



HAL
open science

L'architecture des plantes de pois : un levier pour améliorer leur tolérance aux stress abiotiques

Devay, Barthelemy, Romain Lassaussse,, Alexis Heintz,

► To cite this version:

Devay, Barthelemy, Romain Lassaussse,, Alexis Heintz,. L'architecture des plantes de pois : un levier pour améliorer leur tolérance aux stress abiotiques. Sciences de l'environnement. 2017. hal-03257129

HAL Id: hal-03257129

<https://hal.inrae.fr/hal-03257129v1>

Submitted on 10 Jun 2021

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.

Spécialité Agronomie-Environnement

STAGE MEMOIRE

Formation Ingénieur AgroSup Dijon

Formation Initiale

MODELISATION DE LA PREDATION DES GRAINES ADVENTICES PAR LES
CARABES DANS LES SYSTEMES AGROECOLOGIQUES

(stage réalisé du 27/03 au 08/09/2017)

Laurène PERTHAME (auteur)

Jacques CANEILL

Nathalie COLBACH et Sandrine PETIT

Enseignant référent

Tutrices de stage

INRA UMR1347 Agroécologie - Pôle GestAd

17 Rue Sully, BP 86510, 21000 Dijon

2017

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier mes encadrantes, Nathalie Colbach et Sandrine Petit-Michaut, qui m'ont accordé leur confiance pour ce travail et qui m'ont guidée tout au long de ce stage. Merci pour toutes vos explications et relectures.

Merci à Nathalie et Delphine Moreau de m'avoir donnée la possibilité de poursuivre dans la recherche (et dans le monde merveilleux de FLORSYS !). Merci pour votre disponibilité et votre soutien avant, pendant et après la période stressante du concours. Ma réussite tient aussi beaucoup à vous.

Un grand merci à Luc Biju-Duval et Claude Sarrasin, pour les journées sur le terrain, toujours dans la bonne humeur et tous leurs conseils et expertise techniques.

Merci à toute l'équipe de l'UMR Agroécologie, en particulier à Alice, Benjamin (l'expert des jeux de société), Matthieu, Guillaume, Diana, et à tous les membres du « bout du couloir » qui ont rendu ce stage inoubliable : Floriane, Olivia et Louis (alias le bureau des mémés), Morgane, Emeline, Domitille, Sarah et Claude.

Enfin, je remercie mes parents, ma sœur et Akli pour leur soutien sans faille.

Travail universitaire

L'auteur (étudiant) : Laurène Perthame

L'enseignant référent : Jacques Caneill

Stage ouvrier -
spécialité
agroalimentaire

Stage à l'international -
spécialité agronomie

Stage à l'international -
spécialité agroalimentaire

Stage de fin d'études

1

S'il s'agit de
votre mémoire
de fin d'études,
précisez :

Diplôme :
Ingénieur
d'AgroSup
 Dijon par la
voie de la
formation
initiale

Diplôme :
Ingénieur
d'AgroSup
 Dijon par la
voie de la
formation
continue

2

Précisez
votre
dominante
d'approf.

AE : agronomie et
environnement

IDE : ingénierie
de l'élevage

SOFEAA :
stratégie et
organisation des
filères et des
entreprises
agricoles et
agroalimentaires

ATD : agriculture,
territoire,
développement

MSI :
management des
systèmes
d'informations

QLP : qualipack

CPA : conception
des produits
alimentaires

MIB :
microbiologie
industrielle et
biotechnologie

STEA : sciences
et techniques des
équipements
agricoles (+
ISEAE)

FQA : formulation
et qualités des
aliments

NSA :
NutriSensAs

Nb. de pages : 48 pages

Année de soutenance : 2017

Organisme d'accueil : INRA Dijon, UMR Agroécologie

Adresse : 17 Rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon, FRANCE

Tuteur de stage, nom, prénom : Colbach Nathalie

Résumé :

L'agriculture doit aujourd'hui gérer les adventices en limitant l'utilisation des herbicides qui ont des impacts néfastes sur l'environnement. La prédation des graines adventices par les carabes semble pouvoir contribuer à la gestion des adventices au champ mais aucune étude n'a montré l'effet de cette prédation sur la dynamique pluriannuelle des adventices, et donc sur la production agricole et la biodiversité. De nombreux facteurs liés aux techniques culturales, à la qualité de l'habitat ou au cycle de vie des carabes influencent la prédation. L'évaluation de l'effet de la prédation est donc complexe et nécessite l'utilisation d'outil adapté. Pour cela, nous avons développé un module de prédation intégré à un modèle existant de dynamique des adventices. Le module a été construit à partir de la littérature et de données d'expérimentations passées. Il permet de simuler l'effet des techniques culturales, de la qualité de l'habitat et du pédoclimat sur la prédation au pas-de-temps journalier. Les hypothèses de construction du module sont discutées. Une analyse de sensibilité de la prédation aux paramètres du modèle est en cours pour déterminer les paramètres à estimer avec le plus de précision. Des simulations ont été réalisées pour évaluer l'effet de la prédation sur la production agricole et la biodiversité pour dix systèmes de culture. Globalement, la prédation affecte très peu la dynamique des adventices et son effet sur la production agricole et la biodiversité (à l'exception de la richesse spécifique de la flore) pour ces dix systèmes. D'autres systèmes de culture devront être simulés afin de pouvoir conclure sur le rôle de la prédation dans la régulation biologique des adventices.

5 Mots-clés :

prédation, carabes, modélisation, système de culture, gestion intégrée des adventices, régulation biologique

Abstract :

Reducing herbicide use while controlling weed infestation in crops is a major concern for crop management nowadays. Weed seed predation by carabid beetles may contribute to weed management in crop fields but this has never been demonstrated. This predation is driven by several factors such as management techniques, habitat quality or carabid life cycle. Thus, specific tools are needed to evaluate weed seed predation impact on multi-annual weed dynamics, and thus on crop production and biodiversity. Therefore, we developed a predation model which was added to an existing weed dynamic model. The model was built from literature data and previous experiments. It simulates the effect of management techniques, habitat quality and pedoclimate on daily predation. The underlying hypotheses were discussed. A sensitivity analysis of predation to model parameters is still running to identify the parameters that have the most impact on predation. These parameters must be accurately estimated. Simulations were run to evaluate weed seed predation impact on crop production and biodiversity in ten cropping systems. Generally, predation did not change weed dynamics. Effects of predation on crop production and biodiversity were rare (except on flora species richness). More cropping systems must be simulated to conclude the role of predation for biological regulation of weeds.

5 Key words :

predation, carabid beetles, model, cropping system, integrative weed management

Confidentialité du travail universitaire

oui

non

Si oui, précisez la durée :

définitive

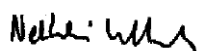
1 an

5 ans

10 ans

autre durée à préciser

Signature du tuteur de stage (facultatif),



Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AgroSup Dijon.

Engagement de non-plagiat

Par la présente, je soussigné(e)Laurène Perthame....., certifie avoir rédigé ce manuscrit dans le respect des règles de la propriété intellectuelle.

Je ne me suis basé(e) sur aucune autre source que celles mentionnées et citées dans le manuscrit.
Ce travail ne comporte pas de plagiat.

Lieu, Date et Signature de l'étudiant

Dijon, le 12/09/2017



Table des matières

Définitions	1
I. Introduction : pourquoi s'intéresser à la prédation sur les graines d'adventice ?.....	2
II. Problématique	2
II.1. Les adventices, cycle de vie et impacts	2
II.2. La prédation des graines adventices dans les champs cultivés.....	4
II.3. Les carabes dans les champs cultivés	4
II.3.a. Ecologie des carabes.....	4
II.3.a.ii. Cycle de vie des carabes	5
II.3.a.iii. Régime alimentaire des carabes	6
II.3.b. Estimation des taux de prédation exercée par les carabes	6
II.3.b.i. Protocole expérimental de mesure du taux de prédation de graines d'adventice	6
II.3.b.ii. Des taux de prédation qui permettent de réguler la flore adventice ?.....	7
II.4. Les effets des techniques culturales sur la prédation des graines adventices par les carabes..	7
II.5. Les modèles qui simulent la prédation sur les graines d'adventice.....	10
II.5.a. Pourquoi utiliser des modèles ?.....	10
II.5.b. Les modèles de prédation de graines qui existent	10
II.5.c. Les modèles qui prédisent la dynamique adventice dans les systèmes de culture..	11
II.6. Objectifs du stage, étapes du stage et hypothèse	12
III.Développement d'un modèle de prédation des graines d'adventices par les carabes	13
III.1. Rappel de l'objectif	13
III.2. Matériel et méthodes	13
III.2.a. Principe.....	13
III.2.b. Dynamique du taux de prédation au cours du temps mesuré au champ	13
III.2.b.i. Les expérimentations.....	13
III.2.b.ii. Estimation du taux de prédation journalier.....	14
III.2.b.iii. Les variables explicatives	14
III.2.b.iv. Analyses statistiques.....	15
III.2.c. Etablissement du classement des espèces adventices consommées au champ par la communauté de carabes.....	15
III.2.c.i. Les expérimentations et base de données de traits	15
III.2.c.ii. Analyses statistiques.....	16
III.2.d. Estimation des autres effets à partir de la littérature.....	16
III.3. Résultats	17
III.3.a. Structure générale du modèle	17
III.3.b. Effet des conditions biophysiques sur le taux de prédation des graines adventices	18
III.3.b.i. Principe.....	18

III.3.b.ii. Résultats statistiques.....	18
III.3.b.iii. Formalisation dans le modèle.....	19
III.3.c. Effet des perturbations de l'année sur le taux de prédation.....	20
III.3.c.i. Principe.....	20
III.3.c.ii. Formalisation dans le modèle.....	21
III.3.d. Effet bénéfique cumulatif du semis direct sur le taux de prédation.....	21
III.3.d.i. Principe.....	21
III.3.d.ii. Formalisation dans le modèle.....	21
III.3.e. Nombre de graines à prédater.....	22
III.3.e.i. Principe.....	22
III.3.e.ii. Formalisation dans le modèle.....	22
III.3.f. Prédation effective en fonction du classement de consommation.....	22
III.3.f.i. Principe.....	22
III.3.f.ii. Résultats statistiques.....	23
III.3.f.iii. Formalisation dans le modèle.....	27
III.3.g. Les sorties annuelles.....	27
IV. Simulation de l'impact de la prédation sur la production agricole et la biodiversité.....	32
IV.1. Rappel de l'objectif.....	32
IV.2. Matériel et méthodes.....	32
IV.2.a. Systèmes de culture sélectionnés pour l'étude.....	32
IV.2.b. Plan de simulation.....	33
IV.2.c. Analyses statistiques.....	33
IV.3. Résultats.....	34
IV.3.a. Impact des systèmes de culture sur le taux de prédation annuel moyen.....	34
IV.3.b. Impact de la prédation sur la production agricole et la biodiversité.....	35
V. Discussion.....	37
V.1. Cohérence des résultats avec la littérature.....	37
V.1.a. Discussion des hypothèses du module.....	37
V.1.b. Discussion des modèles statistiques.....	38
V.2. Originalité de l'étude.....	38
V.3. Conséquences pour la gestion des adventices au champ.....	39
V.4. Perspectives d'amélioration du module.....	40
VI. Conclusion.....	41
Bibliographie.....	42

Définitions

N°	Mot ou expression à définir	Définition	Référence
[1]	Graine	Sens botanique : contient une plantule et des substances de réserves. Elle est protégée par les enveloppes.	CNRTL (2012a)
[2]	Adventice	Plante qui pousse dans un champ cultivé sans avoir été semé intentionnellement cette année-là.	Schabol (1767)
[3]	Système de culture	«L'ensemble des modalités techniques mises en œuvre sur des parcelles cultivées de manière identique”. Il est caractérisé par : - La nature des cultures - Leur ordre de succession - Les itinéraires techniques appliqués à celles-ci.	Sebillotte (1990)
[4]	Itinéraire technique	«Combinaison logique et ordonnée de techniques qui permettent de contrôler le milieu et d'en tirer une production donnée”.	Sebillotte (1974)
[5]	Protection intégrée des cultures	« La protection intégrée est la prise en considération attentive de toutes les méthodes de protection des plantes disponibles et, par conséquent, l'intégration des mesures appropriées qui découragent le développement des populations d'organismes nuisibles et maintiennent le recours aux produits phytopharmaceutiques et à d'autres types d'interventions à des niveaux justifiés des points de vue économique et environnemental, et réduisent ou limitent au maximum les risques pour la santé humaine et l'environnement. »	Extrait de l'article 3 de la Directive 2009/128/CE
[6]	Lutte biologique	« Utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les dégâts causés par des ravageurs ».	Définition officielle de l'OILB/SROP, d'après Milaire (1995)
[7]	Adventice annuelle	Dont le cycle de vie est inférieur à 1 an, reproduction uniquement par graines, majorité des adventices en grandes cultures	ITAB (2012)
[8]	Adventice vivace	Multiplication par fragmentation de leur appareil végétatif et peuvent produire des graines	ITAB (2012)
[9]	Epigé	Désigne ce qui vit au-dessus du sol	Dictionnaire de l'environnement
[10]	Polyphage	Qui mange des substances variées, animales ou végétales	CNRTL (2012b)
[11]	Conception de nouveaux systèmes de culture	La démarche de conception de systèmes de culture consiste d'abord à se fixer un cadre de contraintes (pédoclimatique, socio-économique) et d'objectifs à atteindre (économiques, sociaux ou environnementaux). Des systèmes de culture sont ensuite générés par modélisation, expérimentation ou direx d'expert. Ces systèmes sont évalués par modélisation et expérimentations. S'ils sont innovants, ils sont testés et diffusés. Les différentes étapes impliquent la participation des acteurs.	Loyce and Wery (2006)
[12]	Modèle	Représentation simplifiée, relativement abstraite, d'un processus, d'un système, en vue de le décrire, de l'expliquer ou de le prévoir.	Dictionnaire de l'environnement
[13]	Modèle mécaniste	Fondé sur des sous-modèles qui sont des propositions d'explication des processus biologiques ou physiques.	Colbach (2006)
[14]	Ectotherme	Animale dont la température corporelle varie en fonction de la température de son milieu de vie.	Dictionnaire de l'environnement

I. Introduction : pourquoi s'intéresser à la prédation sur les graines d'adventice ?

L'agriculture est actuellement face à un enjeu de diminution de ses impacts environnementaux, notamment en réduisant l'utilisation des herbicides (pollution des eaux et des sols, diminution de la biodiversité), tout en restant économiquement viable (Ecophyto, 2008). Les adventices [2] sont les bioagresseurs qui impactent le plus les cultures : elles réduisent les rendements et diminuent la qualité des récoltes (Oerke, 2006). Les adventices sont aussi importantes pour la biodiversité dans les milieux cultivés car elles sont un habitat et une source de nourriture pour de nombreuses composantes biotiques (pollinisateurs, vers de terre, arthropodes, fourmis, oiseaux) (Petit *et al.*, 2011). La lutte chimique contre les adventices est la technique curative la plus efficace et la plus utilisée aujourd'hui dans l'agriculture européenne (Munier-Jolain *et al.*, 2008). La réduction de l'utilisation d'herbicides est donc compliquée à mettre en œuvre et nécessite d'autres méthodes préventives pour concilier respect de l'environnement et maintien de la production agricole. La protection intégrée des cultures [5] gère les adventices en combinant différentes techniques culturales et en minimisant l'utilisation du levier chimique. Le raisonnement de la gestion des adventices se fait à l'échelle du système de culture [3] en le reconfigurant (Munier-Jolain *et al.*, 2008). La lutte biologique [6], telle que la prédation des graines [1] d'adventices par les animaux, peut contribuer à la gestion intégrée des adventices dans les champs (Cromar *et al.*, 1999). L'efficacité des ennemis naturels des bioagresseurs des cultures est fonction des conditions d'habitat local des prédateurs (produits phytopharmaceutiques, travail du sol, couvert végétal) (Landis *et al.*, 2000). La prédation dépend donc des systèmes de culture. La prise en compte du levier de prédation pourrait améliorer l'efficacité et le raisonnement de la gestion intégrée des adventices. Cependant, l'évaluation de la prédation est complexe du fait de la multiplicité des techniques culturales qui impactent les prédateurs et des interactions des techniques à l'échelle du système de culture. Elle nécessite donc l'utilisation d'un outil adapté. **Dans cette perspective, nous avons développé un module de prédation complémentaire d'un modèle existant de dynamique des adventices sous l'effet des systèmes de culture.**

II. Problématique

II.1. Les adventices, cycle de vie et impacts

Connaître le cycle de vie des adventices et les processus biophysiques qui vont impacter leur dynamique est essentiel pour comprendre leur nuisibilité pour la production agricole et les bénéfiques qu'elles apportent (biodiversité). Ainsi, la gestion intégrée des adventices à l'échelle des systèmes de culture est basée sur des techniques culturales qui impactent les adventices à différents moments de leur cycle de vie (Liebman and Gallandt, 1997).

Les adventices peuvent être annuelles [7] ou vivaces [8]. Le cycle de vie des adventices annuelles est généralement représenté comme une succession de stades de vie en interaction avec le milieu (Storkey *et al.*, 2014, Colbach *et al.*, 2014) (Figure 1). Les graines adventices non dormantes et proches de la surface du sol germent puis lèvent si les conditions environnementales (température, humidité, structure du sol) le permettent. Les autres graines (dormantes ou enfouies), constituent le stock semencier. Le stock semencier diminue du fait du vieillissement des graines, des maladies ou de la prédation. Après la levée, les plantes adventices croissent et entrent en compétition pour les ressources (lumière, eau, éléments nutritifs) avec les autres végétaux. Enfin, les graines produites par les adventices sont essentiellement dormantes et elles alimentent le stock semencier. Une partie de ces graines peuvent être disséminées dans l'habitat adjacent (Colbach and Moreau, à paraître).

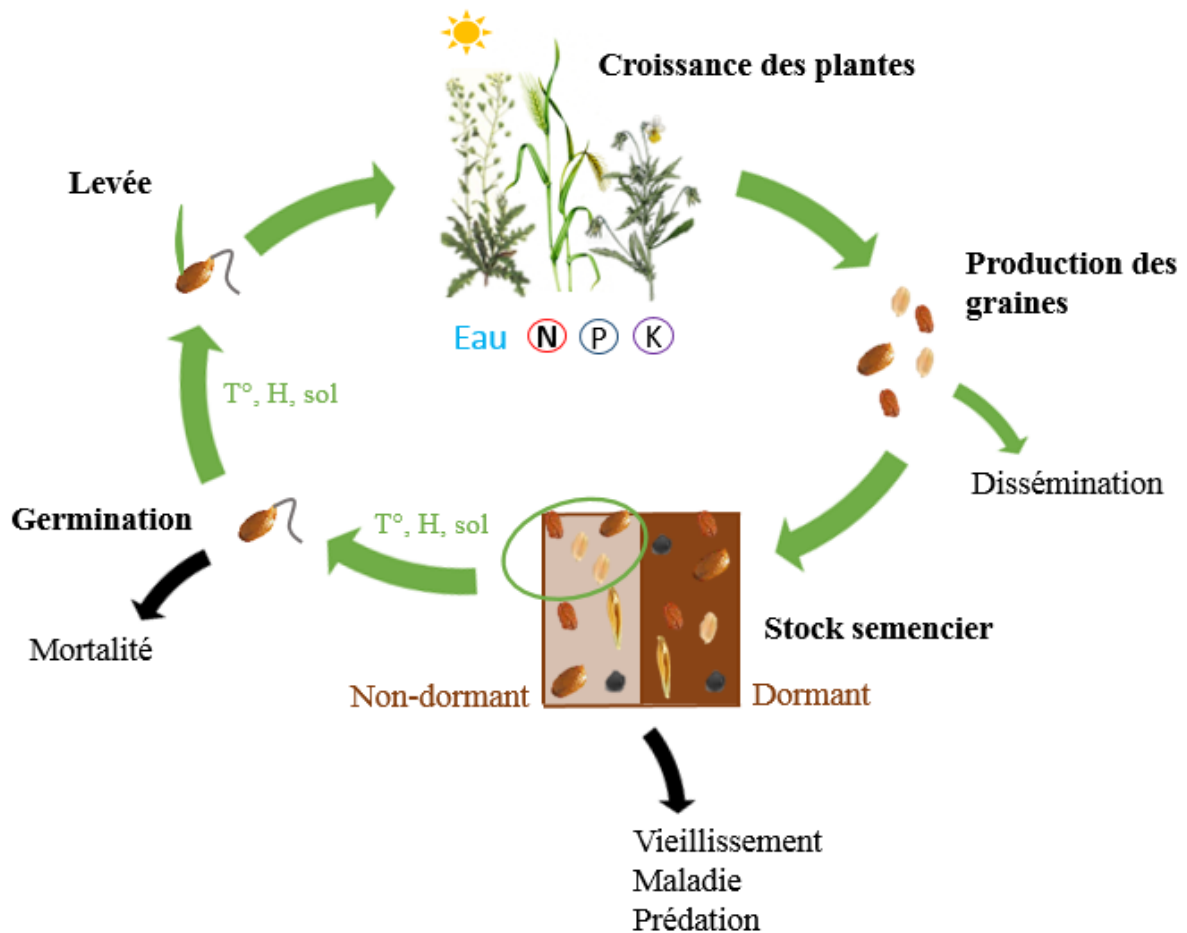


Figure 1 : Cycle de vie d'une adventice annuelle en interaction avec le milieu (ressources, température T° , humidité H , structure du sol). Les étapes du cycle de vie sont indiquées en gras. Les flèches noires indiquent la mortalité.

