., McLean, R. B., & DeAngelis, D. L. (1979). Influences of physical and chemical alterations on predator-prey interactions. *Predator-Prey Systems in Fisheries Management*. Sport Fishing Institute, Washington, DC, 57–68.

- Crawley, M. J., & others. (2000). Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, 167–182.
- Curry, J. P., & others. (1970). The effects of different methods of new sward establishment and the effects of the herbicides paraquat and dalapon on the soil fauna. *Pedobiologia*, 10, 329–361.
- Daily, G. (1997). *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.
- Daily, G. (1998). GLOBAL FOOD SUPPLY: Food Production, Population Growth, and the Environment. *Science*, 281 (5381), 1291–1292.
- Dajoz, R., & others. (2002). *The Coleoptera. Carabids and tenebrionids: ecology and biology*. Editions Tec & Doc.
- Dastgheib, F., & Beigi, M. (1988). Weed flora and their effect on rice in Fars Province, Iran. *Iran Agricultural Research*, 7 (2), 135–142.
- Davis, A. S., Schutte, B. J., Iannuzzi, J., & Renner, K. A. (2008). Chemical and physical defense of weed seeds in relation to soil seedbank persistence. *Weed Science*, 56 (5), 676–684.
- Dawson, P. S. (1965). Genotype-environment interactions and developmental rate in the flour beetles *Tribolium castaneum* and *T. confusum* (Coleoptera, Tenebrionidae). *Annals of Applied Biology*, 56 (1), 21–25.
- Dick, W. A., & Daniel, T. C. (1987). Soil chemical and biological properties as affected by conservation tillage: environmental implications.
- Digweed, S. C. (1993). Selection of terrestrial gastropod prey by Cychrine and Pterostichine ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *The Canadian Entomologist*, 125 (3), 463–472.
- Dollé, J. B., Agabriel, J., Peyraud, J. L., Faverdin, P., Manneville, V., Raison, C.,... Le Gall, A. (2011). Les gaz à effet de serre en élevage bovin : évaluation et leviers d'action. *Productions Animales*, 24 (5), 415.
- Donald, P. F., Buckingham, D. L., Moorcroft, D., Muirhead, L. B., Evans, A. D., & Kirby, W. B. (2001). Habitat use and diet of skylarks *Alauda arvensis* wintering on lowland farmland in southern Britain. *Journal of Applied Ecology*, 38 (3), 536–547.
- Donald, P. F., Sanderson, F. J., Burfield, I. J., & Van Bommel, F. P. (2006). Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 116 (3), 189–196.
- Dorado, J., Del Monte, J. P., & Lopez-Fando, C. (1999). Weed seedbank response to crop rotation and tillage in semi-arid agroecosystems. *Weed Science*, 67–73.
- Dritschilo, W., & Wanner, D. (1980). Ground beetle abundance in organic and conventional corn fields. *Environmental Entomology*, 9 (5), 629–631.
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62 (2–3), 81–91.

- Eamus, D., Macinnis-Ng, C. M., Hose, G. C., Zeppel, M. J., Taylor, D. T., & Murray, B. R. (2005). Ecosystem services: an ecophysiological examination. *Australian Journal of Botany*, 53 (1), 1–19.
- Eisenhauer, N., Schuy, M., Butenschoen, O., & Scheu, S. (2009). Direct and indirect effects of endogeic earthworms on plant seeds. *Pedobiologia*, 52 (3), 151–162.
- Emmerson, M., Morales, M. B., Oñate, J. J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J.,... Bengtsson, J. (2016). How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services. *Advances in Ecological Research*, 55, 43–97.
- Eraud, C., Cadet, E., Powolny, T., Gaba, S., Bretagnolle, F., & Bretagnolle, V. (2015). Weed seeds, not grain, contribute to the diet of wintering skylarks in arable farmlands of Western France. *European Journal of Wildlife Research*, 61 (1), 151–161.
- Evenson, R. E., & Gollin, D. (2003). Assessing the impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. *Science*, 300 (5620), 758–762.
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- Fisher, B., Turner, R. K., & Morling, P. (2009). Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*, 68 (3), 643–653.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... others. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309 (5734), 570–574.
- Forsythe, T. G. (1983). Mouthparts and feeding of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 79 (4), 319–376.
- Fox, A. F., Reberg-Horton, S. C., Orr, D. B., Moorman, C. E., & Frank, S. D. (2013). Crop and field border effects on weed seed predation in the southeastern U.S. coastal plain. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 177, 58–62.
- Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T. A., Creamer, N., Harwood, R., ... others. (2003). Agroecology: the ecology of food systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 22 (3), 99–118.
- Freemark, K., & Boutin, C. (1995). Impacts of agricultural herbicide use on terrestrial wildlife in temperate landscapes: a review with special reference to North America. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52 (2), 67–91.
- Fried, G., Chauvel, B., & Reboud, X. (2008). Evolution de la flore adventice des champs cultivés au cours des dernières décennies : vers la sélection de groupes d'espèces répondant aux systèmes de culture. *Innovations Agronomiques*, 3, 15–26.
- Fried, G., Kazakou, E., & Gaba, S. (2012). Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 158, 147–155.

