HAL
open science

Approche des sources de variations potentielles de la prédation post-dispersion de graines d'adventices au sein d'un agrosystème

Audrey Alignier

To cite this version:

Audrey Alignier. Approche des sources de variations potentielles de la prédation post-dispersion de graines d'adventices au sein d'un agrosystème. [Stage] Université de Bourgogne (UB), FRA. 2007, 46 p. hal-02818612

HAL Id: hal-02818612

https://hal.inrae.fr/hal-02818612

Submitted on 6 Jun 2020

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

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

Année 2006-2007

Master Sciences, Technologies, Santé

mention
Biologie des Organismes et des Populations

Spécialité Recherche
Gènes, Sélection, Adaptation

Approche des sources de variations potentielles de la prédation post-dispersion de graines d'adventices au sein d'un agrosystème

Mémoire de recherche réalisé par Audrey ALIGNIER

Sous la direction de Xavier REBOUD, directeur de recherches

UMR Biologie et Gestion des Adventices
Institut National de la Recherche Agronomique de Dijon

Présentation de la structure

Créé en 1946, l'Institut National de la Recherche Agronomique est un organisme de recherche publique finalisée dont les 3 grands domaines d'application sont l'agriculture, l'alimentation et l'environnement. Il comprend 14 départements scientifiques, 21 sites régionaux et plus de 200 sites en France.

Le centre INRA de Dijon, présidé par Jacques Brossier, comprend 420 titulaires dont 200 chercheurs et ingénieurs. Il est constitué de 17 Unités (13 de recherche dont 10 Unités Mixtes de Recherche ou UMR) dont les grandes thématiques de recherche sont :

- Qualité des aliments, perception sensorielle et préférence des consommateurs
- Plante, sol, microbe, environnement
- Territoire et développement

L'UMR « Biologie et Gestion des Adventices » est l'unique pôle adventices et herbicides de l'INRA. Ses activités sont centrées autour de la connaissance des mauvaises herbes et de leur gestion, tant par les herbicides que les pratiques culturales. Cette UMR a été constituée en 2002 à partir de l'Unité Malherbologie et Agronomie de l'INRA, de l'unité Composante Biologique de la Fertilité de l'Etablissement National d'Enseignement Supérieur Agronomique de Dijon (ENESAD) et du laboratoire de génétique végétale de l'Université de Bourgogne. Les 3 thèmes principaux développés sont :

- Adaptation génétique des adventices aux pressions cde sélection anthropiques
- Maîtrise des adventices dans les systèmes de culture – Protection intégrée
- Gestion de la biodiversité des adventices au sein des agro-systèmes

Sources : www.inra.fr et www.dijon.inra.fr/bga/umrbga

Remerciements

Je tiens à remercier, en premier lieu, mon maître de stage et directeur d'unité, Xavier Reboud, pour m'avoir accueillie au sein de l'unité « Biologie et Gestion des Adventices » et permis de réaliser ce stage, qui s'est révélé plus passionnant de jour en jour. Je le remercie vivement pour tous ses conseils et la disponibilité dont il a su faire preuve malgré ses engagements. Il a su orienter mes premiers pas, plutôt hésitants, dans le monde de la recherche et m'a donné goût à cette aventure…

J'exprime également mes remerciements à Mr Alain Jacson, qui a autorisé la mise en place de mes expérimentations sur une parcelle de son exploitation à Fénay.

Il serait vain de vouloir remercier ici toutes les personnes qui ont contribué, d'une façon ou d'une autre, au bon déroulement de ce stage que ce soit lors la mise en place de mes expérimentations ou lors de la rédaction de ce mémoire. Je remercie donc l'ensemble du personnel de l'unité « Biologie et Gestion des adventices » pour son accueil chaleureux et toute l'aide apportée. Mes remerciements vont également au personnel des serres, en particulier à Sébastien pour la mise en place du grillage « anti-lapin ».

Je tiens à remercier particulièrement Helmut Meiss pour son enthousiasme et son intérêt dès les prémices de ce stage ainsi que François Bretagnolle, Antoine Gardarin, Jacques Gasquez, Bertrand Jacquemin et Nicolas Munier-Jolain pour leurs conseils et suggestions sur ce mémoire.

Enfin, un grand merci à ma famille et mes amis, qui ont toujours répondu présents, m'ont soutenue (et supportée !) tout au long de ces 6 mois de stage.

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION **4**

II. MATERIEL ET METHODES **11**
1) Prédation post-dispersion différentielle de graines d'adventices 11
2) Variation de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis* en fonction de la distance à la bordure 12
3) Variation temporelle de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis* 13
4) Approche de la capacité de dispersion des graines d'adventices sous l'effet de la pluie 14
5) Approche de la capacité de dispersion des graines d'adventices via leur enfouissement suite à l'alternance gel-dégel du sol 14
6) Analyses statistiques des données 15

III. RESULTATS **17**
1) Prédation post-dispersion différentielle des graines d'adventices 17
   a) Analyse du suivi de germination des graines, avec ou sans traitement aux rayons Gamma 17
   b) Analyse des taux absolus de prédation post-dispersion au moyen de l'abaque 17
   c) Analyse des taux relatifs de prédation post-dispersion au moyen de l'abaque 19
   d) Discrimination des caractères influençant la préférence pour les graines 20
2) Variation de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis* en fonction de la distance à la bordure 20
3) Variation temporelle de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis* 21
4) Approche des capacités de dispersion des graines via la pluie 21
   a) sous une pluie naturelle 21
   b) sous une pluie artificielle 23
5) Approche des capacités de dispersion des graines via les cycles gel-dégel 25
   a) pour les graines enfouies à 1cm 25
   b) pour les graines disposées à la surface 25

IV. DISCUSSION **27**

V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES **32**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANNEXES

RESUME

Nota : Tout au long de ce rapport, le terme « semence » sera assimilé à celui de « graine ».

I. INTRODUCTION

La production de graines constitue un stade critique de l'histoire de la vie des plantes (Zhang *et al.* 1997 ; Blaney & Kotanen 2001). Celles-ci représentent, en effet, l'unique moyen de maintien et d'évolution démographique de très nombreuses espèces végétales, notamment les espèces dites « annuelles » ou « thérophytes », comme la plupart des adventices (Cardina *et al.* 2002). S'ils représentent les points de départ d'une nouvelle génération (Chambers & MacMahon 1994 ; Tooley & Brust 2002), ces organes de survie sont aussi une source riche et compacte de nutriments pouvant répondre aux besoins alimentaires de nombreux organismes, comparativement aux parties vertes des plantes (Lietti *et al.* 2000 ; Worthy *et al.* 2006) et sont donc activement recherchés. Or, à l'instar de Marino *et al.* (2005) ou Pullaro *et al.* (2006), des analyses démographiques précises montrent que les populations végétales peuvent être fortement affectées par la mortalité des graines : une perte annuelle de 25-50% diminue substantiellement leur croissance.

Parmi les causes possibles de mortalité des graines sont recensées une germination avortée, le parasitisme, la détérioration due à la sénescence ou des dommages physiques, la prédation ou encore l'attaque par des bactéries ou champignons (Carsten *et al.* 2000 ; Obeso & Fernández-Calvo 2002 ; Grace & Müller-Schärer *et al.* 2003 ; Puricelli *et al.* 2005). Néanmoins, la **source majeure de mortalité** semble être **la prédation** (Notman & Gorchov 2001 ; Nurse *et al.* 2003 ; Shaukat & Siddiqui 2006). En effet, dans la plupart des communautés des tropiques jusqu'aux contrées les plus septentrionales, les plantes souffrent des pertes de graines dues aux consommateurs (Hulme 1998 ; Maron & Simms 2001). Pour autant, la quantification de son importance sur la dynamique des espèces adventices en zone de grande culture n'est que peu documentée et pas du tout pour la France métropolitaine.

La prédation de graines fait souvent référence à la mortalité des graines via la consommation (Xiao *et al.* 2006). Le terme fut employé pour la première fois par Janzen (1971) afin de distinguer les animaux qui se nourrissaient de graines et ainsi, les détruisaient, de ceux qui ne faisaient que les ingérer, leur perte étant alors incertaine. Si quelques espèces de carabes sont considérées comme consommatrices majeures des graines, en particulier dans les régions tempérées d'Europe et d'Amérique du nord (Harrison & Regnier 2003 ; Honek *et al.* 2006a), un large panel de taxa du règne animal est considéré comme potentiellement

prédateurs de graines, celles-ci entrant dans leur régime alimentaire en complément ou substitut d'autres ressources. Parmi ceux-ci, on retrouve aussi bien des vertébrés, comme les rongeurs et les oiseaux, que des invertébrés comme les scarabées, les limaces, les fourmis, les mouches et autres parasitoïdes (voir les synthèses de Tooley & Brust 2002 ; Azcárate *et al.* 2005 ; Kollman & Bassin 2001).

La prédation peut être séparée en deux phénomènes distincts : soit les pertes de graines qui interviennent directement sur la plante-mère (**prédation pré-dispersion**), soit les pertes réalisées après la dispersion des graines (**prédation post-dispersion**) (Zhang *et al.* 1997 ; Tooley & Brust 2002). Les prédateurs pré-dispersion sont, pour la plupart, des invertébrés spécialistes. Au contraire, la prédation post-dispersion fait intervenir des organismes plus divers, généralistes ou opportunistes (Hulme 1998 ; Hulme & Benkman 2002 ; Nurse *et al.* 2003) et ceci, sur une période plus longue, ce qui, dans les faits, confère à la prédation post-dispersion une réelle importance quantitative.

L'ensemble des processus, prédation pré- et post-dispersion, présente ainsi le potentiel d'influencer non seulement la démographie d'une espèce végétale mais aussi, à plus long terme, la composition des communautés végétales, notamment celles des adventices (Cromar *et al.* 1999 ; Menalled *et al.* 2000 ; Kollman & Bassin 2001). Vander Wall *et al.* (2005) constatent que ces interactions plante-animaux sont très largement répandues dans le monde. Aussi, la prédation apparaît comme un phénomène généralisé et complexe qui peut affecter non seulement la dynamique des populations par la diminution de la densité des graines (Holmes & Froud-Williams 2005), la modification de la capacité compétitive, la composition en espèces via une prédation différentielle (Cromar *et al.* 1999 ; Tooley & Brust 2002) mais aussi la structure de la végétation (Auld & Denham 1999), la régénération des plantules (Hulme 1998 ; Kollman & Bassin 2001) voire la capacité de colonisation de nouveaux milieux (Myster & Pickett 1993 ; Kollman *et al.* 1998). On s'attend donc à ce que les prédateurs de graines puissent jouer dans la démographie des plantes et imposent une **pression de sélection** complexe ou, tout du moins forte, sur les caractéristiques des graines. Leur taille, la dureté de leurs enveloppes, leur composition en substance répulsive ou au contraire attractive quand les prédateurs doivent assurer la dispersion, voire leur mode de dispersion pourraient alors être affectées (Heithaus 1981 ; Hulme 1997 ; Hulme 1998).

Le potentiel de la prédation pré-dispersion à influencer la dynamique des populations végétales et d'adventices en particulier, a été considéré par de nombreux chercheurs (Zhang *et al.* 1997 ; Nurse *et al.* 2003). Souvent étudiée à travers la production de graines et le

pourcentage de graines infestées (Cardina *et al.* 2002 ; Shaukat & Siddiqui 2006), la prédation pré-dispersion représente des valeurs assez faibles, de 10 à 30% de perte (Szentesi & Jermy 2003 ; Martinkova & Honek 2004), comparativement à ceux reportés pour la prédation post-dispersion, souvent supérieurs à 70% (Salvande *et al.* 2006). La limitation majoritaire de graines étant due aux événements intervenant entre la dispersion et la germination des graines (Cardina *et al.* 2002 ; Szentesi & Jermy 2003), c'est sur la prédation post-dispersion de graines que je me suis focalisée au cours de ce stage.

Les **niveaux de prédation** post-dispersion sont donnés comme très **variables** (Menalled *et al.* 2000). Hulme (1998) recense des taux variant de 0 à 100% dans la littérature selon le type de prédateurs considéré, invertébrés ou rongeurs. Les différentes sources de variation de la prédation sont assez bien étudiées, notamment en ce qui concerne les milieux forestiers et tropicaux (Heithaus 1981 ; Hulme & Hunt 1999 ; Brewer 2001 ; Kollman & Buschor 2002). On peut globalement regrouper ces sources de variation sous le triptyque « prédateurs-graines-environnement » (Figure 1).

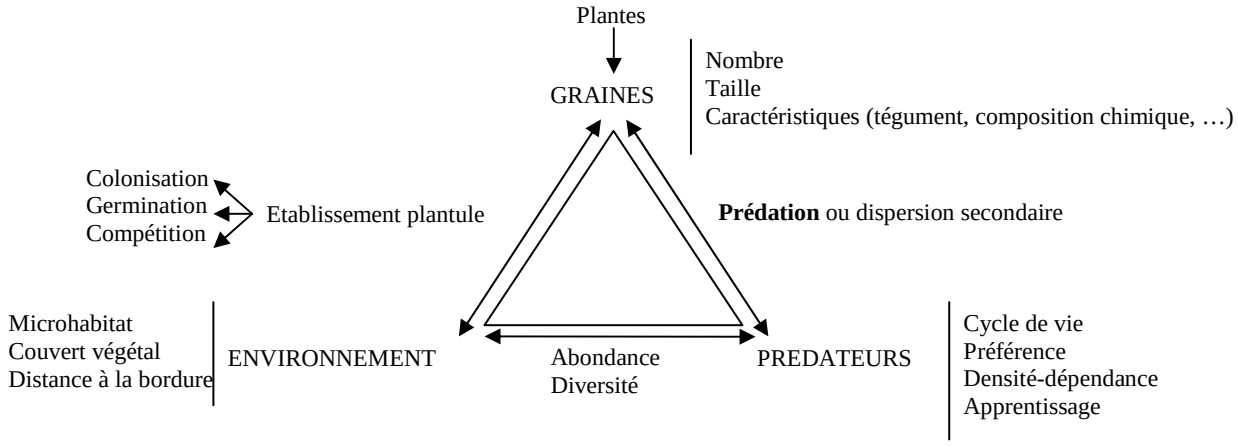


Figure 1 : Schéma original représentant les trois composantes principales (graines, prédateurs, environnement) ainsi que quelques interactions majeures à même de moduler la prédation post-dispersion des graines.

En effet, la variabilité de la prédation est liée non seulement aux **caractéristiques des graines** (espèce, taille, forme de la graine, composition en nutriments, toxicité, viabilité) (Rey *et al*. 2002 ; Azcárate *et al.* 2005 ; Holmes & Froud-Williams 2005) mais également à celles des **prédateurs** eux-mêmes (espèce, densité, préférence, susceptibilité aux toxines, acuité olfactive) (Pizo *et al.* 2006 ; Xiao *et al.* 2006) et à celles de l'**environnement** (abondance locale des graines et disponibilité d'autres ressources, caractéristiques du sol, couvert végétal) (Hulme 1998). De plus, les taux de prédation peuvent fortement **varier dans le temps**, selon la saison et l'année (Plucinski & Hunter Jr 2001 ; Myster 2003 ; Honek *et al.* 2006a).

