THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE

PREPARÉE A

L'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE) de Dijon

Ecole doctorale n°554
« Environnements – Santé » (E-S)

Doctorat de spécialité : Sciences agronomiques

Par

Benjamin Carbonne

Le rôle des interactions biotiques dans un système proie-prédateur : le cas de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes

Directrice de thèse : **Sandrine Petit Michaut** et co-directeur : **David A. Bohan**

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le **4 décembre 2020**

Composition du Jury :

François Bretagnolle	*Professeur, Université de Bourgogne, Dijon (France)*	Président du jury
Marc Dufrêne	*Professeur, Gembloux Agro-Bio Tech, Université de Liège, Gembloux (Belgique)*	Rapporteur
Muriel Valantin-Morison	*Directrice de recherches, INRAE, AgroParisTech, Grignon (France)*	Rapportrice
Elsa Canard	*Chargé de recherches, INRAE, Rennes (France)*	Examinatrice
Adrien Rusch	*Chargé de recherches, INRAE, Bordeaux (France)*	Examinateur
Sandrine Petit Michaut	*Directrice de recherches, INRAE, Dijon (France)*	Directrice de thèse
David A. Bohan	*Directeur de recherches, INRAE, Dijon (France)*	Co-encadrant de thèse

Cette thèse a été financée par le **Meta-Program SMaCH** ("Gestion durable de la santé des cultures") de l'INRAE et le projet européen **ERA-NET C-IPM project BioAWARE** ('Could Biodiversity Assure Weed regulAtion for Resilient Ecosystem service provision?", https://projects.au.dk/c-ipm/research/bioaware/).

Elle a été préparée au sein de l'UMR INRAE 1347 Agroécologie, dans le Pôle 'Gestion Durable des Adventices'.

Centre INRAE, Centre de Dijon
17 rue Sully, BP 86510
21065 DIJON Cédex
FRANCE

Remerciements

Je tenais tout d'abord à remercier mes deux encadrants de thèse, **Sandrine Petit Michaut** et **David Bohan**, sans qui tout ce travail n'aurait pas été possible. Merci sincèrement à tous les deux de m'avoir accordé votre confiance en me donnant l'opportunité de réaliser ce travail à vos côtés durant ces dernières années. **Sandrine**, je te remercie tout particulièrement pour ton pragmatisme et ton encadrement qui m'ont fait grandir et gagner en confiance en moi. **Dave**, je te remercie en particulier pour l'optimisme dont tu as toujours fait preuve mais aussi pour m'avoir donné l'occasion d'intégrer le projet BioAWARE. J'ai beaucoup apprécié de travailler avec vous deux, ce fut trois années riches en apprentissage et en émotions.

Je tiens à remercier **Elsa Canard**, **Adrien Rusch** et **François Bretagnolle** d'évaluer mon travail de thèse, et en particulier **Muriel Valantin-Morison** et **Marc Dufrêne** pour avoir accepté d'en être les rapporteurs. J'espère que vous trouverez ce travail enrichissant et plaisant à lire.

Pour m'avoir conseillé et guidé à deux reprises, je tenais à remercier l'ensemble des membres de mon comité de pilotage : **Manuel Plantagenest**, **Aude Vialatte**, **François-Xavier Dechaume-Moncharmont** et **Bruno Chauvel**. Merci à vous tous de votre bienveillance et de vos nombreux conseils au cours de nos réunions qui ont apporté un regain de vigueur à mon travail, mais m'ont aussi permis d'avancer plus sereinement.

Je souhaite remercier le **Meta-Programme SMaCH** de l'INRAE et le projet européen **BioAWARE** pour avoir financé ma thèse.

Un grand merci à l'ensemble des membres du projet **BioAWARE** pour l'ouverture d'esprit qu'ils m'ont apportée et les nouveaux pays que j'ai pu découvrir grâce à eux. Je remercie tout particulièrement le groupe des doctorants du projet : **Britta**, **Eirini**, **Hana** et **Veronika**, au sein duquel nous nous sommes épaulés les uns les autres, et qui m'a permis de ne jamais me sentir seul face à mon travail. Je remercie aussi **Pavel**, **Jiří** et **Corinna** pour l'intérêt qu'ils ont manifesté pour mes recherches, et pour leurs précieuses relectures. Je remercie aussi chaleureusement **les agriculteurs** qui nous ont permis d'investir leurs parcelles à travers l'Europe, le temps de quelques échantillonnages.

Et maintenant, place à une longue liste de dédicaces à des personnes qui se sont énormément investies dans mon travail, que ce soit à travers le suivi des parcelles de BioAWARE ou les expérimentations dans les microcosmes et les mésocosmes. Leur implication a été un véritable moteur pour la collecte des données et m'a poussé à valoriser au mieux notre travail collectif. Une dédicace spéciale à **Claude** : merci beaucoup pour ton investissement sur BioAWARE et les mésocosmes, mais aussi pour ta constante bonne humeur, ainsi que pour toutes les chocolatines (~~pains au chocolat~~) et les bonbons qui nous accompagnaient toujours sur le terrain. **Chantal**, je te remercie énormément pour ton implication et ton aide précieuse sur le terrain mais aussi en laboratoire, que ce soit pour les régurgitations des carabes ou leur identification. Tu as été tout simplement indispensable. **Luc,** merci d'avoir mis à contribution tes bras pour soulever ce satané vortis mais aussi ta tête pour tracer toutes ces cartes à travers l'Europe. **Annick**, merci beaucoup pour ta bienveillance, tes conseils et ton énorme implication dans l'expérimentation sur les mésocosmes, ton aide a été vraiment précieuse. Maintenant, place aux jeunes : **Emilien**, **Rémi**, **Julie** et **Emeline**, merci à vous quatre pour votre motivation et le temps considérable passé à identifier des insectes, faire des relevés d'adventices ou encore évaluer le stock semencier. Un grand merci à vous tous, vous avez été les piliers qui ont soutenu mon travail, et j'espère que cette thèse sera à la hauteur de vos attentes. Un énorme merci à toutes les personnes qui se

sont rendues disponibles plus ponctuellement pour m'aider, même si le temps vous manquait: **Eric**, **Auxence**, **Olivia**, **Floriane**, **Maude**, **Séverin**, **Stéphane** et **Benoît**.

Je remercie les membres de mon équipe COMPARE, qui, à travers des échanges ou des conseils, m'ont aiguillé sur telle ou telle piste. En particulier, je remercie **Alice**, **Lucile** et **Stéphane** dont les discussions m'ont beaucoup aidé. Merci à toi **Alice** pour nos nombreuses virées pour collecter les carabes et pour avoir enfin réussi après plusieurs années à écrire correctement mon nom, et merci à toi **Lucile** pour tout l'enthousiasme que tu mets dans tes « bonjour » du matin et ton appui scientifique. J'ai été ravi de travailler avec vous tous à un moment ou un autre de ma thèse, et j'espère avoir l'occasion de continuer à collaborer avec vous. Merci aussi à **Fabrice** pour son aide sur les analyses statistiques, mais aussi aux éminents statisticiens et créateurs de packages R qui savent se rendre disponibles depuis l'autre bout du monde pour aider ceux dans le besoin : **Achim Zeiless**, **Russel Lenth** et **Nicholas Gotelli**.

Je tiens à remercier **Chloé Galland** qui nous a fait confiance pour réaliser son stage de M2 avec nous. Merci pour toute l'énergie que tu as investie dans ton travail. Je remercie aussi **Lola**, qui, même s'il s'agissait d'un stage de plus courte durée, s'est énormément investie et a fait preuve de beaucoup d'enthousiasme pour nous épauler sur le terrain.

Merci beaucoup à **Romain, Lucile**, **Emeline**, **Inès** et **Marjo** pour vos précieuses relectures de la thèse.

Je remercie trois filles extraordinaires : **Marine**, **Laurianne** et **Morgane**, qui depuis « la naissance » (au moins) ou le collège font partie de ma vie, ont forgé ma personne et sont toujours là pour moi malgré les distances qui nous séparent. Un grand merci à tous mes amis dijonnais et parisiens pour les nombreuses soirées de jeux de société, de discussions ou de dégustation de roulés saucisses © : **Emeline**, **Jérémy**, **Laurène**, **Akli**, **Marie**, **Clémence**, **Jp**, **Antonine**, **Floriane**, **Olivia**, **Morgane**, **Martin**, **Thomas**, et **Emilien**. Merci aussi à tous les autres collègues de l'INRAE que je n'ai pas déjà cités, pour toutes les parties de laser game et les repas du midi partagés avec vous à la cantine ou dehors au milieu des guêpes : merci à toi **Guillaume**, **Didac**, **Iheb**, **Gwladys**, **Inès**, **Mathieu**, **Laura**, **Rolland**, **Nicolas M.** et **C.**, **Damien D.** et **C.**, **Sibylle**, **Ingvild**, **Lucie** pour vos discussions animées autour de tout et n'importe quoi.

Un énorme merci à toute ma **famille** pour leur soutien et leur intérêt pour mon travail. Merci à mes **parents** et ma **sœur** pour la confiance qu'ils placent en moi, j'espère que ce travail (que vous ne lirez très probablement pas en entier…mais merci d'avoir essayé), vous rendra quand même fiers ! Merci aussi à **Claire**, **Minette**, **Clément**, **Chloé** et **Gérard** qui accompagnent souvent mes moments de repos lors desquels je viens me ressourcer à Saurat.

Finalement, je remercie deux dernières pépites mais pas des moindres : **Romain** et **Nimbus**, l'un pour m'avoir poussé vers le haut, donné confiance en moi et démêlé de nombreuses phrases incompréhensibles, et l'autre pour m'apporter, entre deux réclamations de pâtées, tout l'amour, le réconfort et la malice dont un chat est capable.

Pour terminer, simplement un petit mot pour remercier…mais surtout m'excuser, auprès de tous **les carabes** qui ont eu le malheur de tomber dans mes pièges et qui ont subi de nombreux flash photo, des inhumations dans l'alcool ou que j'ai pu forcer à vomir ! Désolé…j'espère sincèrement que votre sacrifice permettra que l'on reconnaisse davantage le service que vous nous rendez !

Liste des productions scientifiques

Liste des articles dans des revues internationales à comité de lecture :

➢ Articles dans le cadre de la thèse

- **Direct and indirect effects of landscape and field management intensity on carabids through trophic resources and weeds.**
  Carbonne, B., Bohan, D.A., Foffova, H., Daouti, E., Frei, B., Neidel, V., Saska, P., Skuhrovec, J. & Petit, S.
  In preparation for *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences.*

- **The resilience of weed seedbank regulation by carabid beetles, at continental scales, to alternative prey.**
  Carbonne, B., Petit, S., Neidel, V., Foffova, H., Daouti, E., Frei, B., Skuhrovec, J., Řezáč, M., Saska, P., Wallinger, C., Traugott, M. & Bohan, D.A.
  Published in *Scientific Reports.* DOI: 10.1038/s41598-020-76305-w

- **Key carabid species drive spring weed seed predation of *Viola arvensis*.**
  Carbonne, B., Bohan, D.A. & Petit, S.
  Published in *Biological control.* DOI: 10.1016/j.biocontrol.2019.104148

- **Weed seed availability, carabid intraspecific interference and their interaction drive weed seed consumption by carabid beetles.**
  Carbonne, B., Bohan, D.A., Charalabidis, A. & Petit, S.
  Published in *Agricultural and Forest Entomology.* DOI: 10.1111/afe.12346

- **Diversity of foraging strategies and responses to predator interference in seed-eating carabid beetles.**
  Charalabidis, A., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Carbonne, B., Bohan, D.A. & Petit, S.
  Published in *Basic and Applied Ecology*. DOI : 10.1016/j.baae.2019.02.003

➢ Articles hors cadre de la thèse

- **Landscape-scale expansion of agroecology to enhance natural pest control: a systematic review.**
  Petit, S., Muneret, L., Carbonne, B., Hannachi, M., Ricci, B., Rusch, A. & Lavigne, C.
  Published in *Advances in Ecological Research.* DOI: 10.1016/bs.aecr.2020.09.001

Liste des communications orales dans un congrès international ou national :

- Carbonne B., Bohan D.A., & Petit S. (2019). **Toward a better understanding of in-field weed regulation by carabid beetles, and their functional characteristics, in European arable landscapes**. "Carabids in extreme environments. 19th European Carabidologists Meeting". Trento, Italy, 16-20 septembre 2019. (https://doi.org/10.3897/aca.2.e38379).

- Carbonne B., Bohan D.A., Petit S. (2019). **Vers une meilleure compréhension de la prédation des graines d'adventices par les carabes en grandes cultures**. "25ième Forum des jeunes chercheurs Environnements-Santé, Université de Bourgogne Franche-Comté". Dijon, France, 13-14 juin 2019.

- Carbonne B., Bohan D.A., Petit S. (2019). **Toward a better prediction of in-field weed regulation by carabid beetles in European arable landscapes**. "Journée des doctorants du département SPE". Rennes, France, 21-24 mai 2019.

- Carbonne B., Bohan D.A., & Petit S. (2019). **Toward a better prediction of in-field weed regulation by carabid beetles in European arable landscapes**. "Journée des doctorants UMR Agroécologie". Dijon, France, 30 avril 2019.

- Carbonne B., Bohan D.A., & Petit S. (2019). **Toward a better prediction of in-field weed regulation by carabid beetles in European arable landscapes**. "IOBC: Landscape management for functional biodiversity." Wageningen, Pays-Bas, 27-29 mars 2019 vol.143. p.90-94. (Lien vers l'article de conférence).

Liste des communications par affiche dans un congrès international ou national :

- Carbonne B., Bohan D.A. & Petit S. (2018). **Seed availability, intraspecific interference and their interaction drive *per capita* weed seed consumption by carabid beetles**. "Colloque de la Société Française d'Ecologie et d'Evolution". Rennes, France, 22-25 septembre 2018.

- Carbonne B., Bohan D.A. & Petit S. (2018). **Intraspecific interference does not reduce weed seed consumption in two carabid species**. "Journée des doctorants du département SPE". Nice, France, 27-29 juin 2018.

- Carbonne B., Bohan D.A., Petit S. (2017). **Effects of seed and carabid densities on the weed seed predation service.** "18th European Carabidologist Meeting". Rennes, France, 25-29 septembre 2017.

Liste des travaux encadrés :

- Galland C. (2018). **The effect of carabid interactions on the seed predation.** Université de Bourgogne. Master 2. Encadrant: Bohan D.A., Petit S, Dechaume-Moncharmont F.-X, & Carbonne B.
- Broquet L. (2018). **La predation des grains d'adventices par les carabes.** AgroSup Dijon. 2ième année d'école d'ingénieur. Encadrant: Bohan D.A. & Carbonne B.

Liste des documents dans d'autres médias et événements divers, contribuant à la diffusion des connaissances scientifiques

• **Participation aux Journées Portes Ouvertes de l'INRAE de Dijon** du 12 au 13 octobre 2019 avec des présentations orales sur les carabes au grand public.

• **Entrevue radiophonique avec Jérémy Querenet.** La science infuse. Diffusée le 15 février 2019. France Bleu Besançon. https://www.francebleu.fr/emissions/made-franche-comte/besancon/des-insectes-contre-les-mauvaises-herbes

• UMR Agroécologie, Pôles GEAPSI et GESTAD (2018). **Exposition grand public** : **"Graines. Elles sont parmi nous, découvrez leur vraie nature"** Jardin des Sciences, Dijon, France, 5 avril 2018 - 6 janvier 2019.

• **Entrevue télévisée avec François Chevré.** LCP Le Mag « Made in bio ». Diffusée le 17 juin 2018. La chaîne parlementaire. Lien vers la vidéo.

• **Participation à la fête de la nature et de la biodiversité au Jardin des Sciences du Parc de l'Arquebuse** à Dijon le dimanche 21 mai 2017.

Enseignement

• **Mission d'enseignement à l'Université de Bourgogne** : Cours d'introduction à l'écologie. Niveau 1er et 2ème année de Licence. 130 h équivalent TD (années universitaires 2017/2018 et 2018/2019).

• **Mission d'enseignement à Agrosup :** Cours « Interactions plantes-insectes à l'échelle du territoire : le cas de la régulation des graines d'adventice par les carabes », Carbonne B. & Ricci B. 12 décembre 2018.

.

Table des matières

Remerciements 1
Liste des productions scientifiques 3
Table des matières 6
Liste des tables 10
Liste des figures 13

Chapitre 1 : Introduction générale 19
1. Un contexte agricole en mutation 21
1.1. L'intensification agricole du XX^{e} siècle 21
1.2. Les conséquences de l'intensification agricole 21
1.3. Vers un changement de paradigme : l'agroécologie 24
1.4. La lutte contre les adventices : un défi pour l'agroécologie 25
2. Vers un recours aux régulations biologiques naturelles dans les agroécosystèmes 27
2.1. La régulation biologique 27
2.2. Les leviers du contrôle biologique par conservation 28
2.3. Les ennemis naturels et la régulation biologique des bioagresseurs 29
2.4. L'influence des caractéristiques des communautés d'ennemis naturels 30
2.5. L'influence des caractéristiques des proies 34
3. Cas d'étude : les carabes 35
3.1. Les carabes : des ennemis naturels prometteurs 35
3.2. Les déterminants des communautés de carabes dans les agroécosystèmes 38
4. La prédation et régulation des graines d'adventices par les carabes 42
4.1. Généralités sur la prédation des graines 42
4.2. Cycle des adventices et interception des graines par les carabes 42
4.3. La consommation des graines par les carabes 43
4.4. La présence d'espèces-clés 44
4.5. De la prédation à la régulation des graines 45
5. La prédation des graines au centre d'un réseau complexe d'interactions 47
5.1. Les déterminants de la prédation des graines par les carabes 47
5.2. Le rôle des interactions biotiques sur la prédation des graines 48
5.3. Les méthodes pour une approche intégrée de la prédation des graines 51
6. Objectif et plan de la thèse 53
6.1. Démarche générale et objectif de la thèse 53
6.2. Plan de la thèse 56

Chapitre 2 : Matériels et méthodes 59
1. Le dispositif d'observation paneuropéen du projet BioAWARE 61
1.1. Le dispositif d'observation 62
1.2. Mesures et prélèvements effectués 62
2. Les dispositifs de suivis de parcelles dijonnaises 64
2.1. Le dispositif d'observation 64
2.2. Mesures et prélèvements effectués 65
3. Les mésocosmes : la mise en place d'un dispositif semi-contrôlé proche des conditions au champ 65
4. Les microcosmes : un dispositif simplifié en conditions contrôlées 66
4.1. Dispositif 1 67
4.2. Dispositif 2 68

Partie 1 : Le rôle des proies alternatives dans la structuration des communautés de carabes et sur la prédation et régulation des graines d'adventices 69

Chapitre 3 : Les effets directs et indirects du paysage et de la gestion parcellaire sur les carabes à travers le contexte biotique de l'habitat [Chapitre en anglais] 71
1. **Introduction** 76
2. **Materials and Methods** 78
   2.1. Study area and sampling design 78
   2.2. Response variables: activity-density and species richness of granivore and omnivore carabids 78
   2.3. Exogenous variables: landscape variables, local field management intensity and weather 79
   2.4. Local biotic context variables: standing weeds and trophic resources 80
   2.5. Statistical analysis 81
3. **Results** 82
   3.1. Models explaining variations in granivores 82
   3.2. Models explaining variations in omnivores 83
4. **Discussion** 87
5. **Supplementary materials** 91

Chapitre 4 : La résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face à la disponibilité des proies alternatives [Chapitre en anglais] 107
1. **Introduction** 112
2. **Results** 113
   (i) The relationship between the weed seedbank change and the AD of carabids 115
   (ii) Weed seedbank regulation relationship will co-vary with the availability of alternative prey biomass 115
   (iii) The relationship between the activity-density of carabids and weed seed predation 117
   (iv) The local availability of alternative prey biomass will be a significant co-variate of the *per capita* seed consumption by carabids 117
3. **Discussion** 120
4. **Materials and Methods** 123
   4.1. Sampling site and field experimental design 123
   4.2. Sampling of carabids 124
   4.3. Weed seedbank regulation 124
   4.4. Weed seed predation 124
   4.5. Sampling of alternative prey 125
   4.6. Field management and landscape co-variables 125
   4.7. Statistical analysis 125
5. **Supplementary materials** 128

Partie 2 : Le rôle des interactions intra et interspécifiques entre carabes sur la prédation des graines d'adventices 149

Chapitre 5 : Les espèces-clés de carabes à l'origine de la prédation des graines de *Viola arvensis* dans les parcelles cultivées au printemps [Chapitre en anglais] 151
1. **Introduction** 156
2. **Materials and Methods** 157
   2.1. Field data 157
   2.2. Linking carabid assemblages to seed predation 158
   2.3. Statistical analysis 159
3. **Results** 161
   3.1. Relating seed predation to carabid assemblages at the plot level 161
   3.2. Relating plot level seed predation to transect level carabid assemblages 163
   3.3. Relating seed predation to carabid assemblages at the transect level 164
4. **Discussion** 166

4.1. The key taxa driving seed depletion 166
4.2. The spatial and taxonomic resolution 168
4.3. Enhancing weed seed predation in arable landscapes 169
5. Supplementary materials 171

Chapitre 6 : L'effet des interactions intraspécifiques entre carabes et de la densité des graines sur la prédation [Chapitre en anglais] 181
1. Introduction 186
2. Materials and Methods 187
2.1. Carabid beetles and weed seeds species 187
2.2. Experimental design 188
2.3. Statistical analysis 190
3. Results 191
4. Discussion 195
4.1. PCSM response of isolated individuals to seed density 195
4.2. PCSM response to carabid conspecific interferences 195
4.3. Changes of PCSM response to seed density induced by carabid conspecifics 196
5. Conclusion 197
6. Supplementary materials 198

Chapitre 7 : L'effet des interactions intra et interspécifiques des carabes sur la prédation des graines d'adventices 201
1. Introduction 205
2. Matériels et méthodes 206
2.1. Les espèces de carabes et de graines utilisées 206
2.2. Design expérimental 207
2.3. Les traitements 208
2.4. Analyses statistiques 210
3. Résultats 210
4. Discussion 211
5. Annexes 213

Chapitre 8 : L'émergence d'un effet multi-prédateur entre carabes sur la prédation des graines d'adventices 215
1. Introduction 219
2. Matériels et méthodes 221
2.1. Les espèces de carabes et de graines d'adventices utilisées 221
2.2. Le design expérimental 222
2.3. Analyses statistiques 224
3. Résultats 225
4. Discussion 229
4.1. Les préférences alimentaires et la performance des trois espèces de carabes 229
4.2. Le traitement multi-prédateur moins performant que les meilleurs traitements mono-prédateurs 230
4.3. Un contrôle des germinations par les carabes 231
5. Annexes 232

Chapitre 9 : Discussion générale 237
1. Le signal européen d'une régulation du stock semencier d'adventices par les carabes 240
1.1. La conduite d'une approche corrélative à l'échelle européenne 240
1.2. Une approche expérimentale pour aller plus loin 242
2. Les acteurs-clés de la prédation des graines d'adventices et leurs interactions 243
2.1. Les espèces-clés de carabes 243
2.2. L'effet de la complémentarité et des interactions entre les carabes-clés sur la prédation de graines 245

3. La prédation des graines est modulée par les proies alternatives 246
3.1. La dépendance de l'efficacité des omnivores à la présence des proies alternatives 246
3.2. Un effet variable dans le temps et suivant le type de proies alternatives 248
4. Comment renforcer le processus de prédation et de régulation des graines d'adventices par les carabes ? 249
4.1. Une prédation de graines souvent limitée par le nombre de carabes 249
4.2. Favoriser les carabes pour optimiser la prédation des graines 250
4.3. La nécessité de prendre en compte les interactions biotiques avec les ressources 252
4.4. Quel rôle de la diversité des carabes ? 254
5. Conclusion 255

Références 257

Liste des tables

Chapitre 3 : Les effets directs et indirects du paysage et de la gestion parcellaire sur les carabes à travers le contexte biotique de l'habitat