- Geiger, F., Hegemann, A., Gleichman, M., Flinks, H., de Snoo, G. R., Prinz, S.,... Berendse, F. (2014). Habitat use and diet of Skylarks (*Alauda arvensis*) wintering in an intensive agricultural landscape of the Netherlands. *Journal of Ornithology*, 155 (2), 507–518.
- Glavič, P., & Lukman, R. (2007). Review of sustainability terms and their definitions. *Journal of Cleaner Production*, 15 (18), 1875–1885.
- Gliessman, S. R. (2014). *Agroecology: the ecology of sustainable food systems*. CRC press.
- Gliessman, S. (2015). *A global vision for food system transformation*. Taylor & Francis.
- Godfray, H. C. J. (2004). Parasitoids. *Current Biology*, 14 (12), R456.
- Green, R. (1978). Factors affecting the diet of farmland skylarks, *Alauda arvensis*. *The Journal of Animal Ecology*, 913–928.
- Griffon, M. (2006). *Nourrir la planète*. Odile Jacob.
- Halloin, J. M., & others. (1983). Deterioration resistance mechanisms in seeds. *Phytopathology*, 73 (2), 335–339.
- Harper, J.L. (1956). The evolution of weed in relation to resistance to herbicides. Proc. 3rd Br. *Weed Control*, 179-188.
- Harper, J. L., & Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants* (Vol. 892). JSTOR.
- Hart, J. D., Milsom, T. P., Fisher, G., Wilkins, V., Moreby, S. J., Murray, A. W. A., & Robertson, P. A. (2006). The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *Journal of Applied Ecology*, 43 (1), 81–91.
- Hartke, A., Drummond, F. A., & Liebman, M. (1998). Seed Feeding, Seed Caching, and Burrowing Behaviors of *Harpalus rufipes* De Geer Larvae (Coleoptera: Carabidae) in the Maine Potato Agroecosystem. *Biological Control*, 13 (2), 91–100.
- Hassell, M. P., Lawton, J. H., & Beddington, J. R. (1977). Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *The Journal of Animal Ecology*, 249–262.
- Havlin, J. L., Kissel, D. E., Maddux, L. D., Claassen, M. M., & Long, J. H. (1990). Crop rotation and tillage effects on soil organic carbon and nitrogen. *Soil Science Society of America Journal*, 54 (2), 448–452.
- Heap, I. (2012). The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. <http://www.weedscience>.
- Heap, I. (2014). Herbicide resistant weeds (pp. 281–301). Springer.
- Henderson, C. B. (1990). The influence of seed apparency, nutrient content and chemical defenses on dietary preference in *Dipodomys ordii*. *Oecologia*, 82 (3), 333–341.
- Hendry, G. A. F., Thompson, K., Moss, C. J., Edwards, E., & Thorpe, P. C. (1994). Seed persistence: a correlation between seed longevity in the soil and ortho-dihydroxyphenol concentration. *Functional Ecology*, 658–664.
- Hengeveld, R., & others. (1980). Qualitative and quantitative aspects of the food of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): a review. *Netherlands Journal of Zoology*, 30 (4), 555–563.