Toutefois, il faut noter que la plupart de ces études se concentrent sur la prédation de baies, de drupes ou de fruits tropicaux ; plus rares sont les études s'intéressant aux adventices et aux milieux cultivés. Perçues comme une contrainte des champs cultivés à travers le monde, les adventices se distinguent par la production d'un plus grand nombre de semences, généralement sèches (même s'il existe quelques espèces produisant des drupes comme la morelle noire *Solanum nigrum* L.), ayant des aptitudes à la dispersion et susceptibles d'assurer une survie pouvant excéder plusieurs décennies (Cardina *et al.* 2002).

De plus, si on savait manipuler la prédation afin que celle-ci soit importante et efficace, on pourrait envisager qu'elle soit détournée à notre avantage et constitue, en complément voire en substitution d'autres stratégies, un pilier de la lutte contre les adventices. Les innovations technologiques, comme l'usage de pesticides mais aussi l'augmentation de la mécanisation, ont certes révolutionné l'agriculture en intensifiant significativement les niveaux de production (Baucom & Mauricio 2004). Toutefois, cette intensification n'est pas sans conséquence, occasionnant des pertes de biodiversité (Kollman & Bassin 2001 ; Marshall *et al.* 2003) ou la contamination du sol et des eaux (Menalled *et al.* 2000) par des substances pesticides. Par ailleurs, assimilée à une pression de sélection, l'utilisation d'herbicides a conduit au développement de nombreuses résistances chez les mauvaises herbes (Clarke *et al.* 1997). Aussi, est-il nécessaire de développer des stratégies alternatives (Altieri 1986 ; Rey *et al.* 2002 ; Hatcher & Melander 2003) plus soucieuses de l'environnement à même d'inscrire l'agriculture dans un contexte de durabilité.

Il est donc légitime de se demander si le phénomène de prédation existe pour les graines d'adventices au sein d'un agrosystème. Etant donné que 70 à 99% des graines d'adventices produites en culture de céréales ne semblent ni contribuer à la banque de graines ni faire partie des cohortes germées, on peut supposer que la prédation est en partie responsable de ces pertes non attribuées (Westerman *et al.* 2003a). De fait, dans quelques études sur les agrosystèmes, de forts taux de consommation ont été constatés (Tableau 1).

Tableau 1 : Exemples de taux moyen de prédation post-dispersion de graines d'adventices dans des parcelles cultivées

Taux de prédation	Culture	Période	Référence
10 à 90%	Maïs	Août-Septembre	Menalled *et al.* (2000)
32 à 70%	Céréales	Mai-Juin	Westerman *et al.* (2003a)
35 à 67%	Blé d'hiver	1 année complète	Holmes & Froud-Williams (2005)
88%	Maïs, Soja	1 année complète	Cardina *et al.* (2002)
80 à 90%	Maïs, Soja	Août-Septembre	O'Rourke *et al.* (2006)

Là encore, une grande variabilité de situations est recensée. Quelles peuvent être les sources de variation de cette prédation ? Sont-elles les mêmes que celles observées en milieu naturel ? Dès lors, dans quelle mesure et par quels aménagements la prédation de graines peut-elle être favorisée pour être utilisée comme outil de lutte renforçant les stratégies de gestion des adventices?

Lors de notre approche expérimentale et du fait de l'état réduit des connaissances, on s'attachera à mettre en évidence quelles peuvent être les différentes sources possibles de variation de la prédation post-dispersion de graines d'adventices au sein d'un agrosystème.

La diversité des sources de variations recensées dans la littérature pour un milieu naturel nous donne *a priori* celles pouvant exister au sein d'un agrosystème. La relative importance de celles-ci demeure largement inconnue, c'est pourquoi il reste, à ce jour, difficile d'établir des modèles prédictifs et de jauger l'impact de la prédation post-dispersion de graines sur la dynamique des espèces de plantes (Hulme 1998 ; Van Klinken 2005). Dès lors, nous avons choisi de nous concentrer sur trois sources possibles de variation qui semblent pertinentes à tester au sein de l'agrosystème et relativement facile à mettre en œuvre, à savoir : une variation de la prédation post-dispersion de graines à travers l'étude de la préférence des prédateurs, pouvant par exemple conduire à modifier la composition des communautés, une variation spatiale de la prédation dans le paysage agricole pouvant amener éventuellement à maintenir des réservoirs au cœur ou en bordure des parcelles et enfin, une variation temporelle de la prédation.

Les caractéristiques propres aux graines comme la taille (Alexander *et al.* 2001 ; Pizo *et al.* 2006), la valeur nutritionnelle (Azcárate *et al.* 2005 ; Cheng *et al.* 2005), la toxicité ou encore la viabilité (Hulme 1997 ; Rey *et al.* 2002 ; Holmes & Froud-Williams 2005 ; Xiao *et al.* 2006) sont connues pour être à l'origine de variations des niveaux de prédation post-dispersion des graines. Selon la stratégie de l'approvisionnement optimal, on s'attend à ce qu'un prédateur s'assure un bénéfice énergétique tout en minimisant le temps alloué à la recherche alimentaire (Charnov 1976). Pour une espèce donnée et une configuration donnée d'agrégation des semences à la surface du sol, cela conduirait à prédire que le prédateur privilégie la consommation des grosses graines afin d'optimiser sa balance coût/bénéfice (Hulme 1997; Pizo *et al.* 2006). De plus, la taille de la graine est considérée comme non seulement représentative des ressources disponibles via ses réserves (Grundy *et al.* 2003 ; Andresen & Levey 2004) mais aussi, et de manière moins évidente, de sa qualité (Lehtilä &

Ehrlèn 2005). Dans une comparaison interspécifique, les grosses graines sortent comme en moyenne plus nutritives (Brewer 2001 ; Xiao *et al.* 2006). La préférence des prédateurs pour une espèce (ou un phénotype) à grosses graines peut alors favoriser la prolifération des espèces (ou phénotypes) à petites graines moins compétitives affectant le succès et la composition au sein des communautés (Kollman *et al.* 1998 ; Auld & Denham 1999). Par ailleurs, Westerman *et al.* (2003a) et Xiao *et al.* (2006) soulignent que les traits innés de la graine comme sa morphologie, sa valeur nutritionnelle et ses défenses chimiques peuvent influencer la prédation. En effet, il a été démontré que les rongeurs consomment préférentiellement les graines riches en lipides (Kollman *et al.* 1998 ; Xiao *et al*. 2006). Une variation de la prédation entre espèces végétales est donc attendue.

De nombreuses études relatent une variation de l'intensité de la prédation selon une hiérarchie d'échelles spatiales (Plucinski & Hunter Jr 2001 ; Rey *et al.* 2002 ; Azcárate & Peco 2003). En particulier, la perte des graines est généralement dépendante de la distance à la bordure, la prédation devenant relativement moins marquée au centre des parcelles (Fleury & Galetti 2004). Les prédateurs, inféodés aux bordures où le couvert végétal leur assure habitat et protection (Cardina *et al.* 1996, Alcántara *et al.* 2000), prospecteraient depuis celles-ci, d'où un gradient de prédation en fonction de la distance à la bordure. Toutefois, d'autres études démontrent l'absence de relation entre taux de prédation et distance à la bordure (Myster & Pickett 1993 ; Holl & Lulow 1997 ; Westerman *et al.* 2003b) voire une diminution de la perte de graines à proximité des bordures. L'incohérence observée entre les études révèle la nécessité de tester cette source de variation.

Il est communément rapporté dans la littérature une variation de la prédation en fonction de la saison (Ji-Qi & Zhi-Bin 2004 ; Honek *et al.* 2006a), surtout dans les régions tempérées où les saisons sont plus marquées (Myster 2003), et de l'année considérée (Kollman *et al.* 1998). Les patrons temporels de prédation peuvent s'expliquer en partie par la variabilité de la pluviosité et de la température ou d'une couverture neigeuse pendant les mois d'hiver, influençant l'abondance et l'activité des prédateurs aussi bien vertébrés qu'invertébrés, celles-ci étant réduites durant l'hiver (Nisensohn *et al.* 1999 ; Puricelli *et al.* 2005) à l'exception des oiseaux (Marshall *et al.* 2003 ; Mauchline *et al.* 2005) et des micromammifères (Edwards & Crawley 1999 ; Westerman *et al.* 2003b). A noter que très peu d'études se sont intéressées à la prédation de Mars à Mai. Certes, la densité et l'activité des prédateurs sont moindres à cette période, mais les graines demeurent potentiellement la ressource trophique majoritaire pour ces derniers.

Enfin, VanderWall *et al.* 2005 rappellent qu'il existe un phénomène qui peut contrebalancer l'impact négatif de la prédation sur la survie des semences : le **phénomène de dispersion secondaire**. En effet, une fois sur le sol, les graines ne sont pas seulement dispersées par des facteurs abiotiques, tels que le vent et la pluie, mais aussi par des facteurs biotiques, comme les animaux stockeurs de graines (Chambers & MacMahon 1994). Les graines dispersées peuvent échapper à la consommation en étant acheminées vers des microsites favorables où elles peuvent parfois s'établir (Milton & Dean 2001 ; Andresen 2002) et coloniser de nouveaux sites (Willson & Traveset 2000 ; Williams 2006). Toutefois, lors de notre étude, on ne cherchera pas à savoir si les prédateurs ont assuré un transport des graines. En effet, suivre la dispersion secondaire des graines par les animaux nécessite une méthodologie lourde (Cheng *et al.* 2005) et difficile à mettre en œuvre pour un stage de Master 2. Les petites graines sont généralement suivies par marquage isotopique ou par fluorescence (Longland *et al.* 2001). Les grosses graines peuvent, quant à elles, être rattachées à un fil de nylon (Andresen & Levey 2004) ou marquées à l'encre (Brewer 2001).

VanderWall *et al.* (2005) remarquent que les processus abiotiques redistribuent également les graines à la surface du sol ou les transportent jusque dans la banque de graines du sol. La plupart des études montre d'ailleurs que l'enfouissement des graines dans le sol diminue la prédation post-dispersion des graines (Maron & Simms 1997 ; Hulme & Borelli 1999 ; Puricelli *et al.* 2005). Le vent, la neige mais aussi les éclaboussures de pluie, les flaques d'eau sont autant de processus connus pour bouger les graines à la surface du sol (VanderWall *et al.* 2005). Aussi, lors de notre étude, on appréhendera la capacité de dispersion des graines de manière à évaluer leur potentialité à échapper à la prédation. On étudiera le mouvement des graines de diverses espèces adventices à la surface du sol, que ce soit par la pluie ou par l'influence de cycles alternant gel et dégel.

L'objectif général de ce stage de Master 2 revient donc à quantifier la prédation post-dispersion de graines d'adventices au sein de l'écosystème particulier, artificiel et anthropisé qu'est l'agrosystème, et d'analyser les sources éventuelles de variation des niveaux de prédation. A ce jour, aucune étude n'avait été conduite en France. Etant donné la diversité des sources de variations de la prédation post-dispersion et la durée du stage de Master 2, on a sciemment choisi de se concentrer uniquement sur 3 sources, supposées majeures, de variation. Une étude des capacités de dispersion des graines par des facteurs abiotiques, la pluie et l'alternance gel/dégel du sol, viendra s'ajouter à ces travaux pour mettre en évidence le rôle relatif de la dispersion dans la disparition des graines.

II. MATERIEL ET METHODES

1) Prédation post-dispersion différentielle de graines d'adventices

L'essai a été conduit sur une parcelle « biologique » de 20 ha, cultivée en blé d'hiver, à Fénay, à 10km au sud de Dijon. On s'attend à ce que cette parcelle supporte une plus grande biodiversité de prédateurs qu'une parcelle en culture intensive.

La prédation différentielle de graines est testée sur 7 espèces adventices, choisies non seulement en fonction de leur intérêt en tant qu'espèces modèles pour l'UMR BGA (INRA Dijon) et de leur disponibilité mais surtout, parce qu'elles représentent un large éventail de taille, de morphologie, de couleur et de teneur en lipides et protéines (Tableau 2). De plus, elles présentent potentiellement une importance variable selon le type de prédateurs considérés (Marshall *et al.* 2003 ; Storkey 2006). A ces espèces est ajoutée une « espèce artificielle » témoin : des billes en plastiques noires.

Tableau 2 : Tableau récapitulant pour les 16 espèces adventices choisies, la couleur, la forme, l'ornementation des semences, la surface projetée en mm^2, le poids de mille graines en grammes (PMG). Les teneurs en lipides et protéines, exprimées en % de la graine nue, ne sont données que pour les espèces utilisées dans l'expérimentation sur la préférence des prédateurs. D'après les donnés des sites http://www.dijon.inra.fr/hyppa/hyppa-f.htm et http://rbgkew.org.uk/data/sid. * indique les données manquantes

Nom scientifique	Code Bayer	Couleur	Forme	Ornementation	Surface (en mm^2)	PMG (en g)	Teneur en lipides (%)	Teneur en protéines (%)
Alopecurus myosuroides Hudson	ALOMY	jaune	épillet	lisse	5,00	1,99	19,00	20,10
Anagallis arvensis L.	ANGAR	brun	trapézoïdale	réticulée	1,15	0,50	19,20	14,85
Chenopodium album L.	CHEAL	noir	lenticulaire	lisse	4,10	0,80	9,30	19,40
Galium aparine L.	GALAP	brun	sphérique	épineuse	10,40	9,00	3,10	12,70
Sinapis arvensis L.	SINAR	violacé	sphérique	lisse	1,67	2,40	29,17	28,77
Stellaria media L.	STEME	brun	réniforme	bosselée	0,64	0,30	5,90	17,80
Viola arvensis Murray	VIOAR	jaune	ovoïde	lisse	1,80	0,42	*	*
Bille		noir	ovoïde	lisse	12,56	31,40	0	0
Amaranthus retroflexus L.	AMARE	noir	lenticulaire	lisse	0,40	0,90		
Ambrosia artemisiifolia L.	AMBAR	brun	globuleuse	réticulée	3,99	5,00		
Capsella bursa-pastoris L.	CAPBP	jaune	ellipsoïde	lisse	0,10	0,34		
Fallopia convolvulus L.	POLCO	brun	ovoïde	verruculeuse	7,00	11,10		
Geranium dissectum L.	GERDI	brun	ellipsoïde	lisse	2,24	2,52		
Lamium purpureum L.	LAMPU	brun	dièdre	réticulée	0,80	2,10		
Lomium multiflorum Lam.	LOLMG	jaune	épillet	lisse	2,90	2,00		
Poa annua L.	POAAN	jaune	ellipsoïde	réticulée	0,27	2,00		
Veronica herderifolia L.	VERHE	jaune	sphérique	bosselée	4,00	6,88		

L'expérimentation est menée suivant la méthodologie développée par Westerman *et al.* (2003a). On constitue des paires d'espèces adventices parmi les 8 présentées soit au total, 36 combinaisons. Cinquante graines (25 de 2 espèces parmi les 8 choisies) sont collées

légèrement sur des cartes rectangulaires (5cm*10cm) en papier de verre à grain plutôt fin (P100) au moyen d'une colle repositionnable (Sader ; Bostik SA, Paris, France). Le papier résiste à l'eau et limite les pertes liées au vent et aux intempéries. La colle maintient les graines sur la carte quelles que soient les conditions climatiques mais les prédateurs sont capables de les enlever. Les graines sont irradiées à 15kGray avant d'être collées afin de limiter leur germination. L'irradiation est un bon compromis entre maintien des qualités nutritives de la graine et risque de contamination de la parcelle avec la dispersion des graines, les autres étant soient mangées, soient reprises pour comptage. Des clous de 10cm assurent le maintien des cartes au sol. Quinze réplicats (Annexe 1) ainsi que 2 réplicats « contrôles », sont positionnés au centre de la parcelle, à plus d'une centaine de mètres de la bordure. Les cartes sont espacées les unes des autres d'un mètre, la densité de graines par carte proposée correspond à 10000 graines.m^{-2}, soit un ordre de grandeur proche de celui de Heggenstaller *et al.* (2006). Une telle densité de graines à cette période de l'année constitue un biais certain, en effet, les graines de l'année précédente sont enfouies par le travail du sol et les graines de l'année en cours pas encore produites.