Table III.1 : Models and path coefficients for the four SEMs: activity-density and richness of granivores and omnivores 86
Supp. Mat. Table III.1 : Description of the 101 carabid species trapped in the experiment. 92
Supp. Mat. Table III.2 : Descriptive statistics for activity-density and species richness per field of the carabids captured, sorted by omnivores and granivores for each country. 95
Supp. Mat. Table III.3 : Hierarchical structure of the levels of detail of the land-use. 95
Supp. Mat. Table III.4 : Spearman correlations between explanatory variables (landscape variables and field management intensity) 96
Supp. Mat. Table III.5 : Descriptive statistics of the landscape variables for AU: Austria, CZ: the Czech Republic, FR: France and SW: Sweden and overall countries. 96
Supp. Mat. Table III.6 : Field management information per country, with the mean: field size, N dose (kg/ha), number of active ingredients used for herbicide (Herb AI), fungicide (Fung AI) and insecticide (Insect AI), number of field visit: total (Management Intensity) and to spray pesticide (Pesticide Intensity) 96
Supp. Mat. Table III.7 : Contribution of the weather variables to the first two axes of the PCA, and percentage of explained variance for each axes 97
Supp. Mat. Table III.8 : Descriptive statistics (mean (SD), median [min, max]) for abundance and species/family/taxa richness per field of the standing weeds, weed seeds and animal prey for each country. 97
Supp. Mat. Table III.9 : Description of the 97 weed species counted in the experiment 98
Supp. Mat. Table III.10 : Description of the 23 weed seed families identified in the vortis suction samples. 101
Supp. Mat. Table III.11 : Description of all alternative prey trapped in experiment. 102
Supp. Mat. Table III.12 : Correspondence between the index used to estimate the number of Collembola and the range of abundance per sample. 103
Supp. Mat. Table III.13 : List of the complete models composing the SEMs, with the response and the explanatory variables before and after the model simplification procedure 104
Supp. Mat. Table III.14 : Results of single models relating carabid variables to field management intensity, proportion of cereal (pCereal), Shannon Habitat Diversity Index of crop (SHDICrop), length of interface between crop and semi-natural-habitat (iSNH) and weather descriptors (Weather_PC1 and Weather_PC2) 105
Supp. Mat. Table III.15 : Summary of crop diversity (SHDICrop), proportion of cereal (pCereal), length (km) of interface between crop and semi-natural habitat (iSNH), field management intensity and the overall effects on richness and abundance/activity-density of standing weeds, weed seeds, animal prey and carabids 105

Chapitre 4 : La résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face à la disponibilité des proies alternatives

Table IV.1 : Results of linear models relating the follow-up seedbank to the initial seedbank, the proportion of crop, the pesticide intensity and to the seed-eating carabid AD alone or in interaction with alternative prey biomass.. 116
Table IV.2 : Results of mixed linear models relating weed seed predation rates (based on seed cards count) to proportion of arable crops, pesticide intensity and activity-density (AD) of seed-eating (SE) carabids in interaction with session. 119
Table IV.3 : Summary of the results obtained for the four expectations. 120

Supp. Mat. Table IV.1 : Descriptive statistics for activity-density per field per session of the carabids caught sorted by trophic guilds and countries. 128
Supp. Mat. Table IV.2 : Description of the 117 carabids species trapped in experiment 129
Supp. Mat. Table IV.3 : Descriptive statistics for the initial and the follow-up seedbank estimation before and after the crop cultivation, and for the seedbank change according to the country. 133
Supp. Mat. Table IV.4 : Descriptive statistics for the average number of seeds eaten and seed predation rate per field and session. 134
Supp. Mat. Table IV.5 : Descriptive statistics for the *per capita seed consumption* (PCSC) per field and session for the different carabid groups. 135
Supp. Mat. Table IV.6 : Correspondence between the index used to estimate the number of Collembola and the range of abundance per sample. 135
Supp. Mat. Table IV.7 : Description of the alternative prey sampled in experiment. 136
Supp. Mat. Table IV. 8 : Description of the Arachnida trapped in experiment. 137
Supp. Mat. Table IV.9 : Description of all alternative prey trapped in experiment 138
Supp. Mat. Table IV.10 : Results of linear models relating the follow-up seedbank to the initial seedbank, proportion of arable crops, pesticide intensity and AD of carabids alone or in interaction with alternative prey biomass. 139
Supp. Mat. Table IV.11 : Results of mixed linear models relating weed seed predation rates to proportion of arable crops, pesticide intensity and activity-density (AD) of carabids in interaction with session. 142
Supp. Mat. Table IV.12 : Coordinates of the sampling sites for each country 145
Supp. Mat. Table IV.13 : Descriptive statistics for field size, number of field visit to spray pesticide (Pesticide Intensity) and the proportion of arable crops (pCrop) 145
Supp. Mat. Table IV.14 : Verification of autocorrelation between carabids and prey variables using LMM with country and session in fixed effect, and field in random effect. 147

Chapitre 5 : Les espèces-clés de carabes à l'origine de la prédation des graines de *Viola arvensis* dans les parcelles cultivées au printemps

Table V.1: Summary of the information on the five datasets contained in the database. 158
Table V.2: Summary of all genus and species of seed eaters and intraguild predators integrated in the analysis with their corresponding activity-density (AD) and occurrence (%). 159
Supp. Mat. Table V.1 : List of all genera caught with their corresponding species and group (seed eaters (SE), potential intraguild predator (PI) or other species (OS)). 171
Supp. Mat. Table V.2: Pairwise comparison between the subgroups obtained with the regression trees for the estimated marginal means based on the linear mixed model fitting the predation rates of *V. arvensis*.. 172
Supp. Mat. Table V.3: List of the species present in the data set. 173
Supp. Mat. Table V.4 : List of the genera present in the data set. 176
Supp. Mat. Table V.5 : List of the three main surrogate splits obtained at each split for the regression trees performed at the plot level, for (A) the genera and (B) the species. 177
Supp. Mat. Table V.6: List of the three main surrogate splits obtained at each split for the regression trees performed at the intermediate level, for (A) the genera and (B) the species. 178
Supp. Mat. Table V.7 : List of the three main surrogate splits obtained at each split for the regression trees performed at the transect level, for (A) the genera and (B) the species.. 178

Chapitre 6 : L'effet des interactions intraspécifiques entre carabes et de la densité des graines sur la prédation

Table VI.1: Summary table of the parameters of the experiments. 189

Table VI. 2: Results of the linear mixed model realised for each pair of carabid and weed species, to fit the cumulative total seed consumptions (C_T) against sample time (continuous variable), density treatments and their interaction..... 192
Table VI. 3: Results of the generalized linear models realised for each pair of carabid and weed species, to fit the *per capita seed mortality* density treatments at three separate sample times: 24, 48 and 72 hours. 193
Supp. Mat. Table VI. 1: Result of the generalized linear models realised for each pair of carabid and weed species, to fit the proportion of buried seeds during the experiment against carabid and seed densities..... 198
Supp. Mat. Table VI. 2: Results of the Estimated Marginal Means pairwise comparison of the cumulative total seed consumption (C_t) at each sample time point (6, 24, 30, 48, 54 and 72 hours). 199
Supp. Mat. Table VI. 3: Results of the Estimated Marginal Means pairwise comparison of the *Per Capita Seed Mortality* at three separate sample time: 24, 48 and 72 hours..... 200
Supp. Mat. Table VI. 4 : Mean (SD=standard deviation) of the *Per Capita Consumption* and the *Per Capita Seed Mortality* after 72 hours for the different carabid and weed seed combination according to the treatments. 200

Chapitre 7 : L'effet des interactions intra et interspécifiques des carabes sur la prédation des graines d'adventices

Table VII.1 : Table des différents traitements avec les individus stimulus et nombre de répétitions réalisées (N) pour les trois espèces de carabes testées (individu focal)..... 209
Table VII.2 : Résultats des modèles linéaires généralisés testant l'effet des traitements, de la taille et du sexe sur les taux de prédation de graines séparément pour chaque espèce focale 210
Table VII.3 : Analyse de contraste réalisée sur les Estimated Marginal Means (EMMs) entre les différents niveaux de tailles et de sexes pour les taux de prédation de graines de chaque espèce de carabe. 211
Table Annexe VII.1 : Limite des classes de taille utilisées (petit, moyen et grand) pour décrire la taille des carabes. 213
Table Annexe VII.2 : Résultats des modèles linéaires généralisés testant l'effet des traitements, du côté du microcosme et de leur interaction sur le nombre de présences des individus focaux recensées à l'aide des photographies. 213

Chapitre 8 : L'émergence d'un effet multi-prédateur entre carabes sur la prédation des graines d'adventices

Table VIII.1 : Table ANOVA des modèles généralisés mixtes permettant d'évaluer les effets des traitements carabes, des espèces adventices et leur interaction, sur les taux de prédation de graines (session 2), le nombre de germinations adventices et le nombre de graines germées dans la banque de graines du sol. 229
Table Annexe VIII.1 : Liste des espèces "autres" retrouvées dans les mésocosmes sans y avoir été ajoutées..... 232
Table Annexe VIII.2 : Résultats des contrastes réalisés sur les moyennes estimées marginales (EMMs) des taux de prédation 233
Table Annexe VIII.3 : Résultats des comparaisons par paires des moyennes estimées marginales des taux de prédation des cartes de prédation, entre les différentes espèces adventices pour chaque traitement de carabes.. 234
Table Annexe VIII.4 : Résultats des comparaisons par paires des moyennes estimées marginales des taux de prédation des cartes de prédation, entre les différents traitements de carabes pour chaque espèce adventice séparément..... 234
Table Annexe VIII.5 : Résultats des comparaisons par paires des moyennes estimées marginales du nombre de germination dans les mésocosmes entre les différents traitements de carabes pour les différentes espèces adventices séparément. 235
Table Annexe VIII.6 : Résultats des comparaisons par paires des moyennes estimées marginales du nombre de graines germées dans la banque de graines du sol entre les différentes espèces adventices..... 235
Table Annexe VIII.7 : Table ANOVA des modèles généralisés mixtes permettant d'évaluer les effets des traitements carabes, des espèces adventices et leur interaction sur les taux de prédation de graines relevés grâce aux cartes de prédation. 236

Liste des figures

Chapitre 1 : Introduction générale

Figure I.1 : Simplification du paysage du XIXe siècle (à gauche) à nos jours (à droite). D'après Fischesser & Dupuis-Tate, (2007). 22
Figure I.2: Indice global d'abondance des invertébrés entre 1970 et 2010. D'après Dirzo *et al.*, (2014). 23
Figure I.3: Importances relatives des diverses menaces pour la biodiversité définies par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) dans les milieux terrestres. D'après de Young *et al.*, 2016. 23
Figure I.4: A. Evolution mondiale des rendements (maïs, riz, blé) par unité de surface et des ventes de pesticides de 1960 à 2004. **B.** Efficacité moyenne des méthodes de lutte à réduire les pertes de rendement contre les bioagresseurs. D'après Oerke (2006)..... 26
Figure I.5: Représentation de la composition et de la configuration des paysages. Les 4 carrés représentent des paysages, et les couleurs, les différents usages du sol. D'après Fahrig *et al.*, (2011). 29
Figure I.6: L'effet de la diversité des ennemis naturels sur l'efficacité de la lutte biologique, et du rôle des facteurs internes et externes. D'après Jonsson *et al.*, (2017)..... 30
Figure I.7: Spécificité des régimes alimentaires pour quatre groupes communs d'ennemis naturels. D'après Gurr *et al.*, (2012)..... 31
Figure I.8: La nature des interactions biotiques entre ennemis naturels qui influencent la relation entre diversité des ennemis naturels et suppression des proies. D'après Letourneau *et al.*, (2009)..... 32
Figure I.9: Schéma bilan des interactions directes et indirectes entre les prédateurs et les effets qui en découlent sur la suppression des proies. 33
Figure I.10: Représentation des d'interactions indirectes entre deux espèces de proies et leur ennemi naturel commun (NE). D'après Chailleux *et al.*, (2014)..... 34
Figure I.11: Représentation schématique (A.) d'un piège *pitfall* et (B.) d'un piège souterrain. D'après Jowett *et al.*, (2020)..... 37
Figure I.12: Le continuum trophique des carabes, allant des granivores aux carnivores strictes. Inspiré de Talarico *et al.*, (2016). Photographie : C. Schott..... 38
Figure I.13: Représentation schématique du modèle par filtre d'assemblage des communautés. D'après Hulvey & Aigner, (2014)..... 39
Figure I.14: Schéma du cycle des adventices et positionnement de la prédation des graines par les carabes. D'après Bohan (2020) et Petit & Cordeau, (2020). 43
Figure I.15: Représentation des trois types de réponses fonctionnelles exprimées en nombre et en proportion de proies consommées par prédateur en fonction de la densité de proies. D'après Holling, (1961)..... 46
Figure I.16: Les trois catégories de déterminants de la prédation des graines d'adventices. D'après Boursault & Petit, (2010) et Petit, (2018a). 47
Figure I.17: Réseau d'interactions directes et indirectes susceptibles d'affecter la prédation des graines d'adventices par les carabes. D'après De Heij & Willenborg, (2020). 48
Figure I.18: Compétition ou mutualisme apparent entre les graines d'adventices et les proies alternatives pour les carabes. D'après Bohan, (2020). 50
Figure I.19: Schéma de l'organisation générale de la thèse. 55

Chapitre 2 : Matériels et méthodes

Figure II.1: Positionnement des 60 parcelles du projet BioAWARE à travers l'Europe..... 61

Figure II.2: Mise en germination des échantillons de sol pour estimer la taille de la banque de graines. Photographie : B. Carbonne. 62
Figure II.3: Cartes de prédation avec et sans cage d'exclusion. Photographie : V. Neidel. 62
Figure II.4: Exemple d'un piège à fosse sans liquide de conservation pour capturer les carabes vivants. Photographie : B. Carbonne 63
Figure II.5: Utilisation du « vortis » pour capturer les proies animales et les graines. Photographie : B. Carbonne. 63
Figure II.6: Exemple d'une carte du paysage environnant une des parcelles échantillonnées. Les différentes couleurs indiquent les usages du paysage. 64
Figure II.7: Evolution de la végétation des mésocosmes de fin avril à la mi-juillet. 65
Figure II.8 : Mélange de graines des 5 espèces adventices. Photographie : B. Carbonne. 66
Figure II.9: Photo des microcosmes employés. Photographie de B. Carbonne. 67
Figure II.10 : Design expérimental mis en place dans le **Chapitre 6** avec l'utilisation de microcosmes. 67
Figure II.11: A. Photo d'un microcosme avec la barrière. Photographie : B. Carbonne; **B.** Schéma d'un microcosme 68

Chapitre 3 : Les effets directs et indirects du paysage et de la gestion parcellaire sur les carabes à travers le contexte biotique de l'habitat

Figure III.1 : Hypothesized causal relationship of **A.** direct effects of field management intensity and landscape context on carabid activity-density and species richness and **B.** their indirect effects, through standing weeds and trophic resources 77
Figure III.2 : Models of direct effects of landscape, field management and weather on **A.** granivore activity-density and **C.** granivore species richness. Path models of direct effects of landscape and field management and cascading effects through standing weeds and trophic resources on **B.** granivore activity-density and **D.** granivore species richness.. 83
Figure III.3: Models of direct effects of landscape, field management and weather on **A.** omnivore activity-density and **C.** omnivore species richness. Path models of direct effects of landscape and field management and cascading effects through standing weeds and trophic resources on **B.** omnivore activity-density and **D.** omnivore species richness.. 84
Figure III.4 : Direct (red), indirect (blue) and total (yellow) effects of crop diversity (SHDICrop), proportion of cereal (pCereal), length of interface between crop and semi-natural habitat (iSNH), management intensity and overall landscape and management predictors on activity-density (AD) and richness of granivore and omnivore carabids. 85
Figure III.5 : Diagram of the direct and indirect effects identified for **A.** landscape variables and **B.** field management intensity on in-field carabid diversity. 87
Supp. Mat. Figure III.1 : Location of the sampling sites at the European scale for each country 91
Supp. Mat. Figure III.2 : Schematic representation of the sampling plan of a field.. 91
Supp. Mat. Figure III.3 : The ten most abundant carabid species for each country. 95
Supp. Mat. Figure III.4 : Variables and fields projection on the PC1-PC2 factorial plan and projection of the countries for the nine weather variables..... 97
Supp. Mat. Figure III.5: Direct (red), indirect (blue) and total (yellow) effects of crop diversity (SHDICrop), proportion of cereal (pCereal), length of interface between crop and semi-natural habitat (iSNH), management intensity and overall landscape and management predictors on abundance and richness of weed, weed seed and animal prey. 106

Chapitre 4 : La résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face à la disponibilité des proies alternatives

Figure IV.1: Multiple linear regression model fits to test the weed seedbank regulation by carabids. 115

Figure IV.2 : Fixed-effect predictions, with the associated 95% confidence intervals, for the relationships between the predation rates of *Poa annua* on weed seed cards and the log-transformed activity-density (AD) 117
Figure IV.3: Fixed-effect predictions, with the associated 95% confidence intervals, for the relationships between the log-transformed biomass of (a) Aphididae, (b) Collembola, (c) Arachnida and (d) total alternative prey and the number of seeds eaten, on seed cards, per seed-eating carabids 118
Supp. Mat. Figure IV.1 : Boxplot presenting the activity-density (AD) per field of seed-eating (omnivores + granivores), omnivores, granivores and of all carabid species for the 60 fields with colours indicating the session 1 and 2 128
Supp. Mat. Figure IV.2 : The ten most abundant carabid species for each country-session. 133
Supp. Mat. Figure IV.3 : Initial against follow-up seedbank, with associated boxplot for the 59 fields with colours indicating the country. 134
Supp. Mat. Figure IV.4 : Weed seed predation rate according to (a) the countries and (b) the sampling session. 135
Supp. Mat. Figure IV. 5 : Relationships between the log-transformed activity-density of (a) all carabid species, (b) granivore (c) omnivore and (c) seed-eating carabids at the session 1 in interaction with the log-transformed biomass of Arachnida on the log(Follow-up seedbank). 142
Supp. Mat. Figure IV.6 : Location of the sampling sites at the European scale for each country (Austria, the Czech Republic, France and Sweden). 144
Supp. Mat. Figure IV.7 : Schematic representation of the sampling plan of a field. 145
Supp. Mat. Figure IV.8 : Proportion of arable crops in the landscape against pesticide intensity, with associated boxplot for the 57 fields with colours indicating the country. 146
Supp. Mat. Figure IV.9 : Schematic representation of the expectation tested. 146
Supp. Mat. Figure IV.10 : Correlation of the carabids (seed-eating, omnivore, granivore) and prey variables (Aphididae, Collembola and Arachnida) with the first two dimensions of a Principal Component Analysis (PCA). 147

Chapitre 5 : Les espèces-clés de carabes à l'origine de la prédation des graines de *Viola arvensis* dans les parcelles cultivées au printemps

Figure V.1 : Regression trees displaying interaction among activity-density of seed eaters and potential intraguild predator carabid beetles genera on weed seed predation of *V. arvensis* at different spatial scale 162
Figure V.2: Relative frequency of selection of the most frequent carabid genera in the regression trees, built on 500 bootstraps of the data set, for explaining *V. arvensis* predation rates. 163
Figure V.3: Regression trees displaying interaction among activity-density of seed eaters and potential intraguild predator carabid beetles species on weed seed predation of *V. arvensis* at different spatial scale 165
Figure V.4: Relative frequency of selection of each carabid species in the regression trees built on 500 bootstraps of the data set, for explaining *V. arvensis* predation rates. 166
Supp. Mat. Figure V.1 : Regression tree displaying interaction among activity-density of all carabid species on weed seed predation of V. arvensis at the plot scale. 179
Supp. Mat. Figure V.2: Regression tree displaying interaction among activity-density of all carabid species on weed seed predation of *V. arvensis* at the intermediate scale 179

Chapitre 6 : L'effet des interactions intraspécifiques entre carabes et de la densité des graines sur la prédation

Figure VI.1 : Schematic representation of the microcosm, showing the location of Eppendorf, and the initial spatial distribution of seeds and carabids. 189
Figure VI.2: Back transformed Estimated Marginal Means (+/-95CI) values extracted from the linear mixed model of square root (cumulative total seed consumption). 192
Figure VI.3 : Back transformed Estimated Marginal Means (+/-95CI) values extracted from the generalized linear model of *Per Capita Seed Mortality* against 4 levels of treatments 194

Supp. Mat. Figure VI.1: Schematic representation of the estimation of seed consumption at each sample times (t_i). ... 198

Chapitre 7 : L'effet des interactions intra et interspécifiques des carabes sur la prédation des graines d'adventices

Figure VII.1: Schéma du design expérimental. ... 208
Figure VII.2 : Schéma récapitulatif des traitements (exemple de l'espèce *H. affinis* en focal) appliqué aux trois espèces-clés de carabes testées. ... 209
Figure VII.3 : Moyenne (+/- 95% IC bootstrappé) du pourcentage de graines consommées dans chaque traitement pour *H. affinis*. Les deux contrôles sont représentés en rouge. ... 210
Figure Annexe VII.1 : Photo d'un individu stimulus avec un cube de plastique collé sur le pronotum pour empêcher son passage à travers la barrière qui sépare les microcosmes. ... 213
Figure Annexe VII.2 : Moyenne (+/- 95%CI bootstrappé) du pourcentage de graines consommées dans chaque traitement pour a. *Amara similata* et b. *Poecilus cupreus*. Les deux contrôles sont représentés en rouge. ... 214
Figure Annexe VII. 3 : Nombre de présences recensées de chaque côté des microcosmes (côté graines / côté stimulus) toutes les heures pendant 24 heures. ... 214

Chapitre 8 : L'émergence d'un effet multi-prédateur entre carabes sur la prédation des graines d'adventices

Figure VIII.1 : Schéma conceptuel des interactions attendues entre les carabes et les graines d'adventices. ... 221
Figure VIII.2 : Représentation schématique des cinq traitements de prédateurs testés avec un design expérimental substitutif dans lequel la densité des carabes est identique entre les traitements multi et mono-prédateurs... 222
Figure VIII.3 : Evolution du couvert végétal à différentes dates de l'expérimentation. A: 23/04/18; B: 08/05/18; C: 05/06/18 et D: 11/07/18. ... 223
Figure VIII.4 : Représentation schématique du déroulement chronologique de l'expérience en mésocosme... 224
Figure VIII.5 : Comparaison des préférences relatives pour chaque graine d'adventice pour les trois traitements mono-prédateurs, le traitement multi-prédateur et le contrôle. ... 226
Figure VIII.6 : Comparaison des taux de prédation de chaque traitement. Les comparaisons sont réalisées sur les 5 espèces adventices séparément ... 227
Figure VIII.7 : Comparaison du nombre de germinations des plantes adventices entre les cinq traitements de carabes. Les comparaisons sont faites séparément sur les 5 espèces adventices sélectionnées et les autres plantes adventices ... 228
Figure Annexe VIII.1 : Nombre moyen de carabes re capturés (+/- IC95) par mésocosme pour chaque traitement ... 232
Figure Annexe VIII. 2 : Biomasse sèche (g) collectée dans chaque mésocosme pour les adventices, les plantes de couvert et l'orge. ... 233
Figure Annexe VIII.3 : Comparaison du nombre de graines germées dans la banque de graines en fonction des espèces adventices. ... 236

Chapitre 9 : Discussion générale

Figure IX.1 : Schéma du système dynamique d'interactions biotiques affectant la prédation des graines d'adventices par les carabes. C. ... 239
Figure IX.2: Fréquence de détection des plantes dans les régurgitations des carabes obtenues à l'aide d'analyses PCR multiplex et en fonction de leur guilde trophique et de la session ... 241
Figure IX.3 : Arbre de regression appliqué au jeu de données BioAWARE sur toutes les espèces à l'échelle des parcelles ... 244
Figure IX.4: Fréquences de détection des différentes proiesobtenues par des analyses PCR mutliplex des régurgitations des carabes en fonction de leur guilde trophique et de la session (1 ou 2) ... 247

Figure IX.5 : A. Représentation de l'arbre de régression obtenu pour les genres de carabes à l'échelle du transect, et **B.** les proportions de transects attribuées à chaque type de gestion agricole pour chaque nœud de l'arbre. 252

Photographies

Photographie 1 : *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) – Photographie : B. Carbonne. 19
Photographie 2 : Vue du dessus de *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) – Photographie : B. Carbonne. 59
Photographie 3: Vue de face d'*Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (= *Pseudoophonus rufipes*) – Photographie : B. Carbonne. 69
Photographie 4: *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758)– Photographie : B. Carbonne. 71
Photographie 5 : *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (= *Pseudoophonus rufipes*) – Photographie : B. Carbonne. 107
Photographie 6: Larve d'*Harpalus affinis* (Schrank, 1781). Photographie : B. Carbonne. 149
Photographie 7 : *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) en train de manipuler une graine de *Viola arvensis* Murray 1770– Photographie : B. Carbonne. 151
Photographie 8 : Vue de dessus de *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758)– Photographie : B. Carbonne. 181
Photographie 9 : Vue de face de *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758)– Photographie : B. Carbonne 201
Photographie 10 : Mosaïque de photos montrant le suivi de la suppression des graines à l'aide des cartes de prédation et l'évolution du couvert végétale dans le dipositif des mésocosmes. Photographie : B. Carbonne. 215
Photographie 11 : Vue de dessus d'*Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (= *Pseudoophonus rufipes*) – Photographie : B. Carbonne. 237

Chapitre 1

Introduction générale

Photographie 1 : *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) – Photographie : B. Carbonne.