- Holland, J. M., & others. (2002). *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Limited.
- Holland, J. N., & DeAngelis, D. L. (2010). A consumer – resource approach to the density-dependent population dynamics of mutualism. *Ecology*, 91 (5), 1286–1295.
- Holliday, N. J., & Hagley, E. A. C. (1978). Occurrence and activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a pest management apple orchard. *The Canadian Entomologist*, 110 (2), 113–119.
- Holling, C. S. (1958). Sensory stimuli involved in the location and selection of sawfly cocoons by small mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 36 (5), 633–653.
- Holling, C. S. (1959). Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism¹. *The Canadian Entomologist*, 91 (7), 385–398.
- Holling, C. S. (1966). The functional response of invertebrate predators to prey density. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 98 (S48), 5–86.
- Honek, a., Martinkova, z., Jarosik, v., & others. (2003). Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *EJE*, 100 (4), 531–544.
- Honek, A., & Martinkova, Z. (2005). Pre-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology*, 93 (2), 335–344.
- Honek, A., Saska, P., & Martinkova, Z. (2006). Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118 (2), 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 (4), 343–353.
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E., Hungate, B. A., Matulich, K. L., ... O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486 (7401), 105–108.
- Huber, A., Bach, M., & Frede, H. G. (2000). Pollution of surface waters with pesticides in Germany: modeling non-point source inputs. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 80 (3), 191–204.
- Huffaker, C., & others. (1958). Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *California Agriculture*, 27 (14), 343–383.
- Hulme, P. E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1 (1), 32–46.
- Hulme, P. E., & Benkman, C. W. (2002). Granivory. *Plant – animal Interactions: An Evolutionary Approach*, 132–154.
- Hurka, K., & Jarosik, V. (2003). Larval omnivory in *Amara aenea* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 100 (3), 329–336.
- Ingerson-Mahar, J. (2002). Relating diet and morphology in adult carabid beetles. *The Agroecology of Carabid Beetles*, 111–136.

- 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 (6), 1344–1351.
- Ives, A. R., Klug, J. L., & Gross, K. (2000). Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, 3 (5), 399–411.
- Janzen, D. H. (1971). Seed Predation by Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Jeschke, J. M., Kopp, M., & Tollrian, R. (2002). Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs*, 72 (1), 95–112.
- Jørgensen, H. B., & Toft, S. (1997). Food preference, diet dependent fecundity and larval development. *Pedobiologia*, 41 (4), 307–315.
- Kareiva, P., & Odell, G. (1987). Swarms of predators exhibit ‘preytaxis’ if individual predators use area-restricted search. *The American Naturalist*, 130 (2), 233–270.
- Kime, R. D., & Golovatch, S. I. (2000). Trends in the ecological strategies and evolution of millipedes (Diplopoda). *Biological Journal of the Linnean Society*, 69 (3), 333–349.
- Kladivko, E. J. (2001). Tillage systems and soil ecology. *Soil and Tillage Research*, 61 (1), 61–76.
- Kollmann, J., Coomes, D. A., & White, S. M. (1998). Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. *Functional Ecology*, 12 (4), 683–690.
- Koprdoová, S., Saska, P., Honěk, A., & Martinková, Z. (2010). Seed consumption by millipedes. *Pedobiologia*, 54 (1), 31–36.
- Korpimäki, E., & Norrdahl, K. (1991). Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. *Ecology*, 72 (3), 814–826.
- Kotze, D. J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M.,... Zetto Brandmayr, T. (2011). Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 100, 55–148.
- Krebs, J. R., Wilson, J. D., Bradbury, R. B., & Siriwardena, G. M. (1999). The second silent spring? *Nature*, 400 (6745), 611–612.
- Kroll, J.-C. (2002). Nouvelles orientations de la politique agricole française : quelques questions à propos du contrat territorial d’exploitation. *Économie Rurale*, 268 (1), 30–44.
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74 (1), 187–228.
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M., & Willenborg, C. J. (2015). The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science*, 63 (2), 335–376.
- Kulkarni, S. S., Dosdall, L. M., Spence, J. R., & Willenborg, C. J. (2017). Seed Detection and Discrimination by Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) Are Associated with Olfactory Cues. *PloS One*, 12 (1), e0170593.