D'après Westerman *et al.* (2003a), il n'y a pas de signe d'attirance, d'évitement ou autre trouble du comportement des prédateurs vis-à-vis du papier de verre ou de la colle. De plus, des signes évidents de prédation ont été détectés sur nos cartes comme, par exemple, la présence d'insectes ou de fécès de rongeurs. Les cartes « contrôles » sont utilisées afin d'estimer la fraction de graines perdues suite à la manipulation, les conditions météorologiques ou encore les facteurs ambiants autres que la prédation. Ces cartes « contrôles » ne diffèrent des autres que par le fait qu'elles sont insérées sous une passoire inoxydable à petit maillage (1mm*1mm) empêchant potentiellement toute prédation.

La fin de l'expérimentation est déterminée par la vitesse de disparition des graines à la surface des cartes : dès que des cartes sont trouvées vides de toutes graines, l'ensemble de l'essai est retiré du champ. Ici, l'expérimentation est restée en place une semaine, du 28/03/2007 au 04/04/2007. Toutes les cartes sont ensuite ramenées au laboratoire et les graines restantes sont dénombrées.

2) Variation de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis* en fonction de la distance à la bordure

L'essai a été mené sur la même parcelle de blé d'hiver, à Fénay.

De manière à estimer l'intensité de la prédation en fonction de la distance à la bordure, 15 transects sont tracés de la bordure vers l'intérieur du champ, avec une distance de 10 mètres

entre chaque transect. La bordure est constituée d'une bande enherbée scindée par un chemin de terre, précédant une rangée de sapins bordant une jeune peupleraie (Figure 2).

Les taux de prédation sont estimés en plaçant 50 graines par carte d'une espèce jugée comme potentiellement bien prédatée d'après nos expériences préliminaires menées à Hauteville, au nord de Dijon: *Sinapis arvensis*. Comme précédemment, les graines sont collées sur des cartes en papier de verre fixées au sol par des clous, selon le protocole de Westerman *et al.* (2003a). Les réplicats sont placés à 0, 1, 2, 4, 8, 16 et 32m de la bordure du champ ainsi que 3 réplicats en amont de la bordure, à -1, -5 et -6m. Vingt cartes « contrôles », disposées sous des passoires en acier inoxydable à petit maillage (1mm*1mm), sont réparties sur les 15 transects.

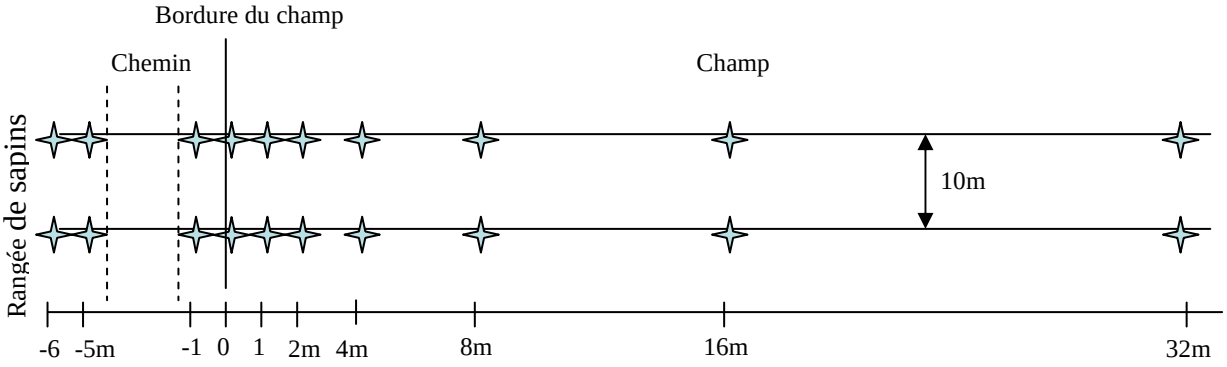


Figure 2 : Schéma de l'expérimentation de la variation de la prédation en fonction de la distance à la bordure. Les ✦ représentent la position des réplicats le long des transects.

La fin de l'expérimentation est déterminée par la vitesse de disparition des graines à la surface des cartes : dès que des cartes sont trouvées vides de toutes graines, l'ensemble de l'essai est retiré du champ. Ici, l'expérimentation est restée en place 4 semaines, du 18/04/2007 au 10/05/2007. La totalité des cartes retrouvées est ensuite ramenée au laboratoire et les graines restantes sont dénombrées.

3) <u>Variation temporelle de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis*</u>

L'essai a été mené sur une parcelle jardinée nue du centre INRA de Dijon.

Pour estimer les patrons de variation temporelle de la prédation post-dispersion de graines, on mesure les taux moyen de prédation sur 17 réplicats dont 2 contrôles placés sous des passoires. Pour cela, on utilise une fois encore *Sinapis arvensis*. Comme précédemment, 50 graines par carte sont collées suivant le protocole de Westerman *et al.* (2003a). L'emplacement des cartes est aléatoire mais ces dernières sont toujours séparées d'au moins un mètre les unes des autres. Les cartes sont renouvelées chaque semaine pendant 8 semaines,

du 21/03/2007 au 16/05/2007. A la fin de chaque semaine, l'ensemble des cartes est ramené au laboratoire et les graines restantes dénombrées. Un suivi pluviométrique et de température est effectué en parallèle grâce à la station météorologique des serres de l'INRA de Dijon.

4) Approche de la capacité de dispersion des graines d'adventices sous l'effet de la pluie

L'essai a été mené au niveau des serres du centre INRA de Dijon.

Dans une terrine de 45cm*30 cm, on dispose aléatoirement, sur une rangée éloignée de 2 cm du bord, 1 graine des 16 espèces adventices différentes (Tableau 2) ainsi qu'une bille. Les propriétés de la terre utilisée, provenant de la parcelle A59 du domaine INRA d'Epoisses, sont connues (Annexe 2). Le substrat est d'abord tamisé puis légèrement tassé.

Toutes les graines sont passées au micro-onde pour inhiber leur germination puis colorées à la bombe rose, afin de pouvoir les repérer plus facilement dans la terrine. Les espèces ont été choisies pour leur fréquence dans la région Bourgogne, tempérée par l'état des stocks disponibles. L'ensemble des espèces retenues présente une gamme étendue de taille, de poids et de morphologie assez contrastée (Tableau 2).

Deux autres rangées parallèles sont disposées dans la terrine à 8 cm de la précédente (Annexe 3). Les rangées ne diffèrent entre elles que par l'ordre aléatoire des graines. On souhaite étudier le mouvement des graines en fonction de la pluviométrie et de l'inclinaison du sol. Aussi, on teste 3 pentes d'inclinaison respective 0°, 5° et 10°. Trois terrines-réplicats par pente sont mis en place. Un suivi pluviométrique est établi en parallèle grâce à la station météorologique des serres de l'INRA. Après chaque pluie, l'emplacement des graines est noté par rapport à leur emplacement initial afin de quantifier leur mouvement.

La même expérience est réitérée, mais cette fois sous une pluie artificielle. L'arrosage (équivalent à une pluviométrie de 18 mm en moyenne) est effectué par une pomme de douche afin d'homogénéiser au maximum les gouttes et ce, de manière perpendiculaire au sol. De même, l'emplacement de chaque graine est noté après chaque arrosage.

5) Approche de la capacité de dispersion des graines d'adventices via leur enfouissement suite à l'alternance gel-dégel du sol

On dispose en rangées dans une terrine, 10 graines des 17 espèces choisies (Tableau 2), pour les raisons exposées précédemment. Le substrat, provenant aussi de la parcelle A59 du domaine expérimental d'Epoisses (Annexe 2), est tamisé puis légèrement tassé. Les graines sont également colorées à la bombe rose pour être plus facilement repérées dans les terrines.

Pour 3 réplicats les graines sont disposées à la surface du sol alors que pour les 3 autres réplicats, les graines sont recouvertes d'1cm de terre tamisée. Les 6 terrines sont placées au congélateur à -25°C pendant 48 à 72h puis soumises à décongélation pendant 24h. L'enfouissement (c'est à dire l'invisibilité des graines à la surface du sol) ou la remontée des graines à la surface est alors noté. Les terrines sont ensuite replacées au congélateur. Vingt cycles « gel-dégel » sont ainsi effectués.

6) Analyses statistiques des données

Le taux de prédation moyen des graines est calculé comme la proportion de graines disparues par rapport au nombre de graines perdues sur les cartes « contrôles » en utilisant la correction de Abbott (1945) : R=(C-E)/C où R est la proportion de graines enlevées par les prédateurs, E le nombre de graines restant sur les cartes et C le nombre de graines restant sur les cartes contrôles. Par ailleurs, on définit le **taux absolu de prédation** d'une espèce comme l'ensemble des graines consommées de cette espèce lors de l'expérimentation. Le **taux relatif de prédation** se réfère au pourcentage de graines consommées d'une espèce en fonction de l'espèce adjacente, c'est-à-dire par couples d'espèces, tous réplicats confondus.

Afin d'établir un ordre de préférence des prédateurs pour les 8 espèces adventices proposées, on effectue tout d'abord une analyse des taux absolus de prédation à l'aide de l'abaque établi (Annexe 1). Puis, on compare ces résultats à ceux d'un test de comparaison de moyennes de Kruskal-Wallis (les données étant non paramétriques et aucune transformation ne permettant de satisfaire les conditions de l'ANOVA). Des tests de comparaison de moyennes de Mann-Whitney permettent de mettre en évidence les différences significatives entre paires d'espèces. On établit alors un rang provisoire des espèces, de la plus consommée à la moins consommée. Ensuite, on évalue si le taux de prédation d'une espèce est dépendant ou non de l'espèce adjacente sur la carte. Là encore, aucune transformation ne permettant de satisfaire aux conditions de l'ANOVA, on choisit d'éliminer toutes les valeurs par paire d'espèces, s'éloignant de plus du taux moyen de prédation plus 3 erreurs standards à la moyenne (ces valeurs correspondant aux cartes n'ayant pas été trouvées par les prédateurs). 37% des valeurs sont ainsi écartées de l'analyse. Des tests pour la normalité des données et l'homoscédasticité indiquent que la transformation arcsin($\sqrt{p}$) (où p est le taux moyen corrigé de prédation) des données satisfait davantage les conditions de l'ANOVA que toute autre transformation. La condition de normalité de la distribution est globalement satisfaite. En revanche, l'homogénéité des variances est rarement respectée. Sherrer (1984) et Zar (1999) spécifient que l'ANOVA est un test très robuste où les conditions d'homoscédasticité peuvent

être outrepassée à condition que les tailles des échantillons soient identiques ou voisines. Des tests *a posteriori* de Tukey permettent de discriminer les différences significatives. Enfin, des tests de corrélations ainsi que des ANOVAs sont effectués afin d'établir quels critères parmi ceux présentés dans le Tableau 2 sont à l'origine de ces préférences.

Lors de l'essai visant à établir la variation de la prédation post-dispersion de graines en fonction de la distance à la bordure, l'agriculteur est intervenu avec une herse étrille sur la parcelle occasionnant environ 12% de perte des cartes. De plus, les passoires disposées en bordure ont été subtilisées. Aussi, les valeurs des « contrôles » de la bordure sont manquantes et ont donc été remplacées par la valeur moyenne des graines restant sous l'ensemble des autres contrôles. Pour déterminer l'effet de la distance, une ANOVA est réalisée, où la variable à expliquer est le taux moyen de prédation corrigé et la variable explicative, les valeurs de distance à la bordure, chaque distance pouvant être considéré comme un habitat différent (Holl & Lulow 1997). Des tests *a posteriori* de Tukey déterminent les différences au seuil de 5% entre les classes de distance. De plus, une corrélation non paramétrique de Spearman entre le taux de prédation moyen et la distance à la bordure est effectuée.

Un test de comparaison de moyennes de Kruskal-Wallis est utilisé afin d'établir s'il existe une variation du taux moyen de prédation en fonction du temps (aucune transformation ne permettant de satisfaire au moins l'une des conditions de l'ANOVA). Des tests de comparaison de Mann-Whitney, utilisés comme tests *a posteriori*, permettent de discriminer les différences significatives entre chaque semaine. Par ailleurs, des tests de corrélation de rang de Spearman tentent d'établir un lien entre le taux de prédation moyen et la température hebdomadaire moyenne d'une part, et la pluviométrie hebdomadaire moyenne d'autre part.

Pour déterminer quels paramètres parmi la pente, la pluviométrie et l'espèce de graines et leurs interactions ont un effet sur le mouvement des graines, une régression pas à pas est conduite. L'effet des variables significatives est ensuite analysé par le test approprié. Une seconde régression pas à pas est menée afin de discriminer les caractéristiques des graines (Tableau 2) susceptibles d'avoir influencé leur mouvement. Ces calculs sont effectués aussi bien pour la pluie « naturelle » que la pluie « artificielle ».

Enfin, l'analyse de l'enfouissement des graines en fonction des cycles gel-dégel est conduite en traçant les courbes du pourcentage de graines enfouies en fonction du nombre de cycles, et ce pour chacune des 17 espèces. Les espèces dont la meilleure fonction d'ajustement des courbes est de type régression linéaire à fort coefficient de détermination sont sélectionnées. Les pentes de ces courbes sont comparées et des test *a posteriori* sont conduits pour déterminer quelle pente diffère des autres, selon la méthode proposée par Zar

(1999). Là encore, des test appropriés (corrélation ou analyse de variance) sont menés afin de discriminer les caractéristiques des graines pouvant expliquer ces résultats. Le seuil de significativité est fixé à 5% pour tous les tests.

L'ensemble des données est saisi sous Excel et les analyses statistiques sont effectuées à l'aide du logiciel JMP® 5.0.1 (SAS Institute, 2003).

III. RESULTATS

1) Prédation post-dispersion différentielle des graines d'adventices

a) Analyse du suivi de germination des graines, avec ou sans traitement aux rayons Gamma

Afin de limiter la pollution de la parcelle cultivée de Fénay par la germination des graines d'adventices, celles-ci sont irradiées. Le traitement à 15kGray est efficace puisqu'il diminue de manière significative le pouvoir germinatif des graines (Likelihood ratio χ^2= 34,889 p<0,0001) (Figure 3).