Les adventices sont à l'origine de deux types de nuisibilités pour la production agricole. La nuisibilité primaire correspond à l'impact des adventices sur le produit, c'est-à-dire une perte de rendement ou une baisse de la qualité des récoltes (contamination des récoltes, diminution des éléments à valeur marchande, par exemple la teneur en protéines). La nuisibilité secondaire correspond aux dommages des adventices sur la production ultérieure, c'est-à-dire les graines qui vont alimenter le stock semencier et impacter les cultures suivantes sur plusieurs années (Caussanel, 1989).

Dans le but de limiter les nuisibilités occasionnées par les adventices tout en maintenant les bénéfices qu'elles apportent, favoriser la prédation se détache comme un moyen de gestion de la flore à l'échelle pluriannuelle (diminution du stock semencier).

II.2. La prédation des graines adventices dans les champs cultivés

Le processus de prédation d'une graine est la destruction de celle-ci suite à son ingestion par un prédateur (Janzen, 1971). Pour que la graine soit consommée, elle doit donc être accessible aux prédateurs. Il existe la prédation pré-dispersion, qui correspond à la consommation des graines directement sur la plante (Kjellsson, 1985). La prédation post-dispersion correspond à la consommation des graines à la surface du sol après dissémination (Hulme, 1994). Pour les adventices la prédation post-dispersion est la plus importante (Crawley, 2000). Cependant, une fois que les graines sont recouvertes par du sol ou de la végétation, la probabilité de prédation décroît de façon importante (Hulme, 1994). L'enfouissement de la graine est souvent dû au travail du sol mais dépend aussi des conditions météorologiques, du type de sol (Westerman *et al.*, 2003b) et de l'activité de la faune du sol (Kulkarni *et al.*, 2015). Des études ont montré que la prédation peut éliminer une part importante des graines récentes apportées au stock semencier de surface (Bohan *et al.*, 2011, Davis *et al.*, 2011). Des taux élevés de prédation sur les graines adventices dans les systèmes cultivés à des périodes différentes ont été observés dans plusieurs études (Cardina *et al.*, 1996, Tooley *et al.*, 1999, Menalled *et al.*, 2000). Dans les champs cultivés, les souris, les fourmis et les carabes sont les principaux animaux responsables de la prédation des graines d'adventice en surface (Cardina *et al.*, 1996, Cromar *et al.*, 1999). D'après plusieurs études, les carabes sont les prédateurs épigés [9] majoritaires dans les agrosystèmes tempérés (Kjellsson, 1985, Cromar *et al.*, 1999, Honek *et al.*, 2003, Honek *et al.*, 2005). **Par conséquent, dans cette étude, nous avons étudié la prédation des graines adventices effectuée par les carabes.**

II.3. Les carabes dans les champs cultivés

II.3.a. Ecologie des carabes

Les carabes font partie de l'ordre des Coléoptères et de la famille des *Carabidae*. Il existe plus de 40 000 espèces décrites dans la littérature scientifique (Lovei and Sunderland, 1996). En France, on dénombre environ 1500 espèces de carabes (Coulon *et al.*, 2000). Leur taille varie de 2 millimètres à quelques centimètres (Boursault, 2012) (Figure 2).

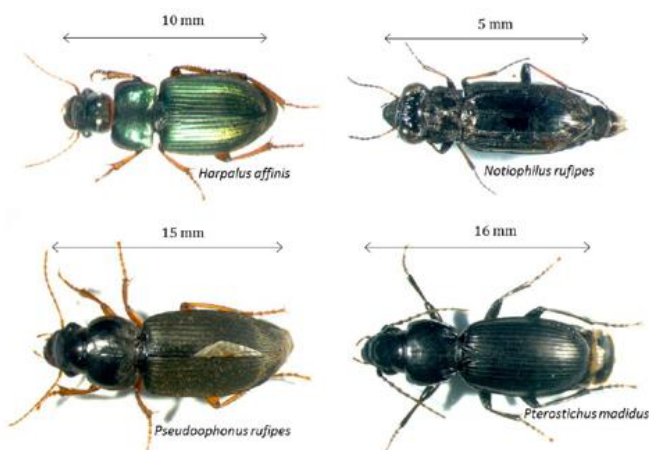


Figure 2 : Exemples de carabes présents dans les champs cultivés (d'après Trichard, 2014)

II.3.a.i. Habitat et milieu biophysique des carabes

Les carabes des champs cultivés sont des espèces de milieu ouvert, qui préfèrent les sites chauds et secs (Kromp, 1999). En général, les carabes n'aiment pas les températures et humidité extrêmes (Lovei and Sunderland, 1996). L'activité des carabes dans les champs cultivés dépend de la qualité de l'habitat : type de sol, pH et humidité du sol, quantité et structure du couvert végétal, température, offre alimentaire, présence de compétiteurs (Lovei and Sunderland, 1996, Holland and Luff, 2000). Par exemple, un plus grand nombre de carabes a été trouvé dans des sols de type argileux plutôt que dans des sols sableux (Thiele, 1977). Il semblerait que la teneur en argile du sol soit une caractéristique du sol importante dans la perception de l'habitat par les carabes, par rapport à l'humidité, à la teneur en matière organique ou encore au pH (Holland and Luff, 2000). Une végétation dense augmente la prédation sur les graines d'adventice, elle permet une régulation de la température et offre une protection contre les prédateurs (Gallandt *et al.*, 2005, Heggenstaller *et al.*, 2006, Meiss *et al.*, 2010). L'activité-densité des carabes (Berthe *et al.*, 2015) et le taux de prédation (Noroozi *et al.*, 2016) sont favorisés par l'augmentation de la température de l'air. En effet, les carabes sont des ectothermes [14] donc leur activité augmente lorsque la température augmente (Berthe *et al.*, 2015).

II.3.a.ii. Cycle de vie des carabes

Les adultes produisent une génération de larves par an et peuvent survivre un à quatre ans (Lovei and Sunderland, 1996). Il existe des espèces à reproduction automnale et des espèces à reproduction printanière. Les premières se reproduisent en fin d'été et début d'automne, passent l'hiver sous forme larvaire puis émergent, adultes, en été (Figure 3(a)). Les secondes se reproduisent au printemps, les larves se développent pendant l'été et ils passent l'hiver au stade adulte (Kromp, 1999) (Figure 3(b)). La prédation sur les graines adventices se fait par les carabes adultes et les larves. Cependant, la prédation effectuée par les larves est très peu documentée car elles sont enfouies dans le sol ce qui complique les expérimentations au champ et elles sont difficiles à maintenir en vie au laboratoire (Kulkarni *et al.*, 2015b). Ainsi, à la fin du printemps, on observe un creux dans la prédation car les populations adultes de carabes à reproduction printanière meurent tandis que les populations à reproduction automnale n'ont pas encore émergé (Boursault, 2012).

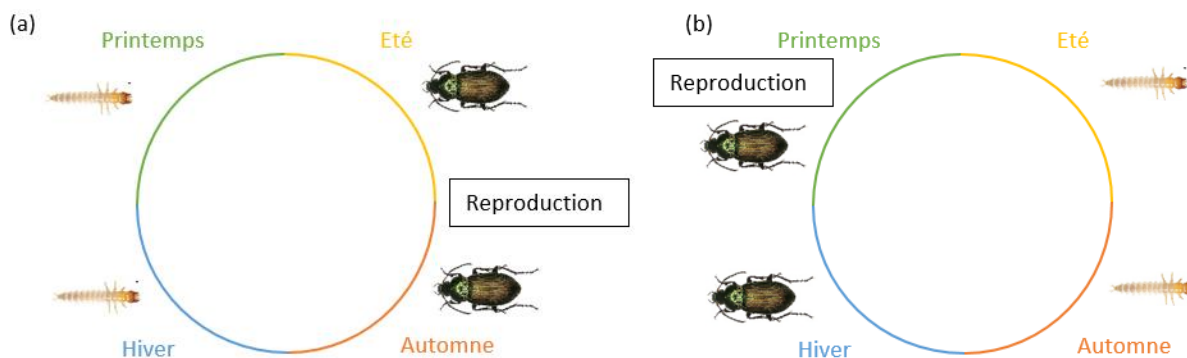


Figure 3 : (a) Espèces à reproduction automnale ; (b) espèces à reproduction printanière

II.3.a.iii. Régime alimentaire des carabes

Les coléoptères carabiques sont tous polyphages [11]. Ils ont longtemps été classés dans trois guildes trophiques (Lovei and Sunderland, 1996) : les carnivores consommant majoritairement des invertébrés (puçerons, limaces, larves, coléoptères, lépidoptères), les granivores se nourrissant principalement de graines d'adventices et de cultures et les omnivores ayant un régime mixte constitué de ressources animales et végétales (Kromp, 1999). Cependant, des études récentes ont montré que cette classification est simpliste (Kamenova *et al.*, 2013) car tous les carabes sont capables de modifier leur régime alimentaire en fonctions des ressources disponibles (Roume *et al.*, 2011). Dans la suite de ce rapport, on parlera donc de carabes consommateurs de graines, sans référence à une guildes trophique particulière. Les carabes consommateurs de graines se dirigent préférentiellement vers les graines d'adventices fraîches qui sont à la surface du sol (Martinkova *et al.*, 2006, Kulkarni *et al.*, 2015a). Au champ, les carabes consomment davantage certaines graines plutôt que d'autres (Menalled *et al.*, 2007, Alignier *et al.*, 2008, Saska *et al.*, 2008, Meiss *et al.*, 2010). Le choix d'une graine par un carabe va dépendre de sa palatabilité, de sa valeur nutritionnelle et de sa disponibilité au champ (Westerman *et al.*, 2003a). La palatabilité et la valeur nutritionnelle peuvent être caractérisées par les traits des graines. En laboratoire, il est possible de mesurer les préférences alimentaires par espèce de carabes, cependant il est difficile de comparer les études entre elles car les espèces de carabes et de graines adventices testés ne sont souvent pas les mêmes. De plus, le conditionnement des carabes et des graines avant l'expérience peut être différent entre les expérimentations et empêcher la comparaison des résultats. Plusieurs traits des graines importants dans le choix des graines par les carabes ont quand même pu être mis en évidence. Ainsi, les carabes consomment des graines de masse proportionnelle à leur taille (Honek *et al.*, 2003). Les carabes consomment sans préférence des graines de tailles différentes, jusqu'à un certain seuil où les graines sont trop grandes pour leurs mandibules (Lundgren and Rosentrater, 2007). Les carabes préfèrent les enveloppes fines qui permettent un accès plus facile à la graine (Honek *et al.*, 2007). Au champ, les mesures des taux de prédation sur des graines de différentes espèces adventices permettent d'établir le classement des espèces adventices consommées par la communauté de carabes des agroécosystèmes. Cela est donc plus proche de la réalité que les expérimentations en laboratoire. Au champ, le taux de prédation des carabes augmente lorsque la teneur en lipides augmente tandis que la masse et la taille des graines diminuent (Trichard, 2014).

L'étude de l'écologie des carabes permet de montrer que la prédation sur les graines d'adventices par les carabes dépend de nombreux facteurs liés à leur habitat (notamment la température et la densité de couvert végétal), leur cycle de vie (période d'émergence des adultes) et le taux de consommation des graines (traits des graines).

II.3.b. Estimation des taux de prédation exercée par les carabes

Quantifier au champ la prédation sur les graines d'adventices par les carabes est essentiel afin d'évaluer l'efficacité de cette prédation sur la dynamique des adventices.

II.3.b.i. Protocole expérimental de mesure du taux de prédation de graines d'adventice

Pour mesurer la prédation au champ, la mise en place de cartes de prédation est la méthode majoritairement utilisée (Westerman *et al.*, 2003b). Il s'agit de cartes fixées au sol à disposition des prédateurs, sur lesquelles sont collées des graines d'adventices. Les cartes sont relevées à intervalle de temps régulier et les graines consommées sont dénombrées. Le taux de prédation (en graines/graines) est obtenu en faisant le ratio du nombre de graines consommées sur le nombre de graines initialement collées. Les taux de prédation provenant d'études différentes peuvent être comparés entre eux en prenant en compte la période d'exposition des cartes aux prédateurs ainsi que les espèces de graines mises à disposition (voir section II.3.a.iii).

Ce dispositif peut être complété de cages d'exclusion qui, selon le maillage, empêchent l'accès des vertébrés ou des invertébrés aux cartes de prédation. Pour étudier les communautés d'invertébrés, des pots pièges (eau savonneuse) sont placés à la surface du sol à proximité des cages et des cartes de prédation. Ces pièges permettent de mesurer l'activité-densité des invertébrés, c'est-à-dire l'abondance des espèces présentes (densité) et leurs déplacements (activité). Cette méthode est la plus utilisée car elle est simple à mettre en œuvre, même si elle présente quelques limites liées notamment à des différences de taux d'activité et de mobilité entre espèces de carabes, ces deux caractéristiques ayant un effet non négligeable sur la probabilité de capture des individus (Holland, 2002, Greenslade, 1963).

II.3.b.ii. Des taux de prédation qui permettent de réguler la flore adventice ?

La prédation sur les graines d'adventice effectuée par les carabes granivores et omnivores se passe dans toutes les parcelles des régions agricoles tempérées de mars à octobre (Honek *et al.*, 2005). La prédation des graines d'adventice par les carabes est importante, elle peut atteindre 1000 graines/m²/jour (Honek *et al.*, 2003) et il est envisageable qu'elle limite le renouvellement du stock semencier. Les taux de prédation observés dans les champs sont très variables. Les taux de prédation sur les graines adventices produites une année donnée peuvent être calculés à l'aide d'un modèle (Westerman *et al.*, 2003b). L'utilisation de ce modèle sur les données expérimentales de plusieurs études permet de comparer les taux de prédation sur un même pas de temps (Davis *et al.*, 2011). Ainsi, les graines adventices produites une année donnée peuvent être consommées à plus de 50% par les carabes (Menalled *et al.*, 2007, O'Rourke *et al.*, 2006). Dans d'autres cas, la prédation ne dépasse pas 0.05% des graines produites annuellement (Westerman *et al.*, 2011). Selon les études, il ne s'agit pas des mêmes graines adventices testées sur les cartes de prédation, des mêmes cultures, ni des mêmes situations géographiques ce qui peut expliquer ces variations (voir section II.3.a). Une étude a montré que les invertébrés permettaient une réduction significative de l'émergence des graines et de la biomasse de *Chenopodium album* dans différentes cultures intermédiaires (Blubaugh and Kaplan, 2016). Une seule étude a mis en évidence un lien entre activité-densité de carabes et renouvellement du stock semencier (Bohan *et al.*, 2011). Cette étude a montré sur 256 parcelles réparties sur l'ensemble de la Grande-Bretagne, une corrélation positive entre l'activité-densité des carabes et la consommation des graines suite à la pluie de graines et, surtout, une corrélation négative entre activité-densité des carabes et nombre de graines qui entrent dans le stock semencier. Ce signal, qui suggérerait une régulation des adventices par les carabes est cependant faible. **Il existe donc peu de preuves que la prédation effectuée par les carabes réduit effectivement la densité de flore adventice dans les champs cultivés.**

II.4. Les effets des techniques culturales sur la prédation des graines adventices par les carabes

Certaines techniques culturales impactent les populations de carabes en entraînant leur fuite, suite à des modifications de leur habitat, ou leur mort ce qui va se répercuter sur le taux de prédation.

Le travail du sol réduit le taux de prédation car il entraîne la mortalité des carabes et il modifie les caractéristiques physiques des sols en les rendant moins attractifs pour les carabes (par exemple en tassant le sol, ce qui diminue l'aération) (Kulkarni *et al.*, 2015b). En revanche, le désherbage mécanique ne semble pas avoir d'impact direct sur l'activité-densité ou l'abondance des carabes (Tableau 1).

Les taux de prédation sont généralement plus élevés dans les parcelles conduites en semis direct que dans les parcelles en conventionnel (Tableau 1). L'absence de travail du sol favorise l'installation des carabes notamment par la survie des larves et une augmentation progressive du taux de prédation est observée dans les années qui suivent le passage au semis

direct (Petit et al., 2017). Cependant, les études sont parfois contradictoires sur l'effet du semis direct sur la prédation (Tableau 1). Les études où le semis direct n'augmente pas la prédation par rapport à un système conventionnel expliquent cela par la quantité importante de résidus de culture qui peuvent gêner le déplacement des carabes (Cromar et al., 1999, van der Laet et al., 2015). Une autre explication est que les champs en semis direct offrent une densité alimentaire en graines plus élevée et les zones sources de nourriture (cartes de prédation) sont donc moins exploitées (Fischer et al., 2011, van der Laet et al., 2015).

Les produits phytopharmaceutiques réduisent le taux de prédation, l'activité-densité et l'abondance des carabes (Tableau 1). Les pesticides peuvent présenter une toxicité directe qui entraîne la mort des carabes ou une toxicité indirecte, qui provoque la fuite des carabes car l'habitat est moins favorable (Holland and Luff, 2000). Plusieurs études montrent une absence de toxicité directe des herbicides et des fongicides sur les carabes (Brust, 1990, Zhang and Drummond, 1998, Holland and Luff, 2000). Leur action sur le taux de prédation est donc majoritairement indirecte (diminution du couvert végétal ou des proies disponibles) mais elle reste peu étudiée (Tableau 1). L'utilisation d'insecticides diminue le taux de prédation par mortalité des carabes (Tableau 1). L'effet des insecticides sur les carabes semble être de courte durée, avec une recolonisation des champs au bout d'un mois après l'application (Holland and Luff, 2000, Kulkarni et al., 2015b).

L'effet de la fertilisation sur le taux de prédation est peu étudié (Tableau 1). La fertilisation organique semble augmenter l'activité-densité des carabes car elle modifie le microclimat (protection contre les températures extrêmes, maintien de l'humidité du sol) et augmente l'offre alimentaire en invertébrés (Kromp, 1999).

La fauche, comme la récolte, réduit la prédation (Meiss et al., 2010) car elle diminue le couvert végétal. Thorbek and Bilde (2004) montrent une réduction de 36% de l'activité-densité des carabes dû à la mortalité directe et l'émigration des carabes 5 à 6 jours après la fauche.

La prédation est favorisée par l'absence de pesticides et par la présence de fertilisation organique. Cependant, à ce jour, l'effet positif de l'agriculture biologique sur la prédation n'est pas démontré (Tableau 1). Il est possible que les carabes soient résilients aux perturbations chimiques et n'y soient donc pas sensibles sur le long terme (Jonason et al., 2013). De plus, l'agriculture biologique se distingue de l'agriculture conventionnelle par d'autres techniques, par exemple l'allongement des rotations ou l'introduction de mélanges (variétaux ou culturaux).

Les techniques culturales à court et long terme sont autant de facteurs qui modulent la prédation sur les graines d'adventices.

Tableau 1 : Principaux effets des techniques culturales sur la prédation des graines adventices par les carabes. Les références en gras indiquent que l'effet de la technique culturale est étudié sur l'activité-densité ou l'abondance des carabes

Technique culturale	Augmentation de la prédation / de l'activité-densité ou l'abondance des carabes	Diminution de la prédation / de l'activité-densité ou l'abondance des carabes	Pas d'effet sur la prédation / l'activité-densité ou l'abondance des carabes
Labour		Brust and House (1988) Menalled <i>et al.</i> (2007) Shearin <i>et al.</i> (2007) Thorbek and Bilde (2004)	
Travail du sol profond (à partir de 10cm) non inversant		Cromar <i>et al.</i> (1999) Thorbek and Bilde (2004)	Shearin <i>et al.</i> (2007)
Travail du sol superficiel		Thorbek and Bilde (2004)	
Désherbage mécanique		Navntoft <i>et al.</i> (2016)	Kromp (1999) Holland and Luff (2000) Thorbek and Bilde (2004)
Semis direct	Brust and House (1988) Menalled <i>et al.</i> (2006) Menalled <i>et al.</i> (2007) Trichard <i>et al.</i> (2013) Petit <i>et al.</i> (2017)	van der Laat <i>et al.</i> (2015)	Cromar <i>et al.</i> (1999)
Insecticides		Cutler <i>et al.</i> (2016) Trichard <i>et al.</i> (2013) DiTommaso <i>et al.</i> (2014) Sanguankeo and Leon (2011)	
Herbicides		Sanguankeo and Leon (2011) Taylor <i>et al.</i> (2006) Zhang and Drummond (1998)	Brust (1990) Holland and Luff (2000)
Fongicides		Trichard <i>et al.</i> (2013)	Zhang and Drummond (1998) Holland and Luff (2000)
Fertilisation	Kromp (1999)		
Fauche		Meiss <i>et al.</i> (2010)	Thorbek and Bilde (2004)
Absence d'intrants chimiques (Agriculture biologique)	Diekotter <i>et al.</i> (2010)		Gallandt <i>et al.</i> (2005) Jonason <i>et al.</i> (2013)

II.5. Les modèles qui simulent la prédation sur les graines d'adventice

II.5.a. Pourquoi utiliser des modèles ?