1. Un contexte agricole en mutation

1.1. L'intensification agricole du XX^{e} siècle

Suite à la seconde guerre mondiale et en vue de la reconstruction d'après-guerre, la France vise à relancer la croissance et le développement économique du pays (Daucé, 2000). L'accroissement important de la population entre 1946 et 1995 (Daguet, 1996), qui s'accompagne de difficultés pour nourrir les habitants (Gerbaux & Muller, 1984), orientent la France vers un objectif d'indépendance alimentaire (INSEE, 1958). Pour cela, les politiques agricoles ont assuré une meilleure diffusion et adoption des améliorations techniques par les agriculteurs (Daucé, 2000; Emmerson *et al.*, 2016), permettant une intensification rapide de la production alimentaire française (FAO, 2020). Cette intensification agricole, qui résulte de la révolution verte et des coopérations internationales, s'est déroulée à travers le monde et a conduit à l'augmentation rapide des rendements (FAO, 2020; Tilman *et al.*, 2002, 2001) atténuant ainsi la crise alimentaire mondiale des années 1970 (FAO, 2015; Ray *et al.*, 2012) et sauvant de nombreuses vies de la famine (Gillis, 2009).

Cette révolution verte s'est traduite par une modernisation des outils agricoles et une modification importante des systèmes de production, qui ont été rendues possibles grâce aux actions politiques, à l'industrialisation et aux progrès scientifiques et techniques *(*Foley *et al.*, 2005; Matson *et al.*, 1997). L'accroissement des rendements a été permis par le développement de nouvelles variétés de blé et de riz plus productives et répondant mieux aux fertilisants (Evenson & Gollin, 2003; Glémin & Bataillon, 2009; Mazoyer & Roudart, 2009). De plus, l'essor progressif de la motorisation et de la mécanisation des outils agricoles remplace la traction animale augmentant considérablement la surface exploitable par travailleur (Mazoyer & Roudart, 2009). Cela a notamment permis d'augmenter la surface de terre cultivée d'environ 30% au cours de cette période (Pingali, 2012). Finalement, le recours croissant à l'irrigation et à l'usage d'intrants, comme les fertilisants et les produits phytosanitaires, permettent d'atteindre de meilleurs rendements et de protéger plus efficacement les cultures. En parallèle, le fonctionnement des exploitations agricoles est passé d'une agriculture familiale diversifiée à une agriculture plus industrialisée et spécialisée qui se concentrent dans de grandes exploitations (Bowler, 1986). Ces changements renforcent l'apparition des bassins de production spécialisés qui forment des zones de moins en moins diversifiées en termes de cultures.

1.2. Les conséquences de l'intensification agricole

1.2.1. *Des impacts mal maîtrisés sur l'environnement et la santé*

Entre les années 1950 et 1970, les conséquences de l'intensification agricole se font de plus en plus ressentir et les premières alertes concernant les effets néfastes sur l'environnement et la santé humaine font leurs apparitions (FAO, 2015; Gore, 2009). L'usage de plus en plus banalisé des fertilisants et des pesticides, combiné à la perte de qualité chimique et physique des sols *via* l'érosion (Stavi & Lal, 2013), provoquent la pollution des eaux de surface et souterraines (Foster & Custodio, 2019; Horrigan *et al.*, 2002). De plus, l'utilisation massive des pesticides conduit à l'apparition de résistances chez les bioagresseurs des cultures, notamment les adventices (Chauvel *et al.*, 2018; Délye *et al.*, 2013), remettant en question la durabilité de la lutte chimique. L'usage des pesticides entraîne des impacts mal

maîtrisés sur la santé humaine (Andreotti *et al.*, 2018; Cimino *et al.*, 2017) qui conduisent chaque année au retrait de nombreux produits jugés dangereux. Finalement, l'activité agricole est responsable d'environ 25 à 33% des émissions humaines de gaz à effet de serre (Clark & Tilman, 2017; Horrigan *et al.*, 2002; Tubiello *et al.*, 2015), et plus spécifiquement de 25% des émissions de CO_2, 50% de CH_4 et 70% N_2O (Hutchinson *et al.*, 2007; Stavi & Lal, 2013).

1.2.2. *Une simplification des paysages*

L'intensification agricole entraîne une simplification majeure des paysages (Emmerson *et al.*, 2016; Robinson & Sutherland, 2002; Stoate *et al.*, 2001). Celle-ci se caractérise par la réduction des surfaces occupées par les habitats semi-naturels[1] et de la diversité des cultures, mais aussi par l'augmentation de la taille des parcelles (**Figure I.1**). La mécanisation a permis d'exploiter des prairies jusque-là difficiles à travailler, et qui ont été remplacées par des surfaces cultivées en grandes cultures. Les parcelles agricoles sont réagencées et regroupées (Philippe & Polombo, 2009; Stoate *et al.*, 2001), conduisant à des paysages plus homogènes dominés par de grandes parcelles et à la suppression de nombreux linéaires semi-naturels, tels que les haies, qui jusque-là délimitaient les champs (Papy & Baudry, 2019; Robinson & Sutherland, 2002; Stoate *et al.*, 2001). Ces changements provoquent une réduction de la disponibilité des habitats semi-naturels, comme les prairies et les bois, qui forment à présent des îlots fragmentés[2] peu connectés entre eux et avec les cultures (Foley *et al.*, 2005; Tscharntke *et al.*, 2005). La perte des habitats semi-naturels s'accompagne inévitablement de la réduction de leur diversité. En parallèle, la simplification des rotations des cultures et la spécialisation des bassins de production (Robinson & Sutherland, 2002; Stoate *et al.*, 2001) entraîne une perte de diversité des espèces cultivées dans le temps et l'espace.

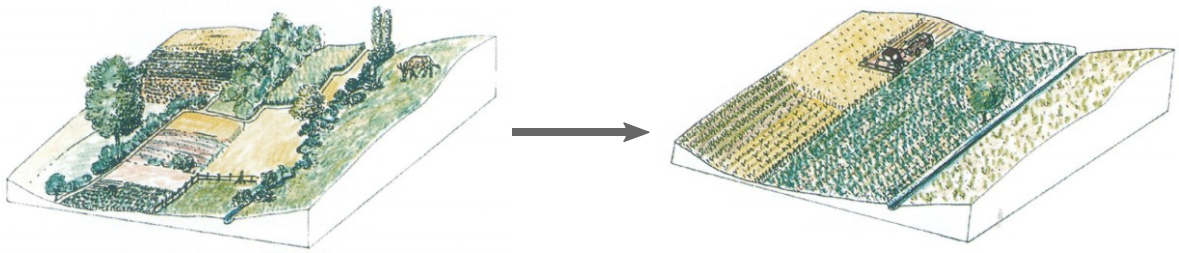


Figure I.1 : Simplification du paysage du XIXe siècle (à gauche) à nos jours (à droite). D'après Fischesser & Dupuis-Tate, (2007).

1.2.3. *Le déclin de la biodiversité et des services écosystémiques associés*

Dès les années 1970, l'effet de l'intensification agricole sur la biodiversité des organismes commence à être observé (FAO, 2015; Robinson & Sutherland, 2002). La biodiversité, qu'elle soit taxonomique, fonctionnelle ou génétique connaît un déclin majeur depuis les dernières décennies (Díaz *et al.*, 2006). Dans les paysages agricoles, de nombreux groupes taxonomiques sont affectés par une perte de diversité (Dirzo *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2016), incluant les oiseaux (Chamberlain *et al.*, 2000;

[1] **Habitat semi-naturel** : élément du paysage faiblement perturbé par les activités de l'Homme dont la composition floristique et faunistique est spontanée (Petit & Lavigne, 2019).

[2] **Fragmentation** : morcellement d'un habitat en fragments de plus petite surface qui contribue à l'isolement spatial de ces fragments.

Donald *et al.*, 2006; Rosenberg *et al.*, 2019), les plantes (Storkey *et al.*, 2012), les invertébrés (Dirzo *et al.*, 2014; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; Weibull *et al.*, 2003) **Figure I.2** - et les organismes du sol. Cette perte généralisée de la biodiversité des écosystèmes est suffisamment importante pour être perçue comme la sixième extinction de masse des espèces (Hooper *et al.*, 2012; Young *et al.*, 2016).

La perte de biodiversité terrestre est en partie causée par la modification des habitats (**Figure I.3**), notamment liée à la simplification du paysage et à l'intensification des pratiques agricoles (Robinson & Sutherland, 2002; Roschewitz *et al.*, 2005; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; Stoate *et al.*, 2009; Young *et al.*, 2016). Localement, l'évolution des pratiques agricoles a entraîné l'intensification des perturbations des surfaces cultivées. Le labour du sol, par exemple, entraîne la mortalité directe d'organismes et dégrade la qualité des sols (Stoate *et al.*, 2001). De plus, l'utilisation croissante de fertilisants favorise les espèces de plantes nitrophiles (Marshall *et al.*, 2003) et participe à homogénéiser les communautés végétales des parcelles (Boutin & Jobin, 1998). Finalement, le contrôle des bioagresseurs à l'aide des pesticides provoque des mortalités directes, tout particulièrement pour les plantes et les insectes (Emmerson *et al.*, 2016; Geiger *et al.*, 2010). A une échelle plus large, la simplification du paysage est une cause majeure de la perte de biodiversité, notamment pour les espèces qui nécessitent plusieurs habitats au cours de leur cycle de vie. La perte d'habitats semi-naturels diversifiés réduit les ressources trophiques et les refuges disponibles (Deguine *et al.*, 2019; Holland *et al.*, 2016; Landis *et al.*, 2000) qui permettent d'abriter des espèces différentes (Burel *et al.*, 2019; Fahrig *et al.*, 2011). La fragmentation et la perte de connectivité[3] de ces habitats augmentent le risque d'extinction des espèces tout particulièrement pour celles dont le potentiel de dispersion[4] est réduit (Fahrig, 2003; Robinson & Sutherland, 2002).

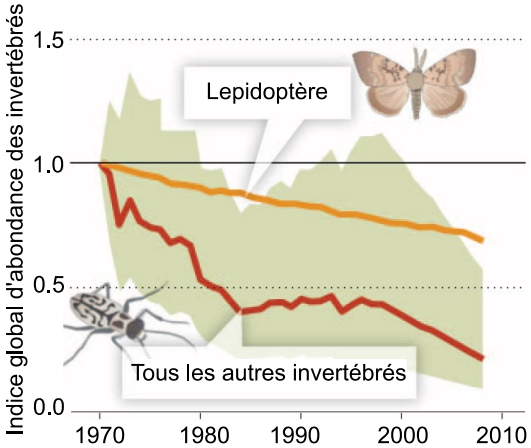


Figure I.2: Indice global d'abondance des invertébrés entre 1970 et 2010. D'après Dirzo *et al.*, (2014).

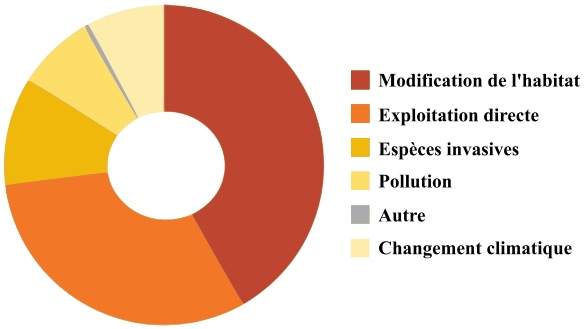


Figure I.3: Importances relatives des diverses menaces pour la biodiversité définies par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) dans les milieux terrestres. D'après Young *et al.*, 2016.

La biodiversité est étroitement liée au fonctionnement des écosystèmes dont dépend le bien être humain (Cardinale *et al.*, 2012; Díaz *et al.*, 2006; Naeem *et al.*, 2009). Les humains tirent des bénéfices

[3] **Connectivité du paysage** : capacité du paysage à faciliter ou freiner les mouvements des espèces entre les différents éléments paysagers (Petit & Lavigne, 2019).

[4] **Dispersion** : processus de déplacement d'un individu au cours de son cycle de vie d'un habitat à un autre (Petit & Lavigne, 2019).

directs ou indirects de certaines fonctions écosystémiques, qui sont alors désignées comme étant des services écosystémiques (Fisher *et al.*, 2009). Les services écosystémiques sont regroupés en quatre grandes catégories (Millennium Ecosystem Assessment, 2005a) : les services d'approvisionnement qui couvrent les processus qui fournissent des matières premières aux hommes, notamment l'eau, le bois, le carburant ou encore les fibres pour les vêtements ; les services de régulation qui concernent, entre autres, les processus impliqués dans la régulation du climat, de la qualité de l'air ou encore les régulations biologiques ; les services culturels qui fournissent un bénéfice immatériel, tel que la valeur esthétique et touristique de certains écosystèmes. Finalement, les services de support regroupent les processus liés à la production des autres services et comprennent par exemple le cycle des nutriments, le cycle de l'eau ou encore la formation des sols. Le déclin de la biodiversité met en danger la stabilité des écosystèmes et la fourniture des services écosystémiques (Dirzo *et al.*, 2014). Bien que les effets du déclin de la biodiversité sur de nombreux services écosystémiques sont encore peu documentés (Emmerson *et al.*, 2016) et souvent sous-évalués (Bommarco *et al.*, 2013), certains processus-clés sont affectés de façon majeure par la perte de diversité, tels que la production primaire[5] et la décomposition[6] (Hooper *et al.*, 2012). Dans les systèmes agricoles, la biodiversité joue un rôle capital sur une multitude de processus nécessaires à la production de nourriture, tel que la régulation du microclimat et du cycle de l'eau ou encore la protection des cultures et la fertilité du sol (Altieri, 1999; Bommarco *et al.*, 2013). Chiffrer la valeur économique des services écosystémiques est un moyen de mieux appréhender les conséquences que représente leur perte, mais aussi de mieux identifier les systèmes de production les plus durables (Swinton *et al.*, 2015).

1.3. Vers un changement de paradigme : l'agroécologie

De nos jours, face aux conséquences environnementales liées à l'intensification agricole, mais aussi face au besoin de répondre à une demande alimentaire croissante (Tilman *et al.*, 2002, 2001), il est nécessaire de revoir notre système de production de denrées alimentaires. D'ici 2050, la demande alimentaire devrait doubler (Tilman *et al.*, 2002) et s'accompagner d'une augmentation de la demande de produits énergivores, tels que les produits carnés (Clark & Tilman, 2017; Godfray *et al.*, 2010). Par conséquent, les systèmes agricoles actuels doivent répondre à un double défi (Foley *et al.*, 2005; Godfray *et al.*, 2010; Tilman *et al.*, 2001) : produire de manière plus durable et respectueuse de l'environnement, mais aussi maintenir, voire augmenter la production des denrées alimentaires, tout cela dans un contexte de changement climatique. Les systèmes agricoles qui ont découlé de la révolution verte du XXe siècle ont permis de réduire la faim dans le monde mais l'adoption de nouvelles trajectoires est désormais nécessaire pour rendre nos systèmes de production plus durables (Emmerson *et al.*, 2016; Stoate *et al.*, 2001; Tilman *et al.*, 2001). De nombreuses études appellent à une nouvelle révolution agricole qui serait doublement verte et qui répondrait à la fois aux objectifs de production et de durabilité (Conway, 2012; Pingali, 2012; Robertson & Swinton, 2005).

L'agroécologie (Altieri, 1989; Doré *et al.*, 2011; Wezel & Soldat, 2009), est présentée comme une alternative au système agricole conventionnel issu de la révolution verte (Bommarco *et al.*, 2013).

[5] **Production primaire** : taux de biomasse produite par un écosystème, souvent exprimée comme la biomasse produite par unité de temps et de surface ou volume (Millennium Ecosystem Assessment, 2005b).

[6] **Décomposition** : processus écologique réalisé principalement par les micro-organismes qui conduit à une transformation de la matière organique morte en matière inorganique.

Il s'agit d'une approche scientifique multidisciplinaire qui vise à concilier les enjeux économiques, sociaux et environnementaux de l'agriculture en intégrant différentes échelles : le système de production alimentaire, l'agroécosystème[7] ou encore la parcelle (Francis *et al.*, 2003; Wezel & Soldat, 2009). Les enjeux de l'agroécologie sont multiples, et tendent à affranchir progressivement la production alimentaire des intrants en appliquant les concepts et principes de l'écologie aux systèmes et paysages agricoles (Francis *et al.*, 2003). L'intensification écologique est basée sur l'utilisation des processus et services écologiques (Gliessman, 2016) fournis par la diversité des organismes et qui contribuent de manière directe ou indirecte à la production agricole (Bommarco *et al.*, 2013). Un des objectifs consiste à favoriser une multitude de services tels que la séquestration du carbone, la régulation biologique, la pollinisation ou encore la filtration des eaux, avec des retombées positives possibles sur la production alimentaire (Doré *et al.*, 2011). Atteindre cet objectif de multifonctionnalité des agroécosystèmes est un véritable challenge, d'autant plus que des compromis existent entre certains services écosystémiques (German *et al.*, 2017; Power, 2010). Cela nécessite l'adoption d'une vision systémique pour prendre en compte l'ensemble des composantes écologiques et sociales de l'agroécosystème ainsi que leurs interactions (Doré *et al.*, 2011).

Les expérimentations en agroécologie ont permis d'identifier des systèmes agricoles (Pretty *et al.*, 2018) qui favorisent la biodiversité et optimisent les interactions biologiques dans les parcelles cultivées (Altieri, 1999) tout en réduisant les intrants et en conservant un objectif de rentabilité économique (Lechenet *et al.*, 2017; Ponisio *et al.*, 2015; Pywell *et al.*, 2015). Parmi les leviers mobilisés par l'agroécologie, on peut distinguer : la réduction du travail du sol (Pretty *et al.*, 2018; Rowen *et al.*, 2020), l'augmentation de la diversité des plantes cultivées (Bai *et al.*, 2019; Letourneau *et al.*, 2011) et extérieures aux parcelles (Deguine *et al.*, 2019; Holland *et al.*, 2016; Laura *et al.*, 2017; Letourneau *et al.*, 2011) ou encore la réduction de l'utilisation des pesticides *via* les pratiques de lutte intégrée contre les bioagresseurs des cultures (Pretty *et al.*, 2018).

1.4. La lutte contre les adventices : un défi pour l'agroécologie

1.4.1. *Les adventices[8] : des bioagresseurs majeurs des cultures*

Le recours aux pesticides a permis de protéger efficacement les grandes surfaces de cultures homogènes, qui sont favorables à la prolifération des épidémies et des bioagresseurs (Fauvergue *et al.*, 2020). Toutefois, l'apparition de résistances chez les organismes ciblés et les impacts sur l'environnement et la santé poussent les agriculteurs à réduire leur usage de pesticides. Ceci est un défi majeur, car la lutte contre les bioagresseurs est devenue fortement dépendante des pesticides (Fauvergue *et al.*, 2020; Vandermeer, 1995). Les bioagresseurs, incluant les pathogènes (champignons et bactéries), les virus, les ravageurs et les adventices (Oerke, 2006), sont responsables de pertes de rendements considérables à travers le monde. Pour le blé, le maïs et le riz, les pertes mondiales sont estimées entre 21 et 30%, avec de très fortes disparités à travers le monde (Oerke, 2006; Savary *et al.*, 2019). Parmi les bioagresseurs, les adventices demeurent sans doute parmi les plus difficiles à gérer sans recours aux

[7] **Agroécosystème** : écosystème modifié par l'Homme afin d'exploiter une partie de ses ressources à des fins de production agricole. L'agroécosystème se compose du milieu et des êtres vivants.

[8] **Adventices** : désigne les plantes dont la présence n'est pas souhaitée dans les parcelles cultivées et qui sont à l'origine de services et de dis-services dans les agroécosystèmes.

herbicides (Valantin-Morison *et al.*, 2008), et représentent une des nuisances les plus importantes pour la plupart des cultures - **Figure I.4** (Oerke, 2006). Dans les parcelles, les adventices sont à l'origine de plusieurs dis-services qui vont causer des pertes économiques, tels que : la compétition avec les cultures, la pollution des récoltes due à des graines d'adventices, des difficultés lors de la récolte et la propagation de maladies (Mézière *et al.*, 2015). Parallèlement, elles peuvent également fournir des services en produisant par exemple des ressources utiles aux pollinisateurs ou aux ennemis naturels. Par conséquent, dans une vision agroécologique on vise à réduire la flore adventice en dessous de leur seuil de nuisibilité, et non pas leur destruction totale.

1.4.2. *Vers une réduction de l'usage des herbicides : le plan ECOPHYTO II+*

En France, la volonté de réduire l'usage des pesticides, et notamment des herbicides, s'est matérialisée par la création de plusieurs plans d'action : le plan ECOPHYTO I (2008) puis ECOPHYTO II (2015) suivi d'un renforcement en 2018 (ECOPHYTO II+). Ce plan traduit les engagements pris par le gouvernement pour atteindre un objectif de réduction de l'usage des pesticides de 50% d'ici 2025 et de s'affranchir de l'utilisation d'un herbicide majeur, le glyphosate, pour ses principaux usages. Ce plan s'inscrit clairement dans une approche agroécologique en associant l'ensemble des acteurs des filières et des territoires pour atteindre une performance économique, environnementale et sociale (Ecophyto II+, 2018; Ecophyto II, 2015). Toutefois, l'usage des pesticides peine à être réduit (Ecophyto, 2020), malgré le non-renouvellement de nombreuses substances préoccupantes (38 substances non-renouvelées en 2018-2019) et la volonté de réduire l'usage du glyphosate. Les difficultés rencontrées pour réduire l'utilisation des pesticides rendent urgent le besoin de trouver des alternatives à la lutte chimique, et tout particulièrement aux herbicides.

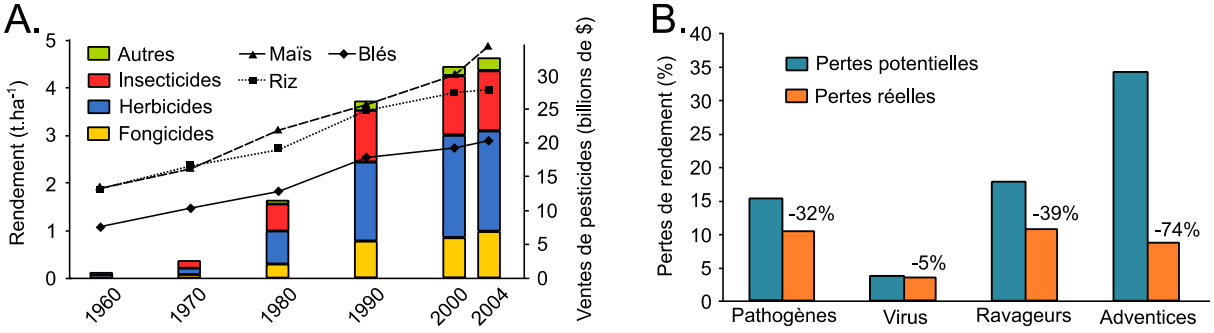


Figure I.4: A. Evolution mondiale des rendements (maïs, riz, blés) par unité de surface et des ventes de pesticides de 1960 à 2004. **B.** Efficacité moyenne des méthodes de lutte à réduire les pertes de rendement contre les bioagresseurs. D'après Oerke (2006).

1.4.3. *Le développement d'une gestion alternative de la flore adventice*

La mobilisation des méthodes agronomiques et le recours aux services écosystémiques tels que la régulation biologique des bioagresseurs, sont deux leviers majeurs promus par le plan ECOPHYTO II+ (Ecophyto II+, 2018; Lamichhane et al., 2019). L'objectif est de combiner plusieurs leviers d'actions dont l'efficacité individuelle est souvent limitée en comparaison des herbicides, qui sont, eux, très efficaces (Munier-Jolain, 2018). On peut distinguer trois grandes catégories de leviers d'action alternatifs à la lutte chimique (Attoumani-Ronceux *et al.*, 2011) : (i) les leviers d'atténuation de la compétition entre culture et adventice (Petit *et al.*, 2018) qui mobilisent le choix de variétés cultivées à fort potentiel de compétition, le mélange d'espèces cultivées (ex : graminées et légumineuses) ou encore

la présence d'un mulch (Chauhan & Johnson, 2010; Valantin-Morison *et al.*, 2008); (ii) les leviers d'évitement des infestations, qui jouent sur le retardement de la date de semis ou qui utilisent le semis direct de la culture sans travail du sol (Chauhan & Johnson, 2010; Valantin-Morison *et al.*, 2008) ; et (iii) les leviers préventifs qui visent à diminuer le potentiel d'infestation des adventices en réduisant le stock semencier du sol[9] (Bohan *et al.*, 2011a). Par exemple, la diversification des rotations et des périodes de semis peuvent permettre de diversifier la composition en adventices réduisant potentiellement l'effet négatif sur le rendement (Adeux *et al.*, 2019). Un autre exemple d'alternative est celui du labour qui peut être une solution pour détruire les levées adventices et enfouir les semences présentes à la superficie du sol, ou encore la technique du faux semis qui vise à stimuler puis détruire les germinations adventices pendant l'interculture pour épuiser le stock semencier (Chauhan & Johnson, 2010). Parmi ces alternatives, le recours aux régulations biologiques des adventices est un levier qui s'inscrit profondément dans la démarche agroécologique d'optimiser les interactions entre organismes (Petit et al., 2018, 2015b, 2011). On distingue deux types de contrôle biologique des bioagresseurs : le contrôle ascendant (*bottom-up*), qui désigne l'effet de la végétation sur les bioagresseurs (Gurr *et al.*, 2017), et les processus descendants (*top-down*) qui désignent l'action régulatrice des ennemis naturels sur les bioagresseurs par la prédation ou le parasitisme (ci-après dénommés "lutte ou régulation biologique"). Dans le cadre de la régulation biologique des adventices ce sont surtout des processus descendants (*top-down*) qui sont mobilisés.