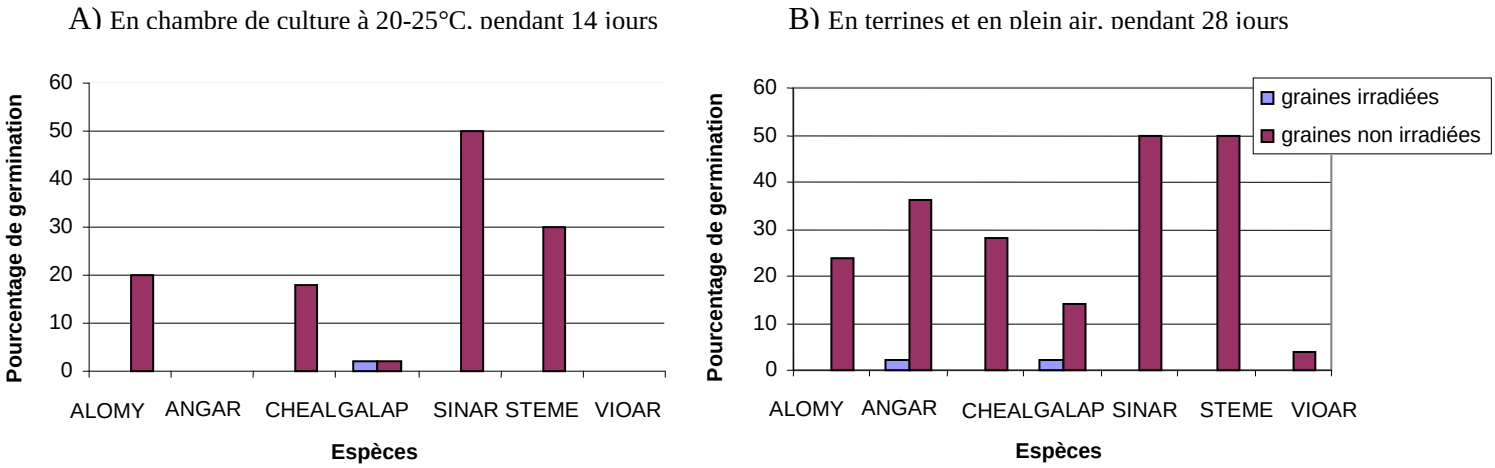


Figure 3 : Pourcentage de germination des graines de 8 espèces adventices irradiées ou non.

b) Analyse des taux absolus de prédation post-dispersion au moyen de l'abaque

Le taux global de prédation, corrigé par la formule de Abbott (1945), est de 40,41% sur une semaine avec un écart à la moyenne de 1,39%. L'espèce *Viola arvensis* est l'espèce la plus prédatée. A l'inverse, les billes sont les moins consommées (Tableau 3).

Tableau 3 : Taux moyens absolus de prédation post-dispersion, corrigés par la formule de Abbott (1945), et erreurs standard à la moyenne, exprimés en % avant et après élimination de 37% des cartes (N) jugées non prédatées. Les résultats de l'ANOVA, où la variable à expliquer est le taux moyen corrigé de prédation et la variable explicative, l'espèce adjacente, sont synthétisés. *** indique les valeurs significatives au seuil de 1‰, ** au seuil de 1%, * au seuil de 5% et ns, les valeurs non significatives.

Espèces	N cartes	Taux moyens absolus de prédation (en %)	N cartes restantes	Taux moyens absolus de prédation (en %)	Valeur de F	ddl	p
VIOAR	120	84,26 ±2,66	103	95,34 ±0,73	5,63***	7, 102	<0,0001
STEME	120	64,74 ±3,61	71	82,60 ±2,47	24,09***	7, 70	0,0012
ALOMY	120	52,87 ±3,58	77	64,70 ±2,74	17,99***	7, 76	<0,0001
CHEAL	120	47,60 ±3,60	70	53,69 ±3,65	16,74***	7, 69	<0,0001
SINAR	120	28,26 ±3,09	57	24,19 ±2,70	9,74***	7, 54	<0,0001
ANGAR	120	23,65 ±2,89	64	15,84 ±2,42	4,23***	7, 52	<0,0001
GALAP	120	19,37 ±3,77	68	13,09 ±3,48	7,71***	7, 34	<0,0001
bille	120	3,37 ±1,02	96	6,13 ±0,88	3,19 ns	4, 14	0,0620

La matrice des indices de préférence de l'espèce A sur l'espèce B (Tableau 4) permet d'identifier les couples d'espèce significativement différents (indice ≥ à 1,5) avec notre taille d'échantillonnage soit 15 réplicats (Annexe 1).

Tableau 4 : Matrice des indices de préférence obtenus en faisant le ratio du taux moyens absolus de prédation de l'espèce A sur celui de l'espèce B. Les indices supérieurs à 1,5, en gris, indiquent une préférence significative de A sur B au seuil de 5% (Annexe 1).

B \ A	VIOAR	STEME	ALOMY	CHEAL	SINAR	ANGAR	GALAP	bille
VIOAR	1,00							
STEME	1,26	1,00						
ALOMY	1,57	1,25	1,00					
CHEAL	1,78	1,41	1,13	1,00				
SINAR	3,00	2,38	1,90	1,68	1,00			
ANGAR	3,42	2,71	2,17	1,92	1,14	1,00		
GALAP	4,13	3,27	2,62	2,32	1,38	1,21	1,00	
bille	25,12	19,92	15,96	14,10	8,38	7,34	6,09	1,00

On peut alors établir un classement de préférence des espèces en fonction de leur taux de prédation : 4 classes se distinguent (Figure 4).

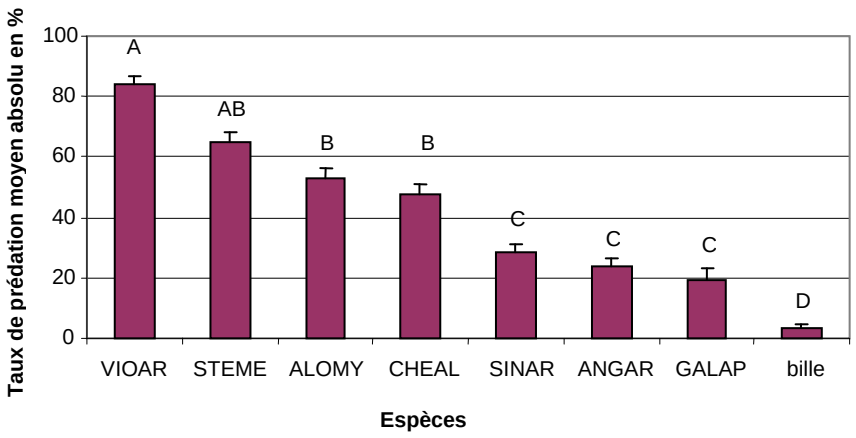


Figure 4 : Histogramme des taux absolu de prédation, corrigés par la formule de Abbott (1945), en fonction de l'espèce et classés par ordre décroissant. Les différentes lettres indiquent les taux de prédation significativement différents, d'après l'abaque établi (Annexe 1). En effectuant un test de Kruskal-Wallis sur ce même jeu de données, on trouve une différence significative entre les taux moyens absolus de prédation (χ^2= 381,4431 ddl=7 p<0,0001). Des tests de Mann-Whitney permettent d'établir des

comparaisons 2 à 2. On trouve alors le classement suivant : VIOAR=A, STEME=B, ALOMY=CHEAL=C, SINAR=ANGAR=D, ANGAR= GALAP=E et bille=F.

L'analyse statistique non paramétrique du même jeu de données permet de retrouver approximativement le même classement qu'avec l'abaque. L'analyse statistique est, cependant, plus fine puisqu'elle permet de distinguer 6 classes au lieu de 4 en discriminant VIOAR de STEME (Wilcoxon test χ^2= 19,4648 p<0,0001) et SINAR de GALAP (Wilcoxon test χ^2= 0,4552 p=0,0348).

Il semble donc bien y avoir une préférence des prédateurs vis-à-vis de certaines espèces adventices.

c) Analyse des taux relatifs de prédation post-dispersion au moyen de l'abaque

Seules les espèces présentant des différences significatives de leurs taux absolus de prédation (Tableau 4) sont analysées. Des indices de préférence sont à nouveau calculés à partir, cette fois, des taux relatifs de prédation (Tableau 5).

Tableau 5 : Matrice des indices de préférence obtenus en faisant le ratio du taux moyen relatif de prédation de l'espèce A sur celui de l'espèce B. Les indices supérieurs à 1,5, en gris, indiquent une préférence significative de A sur B au seuil de 5% (Annexe 1).

B \ A	VIOAR	STEME	ALOMY	CHEAL	SINAR	ANGAR	GALAP	Bille
VIOAR								
STEME								
ALOMY	1,22							
CHEAL	3,10							
SINAR	3,07	4,61	0,04	3,05				
ANGAR	2,29	-0,47	-0,18	4,85				
GALAP	-8,41	-0,99	-0,38	0,82				
bille	11,01	-16,13	-0,27	-1,96	-4,27	-2,53	-0,46	

Nous constatons que les indices de préférence, comparativement à ceux obtenus avec les taux absolus (Tableau 4), ne sont pas conservés pour toutes les espèces. Si le bruit de fond statistique peut justifier une ou 2 valeurs erronées, il ne peut en revanche expliquer l'ensemble des indices inférieurs à 1,5. Il existerait donc des interactions entre espèces adventices modulant la préférence des prédateurs, à l'origine de ces variations d'indice de préférence.

L'analyse statistique du jeu de données transformé, pour satisfaire aux conditions de l'ANOVA, montre que toutes les espèces présentent des variations significatives de leurs taux de prédation moyen en fonction de l'espèce adjacente, si ce n'est pour les billes (Tableau 3).

Les tests *a posteriori* des taux de prédation relatifs révèlent une fois encore de nombreuses interactions entre les espèces adventices sur la préférence des prédateurs (Figure 5).

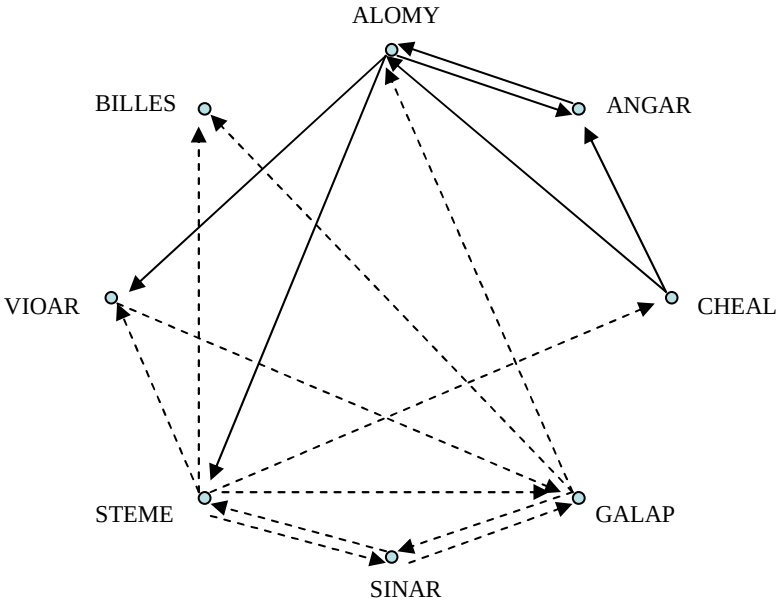


Figure 5 : Profil en étoile où les flèches indiquent des différences significatives au seuil de 5% des taux relatifs de prédation, suite au test *a posteriori* de Tukey. Les flèches pleines (respectivement en pointillé) indiquent que le taux de prédation de l'espèce de départ avec l'espèce d'arrivée est significativement supérieur (respectivement inférieur) au taux de prédation de l'espèce de départ avec elle-même.

d) Discrimination des caractères influençant la préférence pour les graines

Parmi les caractéristiques intrinsèques des graines susceptibles d'influencer la préférence des prédateurs, seul le poids de mille graine exerce un effet significatif : les graines les plus lourdes sont les moins consommées (Tableau 6). Cette corrélation ne peut être approximée par une régression linéaire ($F_{1,7}$= 4,8472 p= 0,0699). Néanmoins, le poids de mille graines explique 44,68% de la variabilité des taux absolus de prédation,

Tableau 6 : Tableau récapitulant les résultats des tests statistiques visant à établir un lien entre les taux absolus de prédation et les caractéristiques des graines. * indique les valeurs significatives au seuil de 5%

Caractères testés	Test utilisé	Valeur du test	Valeur de p
couleur	ANOVA	$F_{3,7}$ = 1,0954	0,4477
forme	ANOVA	$F_{5,7}$ = 1,5516	0,4364
ornementation	ANOVA	$F_{3,7}$ = 0,5011	0,7016
poids de mille graines	Corrélation de Spearman	ρ= -0,8095 *	0,0149
surface	Corrélation de Pearson	r = -0,6452	0,0836
% en lipides	Corrélation de Pearson	r = 0,1382	0,7676
% en protéines	Corrélation de Pearson	r = 0,5721	0,1796

2) <u>Variation de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis* en fonction de la distance à la bordure</u>

Le taux global moyen de prédation, lors de cette expérience, a été de 18,44 ± 2,29%. Le maximum de prédation a été atteint à une distance de 8m de la bordure (37,06 ± 10,47%) et le minimum à 4m (6,88 ± 6,51%). L'ANOVA révèle un effet significatif des distances sur le taux moyen de prédation au seuil de 5% ($F_{9,135}$ =2,0782 p=0,0362). Toutefois, les tests *a*

posteriori de Tukey ne discriminent aucune différence entre les paires de distances. Par ailleurs, la corrélation non paramétrique de Spearman ne révèle pas de liaison entre le taux moyen de prédation et la distance à la bordure ($\rho_{Spearman}$= -0,0824 p=0,3403).

S'il existe bien une variation spatiale de la prédation, elle ne semble pas être directement liée à la distance à la bordure.

3) Variation temporelle de la prédation post-dispersion de graines de *Sinapis arvensis*

Le taux global moyen de prédation, lors de cette expérience, a été de 12,92 ± 5,64%. Le maximum de prédation a été atteint lors de la semaine 12-13 (9,37% par jour en moyenne). Le minimum a été atteint lors de la semaine 15-16 (0,12% par jour en moyenne) (Annexe 4). Les taux moyens de prédation observés sont significativement différents (Wilcoxon test χ^2=61,4225 p<0,0001) en fonction du temps (Figure 6).

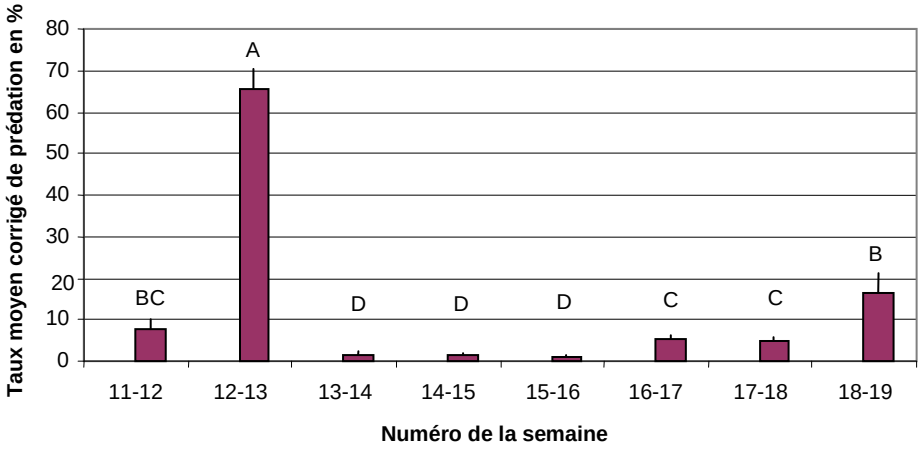


Figure 6 : Taux moyens de prédation, corrigés par la formule de Abbott (1945), hebdomadaires pendant 8 semaines, du 21/03/2007 au 16/05/2007. Les différentes lettres indiquent des différences significatives au seuil de 5% entre les taux de prédation, d'après des tests de comparaisons de moyennes 2 à 2 de Mann-Whitney.