La prédation par les carabes dépend de la qualité de l'habitat, de leur cycle de vie et des techniques culturales mais l'impact sur la dynamique des adventices est mal connu. Il est important de réfléchir aux systèmes de culture à mettre en place pour favoriser la prédation et déterminer l'impact de celle-ci pour la gestion des adventices. Du fait de la multiplicité des variables à prendre en compte pour quantifier la prédation, et de leurs possibles interactions, la mise en place d'expérimentations de systèmes de culture serait complexe et coûteuse. Dans ce contexte, l'utilisation de modèle [12] se présente comme un outil adapté. En effet, les modèles de dynamique des adventices permettent de synthétiser les connaissances et quantifier les effets des systèmes de culture sur les étapes du cycle de vie des adventices (Colbach, 2010). Ils sont utilisés pour tester rapidement de larges gammes de scénarios et prédire leurs effets sur la dynamique des adventices (Colbach, 2010). Le recours à la modélisation pour simuler la prédation des graines adventices par les carabes permettrait de prédire l'effet des systèmes de culture sur la prédation et l'effet de la prédation sur la dynamique des adventices sur le long terme.

II.5.b. Les modèles de prédation de graines qui existent

Depuis 2003, quelques modèles ont été développés afin de quantifier l'impact de la prédation effectuée par les vertébrés et les invertébrés sur les graines d'adventice ou d'étudier les facteurs qui la font varier. Un premier modèle (Westerman *et al.*, 2003b) permet d'estimer le taux de prédation annuel selon le temps d'exposition des graines aux prédateurs avant enfouissement ou germination (2 semaines, 4 semaines ou de la pluie de graines à la récolte) à partir de données de terrain. Ainsi, le taux de prédation de 3 espèces adventices (*Chenopodium album*, *Stellaria media* et *Avena fatua*) dans des champs de céréales en agriculture biologique a été mesuré. Davis *et al.* (2004) utilisent une approche matricielle pour modéliser l'impact de la fertilisation et du calendrier du travail du sol sur la dynamique d'une adventice (*Setaria faberi*). Plusieurs paramètres démographiques sont estimés pour simuler le cycle de vie d'une graine, dont la proportion de graines qui survivent à la prédation. Westerman *et al.* (2005) utilisent également un modèle matriciel afin d'étudier la dynamique adventice d'*Abutilon theophrasti* en fonction des systèmes de culture. En particulier, cette étude porte sur l'efficacité de la prédation pour réduire la population d'*Abutilon theophrasti* dans deux systèmes de culture. Ces approches matricielles empiriques ont pour limites qu'elles ne permettent pas de tester une large gamme de scénarios car elles sont propres aux conditions expérimentales dans lesquelles les paramètres ont été estimés (Colbach, 2010). De plus, dans le cas de Davis *et al.* (2004), le modèle est assez peu fiable dans les prédictions. Finalement, les auteurs changent d'approche et développent un modèle mécaniste [13] afin de décrire les processus qui déterminent la perte de graines due à la prédation (Westerman *et al.*, 2006). Ces processus sont la dispersion des graines d'adventice, l'enfouissement de ces graines lié au travail du sol ou aux conditions météorologiques et leur prédation. Ces trois processus sont reliés par des fonctions qui dépendent du temps et qui sont définies par différents taux obtenus grâce à des données expérimentales. Le taux de prédation est défini selon la disponibilité en graines (selon les périodes de dispersion des espèces), la demande en graines à cette période (nombre de prédateurs) et l'accessibilité des graines (enfouies ou non). Cependant, ce modèle ne permet pas de tester l'effet des cultures sur la prédation (densité du couvert) ni de simuler la perte de graines adventices d'espèces différentes. De plus, il ne simule pas l'intégralité du cycle de vie d'une adventice mais seulement le stock semencier (Tableau 2).

Il n'existe aucun modèle à l'heure actuelle qui permet de simuler la dynamique de la flore adventice sous l'effet des systèmes de culture et de la prédation.

Tableau 2 : Caractéristiques des modèles de prédation pour la gestion intégrée des adventices

Référence	Long terme	Différentes techniques	Combinaison de techniques	Cultures	Espèces adventices	Dynamique des adventices	Pas de temps	Invertébrés (I) ou vertébrés (V)
Westerman <i>et al.</i> (2003b)	Non	Non	Non	Céréales	<i>Chenopodium album</i> <i>Stellaria media</i> <i>Avena fatua</i>	Non	Annuel	I+V
Davis <i>et al.</i> (2004)	Oui	Oui	Oui	Maïs Soja Blé	<i>Setaria faberi</i>	Oui	Annuel	I+V
Westerman <i>et al.</i> (2005)	Oui	Non	Non	Maïs Soja Triticale Triticale+ Luzerne	<i>Abutilon theophrasti</i>	Oui	Annuel	I+V
Westerman <i>et al.</i> (2006)	Oui	Oui	Oui	Soja	<i>Setaria faberi</i>	Oui	Journalier	I+V

II.5.c. Les modèles qui prédisent la dynamique adventice dans les systèmes de culture

Il existe plusieurs modèles qui simulent l'effet des systèmes de culture sur la dynamique pluriannuelle des adventices. Cependant, ces modèles ne permettent pas de tester une large gamme de techniques culturales (Colbach, 2010). Le modèle FLORSYS (FLORSYS, Gardarin *et al.*, 2012 ; Munier-Jolain *et al.*, 2013 ; Colbach *et al.*, 2014) permet d'évaluer et de concevoir rapidement des systèmes de culture [11] qui relèvent de la protection intégrée. Ce modèle permet de simuler la dynamique pluri-annuelle de populations adventices sous l'effet des systèmes de culture, en interaction avec le pédoclimat. FLORSYS est un modèle mécaniste qui décompose le cycle de vie des adventices en processus qui dépendent de plusieurs variables (structure du sol, effet biophysique du système de culture, stades biologiques) à l'échelle de plusieurs années. Le modèle fonctionne sur des étapes journalières qui permettent de traduire l'itinéraire technique [4] opéré par l'agriculteur. Une part importante des processus biophysiques qui ont lieu dans les champs cultivés sont déjà pris en compte dans FLORSYS (Colbach *et al.*, 2014). L'évaluation du modèle a montré que FLORSYS permet de bien simuler la dynamique de la flore adventice dans les régions tempérées (Colbach *et al.*, 2016). **Cependant, dans cette étude, l'analyse des résidus a montré que la densité d'aventice est surestimée dans les systèmes en semis direct. Colbach *et al.* (2016) ont supposé que cela pouvait être expliqué par l'absence du processus de prédation sur les graines d'aventice dans le modèle actuel.**

II.6. Objectifs du stage, étapes du stage et hypothèse

Afin de prendre en compte le levier de prédation dans le but d'améliorer l'efficacité et le raisonnement de la gestion intégrée des adventices, il est nécessaire de prédire :

- L'effet des pratiques agricoles sur la prédation des graines adventices par les carabes
- L'effet de la prédation sur la dynamique pluriannuelle des adventices et leur impact sur la production agricole et la biodiversité

Pour répondre à ces objectifs, les étapes du stage (Figure 4) sont :

- Proposer une structure d'un module qui (1) simule la prédation des graines d'adventice par les carabes, en formalisant les processus qui ont un effet sur la prédation sous forme d'équations à partir de la littérature et de données expérimentales existantes, et qui (2) est compatible avec FLORSYS.
- Réaliser une analyse de sensibilité de la dynamique adventice simulée par ce nouveau FLORSYS aux paramètres de la prédation pour identifier les processus-clé et les paramètres à estimer avec le plus de précision. Les résultats de simulations de cette étape n'ont pas pu être analysés pour le rapport écrit.
- Simuler des systèmes de culture contrastés avec ce nouveau FLORSYS pour identifier les techniques culturales qui ont le plus d'impact sur la prédation et identifier les situations où la prédation permet de réguler la flore adventice de manière à assurer la production agricole et préserver la biodiversité.

L'hypothèse associée à cette dernière étape est : la prédation sur les graines d'adventices par les carabes est efficace pour gérer la densité de la flore adventice pour certains systèmes de culture.

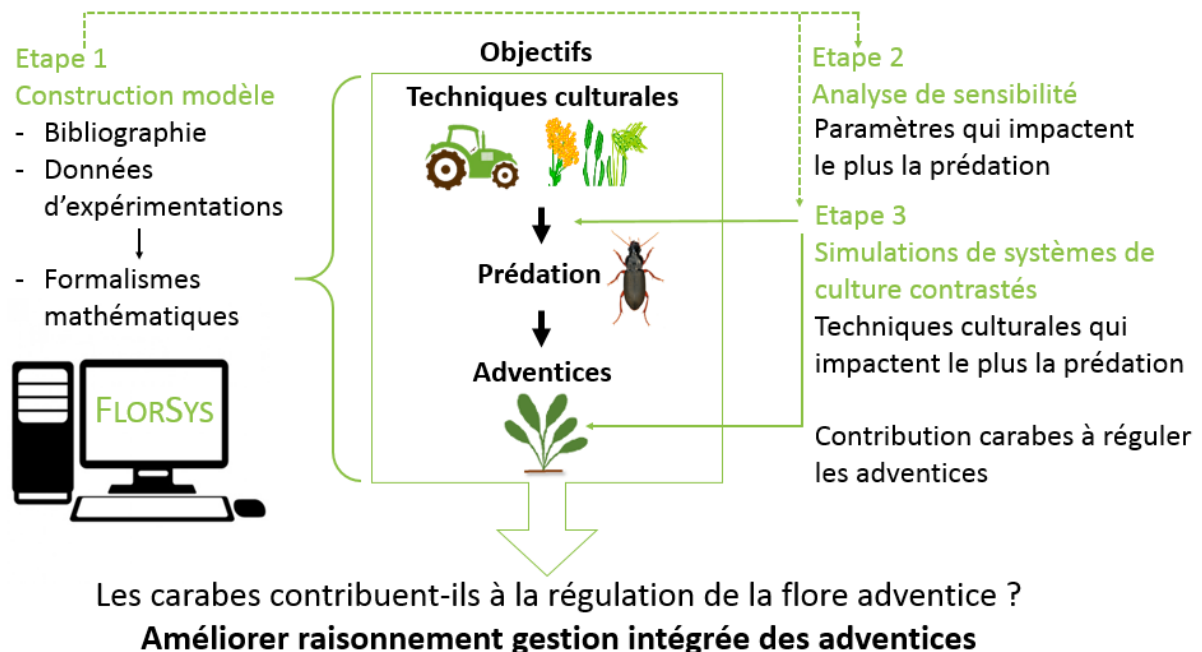


Figure 4: Schéma des étapes du stage (en vert) et des objectifs (en gras). Il est aussi représenté ce que chaque étape apporte pour les objectifs (accolade et flèches en traits pleins) et pour l'étape suivante (flèches vertes en pointillés)

III. Développement d'un modèle de prédation des graines d'adventices par les carabes

III.1. Rappel de l'objectif

L'objectif de cette première étape est de structurer un module qui simule la prédation des graines adventices par les carabes. L'itinéraire technique constitue la variable d'entrée du module et celui-ci doit aussi prendre en compte les autres variables qui impactent la prédation (habitat, cycle de vie des carabes, classement des espèces adventices consommées par la communauté de carabes, voir section II.3.a). En sortie, le module doit simuler un taux de prédation journalier total et par espèces adventices. Dans un premier temps, ce chapitre détaille le matériel et les méthodes statistiques utilisés pour parvenir aux formalismes mathématiques qui simulent la prédation. Dans un second temps, la structure et l'algorithme du module sont détaillés, les résultats des méthodes statistiques sont présentés et les formalismes mathématiques sont expliqués.

III.2. Matériel et méthodes

III.2.a. Principe

Afin de développer le module FLORSYS qui simule la prédation exercée par les carabes sur les graines adventices, trois sources de données ont été utilisées :

- J'ai analysé des données d'expérimentations passées réalisées dans le cadre de thèses au sein de l'UMR Agroécologie (Boursault, 2012, Trichard, 2014). Ces travaux portent notamment sur le suivi de la prédation de deux espèces d'adventices (*Viola arvensis* et *Capsella bursa-pastoris*) par les carabes pendant cinq mois, sur les effets des techniques agricoles sur le taux de prédation et sur le taux de consommation de la communauté de carabes au champ pour différentes graines adventices.
- J'ai reconstitué virtuellement, à l'aide de simulations avec FLORSYS, les champs et les couverts dans lesquels le taux de prédation a été mesuré par Boursault (2012) afin d'estimer les variables qui caractérisent le milieu biophysique (rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) au-dessus du couvert et au sol, et température journalière moyenne) qui n'avaient pas été mesuré lors de l'expérimentation.
- J'ai extrait des données issues de la littérature qui traitent de l'effet des techniques culturales et des conditions physiques (température minimale et maximale de prédation) sur le taux de prédation des graines d'adventices par les carabes ou, le cas échéant, sur leur activité-densité.

Différentes méthodes statistiques ont été utilisées pour la construction du modèle à partir des données d'expérimentations passées. Pour les variables explicatives de la prédation non testés lors d'expérimentations passées, des formalismes mathématiques ont été extraits des données de la littérature.

III.2.b. Dynamique du taux de prédation au cours du temps mesuré au champ

L'objectif de cette étape est de prédire le taux de prédation journalier des carabes sur les graines adventices en fonction de variables mesurables au champ.

III.2.b.i. Les expérimentations

Des expérimentations ont été mises en place sur la ferme expérimentale de l'INRA Dijon-Epoisses (Côte d'Or, France ; 47°36'12''N, 4°35'32''E) afin de mesurer le taux de prédation des carabes sur deux espèces adventice (*Capsella bursa-pastoris* et *Viola arvensis*) (Boursault, 2012). Les expériences ont eu lieu dans trois champs de blé d'hiver. Le suivi de la prédation a eu lieu de mi-mai à octobre 2009. Dix sessions de 7 jours ont été réalisées, cinq

sessions avant la récolte, cinq sessions après. La méthode utilisée était celle des cartes de prédation avec cages d'exclusion des vertébrés. Après une semaine d'exposition aux prédateurs, le nombre de graines restantes toutes espèces confondues était décompté. Le taux de prédation (en graines/graines) correspond au nombre de graines consommées divisé par le nombre total de graines à disposition (Équation 1).

$$\text{taux de prédation} = \frac{1 - \text{nombre de graines restantes}}{\text{nombre de graines total}} \cdot 100$$

Équation 1: Calcul du taux de prédation à partir des cartes de prédation

III.2.b.ii. Estimation du taux de prédation journalier

Le taux de prédation journalier a été calculé à partir des taux de prédation mesurés environ tous les 15 jours au champ lors de chaque session. Le taux de prédation journalier a été calculé comme la différence du taux de prédation entre chaque session (n et n+1) rapporté au nombre de jours entre les deux sessions (Équation 2).

$$\text{taux de prédation journalier} = \frac{\text{taux de prédation}_{n+1} - \text{taux de prédation}_n}{\text{nombre de jours entre } n \text{ et } n + 1}$$

Équation 2 : Calcul du taux de prédation journalier à partir des données expérimentales

III.2.b.iii. Les variables explicatives

Certaines variables caractéristiques de l'habitat des carabes (densité du couvert végétal, température, voir section II.3.a.i.), qui n'étaient pas mesurées lors des expérimentations, ont été obtenues virtuellement à l'aide de simulations avec FLORSYS et des enregistrements fournis par les stations météorologiques. Le climat de l'année 2009 issu de la station météorologique INRA Dijon-Epoisses a été utilisé pour les expérimentations virtuelles et pour obtenir la température journalière moyenne. L'itinéraire technique des trois parcelles et le sol de la ferme expérimentale INRA Dijon-Epoisses ont été renseignés dans le modèle. Les expérimentations virtuelles ont fournis le rayonnement incident au-dessus du couvert (PAR , en MJ/cm²/jour), qui correspond à la luminosité du jour et le rayonnement qui arrive au sol (PAR_{sol} , en MJ/MJ). La densité du couvert est traduite par la proportion du rayonnement intercepté par le couvert, c'est-à-dire 1-le rayonnement qui arrive au sol. Cette dernière variable est prédite tous les jours par FLORSYS en fonction de la densité, position et morphologie des plantes cultivées et adventices présentes (Munier-Jolain *et al.*, 2013). L'effet indirect de réduction du couvert végétal des opérations telles que les herbicides, la fauche et la fertilisation sont pris en compte dans le modèle par le rayonnement intercepté par le couvert. Cette variable permet également de prendre en compte l'effet du type de culture, de la date de semis, de la largeur de l'inter-rang et des conditions pédoclimatiques, qui impactent la densité de couvert végétal.

La température efficace ($Temp_{eff}$ en °C) a été calculée à partir de la température du jour ($Temp_j$ en °C) et en tenant compte de la température minimale ($Temp_{min}$ en °C) et de la température maximale ($Temp_{max}$ en °C) pour observer la prédation, trouvées dans la littérature (Équation 3).

$$Temp_{eff} = \frac{Temp_j - Temp_{min}}{Temp_{max} - Temp_{min}}$$

Équation 3 : Calcul de la température efficace

Le temps depuis la dernière perturbation dans le champ, qui est la récolte (t_{rec} , en jours) a été pris en compte pour estimer le taux de prédation. Ce temps a été estimé à partir des données expérimentales de Boursault (2012) et lors de l'ajustement du modèle.

Le temps jusqu'au et depuis le début de l'émergence des carabes à reproduction automnale (t_{print} , en jours) est estimé à partir des données expérimentales de Boursault (2012) et lors de l'ajustement du modèle.

III.2.b.iv. Analyses statistiques

Le taux de prédation journalier (TP, en graines/graines/jour) a été analysé en fonction du rayonnement incident (PAR , en MJ/cm²/jour), du rayonnement intercepté par le couvert ($1 - PAR_{sol}$, en MJ/MJ), de la température efficace ($Temp_{eff}$, en °C), du temps jusque et depuis l'émergence des carabes à reproduction automnale (t_{print} , en jours) et du temps depuis la dernière récolte (t_{rec} , en jours) (Équation 4).

$$TP = e^{Intercept} \cdot Temp_{eff} \cdot (1 - PAR_{sol})^{\alpha_1} \cdot PAR^{\alpha_2} \cdot t_{rec}^{\alpha_3} \cdot t_{print}^{\alpha_4}$$

Équation 4 : Modèle multiplicatif du taux de prédation journalier en fonction des variables explicatives

Avant analyse, le modèle a été linéarisé pour permettre l'utilisation d'un modèle linéaire mixte (Équation 5).

$$\ln(TP) - \ln(Temp_{eff}) = Intercept + \alpha_1 \ln(1 - PAR_{sol}) + \alpha_2 \ln(PAR) + \alpha_3 \ln(t_{rec}) + \alpha_4 \ln(t_{print}) + erreur$$

Équation 5 : Modèle linéaire du taux de prédation en fonction des variables explicatives

$\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4$ sont les paramètres de régression. $PAR_{int}, PAR, t_{rec}, t_{print}$ ont été traités comme facteurs fixes quantitatifs. Le facteur aléatoire était le champ de mesure de la prédation (3 champs). Le modèle linéaire mixte a été ajusté avec la fonction lme de R (RCoreTeam, 2016). Seules les variables significatives (p-value ≤ 0.05) ou proches de la significativité (p-value ≤ 0.1) ont été gardées dans le modèle. Afin d'estimer la qualité prédictive de ce modèle, un coefficient de détermination conditionnel (R^2) basé sur les effets fixes et aléatoire a été calculé (Lefchek, 2015).

III.2.c. Etablissement du classement des espèces adventices consommées au champ par la communauté de carabes

L'objectif de cette étape est d'établir un classement des graines adventices présentes dans FLORSYS dans le but de parvenir au taux de prédation journalier par espèce adventice.

III.2.c.i. Les expérimentations et base de données de traits

Des expérimentations ont été mises en place en 2011 dans un champ de blé d'hiver en conventionnel et dans un champ de blé d'hiver en semis direct depuis 4 ans (Trichard, 2014). Les champs étaient situés à 50km au nord-ouest de Dijon, Côte-d'Or, France (47°36'12''N, 4°35'32''E). La méthode utilisée était celle des cartes de prédation avec cages d'exclusion des vertébrés. Six sessions de 7 jours ont été réalisées, trois avant la récolte (mai, juin, juillet) et trois après la récolte (août, septembre). 26 espèces d'adventice ont été testées. Les espèces ont été choisies selon une gamme variée de longueur (Lundgren and Rosentrater, 2007), de masse (Honek *et al.*, 2003) et de teneur en lipides (Westerman *et al.*, 2003a) qui sont des traits liés aux préférences alimentaires des carabes. Cependant, toutes les espèces adventices présentes dans FLORSYS n'ont pas été testées dans ces expérimentations (13 espèces sur les 25 espèces présentes dans FLORSYS). Le nombre de graines restantes sur les cartes après une semaine d'exposition aux prédateurs permet de calculer le taux de prédation pour chaque espèce adventice, tout système (labour ou semis direct) confondu. Ces données permettent d'obtenir

un classement des 26 espèces de la plus consommée à la moins consommée par la communauté de carabes. Dans le but d'estimer les taux de prédation des 13 espèces de FLORSYS non testées, j'ai complété les données en ajoutant les traits « largeur » et « épaisseur des enveloppes » qui peuvent expliquer les préférences alimentaires des carabes (Honek *et al.*, 2007). Les traits des graines (longueur, largeur, masse, épaisseur des enveloppes, teneur en lipides) des 26 espèces testées et des 13 espèces de FLORSYS qui n'ont pas été soumises à expérimentations ont été renseignés en utilisant plusieurs sources : Trichard, 2014, Sevic *et al.*, 2003, Gardarin *et al.*, 2010, Rostock University (unpublished data), des estimations à partir de photos.