En conclusion : Nous sommes face à la nécessité de changer notre façon de produire pour répondre à un enjeu environnemental et de production alimentaire. Pour accompagner la transition vers une agriculture plus durable, et réduire l'usage des pesticides, il est nécessaire de chercher des solutions alternatives. Parmi les solutions prometteuses, la régulation biologique apparaît comme une option à mobiliser en parallèle des autres techniques agricoles alternatives.

2. Vers un recours aux régulations biologiques naturelles dans les agroécosystèmes

2.1. La régulation biologique

La régulation biologique, ou lutte biologique, se définit comme l'utilisation d'organismes vivants pour prévenir ou réduire les dégâts causés par les bioagresseurs des cultures (Eilenberg *et al.*, 2001). Ces organismes vivants ou agents de biocontrôle sont des ennemis naturels des bioagresseurs. Ils exercent une pression négative sur ces derniers, et contribuent à les maintenir sous un seuil de nuisibilité pour la culture. Les bioagresseurs ciblés sont souvent des ravageurs, des adventices ou bien des pathogènes des plantes cultivées (Eilenberg *et al.*, 2001; Fauvergue *et al.*, 2020). La régulation biologique est un service écosystémique très étudié (Balvanera *et al.*, 2006; Tilman *et al.*, 2002; Wilby & Thomas, 2002) et important dans les agroécosystèmes pour réduire la pression exercée par les bioagresseurs (Karp *et al.*, 2013; Losey & Vaughan, 2006). L'efficacité des ennemis naturels pour la

[9] **Stock semencier du sol** (stock de semence ou banque de graines du sol) : désigne l'ensemble des semences adventices persistantes plusieurs années dans le sol et dont la germination est gouvernée par des processus de dormance et les conditions environnementales. Le stock semencier des adventices constitue un potentiel d'infestation pour la culture.

lutte biologique se traduit souvent par deux composantes : la quantité de pertes causées à la population du bioagresseur, et la stabilité de cette perte dans le temps (Jonsson *et al.*, 2017).

Il existe trois grandes stratégies de contrôle biologique suivant l'origine de l'agent de biocontrôle, la façon dont il est introduit ou favorisé dans le milieu et sa capacité à s'y établir sur le long terme. Le **contrôle biologique classique ou par acclimatation** (Borowiec & Sforza, 2020) consiste à introduire un agent de biocontrôle non natif du milieu pour assurer son établissement et un contrôle sur le long terme d'un bioagresseur (Eilenberg *et al.*, 2001; Van Driesche *et al.*, 2008). Le **contrôle biologique par augmentation** regroupe deux procédés d'introduction : **l'inoculation** et **l'inondation** (Bout *et al.*, 2020). L'inoculation consiste à disséminer un agent de biocontrôle dans l'espoir qu'il se multiplie et lutte contre les bioagresseurs pendant une période prolongée mais non permanente ; tandis que l'inondation vise à libérer les agents de biocontrôle sans l'intention qu'ils se multiplient (Eilenberg *et al.*, 2001; Van Driesche *et al.*, 2008). Enfin, le **contrôle biologique par conservation**, consiste à modifier l'environnement et les pratiques agricoles existantes pour protéger et favoriser des agents de biocontrôle naturellement présents dans le milieu (Eilenberg *et al.*, 2001).

2.2. Les leviers du contrôle biologique par conservation

Parmi les différentes stratégies, la lutte biologique par conservation est probablement celle qui s'inscrit le plus dans une démarche agroécologique, car elle n'implique pas d'apports extérieurs d'agents de biocontrôle mais renforce des processus écologiques naturellement présents dans les parcelles. L'objectif est de modifier l'environnement pour favoriser l'abondance, la diversité et l'activité des ennemis naturels (Rusch, 2020), ce qui nécessite de bien connaître leurs exigences écologiques et leur biologie. Pour soutenir les communautés d'ennemis naturels dans les systèmes agricoles, deux leviers majeurs sont disponibles : (i) réduire l'intensité de gestion agricole locale et (ii) complexifier le contexte paysager environnant les parcelles (Gurr *et al.*, 2017; Thies & Tscharntke, 2003).

Plusieurs leviers agricoles sont mobilisables pour favoriser les ennemis naturels (Rusch *et al.*, 2010), comme par exemple la diversification des plantes dans et autour des parcelles (Letourneau *et al.*, 2011; Poveda *et al.*, 2008; Shackelford *et al.*, 2013), la réduction ou l'arrêt du travail du sol (Rowen *et al.*, 2020), l'apport de fertilisation organique (Garratt *et al.*, 2011) ou de manière plus générale l'adoption de systèmes de culture moins intensifs comme l'agriculture biologique (Crowder *et al.*, 2010; Djoudi *et al.*, 2019, 2018; Garratt *et al.*, 2011; Muneret *et al.*, 2018; Tuck *et al.*, 2014). L'expansion de ces pratiques dans le paysage pourrait aussi jouer un rôle majeur (Petit et al., 2020). A l'heure actuelle, c'est probablement l'effet de l'expansion de l'agriculture biologique (AB) dans le paysage qui a été le plus étudié. L'augmentation de la proportion de surface en AB dans les paysages se traduit par un effet parfois nul mais souvent positif sur les ennemis naturels et le contrôle biologique dans les parcelles cultivées (Diekötter *et al.*, 2016; Djoudi *et al.*, 2019, 2018; Muneret *et al.*, 2019; Puech *et al.*, 2015).

A une échelle plus large, les paysages hétérogènes offrent naturellement une grande variété de niches écologiques permettant d'accueillir et de répondre aux besoins d'un grand nombre d'ennemis naturels (Tscharntke *et al.*, 2008, 2005). Ces paysages se caractérisent par une diversité importante d'éléments paysagers (la composition - **Figure I.5**) et un arrangement spatial complexe (la configuration - **Figure I.5**) (Burel *et al.*, 2019; Fahrig *et al.*, 2011). En particulier, la présence d'habitats semi-naturels (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Holland *et al.*, 2016; Rusch *et al.*, 2016; Veres *et*

al., 2013) et d'une diversité importante des cultures dans le paysage favorisent la présence des ennemis naturels (Sirami *et al.*, 2019; Vasseur *et al.*, 2013). Ces habitats offrent des refuges et des ressources trophiques comme le pollen, le nectar et des proies/hôtes[10] alternatifs pour les ennemis naturels (Gurr *et al.*, 2017; Landis *et al.*, 2000; Rusch *et al.*, 2010). De plus, certains ennemis naturels se déplacent dans le paysage pour utiliser plusieurs habitats au cours de leur cycle de vie (Dunning *et al.*, 1992), ce qui entraîne des flux de migration entre des habitats « sources », riches en ennemis naturels, vers des zones « puits » (Dias, 1996; Dunning *et al.*, 1992). Ces flux sont souvent observés entre les habitats semi-naturels et des cultures adjacentes, ou entre différentes cultures (Rand *et al.*, 2006). Il est essentiel que les ennemis naturels puissent bénéficier d'une diversité d'habitats importante et circuler facilement entre ces derniers pour coloniser les parcelles, grâce à une bonne distribution et connectivité des habitats (Holland *et al.*, 2005). La fragmentation des habitats semi-naturels (Fahrig, 2003; Niemelä, 2001), qui deviennent isolés et déconnectés des autres habitats, peut-être un frein majeur pour la circulation des ennemis naturels dans les paysages, en particulier pour les espèces à faible capacité de dispersion. Pour favoriser la présence et la circulation des ennemis naturels, les agriculteurs peuvent laisser certaines zones sans perturbations et ajouter des infrastructures agroécologiques autour des parcelles cultivées, comme des haies ou des bandes fleuries.

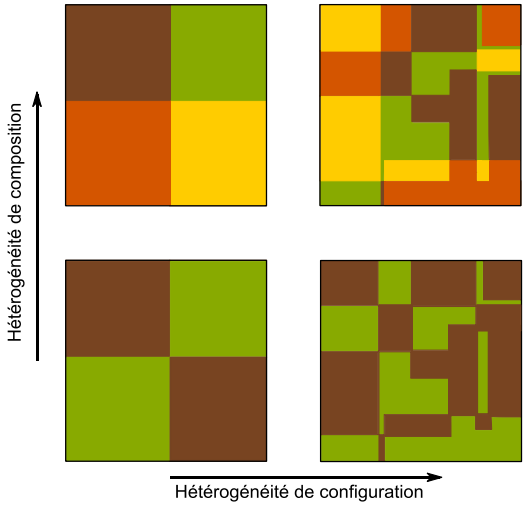


Figure I.5: Représentation de la composition et de la configuration des paysages. Les 4 carrés représentent des paysages, et les couleurs, les différents usages du sol. D'après Fahrig *et al.*, (2011).

De manière générale, les effets de la complexité du paysage sur les ennemis naturels peuvent être modulés par les conditions de gestion locale de la parcelle, et inversement (Caro *et al.*, 2016; Palmu *et al.*, 2014; Petit *et al.*, 2017; Ricci *et al.*, 2019). D'après l'hypothèse de complexité intermédiaire du paysage (Kleijn *et al.*, 2011; Tscharntke *et al.*, 2012), l'effet local d'une pratique agroécologique, telle que l'implantation d'infrastructures agro-écologiques, serait plus efficace dans des paysages de complexité intermédiaire. En effet, dans les paysages complexes (>20% d'habitats semi-naturels), la biodiversité et les fonctions associées sont élevées partout et les pratiques locales apportent peu de bénéfices. Inversement, dans les paysages trop simples (<1% d'habitats semi-naturels) il y a trop peu de sources d'ennemis naturels pour que les pratiques locales fournissent un réel support. De plus, la réponse des ennemis naturels et des bioagresseurs à la gestion locale et paysagère est souvent très dépendante du groupe taxonomique dont il est question (Garratt *et al.*, 2011; Shackelford *et al.*, 2013) et de leurs caractéristiques fonctionnelles (Rusch *et al.*, 2014).

2.3. Les ennemis naturels et la régulation biologique des bioagresseurs

Les agents de biocontrôle sont très variés et comprennent des invertébrés (insectes, nématodes, acariens), des vertébrés (comme les oiseaux ou les chauves-souris) et même des micro-organismes tels

[10] **Hôte :** désigne les organismes que les parasitoïdes utilisent pour se développer. Ces derniers pondent des œufs à la surface ou à l'intérieur du corps de l'hôte qui finira par mourrir.

que des champignons, des bactéries et des virus. On les regroupe en trois catégories suivant leur mode d'action sur les bioagresseurs : les parasitoïdes, les prédateurs et les pathogènes (Hajek, 2004; Rusch, 2020; Van Driesche *et al.*, 2008). Dans cette partie, nous aborderons les caractéristiques générales uniquement des parasitoïdes et des prédateurs. Les **parasitoïdes** vont pondre leurs œufs à l'intérieur (endoparasitoïde) ou à l'extérieur (ectoparasitoïde) de l'hôte. Les larves issues des œufs du parasitoïdes vont se développer et provoquer la mort de l'hôte. Les parasitoïdes sont le plus souvent des insectes de l'ordre des diptères ou des hyménoptères, bien qu'il existe aussi quelques parasitoïdes chez les coléoptères, les neuroptères ou les lépidoptères (Hajek, 2004; Rusch, 2020; Van Driesche *et al.*, 2008). Les **prédateurs** ont la capacité de tuer et de consommer des proies animales ou végétales (comme les graines parfois qualifiées de nourriture « non-proie » par certains auteurs). Les grands groupes de prédateurs sont les arachnides, dont les araignées et les acariens, les vertébrés, notamment les oiseaux et les micromammifères, et les insectes parmi lesquels on peut citer les thrips prédateurs, les punaises prédatrices, les chrysopes, et les coléoptères (Coccinellidae, Carabidae, Staphylinidae) (Hajek, 2004; Rusch, 2020; Van Driesche *et al.*, 2008).

De manière générale, il existe une relation positive entre la diversité des ennemis naturels et la régulation biologique des bioagresseurs dans les parcelles agricoles (Cardinale *et al.*, 2012; Tilman *et al.*, 2014). Cette relation dépend des caractéristiques de la communauté d'ennemis naturels (facteurs intrinsèques), ainsi que des caractéristiques des proies et des conditions environnementales (facteurs extrinsèques) (**Figure I.6**).

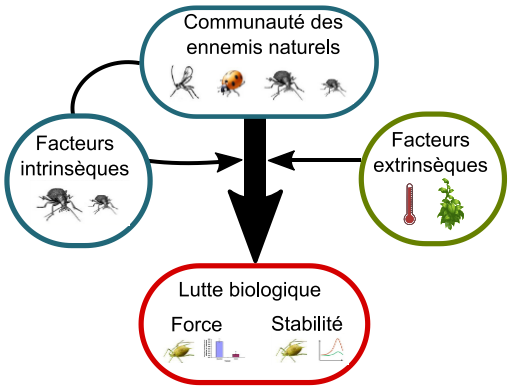


Figure I.6: L'effet de la diversité des ennemis naturels sur l'efficacité de la lutte biologique, et du rôle des facteurs internes et externes. D'après Jonsson *et al.*, (2017).

2.4. L'influence des caractéristiques des communautés d'ennemis naturels

2.4.1. *L'abondance et la diversité des ennemis naturels*

De manière générale, une forte abondance des ennemis naturels est souvent associée à une régulation biologique plus forte (Abrams, 1993; Eveleigh & Chant, 1982; Griffith & Poulson, 1993; Stiling & Cornelissen, 2005). Toutefois, la relation entre nombre d'ennemis naturels et prédation n'est pas nécessairement linéaire, elle peut atteindre un plateau ou bien diminuer si les ennemis naturels sont trop nombreux et interfèrent les uns avec les autres (Abrams, 1993; Eveleigh & Chant, 1982). La diversité des ennemis naturels est généralement associée à la stabilité du contrôle biologique (Cottingham *et al.*, 2001; Griffin *et al.*, 2010; Griffin & Silliman, 2011), c'est-à-dire à la stabilité temporelle ainsi que la résistance[11] et la résilience[12] du contrôle biologique face aux perturbations environnementales (Griffin *et al.*, 2010; Loreau *et al.*, 2002). Une grande diversité d'organismes permet que les espèces fonctionnellement redondantes puissent se relayer pour assurer la continuité d'un

[11]**Résistance :** effet d'une perturbation environnementale sur la force du contrôle.
[12]**Résilience :** la capacité du contrôle biologique à revenir à un état stable après une perturbation.

processus écologique dans le temps et l'espace (Cottingham et al., 2001; Lehman & Tilman, 2000; Loreau et al., 2002, 2001).

2.4.2. *Les attributs des ennemis naturels pour la régulation biologique*

L'efficacité des ennemis naturels pour la régulation biologique dépend de certaines de leurs caractéristiques parmi lesquelles on peut citer : la synchronicité avec les bioagresseurs, la capacité à survivre en son absence et à rechercher la nourriture, ou encore la spécificité alimentaire des ennemis naturels (Hajek, 2004). Ces derniers peuvent être ordonnés sur une échelle grossière allant des spécialistes, qui utilisent une gamme réduite de proies, jusqu'aux généralistes, qui s'attaquent à un large panel de proies (**Figure I.7**). Les spécialistes et les généralistes jouent un rôle important pour le contrôle biologique, bien que le rôle des généralistes a été longtemps remis en question (Gurr *et al.*, 2012; Snyder & Ives, 2003; Symondson *et al.*, 2002b). Les spécialistes présentent l'avantage de concentrer leur consommation sur un seul bioagresseur, mais ils ont généralement des besoins assez inflexibles en termes de conditions d'habitats. Ils requièrent notamment que leur proies ou hôtes soient présents dans les parcelles pour pouvoir s'y établir contrairement aux généralistes qui peuvent s'alimenter sur des proies/hôtes alternatifs (Gurr *et al.*, 2012). De plus, les généralistes sont souvent présents avant l'arrivée du bioagresseur ciblé, car ils peuvent se maintenir en son absence, tandis que les parasitoïdes nécessitent souvent un délai après l'arrivée du bioagresseur pour s'installer et devenir efficaces (Symondson *et al.*, 2002b).

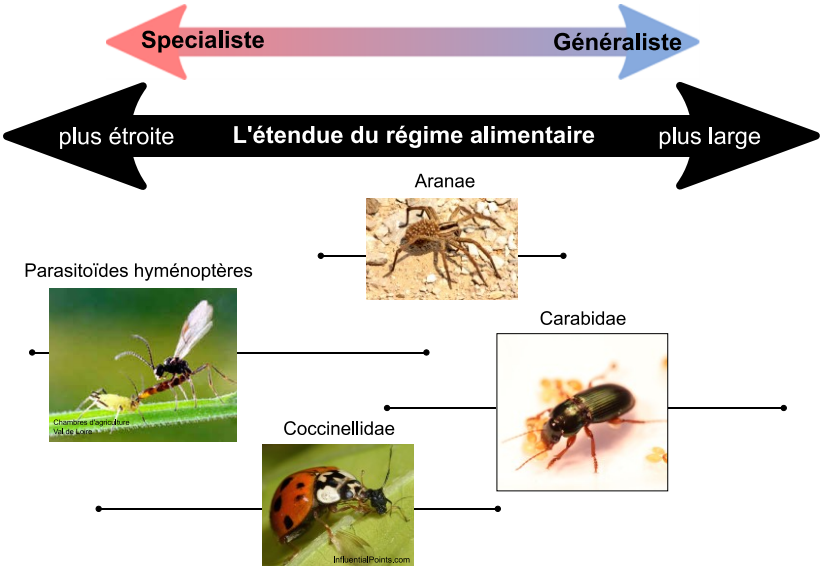


Figure I.7: Spécificité des régimes alimentaires pour quatre groupes communs d'ennemis naturels. D'après Gurr *et al.*, (2012).

Parmi les espèces d'ennemis naturels, certaines peuvent exercer un fort taux de mortalité sur les proies, on parle d'espèces-clés (Gotelli *et al.*, 2011; Gurr *et al.*, 2012; Letourneau, 1998; Letourneau *et al.*, 2009; Snyder, 2019). Elles se caractérisent souvent par une forte abondance (Newman *et al.*, 1998), une grande capacité de recherche et/ou de compétition pour les ressources (Letourneau *et al.*, 2009), ou par une prédation qui dépendant directement de la densité des proies (Holling, 1959; Turchin, 1995). Lorsque le service écosystémique ne dépend que de quelques espèces-clés, alors la communauté la plus diversifiée n'est pas nécessairement la plus efficace, et c'est donc l'identité des espèces plutôt que la diversité qui prime (Paredes *et al.*, 2015; Straub & Snyder, 2006; Wilby *et al.*, 2005).

2.4.3. *Les interactions directes et indirectes entre les ennemis naturels*

L'efficacité de la régulation biologique est souvent modulée par des interactions biotiques directes ou indirectes entre les ennemis naturels (Cottingham *et al.*, 2001; Loreau *et al.*, 2002). Ces interactions peuvent entraîner l'émergence d'effets multi-prédateurs (EMP) qui, soit (i) augmentent la suppression des proies, lorsqu'un assemblage d'ennemis naturels tuent plus de proies que prévu par leurs effets individuels (synergie - **Figure I.8**), soit (ii) réduisent la suppression des proies, lorsque moins de proies sont tuées que prévu (antagonisme/interférence – **Figure I.8**) (Bruno & Cardinale, 2008; Cardinale *et al.*, 2003; Mccoy *et al.*, 2012; Symondson *et al.*, 2002b). Une forte diversité des ennemis naturels augmente les chances de complémentarités entre les espèces, et on observe souvent une relation positive entre la diversité des ennemis naturels et la suppression des proies (Cardinale *et al.*, 2003; Díaz *et al.*, 2006; Tilman *et al.*, 2014).

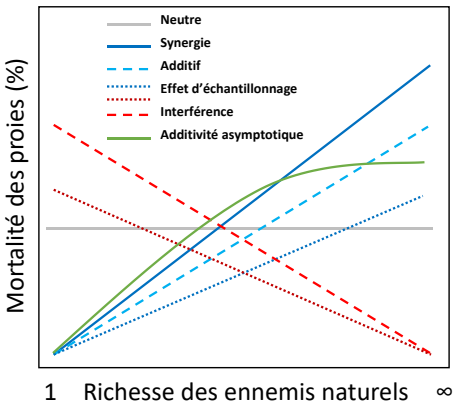


Figure I.8: Nature des interactions biotiques entre les ennemis naturels qui influencent la relation entre la diversité des ennemis naturels et la suppression des proies. D'après Letourneau *et al.*, (2009).

La richesse des ennemis naturels peut se traduire par un effet positif sur la suppression des proies lorsque les prédateurs ou parasitoïdes sont complémentaires (Straub *et al.*, 2008). Cela se traduit souvent par des ennemis naturels avec des traits fonctionnels et des niches écologiques différentes (Straub *et al.*, 2008). Deux mécanismes peuvent conduire à une complémentarité entre les ennemis naturels : le partitionnement/partage des ressources et la facilitation - **Figure I.9** (Hooper *et al.*, 2005; Jonsson *et al.*, 2017; Letourneau *et al.*, 2009; Straub *et al.*, 2008). Lors du partitionnement/partage des ressources, les ennemis naturels attaquent différentes sous-populations de proies (par exemple : différents stades ou localisation) en raison de leurs différents traits qui affectent la manière, le lieu et le moment où ils attaquent les proies (Hooper *et al.*, 2005; Straub *et al.*, 2008). Le partitionnement des ressources permet d'une part de renforcer le contrôle sur les proies, mais aussi de réduire le risque de compétition entre les ennemis naturels. Il conduit généralement à un effet additif linéaire ou asymptotique entre la diversité des ennemis naturels et la suppression des proies - **Figure I.8** (Letourneau *et al.*, 2009). La facilitation a lieu lorsqu'une espèce d'ennemis naturels permet à une seconde espèce de tuer plus de proies qu'elle ne le ferait si elle chassait seule, entraînant une synergie entre les deux espèces (Straub *et al.*, 2008). Le cas de la facilitation s'illustre bien par la relation entre les coccinelles, les carabes et les pucerons. En effet, lorsque les pucerons sont chassés par les coccinelles dans la végétation, ils se laissent tomber des plantes, ce qui a pour conséquence de faciliter leur consommation par les prédateurs au sol comme les carabes (Losey & Denno, 1998).

Dans certaines situations, la relation entre diversité des ennemis naturels et suppression des proies peut être négative. C'est principalement le cas lorsqu'une espèce d'ennemi naturel perturbe la capacité d'une autre à consommer des proies, ce qui entraîne une diminution de la régulation biologique (Straub *et al.*, 2008). Ce phénomène peut provenir d'interférences entre les ennemis naturels *via* la prédation intra guilde (Crowder & Jabbour, 2014; Rosenheim *et al.*, 1993; Snyder & Ives, 2001), le

cannibalisme (Denno *et al.*, 1995; Hawes *et al.*, 2013; Lang, 2003) ou la compétition. Ces interférences peuvent s'exercer entre des individus de différentes espèces ou d'une même espèce. Lorsque les prédateurs partagent partiellement ou totalement la même niche écologique cela peut provoquer de la compétition d'exploitation[13] ou d'interférences[14] qui peuvent aussi se traduire par des antagonismes - **Figure I.9**. Quand des effets positifs et négatifs d'interactions s'annulent, ou que les espèces interagissent peu et/ou sont redondantes, il peut ne pas y avoir de relation entre la richesse des prédateurs et la suppression des proies - **Figure I.9**.

La présence d'autres espèces, qu'elles soient compétitrices ou prédatrices, peut provoquer des modifications comportementales chez les ennemis naturels (De Heij & Willenborg, 2020), comme l'évitement entre les ennemis naturels (Guy *et al.*, 2008) ou des changements de stratégies d'alimentation (Charalabidis et al., 2019, 2017), qui peuvent affecter positivement ou négativement la suppression des proies - **Figure I.9**.

Les communautés avec une forte diversité ont plus de chances de contenir un « super » prédateur intraguilde qui va diminuer l'efficacité de la régulation en attaquant les autres prédateurs (effet d'échantillonnage négatif- **Figure I.8**) (Cardinale *et al.*, 2006a; Letourneau *et al.*, 2009). A l'inverse, elles peuvent aussi avoir plus de chances d'avoir un prédateur-clé très efficace et donc d'avoir une régulation plus forte des bioagresseurs, on parle alors d'effet d'échantillonnage positif - **Figure I.8**.