- Lang, A., & Gsödl, S. (2003). 'Superfluous killing' of aphids: a potentially beneficial behaviour of the predator *Poecilus cupreus* (L.)(Coleoptera: Carabidae)? „Töten von Blattläusen im Überfluss ": ein potentiell vorteilhaftes Verhalten des Räubers *Poecilus cupreus* (L.)(Coleoptera: Carabidae)? *Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz/Journal of Plant Diseases and Protection*, 583–590.
- Larochelle, A. (1990). *The Food of Carabid Beetles: (Coleoptera: Carabidae, Including Cicindelinae)*. Association des entomologistes amateurs du Québec.
- Larsen, F. W., Bladt, J., Balmford, A., & Rahbek, C. (2012). Birds as biodiversity surrogates: will supplementing birds with other taxa improve effectiveness? *Journal of Applied Ecology*, 49 (2), 349–356.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, W., Roger, P., Ineson, P.,... Dhillon, S. (1997). Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33 (4), 159–193.
- Law, J. (2012). Granivorous invertebrates and weed seed predation: an ecological approach to weed management. Pennsylvania State University.
- Law, J. J., & Gallagher, R. S. (2015). The role of imbibition on seed selection by *Harpalus pensylvanicus*. *Applied Soil Ecology*, 87, 118–124.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E.,... others. (2008). Agriculture and biodiversity: benefiting from synergies. Multidisciplinary Scientific Assessment. *Synthesis Report, INRA (France)*.
- Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23 (4), 399–417.
- Lorrillière, R., & Gonzalez, D. (2016). Déclinaison régionale des indicateurs issus du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC).
- Lövei, G. L., Monostori, É., & Andó, I. (1985). Digestion rate in relation to starvation in the larva of a carabid predator, *Poecilus cupreus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 37(2), 123–127.
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41 (1), 231–256.
- Luckinbill, L. S. (1973). Coexistence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*. *Ecology*, 54 (6), 1320–1327.
- Lundgren, J. G. (2009). *Relationships of natural enemies and non-prey foods* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.
- Lundgren, J. G., Shaw, J. T., Zaborski, E. R., & Eastman, C. E. (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 (4), 227–237.

- Lundgren, J. G., & Rosentrater, K. A. (2007). The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interactions*, 1 (2), 93–99.
- Lundgren, J. G., & Lehman, R. M. (2010). Bacterial gut symbionts contribute to seed digestion in an omnivorous beetle. *PLoS One*, 5 (5), e10831.
- Lundgren, J. G., Saska, P., & Honěk, A. (2013). Molecular approach to describing a seed-based food web: the post-dispersal granivore community of an invasive plant. *Ecology and Evolution*, 3 (6), 1642–1652.
- Maris, V. (2007). La protection de la biodiversité : entre science, éthique et politique.
- Marrec, R., Badenhassser, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., & Gauffre, B. (2015). Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199, 282–289.
- Marshall, E. J. P., Brown, V. K., Boatman, N. D., Lutman, P. J. W., Squire, G. R., & Ward, L. K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research*, 43 (2), 77–89.
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G., & Swift, M. J. (1997). Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 277 (5325), 504–509.
- Maudsley, M. J. (2000). A review of the ecology and conservation of hedgerow invertebrates in Britain. *Journal of Environmental Management*, 60 (1), 65–76.
- McArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101 (921), 377–385.
- McFadyen, R. E. C. (1998). Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 43 (1), 369–393.
- McKey, D. (1979). The distribution of secondary compounds within plants. *Herbivores-Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, 55–134.
- McLaughlin, A., & Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 55 (3), 201–212.
- McNeely, J. A., Miller, K. R., Reid, W. V., Mittermeier, R. A., Werner, T. B., & others. (1990). *Conserving the world's biological diversity*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Mehner, T. (2010). No empirical evidence for community-wide top-down control of prey fish density and size by fish predators in lakes. *Limnology and Oceanography*, 55 (1), 203–213.
- Meiss H., Le Lagadec L., Munier-Jolain N., Waldhardt R., & Petit S. (2010). Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 138, 10–16.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Wellbeing: A Framework for Assessment Washington, DC: Island Press*.
- Muchuweti, M., Ndhlala, A. R., & Kasiamhuru, A. (2006). Analysis of phenolic compounds including tannins, gallotannins and flavanols of Uapaca kirkiana fruit. *Food Chemistry*, 94 (3), 415–419.