III.2.c.ii. Analyses statistiques

Afin de prédire le taux de prédation des espèces adventices non testées lors des expérimentations j'ai procédé en plusieurs étapes. D'abord, des groupes d'espèces aux caractéristiques de graines similaires (longueur, largeur, masse, épaisseur des enveloppes, teneur en lipides, taux de prédation) ont été établis à partir des données d'expérimentations et à l'aide d'une classification hiérarchique sur composantes principales. La fonction HCPC (Hierarchical Clustering on Principal Components) du package FactoMineR (Lê *et al.*, 2008) a été utilisée. La fonction `lm` de R a été utilisée. Ensuite, la probabilité d'appartenance des graines adventices non soumises à expérimentations à ces différents groupes a été quantifiée en fonction des traits des graines avec une analyse factorielle discriminante. La fonction `lda` de R a été utilisée. Enfin, les taux de prédation mesurés expérimentalement ont été estimés par régression linéaire en fonction des traits des graines (longueur, largeur, masse, épaisseur des enveloppes et teneur en lipides) et de leur appartenance à un groupe. Cela permettait d'intégrer des interactions entre traits et place dans le classement de consommation. Les taux de prédation des espèces non soumises à expérimentations ont été estimés à partir de cette régression linéaire.

III.2.d. Estimation des autres effets à partir de la littérature

Le taux de prédation et l'activité-densité des carabes dépendent des techniques culturales (voir section II.4.). L'effet de ces techniques est visible à court terme (par exemple jusqu'à un mois après la perturbation pour les insecticides) ou parfois à long terme (semis direct). Ces effets ont dû être estimés et formalisés sous forme d'équation à partir de la littérature. En effet, les mesures du taux de prédation par Boursault (2012) ont été faites dans des champs en conventionnel et ont débuté plusieurs mois après les interventions impactantes (travail du sol, insecticide). Les articles scientifiques ont été sélectionnés préférentiellement s'ils traitaient de l'effet d'une technique sur le taux de prédation plutôt que sur l'activité-densité ou la mortalité des carabes. L'échelle de temps de mesure de la prédation suite à l'intervention était également importante, afin de prendre en compte l'effet ponctuel de la perturbation sur la prédation et non un effet global.

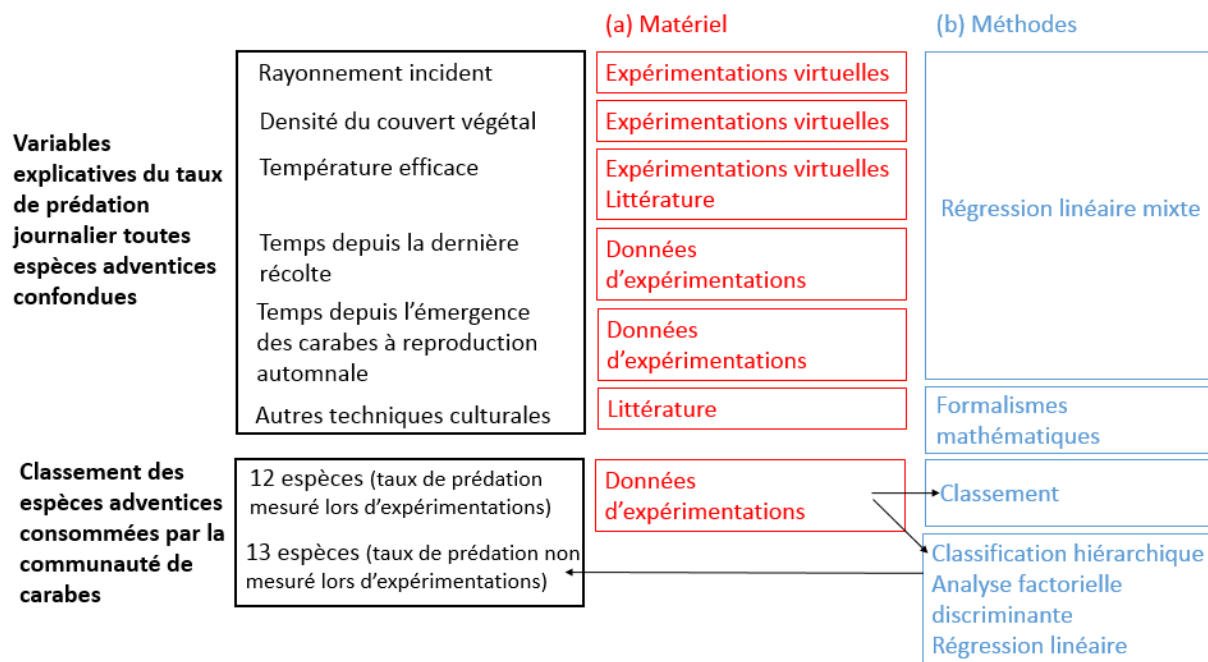


Figure 5 : Matériel et méthodes utilisés pour estimer les paramètres du module de prédation et pour classer les espèces adventices selon leur taux de consommation par la communauté de carabes. Les flèches noires indiquent la source de données et la méthode utilisée pour l'étape de classement des espèces adventices selon les préférences de la communauté de carabes

III.3. Résultats

III.3.a. Structure générale du modèle

Le module de prédation consiste en une série d'équations qui reflètent l'impact des déterminants majeurs de la prédation (Figure 6). Le module s'applique entre mars et octobre lorsqu'il existe prédation (Honek *et al.*, 2005). Chaque jour, s'il existe une pluie de graines d'adventices, le modèle calcule un taux de prédation potentielle totale, toutes espèces confondues. Ce taux de prédation est fonction de la température moyenne du jour, de la couverture végétale du jour, des conditions d'ensoleillement, du temps jusque et depuis l'émergence des populations de carabes à reproduction automnale, du temps depuis la dernière récolte ainsi que des perturbations de l'année (travail du sol et insecticides) et des années précédentes (parcelles travaillées vs en semis direct). Enfin, ce taux de prédation est appliqué successivement aux graines fraîches des différentes espèces adventices présentes, avec un ordre de prédation basé sur le classement de préférence des espèces adventices consommées au champ par la communauté de carabes.

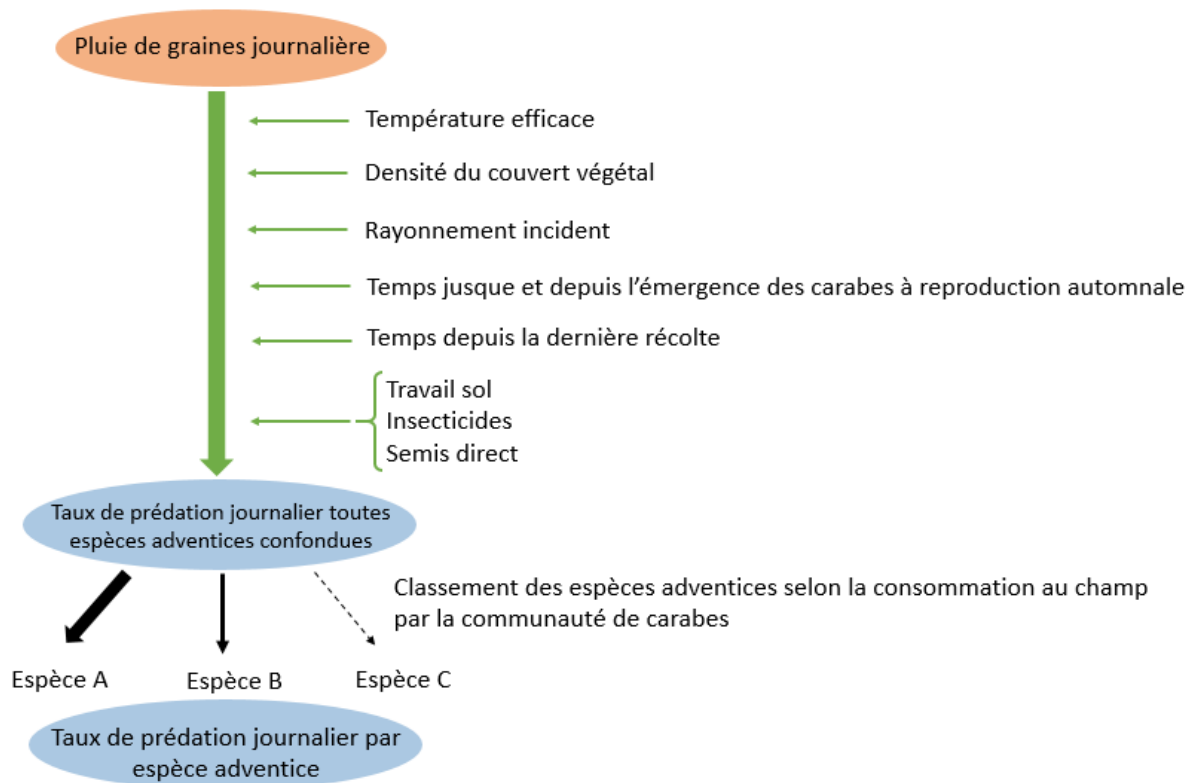


Figure 6 : Structure du modèle de prédation. La pluie de graines (en orange) déclenche le module de prédation. Les variables explicatives du taux de prédation sont indiquées par des flèches vertes. Les variables de sortie du modèle sont en bleu. Les flèches noires indiquent la quantité de graines consommées pour chaque espèce adventice.

Dans les sections suivantes, nous allons détailler chacune de ces étapes. Les équations et valeurs des paramètres sont listées dans le Tableau 6 et le Tableau 7 à la fin de ce chapitre.

III.3.b. Effet des conditions biophysiques sur le taux de prédation des graines adventices

III.3.b.i. Principe

Chaque jour, le module calcule un taux de prédation total potentiel en fonction des caractéristiques de l'habitat (température, densité de couvert, luminosité), du temps depuis la dernière récolte et du temps jusque et depuis l'émergence des carabes à reproduction automnale.

III.3.b.ii. Résultats statistiques

Les données utilisées sont décrites au chapitre III.2.b.. Tous les facteurs initialement rentrés dans le modèle sont significatifs ($p=0.05$) ou proches de la significativité ($p<0.1$) (Tableau 3) mais le modèle n'explique qu'un quart de la variabilité observée pour le taux de prédation ($R^2=0.25$).

Tableau 3 : Taux de prédation potentielle totale en fonction du rayonnement intercepté par le couvert ($1-PAR_{sol}$), du rayonnement incident (PAR), du temps depuis la dernière récolte (d_{rec}) et du temps depuis l'émergence des carabes à reproduction automnale (d_{print}). Résultats d'un modèle linéaire mixte (degrés de liberté = 392). Les variables $1-PAR_{sol}$, PAR et d_{print} ont subi une transformation logit. Les p-value en gras indiquent les variables significatives ou proches de la significativité.

Variable explicative	Unité	Estimateur	Erreur standard	t-value	p-value
(Intercept)		0.871	0.608	1.43	0.1530
$\ln(1-PAR_{sol})$	MJ/MJ	0.293	0.154	1.91	0.0567
$\ln(PAR)$	MJ/cm ² /jour	-0.175	0.0522	-3.36	0.0009
d_{rec}	Jours ¹	0.0358	0.00613	5.84	<0.0001
$\ln(d_{print})$	Jours ²	0.0751	0.0419	1.79	0.0736

¹ plafonné à 18 jours, ² plafonné à 15 jours

III.3.b.iii. Formalisation dans le modèle

Dans FLORSYS, la prédation débute en mars (jour julien 60) et se termine en octobre (jour julien 274). La prédation au jour j (TP , en graines/graines) a lieu uniquement si la température moyenne du jour ($Temp_{eff}$, en °C) est comprise entre la température minimale ($Temp_{min}$, en °C) et maximale ($Temp_{max}$, en °C) de la plage d'activité des carabes, et elle augmente linéairement avec la température. La prédation a lieu s'il existe un couvert végétal et un rayonnement incident (équation [1], Tableau 6).

Le taux de prédation augmente aussi avec l'interception lumineuse par le couvert ($1-PAR_{sol}$, en MJ/MJ) (exposant $B > 0$), et donc avec la densité de ce couvert. Simultanément, la prédation diminue avec la luminosité du jour (PAR , en MJ/cm²/jour) (exposant $C < 0$) (équation [5]).

La récolte perturbe les carabes, ce qui est pris en compte par la variable t_{rec} (en jours) (Figure 7a et c) (équation [3]). La prédation est multipliée par e^D (< 1) le jour de la récolte, et atteint le niveau normal de prédation d_{rec} (=18) jours après la récolte (équation [5]).

Au printemps, il existe un creux de prédation dû à la reproduction des carabes. Pour formaliser cet effet dans FLORSYS, la prédation diminue progressivement jusqu'au jour P (=144) où elle est minimale puis elle augmente à nouveau sur une durée d_{print} (en jours) (Figure 7a et b) (équations [4] et [5]).

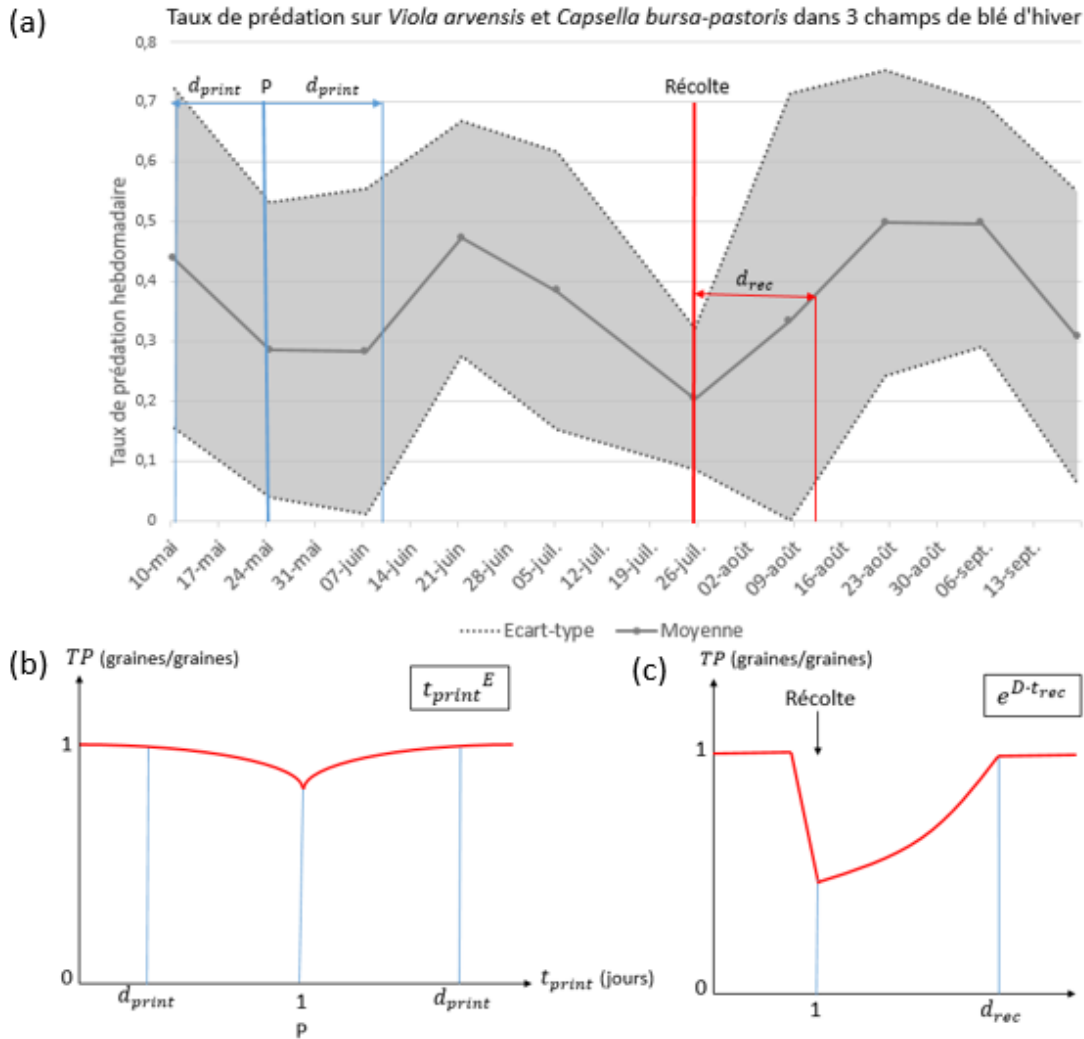


Figure 7 : (a) Taux de prédation mesurés au cours du temps (Boursault, 2012) et formalisation dans le modèle de (b) l'effet de l'émergence des carabes à reproduction automnale (t_{print} temps jusque et depuis l'émergence, d_{print} durée maximale de l'effet de l'émergence, P la date de début d'émergence) sur le taux de prédation (TP) et (c) l'effet de la récolte (t_{rec} temps depuis la dernière récolte, d_{rec} durée maximale de l'effet de la récolte) sur le taux de prédation (TP). Les aires grises représentent l'écart-type autour de la moyenne (ligne grise).

III.3.c. Effet des perturbations de l'année sur le taux de prédation

III.3.c.i. Principe

Sur la base des informations trouvées dans la littérature, deux types de perturbations ont été pris en compte dans le modèle et sont soumis aux hypothèses suivantes :

- Le travail du sol tue les carabes ou entraîne leur fuite avec une intensité et sur une durée variable selon que le travail du sol est inversant ou non.
- Les insecticides tuent les carabes.
- Les fongicides et le désherbage mécanique n'ont pas d'effet sur la prédation (voir section II.4.) et ne sont donc pas pris en compte dans le modèle.

III.3.c.ii. Formalisation dans le modèle

Dans FLORSYS, l'effet des perturbations ($P_{max}, T_{max}, I_{max}$) est maximal le jour de l'intervention puis disparaît graduellement jusqu'à ce que la prédation revienne à son niveau potentiel après quelques jours (d_p, d_T, d_I) (Figure 8) (équations [6] à [11]). La magnitude de l'effet perturbateur du travail du sol non inversant est plus faible que celui du travail du sol inversant ($T_{max} < P_{max}$) et dure moins longtemps ($d_T < d_p$). Quelle que soit la matière active, la magnitude et la durée de l'effet de l'insecticide sur la prédation sont considérées les mêmes.

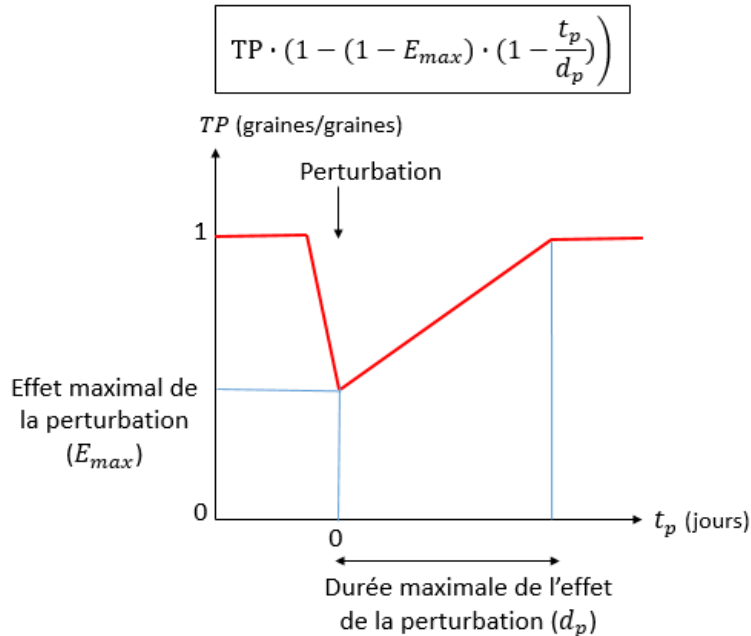


Figure 8 : Modélisation de l'effet des perturbations sur le taux de prédation (TP). t_p correspond au temps écoulé depuis la dernière perturbation (travail du sol ou application d'insecticide)

III.3.d. Effet bénéfique cumulatif du semis direct sur le taux de prédation

III.3.d.i. Principe

D'après Petit *et al.* (2017), le taux de prédation dans les champs augmente pendant les 4 premières années de conversion au semis direct permanent, par rapport à un système de culture conventionnel, avant d'atteindre un palier.

III.3.d.ii. Formalisation dans le modèle

Dans FLORSYS, l'effet maximal Δ (graines/graines) du semis direct est atteint après une durée d_D (années) depuis le dernier travail du sol. Avant cela, la prédation augmente progressivement en fonction du temps depuis le dernier travail du sol (TT en années) (Figure 9) (équations [12] et [13]).