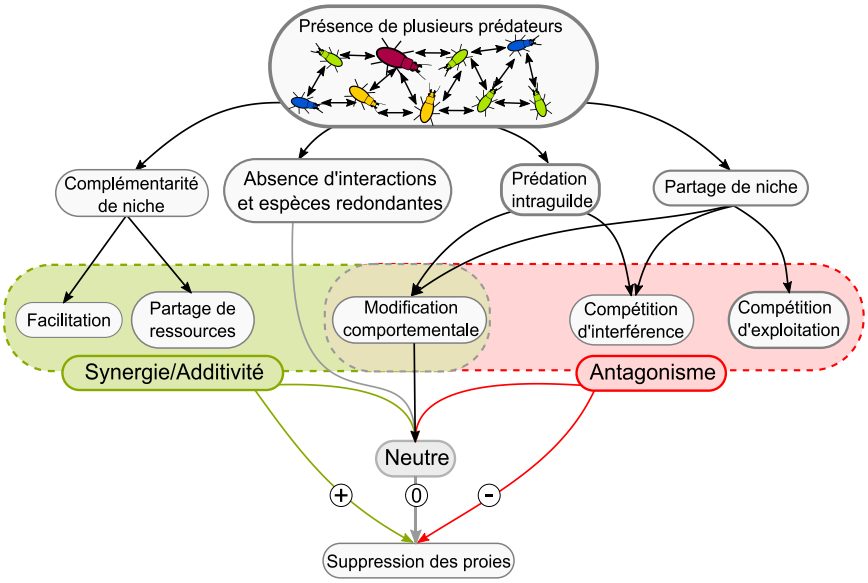


Figure I.9: Schéma bilan des interactions directes et indirectes entre les prédateurs et les effets qui en découlent sur la suppression des proies.

La relation entre les ennemis naturels et la suppression des proies peut être affectée par les conditions climatiques, notamment par la température qui peut modifier l'activité des prédateurs (Lang *et al.*, 2012) et parfois renforcer la complémentarité des prédateurs (Drieu & Rusch, 2017). La complexité du paysage peut aussi moduler l'efficacité des ennemis naturels, en modifiant leur composition et par exemple en favorisant la présence de super-prédateurs qui vont consommer les ennemis naturels et réduire leur efficacité (Martin *et al.*, 2013). Localement, la complexité végétale peut

[13] **Compétition d'exploitation :** à lieu lorsque les individus exploitent la même ressource trophique, et que cela réduit leur accès à cette ressource.

[14] **Compétition d'interférence :** à lieu lorsque les individus en concurrence se nuisent les uns les autres.

fournir plus de cachettes pour les proies et réduire l'efficacité du contrôle biologique (Wilby *et al.*, 2013), mais cela peut aussi réduire la prédation intraguilde en diminuant les taux de rencontre des ennemis naturels (Wilby *et al.*, 2013) et favoriser l'abondance de certains ennemis naturels en répondant à leurs besoins écologiques (Langellotto & Denno, 2004).

2.5. L'influence des caractéristiques des proies

L'efficacité des ennemis naturels pour le contrôle biologique dépend aussi de la biologie des proies ciblées et de leur répartition spatiale (Tylianakis *et al.*, 2008; Tylianakis & Romo, 2010). Par exemple, la complémentarité entre les espèces d'ennemis naturels est souvent plus grande lorsque les proies ciblées ont un cycle de vie complexe car les différentes espèces de prédateurs peuvent attaquer la proie à différents stades (Paredes *et al.*, 2015; Tylianakis & Romo, 2010). De même, lorsque les proies sont spatialement agrégées sous forme de patchs, cela peut faciliter leur détection par les ennemis naturels qui peuvent à leur tour s'agréger autour des proies (Tylianakis & Romo, 2010).

Les ennemis naturels, notamment les généralistes, vont interagir avec différentes espèces de proies, ce qui peut entraîner des effets positifs ou négatifs sur la prédation des bioagresseurs ciblés (Gurr *et al.*, 2012). Les bioagresseurs ciblés et les proies alternatives vont interagir indirectement *via* leurs ennemis naturels communs. Lorsque ces interactions indirectes favorisent les deux types de proies ou seulement une des deux, on parle respectivement de mutualisme et de commensalisme apparents - **Figure I.10** (Chailleux *et al.*, 2014). Cela arrive quand la présence des deux proies permet de diminuer le taux de rencontre entre les proies et les ennemis naturels ou entraîne la satiété de ces derniers, qui par conséquent, consomment moins d'individus chez chacune des proies. A l'inverse, lorsque ces interactions indirectes défavorisent les deux proies ou seulement une des deux, on parle respectivement de compétition ou d'amensalisme apparents - **Figure I.10** (Chailleux *et al.*, 2014; Holt, 1977). Cela peut arriver lorsque les ennemis naturels s'agrègent et se maintiennent autour d'un patch abondant d'une espèce de proie, et que cela se répercute aussi négativement sur les autres proies présentes. Finalement, il existe des situations où une espèce de proie est défavorisée au profit d'une autre proie : on appelle cela la prédation apparente. C'est par exemple le cas lorsque les prédateurs changent de proies pour consommer la proie la plus abondante, la plus facile à consommer ou celle qui est préférée, au bénéfice de celle qui est délaissée (Frank, 2007).

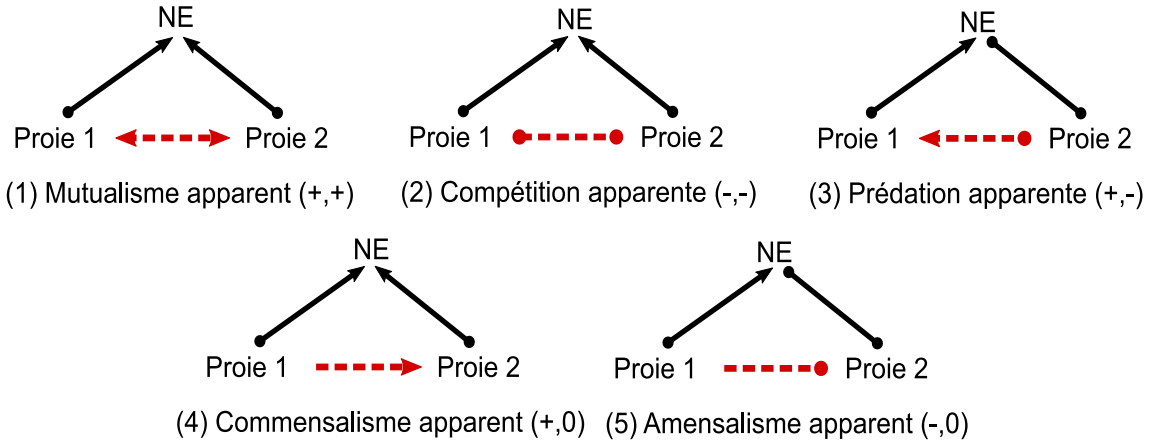


Figure I.10: Représentation des interactions indirectes entre deux espèces de proies et leur ennemi naturel commun (NE). Les flèches indiquent un effet positif tandis que les cercles indiquent des effets négatifs. Les lignes

pleines indiquent des interactions directes, et celles en pointillées des interactions indirectes médiées par l'ennemi naturel commun. D'après Chailleux *et al.*, (2014).

La présence de proies alternatives, suivant si elles sont synchrones ou pas avec les bioagresseurs ciblés, peuvent donc entraîner une hausse (Evans *et al.*, 1999; Harwood *et al.*, 2009; Harwood & Obrycki, 2005) ou une diminution (Cuthbert *et al.*, 2020; Koss *et al.*, 2004; Koss & Snyder, 2005) de l'efficacité des généralistes à la régulation biologique. Sur le long terme, les proies alternatives peuvent être bénéfiques à la régulation biologique des bioagresseurs, notamment en satisfaisant les besoins alimentaires variés de certaines espèces d'ennemis naturels. Dans certains cas, cela peut se traduire par une augmentation de leur condition nutritionnelle, leur longévité, leur fécondité et leur abondance sur le terrain (Harwood *et al.*, 2009; Haschek *et al.*, 2012), ce qui pourrait accroître la prédation d'une proie ciblée à long terme. La présence de proies alternatives pourrait en outre permettre une colonisation rapide des parcelles, une persistance temporelle plus longue des ennemis naturels généralistes et ainsi une exploitation plus rapide des bioagresseurs ciblés (Iuliano & Gratton, 2020; Symondson *et al.*, 2002b).

En conclusion : La régulation des bioagresseurs par les ennemis naturels est une des solutions envisagées pour accompagner la réduction de l'usage des pesticides. La lutte biologique par conservation est une approche prometteuse pour favoriser les processus naturels de régulation des bioagresseurs. Toutefois, l'efficacité des ennemis naturels est parfois variable et dépend aussi bien de facteurs intrinsèques que de facteurs extrinsèques. La suppression des bioagresseurs par les ennemis naturels s'inscrit dans un contexte complexe d'interactions biotiques et abiotiques qui peut grandement moduler son efficacité. Actuellement, il est nécessaire de mieux comprendre comment ces interactions affectent l'efficacité des ennemis naturels afin d'identifier les situations pour lesquelles la régulation biologique peut-être jugée comme un levier fiable pour les agriculteurs.

3. Cas d'étude : les carabes

3.1. Les carabes : des ennemis naturels prometteurs

3.1.1. *Ecologie des carabes dans les agroécosystèmes*

Les carabes, ou Carabidae, sont des insectes appartenant à l'ordre des coléoptères dont ils représentent environ 10% des espèces décrites (Dajoz, 2002; Kotze *et al.*, 2011). A travers le monde, 35 000 espèces de carabes ont été décrites, mais leur nombre est estimé à plus de 40 000 espèces (Dajoz, 2002; Kotze et al., 2011; Lövei & Sunderland, 1996). Les carabes constituent un modèle d'étude très utilisé dans de nombreuses disciplines (Dajoz, 2002; Kotze *et al.*, 2011) ce qui en fait un groupe d'insectes dont l'écologie est bien connue (Kromp, 1999). Dans les parcelles cultivées, les carabes sont des espèces essentiellement univoltines qui réalisent une seule génération par an selon deux principaux cycles de développement (Dajoz, 2002; Thiele, 1977). On distingue les espèces qui passent l'hiver sous la forme adulte et se reproduisent au printemps (*spring breeders*) et les espèces qui se reproduisent en automne et passent l'hiver sous forme larvaire (*autumn breeders*). Suivant leur cycle de développement, les carabes sont principalement actifs au printemps ou en automne, mais certaines espèces peuvent être actives sur les deux périodes avec souvent une diapause estivale (Thiele, 1977). Chez la majorité des espèces, les femelles déposent leurs œufs sur le sol ou dans des petites cavités. Après l'éclosion, les carabes se développent suivant trois stades larvaires suivis par une nymphose qui sont réalisés le plus

souvent dans le sol (Dajoz, 2002). Les adultes émergent soit durant le printemps, soit durant l'automne et sont essentiellement actifs à la surface du sol.

Les carabes sont présents sur tous les continents, excepté l'Antarctique, et sont particulièrement nombreux et diversifiés dans les régions tropicales (Dajoz, 2002). Au sein de chaque biotope, ils peuvent occuper une grande diversité d'habitats qui dépend des exigences écologiques propres à chacune des espèces. Dans les milieux tempérés, les carabes sont généralement associés aux forêts et aux zones ouvertes telles que les prairies et les parcelles cultivées (Dajoz, 2002; Thiele, 1977) dans lesquelles ils peuvent être très abondants (Dajoz, 2002; Lövei & Sunderland, 1996). Le choix de l'habitat par les carabes dépend d'une part des conditions abiotiques, telles que la température et l'humidité (Honěk, 1997), et d'autre part des conditions biotiques telles que la disponibilité des ressources trophiques, ou encore la présence de compétiteurs, comme les fourmis (Lövei & Sunderland, 1996; Thomas et al., 2002). Tandis que certaines espèces peuvent compléter leur cycle de vie dans un seul habitat, d'autres ont besoin de changer de milieu pour survivre et satisfaire leurs besoins. Ces changements d'habitat s'opèrent souvent lorsque le milieu occupé est perturbé ou bien pour hiverner (Marrec *et al.*, 2015; Petit *et al.*, 2015a). Suivant les espèces, les carabes peuvent se déplacer d'un milieu à l'autre par le vol ou par la marche (Kotze *et al.*, 2011). En effet, beaucoup d'espèces sont capables de voler et possèdent des ailes fonctionnelles : ce sont les espèces macroptères (Kromp, 1999; Thiele, 1977). Les espèces de carabe présentes dans les paysages agricoles sont plus souvent aptes au vol que les espèces de milieux stables comme les forêts, car les parcelles agricoles sont fréquemment perturbées et les espèces sont plus souvent emmenées à se disperser (Ribera *et al.*, 2001). Cependant, la majorité des déplacements sont liés à la marche, notamment pour les espèces brachyptères qui n'ont pas d'ailes fonctionnelles (Kromp, 1999; Thiele, 1977). La capacité de dispersion des brachyptères est souvent liée à la taille des pattes et du corps, mais elle dépend aussi de la complexité de l'environnement (Wallin & Ekbom, 1988). Des paramètres abiotiques tels que par exemple la température peuvent modifier l'activité des carabes et augmenter leur vitesse de déplacement (Kotze *et al.*, 2011). Enfin, certaines espèces dimorphiques comptent à la fois des individus aux ailes fonctionnelles et des individus aptères (Dajoz, 2002). Parmi les principaux déplacements associés aux carabes, on peut citer les mouvements saisonniers entre cultures et habitats semi-naturels, les mouvements entre différentes cultures, la colonisation d'habitat et l'agrégation autour de patch de proies (Thomas *et al.*, 2002). Pour la recherche de proies, les carabes adoptent généralement des déplacements aléatoires (Guy et al., 2008; Lövei & Sunderland, 1996), mais sont parfois guidés par des composés volatiles (Law & Gallagher, 2015).

Le suivi des carabes s'effectue essentiellement à l'aide de la technique des pièges à fosse (*pitfall traps* - **Figure I.11 A.**) qui est simple à mettre en place et relativement peu coûteuse (Thiele, 1977). Toutefois, cette technique ne permet pas une mesure stricte de l'abondance des carabes. En effet, le nombre de carabes capturés dépend de leur activité à la surface du sol en plus de leur densité, on parle donc d'une mesure de l'activité-densité des carabes (Kotze et al., 2011; Lövei & Sunderland, 1996). Cette méthode a fait l'objet de nombreux débats mais s'avère être la plus simple et efficace pour le suivi des adultes (Dajoz, 2002; Lang, 2000). Toutefois, un effort de standardisation de la méthode est nécessaire, notamment en termes d'efforts d'échantillonnage, de taille des pièges et de l'utilisation du liquide de conservation, afin de faciliter la comparaison entre les différentes études (Saska *et al.*, 2020). Le suivi des larves nécessite des pièges plus complexes, comme l'installation de pièges souterrains -

Figure I.11 B. (Jowett *et al.*, 2020). D'autres méthodes d'échantillonnages sont possibles, comme l'utilisation de pièges à interception de vol (Dajoz, 2002) ou l'échantillonnage exhaustif dans des quadras, mais celles-ci sont beaucoup moins utilisées (Dajoz, 2002).

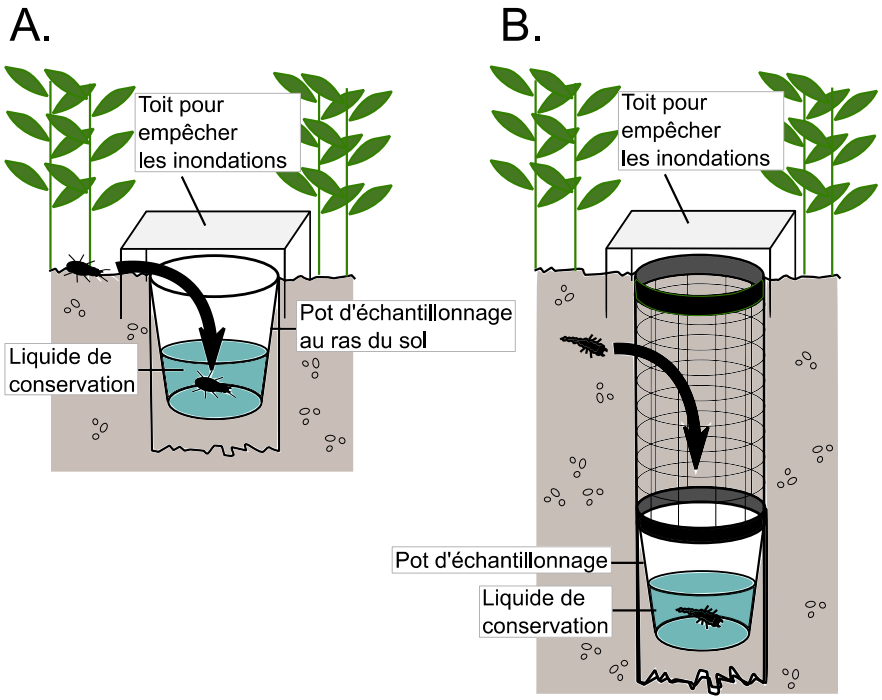


Figure I.11: Représentation schématique (A.) d'un piège *pitfall* et (B.) d'un piège souterrain. D'après Jowett *et al.*, (2020).

3.1.2. *Le régime alimentaire des carabes*

La majorité des carabes adultes sont des prédateurs généralistes capables de consommer à la fois des proies animales et végétales (Dajoz, 2002; Kromp, 1999; Lövei & Sunderland, 1996; Sunderland, 1975; Talarico et al., 2016; Thiele, 1977). Les carabes sont des ennemis naturels de nombreux bioagresseurs des cultures, notamment des insectes ravageurs et des graines d'adventices (Kromp, 1999). De manière générale, les carabes consomment une grande variété d'arthropodes et de mollusques tels que des limaces, des pucerons, des vers de terre et des collemboles (Frei *et al.*, 2019; Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018), mais ils sont aussi capables de consommer de nombreuses espèces de graines d'adventices (Honěk *et al.*, 2003; Kulkarni *et al.*, 2015; Petit *et al.*, 2014; Saska *et al.*, 2019). Il existe quelques rares espèces avec des régimes plus stricts. C'est par exemple le cas de certaines espèces d'*Ophonus* qui sont strictement granivores (Talarico *et al.*, 2016) ou bien des espèces telles que *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775) qui consomment essentiellement des collemboles (Dajoz, 2002). Les espèces peuvent être placées sur un gradient allant des granivores strictes jusqu'aux carnivores strictes, avec une majorité d'espèces polyphages. Au sein des polyphages, certaines espèces vont préférer consommer plutôt des proies animales ou des proies végétales, formant un véritable gradient continu de régimes alimentaires. La prédominance de certaines préférences alimentaires chez les carabes a conduit à les classer en trois guildes trophiques : les granivores, les omnivores et les carnivores, bien que les limites entre ces trois catégories soient assez incertaines (**Figure I.12**). Les contraintes morphologiques telles que la taille du corps et des mandibules définissent

en partie les proies des carabes (Honěk *et al.*, 2007; Prasad & Snyder, 2006; Snyder & Wise, 1999). La taille et la forme des mandibules sont caractéristiques du régime trophique des carabes, les carnivores ayant généralement des mandibules longues et les granivores des mandibules plus courtes et larges (Acorn & Ball, 1991; Brandmayr *et al.*, 1998; Forsythe, 1982; Ingerson-mahar, 2014).

Au cours de leur cycle de vie ou suivant les saisons, le régime alimentaire des carabes peut varier du fait de l'évolution de leurs besoins (Fawki & Toft, 2005; Klimeš & Saska, 2010) ou de la disponibilité des proies (Roubinet *et al.*, 2017). Le régime alimentaire des carabes est étudié grâce à la dissection de leur estomac (Hengeveld, 1980a), à des observations directes généralement réalisées en laboratoire (Honěk *et al.*, 2003; Petit *et al.*, 2014), et grâce à la généralisation des analyses moléculaires qui permettent l'identification des proies présentes dans les régurgitations des carabes (Frei *et al.*, 2019; Wallinger *et al.*, 2015). Toutefois, les résultats révélés par les analyses moléculaires sont très dépendants des proies disponibles dans les parcelles au moment des échantillonnages (Frei *et al.*, 2019).

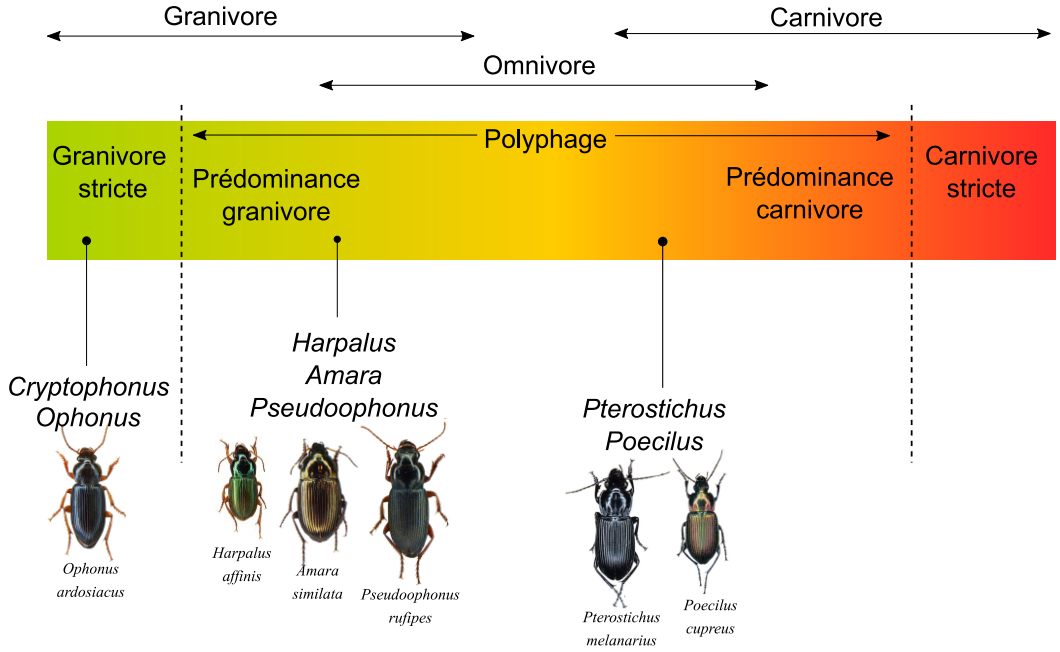


Figure I.12: Continuum trophique des carabes, allant des granivores aux carnivores strictes. Inspiré de Talarico *et al.*, (2016). Photographie : C. Schott.

3.2. Les déterminants des communautés de carabes dans les agroécosystèmes

Les carabes sont communs dans les parcelles agricoles, mais leur composition, leur abondance et leur distribution sont souvent affectées par le paysage et les pratiques agricoles locales (Holland & Luff, 2000; Lövei & Sunderland, 1996). Ainsi, suivant leurs traits fonctionnels, certaines espèces ne sont pas bien adaptées aux conditions environnementales peu variées des parcelles (Thiele, 1977), tandis que d'autres sont plus tolérantes aux perturbations agricoles (Holland *et al.*, 2000) et peuvent compléter leur cycle dans les parcelles. La présence des espèces peu adaptées dans les parcelles cultivées repose majoritairement sur leur capacité à recoloniser ces milieux de manière cyclique à partir de zones non perturbées comme les habitats semi-naturels présents dans le paysage (Petit *et al.*, 2015a). Par conséquent, les communautés de carabes des parcelles agricoles sont le plus souvent dominées par

quelques espèces très abondantes et bien adaptées. En effet, lors des captures aux champs, 85% des individus capturés appartiennent en moyenne à seulement 5 espèces (Luff, 2002). Selon la théorie des filtres, la composition locale en espèces, dont les carabes, évolue en fonction de facteurs environnementaux qui agissent comme des «filtres» qui sélectionnent les espèces dont les traits biologiques sont adaptés au milieu (Hulvey & Aigner, 2014; Keddy, 1992). Les espèces présentes dans la région (pool régional) sont soumises à des filtres liés à la capacité de dispersion des espèces et à leur exigences écologiques qui dépendent de l'environnement local biotique et abiotique, du paysage et des pratiques agricoles (**Figure I.13**) (Duelli, 1997). Ainsi, seulement une partie des espèces du pool régional sera capable de se disperser et de supporter les conditions biotiques et abiotiques du milieu pour former les communautés locales d'un habitat, tel que les parcelles cultivées.

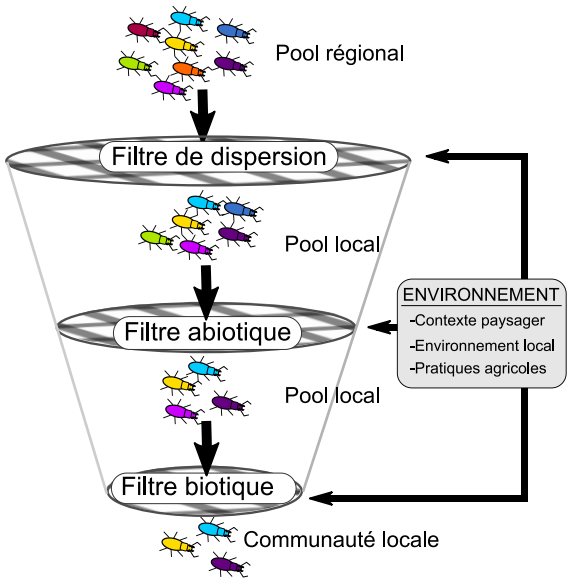


Figure I.13: Représentation schématique du modèle par filtre d'assemblage des communautés. D'après Hulvey & Aigner, (2014).