S'il n'y a pas de corrélation significative des taux moyens de prédation avec la température hebdomadaire moyenne ($\rho_{Spearman}$= -0,4762 p=0,2329) lors de la période d'étude, il existe en revanche une liaison significativement positive entre les taux moyens de prédation et la pluviométrie moyenne ($\rho_{Spearman}$= 0, 8498 p=0,0075). Toutefois, cette relation ne suit pas un modèle de régression linéaire ($F_{1,7}$=1,4377 p=0,2757). De plus, seule 19,33% de la variabilité du taux moyen de prédation est expliquée par la pluviométrie moyenne.

Si la variabilité temporelle de la prédation ne peut être expliquée par la température hebdomadaire moyenne, elle l'est en partie par la pluviométrie.

4) Approche des capacités de dispersion des graines via la pluie

a) sous une pluie naturelle

Dix évènements indépendants de pluie naturelle sont pris en compte, avec une pluviométrie variant de 3 à 12mm. En établissant une moyenne des mouvements sur

l'ensemble des pentes et réplicats, il apparaît que *Alopecurus myosuroides* est l'espèce qui bouge le plus avec 10,2mm en moyenne alors que l'ensemble des mouvements des espèces se situent entre 0,3mm (pour *Viola arvensis*) et 4,4mm (pour *Geranium dissectum*) en moyenne. Toutefois, des mouvements d'une vingtaine de centimètres sont parfois observés (Annexe 5).

Le modèle global de la régression pas à pas ($F_{67,2668}$= 2,2426 p<0,0001) suggère que parmi toutes les variables, c'est-à-dire l'espèce adventice en question, la pluviométrie moyenne, la pente ainsi que toutes les interactions, seules l'espèce (F=4,3117 ddl=16 p<0,0001), la pluviométrie (F=1,0044 ddl=1 p=0,3163), la pente (F=5,1662 ddl=2 p=0,0058), l'interaction espèce*pluviométrie (F=2,8720 ddl=16 p<0,0001) et l'interaction espèce*pente (F=0,6378 ddl=32 p=0,9431) constituent les variables du meilleur modèle expliquant la variation des mouvements des graines.

Les différentes variables qui ressortent de la régression pas à pas sont testées par un modèle d'ANOVA à 2 facteurs. Seules l'espèce, la pente et l'interaction espèce*pluviométrie ont un effet significatif sur le mouvement des graines (Tableau 7).

Tableau 7 : Tableau récapitulant les résultats des ANOVAs à 2 facteurs visant à expliquer la variation du mouvement des graines. * indique les valeurs significatives au seuil de 5%

Valeur du modèle global	Valeur de p	Variables testées	Valeur de F	Valeur de p
$F_{50,2668}$= 2,0426 *	<0,0001	espèce	4,2685 *	<0,0001
		pente	5,2169 *	0,0055
		espèce*pente	0,6097	0,9587
$F_{33,2668}$= 3,6261 *	<0,0001	espèce	4,5699 *	<0,0001
		pluviométrie	1,2266	0,2682
		espèce*pluviométrie	2,8333 *	<0,0001

Comme attendu, les mouvements sont plus importants pour une pente de 10° et 5° que pour une pente de 0°. La corrélation est significativement positive (ρ=0,0534 p=0,0058) et de type régression linéaire ($F_{1,2668}$=9,0450 p=0,0027) mais avec un très faible coefficient de détermination (r^2=0,33%). *Alopecurus myosuroides* est l'espèce bougeant le plus pour une pente de 0°, *Sinapis arvensis* pour une pente de 5° et *Chenopodium album* pour une pente de 10° : ceci illustre bien une variabilité du mouvement des graines en fonction de l'espèce (Figure 7).

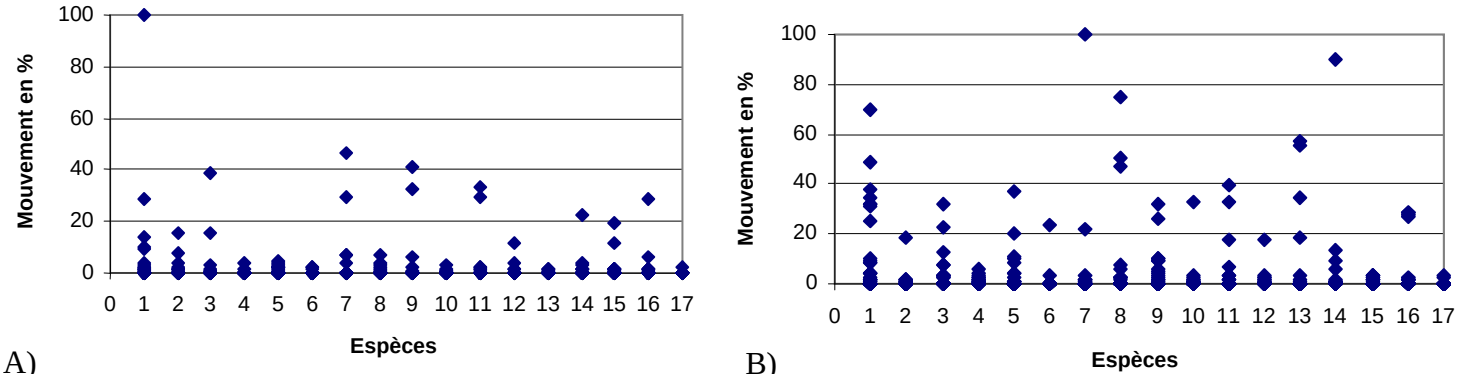


Figure 7 : Mouvement des graines exprimé en % de celle ayant le plus bougé, sous une pluie naturelle, pour A) une pente de 0° et B) une pente de 10° où 1=ALOMY, 2=AMBAR, 3=AMARE, 4=ANGAR, 5=bille, 6=CAPBP, 7=CHEAL, 8=GALAP, 9=GERDI, 10=LAMPU, 11=LOLMG, 12=POAAN, 13=POLCO, 14=SINAR, 15=STEME, 16=VERHE, 17=VIOAR.

La régression pas à pas ($F_{4,2197}$= 11,9304 p<0,0001) permettant de discriminer les caractères influençant le mouvement des graines indique que parmi les variables forme, ornementation, poids de mille graines et surface de la graine ainsi que leurs interactions, seuls la forme (F=2,4034 p<0,0001), le poids de mille graines (F=11,3986 p=0,0007), la surface (F=5,7576 p=0,0166) et l'interaction forme*surface (F=8,6831 p=0,0032) sont à prendre en compte pour expliquer au mieux le mouvement des graines. Il existe bien une corrélation significativement positive entre le poids de mille graines et le mouvement des graines (corrélation de Spearman ρ=0,0904 p<0,0001), mais elle ne correspond pas à un modèle de régression linéaire ($F_{1,2511}$= 0,3359 p=0,5623). A l'inverse, la corrélation significativement positive entre la surface et le mouvement de graines (corrélation de Spearman ρ=0,0871 p<0,0001) peut être approchée par un modèle de régression linéaire ($F_{1,2511}$= 7,4982 p=0,0062) mais le coefficient de détermination est très faible (r^2= 0,29%). Seule 0,29% de la variabilité du mouvement des graines est expliquée par la variabilité de surface des graines.

b) sous une pluie artificielle

Pour cette expérience, 3 événements de pluie sont simulés avec une pluviométrie variant de 11 à 25mm. En faisant la moyenne des mouvements sur l'ensemble des pentes, on constate que le mouvement moyen des espèces se situe entre 3,3mm (pour les billes) et 11,3mm (pour *Lolium multiflorum*) en moyenne. L'espèce ayant bougé le plus est *A. myosuroides* pour une pente de 10° (Annexe 5).

Le modèle global de la régression pas à pas ($F_{51,1376}$= 2,5456 p<0,0001) suggère que, parmi toutes les variables, c'est-à-dire l'espèce adventice en question, la pluviométrie moyenne, la pente et toutes les interactions, seules l'espèce (F=1,9825 ddl=16 p=0,0116), la

pluviométrie (F=28,1725 ddl=1 p<0,0001), la pente (F=21,7912 ddl=2 p=<0,0001) et l'interaction espèce*pente (F=0,8235 ddl=32 p=0,7432) constituent les variables du meilleur modèle expliquant la variation des mouvements des graines.

Comme pour la pluie naturelle, seules l'espèce, la pente et l'interaction espèce*pluviométrie ont un effet significatif sur le mouvement des graines (Tableau 8).

Tableau 8 : Tableau récapitulant les résultats de l'ANOVA à 2 facteurs visant à expliquer la variation du mouvement des graines. * indique les valeurs significatives au seuil de 5%

Valeur du modèle global	Valeur de p	Variables testées	Valeur de F	Valeur de p
$F_{50,1376}$= 1,9923 *	<0,0001	espèce	1,9427 *	0,0139
		pente	21,3536 *	<0,0001
		espèce*pente	0,8070	0,7696

La corrélation de rang entre la pluviométrie moyenne et le mouvement des graines est significativement positive (corrélation de Spearman ρ=0,2347 p<0,0001) et peut être approchée par un modèle de régression linéaire ($F_{1,1376}$= 27,1525 p<0,0001), mais le coefficient de détermination est très faible (r^2= 1,93%). Ainsi, la pluviométrie moyenne, si elle a bien un effet, n'explique que faiblement la variabilité des mouvements de graines.

Là encore, le mouvement des graines est plus important pour une pente de 10° et 5° que pour une pente de 0°. La corrélation de rang entre le mouvement des graines et la pente est significativement positive (ρ=0,0858 p=0,0014), de type régression linéaire ($F_{1,1376}$= 29,1516 p<0,0001) mais avec un faible coefficient de détermination (r^2= 2,07%). L'espèce bougeant le plus varie selon les pentes : *Chenopodium album* est l'espèce bougeant le plus pour une pente de 0°, *Lolium multiflorum* pour une pente de 5° et *Alopecurus myosuroides* pour une pente de 10° (Annexe 5). Ceci illustre, comme pour la pluie naturelle, une variabilité du mouvement des graines en fonction de l'espèce.

La régression pas à pas ($F_{8,1376}$= 2,3641 p=0,0183), permettant de discriminer les caractères susceptibles d'influencer le mouvement des graines, indique que parmi les variables forme, ornementation, poids de mille graines et surface de la graine ainsi que leurs interactions, seuls la forme (F=1,7214 p=0,0999) et le poids de mille graines (F=8,5545 p=0,0035) sont à prendre en compte pour expliquer au mieux le mouvement des graines. L'analyse de variance ($F_{7,1376}$= 1,4717 p=0,1732) ne permet pas de mettre en évidence un effet significatif de la forme sur le mouvement des graines. De même, la corrélation négative entre le poids de mille graines et le mouvement des graines n'est pas significative (corrélation de Spearman ρ= -0,0354 p=0,1897).

Que ce soit sous une pluie naturelle ou artificielle, le mouvement des graines est dépendant de la pente et de l'espèce. En revanche, si le poids et la surface des graines expliquent une part de variabilité du mouvement des graines sous une pluie naturelle, aucune des caractéristiques morphologiques retenues n'explique la variabilité observée sous une pluie artificielle. Dans tous les cas, les valeurs moyennes de déplacement sont très faibles voire nulles étant donné l'erreur de mesure, de l'ordre du millimètre.

5) Approche des capacités de dispersion des graines via les cycles gel-dégel

a) pour les graines enfouies à 1cm

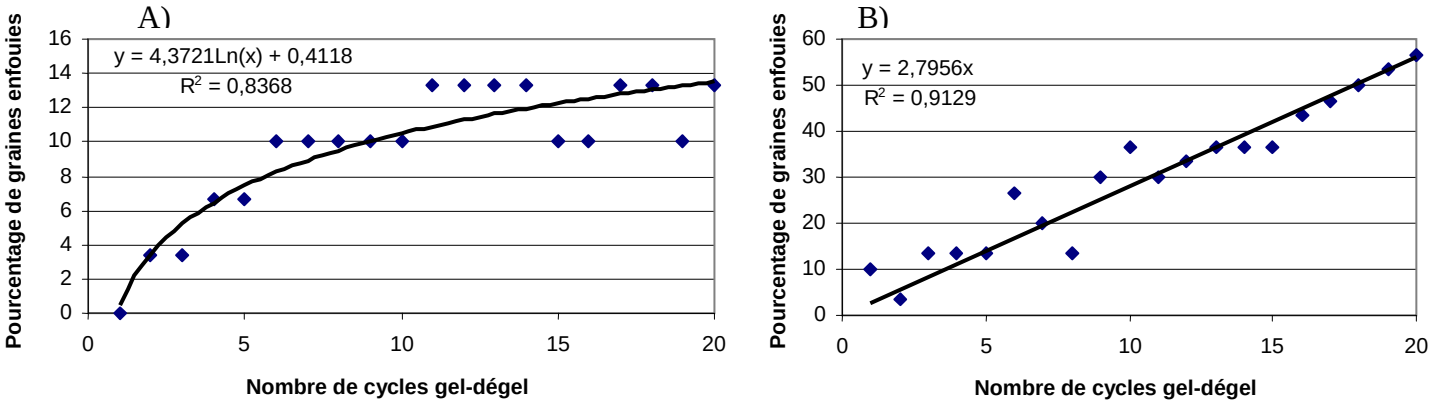
De toutes les graines enfouies et pour les 20 cycles gel-dégel, aucune graine n'est remontée à la surface. La profondeur d'enfouissement était peut être trop importante.

b) pour les graines disposées à la surface

Les courbes du pourcentage de graines enfouies par cycle en fonction du nombre de cycle, peuvent globalement être regroupées en 3 catégories :

- les courbes de type logarithmique, où un plateau est rapidement atteint (Figure 8A), ce qui est le cas pour *Alopecurus myosuroides* (r^2= 51,45%) et *Galium aparine* (r^2= 83,68%)
- les courbes de type régression linéaire (Figure 8B) comme pour *Amaranthus retroflexus* (r^2= 88,79%), *Anagallis arvensis* (r^2= 85,81%), *Capsella bursa-pastoris* (r^2= 65,89%), *Chenopodium album* (r^2= 81,41%), *Lamium purpureum* (r^2= 72%), *Stellaria media* (r^2= 91,29%), *Poa annua* (r^2= 61,79%), *Veronica herderifolia* (r^2= 59,42%), *Viola arvensis* (r^2= 80,71%)
- les courbes de type exponentielle ou polynomiale quadratique, où les graines ne commencent à s'enfouir qu'après un certain temps (Figure 8C) comme celles des billes (r^2= 90,66%), *Geranium dissectum* (r^2= 92,94%), *Lolium multiflorum* (r^2= 77,80%), *Fallopia convolvulus* (r^2= 83,91%).

Les courbes de *Ambrosia artemisiifolia* et *Sinapis arvensis* ont un faible coefficient de détermination (<50%) quelque soit la fonction d'ajustement testée.