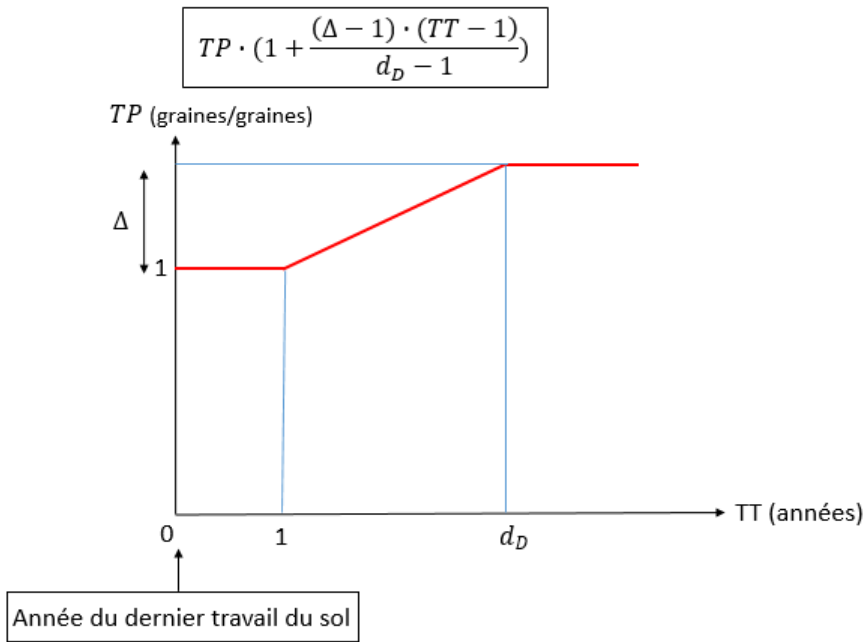


Figure 9 : Représentation graphique de l'effet du semis direct sur le taux de prédation (TP). L'effet maximal du semis direct (Δ) est atteint après d_D années. TT correspond au nombre d'années écoulées depuis le dernier travail du sol

III.3.e. Nombre de graines à prédater

III.3.e.i. Principe

J'ai fait l'hypothèse que les carabes consomment uniquement les graines fraîches qui tombent à la surface du sol (Martinkova *et al.*, 2006, Kulkarni *et al.*, 2015a).

III.3.e.ii. Formalisation dans le modèle

Dans FLORSYS, la pluie de graines, si elle existe, est simulée de façon journalière et produit un nombre de graines adventives fraîches pour chaque espèce et un nombre total toutes espèces confondues (N). Le taux de prédation journalier (TP_{PTID}), estimé dans les étapes précédentes, est multiplié par le nombre de graines fraîches afin d'obtenir le nombre de graines prédatées au jour j , toutes espèces adventives confondues (N_p) (équation [15]).

III.3.f. Prédation effective en fonction du classement de consommation

III.3.f.i. Principe

Parmi les graines adventives disponibles, j'ai fait l'hypothèse que la communauté de carabes consomme d'abord les graines de l'espèce qu'ils préfèrent. S'il ne reste plus de graines de cette espèce disponibles pour arriver à satiété, les carabes se dirigent alors vers les graines de l'espèce suivante dans le classement (Figure 10). Si deux espèces sont préférées de la même façon par les carabes, elles sont tirées au sort.

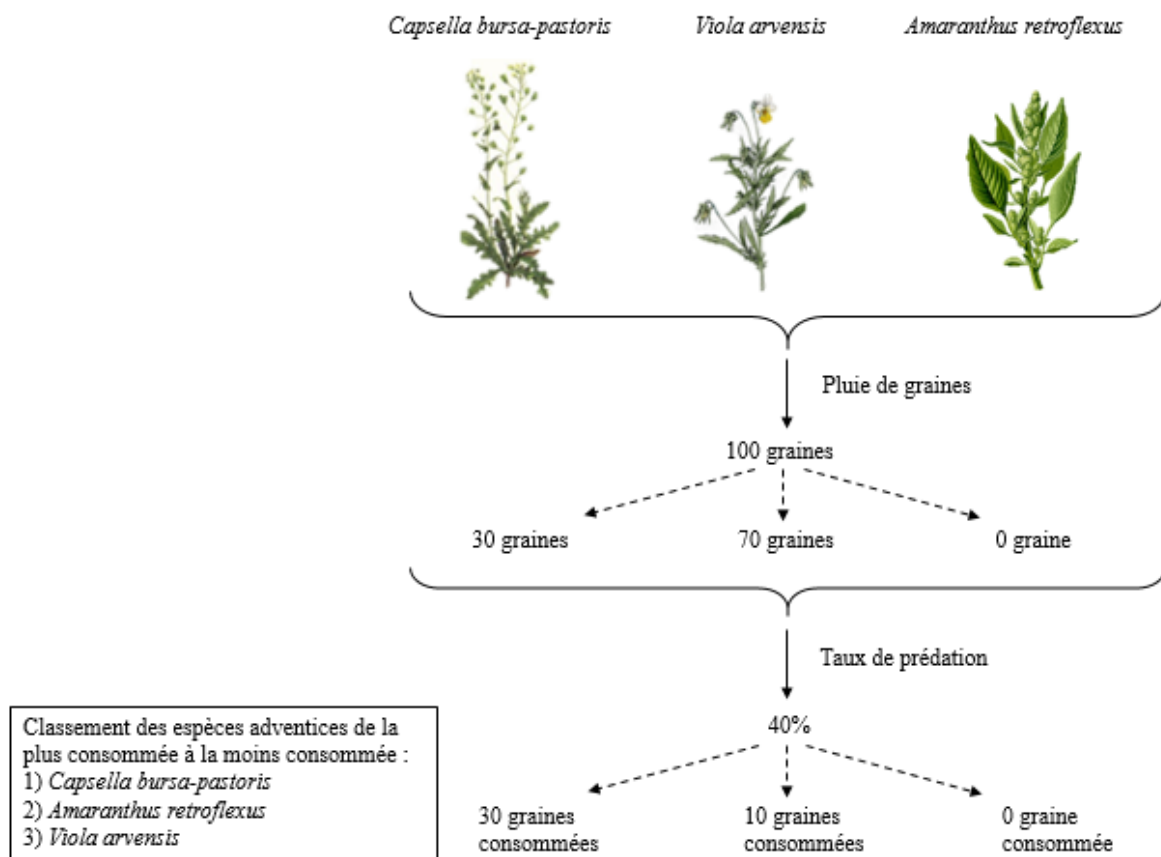


Figure 10 : Hypothèse de sélection des graines lors de la prédation illustrée à l'aide de trois espèces et des chiffres hypothétiques. Les flèches pleines représentent les processus et les flèches en pointillé représentent la composition en graines par espèce pour chaque processus

III.3.f.ii. Résultats statistiques

Le matériel et les méthodes utilisés sont décrits au chapitre III.2.c. Dans un premier temps, la classification hiérarchique sur composantes principales (HCPC) a permis de créer quatre groupes sur la base des traits des graines et du taux de prédation mesuré au champ. Le cercle des corrélations montre le résultat de l'analyse sur composante principale avec les deux premiers axes expliquant plus de 60% de la variance. Toutes les variables sont bien représentées (Figure 11). Les variables masse, épaisseur des enveloppes, longueur et teneur en lipides sont corrélées positivement ou négativement (teneur en lipides) à l'axe 1. Les variables taux de prédation et largeur sont corrélées positivement à l'axe 2 (Figure 11). Ainsi, les graines lourdes présentent des enveloppes épaisses et sont longues. En revanche, elles ont une faible teneur en lipides. Les graines qui sont très consommées par les carabes sont larges. Le graphique des individus montre les 4 groupes constitués par HCPC (Figure 12).

Le cluster 1 est caractérisé par des graines légères et riches en lipides. Ces graines sont plutôt peu consommées par la communauté de carabes (Figure 11 et Figure 12). Le cluster 2 est constitué des graines les plus consommées par la communauté de carabes. Ces graines sont légères et présentent des enveloppes fines. Elles ont tendance à être riches en lipides. Le cluster 3 est caractérisé par des graines larges et lourdes. Le taux de prédation de ces graines est inférieur à la moyenne, sauf *Veronica hederifolia* qui est très consommée. Dans le cluster 4, on trouve des graines très peu consommées. Ces graines sont longues, lourdes et présentent une teneur en lipides inférieure à la moyenne.

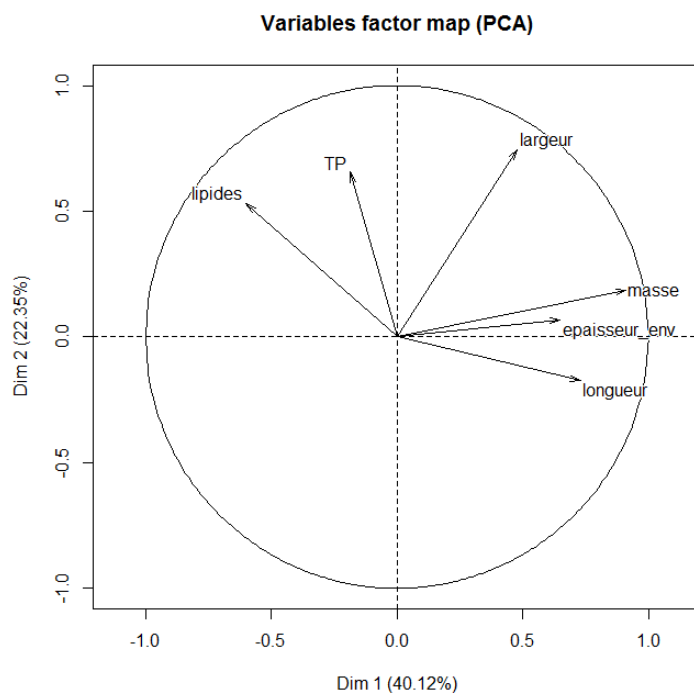


Figure 11 : Cercle des corrélations de l'analyse sur composantes principales (ACP) des graines pour lesquelles le taux de prédation (TP) et les traits des graines ont été mesurés expérimentalement (Trichard, 2014). Plus les flèches pour chaque variable sont proches du bord du cercle, mieux elles sont représentées par les dimensions de l'ACP

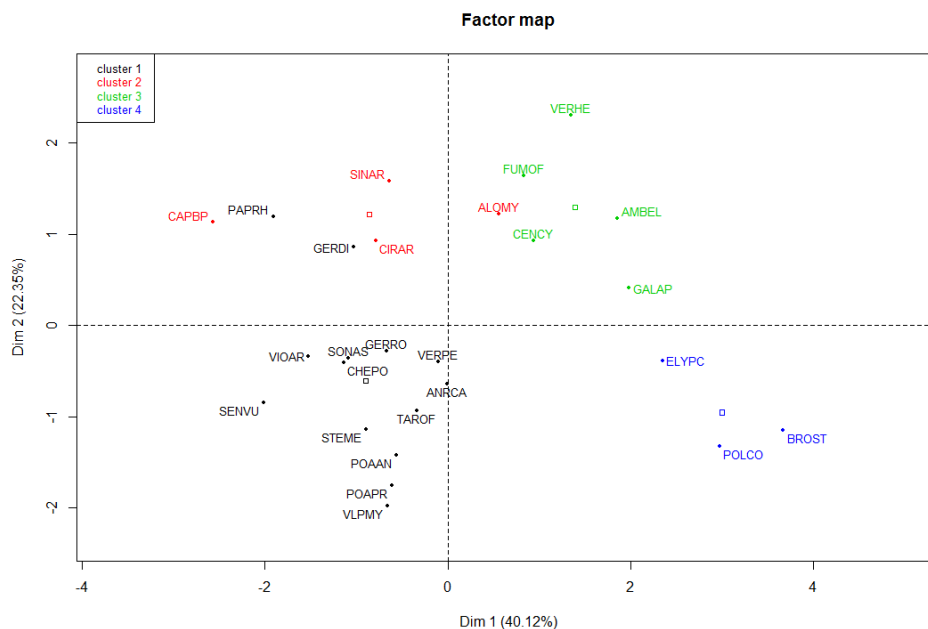


Figure 12 : Représentation des individus sur les deux axes de l'analyse sur composantes principales. Les pourcentages des axes correspondent au pourcentage de variances expliqués par chacune des dimensions de l'ACP. Les quatre couleurs indiquent les quatre groupes dégagés par la HCPC

Dans un second temps, l'analyse factorielle discriminante estime, sur la base des traits des graines, le cluster auquel appartiennent les espèces adventices présentes dans FLORSYS et qui n'ont pas été soumises à expérimentation. (Figure 13). Le premier axe est surtout défini par l'épaisseur des enveloppes et le deuxième axe est défini par l'épaisseur des enveloppes et la largeur des graines.

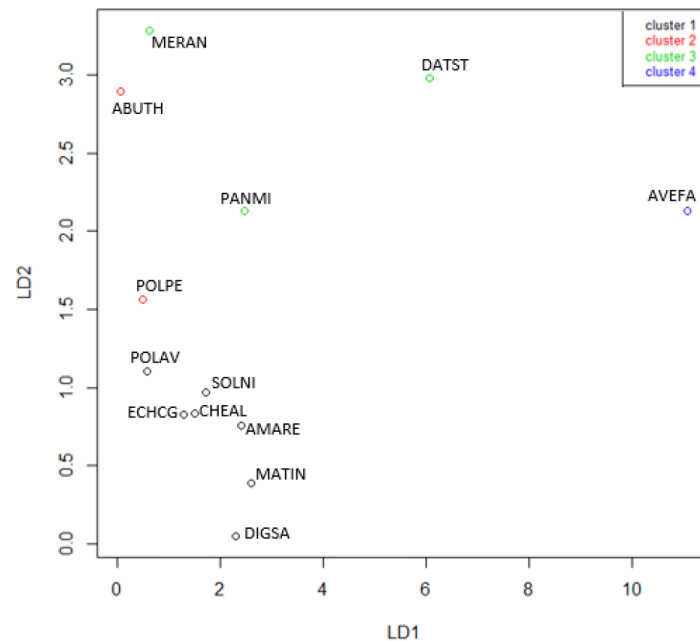


Figure 13 : Représentation des individus sur les deux premiers axes de l'analyse factorielle discriminante. Les quatre couleurs indiquent les quatre groupes dégagés par la HCPC

Enfin, la régression linéaire permet d'estimer le taux de prédation à partir des traits des graines et de l'appartenance à un cluster. Pour avoir suffisamment de degrés de liberté, seulement deux traits ont été gardés pour estimer le taux de prédation. Les couples de traits dont l'interaction avec le cluster était significative ont été gardés. Le modèle avec le coefficient de détermination le plus élevé et les estimations les plus cohérentes avec la littérature a été gardé. Ainsi, le taux de prédation est estimé à partir de l'épaisseur des enveloppes, de la teneur en lipides et de l'appartenance à un cluster. Les paramètres du modèle sont significativement différents de zéro uniquement pour le cluster 3, avec un taux de prédation qui augmente avec l'épaisseur des enveloppes et diminue avec la teneur en lipides (Tableau 4).

Le Tableau 5 présente le classement des espèces adventices obtenu. Deux espèces ne sont pas du tout consommées par la communauté de carabes avec le modèle utilisé : *Avena fatua* et *Mercurialis annua*.

Tableau 4 : Estimation du taux de prédation en fonction de l'épaisseur des enveloppes, de la teneur en lipides, de l'appartenance à un groupe et des interactions par régression linéaire. Les p-value en gras indiquent les variables significatives

	Estimate	Std. Error	t-value	p-value
Intercept	5.97	2.44	2.45	0.028031
Epaisseur des enveloppes	-2.33	22.6	-0.103	0.919539
Teneur en lipides	0.0135	0.0739	0.182	0.857825
Facteur(cluster2)	20.8	18.9	1.10	0.290336
Facteur(cluster3)	-5.14	4.99	-1.03	0.320318
Facteur(cluster4)	1.28	8.96	0.143	0.888201
Epaisseur des enveloppes :facteur(cluster2)	-42.3	186	-0.227	0.823554
Epaisseur des enveloppes :facteur(cluster3)	198	47.4	4.18	0.000929
Epaisseur des enveloppes :facteur(cluster4)	26.6	60.8	0.437	0.668798
Lipides :facteur(cluster2)	0.0458	0.458	0.100	0.921665
Lipides :facteur(cluster3)	-0.791	0.247	-3.20	0.006408
Lipides :facteur(cluster4)	-2.62	5.54	-0.473	0.643662
R ² partiel	0.83			

Tableau 5 : Classement des espèces adventices selon le taux de prédation par la communauté de carabes. Les espèces adventices en gras indiquent les espèces présentes dans FLORSYS

Espèce adventice	Taux de prédation (graines/100graines)	Méthode d'obtention du taux de prédation
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	28,4	Expérimentation ¹
<i>Veronica hederifolia</i>	27,3	Expérimentation
<i>Alopecurus myosuroides</i>	25,5	Expérimentation
<i>Cirsium arvense</i>	25,1	Expérimentation
<i>Sinapis arvensis</i>	25	Expérimentation
<i>Abutilon theophrasti</i>	23,2	Estimation ²
<i>Polygonum persicaria</i>	22,5	Estimation
<i>Chenopodium polyspermum</i>	12	Expérimentation
<i>Centaurea cyanus</i>	10,6	Expérimentation
<i>Panicum miliaceum</i>	9,6	Estimation
<i>Datura stramonium</i>	9,6	Estimation
<i>Geranium dissectum</i>	8,4	Expérimentation
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	8,3	Expérimentation
<i>Papaver rhoeas</i>	7,8	Expérimentation
<i>Taraxacum officinalis</i>	7,8	Expérimentation
<i>Poa annua</i>	7	Expérimentation
<i>Sonchus asper</i>	6,7	Expérimentation
<i>Solanum nigrum</i>	6,3	Estimation
<i>Matricaria perforata</i>	6,2	Estimation
<i>Amaranthus retroflexus</i>	6,0	Estimation
<i>Digitaria sanguinalis</i>	6,0	Estimation
<i>Chenopodium album</i>	5,9	Estimation
<i>Elytrigia repens</i>	5,9	Expérimentation
<i>Polygonum aviculare</i>	5,9	Estimation
<i>Echinochloa crus-galli</i>	5,8	Estimation

<i>Poa pratensis</i>	5,5	Expérimentation
<i>Anthriscus caucalis</i>	5,3	Expérimentation
<i>Geranium robertianum</i>	4,9	Expérimentation
<i>Senecio vulgare</i>	4,8	Expérimentation
<i>Stellaria media</i>	4,8	Expérimentation
<i>Fumaria officinalis</i>	4,7	Expérimentation
<i>Bromus sterilis</i>	3,9	Expérimentation
<i>Fallopia convolvulus</i>	3,8	Expérimentation
<i>Viola arvensis</i>	3,8	Expérimentation
<i>Vulpia myuros</i>	3,8	Expérimentation
<i>Galium aparine</i>	3,2	Expérimentation
<i>Veronica persica</i>	2,8	Expérimentation
<i>Avena fatua</i>	0,0	Estimation
<i>Mercurialis annua</i>	0,0	Estimation

¹ Trichard, 2014, ² à l'aide des analyses du chapitre III.3.f.ii

III.3.f.iii. Formalisation dans le modèle

FLORSYS fournit le nombre de graines de chaque espèce adventice produites quotidiennement (N_S pour l'espèce S). Tant qu'il existe des graines à prédater, soit il existe suffisamment de graines de l'espèce S pour rassasier les carabes pour la journée ($N_S > N_p$), soit les carabes consomment intégralement les graines de l'espèce S (nombre de graines restantes après la prédation $n_S = 0$) avant de passer aux graines de l'espèce suivante (équation [16]).

III.3.g. Les sorties annuelles

Les sorties annuelles permettent d'avoir un aperçu de la prédation effectuée sur une campagne culturale (équation [19]). Cela correspond à la prédation qui a lieu de la récolte à la récolte de l'année suivante pour une culture annuelle (Figure 14a). Pour la première année d'une culture pluriannuelle, cela correspond à la prédation effectuée de la récolte au 31 septembre de l'année suivante. Les autres années, la campagne culturale correspond au 31 septembre de l'année au 31 septembre de l'année suivante. La dernière année d'une culture pluriannuelle, la campagne culturale commence au 31 septembre de l'année et se termine à la destruction de la culture (récolte de l'année suivante) (Figure 14b).