3.2.1. *Le contexte paysager*

L'hétérogénéité des paysages, aussi bien en termes de composition que de configuration, favorise la diversité des carabes dans les parcelles (Thies & Tscharntke, 2003; Vanbergen *et al.*, 2010; Woodcock *et al.*, 2010). Les habitats semi-naturels, notamment les prairies ou les haies, maintiennent la diversité des carabes en fournissant des refuges, des sites d'hivernage et des ressources trophiques (Bianchi *et al.*, 2006; Billeter *et al.*, 2008; Duflot *et al.*, 2017; Purtauf *et al.*, 2005b). Ces habitats constituent des réservoirs de populations qui peuvent abriter les carabes suite aux perturbations agricoles, et permettre une recolonisation cyclique des cultures (Bianchi *et al.*, 2006; Duflot *et al.*, 2014; Petit *et al.*, 2018). De plus, la connectivité des habitats au sein du paysage est aussi importante, notamment entre les cultures et les habitats semi-naturels pour favoriser la colonisation des parcelles par les carabes (Duflot *et al.*, 2017; Gallé *et al.*, 2019). L'hétérogénéité cachée des paysages, c'est-à-dire la complexité temporelle et spatiale de la mosaïque des cultures, est aussi un déterminant majeur de la diversité des carabes (Vasseur *et al.*, 2013). Les paysages caractérisés par une diversité importante des cultures (Aguilera *et al.*, 2020; Billeter *et al.*, 2008; Diekötter & Crist, 2013; Palmu *et al.*, 2014) et une taille réduite des parcelles (Bertrand *et al.*, 2016; Fahrig *et al.*, 2015; Sirami *et al.*, 2019) favorisent la diversité des carabes.

La réponse des carabes au paysage peut être variable entre les espèces (Jowett *et al.*, 2019), et dépendre notamment de leur mobilité (Bertrand *et al.*, 2016), de leur tolérance aux perturbations agricoles (Kromp, 1999; Luff, 1996; Thiele, 1977), mais aussi de leur guilde trophique (Purtauf *et al.*, 2005a; Vanbergen *et al.*, 2010). Les espèces granivores dépendent davantage de la présence d'habitats semi-naturels ou de certaines cultures comme le colza pour trouver les ressources trophiques dont elles ont besoin (Labruyere *et al.*, 2016a). En revanche, les espèces omnivores, très généralistes, peuvent au

contraire s'adapter plus facilement (Winqvist *et al.*, 2011; Woodcock *et al.*, 2010) et sont parfois très abondantes dans les paysages simplifiés grâce à quelques espèces dominantes qui tolèrent bien les perturbations liées aux pratiques agricoles (Kromp, 1999; Luff, 1996; Thiele, 1977).

Tandis que l'effet du paysage sur la richesse des carabes a été bien documenté, celui sur leur abondance semble moins clair (Diekötter *et al.*, 2010; Rusch *et al.*, 2016; Winqvist *et al.*, 2011). L'abondance des carabes pourrait dépendre essentiellement des conditions locales des parcelles, et notamment de l'intensité des pratiques agricoles (Djoudi *et al.*, 2019, 2018).

3.2.2. *Les pratiques agricoles*

A une échelle plus locale, les pratiques agricoles constituent un filtre majeur pour l'abondance et la richesse des carabes. De manière générale, les parcelles avec un rendement élevé gérées de manière intensive accueillent une diversité réduite de carabes (Geiger *et al.*, 2010). La composition des communautés de carabes varie suivant le type de culture, notamment entre les cultures d'hiver et les cultures de printemps, du fait du décalage temporel et des pratiques associées (Holland & Luff, 2000). Au sein des parcelles, l'augmentation de la diversité des plantes cultivées, notamment à l'aide d'intercultures, de cultures de couvert ou en complexifiant les rotations, peut être bénéfique aux carabes en fournissant un environnement plus stable (Blubaugh *et al.*, 2016; Holland & Luff, 2000). De plus, le travail du sol intensif, tel que le labour, peut affecter directement les carabes en causant leur mort, notamment celle des larves qui vivent dans le sol (Holland & Luff, 2000; Shearin *et al.*, 2007; Thorbek & Bilde, 2004). Par conséquent, la réduction ou l'arrêt du travail du sol sont des pratiques bénéfiques pour les carabes (Gallandt *et al.*, 2005; Kromp, 1999; Menalled *et al.*, 2007). Les pesticides, notamment les herbicides et insecticides, peuvent provoquer directement des morts chez les carabes mais aussi indirectement en contaminant leurs ressources trophiques (Holland *et al.*, 2000; Navntoft *et al.*, 2006). Par conséquent, l'adoption de systèmes agricoles moins dépendant de l'usage des pesticides, comme l'AB, peut être favorable aux carabes (Diekötter *et al.*, 2016; Gallé *et al.*, 2019; Menalled *et al.*, 2007). Finalement, l'utilisation de fertilisants organiques ou de compost peuvent, dans certaines situations, être bénéfiques aux carabes (Holland & Luff, 2000; Kromp, 1999).

3.2.3. *Le rôle du contexte biotique et abiotique*

Outre les effets directs du paysage et de la gestion parcellaire, les contextes abiotiques et biotiques de l'habitat semblent aussi être des déterminants majeurs de la diversité et de l'abondance des carabes. Ces conditions locales de l'environnement peuvent être perçues différemment suivant les exigences écologiques de chaque espèce, notamment vis-à-vis de la végétation et des ressources alimentaires.

Les conditions microclimatiques présentes dans les parcelles, telles que la température ou l'humidité relative de l'air, sont en partie responsables des variations d'abondances de carabes entre les parcelles (Honěk, 1988; Saska *et al.*, 2013), de même que les caractéristiques du sol comme son humidité ou sa proportion de matière organique (Aldebron *et al.*, 2020; Holland & Luff, 2000). Ces paramètres abiotiques sont souvent fonction du type de culture et notamment de la couverture végétale qui participe aussi à fournir des micro-habitats utilisables par les carabes (Honěk, 1988; Honěk & Jarošík, 2000). De manière générale, les cultures de printemps accueillent une abondance et une diversité de carabe plus

faibles que les cultures d'hiver qui fournissent un couvert végétal plus tôt (Booij & Noorlander, 1992; Holland & Luff, 2000).

Un autre paramètre majeur de l'habitat est la présence de ressources trophiques animales ou végétales (Lövei & Sunderland, 1996; Thomas et al., 2002). En effet, la disponibilité de patchs de proies affecte la distribution des carabes, qui ont tendance à s'agréger autour des ressources en graines d'adventices (Frank *et al.*, 2011; Marino *et al.*, 2005) et en proies animales (Bohan *et al.*, 2000; Haschek *et al.*, 2012; Winder *et al.*, 2005, 2001). La diversité et l'abondance des communautés de carabes sont notamment déterminées par la flore adventice présente dans les parcelles (Kulkarni *et al.*, 2017a; Saska *et al.*, 2014b). En effet, les adventices fournissent à la fois des ressources trophiques (graines, pollens, proies animales) et une structure végétale complexe à l'origine de refuges et de microclimats spécifiques (Diehl *et al.*, 2012; Hough-Goldstein *et al.*, 2004).

Le paysage ainsi que les pratiques agricoles locales affectent directement les carabes, mais aussi les conditions abiotiques (Holland & Luff, 2000) et biotiques des parcelles, incluant la disponibilité des proies végétales (Bohan & Haughton, 2012; Carmona *et al.*, 2020; Gaba *et al.*, 2010; Gabriel *et al.*, 2005; Petit *et al.*, 2016) et des proies animales (Fahrig *et al.*, 2011; Gonthier *et al.*, 2014; Vanbergen *et al.*, 2007). Ces effets du paysage et des pratiques agricoles sur les conditions abiotiques et biotiques peuvent affecter indirectement les carabes. En effet, la détérioration des conditions locales environnementales peut avoir un effet négatif différé sur les carabes (Holland & Luff, 2000; Shearin *et al.*, 2007) en provoquant leur émigration vers des habitats plus favorables, la réduction de leur longévité et de leur reproduction, et peut avoir un impact global comparable ou plus important que la mortalité directe (Brust, 1990; De Heij & Willenborg, 2020; Hatten *et al.*, 2007; Thorbek & Bilde, 2004). Très peu d'études prennent en compte les effets indirects du paysage et de la gestion parcellaire sur les carabes à travers les conditions biotiques de l'environnement (Emmerson *et al.*, 2016; Puech *et al.*, 2015). Le manque de connaissance sur ces effets indirects peut conduire à une mauvaise évaluation des effets du paysage et de la gestion parcellaire, et ne permet pas de comprendre complètement les mécanismes qui gouvernent l'abondance et la diversité des carabes dans les parcelles cultivées.

En conclusion : Les carabes sont des insectes coléoptères très abondants dans les parcelles cultivées, et qui sont capables de consommer des ravageurs et des graines d'adventices, ce qui en fait des agents de biocontrôle prometteurs. La composition et l'abondance des communautés de carabes dans les cultures sont déterminées majoritairement par deux facteurs : la complexité du paysage environnant les parcelles et les pratiques agricoles locales. Ces deux facteurs affectent directement les communautés de carabes en fournissant des individus *via* les habitats semi-naturels ou en provoquant leur mort. Toutefois, ils peuvent aussi avoir un effet indirect en modifiant les conditions abiotiques et biotiques locales des parcelles dont dépendent aussi les carabes. Ces effets indirects sont très rarement pris en compte dans les études, entraînant un manque de connaissances nécessaires pour comprendre les mécanismes gouvernant les communautés de carabes dans les parcelles.

4. La prédation et régulation des graines d'adventices par les carabes

4.1. Généralités sur la prédation des graines

La graine est un stade vulnérable du cycle des adventices (Lundgren, 2009a), et une suppression importante des graines pourrait conduire à une régulation de leurs populations (Davis *et al.*, 2011; Firbank & Watkinson, 1986). Une part importante des mortalités relevées chez les graines est liée à leur prédation par les ennemis naturels. Les graines sont riches en nutriments et vont attirer de nombreux prédateurs, aussi bien des vertébrés que des invertébrés, qui vont les consommer pour répondre à leurs besoins énergétiques et nutritionnels. Le terme « prédation » désigne la destruction des graines par les prédateurs, qui est à distinguer de la simple ingestion au cours de laquelle les graines peuvent rester viables.

Les observations en champ révèlent que les graines d'adventices sont principalement consommées par des invertébrés comme les fourmis, les carabes, les limaces et les criquets ainsi que par des vertébrés tels que les oiseaux et les micromammifères (Baraibar *et al.*, 2009; Kotze *et al.*, 2011; Kulkarni *et al.*, 2015; Lundgren, 2009a). Dans nos régions tempérées, les carabes sont souvent les principaux invertébrés consommateurs de graines d'adventices (Honěk et al., 2003; Kulkarni et al., 2015; Lövei & Sunderland, 1996) et sont plus ou moins efficaces que les micromammifères suivant les situations (Baraibar *et al.*, 2012; Menalled *et al.*, 2000; Westerman *et al.*, 2003a). Ces insectes semblent particulièrement intéressants pour la régulation biologique car ils n'affectent pas ou peu la culture (excepté le zabre des céréales, *Zabrus tenebrioides* (Goeze, 1777)). En effet, les semences cultivées sont bien souvent trop grandes pour être consommées par les carabes.

4.2. Cycle des adventices et interception des graines par les carabes

La flore adventice des milieux cultivés se compose majoritairement d'espèces annuelles (Fried *et al.*, 2012), qui chaque année, produisent d'importantes quantités de graines, alimentant le stock semencier, appelé aussi la banque de graines du sol (Petit & Cordeau, 2020). Le stock de graines du sol représente le potentiel d'infestation des parcelles par la flore adventice (Mahé *et al.*, 2020). Chaque année, une partie du stock semencier va germer et constituer la flore adventice (Fox *et al.*, 2013). Cette dernière va se développer jusqu'à produire de nouvelles semences qui vont se disperser dans l'environnement au cours de « pluies de graines » (Benvenuti, 2007). Les graines sont disponibles au sol durant une période brève, avant leur intégration dans le sol pour réalimenter le stock semencier (**Figure I.14**). La production et la dispersion des graines par les adventices sont souvent très importantes (Crawley, 2000). A titre d'exemple, on estime que les densités de graines au sol peuvent atteindre 3700-24200 graines.m^{-2} de *Taraxacum officinale* G.H. Weber (pissenlit) (Honěk *et al.*, 2005) et environ 20000 graines.m^{-2} de *Viola arvensis* Murray (pensée des champs) (Gerowitt & Bodendorfer, 1998).

La prédation des graines peut intervenir à deux moments du cycle des adventices, soit avant que les graines ne soient dispersées de la plante mère (prédation pré-dispersion), ou bien une fois que les graines ont quitté la plante-mère (prédation post-dispersion) (Honěk *et al.*, 2005; Honěk & Martinkova, 2005; Lundgren, 2009a; Tooley & Brust, 2002; Zhang *et al.*, 1997). Les carabes interceptent

généralement les graines d'adventices à la surface du sol, après leur dispersion de la plante-mère et avant leur enfouissement dans le sol (Tooley & Brust, 2002; Westerman *et al.*, 2006). C'est durant cette période post-dispersion qu'une suppression effective des graines est la plus efficace (Honěk *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 1997) (**Figure I.14**). La prédation des graines au sol exercée par les carabes est souvent intense et brève, et s'observe de manière épisodique du printemps à l'automne (Petit *et al.*, 2014). Toutefois, certaines espèces de carabe sont capables de grimper aux plantes et de s'y approvisionner en ressources alimentaires (Lövei & Szentkiralyi, 1984; Toft & Bilde, 2002).

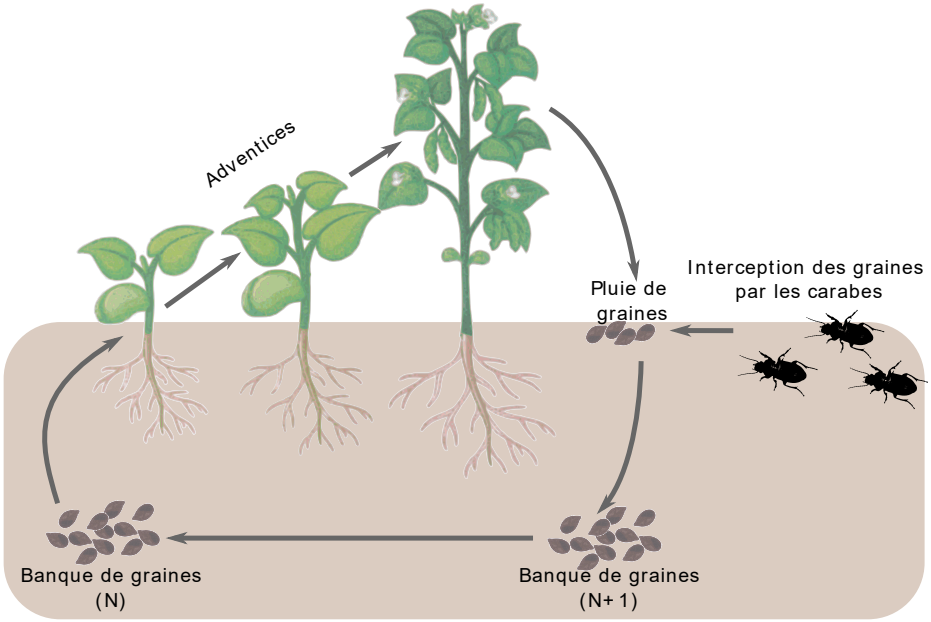


Figure I.14: Schéma du cycle des adventices et positionnement de la prédation des graines par les carabes. D'après Bohan (2020) et Petit & Cordeau, (2020).

4.3. La consommation des graines par les carabes

Les carabes omnivores et granivores adultes sont des consommateurs importants des graines d'adventices (Frank *et al.*, 2011; Honěk *et al.*, 2003; Kromp, 1999; Kulkarni *et al.*, 2015; Menalled *et al.*, 2007; Thiele, 1977; Ward *et al.*, 2014). Leur consommation dans les parcelles cultivées pourrait s'étendre de 200 jusqu'à 1000 graines.m^{-2}.$jour^{-1}$ (Gaines & Gratton, 2010; Honěk *et al.*, 2003), mais les niveaux de consommation peuvent être très variables d'une parcelle à une autre et au cours du temps (Honěk *et al.*, 2006; Menalled et al., 2000). En parallèle, les larves pourraient également contribuer de manière conséquente à la prédation des graines (Klimeš & Saska, 2010), mais leur contribution est très peu étudiée à cause de l'activité souterraine des larves (Kulkarni *et al.*, 2015).

La prédation des graines par les carabes est préférentielle : toutes les espèces de carabe ne consomment pas les mêmes graines dans les mêmes quantités, et certaines graines sont plus consommées que d'autres. Des études conduites en laboratoire ont permis de mettre en évidence ces préférences, généralement à l'aide de test de « cafétéria » au cours desquels plusieurs espèces de graines sont proposées aux carabes (Honěk *et al.*, 2007; Petit *et al.*, 2014; Saska *et al.*, 2019; White *et al.*, 2007). Ces préférences sont généralement liées à des contraintes morphologiques et au contenu nutritif des graines (Gaba *et al.*, 2019; Honěk *et al.*, 2007; Kulkarni *et al.*, 2015). La taille et la forme des mandibules des carabes déterminent souvent la taille, la forme et la dureté des graines qu'ils peuvent consommer (Dajoz,

2002; Honěk *et al.*, 2007; Ingerson-mahar, 2014; Lundgren & Rosentrater, 2007). La puissance des mandibules et la dureté des ressources constituent de bons prédicteurs pour identifier les préférences alimentaires (Brousseau *et al.*, 2018; Lundgren & Rosentrater, 2007). L'aspect nutritionnel des graines, et notamment la teneur en lipides sont aussi des paramètres qui conditionnent les préférences des carabes (Gaba *et al.*, 2019). Finalement, pour que la digestion des graines par les carabes soit possible, ces derniers doivent être équipés du microbiote adéquat (Lundgren & Lehman, 2010; Schmid *et al.*, 2014). L'émission de composés volatiles par les graines ou bien leur présence à la surface des graines affectent leur détection et leur consommation par les carabes (Kulkarni *et al.*, 2017b).

Aux champs, de nombreuses études corrélatives ont permis de mettre en évidence le lien entre les carabes et la prédation des graines d'adventices, avec des relations entre prédation et chacune des guildes trophiques qui évoluent au cours de la saison (Trichard *et al.*, 2014). Le plus souvent, les niveaux de consommation des graines sont mesurés à l'aide de cartes de prédation sur lesquelles des graines sont exposées avec ou sans cage d'exclusion des vertébrés (Westerman *et al.*, 2003a). Les études montrent généralement que l'abondance des carabes est corrélée aux taux de prédation relevés sur les cartes (Menalled *et al.*, 2000; O'Rourke *et al.*, 2006; Trichard *et al.*, 2014; Westerman *et al.*, 2005). Par contre, la relation entre diversité des carabes et prédation des graines est quant à elle moins évidente (Gaines & Gratton, 2010; Jonason *et al.*, 2013; Trichard *et al.*, 2013). De plus, la prédation des graines semble dépendre du contexte puisque certaines études ne mettent pas en évidence de lien particulier avec les carabes (Davis & Raghu, 2010; Mauchline *et al.*, 2005; Saska *et al.*, 2008).

4.4. La présence d'espèces-clés

Dans les parcelles, l'intensité de la prédation peut dépendre fortement de la présence d'espèces-clés d'ennemis naturels (Gotelli *et al.*, 2011; Gurr *et al.*, 2012; Letourneau, 1998; Letourneau *et al.*, 2009; Snyder, 2019) qui exercent une forte mortalité sur les proies. Concernant, les carabes peu de preuves concrètent ont été apportées pour identifier ces espèces au champ, et les présomptions qui existent sont essentiellement fondées sur les tests conduits en laboratoire. Les espèces de carabes ont des efficacités variables pour la prédation des graines, qui dépendent de leur guilde trophique et de leurs préférences relatives pour les graines (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Saska *et al.*, 2019). Au sein des communautés de carabes, certaines espèces se démarquent pour le rôle qu'elles jouent dans la prédation des graines, qui peut être lié à une forte abondance des carabes, à une préférence marquée pour les graines ou encore une prédation proportionnelle à la densité des graines. C'est le cas des espèces du genre *Harpalus* et *Amara* qui consomment des quantités importantes de graines en laboratoire (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al.*, 2014), et qui semblent contribuer significativement à la prédation des graines aux champs (Bohan *et al.*, 2011a; Klimeš & Saska, 2010; Ward *et al.*, 2014). Toutefois certaines espèces très abondantes, mais ne consommant pas nécessairement beaucoup de graines, semblent aussi jouer un rôle majeur lors de la régulation des graines d'adventices, c'est notamment le cas de *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) (Bohan *et al.*, 2011a). L'identification des assemblages complémentaires et efficaces d'espèces-clés pour la suppression des proies est un défi important (Gotelli *et al.*, 2011; Paredes *et al.*, 2015) et une condition requise pour guider et favoriser la lutte biologique par conservation (Greenop *et al.*, 2018; Gurr *et al.*, 2012).

4.5. De la prédation à la régulation des graines

Bien que les carabes consomment de façon substantielle des graines d'adventices, il est encore difficile de confirmer si ce processus a un réel impact sur la dynamique des adventices. Nous manquons encore d'informations sur sa robustesse, son intensité et sa stabilité (Petit *et al.*, 2018; Petit & Cordeau, 2020). En théorie si le taux de déplétion des graines par des prédateurs est assez important, cela pourrait stopper ou diminuer l'accroissement d'une population d'adventices (Saska *et al.*, 2010). D'après plusieurs études réalisées en Europe et aux Etats-Unis, des mortalités annuelles de graines de l'ordre de 25 à 50% pourraient suffire à diminuer la croissance démographique des adventices (Davis *et al.*, 2011; Firbank & Watkinson, 1986). Or, de tels pourcentages ont déjà été mis en évidence au champ à l'aide de cartes de prédation (Trichard *et al.*, 2013). De plus, des travaux de modélisation suggèrent que le taux annuel de perte de graines lié à la prédation serait d'environ 40%, mais pourrait fortement varier, de 8 à 70%, suivant le contexte biotique et abiotique (Westerman *et al.*, 2006).

Généralement, afin de maintenir un bioagresseur sous un seuil de nuisibilité il est important que la prédation exercée par les prédateurs augmente lorsque la densité des proies s'accroît (Daedlow *et al.*, 2014). Idéalement, le taux de prédation devrait augmenter plus que proportionnellement avec la densité des proies (début de la réponse de type III, **Figure I.15 f**). Dans ce cas, on parle de prédation directement densité-dépendante des proies (Daedlow *et al.*, 2014; Holling, 1959; Turchin, 1995). La dépendance de la prédation à la densité des proies est liée à la fois à la réponse fonctionnelle[15] et numérique[16] des prédateurs. Ces variables-clés, ainsi que d'autres variables affectant la prédation, telles que les interactions d'interférence entre prédateurs (Lester & Harmsen, 2002), ont été utilisées pour sélectionner les prédateurs les plus efficaces pour la lutte biologique. Chez les carabes, la réponse de la prédation à la densité des graines semble dépendre du contexte. En effet, les études aux champs montrent à la fois des cas d'indépendance (Baraibar *et al.*, 2012; Brust & House, 1988; Marino *et al.*, 2005; Pannwitt *et al.*, 2017), mais aussi des cas de dépendance directe (Cabin & Marshall, 2000; Cromar *et al.*, 1999) ou inverse de la prédation à la densité de graines (Cardina *et al.*, 1996; Daedlow *et al.*, 2014; Westerman *et al.*, 2008). Malheureusement, très peu d'études ont été conduites en laboratoire pour décrire la réponse des carabes à la densité des graines (Deroulers, 2017).

[15] **Réponse fonctionnelle :** évolution du nombre de proies consommées par prédateur en fonction de la densité des proies (Holling, 1959 ; Hajek, 2004 ; Van Driesche *et al.*, 2008).