- O'Rourke, M. E., Heggenstaller, A. H., Liebman, M., & Rice, M. E. (2006). Post-dispersal weed seeds predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 116 (3–4), 280–288.
- Oaten, A., & Murdoch, W. W. (1975). Functional response and stability in predator-prey systems. *The American Naturalist*, 109 (967), 289–298.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144 (1), 31–43.
- Östman, Ö., Ekbom, B., & Bengtsson, J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, 2 (4), 365–371.
- Petit, S., Boursault, A., & Bohan, D. A. (2014). Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology*.
- Pfiffner, L., & Luka, H. (2000). Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 78 (3), 215–222.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'connell, C.,... others. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 84 (1), 1–20.
- Pingali, P. (2007). Agricultural growth and economic development: a view through the globalization lens. *Agricultural Economics*, 37(s1), 1–12.
- Poutaraud, A., & Girardin, P. (2005). Influence of chemical characteristics of soil on mineral and alkaloid seed contents of *Colchicum autumnale*. *Environmental and Experimental Botany*, 54 (2), 101–108.
- Powolny, T. (2012). *Faire face à l'hiver-Quelles réponses à l'hétérogénéité de la ressource en agroécosystème ? L'exemple de l'alouette des champs (Alauda arvensis)*. Université de Poitiers.
- Raven, P. H., Evert, R. F., & Eichhorn, S. E. (1992). *Biología de las plantas* (Vol. 2). Reverté.
- Ray, D. K., Ramankutty, N., Mueller, N. D., West, P. C., & Foley, J. A. (2012). Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications*, 3, 1293.
- Ribera, I., Hernando, C., & Aguilera, P. (1998). An annotated checklist of the Iberian water beetles (Coleoptera). *Zapateri*, 8, 43–111.
- Ricklefs, R. E., Miller, G. L., & Bugnicourt, M. (2005). *Écologie*. De Boeck Supérieur.
- Roberts, H. A. (1962). Studies on the weeds of vegetable crops: II. Effect of six years of cropping on the weed seeds in the soil. *The Journal of Ecology*, 803–813.
- Roberts, H. A., & Dawkins, P. A. (1967). Effect of cultivation on the numbers of viable weed seeds in soil. *Weed Research*, 7 (4), 290–301.
- Robinson, T. (1979). The determination of proteins in plant extracts that contain polyphenols. *Plant Science Letters*, 15 (3), 211–216.

- Roling, N. G., & Wagemakers, M. A. E. (2000). *Facilitating sustainable agriculture: participatory learning and adaptive management in times of environmental uncertainty*. Cambridge University Press.
- Rosenheim, J. A., Kaya, H. K., Ehler, L. E., Marois, J. J., & Jaffee, B. A. (1995). Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biological Control*, 5 (3), 303–335.
- Rossberg, A. G., Brännström, A., & Dieckmann, U. (2010). How trophic interaction strength depends on traits. *Theoretical Ecology*, 3 (1), 13–24.
- Saska, P., & Jarosik, V. (2001). Laboratory study of larval food requirements in nine species of *Amara* (Coleoptera: Carabidae). *PLANT PROTECTION SCIENCE-PRAGUE*, 37 (3), 103–110.
- 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 (02).
- Saska, P., Martinkova, Z., & Honek, A. (2010). Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). *Biological Control*, 52 (2), 91–95.
- Shearin, A. F., Reberg-Horton, S. C., & Gallandt, E. R. (2007). Direct effects of tillage on the activity density of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) weed seed predators. *Environmental Entomology*, 36 (5), 1140–1146.
- Snyder, G. B., Finke, D. L., & Snyder, W. E. (2008). Predator biodiversity strengthens aphid suppression across single-and multiple-species prey communities. *Biological Control*, 44 (1), 52–60.
- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology*, 1–35.
- Sosnoskie, L. M., Herms, C. P., & Cardina, J. (2006). Weed seedbank community composition in a 35-yr-old tillage and rotation experiment. *Weed Science*, 54 (2), 263–273.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N. D., Herzog, I., Van Doorn, A., ... Ramwell, C. (2009). Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – a review. *Journal of Environmental Management*, 91 (1), 22–46.
- Stoate, C., Boatman, N. D., Borralho, R. J., Carvalho, C. R., De Snoo, G. R., & Eden, P. (2001). Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 63 (4), 337–365.
- Storkey, J. (2006). A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research*, 46 (6), 513–522.
- Storkey, J., & Westbury, D. B. (2007). Managing arable weeds for biodiversity. *Pest Management Science*, 63 (6), 517–523.
- Storkey, J., Meyer, S., Still, K. S., & Leuschner, C. (2011). The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. The Royal Society.
- Sunderland, K. D. (1975). The diet of some predatory arthropods in cereal crops. *Journal of Applied Ecology*, 507–515.