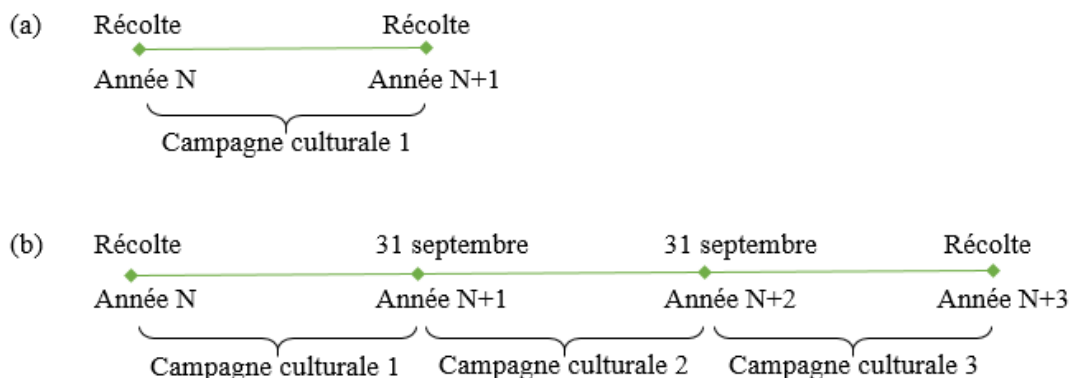


Figure 14 : Définition d'une campagne culturale dans (a) une culture annuelle et (b) une culture pluriannuelle

Tableau 6 : Algorithme du module de prédation intégré à FLORSYS, les paramètres sont en gras, les variables fournies par FLORSYS sont en rouge. Les variables de sorties sont en bleu. Les valeurs des paramètres se trouvent dans le Tableau 7

Eq.	Variable calculée	Equations	Explications
[1]	Conditions pour observer la prédation	$j = 60 : 274$ $Temp_{min} < Temp_j < Temp_{max}$ $1 - PAR_{sol} < 1$ $PAR > 0$	<p>j (jour julien) : jour de la prédation, qui a lieu entre le 1^{er} mars et le 1^{er} octobre</p> <p>$Temp_j$ (°C) : température moyenne au jour j</p> <p>$Temp_{min}$ (°C) : température minimale pour observer la prédation</p> <p>$Temp_{max}$ (°C) : température maximale pour observer la prédation</p> <p>PAR_{sol} (MJ/MJ) : proportion du rayonnement qui arrive au sol</p> <p>PAR (MJ/cm²/jour) : rayonnement photosynthétiquement actif incident</p>
[2]	Calcul de la température efficace	$Temp_{eff} = \frac{Temp_j - Temp_{min}}{Temp_{max} - Temp_{min}}$	$Temp_{eff}$ (°C) : température efficace
[3]	Temps depuis la dernière récolte	Si $j = récolte$, alors $t_{rec} = 1$ Sinon $t_{rec} = t_{rec} + 1$ Si $t_{rec} > d_{rec}$ alors $t_{rec} = d_{rec}$	<p>t_{rec} (jours) : temps écoulé depuis la dernière récolte</p> <p>d_{rec} (jours) : durée maximale de l'effet de la récolte</p>
[4]	Temps jusque et depuis l'émergence des carabes à reproduction automnale	Si $j = P$, alors $t_{print} = 1$ Sinon $t_{print} = j - P $ Si $t_{print} > d_{print}$ alors $t_{print} = d_{print}$	<p>P (jour julien) : jour de l'émergence des carabes à reproduction automnale</p> <p>t_{print} (jours) : temps écoulé jusque et depuis l'émergence des carabes</p> <p>d_{print} (jours) : durée maximale de l'effet émergence</p>
[5]	Taux de prédation journalier en fonction de la température	Si [1] = vrai $TP = e^A \cdot Temp_{eff} \cdot (1 - PAR_{sol})^B \cdot PAR^C \cdot e^{D \cdot t_{rec}} \cdot t_{print}^E$	<p>TP (graines/graines) : taux de prédation potentielle de la journée</p> <p>A, B, C, D, E : paramètres estimés par</p>

	efficace, du couvert végétal, du rayonnement incident, du temps depuis la dernière récolte et du temps jusque et depuis l'émergence des carabes à reproduction automnale	Sinon $TP = 0$	le modèle linéaire mixte (Tableau 3)
[6]	Temps depuis le dernier travail du sol inversant	Si $j = \text{jour du travail sol inversant}$, alors $t_p = 0$ Sinon $t_p = t_p + 1$ Si $t_p > d_p$ alors $t_p = d_p$	t_p (jour julien) : temps écoulé depuis le dernier travail inversant d_p (jours) : durée de l'effet du travail du sol inversant ou profond
[7]	Effet du travail du sol inversant sur le taux de prédation	Si $t_p < d_p$ $TP_p = TP \cdot (1 - (1 - P_{max}) \cdot (1 - \frac{t_p}{d_p}))$ Sinon $TP_p = TP$	TP_p (graines/graines) : taux de prédation potentielle de la journée après un travail du sol inversant P_{max} (graines/graines) : effet maximal du travail du sol inversant
[8]	Temps depuis le dernier travail du sol non inversant	Si $j = \text{jour du travail sol non inversant}$, alors $t_T = 0$ Sinon $t_T = t_T + 1$ Si $t_T > d_T$ alors $t_T = d_T$	t_T (jour julien) : temps écoulé depuis le dernier travail du sol non inversant d_T (jours) : durée de l'effet du travail du sol inversant
[9]	Effet du travail du sol non inversant sur le taux de prédation	Si $t_T < d_T$ $TP_{pT} = TP_p \cdot (1 - (1 - T_{max}) \cdot (1 - \frac{t_T}{d_T}))$ Sinon $TP_{pT} = TP_p$	TP_{pT} (graines/graines) : taux de prédation potentielle de la journée après un travail du sol non inversant T_{max} (graines/graines) : effet maximal du travail du sol non inversant
[10]	Temps depuis la dernière application d'insecticides	Si $j = \text{jour de la pulvérisation}$, alors $t_I = 0$ Sinon $t_I = t_I + 1$ Si $t_I > d_I$ alors $t_I = d_I$	t_I (jour julien) : temps écoulé depuis la dernière application d'insecticide d_I (jours) : durée de l'effet de l'insecticide
[11]	Effet des insecticides sur	Si $t_I < d_I$	TP_{pTI} (graines/graines) : taux de prédation potentielle de la journée

	le taux de prédation	$TP_{PTI} = TP_{PT} \cdot (1 - (1 - I_{max}) \cdot (1 - \frac{t_I}{d_I}))$ <p>Sinon $TP_{PTI} = TP_{PT}$</p>	<p>suite à une application d'insecticide</p> <p>I_{max} (graines/graines) : effet maximal de l'insecticide</p>
[12]	Temps depuis le dernier travail du sol	<p>Si $t_T < t_p$</p> <p>TT = <i>année du travail du sol non inversant</i></p> <p>Sinon $TT = \text{année du travail du sol inversant}$</p>	<p>TT (années) : temps écoulé depuis le dernier travail du sol</p>
[13]	Effet du semis direct	<p>Si $TT > d_D$</p> $TP_{PTID} = TP_{PTI} \cdot \Delta$ <p>Si $1 \leq TT \leq d_D$</p> $TP_{PTID} = TP_{PTI} \cdot (1 + \frac{(\Delta - 1) \cdot (TT - 1)}{d_D - 1})$ <p>Sinon $TP_{PTID} = TP_{PTI}$</p>	<p>d_D (années) : nombre d'années avant d'atteindre l'effet maximal du semis direct</p> <p>TP_{PTID} (graines/graines) : taux de prédation potentielle de la journée suite au semis direct</p> <p>Δ (graines/graines) : effet positif du semis direct</p>
[14]	Définition des bornes du taux de prédation	<p>Si $TP_{PTID} > 1$ Alors $TP_{PTID} = 1$</p> <p>Si $TP_{PTID} < 0$ Alors $TP_{PTID} = 0$</p>	
[15]	Nombre de graines prédatées de façon journalière	$N_p = TP_{PTID} \cdot N$	<p>N_p : nombre de graines d'adventices prédatées au jour j</p> <p>TP_{PTID} (graines/graines) : taux de prédation potentielle de la journée</p> <p>N : nombre de graines fraîchement produites au jour j, toutes espèces adventices confondues présentes dans FLORSYS</p>
[16]	Graines effectivement prédatées selon le classement de consommation des espèces adventices par la communauté de carabes	<p>Pour chaque espèce adventice S,</p> <p>Tant que $N_p > 0$</p> <p>Si $N_S > N_p$</p> $n_S = N_S - N_p$ $N_p = 0$ <p>Sinon</p> $n_S = 0$ $N_p = N_p - N_S$	<p>N_S : nombre de graines de l'espèce S fraîchement produite au jour j</p> <p>n_S : nombre de graines de l'espèce S restantes après la prédation</p>

[17]	Nombre de graines prédatées de façon journalière par espèce adventice	$n_p = N_S - n_S$	n_p : nombre de graines de l'espèce S effectivement prédatées au jour j
[18]	Taux de prédation journalier par espèce adventice	$TP_S = \frac{n_p}{N_S}$	TP_S (graines/graines) : taux de prédation de l'espèce S au jour j
[19]	Taux de prédation annuel toutes espèces adventices confondues	$TP_A = \sum_j \frac{N_p}{N}$	TP_A (graines/graines) : taux de prédation annuel toutes espèces adventices confondues

Tableau 7 : Valeur des paramètres du modèle. Ces paramètres ont été estimés à partir de tests statistiques ou de la littérature (source)

Paramètres du modèle	Unité	Valeur	Source
e^A		2.39	Modèle linéaire mixte
B		0.293	Modèle linéaire mixte
C		-0.175	Modèle linéaire mixte
D		0.0358	Modèle linéaire mixte
E		0.0751	Modèle linéaire mixte
$Temp_{min}$	°C	5	Saska <i>et al.</i> , 2013
$Temp_{max}$	°C	35	Saska <i>et al.</i> , 2013 Noroozi <i>et al.</i> , 2016
d_{rec}	Jours	18	Données Boursault, 2012 Modèle linéaire mixte
d_{print}	Jours	15	Données Boursault, 2012 Modèle linéaire mixte
P	Jour julien	144	Données Boursault, 2012
d_p	Jours	30	Thorbek and Bilde, 2004
d_T	Jours	18	Thorbek and Bilde, 2004
d_I	Jours	30	Holland and Luff, 2000 Kulkarni <i>et al.</i> , 2015b
P_{max}	Graines/graines	0.5	Thorbek and Bilde, 2004 Shearin <i>et al.</i> , 2007
T_{max}	Graines/graines	0.61	Thorbek and Bilde, 2004 Shearin <i>et al.</i> , 2007
I_{max}	Graines/graines	0.57	Cutler <i>et al.</i> , 2016
Δ	Graines/graines	1.6	Trichard <i>et al.</i> , 2013 Menalled <i>et al.</i> , 2007 Cromar <i>et al.</i> , 1999
d_D	Années	4	Petit <i>et al.</i> , 2017

IV. Simulation de l'impact de la prédation sur la production agricole et la biodiversité

IV.1. Rappel de l'objectif

L'objectif de ce chapitre est d'abord d'identifier des systèmes de culture qui favorisent la prédation, puis d'évaluer l'impact de la prédation des graines adventices sur la production agricole et la biodiversité qui dépendent de la flore adventice dans ces systèmes de culture. Cette étude préliminaire a vocation de preuve de concept et est limitée à un petit nombre de systèmes de culture. Elle est un premier pas pour déterminer si la prédation des graines contribue effectivement au contrôle de la flore adventice et pour identifier des pistes d'amélioration de la gestion intégrée des adventices en optimisant la régulation biologique de ces dernières.

IV.2. Matériel et méthodes

IV.2.a. Systèmes de culture sélectionnés pour l'étude

Les systèmes de culture simulés ont été conçus dans une étude précédente afin de concilier faible nuisibilité des adventices, faible niveau d'usage d'herbicides et promotion de la biodiversité (Colbach *et al.*, 2017). Ces dix systèmes de culture proposent des alternatives innovantes et réalistes au système majoritaire bourguignon (Colza-Blé-Orge) (Tableau 8). Il est donc intéressant de voir si la prédation sur les graines adventices par les carabes impacte les performances de ces systèmes.

Tableau 8 : Description des dix systèmes de culture utilisés pour les simulations FLORSYS (d'après Colbach *et al.*, 2017)

Système de culture	Modifications par rapport au système de référence
R	Référence (Colza-Blé-Orge)
R'	Remplacement des herbicides anciens par des herbicides autorisés
A1	Remplacement d'un herbicide pseudo-racinaire ¹ par un herbicide multi-entrée ² Introduction de tournesol
A2	Remplacement du colza par de la luzerne
A3	Rotation Colza-Blé Suppression d'un herbicide dans le colza Retard de la date du travail du sol avant le colza pour s'adapter à la récolte du blé plus tardive par rapport à l'orge
A3'	Pareil que A3 avec du désherbage mécanique dans le colza
A4	Remplacement d'un herbicide pseudo-racinaire par un herbicide multi-entrée Ajout d'un herbicide dans l'orge Herbicide pré-levée plus proche de la date de semis du colza Simplification du travail du sol
A5	Rotation Colza/Blé/Pois/Blé
A6	Herbicide foliaire au lieu de racinaire dans l'orge Herbicide pré-levée plus proche de la date de semis du colza Herbicide foliaire de printemps au lieu d'un herbicide foliaire d'automne dans le colza Herbicide foliaire de printemps au lieu d'un herbicide racinaire d'automne dans l'orge
O	Rotation de A5 avec du désherbage mécanique dans le colza (A3') et un herbicide pré-levée plus proche de la date de semis du colza (A4, A6)

¹ les herbicides pseudo-racinaires restent à la surface du sol et tuent les adventices qui lèvent ² les herbicides multi-entrées entrent dans les plantes de plusieurs manière (foliaire et racinaire) et sont moins persistants dans le sol que les herbicides racinaires et pseudo-racinaires

IV.2.b. Plan de simulation

Chacun des dix systèmes de culture a été simulé sur une période de 30 ans et répété avec 10 séries climatiques de Bourgogne, en utilisant les 10 mêmes séries pour chaque système de culture. Chaque série est une liste de 30 années climatiques, sélectionnées au hasard parmi 29 années climatiques enregistrées par la station météorologique de la station INRA-Epoisses. Le stock semencier initial était le même pour toutes les simulations et il était constitué des 25 espèces adventices présentes dans FLORSYS. L'abondance relative de chaque espèce est basée sur des données de la flore régionale (Colbach *et al.*, 2016). Le même plan de simulation (10 systèmes de culture x 10 répétitions climatiques) a été répété en désactivant le module prédation. La comparaison des sorties avec et sans prédation permet d'évaluer l'impact de la prédation sur la production agricole et la biodiversité.

FLORSYS prédit un ensemble d'indicateurs qui traduisent l'impact de la flore adventice simulée sur la production agricole et la biodiversité (Mézière *et al.*, 2015). Ici, nous analysons la nuisibilité des adventices pour la production agricole (perte de rendement), l'inquiétude des agriculteurs d'être jugés incompetents par leurs pairs (infestation du champ par les adventices), la biodiversité des adventices (richesse spécifique qui correspond au nombre d'espèces adventices) et la biodiversité fonctionnelle (offre trophique pour les abeilles). Les systèmes de culture sont simulés sur plusieurs années pour tenir compte de l'impact des adventices produites chaque année sur les années suivantes, ce qui est source d'inquiétude pour les agriculteurs (Mézière *et al.*, 2015).

IV.2.c. Analyses statistiques

Pour évaluer l'impact des dix systèmes de culture sur le taux de prédation, une analyse de variance du taux de prédation moyen annuel, toutes espèces adventices confondues, en fonction des systèmes de culture, du temps (variable qualitative) et des répétitions climatiques a été réalisée (fonction aov de R (RCoreTeam, 2016)). Les systèmes ont été comparés entre eux par le test de la plus petite différence significative. Seule la série de simulations incluant le module de prédation a été utilisée ici.

Chacun des indicateurs d'impact de la flore adventice a été expliqué par analyse de variance en fonction du temps (variable qualitative), de la répétition climatique, de la présence du module de prédation, du système de culture et des interactions entre le système de culture et la présence de prédation (fonction aov de R). Les systèmes de culture sans prédation ont été comparés entre eux, pour chaque indicateur, en utilisant le test de la plus petite différence significative. Pour chaque système de culture, l'effet de la présence de la prédation sur les indicateurs a été comparé à zéro à l'aide d'un test de Student.

IV.3. Résultats

IV.3.a. Impact des systèmes de culture sur le taux de prédation annuel moyen

Les systèmes de culture O, A5, A1 et A2 sont les seuls systèmes qui présentent un taux de prédation annuel moyen significativement supérieur au système de référence R (Figure 15). Les systèmes O, A5 et A1 sont les trois seuls systèmes qui introduisent une culture de printemps dans la rotation (pois de printemps pour les systèmes O et A5 et tournesol pour le système A1) (Tableau 8). Le système A2 inclut de la luzerne à la place du colza. La variabilité interannuelle est la plus faible pour le système O, ce qui garantit un taux de prédation moyen élevé tous les ans (Figure 15). Le système O est celui qui avait été conçu pour concilier faible nuisibilité des adventices, faible usage des herbicides et forte biodiversité en modifiant le plus grand nombre de techniques (Tableau 8). Le système A4 présente le plus faible et le moins variable taux de prédation (Figure 15). C'est aussi le seul système qui simplifie le travail du sol et rajoute un herbicide (Tableau 8).

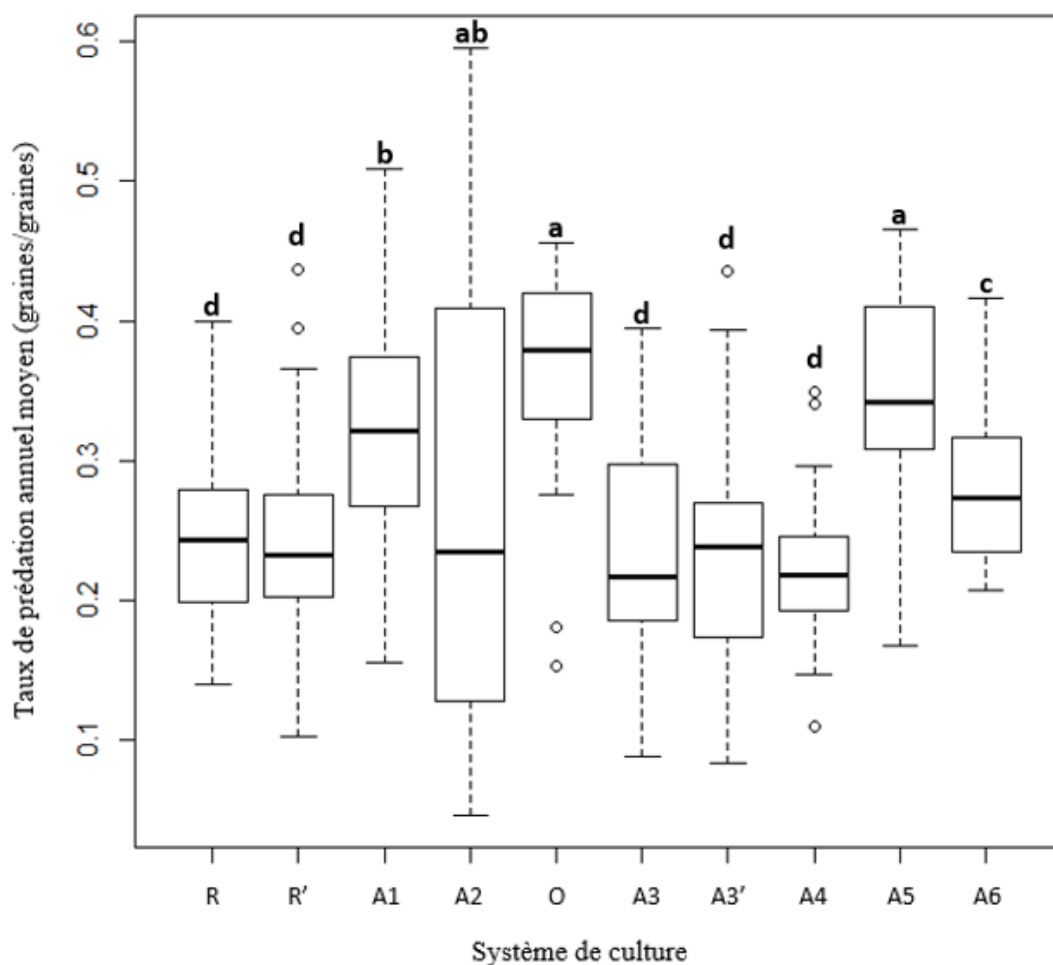


Figure 15 : Effet des systèmes de culture sur le taux de prédation annuel moyen, toutes espèces adventices confondues, évalué par analyse de variance. La valeur centrale de la boîte, en gras, indique la médiane, les bords du rectangle représentent le premier (en bas) et le troisième (en haut) quartile. Les extrémités des barres en pointillées indiquent le minimum et le maximum. Les outliers sont représentés par des points. Les systèmes de culture qui possèdent les mêmes lettres ont des taux de prédation moyens annuels qui ne sont pas significativement différents (p -value > 0.05). Pour l'explication des systèmes de culture, voir le Tableau 8

IV.3.b. Impact de la prédation sur la production agricole et la biodiversité

Dans le système de référence avec les herbicides autorisés (R'), la perte de rendement due aux adventices est globalement légèrement plus faible lorsque la prédation est prise en compte dans les simulations (Figure 16). L'effet de la prédation sur la perte de rendement varie fortement entre les années. Ainsi, la prédation diminue la perte de rendement les années 1, 7, 10, 16 et 22 alors que son effet est très peu important les années 13 et 25.