[16] **Réponse numérique :** variation de la densité des prédateurs en fonction de la densité des proies (Holling, 1959 ; Hajek, 2004 ; Van Driesche *et al.*, 2008)

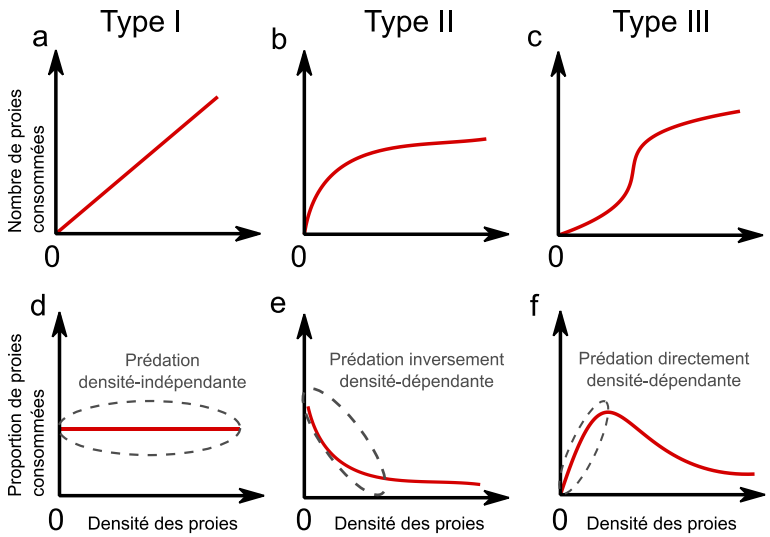


Figure I.15: Représentation des trois types de réponses fonctionnelles exprimées en nombre (a, b, c) et en proportion (d, e, f) de proies consommées par prédateur en fonction de la densité de proies. D'après Holling, (1961).

Au champ, il existe peu d'études démontrant que les prédateurs influencent significativement la dynamique des populations d'adventices, c'est-à-dire qu'ils contribuent à infléchir le taux d'accroissement des populations. Ces quelques études se concentrent généralement soit sur la germination des plantes d'adventices, soit directement sur la banque de graines qui représente le potentiel d'infestation de la flore adventice (Fox *et al.*, 2013). Quelques études expérimentales, avec des dispositifs d'exclusion des invertébrés, ont montré un effet des carabes sur les germinations des adventices (Blubaugh & Kaplan, 2016; Pannwitt *et al.*, 2019; White *et al.*, 2007) suggérant que les carabes peuvent réduire la pression des adventices. Suivant les études, entre 5 et 70% des germinations seraient réduites en présence de carabes, incluant certaines espèces problématiques d'adventice telles qu'*Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv., 1812 (Pannwitt *et al.*, 2019). Bien que les études expérimentales permettent de comparer directement l'effet de l'absence *versus* la présence de carabes sur la dynamique des adventices, elles sont souvent restreintes à une échelle locale à cause de la lourdeur des dispositifs. En parallèle, une seule étude, réalisée sur 250 parcelles au Royaume-Uni, suggère une relation de régulation entre les carabes et la banque de graines d'adventices (Bohan *et al.*, 2011a). Cet article montre qu'il existe une relation négative entre l'abondance totale des carabes dans une parcelle et l'accroissement de la banque de graines d'une année sur la suivante. Le manque d'évidence de l'effet des carabes sur la dynamique des adventices à une grande échelle, à travers plusieurs pays et le long de gradients paysager et de pratiques agricoles, est un verrou majeur pour que le recours aux régulations biologiques naturelles soit considéré comme un levier de gestion jugé suffisamment 'fiable' par les agriculteurs, et pour s'affranchir de certains traitements herbicides.

En conclusion : Dans les parcelles cultivées, les carabes consomment des quantités importantes de graines d'adventices, notamment certaines espèces-clés qui semblent jouer un rôle déterminant. Cette prédation des graines s'exerce de manière épisodique et intense entre le moment où les graines tombent au sol et avant que ces dernières ne réalimentent la banque de graines. La réponse de la prédation à la densité des graines est actuellement mal comprise, et les résultats obtenus aux champs semblent contradictoires. Des études en conditions contrôlées pourraient déterminer si la prédation augmente avec

la densité de graines, ce qui est souvent un critère d'importance pour évaluer l'efficacité des ennemis naturels à réguler une proie. A l'heure actuelle, il existe peu d'études démontrant que les carabes ont un impact significatif sur la dynamique des populations d'adventices. Nous manquons notamment d'analyses aux champs, conduites à large échelle, pour juger si la régulation des graines par les carabes est effective et fiable.

5. La prédation des graines au centre d'un réseau complexe d'interactions

5.1. Les déterminants de la prédation des graines par les carabes

La prédation des graines par les carabes peut-être très variable d'une parcelle à une autre (Trichard *et al.*, 2013) mais aussi au sein d'une même parcelle (Trichard *et al.*, 2014). Cette variabilité s'explique par des facteurs abiotiques et biotiques (Davis & Raghu, 2010) qui interagissent entre eux et que l'on peut regrouper en trois catégories (**Figure I.16**) (Boursault & Petit, 2010; Petit, 2018). La première catégorie concerne l'environnement et la gestion parcellaire : elle englobe le contexte paysager, les pratiques agricoles, la complexité végétale et les conditions abiotiques telles que la température (Saska *et al.*, 2010) ou l'humidité (Kulkarni *et al.*, 2017b, 2017a; Law & Gallagher, 2015). Cette catégorie va affecter directement la prédation des graines (Sarabi, 2019) mais aussi les deux autres catégories : les communautés de prédateurs et de proies. Comme vu précédemment, la composition et l'abondance des prédateurs vont affecter la prédation des graines, qui va être modulée par les préférences relatives et l'efficacité de chaque espèce de carabe. De même, la composition des espèces de graines et leur densité vont pouvoir affecter la prédation des graines *via* la réponse fonctionnelle et numérique des carabes. Tandis que certains aspects de la **Figure I.16** ont fait l'objet de beaucoup de recherches, comme l'effet du paysage sur les carabes, d'autres sont encore peu étudiées. Le rôle des interactions biotiques multi-trophiques (Davis & Raghu, 2010), incluant notamment la prédation de proies alternatives et les interactions au sein des communautés de carabes, est encore peu compris en dépit de l'importance qu'il peut avoir sur l'efficacité des carabes pour la prédation des graines (De Heij & Willenborg, 2020). Une meilleure connaissance de ces interactions biotiques et leur prise en compte pourraient expliquer en partie le manque de consistance entre l'abondance des carabes et la prédation des graines observé dans certaines études (Saska *et al.*, 2008).

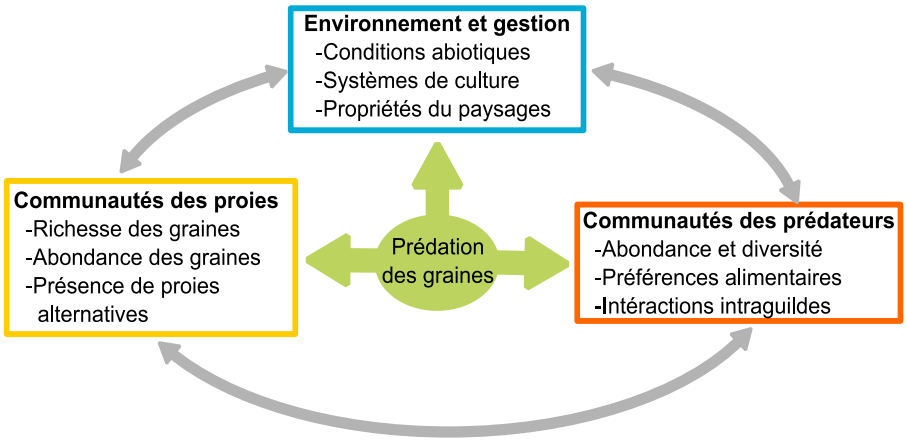


Figure I.16: Les trois catégories de déterminants de la prédation des graines d'adventices. D'après Boursault & Petit (2010) et Petit (2018a).

5.2. Le rôle des interactions biotiques sur la prédation des graines

5.2.1. *Un réseau complexe d'interactions biotiques*

La prédation des graines d'adventices est un processus écologique qui s'inscrit dans un réseau d'interactions entre les différentes composantes biotiques et abiotiques des agroécosystèmes (Davis & Raghu, 2010; De Heij & Willenborg, 2020). Parmi la multitude d'interactions présentes dans les agroécosystèmes, l'effet des interactions biotiques sur la prédation des graines par les carabes est assez peu étudié malgré l'importance qu'elles pourraient avoir. Par conséquent, il est essentiel d'orienter les futures recherches sur la place occupée par la prédation des graines dans ce réseau complexe d'interactions biotiques en jeu dans les agroécosystèmes - **Figure I.17** (De Heij & Willenborg, 2020).

Deux interactions sont particulièrement susceptibles d'affecter la prédation des graines par les carabes : la prédation des proies alternatives aux graines et les interactions entre les carabes (De Heij & Willenborg, 2020). Ces interactions, rarement prises en compte dans les études, peuvent être à l'origine d'une augmentation ou d'une diminution de l'efficacité des carabes. Des interactions horizontales, entre les carabes d'un même niveau trophique, et verticales, entre les carabes et leur ressources trophiques, sont susceptibles d'affecter le comportement des carabes et leur prédation des graines. Parmi les interactions verticales, on distingue les processus ascendants (*un effet des ressources trophiques sur les carabes*) et descendants (*un effet des carabes sur les ressources trophiques*) (Gurr *et al.*, 2017). De Heij & Willenborg, (2020) ont schématisé le réseau d'interactions directes et indirectes susceptibles d'affecter la régulation biologique des graines par les carabes (**Figure I.17**).

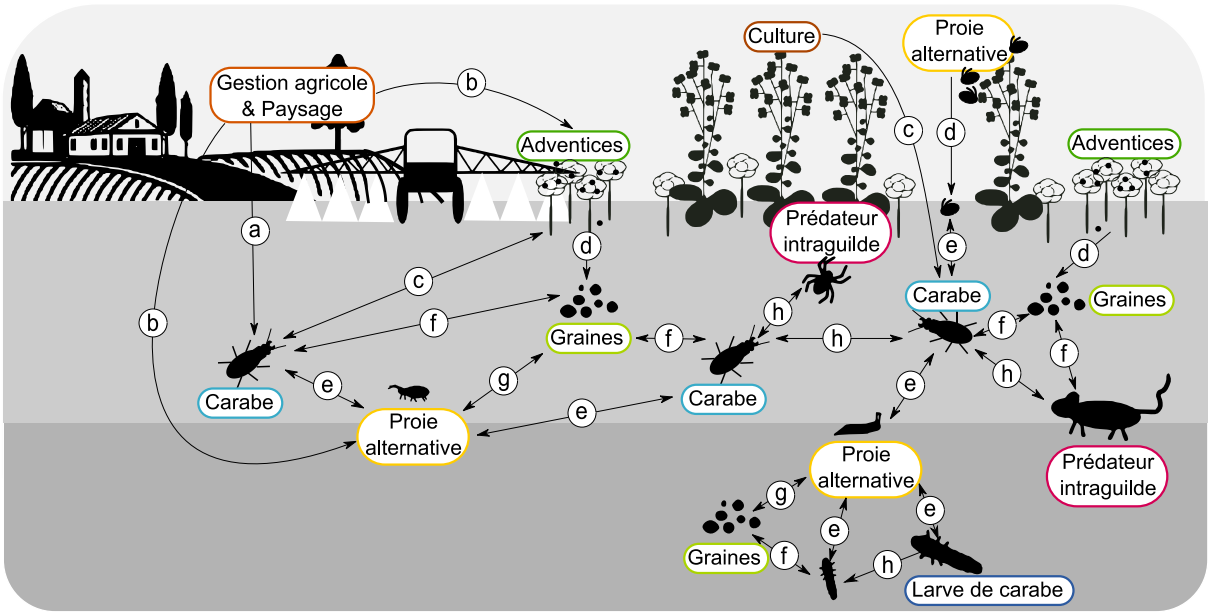


Figure I.17: Réseau d'interactions directes et indirectes susceptibles d'affecter la prédation des graines d'adventices par les carabes. Le contexte paysager et la gestion agricole des parcelles peuvent directement affecter les communautés de carabes (a), mais aussi indirectement en modifiant les communautés d'adventices et de proies alternatives (b). La flore adventice et la culture vont fournir des refuges et un microclimat aux carabes (c), et fournir des graines et des proies alternatives (d). Les carabes et les autres prédateurs vont s'agréger autour des proies alternatives (e) et des graines (f), et potentiellement exercer un contrôle sur ces dernières. La présence simultanée de proies alternatives et de graines partageant un prédateur commun entraîne des interactions indirectes (g). La présence de prédateurs intraguildes et de compétiteurs (carabes ou autres) peuvent affecter les carabes et modifier leur comportement alimentaire (h). D'après De Heij & Willenborg, (2020).

5.2.2. *Les proies alternatives et la prédation des graines par les carabes*

Les carabes, en tant que prédateurs généralistes, sont capables de consommer à la fois des proies animales et végétales (Dajoz, 2002; Talarico *et al*., 2016; Thiele, 1977). En partageant le même prédateur, les proies vont interagir indirectement entre elles, soit positivement, c'est-à-dire qu'elles vont diminuer l'effet de la prédation, soit négativement, lorsqu'à l'inverse, elles augmentent l'effet de la prédation sur au moins une des deux proies (Chailleux *et al.*, 2014).

À ce jour, la plupart des études se sont limitées à l'effet des proies alternatives animales sur la prédation des insectes ravageurs par les carabes. De manière générale, ces études montrent qu'une augmentation de la disponibilité des proies alternatives entraîne une réduction de la prédation des ravageurs par les carabes (Mair & Port, 2001; Prasad & Snyder, 2006; Renkema *et al.*, 2012; Symondson *et al.*, 2006; von Berg *et al.*, 2009). Les interactions indirectes et positives entre proies (compétition ou amensalisme apparent, **Figure I.10**) sont souvent causées par la satiété des carabes, le changement d'une proie pour une autre plus appréciée ou une dilution des taux de rencontre entre les proies et les carabes (Chailleux *et al.*, 2014). Toutefois, certaines études mettent en évidence des interactions indirectes négatives entre les proies (mutualisme apparent, **Figure I.10**) qui se traduisent par une augmentation de la prédation des ravageurs par les carabes en présence des proies alternatives (Madsen *et al.*, 2004). En effet, ces dernières peuvent satisfaire les besoins alimentaires mixtes de certaines espèces de carabes (Fawki & Toft, 2005; Saska, 2008) et augmenter leur condition nutritionnelle et leur abondance sur le terrain (Harwood *et al.*, 2009; Haschek *et al.*, 2012), ce qui pourrait accroître la prédation d'une proie ciblée sur le long terme. La présence de proies alternatives pourrait en outre permettre une colonisation rapide des champs et une persistance temporelle plus longue des carabes généralistes en entraînant une exploitation rapide des proies ciblées (Iuliano & Gratton, 2020; Symondson *et al.*, 2002b). Finalement, la présence de proies alternatives peut aussi réduire certaines interactions négatives entre carabes, comme par exemple le cannibalisme (Frank *et al.*, 2010).

Dans le cadre de la prédation des graines d'adventices, les proies alternatives sont souvent des arthropodes comme les pucerons (Winder *et al.*, 2001), les limaces (Symondson *et al.*, 2002a) ou encore les collemboles (Frei *et al.*, 2019). Seule l'étude de Frank *et al.*, (2011) a testé l'effet de la disponibilité des graines sur la prédation d'une proie animale par des carabes adultes. Cette étude montre que les carabes omnivores s'agrègent et se maintiennent préférentiellement autour des patchs de graines, et que la prédation des proies animales est réduite en présence des graines. Ce résultat suggère l'existence d'un compromis entre la prédation des ravageurs et la prédation des graines par les carabes (Frank *et al.*, 2011; Lundgren, 2009b).

Actuellement, le rôle des proies alternatives sur la prédation des graines par les carabes n'est pas suffisamment bien compris (**Figure I.18**). La présence de proies alternatives peut entraîner une réduction ou une augmentation de la prédation des graines avec des effets potentiellement variables dans le temps et entre les proies (Bohan, 2020; De Heij & Willenborg, 2020). La disponibilité locale des proies est un paramètre important qui pourrait nous permettre de mieux comprendre les variations observées de prédation entre et au sein des parcelles, et d'identifier les contextes de proies les plus favorables à la prédation des graines.

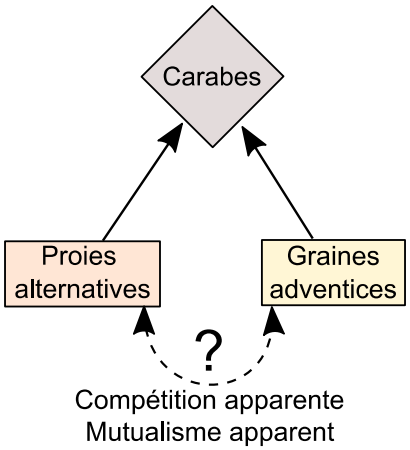


Figure I.18: Compétition ou mutualisme apparent entre les graines d'adventices et les proies alternatives pour les carabes. D'après Bohan, (2020).

5.2.3. *L'effet des interactions entre carabes sur la prédation des graines*

Les carabes présentent une diversité de régimes alimentaires, mais aussi de tailles, d'activités journalières et saisonnières. Cette diversité pourrait, à travers l'émergence de synergies ou d'antagonismes entre les espèces, influencer la prédation des graines. Les interactions entre des espèces compétitrices et prédatrices, ou des stratégies d'approvisionnement complémentaires entre carabes, peuvent entraîner l'émergence d'effets multi-prédateurs (EMP) (Cottingham *et al.*, 2001; Loreau *et al.*, 2002). Dans ces situations d'EMP, le nombre de proies consommées par un assemblage de plusieurs espèces de prédateurs est supérieur ou inférieur à la somme des consommations des prédateurs pris séparément (Cardinale *et al.*, 2003; Ives *et al.*, 2005; Mccoy *et al.*, 2012; Palacios *et al.*, 2018; Sih *et al.*, 1998; Straub & Snyder, 2008; Wilby *et al.*, 2005). Par conséquent, en présence d'EMP, la relation entre l'abondance des carabes et le niveau de prédation pourrait être non-linéaire (Abrams & Ginzburg, 2000).

La complémentarité chez les carabes : certaines espèces de carabes présentent des stratégies d'approvisionnement complémentaires (Charalabidis *et al.*, 2019) qui pourraient conduire à une augmentation de la prédation des proies lorsque ces espèces co-occurrent. C'est notamment le cas lorsqu'il y un partitionnement de ressources entre les prédateurs (Roubinet *et al.*, 2015), c'est-à-dire lorsque les prédateurs vont consommer les ressources à des moments ou des endroits distincts, ou lorsqu'ils s'attaquent à des stades différents des proies (Chalcraft & Resetarits, 2003). Chez les carabes, l'activité journalière et saisonnière ainsi que les lieux de recherche de la nourriture peuvent varier suivant les espèces et favoriser le partitionnement des ressources (Dajoz, 2002; Thiele, 1977). De plus, les spectres de graines consommées sont plus ou moins larges et différents suivant les espèces de carabe (Honěk *et al.*, 2007; Petit *et al.*, 2014; Saska *et al.*, 2019; White *et al.*, 2007). Cette complémentarité des préférences peut conduire à une meilleure répartition de la prédation entre les espèces d'adventices, et conduire à un effet positif de la diversité des espèces sur la prédation des graines (Gaines & Gratton, 2010; Jonason *et al.*, 2013; Trichard *et al.*, 2013). Charalabidis *et al.*, (2019) ont mis en évidence deux stratégies d'approvisionnements différentes chez deux espèces communes de carabes, *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) et *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758). Ces deux espèces ont des vitesses de consommation et des sélectivités des graines différentes, mais aussi des adaptations comportementales différentes face au risque de prédation. *Poecilus cupreus* consomme rapidement un nombre restreint

d'espèces de graines, tandis que *H. affinis* consomme beaucoup de graines d'espèces différentes mais après un long délai. Ces stratégies pourraient s'avérer complémentaires et conduire à des niveaux de prédation de graines d'adventices plus importants lorsque les deux espèces co-occurrent.

La compétition d'exploitation et d'interférence : les carabes peuvent être très abondants dans les parcelles cultivées, notamment les espèces dominantes comme *P. cupreus* ou *P. melanarius* (Thiele, 1977). Cela peut entraîner une forte compétition pour les ressources trophiques aussi bien entre les individus d'une même espèce (intraspécifique) que d'espèces différentes (interspécifique) (Cosner *et al.*, 1999). Deux types de compétition peuvent se produire entre les carabes : la compétition d'exploitation, où une densité accrue de carabes entraîne une réduction des ressources alimentaires disponible par individu ; et la compétition d'interférence *via* la prédation, le cannibalisme et/ou les comportements d'évitement entre les individus (Hawes *et al.*, 2013; Lang, 2003). Ces deux formes de compétition peuvent affecter la distribution spatiale des carabes et la co-occurrence entre certaines espèces (Niemelä, 1993). En s'agrégeant autour de patchs de ressources (Bohan *et al.*, 2000; Frank *et al.*, 2011; Haschek *et al.*, 2012; Marino *et al.*, 2005; Winder *et al.*, 2005) les carabes s'exposent à ces deux formes de compétition qui peuvent entraîner une modification de leur consommation des proies (Ball *et al.*, 2015; Blubaugh *et al.*, 2017; Lang *et al.*, 2012; Prasad & Snyder, 2004) et en cas de prédation intraguilde les mettre en danger de mort (Currie, 1996; Dajoz, 2002; Thiele, 1977).

Les contextes de prédation et de compétition peuvent entraîner des changements comportementaux chez les carabes. Par exemple, lorsque les individus de *Phyla obtusa* Audinet-Serville coexistent avec *Bembidion quadrimaculatum* L. ils modifient leur activité diurne par une activité nocturne, pour ainsi éviter la compétition (Kamenova *et al.*, 2015). La compétition entre individus peut être à l'origine d'évitements (Griffith & Poulson, 1993; Guy *et al.*, 2008; Lang *et al.*, 2012) : c'est par exemple le cas des individus de *P. melanarius* qui évitent les zones imprégnées par l'odeur des conspécifiques (Guy *et al.*, 2008). Ce changement de comportement peut permettre aux carabes d'éviter la compétition d'exploitation au sein d'une zone déjà exploitée par d'autres individus et avec des ressources peu abondantes, mais aussi d'éviter la compétition d'interférence comme le cannibalisme. Récemment, Charalabidis *et al.*, (2017, 2019) ont montré que la consommation des graines par *H. affinis* était modifiée par la présence d'odeur d'un carabe capable de prédation intraguilde, *P. melanarius*. Dans un contexte de prédation, *H. affinis* réduit sa sélectivité et consomme plus rapidement et en plus grandes quantités les graines d'adventices, s'exposant ainsi moins aux prédateurs. Ce type de comportement a aussi été constaté au champ en présence de micromammifères qui sont des prédateurs pour les carabes (Blubaugh *et al.*, 2017).

5.3. Les méthodes pour une approche intégrée de la prédation des graines

L'étude de la prédation des graines dans un réseau d'interactions est rendue complexe par le nombre important d'organismes impliqués, le manque de connaissances sur ces derniers et la diversité des interactions en jeu (De Heij & Willenborg, 2020). Les interactions entre les organismes, mais aussi avec leur environnement peuvent découler d'effets directs, mais aussi d'effets indirects souvent plus difficiles à identifier. L'utilisation de méthodes statistiques telles que les modèles d'équations structurelles (*Structural Equation Modellling* - SEM) (Lefcheck & Duffy, 2015) ou les approches PLS-PM (*Partial Least Squares regression - Path Modeling*) (Puech *et al.*, 2015) offrent des solutions pour

tester des systèmes d'interactions hypothétiques complexes, et notamment identifier la nature directe ou indirecte des effets.

La compréhension des interactions entre les espèces membres d'une communauté, ainsi que leur fonction, sont de plus en plus étudiées grâce aux réseaux écologiques et en particulier aux réseaux d'interactions trophiques ou réseaux alimentaires (Thompson *et al*., 2012), depuis que le premier réseau écologique a été décrit par Elton (Elton, 1927). Ces études pourraient modifier considérablement notre compréhension de la communauté des carabes et de la diversité des services écosystémiques, car elles incluent explicitement la diversité des interactions et des espèces qui sont censées être le moteur du système (Bohan, 2016; Bohan et al., 2013). Cette méthode permet de générer et tester des hypothèses sur l'identité des acteurs majeurs du processus de prédation des graines et des interactions qui les affectent, telles que la prédation intraguilde (Bohan *et al*., 2011b). Ces hypothèses peuvent être aussi vérifiées par des approches corrélatives aux champs conduites à des échelles larges (Bohan *et al.*, 2011a) couplées à une validation des liens trophiques grâce aux analyses moléculaires (Frei *et al.*, 2019; Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018) ou par des tests en laboratoire (Petit *et al.,* 2014; Saska *et al*., 2019).

Des application nouvelles d'anciennes approches statistiques, telles que les arbres de régression (Fokkema *et al.*, 2017; Gotelli *et al.*, 2011), permettent l'identification des espèces-clés de la prédation des graines, et peuvent générer à leur tour des hypothèses sur les complémentarités et les antagonismes entre les espèces. L'effet des interactions entre carabes sur la prédation des proies peut être vérifié tout d'abord dans des systèmes contrôlés simples, notamment en testant l'effet de la présence effective ou simulée à l'aide d'odeurs d'un autre organisme (Blubaugh et al., 2017; Charalabidis et al., 2019, 2017). Ces études nécessitent d'intégrer progressivement la diversité des interactions présentes aux champs entre les différents organismes (compétiteurs, prédateurs intraguildes et proies alternatives) et d'inclure aussi la complexité de l'environnement (De Heij & Willenborg, 2020).