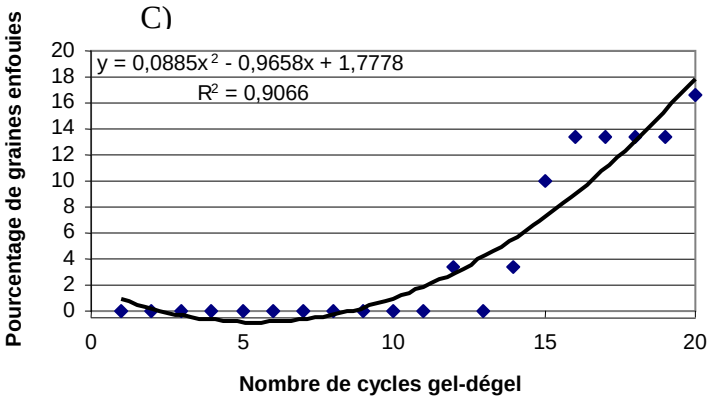


Figure 8 : Courbes du pourcentage de graines enfouies en fonction du nombre de cycles gel-dégel de type A) logarithmique pour *Galium aparine* ; B) régression linéaire pour *Stellaria media* et C) polynomiale quadratique pour les billes.

Le test de comparaison de pentes multiples de Zar (1999) permet d'affirmer qu'il existe une différence significative entre les pentes au seuil de 5% ($F_{16,306}$=88,099> $F_{théorique}$=1,68). Les tests *a posteriori* de Zar (1999) permettent de cibler où se situe cette différence. Toutes les pentes sont significativement différentes entre elles, sauf les pentes de CAPBP et ANGAR ($q_{5\%, 36, 2}$= 0,5887 < $q_{théorique}$=0,9641) et les pentes de POAAN et CHEAL ($q_{5\%, 36, 2}$= 0,0228 < $q_{théorique}$=0,9641).

Les comparaisons des équations des courbes logarithmiques d'une part, des pentes des droites de régressions d'autre part, ainsi que les comparaisons des courbes exponentielles ou polynomiales permettent d'établir le classement final de vitesse d'enfouissement suivant :

- GALAP>ALOMY,
- CAPBP=ANGAR > POAAN=CHEAL > STEME > AMARE > VIOAR > LAMPU > VERHE,
- GERDI > billes > LOLMG > POLCO.

c) Discrimination des caractères influençant l'enfouissement des graines

Il n'y a aucun effet significatif des caractéristiques morphologiques simples des graines au seuil de 5% (Tableau 9) sur les pentes de régressions linéaires et donc sur la vitesse d'enfouissement des graines.

Tableau 9 : Tableau récapitulant les résultats des tests statistiques visant à établir un lien entre le pourcentage de graines enfouies par cycle et les caractéristiques des graines. * indique les valeurs significatives au seuil de 5%

Caractères testés	Test utilisé	Valeur du test	Valeur de p
forme	ANOVA	$F_{6,8}$ = 6,4824	0,1397
ornementation	ANOVA	$F_{6,8}$ = 0,4714	0,6455
poids de mille graines	Corrélation de Spearman	ρ= -0,5697	0,1163
surface	Corrélation de Spearman	ρ= -0,5333	0,1392

IV. DISCUSSION

Comme en témoignent nos résultats, les pertes de graines d'adventices sont importantes à la surface du sol. On met donc bien en évidence une prédation post-dispersion exercée sur les graines d'adventices.

L'étude de la prédation différentielle des graines d'adventices est en faveur de l'existence d'un ordre de préférence des prédateurs selon les espèces disponibles. En effet, comme l'avaient également constaté Westerman *et al.* (2003b), les prédateurs semblent exprimer une préférence pour les graines de *Viola arvensis* et *Stellaria media*. Si les taux absolus de prédation de *S. media* confirment les observations de Marshall *et al.* (2003) et Storkey (2006) quant à l'importance de cette espèce pour les oiseaux et les invertébrés, les résultats obtenus pour l'ensemble des autres espèces en sont, par contre, assez éloignés. Toutefois, cet ordre de préférence n'est pas maintenu dès lors que l'on considère les taux relatifs de prédation. A titre d'exemple, *V. arvensis* est préférée à *Chenopodium album* lui-même préféré à *Galium aparine* mais la comparaison des taux de prédation par paire nous amènent à conclure que si *V. arvensis* est effectivement préférée à *C. album*, elle ne l'est pas vis-à-vis de *G. aparine*. Ceci confirme l'absence de transitivité des préférences relatives. Cette constatation, ne pouvant s'expliquer que par des variations des conditions de choix, met en lumière l'existence d'interactions possibles entre les espèces adventices. Albert *et al.* (2005) et Honek *et al.* (2006b) rappellent, en effet, que seule la disponibilité d'autres ressources compétitives permet aux prédateurs d'exprimer une préférence. Ainsi, la prédation d'une espèce ne serait pas une caractéristique absolue mais dépendrait bien du contexte dans lequel cette espèce est présentée. Dès lors, si la prédation est importante, on peut s'attendre à ce que ce phénomène puisse contribuer à accroître la variance de distribution des espèces par modification de leur capacité compétitive via une diminution de leur densité de graines. Ainsi, la dynamique des populations d'espèces adventices voire la composition des communautés végétales en seraient affectées (Cromar *et al.* 1999 ; Kollman & Bassin 2001).

Parmi les caractéristiques des graines pouvant expliquer la prédation préférentielle d'une espèce par rapport à une autre, la taille est celle qui est la plus souvent rapportée par la littérature scientifique, mais pas nécessairement la plus importante. Que ce soit pour les fourmis (Azcárate *et al.* 2005 ; Spafford Jacob *et al.* 2006) ou les rongeurs (Hulme & Borelli 1999 ; Myster 2003), la taille est déterminante des taux de consommation. En effet, selon la stratégie de l'approvisionnement optimal (Charnov 1976), on s'attend à ce qu'un prédateur privilégie la consommation des grosses graines afin d'optimiser sa balance coût/bénéfice

(Hulme 1997 ; Pizo *et al.* 2006). Toutefois, si les rongeurs ont tendance à préférer les grosses graines, Blaney & Kotanen (2001) constatent que, pour les invertébrés, c'est davantage les caractéristiques de la surface, la facilité de manipulation et la composition chimique des graines qui influencent leur consommation. Parmi toutes les variables testées dans notre étude, tenant compte à la fois de la morphologie et de la teneur en lipides et protéines des graines, seul le poids mille graines explique en partie les préférences observées : les graines les plus légères étant plus consommées. L'absence de corrélation entre préférence et composition des graines tient au fait, selon Kollman *et al.* (1998) et Rey *et al.* (2002), que d'autres facteurs plus importants interviennent, comme leur toxicité voire la présence de substances chimiques attractives ou, au contraire, dissuasives. En effet, même si leur rôle est remis en question par Plucinski et Hunter Jr (2001), il a été démontré que les tannins diminuent l'attractivité des graines (Xiao *et al.* 2006), de même pour les glucosinolates (Lietti *et al.* 2000). Honek *et al.* (2006a), quant à eux, émettent l'hypothèse que des composés chimiques secondaires méconnus comme des substances odorantes pourraient également influencer la préférence des prédateurs.

Parce que nous n'avons pas étudié le rôle relatif des prédateurs dans la prédation des graines d'adventices, il est prématuré de prétendre examiner complètement l'influence de la préférence des prédateurs sur la dynamique des populations d'adventices. Néanmoins, il ne fait aucun doute que les caractéristiques à la fois des graines et des prédateurs peuvent s'influencer mutuellement (Myster & Pickett 1993). Malgré son côté préliminaire étant donné le nombre restreint d'espèces étudiées et de surcroît sur une période limitée, la gamme de variation des taux de prédation couverte par nos espèces, de 19 à 84%, laisse entrevoir un impact non négligeable de la prédation de graines sur la dynamique démographique des espèces soumises à ce phénomène. Toutefois, ces résultats, valables qu'à ce moment donné, ne peuvent être généralisés sur une année, les besoins et les préférences des prédateurs pouvant varier fortement dans le temps comme le rappellent Westerman *et al.* (2003b).

Peu d'espèces ayant développé des organes ou dispositifs particuliers de dispersion, la dispersion des graines d'adventices reste majoritairement dominée par la gravité (Marino *et al.* 2005). En conséquence, les prédateurs concentrent leur effort d'approvisionnement là où la nourriture est abondante et concentrée, c'est-à-dire au pied de la plante-mère (Geritz 1998 ; Auld & Denham 1999 ; LoGiudice & Ostfeld 2002). La densité-dépendance positive de la prédation pourrait donc mener à une meilleure survie des graines si ces dernières se retrouvent loin de leurs parents : c'est « l'hypothèse d'échappatoire » (Zhang *et al.* 1997 ; Hulme 1998 ;

Pizo *et al.* 2006). Si la dispersion secondaire des graines par les facteurs biotiques est relativement bien étudiée malgré une méthodologie lourde à mettre en œuvre (VanderWall *et al.* 2005), il n'en va pas de même pour les facteurs abiotiques comme l'eau ou le vent (Rebdo-Torstensson & Telenius 1995). Les transferts horizontaux par le vent (Bullock & Clarke 2000 ; Schurr *et al.* 2005 ; Tabarelli & Peres 2002) voire la neige (Matlack 1989) font néanmoins l'objet d'études mais surtout pour des espèces forestières et/ou riveraines. En revanche, les études sur la dispersion secondaire par la pluie et *a fortiori* sur le mouvement des graines d'adventices sont inexistantes.

D'après nos résultats, les mouvements liés à la pluie semblent très variables. Notre analyse met en évidence non seulement un effet lié à l'espèce mais également un comportement variable selon l'inclinaison du sol. Chambers & MacMahon (1994) soulignent que les caractéristiques morphologiques de la graine comme sa masse, sa taille, sa largeur influencent les mouvements de celle-ci à la surface du sol. En effet, on s'attend intuitivement à ce que les graines les plus légères soient plus facilement transportées par l'eau. Or, dans notre étude, nous trouvons une corrélation positive entre le mouvement et le poids de mille graines d'une part, et la surface d'autre part sous une pluie naturelle, mais qui n'existe pas sous une pluie artificielle. Toutefois, la part de variabilité expliquée étant très faible, les mouvements des graines semblent conditionnés par d'autres paramètres que ceux étudiés. Les critères morphologiques utilisés n'étaient peut être pas les plus pertinents. L'étude des rapports surface/poids et longueur/largeur, comme en mécanique des fluides, aurait peut être été plus judicieuse, car plus que la légèreté, c'est peut être sa flottabilité qui compte: l'impact direct de la goutte sur le déplacement des graines devant être probablement distingué de la flottaison des graines qu'elle induit. Aussi, plus que la pluviométrie, la distribution de la taille des gouttes serait à même de mieux décrire les variations observées. L'approfondissement de cette question en vue de son intégration dans une modélisation nécessiterait d'entrer en contact avec des équipes susceptibles de nous aider à traiter cette question dans toute sa complexité.

La capacité qu'ont les graines à s'enfouir est également primordiale car elle diminue significativement leur probabilité d'être prédatées (Heithaus 1981). A titre d'illustration, Maron & Simms (1997) rapportent que seules 20% des graines enfouies de *Lupinus arboreus* (Sims) sont retrouvées par les rongeurs. Nos résultats montrent que les graines ont tendance à s'enfouir sous l'influence d'un nombre croissant de cycles gel-dégel, avec des différences de comportement entre espèces. Chambers & MacMahon (1994) ont, en effet, constaté que les

cryoturbations affectent la structure du sol. Par conséquent, le mouvement des graines, en particulier leur distribution verticale, peut conduire à leur enfouissement. Si Bekker *et al.* (1998) et Andresen & Levey (2004) observent une corrélation négative entre le pourcentage de graines enfouies et la taille des graines, ces résultats ne sont pas confirmés dans notre étude. Aucune des caractéristiques morphologiques testées n'explique la variabilité du mouvement des graines observée. Une fois encore, les variables considérées ne sont peut être pas les plus appropriées à l'étude de l'enfouissement des graines. Comme Thompson *et al.* (1993) et Grundy *et al.* (2003), nous sommes amenés à conclure que la relation entre la masse, la forme des graines et leur réponse à l'enfouissement est très complexe.

Si les mouvements liés à la pluie et au gel ne font aucun doute, Rebdo-Torstensson & Telenius (1995) rappellent qu'il est nécessaire de tenir compte des caractéristiques de l'habitat en plus du type de graines. En effet, les caractéristiques du sol incluant le type, la structure, la proportion de matériel colloïde affectent non seulement les mouvements de l'eau, mais aussi ceux des particules du sol et des graines (Johnson & Fryer 1992 ; Chambers & MacMahon 1994) et peuvent interférer avec la capacité d'enfouissement des graines (Grundy *et al.* 2003). Il semble donc nécessaire de décrire et quantifier plus finement les caractéristiques d'adhésion et de rugosité du sol utilisé afin d'étudier au mieux les mouvements des graines.

Enfin, il faut également garder à l'esprit que les processus de dispersion secondaire ne sont pas continus. Etant donné que les mouvements des graines sont dépendants des conditions météorologiques, les patrons observés sont très irréguliers. L'intensité de la pluie, la taille des gouttes, le vent,… sont autant de paramètres dont il faut tenir compte et qui complexifient les études en milieu naturel. Si l'étude en milieu artificialisé ne constitue qu'une approche partielle de la réalité, elle permet toutefois d'entrevoir l'avantage d'un tel phénomène pour contrer la prédation post-dispersion de graines. Il s'agit là d'une seconde pression de sélection pouvant s'exercer sur la taille des semences à l'intérieur ou entre espèces (Hulme 1997, Zhang *et al.* 1997). Si elle s'applique dans le même sens que la prédation, elle renforcera la sélection d'un des extrêmes (sélection directionnelle), si elle va à son encontre, elle pourrait mener au maintien d'un polymorphisme (sélection stabilisante).

Malgré une variation spatiale de la prédation de graines, les résultats observés ne confirment pas l'hypothèse attendue, à savoir que la prédation est plus importante à proximité des bordures qu'à l'intérieur du champ. En effet, il a souvent été démontré, que ce soit en milieu forestier (Myster & Pickett 1993 ; Kollman & Buschor 2002 ; Fleury & Galetti 2004) ou en milieu cultivé (Spafford Jacob *et al.* 2006), que plus la distance à la bordure augmente,

plus la prédation de graines diminue. L'absence de corrélation entre les taux de prédation et la distance à la bordure peut toutefois s'expliquer, dans notre expérimentation, par la taille d'échantillonnage insuffisante pour discriminer les distances entre elles, comme le démontre les résultats des tests de Tukey. De plus, les cartes retrouvées vides lors de l'expérimentation révèlent davantage un patron aléatoire de variation de la prédation à travers l'espace couvert (0,44 hectare) qu'une structuration vis-à-vis de la bordure. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'un transect de 32m de long est relativement court en comparaison du champ d'action d'un rongeur, d'un diamètre de 300m environ (Kollman & Buschor 2002). Par ailleurs, les résultats obtenus au moyen de cages d'exclusion par Tooley *et al.* (1999) montrent que les invertébrés et les rongeurs s'approvisionnent préférentiellement près des bordures alors que les oiseaux ont plutôt tendance à prospecter au centre. Notre étude, même si elle n'utilise pas la méthode d'exclusion, aurait tendance à confirmer ces travaux antérieurs, à savoir qu'un ensemble de groupes de prédateurs était actif et que les deux contraintes majeures de la colonisation, que sont la disponibilité des graines et la mobilité des prédateurs, n'étaient pas limitantes ici (Westerman *et al.* 2003b).