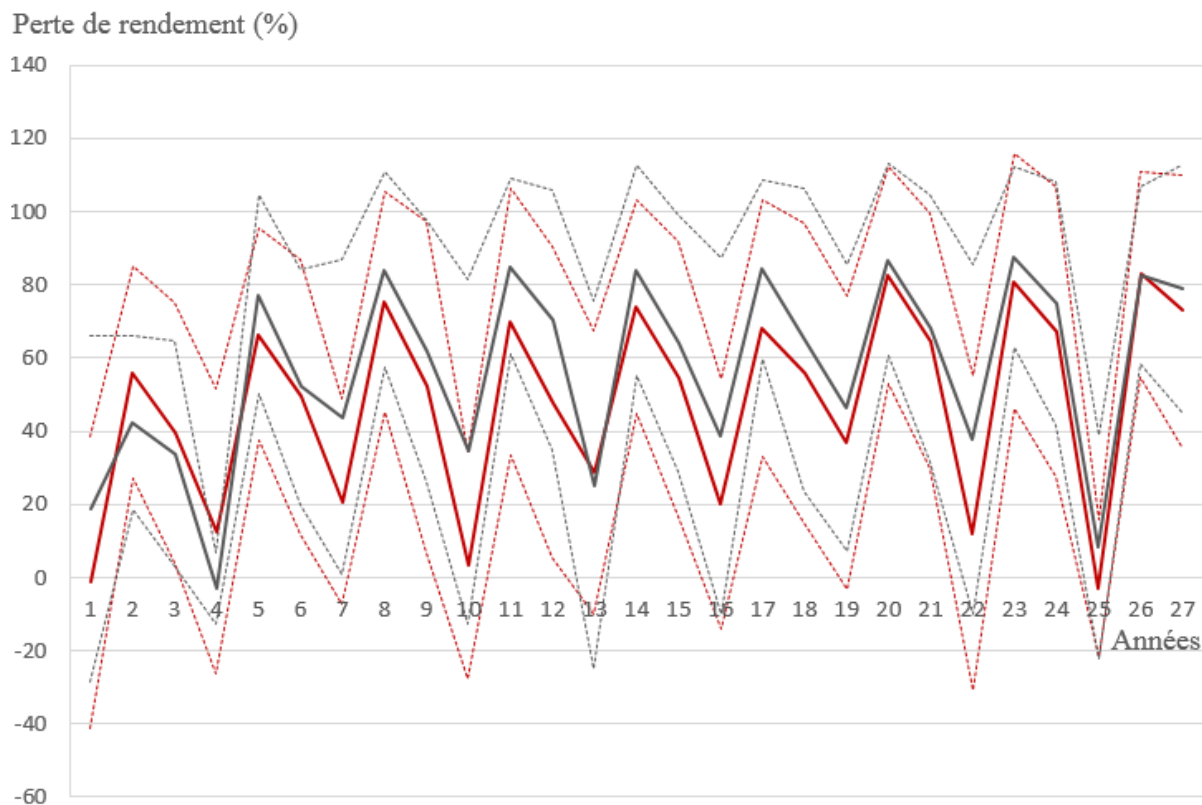


Figure 16 : Perte de rendement au cours du temps dans le système de culture de référence (R') avec module de prédation (en rouge) et sans module de prédation (en gris). Les traits pleins représentent la moyenne annuelle et les lignes en pointillées représentent les écart-types

Pour tous les indicateurs, l'effet de la présence de la prédation et l'effet du système de culture étaient négligeables (R^2 proche de zéro) ou non significatifs (Tableau 9). L'effet principal était le temps (R^2 le plus élevé), qui inclue non seulement l'effet du temps écoulé depuis le début de la simulation mais aussi celui des différentes cultures qui se succèdent au fil des années (Figure 16). La variabilité entre les systèmes de culture était élevée pour la perte de rendement et le salissement du champ, avec un gradient de valeurs qui vont du simple au double pour ces deux indicateurs (la perte de rendement varie de 44% pour le système O à 88% pour le système A2 (Tableau 9)). La richesse spécifique et l'offre trophique pour les abeilles varient peu entre les systèmes de culture. Seul le système A5 présente une richesse spécifique très basse par rapport aux autres (12 espèces contre 18 en moyenne). Cependant, elle n'est pas significativement différente des moyennes des systèmes A4 et A6, ce qui peut être expliqué par une forte variabilité entre répétitions climatiques pour le système A5.

La prédation diminue la richesse spécifique dans tous les systèmes de culture. Cela est cohérent avec les hypothèses de construction du modèle car les carabes consomment les graines d'adventice espèce par espèce (voir section III.3.f). La prédation diminue l'offre trophique pour les abeilles dans quatre systèmes de culture sur dix. La prédation améliore la production

agricole dans deux systèmes de culture (système de référence R' et système avec introduction de tournesol A1) car elle diminue la perte de rendement due aux adventices. Enfin, la prédation augmente le salissement du champ par les adventices dans le système de culture de référence (R') et la diminue dans le système A4.

Tableau 9 : Effet de la prédation sur l'impact de la flore adventice sur la production agricole et la biodiversité dans 10 systèmes de culture. Analyse de variance des indicateurs d'impact de la flore adventice en fonction des systèmes de culture, de la présence de la prédation, du temps et des répétitions climatiques. Les moyennes sans prédation pour chacun des indicateurs sont colorées du rouge (moins bonne performance pour un indicateur) au vert (meilleure performance). Pour un indicateur, les valeurs suivies de la même lettre indiquent que les moyennes ne sont pas significativement différentes (p -value > 0.05). Les différences de moyenne (Diff) entre les simulations avec et sans prédation sont indiquées lorsque la différence est significativement différente de zéro. Ces différences sont colorées en rouge lorsque la prédation détériore la moyenne (diminue la biodiversité ou augmente la nuisibilité) ou en vert lorsque la prédation améliore la moyenne.

Système de culture	Richesse spécifique		Salissement du champ		Offre trophique pour abeilles		Perte de rendement	
	Moyenne	Diff	Moyenne	Diff	Moyenne	Diff	Moyenne	Diff
R	18,71	a -3,29	1,96	a	2,66	a -0,14	62,85	a
R'	18,33	b -3,01	1,50	a 1,50	2,89	b -0,24	58,96	b -8,80
A1	18,10	bc -2,54	2,51	b	2,51	b -0,29	72,36	bc -9,56
A2	19,90	c -5,75	2,71	b	3,93	bc	88,75	cd
A3	17,75	cd -2,72	1,86	b	2,36	c -0,13	61,90	cd
A3'	17,56	de -2,26	1,47	c	2,65	c	53,78	de
A4	17,51	e -2,30	1,52	c -0,25	2,76	d	56,65	de
A5	11,95	e -1,84	1,19	c	1,50	de	46,74	e
A6	17,38	e -2,21	2,04	d	2,41	e	67,01	f
O	18,32	f -2,53	1,21	d	2,83	f	44,67	f

R ² partiel	Richesse spécifique	Salissement du champ	Offre trophique pour abeilles	Perte de rendement
Temps	0.42	0.16	0.07	0.18
Prédation	0	0	0	0 ns (p-value=0.15)
Système de culture	0	0	0	0
Système de culture:Prédation	0.04	0.003	0.004	0.004
Répétition	0.01	0.06	0.02	0.04

V. Discussion

Ce travail a permis de (1) construire un module de prédation qui simule les effets des techniques culturales sur la prédation et (2) d'évaluer, pour dix systèmes de culture, l'impact des techniques culturales sur la prédation et de la prédation sur la production agricole et la biodiversité. La prédation varie beaucoup entre les années et diminue la richesse spécifique mais elle permet, pour certains systèmes de culture, de diminuer la perte de rendement.

V.1. Cohérence des résultats avec la littérature

V.1.a. Discussion des hypothèses du module

Plusieurs hypothèses ont été faites lors de la construction du module de prédation sur la base des informations disponibles dans la littérature. En particulier, le choix de la date de fin de la prédation a été définie au 1^{er} octobre d'après des expérimentations en Europe (Honek *et al.*, 2005, Boursault, 2012). Aux Etats-Unis (Iowa), la prédation a pu être observée jusque début novembre (Heggenstaller *et al.*, 2006). On peut supposer que la date de fin a peu d'impact sur la prédation simulée ici car, en automne, les carabes sont sous forme larvaire ou prêt à hiverner (Kromp 1999) donc la prédation sur les graines adventices est faible.

Dans le module de prédation, seules les graines fraîches en surface sont prédatées. En laboratoire, les carabes peuvent consommer les graines qui remontent à la surface après avoir été enterré pendant 6 mois, sans préférence pour les graines fraîches. Il est possible que l'enfouissement permette la modification chimique ou physique de l'enveloppe de la graine, ce qui facilite ensuite sa prédation par les carabes (Martinkova *et al.*, 2006). Dans les champs cultivés, les graines adventices ne sont ramenées à la surface qu'au moment du travail du sol. Les graines peuvent rester un an ou plus dans le sol. Aucune étude n'a établi les préférences des carabes pour les graines fraîches ou enfouies depuis plus de 6 mois dans le sol. Ajouter cet aspect au module pourrait modifier les résultats de simulation car les carabes consommeraient alors des graines non dormantes, ce qui aurait un impact sur la germination des adventices.

Les effets de certaines techniques culturales (fertilisants et amendements organiques, absence d'utilisation d'intrants de synthèse) sur le taux de prédation n'ont pas été pris en compte dans le module car ils n'étaient pas suffisamment documentés dans la littérature ou étaient à l'origine d'effets antagonistes (voir section II.4). Par exemple, les résidus de culture augmentent l'activité-densité des carabes car ils produisent un micro habitat propice aux carabes (protection contre les températures extrêmes, maintien de l'humidité du sol) (Kromp, 1999). Cependant, ils diminuent le taux de prédation (Trichard, 2014) car ils peuvent empêcher le déplacement des carabes (Cromar *et al.*, 1999, van der Laat *et al.*, 2015). Intégrer cette variable au modèle pourrait impacter les résultats de simulation, notamment pour les systèmes en semis direct où les résidus de culture sont laissés sur le champ.

Les paramètres du module (Tableau 7) ont, pour certains, été estimés à partir de la littérature portant sur l'activité-densité des carabes et non pas le taux de prédation. Les paramètres température minimale de prédation ($Temp_{min}$, °C), durée de l'effet du travail du sol inversant (d_p , jours), durée de l'effet du travail du sol non inversant (d_T , jours), effet maximal du travail du sol inversant (P_{max} , graines/graines) et effet maximal du travail du sol non inversant (T_{max} , graines/graines) ont été estimés à partir d'études sur l'activité-densité des carabes. Cependant, le fait qu'une activité-densité élevée des carabes entraîne un fort taux de prédation est sujet à discussion. En effet, certains travaux ne montrent pas de corrélation significative (Mauchline *et al.*, 2005, Saska *et al.*, 2008).

L'analyse de sensibilité du taux de prédation aux paramètres du module, commencée au cours de mon stage, permettra d'évaluer l'influence de ces paramètres sur les sorties de

simulation. Cette analyse est nécessaire pour savoir quels paramètres sont à estimer avec le plus de précision et mettre en place des expérimentations en conséquence.

V.1.b. Discussion des modèles statistiques

Le taux de prédation totale (toutes espèces adventices confondues) a été estimé à l'aide d'un modèle linéaire mixte. Le modèle ne traduit qu'un quart de la variabilité observée pour le taux de prédation. Cela montre que le modèle n'est pas entièrement linéaire, ou bien que des interactions entre variables du modèles ou certaines variables qui expliquent le taux de prédation n'ont pas été prises en compte dans le modèle. Les caractéristiques du sol sont importantes pour déterminer la qualité de l'habitat pour les carabes (voir section II.3.a.i). La variable teneur en argile du sol pourrait être ajoutée au modèle (Thiele, 1977, Holland and Luff, 2000) afin de mieux décrire la prédation. En effet, un sol argileux retient l'eau et offre aux carabes un microclimat humide (Thiele, 1977). La présence abondante de compétiteurs pour les ressources alimentaires (rongeurs, criquets, fourmis) influence aussi la prédation (Lovei and Sunderland, 1996). L'accès aux données pour cette variable n'est possible qu'en mettant en place de nouvelles expérimentations.

Le modèle linéaire a été choisi pour traduire l'effet dans le temps des perturbations (travail du sol et insecticide) sur le taux de prédation. Cependant, aucune étude n'a estimé le taux de prédation de façon journalière suite à une perturbation. Si l'analyse de sensibilité révèle que les paramètres qui expliquent l'effet des perturbations dans le temps (P_{max} , T_{max} , I_{max} , d_P , d_T , d_I) sont déterminants sur la prédation et l'effet sur la production agricole et la biodiversité, il serait nécessaire de mener des expérimentations afin de mieux modéliser l'effet de ces variables sur le taux de prédation.

Le classement des espèces selon les préférences de la communauté des carabes au champ a été établi sur la base d'une seule étude expérimentale ce qui constitue une limite à ce classement. Les analyses statistiques ont montré que, pour le cluster 3 où les graines sont peu consommées par les carabes, le taux de prédation augmente lorsque la teneur en lipides diminue et l'épaisseur des enveloppes augmente. Cela est contradictoire avec les expérimentations menées en laboratoire et au champ qui montrent que les carabes préfèrent les graines à enveloppes fines (Honek *et al.*, 2007) et à forte teneur en lipides (Trichard, 2014). Ces travaux ne prennent pas en compte l'interaction entre les traits des graines et la place dans le classement de consommation. En revanche, pour les graines très consommées par les carabes, les analyses statistiques regroupent des graines légères avec des enveloppes fines ce qui correspond aux autres études (Honek *et al.*, 2007, Trichard, 2014). Les graines très consommées par les carabes sont donc probablement correctement situées dans le classement établi pour le module à l'inverse des graines peu consommées. Par conséquent, cela aura un impact dans les simulations pour des systèmes où seulement des espèces peu consommées par les carabes seront présentes.

Malgré ses limites, la méthode employée pour estimer le taux de prédation à partir des traits des graines a un grand avantage : elle permet d'ajouter et classer de nouvelles espèces dans le module prédation de FLORSYS sans mettre en place de nouvelles expérimentations.

V.2. Originalité de l'étude

A l'heure actuelle, FLORSYS enrichi du module prédation est le seul modèle qui permet de simuler la dynamique adventice sous l'effet des systèmes de culture en introduisant la perte de graines par prédation, impactée par les techniques culturales et l'habitat, sur un pas de temps journalier. De plus, il offre une large gamme de techniques culturales, d'espèces adventices et de cultures qui peuvent être simulées (Colbach, 2010). Parmi les modèles de prédation existants, le modèle de Westerman et collaborateurs (2006) est celui qui est le plus proche du module

prédation de FLORSYS. Le module prédation de FLORSYS est plus innovant car il permet de prendre en compte plus de facteurs qui impactent la prédation que le modèle de 2006. En effet, la variable rayonnement photosynthétiquement actif intercepté par le couvert végétal ($1 - PAR_{sol}$) traduit l'effet de la densité de couvert végétal sur la prédation et, intrinsèquement, l'effet sur la prédation des techniques culturales qui impactent le couvert (dates et densités de semis, interrang, herbicide, fauche, fertilisation), du type de culture et de la variété et des conditions pédoclimatiques qui impactent la croissance des végétaux.

Notre modèle permet ainsi d'évaluer l'ampleur de la régulation biologique des adventices via la prédation des graines adventices par les carabes dans les systèmes de culture et, par conséquent, de mieux raisonner la gestion intégrée des adventices. Une évaluation du nouveau FLORSYS avec des données indépendantes de terrain permettrait de déterminer si la prise en compte de la prédation des graines améliore la qualité de prédiction de la flore adventice, notamment dans les champs en semis direct dont la densité adventice est actuellement surestimée (Colbach *et al.*, 2016).

V.3. Conséquences pour la gestion des adventices au champ

La simulation de la prédation dans dix systèmes de culture a permis de montrer que le taux de prédation sur les graines adventices varie fortement entre les années. La préférence des carabes pour certaines cultures (Westerman *et al.*, 2003b, Honek *et al.*, 2003, Labruyère *et al.*, 2016, Gallandt *et al.*, 2005) et l'itinéraire technique suivi vont favoriser ou non la prédation durant une campagne culturale. Dans les simulations, on trouve des taux de prédictions plus élevés dans le colza et dans l'orge que dans le blé. Dans la littérature, les carabes apprécient les cultures de colza où l'abondance y est forte (Labruyère *et al.*, 2016, Honek *et al.*, 2003) mais il a été trouvé un taux de prédation plus élevé dans le blé que dans le colza (Honek *et al.*, 2003). Dans les simulations, les cultures de printemps (tournesol et pois de printemps) augmentent le taux de prédation par rapport aux cultures d'hiver. Pourtant, dans la littérature, les cultures d'hiver abritent un taux de prédation plus élevé que les cultures de printemps dans des champs en agriculture biologique (Westerman *et al.*, 2003b). Dans les simulations, la luzerne et le pois de printemps augmentent la prédation annuelle mais aussi celle de l'année suivante (blé). A ma connaissance, aucun effet similaire n'a été montré dans la littérature. Les contradictions des résultats de simulation avec la littérature peuvent être expliquées par des différences de techniques culturales dans les champs et de période d'échantillonnage de la prédation. Nous avons mis en évidence que le système O favorise un taux de prédation élevé tous les ans. Ce système propose les techniques culturales les plus en rupture avec le système de référence (Colza-Blé-Orge) en intégrant une culture de printemps et en supprimant un herbicide remplacé par du désherbage mécanique. C'est aussi celui qui concilie le mieux production agricole, diminution de l'utilisation d'herbicides et respect de la biodiversité, même en négligeant la contribution de la prédation à la régulation des adventices.

Les systèmes (A1, A2, O et A5) dans lesquels le taux de prédation était significativement plus élevé que la référence proposent tous un allongement et une diversification de la rotation (cultures de printemps ou culture pluriannuelle). Ceci est cohérent avec des observations au champ, rapportant un doublement de la prédation sur des graines d'*Abutilon theophrasti* dans des rotations de quatre ans (maïs-soja-triticales+luzerne-luzerne) par rapport à des rotations de deux ans (maïs-soja) (Westerman *et al.*, 2005). Dans nos simulations, la prédation n'a pas permis de diminuer les impacts de la flore adventice sur la production agricole et la biodiversité dans ces systèmes, sauf dans le système A1 et le système de référence (R') où l'introduction de la prédation a réduit la perte de rendement. Les systèmes (A1 et R') ont favorisé le

développement majoritaire de *Fallopia convolvulus* (Renouée faux-liseron) qui est compétitive pour les cultures et qui sont beaucoup consommées par les carabes.

La prédation diminue systématiquement la richesse spécifique. Cela est dû à l'hypothèse de construction du module où les carabes consomment en priorité les graines des espèces qu'ils préfèrent (voir section III.3.f). Dans les champs, les carabes semblent se regrouper autour des patches de graines adventices (Trichard *et al.*, 2014, Kulkarni *et al.*, 2017) ce qui laisserait supposer qu'il existe une densité-dépendance de la prédation sur les graines adventices. Ainsi, une espèce fréquente sera davantage consommée qu'une autre espèce moins fréquente, même si cette dernière est mieux classée dans les préférences de la communauté de carabes. La prise en compte dans le module de la densité-dépendance, en plus du classement selon les préférences de la communauté de carabes pour les espèces adventices, pourrait modifier l'effet de la prédation sur la richesse spécifique. La prédation diminue parfois (quatre systèmes de culture sur dix) l'offre trophique pour les abeilles. Les espèces d'adventices les plus consommées par les carabes dans le classement de préférence établi pour le module prédation ne sont pas systématiquement des espèces mellifères. Ces quatre systèmes de culture favorisent particulièrement le développement d'adventices mellifères (*Veronica persica*, *Fallopia convolvulus*, *Sonchus asper*) qui sont alors consommées par les carabes car leurs graines constituent la seule ressource alimentaire disponible.

Par ailleurs, le système A4 qui simplifie le travail du sol mais ajoute un herbicide est celui pour lequel le taux de prédation annuelle est le plus bas et le moins variable. Une augmentation de la prédation dans ce système était attendue car la prédation augmente dans les systèmes sans travail du sol (Brust and House, 1988, Menalled *et al.*, 2006, Menalled *et al.*, 2007, Trichard *et al.*, 2013, Petit *et al.*, 2017). La prédation a quand même entraîné une diminution du salissement du champ dans ce système, sans effet sur la production agricole. L'effet de la simplification du travail du sol en parallèle d'une augmentation d'utilisation des herbicides est donc contrasté, et il serait intéressant de simuler un système en semis direct pour voir si la prédation y est favorisée et a un effet sur la production agricole.

V.4. Perspectives d'amélioration du module

Seules les adventices annuelles sont intégrées à FLORSYS, étant les plus adaptées à ce milieu très perturbé (Marshall and Arnold, 1995). Les espèces adventices vivaces deviennent cependant plus fréquentes, notamment à cause de la simplification ou l'abandon du travail du sol. Les carabes consomment certes les graines d'adventices pérennes (par exemple *Cirsium arvense*, voir Tableau 5) ce qui peut limiter leur propagation. Cependant, comme la propagation des espèces vivaces est essentiellement basée sur la multiplication végétative, la prise en compte de la prédation ne devrait pas changer la prédiction de leur dynamique.