- Sutherland, W. J. (1996). *From individual behaviour to population ecology* (Vol. 11). Oxford University Press on Demand.
- Swain, T. (1979). Tannins and lignins. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*.
- Swift, M. J., Izac, A.-M., & van Noordwijk, M. (2004). Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes — are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 104 (1), 113–134.
- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., & Greenstone, M. H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47 (1), 561–594.
- Taylor, R. L., Maxwell, B. D., & Boik, R. J. (2006). Indirect effects of herbicides on bird food resources and beneficial arthropods. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 116 (3), 157–164.
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2008). Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? *Oikos*, 117 (4), 555–563.
- Thiele, H.-U. (1977). *Carabid Beetles in Their Environments: A Study on Habit Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour*. Translated by Joy Wieser. Springer-Verlag.
- Thompson, J., Millstone, E., Scoones, I., Ely, A., Marshall, F., Shah, E., ... Wilkinson, J. (2007). Agri-food System Dynamics: pathways to sustainability in an era of uncertainty.
- Tilman, D. (1999). Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96 (11), 5995–6000.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., ... Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292 (5515), 281–284.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418 (6898), 671.
- Toft, S., & Bilde, T. (2002). Carabid diets and food value (pp. 81–110).
- Tonn, W. M., Paszkowski, C. A., & Holopainen, I. J. (1992). Piscivory and recruitment: mechanisms structuring prey populations in small lakes. *Ecology*, 73 (3), 951–958.
- Tooley, J., & Brust, G. E. (2002). Weed seed predation by carabid beetles. *The Agroecology of Carabid Beetles*, 215–229.
- Trichard, A., Ricci, B., Ducourtieux, C., & Petit, S. (2014). The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 188, 40–47.
- 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 (8), 857–874.

- Tubiello, F. N., Salvatore, M., C ndor Golec, R. D., Ferrara, A., Rossi, S., Biancalani, R., ... & Flammini, A. (2014). Agriculture, forestry and other land use emissions by sources and removals by sinks. *Statistics Division, Food and Agriculture Organization, Rome*.
- Valantin-Morison, M., & Meynard, J. M. (2008). Diagnosis of limiting factors of organic oilseed rape yield. A survey of farmers' fields. *Agronomy for Sustainable Development*, 28 (4), 527–539.
- Van Driesche, R., & Hoddle, M. (2009). *Control of pests and weeds by natural enemies: an introduction to biological control*. John Wiley & Sons.
- Vandermeer, J. (1995). The ecological basis of alternative agriculture. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26 (1), 201–224.
- Verburg, P. H., van Berkel, D. B., van Doorn, A. M., van Eupen, M., & van den Heiligenberg, H. A. (2010). Trajectories of land use change in Europe: a model-based exploration of rural futures. *Landscape Ecology*, 25 (2), 217–232.
- Viard, A., H nault, C., Rochette, P., Kuikman, P., Fl net, F., & Cellier, P. (2013). Le protoxyde d'azote (N₂O), puissant gaz   effet de serre  mis par les sols agricoles : m thodes d'inventaire et leviers de r duction. *Ol agineux, Corps Gras, Lipides*, 20 (2), 108–118.
- Wang, Y., DeAngelis, D. L., & Holland, J. N. (2011). Uni-directional consumer – resource theory characterizing transitions of interaction outcomes. *Ecological Complexity*, 8 (3), 249–257.
- Westerman, P. R., Wes, J. S., Kropff, M. J., & Van der Werf, W. (2003). Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 40 (5), 824–836.
- 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 (3), 566–574.
- Wezel, A., & Soldat, V. (2009). A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 7 (1), 3–18.
- Wheater, C. P. (1989). Prey detection by some predatory Coleoptera (Carabidae and Staphylinidae). *Journal of Zoology*, 218 (2), 171–185.
- Wilby, A., & Thomas, M. B. (2002). Are the ecological concepts of assembly and function of biodiversity useful frameworks for understanding natural pest control? *Agricultural and Forest Entomology*, 4 (4), 237–243.
- Wilson, R. G. (1993). Effect of preplant tillage, post-plant cultivation, and herbicides on weed density in corn (*Zea mays*). *Weed Technology*, 7, 728–728.
- Zhang, J., Drummond, F. A., Liebman, M., & Hartke, A. (1997). TB163: Insect Predation of Seeds and Plant Population Dynamics.
- Zhavoronkova, T. N. (1969). Certain structural peculiarities of the Carabidae (Coleoptera) in relation to their feeding habits. *Entomological Review*.