Ainsi, la variabilité de la prédation, observée lors de cette expérience, reflète probablement une variation spatiale de la prédation au sein de l'agrosystème même si elle ne peut être reliée aux marges, comme l'observent Marino *et al.* (1997) ou Menalled *et al.* (2000). Les agrosystèmes étant encore relativement peu étudiés, il serait intéressant de développer cette piste et de prendre également en compte la structure du paysage, en particulier, en caractérisant les bordures avec précision afin de rendre les études plus finement comparables. En effet, des résultats contrastés peuvent être dus davantage aux changements de végétation à proximité des bordures qu'à un effet de bordure *per se* (Kollman & Buschor 2002). En l'occurrence, les évolutions à conduire sur une expérience similaire pourraient concerner la période afin de mieux couvrir la gamme complète de prédateurs et de réduire le biais lié à l'indisponibilité naturelle des graines d'adventices à ce moment de l'année, la taille du dispositif avec probablement la nécessité de travailler sur des transects plus étendus et/ou le choix d'une autre espèce modèle, les graines de *Sinapis arvensis* n'étant pas les plus consommées et n'exerçant pas nécessairement d'attirance pour une gamme étendue de prédateurs.

Il est communément rapporté dans la littérature une variation de la prédation en fonction de la saison (Ji-Qi & Zhi-Bin 2004 ; Honek *et al.* 2006a), avec un effet plus marqué dans les régions tempérées (Myster 2003). Généralement, la prédation est basse au printemps,

augmente jusqu'à atteindre un pic à la mi-été puis diminue progressivement (Cardina *et al.* 1996 ; Holmes & Froud-Williams 2005 ; Heggenstaller *et al.* 2006). Les patrons temporels de prédation peuvent s'expliquer en partie par la pluviosité et la température qui varient, influençant l'abondance et l'activité des prédateurs, notamment des invertébrés (Honek *et al.* 2005 ; O'Rourke *et al.* 2006). Par exemple, on sait que la nature thermophile des fourmis limitent leur activité entre Septembre et Avril (Hulme 1997). Cromar *et al.* (1999) expliquent que la mobilité des carabes est optimale pour des températures comprises entre 20 et 30°C, d'où les pics de prédation observés à la mi-Juin. L'humidité, quant à elle, est propice à l'activité des limaces (Hurst & Doberski 2002).

Si les taux moyens de prédation journaliers observés lors de notre étude sont plus faibles que ceux obtenus par Cardina *et al.* (1996), ils sont par contre relativement proches de ceux obtenus par Puricelli *et al.* (2005), de 0,3 à 6,7% par jour, pour l'espèce *Anoda cristata* (L.). Dans notre cas, le maximum de prédation est atteint pour la semaine du 21 au 27 Mars qui n'est pourtant pas la plus chaude de la période suivie. La prédation serait alors plus du ressort des oiseaux ou des micromammifères que des invertébrés. Or, les résultats obtenus s'accordent à ceux de Nisensohn *et al.* (1999) et Lietti *et al.* (2000). En effet, ils observent un pic de prédation de graines entre le 15 et 30 Mars avant une diminution au mois d'Avril. Cette période correspond à la période de reproduction des carabes et donc à une augmentation de leur activité et de leur abondance. Néanmoins, la grande variabilité des taux de prédation, si elle est expliquée en partie par la pluviométrie, ne l'est pas par la température comme Cardina *et al.* (2002) l'ont également constaté. Il est possible que la disponibilité en ressources plus attractives expliquent les faibles taux de prédation en Avril et Mai. A titre d'exemple, Albert *et al.* (2005) ont montré que les graines collectées par les fourmis changent selon les ressources disponibles. Cromar *et al.* (1999) concluent que la prédation peut ne pas être corrélée linéairement à l'abondance de prédateurs si des facteurs comme la disponibilité d'autres ressources plus appétantes et la mobilité des invertébrés, interviennent. Ainsi, la prédation de graines est variable et doit être interprétée avec précaution en raison du grand nombre de facteurs influençant les interactions graines-prédateurs.

Peu d'études ont, comme celle de Honek *et al.* (2006a), considéré la variation de la prédation à l'intérieur d'une même saison, encore moins à cette période de l'année. Par ailleurs, il serait intéressant de poursuivre cette étude sur une année complète afin de confirmer ou non les patrons de variation temporelle observés dans d'autres pays et de s'affranchir des biais liés à la période d'étude (indisponibilité des graines d'adventices enfouies par le travail du sol de l'année passée ou pas encore produites).

V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Lors ce cette étude, nous avons choisi de réaliser cinq expériences volontairement indépendantes pour tester les diverses sources de variation de la prédation post-dispersion plutôt qu'une seule et unique expérimentation regroupant un trop grand nombre de variables.

Avec les résultats obtenus et toutes les limites qui ont été discutées, on peut en conclure que les caractéristiques intrinsèques de la graine ainsi que l'abondance/activité des prédateurs sont certainement les facteurs ayant contribué à faire varier le plus la prédation post-dispersion de graines d'adventices. Il apparaît également que la **prédation** est un **phénomène complexe** régi par de **nombreuses interactions** non seulement entre les graines, les prédateurs mais aussi avec les caractéristiques de l'environnement, comme la structure du paysage ou les propriétés du sol, et la période de l'année déterminant à la fois l'activité/abondance des prédateurs mais aussi la disponibilité des ressources alimentaires pour ces derniers.

Les valeurs de prédation, pouvant atteindre jusqu'à 80% en l'espace d'une semaine, tendent à prouver l'importance potentielle de ce phénomène. Etant donné sa magnitude, on peut se demander dans quelle mesure la prédation a façonné les communautés végétales rencontrées. En effet, en diminuant la densité de graines d'une espèce, la prédation est susceptible de modifier la capacité compétitive de cette dernière et d'influer sur sa dynamique démographique. Si la dispersion secondaire ne contrebalance pas cette tendance, une sélection directionnelle peut opérer et modifier la composition en espèces des communautés végétales. Au vu de sa possible signification biologique sur la dynamique des communautés, la prédation post-dispersion serait un **processus écologique et évolutif d'impact fort** qui pourrait être amené à renforcer les stratégies de gestion des adventices (Heggenstaller *et al.* 2006). Il serait donc intéressant d'envisager l'étude des interactions possibles entre prédation et pratiques culturales comme le travail ou non du sol, l'influence de la fauche ou encore de l'usage des pesticides.

Etant donné le peu d'études sur la prédation post-dispersion au sein des agrosystèmes (Puricelli *et al.* 2005) et qui plus est, en France, les travaux futurs pourront donc s'attacher à développer les quelques pistes ouvertes et proposées ici, en gardant à l'esprit que la méthodologie pour l'étude de la prédation est rendue difficile par la multiplicité des facteurs externes pouvant influencer les résultats (Cardina *et al.* 2002) en particulier, le moment de l'année.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abbott, W.S. 1945. A method of computing the effectiveness of an insecticide. *Journal of Economic Entomology*, 18, 265-267.

Albert, M.A., Escudero, A. & Iriondo, J.S. 2005. Assessing ant seed predation in threatened plants: a case study. *Acta Oecologia*, 28, 213-220.

Alcántara, J.M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A.M. & Valera, F. 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. *Oïkos*, 88, 362-370.

Alexander, H.M., Cummings, C.L., Kahn, L. & Snow, A.A. 2001. Seed size variation and predation of seeds produced by wild and crop-wild sunflowers. *American Journal of Botany*, 88, 623-627.

Altieri, M.A.1986. L'agroécologie: Bases scientifiques d'une agriculture alternative. Debard, Paris, France, 237 p.

Andresen, E. 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27, 257-270.

Andresen, E. & Levey, D. J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, 139, 45-54.

Auld, T.D. & Denham, A.J. 1999. The role of ants and mammals in dispersal and post-dispersal seed predation of the shrubs *Grevilla* (Proteaceae). *Plant Ecology*, 144, 201-213.

Azcárate, F.M., Arqueros, L., Sánchez, A.M. & Peco, B. 2005. Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology*, 19, 273-283.

Azcárate, F.M. & Peco, B. 2003. Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor* Forel) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes sociaux*, 50, 120-126.

Baucom, R.S. & Mauricio, R. 2004. Fitness costs and benefits of novel herbicide in a noxious weed. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 101, 13386-13390.

Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K. and Willems, J.H. 1998. Seed size, shape end vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12, 834-842.

Blaney, C.S. & Kotanen, P.M. 2001. Post-dispersal losses to seed predators: an experimental comparison of native and exotic old field plants. *Canadian Journal of Botany*, 79, 284-292.

Brewer, S.W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oïkos*, 92, 245-255.

Bullock, J.M. & Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 124, 506-521.

Cardina, J., Harrison, S.K., Regnier, E.E. & Schmoll, J.T. 2002. Seeds as the target for biological control of weeds. In: Seminario International Departmento do Ciencias Vegetales Semillas: Commercialización, producción y technología. Santiago, Chile. 57-67.

Cardina, J., Norquay, H.M., Stinner, B.R. & McCartney, D.A. 1996. Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed science*, 44, 534-539.

Carsten, L.D., Johnston, M.R., Douglas, L.I. and Sands, D.C. 2000. A field trial of crown rust (*Puccinia coronata* f. sp. *avanae*) as a biocontrol agent of wild oats on San Clemente Island. *Biological Control*, 19, 175-181.

Chambers, J.C. & MacMahon, J.A. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 263-292.

Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129-136.

Cheng, J., Xiao, Z. & Zhang, Z. 2005. Seed consumption and caching on seeds of three sympatric tree species by four sympatric rodent species in a subtropical forest, China. *Forest Ecology and Management*, 216, 331-341.

Clarke, J.H., Ckark, W.S. & Hancock, M. 1997. Strategies for the prevention of development of pesticide resistance in the UK-Lessons for and from the use of herbicides, fungicides and insecticides. *Pesticide Science*, 51, 391-397.

Cromar, H.E., Murphy, S.D & Swanton, C.J. 1999. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds. *Weed science*, 47, 184-194.

Edwards, G.R. & Crawley, M.J. 1999. Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. *Oecologia*, 118, 288-296.

Fleury, M. & Galetti, M. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologia*, 26, 179-184.

Grace, B.S. & Müller-Schärer, H. 2003. Biological control of *Senecio vulagris* in carrots (*Daucus carota*) with the rust fungus *Puccinia lagenophorae*. *Basic and Applied Ecology*, 4, 375-384.

Geritz, S.A.H. 1998. Co-evolution of seed size and seed predation. *Evolutionary Ecology*, 12, 891-911.

Grundy, A.C., Mead, A. & Burston, S. 2003. Modelling the emergence response of weed seeds to burial depth: interactions with seed density, weight and shape. *Journal of Applied Ecology*, 40, 757-770.

Harrison, S.K., Regnier, E.E. & Schmoll, J.T. 2003. Postdispersal predation of giant ragweed (*Ambrosia trifida*) seed in no-tillage corn. *Weed science*, 51, 955-964.

Hatcher, P.E. & Melander, B. 2003. Combining physical, cultural and biological methods: prospects for integrated non-chemical weed management strategies. *Weed Research*, 43, 303-322.

Heggenstaller, A.H., Menalled, F.D., Liebman, M. & Westerman, P.R. 2006. Seasonal patterns in post-dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *Journal of Applied Ecology*, 43, 999-1010.

Holl, K.D. & Lulow, M.E. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica*, 29, 459-468.

Holmes, R.J. & Froud-Williams, R.J. 2005. Post-dispersal weed seed predation by avian and non-avian predators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 105, 23-27.

Honek, A., Martinkova, Z. & Saska, P. 2005. Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology*, 93, 345-352.

Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. & Pekar S. 2006b. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology*, in press.

Honek, A., Saska, P. & Martinkova, Z. 2006a. Seasonal variation in seed predation by adult carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118, 157-162.

Hulme, P.E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 111, 91-98.

Hulme, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1998, 1, 32-46.

Hulme, P.E. & Benkman, C.W. 2002. Granivory. In: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. Plant-animal interactions, an evolutionary approach, Blackwell Publishing, Oxford, UK, 132-154.

Hulme, P.E. & Borelli, T. 1999. Variability in post-dispersal seed predation in deciduous woodland: relative importance of location, seed species, burial and density. *Plant Ecology*, 145, 149-156.

Hulme, P.E. & Hunt, M.K. 1999. Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology*, 68, 417-428.

Hurst, C. & Doberski, J. 2003. Wild flower seed predation by *Pterostichus madidus* (Carabidae: Coleoptera). *Annals of Applied Biology*, 142, 251-254.

Ji-Qi, L. & Zhi-Bin Z. 2004. Effects of habitat and season on removal and hoarding of seeds of wild apricot (*Prunus armeniaca*) by small rodents. *Acta Oecologia*, 26, 247-254.

Johnson, E.A. & Fryer, G.I. 1992. Physical characterization of seed microsites – movement on the ground. *Journal of Ecology*, 80, 823-836.

Kollmann, J. & Bassin, S. 2001. Effects of management on seed predation in wildflower strips in northern Switzerland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 83, 285-296.

Kollman, J. & Buschor, M. 2002. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology*, 164, 249-261.

Kollman, J., Coomes, D.A. & White, S.M. 1998. Consistencies in post-dispersal seed predation temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. *Functional Ecology*, 12, 683-690.

Lehtilä, K. & Ehrlén, J. 2005. Seed size as an indicator of seed quality: a case study of *Primula veris. Acta Oecologica*, 28, 207-212.

Lietti, M., Montero, G., Faccini, D. & Nisensohn, L. 2000. Consumption evaluation of weed seeds by *Notiobia* (*Anisotarsus*) *cupripennis* (Germ.) (Coleoptera:Carabidae). *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35, 331-340.

LoGiudice, K. & Ostfeld, R.S. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia*, 130, 420-425.

Marino, P.C., Gross, K.L. & Landis, D.A. 1997. Weed seed loss due to predation in Michigan maize fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 66, 189-196.

Marino, P.C., Westerman, P.R., Pinkert, C. & van der Werf, W. 2005. Influence of seed density and aggregation on post-dispersal weed seed predation in cereal fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 17-25.

Maron, J.L. & Simms, E.L. 1997. Effect of seed predation on seed bank size and seedling recruitment of bush lupine (*Lupinus arboreus*). *Oecologia*, 111, 76-83.

Maron, J.L. & Simms, E.L. 2001. Rodent-limited establishment of bush lupine: field experiments on the cumulative effect of granivory. *Journal of Ecology*, 89, 578-588.

Marshall, E.J.P., Brown, V.K., Boatman, N.D., Lutman, P.J.W., Squire, G.R. & Ward, L.K. 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research*, 43, 77-89.

Martinkova, Z. & Honek, A. 2004. Seed predation in dandelion, *Taraxacum officinale*. In: Colloque international sur la biologie des mauvaises herbes, Dijon, France, 433-438.

Matlack, G.R. 1989. Secondary dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. *Journal of Ecology*, 77, 853-869.

Mauchline, A.L., Watson, S.J., Brown, V.K. & Froud-Williams, R.J. 2005. Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research*, 45, 157-164.

Menalled, F.D., Marino, P.C., Renner, K.A. & Landis, D.A. 2000. Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 77, 193-202.

Milton, S.J. & Dean, W.R.J. 2001. Seeds dispersed in dung of insectivores and herbivores in semi-arid southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 47, 465-483.

Myster, R.W. 2003. Effects of species, density, patch-type, and season on post-dispersal seed predation in a Puerto Rican pasture. *Biotropica*, 35, 542-546.