Le module de prédation est établi à l'échelle de la parcelle. L'habitat semi-naturel adjacent aux parcelles cultivées (haies, bandes enherbées, bandes fleuries) sert de refuge aux carabes lors des perturbations agricoles (Landis *et al.*, 2000). Les carabes peuvent également y passer l'hiver avant de coloniser les champs de mars à octobre pour s'alimenter et se reproduire (théorie de la colonisation cyclique, Wissinger, 1997). Par conséquent, ces habitats permettent une recolonisation plus rapide des champs à la suite des perturbations et ont souvent un effet positif sur l'abondance de carabes consommateurs de graines dans la parcelle adjacente (Labruyère *et al.*, 2016) ce qui peut favoriser la prédation des graines adventices dans le champ. Une nouvelle version permet de simuler des îlots de champs, qui comprennent des bandes enherbées et des haies (Colbach *et al.*, 2017b). Il serait possible d'y intégrer des fonctions de dispersion des carabes entre les habitats. A l'échelle du paysage, l'hétérogénéité du paysage peut

également impacter la prédation des graines adventices par les carabes. Ainsi, un habitat constitué d'une petite fraction de champs en agriculture biologique peut favoriser la prédation sur l'ensemble de l'habitat, même dans les champs conduits en conventionnel (Diekotter *et al.*, 2010). De même, la proportion de prairies dans le paysage alentour des parcelles a souvent un effet positif sur les taux de prédatons mesurés dans les parcelles (Trichard *et al.*, 2013, Petit *et al.*, 2017).

Dans les régions tempérées, les graines d'adventices peuvent aussi être consommées par des prédateurs vertébrés (oiseaux, rongeurs). Les oiseaux consomment beaucoup de graines à l'automne (Navntoft *et al.*, 2009) tandis que les rongeurs ont une demande en graines abondante pendant les mois de mai et juin (Westerman *et al.*, 2003a). La prédation exercée par les oiseaux dépend des techniques culturales en interaction avec la complexité du paysage (Winqvist *et al.*, 2011). En revanche, la prédation des graines exercée par les rongeurs dépend des perturbations agricoles (Cardina *et al.*, 1996) et de la densité du couvert végétal (Heggenstaller *et al.*, 2006), et pourraient donc être intégrés au module de prédation en mesurant les paramètres.

VI. Conclusion

Ce travail de stage a permis de prédire l'effet des techniques agricoles sur la prédation des graines adventices par les carabes et de prédire l'effet de la prédation sur la dynamique des adventices et leur impact sur la production agricole et la biodiversité dans dix systèmes de culture. Globalement, aucun effet de la prédation sur l'impact de la flore adventice n'a pu être mis en évidence. Il s'agit d'une étude préliminaire avec un petit nombre de systèmes de culture testés, d'autres simulations seront nécessaires afin de guider les préconisations agronomiques. Il est possible que dans des systèmes de culture différents (semis direct ou agriculture biologique) on observe un effet plus important de la prédation sur la production agricole et la biodiversité. De plus, ce module de prédation, qui n'a pas encore été évalué, est une représentation simplifiée de la réalité et les préconisations qui en sont issues doivent donc être validées expérimentalement en collaboration avec les acteurs de la profession agricole.

Bibliographie

- Alignier, A., Meiss, H., Petit, S. and Reboud, X. (2008). Variation of post-dispersal weed seed predation according to weed species, space and time. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 221-226.
- Berthe, S.C.F., Derocles, S.A.P., Lunt, D.H., Kimball, B.A. and Evans, D.M. (2015). Simulated climate-warming increases Coleoptera activity-densities and reduces community diversity in a cereal crop. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 210, 11-14.
- Blubaugh, C.K. and Kaplan, I. (2016). Invertebrate Seed Predators Reduce Weed Emergence Following Seed Rain. *Weed Science*, 64 (1), 80-86.
- Bohan, D.A., Boursault, A., Brooks, D.R. and Petit, S. (2011). National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology*, 48 (4), 888-898.
- Boursault, A. (2012) Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidae. Thèse de doctorat en Agroécologie Dijon, INRA. 232 p.
- Brust, G.E. (1990). Direct and indirect effects of 4 herbicides on the activity of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Pesticide Science*, 30 (3), 309-320.
- Brust, G.E. and House, G.J. (1988). Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean agroecosystems. *American Journal of Alternative Agriculture*, 3 (1), 19-25.
- Cardina, J., Norquay, H.M., Stinner, B.R. and McCartney, D.A. (1996). Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed Science*, 44 (3), 534-539.
- Caussanel, J.P. (1989). Nuisibilité et seuils de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle : situation de concurrence bispécifique. *Agronomie*, 9, 219-240.
- CNRTL (2012a). "Définition botanique du mot "graine", d'après Caustier 1914", disponible sur <http://www.cnrtl.fr/definition/graine> (consulté le 10/08/2017).
- CNRTL (2012b). "Définition de "polyphage", d'après Séguy 1967", disponible sur <http://www.cnrtl.fr/definition/polyphage> (consulté le 10/08/2017).
- Colbach, N. (2006). Modélisation des effets des systèmes de culture sur les bioagresseurs. Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université de Bourgogne, Dijon, 104p.
- Colbach, N. (2010). Modelling cropping system effects on crop pest dynamics: how to compromise between process analysis and decision aid. *Plant Science*, 179, 1-13.
- Colbach N., Biju-Duval L., Gardarin A., Granger S., Guyot S.H.M., Mézière D., Munier-Jolain N.M., Petit S. (2014). The role of models for multicriteria evaluation and multiobjective design of cropping systems for managing weeds. *European Weed Research Society*, 54, 541-555.
- Colbach, N., Bertrand, M., Busset, H., Colas, F., Dugue, F., Farcy, P., Fried, G., Granger, S., Meunier, D., Munier-Jolain, N.M., Noilhan, C., Strbik, F. and Gardarin, A. (2016). Uncertainty analysis and evaluation of a complex, multi-specific weed dynamics model with diverse and incomplete data sets. *Environmental Modelling & Software*, 86, 184-203.
- Colbach, N., Colas, F., Pointurier, O., Queyrel, W., Villerd, J. (2017a). A methodology for multi-objective cropping system design based on simulations. Application to weed management. *European Journal of Agronomy*, 87, 59-73.

- Colbach, N., Cordeau, S., Garrido, A., Granger, S., Laughlin, D., Ricci, B., Thomson, F., Messéan, A. (2017b). Landsharing vs landsparing: how to reconcile crop production and biodiversity? A simulation study focusing on weed impacts. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, in press.
- Colbach, N., Moreau, D. (à paraître). Les processus impliqués dans la dynamique démographique des communautés adventices en réponse aux systèmes de culture. In *Gestion durable de la flore adventice des cultures* (Chauvel, B., Darmency, H., Munier-Jolain, N.M., Rodriguez, A., éditeurs). Editions Quae.
- Coulon, J., Marchal, P., Pupier, R., Allemand, R., Genest, L.C. and Clary, J. (2000). Coléoptères de Rhône-Alpes. Carabiques et Cicindèles. Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon. Société linéenne de Lyon.
- Crawley, M.J. (2000). Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*.
- Cromar, H.E., Murphy, S.D. and Swanton, C.J. (1999). Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds. *Weed Science*, 47 (2), 184-194.
- Cutler, G.C., Astatkie, T. and Chahil, G.S. (2016). Weed seed granivory by carabid beetles and crickets for biological control of weeds in commercial lowbush blueberry fields. *Agricultural and Forest Entomology*, 18 (4), 390-397.
- Davis, A.S., Daedlow, D., Schutte, B.J. and Westerman, P.R. (2011). Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates. *Methods in Ecology and Evolution*, 2 (6), 682-690.
- Davis, A.S., Dixon, P.M. and Liebman, M. (2004). Using matrix models to determine cropping system effects on annual weed demography. *Ecological Applications*, 14 (3), 655-668.
- Dictionnaire de l'environnement (2017). Définitions de épigé, modèle et ectotherme. Disponible sur <http://www.dictionnaire-environnement.com/> (consulté le 27/08/2017).
- Diekötter, T., Wamser, S., Wolters, V. and Birkhofer, K. (2010). Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 137 (1-2), 108-112.
- Directive 2009/128/CE, article 3, "Définition de la lutte intégrée contre les ennemis des cultures", disponible sur <http://agriculture.gouv.fr/article-3-de-la-directive-2009128ce> (mis à jour le 23/08/2012, consulté le 10/08/2017).
- DiTommaso, A., Ryan, M.R., Mohler, C.L., Brainard, D.C., Shuler, R.E., Allee, L.L. and Losey, J.E. (2014). Effect of Cry3Bb Bt Corn and Tefluthrin on Postdispersal Weed Seed Predation. *Weed Science*, 62 (4), 619-624.
- Ecophyto2018 (2008). Plan Ecophyto 2018 de réduction des usages de pesticides 2008-2018. 21: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche.
- Fischer, C., Thies, C. and Tschardt, T. (2011). Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 13 (4), 297-303.
- Gallandt, E.R., Molloy, T., Lynch, R.P. and Drummond, F.A. (2005). Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation. *Weed Science*, 53 (1), 69-76.
- Gardarin, A., Dürr, C., Mannino, M.R., Busset, H., Colbach, N. (2010). Seed mortality in the soil is related to seed coat thickness. *Seed Science Research*, 20, 243-256.

- Gardarin, A., Dürr, C., Colbach, N. (2012). Modeling the dynamics and emergence of multispecies weed seed bank with species traits. *Ecological Modelling*, 240, 123-138.
- Greenslade, P. J. M. 1963. Daily Rhythms Of Locomotor Activity In Some Carabidae (Coleoptera) *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 6, 171-18
- Holland J. M. (2002). *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Limited
- Heggenstaller, A.H., Menalled, F.D., Liebman, M. and Westerman, P.R. (2006). Seasonal patterns in post-dispersal seed predation of *Abutilon theophrasti* and *Setaria faberi* in three cropping systems. *Journal of Applied Ecology*, 43 (5), 999-1010.
- Holland, J.M. and Luff, M. (2000). The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews*, 5, 109-129.
- Honek, A., Martinkova, Z. and Jarosik, V. (2003). Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal of Entomology*, 100 (4), 531-544.
- Honek, A., Martinkova, Z. and Saska, P. (2005). Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology*, 93 (2), 345-352.
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. and Pekar, S. (2007). Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology*, 8 (4), 343-353.
- Hulme, P.E. (1994). Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology*, 82 (3), 645-652.
- Institut Technique de l'Agriculture Biologique (2012). *Connaître les adventices pour les maîtriser en grandes cultures sans herbicide*, édition août 2012, 88p.
- Janzen, D.H. (1971). Seed Predation by Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465-492.
- Jonason, D., Smith, H.G., Bengtsson, J. and Birkhofer, K. (2013). Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Landscape Ecology*, 28 (3), 487-494.
- Kamenova, S. (2013). Réseaux d'interactions, biodiversité et services écosystémiques en milieu agricole : que nous apprennent les coléoptères carabiques ? Université de Poitiers, Rennes.
- Kjellsson, G. (1985). Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L., II: seed predation and its consequences for dispersal and seed bank. *Oecologia*, 67 (3), 424-429.
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74 (1-3), 187-228.
- Kulkarni, S.S., Dossall, L.M., Spence, J.R. and Willenborg, C.J. (2015a). Depth of Seed Burial and Gender Influence Weed Seed Predation by Three Species of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae). *Weed Science*, 63 (4), 910-915.
- Kulkarni, S.S., Dossall, L.M. and Willenborg, C.J. (2015b). The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science*, 63 (2), 355-376.

- Kulkarni, S.S., Dossall, L.M., Spence, J.R., Willenborg, C.J. (2017). Field density and distribution of weeds are associated with spatial dynamics of omnivorous ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 236, 134-141.
- Labruyère, S., Ricci, B., Lubac, A., Petit, S. (2016). Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed-eating carabid species in arable landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 231, 183-192.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. and Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175-201.
- Lê, S., Josse, J. and Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25 (1), 1-18.
- Lefchek, J.S. (2015). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7 (5), 573-579.
- Liebman M., Gallandt E.R., 1997. 9 - Many Little Hammers: Ecological Management of Crop-Weed Interactions. In: *Ecology in Agriculture* (Jackson L.E., ed^eds), Academic Press, 291-343.
- Lovei, G.L. and Sunderland, K.D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41, 231-256.
- Loyce, C., Wery, J. (2006). Les outils des agronomes pour l'évaluation et la conception de systèmes de culture. In: T. Doré, M. Le Bail, P. Martin, B. Ney, J. Roger-Estrade (Eds.). *L'agronomie aujourd'hui*. Editions Quae, Versailles, pp. 77-95.
- Lundgren, J.G. and Rosentrater, K.A. (2007). The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interactions*, 1, 93-99.
- Marshall, E.J.P., Arnold, G.M. (1995). Factors affecting field weed and field margin flora on a farm in Essex, UK. *Landscape and Urban Planning*, 31, 205-216.
- Martinkova, Z., Saska, P. and Honek, A. (2006). Consumption of fresh and buried seed by ground beetles (Coleoptera : Carabidae). *European Journal of Entomology*, 103 (2), 361-364.
- Mauchline, A.L., Watson, S.J., Brown, V.K. and Froud-Williams, R.J. (2005). Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research*, 45 (2), 157-164.
- Meiss, H., Le Lagadec, L., Munier-Jolain, N., Waldhardt, R. and Petit, S. (2010). Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 138 (1-2), 10-16.
- Menalled, F.D., Marino, P.C., Renner, K.A. and Landis, D.A. (2000). Post-dispersal weed seed predation in Michigan crop fields as a function of agricultural landscape structure. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 77 (3), 193-202.
- Menalled, F. D.; Lee, J. C. & Landis, D. A. (2001). Herbaceous filter strips in agroecosystems: Implications for ground beetle (Coleoptera : Carabidae) conservation and invertebrate weed seed predation. *Great Lakes Entomologist*, 34, 77-91.
- Menalled, F.D., Liebman, M., Renner, K.A. (2006). The Ecology of Weed Seed Predation in Herbaceous Crop Systems. In: Singh, H.P., Batish, D.R., Kohli, R.K. (Eds.), *Handbook of Sustainable Weed Management*. The Haworth Press, New York, 297-327.

- Menalled, F.D., Smith, R.G., Dauer, J.T. and Fox, T.B. (2007). Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 118 (1-4), 49-54.
- Mézière, D., Petit, S., Granger, S., Biju-Duval, L., Colbach, N. (2015). Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecological Indicators*, 48, 157-170.
- Milaire, H. (1995). A propos de quelques définitions. *Phytoma, La Défense des Végétaux*, 474, 7-9.
- Munier-Jolain, N., Deytieux, V., Guillemain, J.P., Granger, S. and Gaba, S. (2008). Conception et évaluation multicritères de prototypes de systèmes de culture dans le cadre de la Protection Intégrée contre la flore adventice en grandes cultures. *Innovations Agronomiques*, 3, 75-88.
- Munier-Jolain, N.M., Guyot, S.H.M., Colbach, N. (2013). A 3D model for light interception in heterogeneous crop: weed canopies. Model structure and evaluation. *Ecological Modelling*, 250, 101-110.
- Navntoft, S., Kristensen, K., Johnsen, I., Jensen, A.M.M., Sigsgaard, L. and Esbjerg, P. (2016). Effects of weed harrowing frequency on beneficial arthropods, plants and crop yield. *Agricultural and Forest Entomology*, 18 (1), 59-67.
- Noroozi, S., Alizadeh, H. and Mashhadi, H.R. (2016). Temperature influences postdispersal predation of weed seeds. *Weed Biology and Management*, 16 (1), 24-33.
- Oerke, E.C. (2006). Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science*, 144, 31-43.
- 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 & Environment*, 116, 280-288.
- Petit, S., Boursault, A. and Bohan, D.A. (2014). Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology*, 111 (5), 615-620.
- Petit, S., Boursault, A., Le Guilloux, M., Munier-Jolain, N. and Reboud, X. (2011). Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 31 (2), 309-317.
- Petit, S., Trichard, A., Biju-Duval, L., McLaughlin, O.B. and Bohan, D.A. (2017). Interactions between conservation agricultural practice and landscape composition promote weed seed predation by invertebrates. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 240, 45-53.
- RCoreTeam (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org/.
- Roume A. (2011). Quelle est la contribution des milieux semi-naturels à la diversité et à la répartition des assemblages de Carabidae circulants et hivernants dans un paysage rural tempéré ? Thèse de doctorat. Université de Toulouse.
- Sanguaneko, P.P. and Leon, R.G. (2011). Weed management practices determine plant and arthropod diversity and seed predation in vineyards. *Weed Research*, 51 (4), 404-412.
- Saska, P., van der Werf, W., de Vries, E. and Westerman, P.R. (2008). Spatial and temporal patterns of carabid activity-density in cereals do not explain levels of predation on weed seeds. *Bulletin of Entomological Research*, 98 (2), 169-181.

- Saska, P., van der Werf, W., Hemerik, L., Luff, M.L., Hatten, T.D., Honek, A. (2013). Temperature effects on pitfall catches of epigeal arthropods: a model and method for bias correction. *Journal of Applied Ecology*, 50, 181-189.
- Schabol, R. (1767). *Dictionnaire pour la théorie et la pratique du jardinage et de l'agriculture, par principe et démontrées d'après la physique des végétaux*. Paris, Debure Père. 531 p.
- Sebillotte, M. (1974). *Agronomie et agriculture. Essai d'analyse des tâches de l'agronome*. Cahier ORSTOM, série Biologie, 3-25.
- Sebillotte, M. (1990). Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In : L. Combe et D. Picard coord., *Les systèmes de culture*. Inra, Versailles, 165-196.
- Sevic, A. (2003) Relations entre taille, forme des semences de mauvaises herbes et leur longévité dans le sol. Dijon, INRA.
- Shearin, A.F., Reberg-Horton, S.C. and Gallandt, E.R. (2007). Direct effects of tillage on the activity density of ground beetle (Coleoptera : Carabidae) weed seed predators. *Environmental Entomology*, 36 (5), 1140-1146.
- Storkey, J., Holst, N., Bojer, O.Q., Bigondiali, F., Bocci, G., Colbach, N., Dorner, Z., Riemens, M.M., Sartorato, I., Sonderskov, M., Verschwele, A. (2014). Combining a weed traits database with a population dynamics model predicts shifts in weed communities. *Weed Research*, 2-13.
- Taylor, R.L., Maxwell, B.D. and Boik, R.J. (2006). Indirect effects of herbicides on bird food resources and beneficial arthropods. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 116 (3-4), 157-164.
- Thiele, H.U. (1977). *Carabid Beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour*. Chapter 2: quantitative investigations on the distribution of carabids. Springer Editions, Berlin, 362p.
- Thorbek, P. and Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 41 (3), 526-538.
- Tooley, J.A., Froud-Williams, R.J., Boatsman, N.D. and Holland, J.M. (1999). Weed seed predation in arable field margins by carabid beetles (Carabidae: Coleoptera). *Aspects of Applied Biology*, 54, 211-216.
- Trichard, A. (2014) Effets des pratiques locales et du paysage sur des communautés en interaction : la prédation des adventices par les Carabidae en semis direct. Thèse de doctorat en Agroécologie. Dijon, INRA. 262 p.
- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L. and Petit, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology*, 14 (3), 235-245.
- van der Laet, R., Owen, M.D.K., Liebman, M. and Leon, R.G. (2015). Postdispersal Weed Seed Predation and Invertebrate Activity Density in Three Tillage Regimes. *Weed Science*, 63 (4), 828-838.
- Westerman, P., Liebman, M., Menalled, F.D., Heggenstaller, A.H., Hartzler, R.G. and Dixon, P.M. (2005). Are many little hammers effective? - Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems. *Weed Science*, 53 (3), 382-392.
- Westerman, P.R., Hofman, A., Vet, L.E.M. and van der Werf, W. (2003a). Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeal weed seed predation in organic cereal fields. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 95 (2-3), 417-425.

- Westerman, P.R., Liebman, M., Heggenstaller, A.H. and Forcella, F. (2006). Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation. *Weed Science*, 54 (3), 566-574.
- Westerman, P.R., Wes, J.S., Kropff, M.J. and Van der Werf, W. (2003b). Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, 40 (5), 824-836.
- Westerman, P.R., Liebman, M., Heggenstaller, A.H., Forcella, F. (2006). Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed losses due to predation. *Weed Science*, 54, 566-574.
- Westerman, P. R., Luijendijk, C. D., Wevers, J. D. A. & Van der Werf, W. (2011) Weed seed predation in a phenologically late crop. *Weed Research*, 51 (2), 157-164.
- Winqvist, C., Bengtsson, J., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Eggers, S., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J., Pärt, T., Thies, C., Tschardtke, T., Weisser, W.W., Bommarco, R. (2011). Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *Journal of Applied Ecology*, 48 (3), 570-579.
- Zhang, J. and Drummond, F.A. (1998). Effect of crop habitat and potato management practices on the population abundance of adult *Harpalus rufipes* (Coleoptera: Carabidae) in Maine. *Journal of Agricultural Entomology*, 15 (1), 63-74.