Myster, R.W. & Pickett, S.T.A. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oïkos*, 66, 381-388.

Nisensohn, L., Faccini, D., Montero, G. & Lietti, M. 1999. Predation of *Amaranthus quitensis* H.B.K. seeds in soybean crops: influence of the tillage system. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 34, 377-384.

Notman, E. & Gorchov, D.L. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica*, 33, 621-636.

Obeso, J.R. & Fernández-Calvo, I.C. 2002. Fruit removal, pyrene dispersal, post-dispersal predation and seedling establishment of a bird-dispersed tree. *Plant Ecology*, 165, 223-233.

O'Rourke, M.E., Heggenstaller, A.H., Liebman, M. & Rice, M.E. 2006. Post-dispersal weed seed predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116, 280-288.

Pizo, M.A., Von Allmen, C. & Morellato, L.P.C. 2006. Seed size variation in the palm *Euterpe edulis* and the effects of seed predators on germination and seedling survival. *Acta Oecologica*, 29, 311-315.

Plucinski, K.E. & Hunter Jr, M.L. 2001. Spatial and temporal patterns of seed predation on three tree species in an oak-pine forest. *Ecography*, 24, 309-317.

Pullaro, T.C., Marino, P.C., Jackson, D.M., Harrison, H.F. & Keinath, A.P. 2006. Effects of killed cover crop mulch on weeds, weed seeds, and herbivores. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115, 97-104.

Puricelli, E., Faccini, D., Orioli, G. & Sabbatini, M.R. 2005. Seed survival and predation of *Anoda cristata* in soyabean crops. *Weed Research*, 45, 477-482.

Rebdo-Torstensson, P. & Telenius, A. 1995. Primary and secondary dispersal by wind and water in *Spergularia salina*. *Ecography*, 18, 230-237.

Rey, P.J., Garrido, J.L., Alcántara, J.M., Ramírez, J.M., Aguilera, A., García, L., Manzaneda, A.J. & Fernández, R. 2002. Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds. *Functional Ecology*, 16, 773-781.

Salvande, M., Mulet, M. & Gómez González, L.A. 2006. *Ilex canariensis* Poir. (Aquifoliaceae) post-dispersal seed predation in the Canary Islands. *Plant Ecology*, in press.

SAS Institute 2003. JMP® Statistics and Graphics Guide. SAS Institute, Cary.

Schurr, F.M., Bond, W.J., Midgley, G.F. & Higgins, S.I. 2005. A mechanistic model for secondary seed dispersal by wind and its experimental validation.

Shaukat, S.S. & Siddiqui, I.A. 2006. Comparative population ecology of *Senna occidentalis* (L.) Link, a monsoon desert annual, in two different habitats. *Journal of Arid Environment*, in press.

Sherrer, B. 1984. Biostatistiques. Gaëtan Morin, Québec, Canada. 850 p.

Spafford Jacob H., Minkey, D.M., Gallagher, R.S. & Borger, C.P. 2006. Variation in postdispersal weed seed predation in a cereal crop field. *Weed science*, 54, 148-155.

Storkey, J. 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research*, 46, 513-522.

Szentesi, A. & Jermy, T. 2003. Pre-dispersal seed predation and seed limitation in an annual legume. *Basic and Applied Ecology*, 4, 207-218.

Tabarelli, M. & Peres, C.A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation*, 106, 165-176.

Thompson, K., Band, S.R. & Hodgson, J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7, 236-241.

Tooley, J.A., Froud-Williams, R.J., Boatman, N.D. and Holland, J.M.1999. Weed seed predation in arable field margins by carabid beetles (Carabidae: coleopteran). *Aspects of Applied Biology*, 54, 211-216.

Tooley, J.A. and Brust, G.E. 2002. Weed seed predation by carabid beetles. In: *The agroecology of Carabid Beetles*. J.M. Holland éd., Andover, Hampshire, UK, Intercept, 215-229.

Vander Wall, S.B., Kuhn, K.M. & Beck, M.J. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, 86, 801-806.

Westerman, P.R., Hofman, A., Vet, L.E.M. & van der Werf, W. 2003b. Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeaic weed seed predation in organic cereal fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 95, 417-425.

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

Williams, P.A. 2006. The role of blackbirds (*Turdus merula*) in weed invasion in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 30, 285-291.

Willson, M. & Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. In: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition, M. Fenner (ed.), Wallingford, UK, CAB International, 85-110.

Worthy, F.R., Law, R. and Hulme, P.E. 2006. Modelling the quantitative effects of pre- and post-dispersal seed predation in *Pinus sylvestris* L. *Journal of Ecology*, 94, 1201-1213.

Xiao, Z., Wang, Y., Harris, M. & Zhang, Z. 2006. Spatial and temporal variation of seed predation and removal of sympatric large-seeded species in relation to innate seed traits in a subtropical forest, Southwest China. *Forest Ecology and Management*, 222, 46-54.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis, 4rth Edition. Prenctice-Hall, New Jersey. 663 p.

Zhang, J., Drummond, F.A., Liebman, M. & Hartke, A. 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. *Maine Agricultural And Forest Experiment Station Technical Bulletin*, 163, 1-32.

Sites internet :

http://www.dijon.inra.fr

http://www.dijon.inra.fr/hyppa/hyppa-f/hyppa-f.htm

http://www.inra.fr

http://rbgkew.org.uk/data/sid

ANNEXE 1 : Soient A et B, 2 espèces adventices. On considère que, quelque soit les taux de prédation de A et de B, A est toujours préférée à B. Par exemple, si la préférence de A par rapport à B est de 10%, alors, un prédateur consommera 110 graines de A pour 100 graines de B. Dès lors, on peut construire un tableau permettant de rendre compte du nombre d'échantillons nécessaires pour observer avec une probabilité connue une préférence de A sur B déterminée (Zar 1999). Par exemple, avec 9 échantillons, on peut observer une préférence de A sur B de l'ordre de 2 et ce, avec une probabilité significative au seuil de 5% alors qu'avec 15 échantillons, des préférences de l'ordre de 1,5 sont identifiables à ce même risque de 5%. Toutefois, pour observer un différentiel de prédation plus faible, il faut augmenter considérablement le nombre de réplicats. Ceci justifie que, lors de l'expérimentation sur la prédation différentielle de graines d'adventices, on choisit d'effectuer 15 réplicats. Dans tous les cas, on retrouve qu'il est préférable de placer un nombre impair d'échantillons.

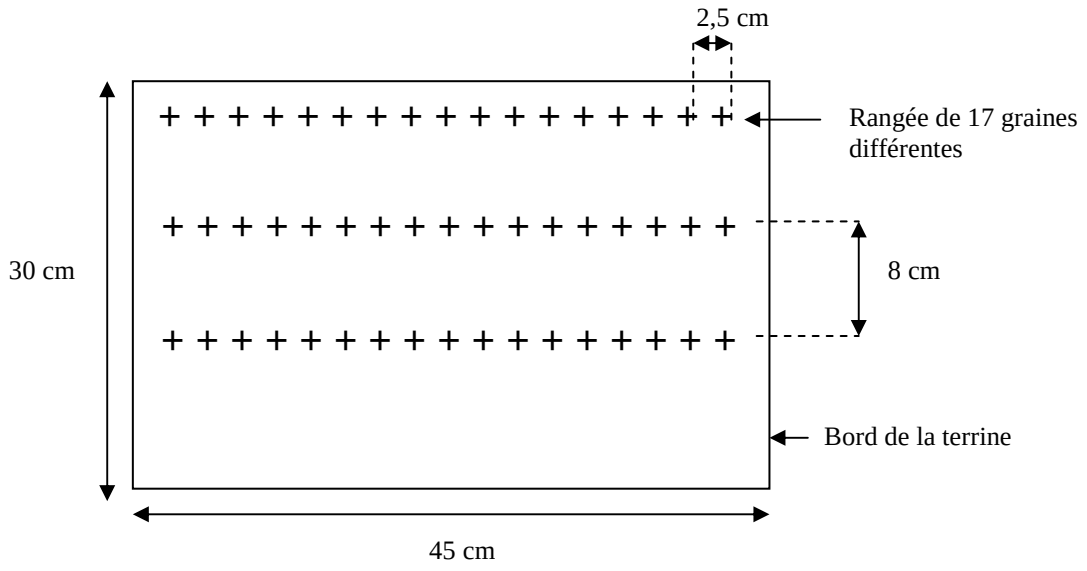
Préférence de A/B / Nombre d'échantillons	0,01	0,05	0,1	0,5	1	1,5	2	10	50	100	1000
1	0,502	0,512	0,524	0,600	0,667	0,714	0,750	0,917	0,981	0,990	0,999
2	0,252	0,262	0,274	0,360	0,444	0,510	0,563	0,840	0,962	0,980	0,998
3	0,504	0,518	0,536	0,648	0,741	0,802	0,844	0,980	0,999	1,000	1,000
4	0,316	0,331	0,349	0,475	0,593	0,677	0,738	0,963	0,998	0,999	1,000
5	0,505	0,523	0,545	0,683	0,790	0,855	0,896	0,995	1,000	1,000	1,000
6	0,348	0,367	0,389	0,544	0,680	0,770	0,831	0,990	1,000	1,000	1,000
7	0,505	0,527	0,552	0,710	0,827	0,892	0,929	0,999	1,000	1,000	1,000
8	0,369	0,390	0,416	0,594	0,741	0,831	0,886	0,997	1,000	1,000	1,000
9	0,506	0,530	0,558	0,733	0,855	0,918	0,951	1,000	1,000	1,000	1,000
10	0,383	0,407	0,437	0,633	0,787	0,873	0,922	0,999	1,000	1,000	1,000
15	**0,508**	**0,538**	**0,574**	**0,787**	**0,912**	**0,962**	**0,983**	**1,000**	**1,000**	**1,000**	**1,000**
20	0,421	0,455	0,497	0,755	0,908	0,965	0,986	1,000	1,000	1,000	1,000
25	0,510	0,549	0,595	0,846	0,958	0,989	0,997	1,000	1,000	1,000	1,000
50	0,458	0,513	0,578	0,902	0,989	0,999	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
100	0,480	0,557	0,647	0,973	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
1000	0,550	0,770	0,930	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

$\alpha_{10\%}$ = risque d'erreur au seuil de 10%
$\alpha_{5\%}$ = risque d'erreur au seuil de 5%
$\alpha_{1\%}$ = risque d'erreur au seuil de 1%

ANNEXE 2 : Propriétés du sol, provenant de la parcelle A59 du domaine expérimental INRA d'Epoisses, d'après les analyses effectuées en automne 1999.

Taux d'éléments grossiers en g/kg	
cailloux	0
graviers	0
terre fine	1000
Granulométrie sans décarbonatation en g/kg	
argile (< 2 microns)	361
limon fin (2 à 20 microns)	331
limon grossier (20 à 50 microns)	249
sable fin (50 à 200 microns)	41
sable grossier (> 200 microns)	18
Teneur en carbone organique (méthode Anne) en g/kg	
carbone organique	14,7
matières organiques	25,3
Teneur en azote organique (méthode Kjeldhal) en g/kg	1,47
Teneur en calcaire total (CaC03) en g/kg	<1
pH eau	6,5
Humidité en %	83

ANNEXE 3 : Schéma du dispositif visant à suivre le mouvement des graines de 16 espèces adventices et des billes, en fonction de la pluie. + indique l'emplacement d'une graine.



ANNEXE 4 : Tableau récapitulant pour chaque semaine le taux moyen de prédation, corrigé par la formule de Abbott (1945), la température et la pluviométrie moyennes.

Numéro calendaire des semaines	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19
Taux de prédation moyen corrigé (en %)	7,93 ±2,01	65,58 ±4,72	1,68 ±0,75	1,41 ±0,59	0,88 ±0,57	5,07 ±1,32	4,63 ±1,55	16,19 ±5,05
Température moyenne (en ℃)	4,23	8,36	10,75	16,97	1 6,02	17,80	13,60	14,51
Pluviométrie moyenne (en mm)	1,93	2,50	0,00	0,00	0,00	0,00	1,36	5,43

ANNEXE 5 : Tableau récapitulant pour chaque inclinaison de pente, l'espèce ayant le plus bougé, les valeurs de mouvements et la pluviométrie associée.

	Pente	Mouvement maximum (en mm)	Espèce	Pluviométrie (en mm)
Pluie naturelle	10°	241	*Alopecurus myosuroides*	3,5
	5°	231	*Chenopodium album*	12
	0°	129	*Sinapis arvensis*	12
Pluie artificielle	10°	155	*Alopecurus myosuroides*	25
	5°	152	*Lolium multiflorum*	25
	0°	17	*Chenopodium album*	11

RESUME

La prédation post-dispersion de graines est une source importante de mortalité pour les populations végétales. Si ce phénomène est assez bien étudié en milieux forestiers et tropicaux, la quantification de son importance sur la dynamique des espèces adventices en zone de grande culture pour la France n'est pas documentée. Nous avons donc étudié diverses sources de variabilité de la prédation post-dispersion de graines d'adventices au sein de l'écosystème particulier, artificiel et anthropisé, qu'est l'agrosystème. Les résultats obtenus suggèrent qu'il existe un ordre de préférence des prédateurs selon les espèces adventices proposés mais que cet ordre est soumis à des variations liées aux interactions entre espèces adventices d'une part, et très probablement aux interactions entre espèces de prédateurs d'autre part. L'étude de la dispersion secondaire des graines sous l'effet de la pluie et de cycles gel-dégel, témoigne d'une grande variabilité entre espèces. L'étude de la variation spatiale de la prédation ne rend pas compte d'un effet « distance à la bordure ». Enfin, une forte variabilité de la prédation au sein d'une même saison est observée. Si les caractéristiques morphologiques simples des graines ainsi que les conditions météorologiques n'expliquent pas ou peu les patrons de variabilité observés, l'existence de la prédation post-dispersion de graines d'adventices au sein de l'agrosystème ne fait aucun doute. Les valeurs de prédation atteintes en une semaine (jusqu'à 80%) suggèrent l'importance potentielle de ce phénomène sur la dynamique démographique des adventices. Dès lors, l'enjeu serait de déterminer dans quelle mesure la prédation façonne actuellement les communautés végétales rencontrées.

Mots-clé : prédation post-dispersion, graines, adventices, agrosystème, sources de variation

SUMMARY

Post-dispersal seed predation is an important source of mortality for natural populations. If this phenomenon is well-known in tropical and woody systems, the quantification of its importance on weeds species dynamic in French arable areas is not informed. We studied variability of post-dispersal weed seeds predation in the particular, artificial and anthropic ecosystem that is the agrosystem. Our results suggest that there is a preferences' rank between weeds species for predators, but this rank vary due to interactions between weed species on one hand, and probably due to interactions between predators on other hand. The study of secondary weed seeds dispersal by rainfall and cryoturbations shows differences between species. The spatial variation study does not reveal an edge effect. Finally, a strong variability of weed seed predation has been found in a single season. If simple morphological seeds characteristics as well as meteorological conditions do not explain predation patterns, there is evidence of post-dispersal weed seed predation in French agrosystem. Rates of predation reached in one week (up to 80%) suggest the potential importance of this phenomenon on weed demographic dynamic. Thus, the strake would be to find how post-dispersal seed predation act on current communities.

Keywords: post-dispersal predation, seed, weed, agrosystem, variability pattern