En conclusion : Dans les systèmes agricoles, la prédation des graines d'adventices par les carabes peut être modulée, de manière positive ou négative par des interactions biotiques. La prédation de proies alternatives et les interactions entre les carabes sont souvent avancées comme étant des interactions majeures affectant la prédation des graines, mais elles sont, à l'heure actuelle, peu documentées. Il est essentiel de replacer la prédation des graines dans le réseau complexe d'interactions biotiques en jeu dans les agroécosystèmes pour améliorer les prédictions du niveau de régulation.

6. Objectif et plan de la thèse

6.1. Démarche générale et objectif de la thèse

Optimiser la régulation biologique des adventices est un des leviers mobilisables pour accompagner la réduction des pesticides et la transition vers des systèmes de production plus durables, qui sont encouragées par les politiques publiques. Toutefois, la prédation des graines par les ennemis naturels, et notamment par les carabes, s'inscrit dans un contexte complexe d'interactions biotiques et abiotiques qui peuvent grandement moduler son efficacité. Tandis que l'effet des facteurs abiotiques sur la prédation a fait l'objet de plusieurs études (Davis & Raghu, 2010; Lang *et al.*, 2012; Law & Gallagher, 2015; Saska *et al.*, 2010), le rôle des interactions biotiques entre les différents organismes est moins bien compris. Des présomptions existent sur l'effet des proies alternatives ou des interactions entre les carabes sur la prédation, mais dans les faits, peu de preuves sont apportées. A ce jour, il est nécessaire de mieux comprendre comment les interactions entre les organismes affectent l'efficacité des carabes afin d'identifier les situations pour lesquelles la régulation biologique peut être jugée comme un levier fiable pour les agriculteurs. Par conséquent, l'objectif de cette thèse est d'évaluer comment la prédation et la régulation des graines d'adventices par les carabes sont modulées par la diversité des interactions biotiques.

Dans les parcelles cultivées, l'efficacité de la prédation des graines d'adventices dépend majoritairement de la composition en espèces et de l'abondance des carabes. Ces deux paramètres sont déterminés majoritairement par l'environnement, et notamment par la complexité du paysage et l'intensité des pratiques agricoles locales. Tandis que les effets directs du paysage et des pratiques sur les communautés de carabes sont bien étudiés, les effets indirects, *via* les conditions locales de l'habitat, et notamment *via* les ressources trophiques, sont moins bien compris (**Figure I.19**). Bien que les carabes consomment beaucoup de graines d'adventices, il existe peu d'études démontrant leur impact significatif sur la dynamique des populations d'adventices (**Chapitre 4** - **Figure I.19**). Nous manquons actuellement d'études conduites à large échelle pour juger si la régulation naturelle des graines est effective et fiable le long de gradients paysagers et d'intensité de gestion agricole. De plus, certaines interactions biotiques comme la présence de proies alternatives aux graines (**Chapitre 4**) ou les interactions entre les prédateurs de graines (**Chapitre 6, Chapitre 7** et **Chapitre 8** - **Figure I.19**) peuvent moduler l'efficacité de la prédation et rendre la régulation des adventices très variable d'un contexte biotique à un autre. Au sein des communautés de carabes, l'identification des espèces-clés responsables de forts niveaux de prédation permettrait de mieux comprendre les variations d'efficacité d'une communauté à une autre et d'identifier les leviers de gestion favorables à ces espèces-là (**Chapitre 5** - **Figure I.19**). Il est important de replacer la prédation des graines dans le réseau complexe d'interactions en jeu dans les agroécosystèmes, cela afin d'identifier les facteurs d'origine biotique responsables de la variation de la prédation observée aux champs. A terme, cela permettra de mieux identifier les contextes paysagers, agricoles et biotiques les plus favorables à la régulation des adventices.

Une partie de l'intérêt porté sur le rôle des proies alternatives dans la dynamique des carabes et sur la prédation des graines d'adventices est motivée par la conclusion que les réseaux alimentaires agricoles ne peuvent maintenir et gérer toutes les fonctions écologiques en même temps (Pocock *et al.*,

2012). En raison des réseaux d'interactions qui lient les nombreuses espèces d'un écosystème, l'optimisation de certaines fonctions fournies par un groupe d'espèces se fait au détriment d'autres espèces qui fournissent des services différents. La question du rôle des proies alternatives s'inscrit dans ce domaine de recherche : nous souhaitons savoir si les interactions trophiques entre les carabes et les proies alternatives se font au détriment de la prédation des graines. L'étude des interactions à l'échelle communautaire entre les prédateurs et les proies est cependant complexe, et les simplifications nécessaires pour l'analyse des réseaux alimentaires justifient que nous n'ayons pas choisi cette approche. Plus précisément, l'analyse des réseaux alimentaires est simplifiée en excluant de l'analyse de nombreuses caractéristiques des interactions de prédation que nous considérons importantes, comme en particulier le contexte paysager, la gestion agricole et les différences comportementales entre les espèces (Bohan *et al.*, 2013). Les résultats de nos recherches seraient toutefois testables à l'aide de l'analyse des réseaux écologiques, en particulier lorsqu'ils sont couplés aux résultats des analyses moléculaires du contenu stomacal des carabes.

Ce travail de thèse est constitué de deux parties, chacune axée sur un type d'interaction biotique :

Partie 1 : Le rôle des proies alternatives

- Dans quelle mesure les effets du paysage et de la gestion parcellaire sur la diversité des carabes sont-ils dus à un effet de ces facteurs sur la disponibilité en proies ? - **Chapitre 3**
- La prise en compte des proies alternatives permet-elle de mieux expliquer les variations de niveaux de consommation et de régulation des adventices par les carabes ? - **Chapitre 4**

Partie 2 : Les interactions au sein de la communauté de carabes

- Existe-il des espèces-clés et/ou des assemblages d'espèces de carabes qui sont particulièrement efficaces pour consommer des graines d'adventices ? - **Chapitre 5**
- Dans quelle mesure la consommation de graines par une espèce de carabe est-elle affectée par la densité en graines et la densité de conspécifiques ? - **Chapitre 6**
- Dans quelle mesure les interactions entre espèces de carabes modulent-elles la consommation de graines ? Existe-t-il des effets multi-prédateurs ? - **Chapitre 7** et **Chapitre 8**

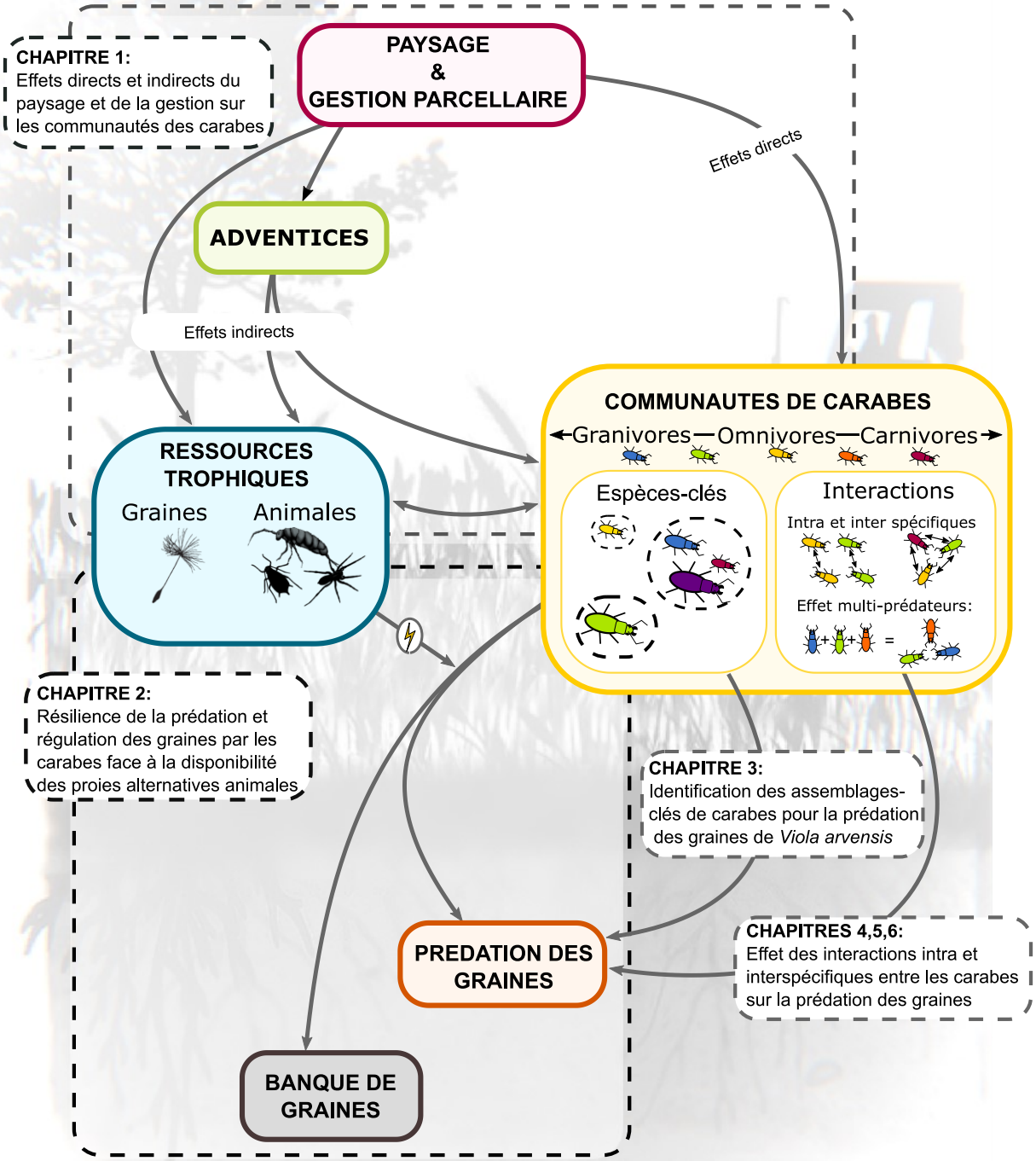


Figure I.19: Schéma de l'organisation générale de la thèse.

6.2. Plan de la thèse

Partie 1 :
Le rôle des proies alternatives dans la structuration des communautés de carabes et sur la prédation et régulation des graines d'adventices

Chapitre 3 : Les effets directs et indirects du paysage et de la gestion parcellaire sur les carabes à travers le contexte biotique de l'habitat.

Article 1: *Direct and indirect effect of landscape and field management intensity on carabids through trophic resources and weeds* – En preparation pour *Proceedings of the royal society B.*

Ce premier chapitre a pour objectif de vérifier les effets directs et indirects de l'intensité de la gestion agricole et de la complexité du paysage, *via* la présence d'habitats semi-naturels et la diversité des cultures (composition et configuration), sur la richesse et l'abondance des carabes omnivores et granivores. Les effets indirects incluent les modifications du contexte biotique par le paysage et la gestion qui se répercute indirectement sur les communautés de carabes. Le contexte biotique est décrit à l'aide de la flore adventice et des ressources trophiques disponibles, incluant les graines et les proies animales alternatives. Pour identifier la présence d'effets directs et indirects, nous avons utilisé des modèles à équations structurelles (SEM) qui nous ont permis de tester des schémas conceptuels établis grâce à la littérature. Ce chapitre mobilise le suivi expérimental Européen (BioAWARE) réalisé sur 60 parcelles de céréales d'hiver au milieu de la période culturale – voir **Chapitre 2 : Matériels et méthodes**. Cette large échelle spatiale nous permet de couvrir des situations paysagères, des gestions parcellaires et des communautés de carabes contrastées.

Chapitre 4 : La résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face à la disponibilité des proies alternatives.

Article 2: *The resilience of weed seedbank regulation by carabid beetles, at continental scales, to alternative prey* – Publié dans *Scientific Reports.*

Ce deuxième chapitre a pour objectif de tester la prédation des graines (*via* les cartes de prédation) et le changement de taille de la banque de graines (signal d'une régulation) en relation avec les carabes présents. La résilience de ces deux relations à la biomasse disponible de proies alternatives (Aphididae, Collembola, Arachnida) a été testée pour évaluer comment les interactions biotiques entre les carabes et les proies alternatives animales sont susceptibles d'affecter l'efficacité de la prédation et de la régulation des graines. Lors des analyses, deux co-variables ont été prises en compte : la proportion de terres cultivées dans le paysage et un indice d'intensité d'utilisation des pesticides, qui peuvent contribuer au changement de taille de la banque de graines. Nous avons distingué, dans ce chapitre, les carabes suivant leur guilde trophique pour prendre en compte leurs différences d'efficacité pour la prédation des graines et de sensibilité face aux proies animales. Ces relations sont testées à l'aide d'approches corrélatives conduites sur le jeu de données BioAWARE au cours des deux sessions d'échantillonnage, et permet pour la première fois de tester un signal de régulation de la banque de graines par les carabes à une échelle européenne – voir **Chapitre 2 : Matériels et méthodes**.

Partie 2 :
Le rôle des interactions intra et interspécifiques entre carabes sur la prédation des graines d'adventices

Chapitre 5 : Les espèces-clés de carabes à l'origine de la prédation des graines de Viola arvensis dans les parcelles cultivées.

Article 3: *Key carabid species drive spring weed seed predation of Viola arvensis* – Publié dans *Biological control.*

L'objectif de ce troisième chapitre est d'identifier les assemblages d'espèces-clés de carabes, responsables des forts niveaux de prédation des graines de *V. arvensis* dans les parcelles cultivées. Pour cela, nous avons utilisé une compilation de jeux de données issus de relevés effectués en Côte-d'Or dans le cadre de différents projets, et qui ont échantillonné les communautés de carabes et les taux de prédation de graines à l'aide de carte de prédation. Ces données ont été recueillies sur 111 parcelles et ont permis l'acquisition de 1582 observations avant la récolte de la culture – voir **Chapitre 2 : Matériels et méthodes**. Cette compilation de données regroupe une diversité de systèmes agricoles et de contextes paysagers, permettant d'obtenir de larges gradients de compositions et d'abondances de carabes sur l'ensemble des données. Nous avons opté pour l'utilisation de la méthode des arbres de régression pour l'analyse des données, car ils présentent l'avantage d'identifier les espèces ou genres de carabes qui structurent les niveaux de prédation, mais aussi de mettre en avant les combinaisons d'espèces de carabes positives ou négatives pour la prédation. Cette méthode nous permet notamment de générer des hypothèses sur des complémentarités ou des antagonismes potentiels pour la prédation des graines entre certaines espèces de carabes. Différentes agrégations spatiales des données ont pu être testées pour identifier à quelle échelle les espèces-clés de carabes étaient le plus facilement identifiables.

Chapitre 6 : L'effet des interactions intraspécifiques entre carabes et de la densité des graines sur la prédation.

Article 4: *Weed seed availability, carabid intraspecific interference and their interaction drive weed seed consumption by carabid beetles* – Publié dans *Agricultural and Forest Entomology.*

L'objectif de ce quatrième chapitre est de tester, en conditions contrôlées, la réponse de la prédation des graines par les carabes face à différentes densités de carabes et de graines. Vérifier si la prédation des carabes est dépendante de la densité en graine, et si elle est proportionnelle à la densité de carabes, est une étape importante pour évaluer l'efficacité d'agents de biocontrôle. Les prédateurs peuvent être très efficaces pour contrôler des proies lorsque la prédation est directement densité-dépendante, c'est-à-dire quand le taux de prédation augmente plus que proportionnellement à la densité de proies, et lorsque les interactions intraspécifiques n'affaiblissent pas l'efficacité des carabes. L'objectif de cette partie est de caractériser la réponse fonctionnelle de deux espèces-clés de carabes, *P. cupreus* et *H. affinis,* face à deux espèces d'adventices, *V. arvensis* et *T. officinale*, en présence et absence de carabes conspécifiques. Pour cela nous avons conçu et suivi un dispositif expérimental conduit dans des microcosmes dans lesquels les carabes étaient exposés à deux densités de carabes et de graines – **Chapitre 2 : Matériels et méthodes**.

Chapitre 7 : L'effet des interactions intra et interspécifiques des carabes sur la prédation des graines d'adventices.

Dans ce **Chapitre 7**, l'objectif est d'évaluer les changements provoqués par la présence d'espèces compétitrices ou potentiellement prédatrices de carabes sur la consommation individuelle de graines d'un carabe. Trois espèces-clés de carabes ont été testées : deux espèces granivores - *H. affinis* et *Amara similata* (Gyllenhal, 1810) - et une espèce omnivore, *P. cupreus,* susceptible de réaliser de la prédation intraguilde. Différentes combinaisons de ces trois espèces ont été testées pour évaluer à la fois l'effet des interactions intra et interspécifiques sur leur prédation des graines. Les contextes de prédation et de compétition engendrés par la présence d'autres individus peuvent modifier la stratégie d'approvisionnement des carabes, et provoquer la sélection de proies moins profitables et des variations de consommation. Pour cela nous avons conçu et suivi un dispositif expérimental conduit dans des microcosmes. Dans ce dispositif, la consommation de graines d'un carabe est mesurée dans différents contextes de compétition et de prédation simulés par la présence d'autres espèces de carabes – **Chapitre 2 : Matériels et méthodes**.

Chapitre 8 : L'émergence d'un effet multi-prédateur entre carabes sur la prédation des graines d'adventices.

L'objectif de ce sixième et dernier chapitre est de détecter l'émergence d'effets multi-prédateurs (EMP) entre carabes sur la prédation de 5 espèces de graines d'adventice. La présence simultanée de plusieurs espèces peut entraîner une augmentation ou à l'inverse une diminution de la prédation des graines. Lorsque la somme des effets séparés de chaque prédateur est différente de l'effet obtenu lorsqu'ils sont ensemble, alors les interactions entre les espèces ont conduit à l'apparition d'un EMP. Cette différence peut être liée aux synergies, complémentarités ou antagonismes entre les carabes, mais aussi à des modifications comportementales en présence de compétiteurs et prédateurs. Dans ce chapitre, nous avons testé trois espèces-clés de carabes (*P. cupreus, H. affinis* et *A. similata)* seules (traitement mono-prédateur) et en association (traitement multi-prédateur) afin de détecter la présence d'EMP. En parallèle, l'effet de chaque traitement est testé sur la prédation, la germination et la taille de la banque de graines d'adventices. L'étude est conduite en mésocosme avec un couvert végétal afin de se rapprocher des conditions réelles des parcelles – voir **Chapitre 2 : Matériels et méthodes**.

Chapitre 2

Matériels et méthodes

Photographie 2 : Vue du dessus de *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) – Photographie : B. Carbonne.

Pour répondre aux différents enjeux de la thèse, nous avons mobilisé des approches complémentaires qui comprennent des échantillonnages de parcelles à l'échelle continentale et régionale dans une logique d'écologie comparative, mais aussi des expérimentations conduites en conditions contrôlées pour le test de traitements particuliers. Le rôle joué par les carabes dans la prédation des graines, et la variabilité de leur efficacité ont été étudiés à l'échelle des communautés dans les parcelles, mais aussi à l'échelle individuelle dans des microcosmes et des mésocosmes. Cette multiplicité des approches a permis de mieux décrire ce système écologique : les approches corrélatives conduites sur les communautés de carabes nous ont permis de détecter des signaux à une large échelle spatiale, dont nous avons cherché à identifier les mécanismes à l'aide des approches expérimentales plus contrôlées. L'objectif de cette partie est de présenter de manière synthétique l'ensemble des dispositifs conçus, suivis et valorisés dans le cadre de ce travail de thèse. Dans chaque chapitre, les dispositifs et les protocoles utilisés sont détaillés de manière plus précise.

1. Le dispositif d'observation paneuropéen du projet BioAWARE

Ce dispositif d'observation a permis de produire un jeu de données unique que j'ai beaucoup mobilisé dans la thèse (**Chapitre 3** et **Chapitre 4**) et qui a été collecté dans le cadre du projet C-IPM BioAWARE qui est l'objet d'une coopération européenne entre 4 équipes de recherche :

- L'UMR Agroécologie (AgroSup Dijon, INRAE, Université de Bourgogne Franche-Comté) en France.
- The Mountain Agriculture Research Unit (Institute of Ecology, University of Innsbruck) en Autriche.
- Functional Diversity in Agro-Ecosystems (Crop Research Institute) en République tchèque.
- The Department of Ecology (Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala) en Suède.

Le développement de ce dispositif a fait l'objet de nombreuses discussions passionnantes au sein du consortium européen (choix des parcelles, protocoles divers). Une des tâches majeures à consister à s'assurer de la compatibilité des données collectées dans les différents pays, ce qui a nécessité la réalisation d'atelier pour la conception de protocoles standardisés, et la vérification de la qualité des données collectées. C'est aussi le dispositif sur lequel je me suis initié à la collecte de nombreux types de données biologiques au champ, et où j'ai passé de nombreuses journées de terrain en plaine de Dijon de l'automne 2017 à l'automne 2018 avec l'aide de différentes équipes que j'ai constituées et organisées.

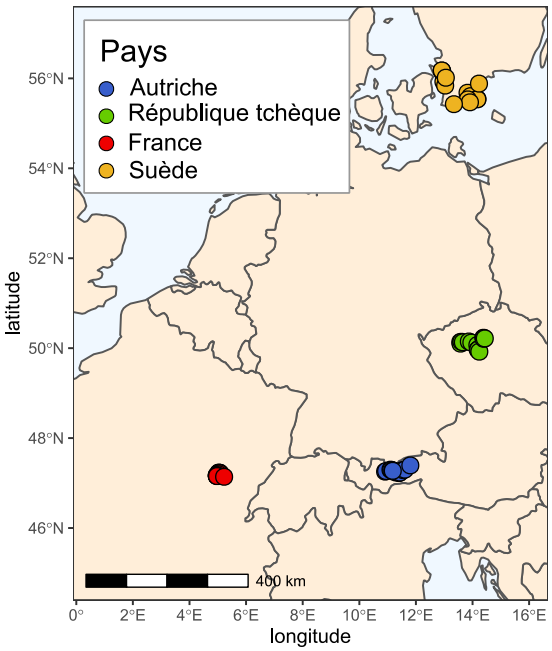


Figure II.1: Positionnement des 60 parcelles du projet BioAWARE à travers l'Europe.

1.1. Le dispositif d'observation

Cette coopération internationale a permis la conception, la mise en place et le suivi d'un dispositif d'observation de 60 parcelles européenne en 2018 (**Figure II.1**). Ces dernières ont été sélectionnées pour couvrir un large gradient de cultures arables dans le paysage, ainsi qu'un gradient d'intensité de gestion agricole locale au sein de chaque pays. Lors de la période d'échantillonnage (2017-2018) toutes les parcelles sont cultivées avec des céréales d'hiver (orge ou blé). Dans chaque parcelle, l'échantillonnage est organisé le long de 4 transects composés de 4 points de mesure à 4, 8, 16 et 32 mètres de la bordure du champ. Les mesures biologiques ont été effectuées au cours de deux sessions : une au milieu de la période culturale et une autre juste avant la récolte de la culture, c'est-à-dire en mai et juin 2018 pour la France, la République tchèque et l'Autriche, et en juin et juillet 2018 pour la Suède car la phénologie des cultures y est décalée.

1.2. Mesures et prélèvements effectués

Le suivi des parcelles BioAWARE a conduit aux relevés d'une multitude de données biologiques qui sont décrites ci-dessous. Toutes ces mesures ont été effectuées sur l'ensemble des points d'échantillonnages de manière synchrone au cours des deux sessions de relevés, à l'exception de la banque de graines.

Le renouvellement de la banque de graines d'adventices du sol. Cinq prélèvements de sol ont été réalisés aux extrémités de chaque transect en septembre 2017 et 2018. Ces échantillons sont mis à germer dans des conditions optimales en serre afin d'estimer la quantité de graines dans le sol et de caractériser sa composition en espèces d'adventices (**Figure II.2**). Toutes les germinations d'adventices sont fréquemment identifiées et comptabilisées. Les deux prélèvements en 2017 et 2018 permettent d'estimer l'évolution de la banque de graines au cours de l'année, c'est-à-dire son renouvellement.

Figure II.2: Mise en germination des échantillons de sol pour estimer la taille de la banque de graines. Photographie : B. Carbonne.

La prédation des graines. L'exposition pendant 7 jours de cartes de prédation (Westerman *et al*., 2003b) avec 50 graines de *Poa annua* L a permis d'estimer les taux de consommation des graines. Deux cartes sont exposées à chaque point : une avec et une autre sans cage d'exclusion pour estimer la prédation des invertébrés et des vertébrés + invertébrés (**Figure II.3**). Dans cette thèse, seules les données issues des cartes avec une cage d'exclusion ont été utilisées.

Figure II.3: Cartes de prédation avec et sans cage d'exclusion. Photographie : V. Neidel.

L'échantillonnage des carabes. Les carabes sont capturés à l'aide de deux types de pièges à fosse (*pitfall trap*) chacun couvert d'un toit en plexiglass pour éviter les inondations. Les deux types de piège sont : 1) des pièges « humides », remplis d'un liquide de conservation destiné à tuer les carabes, et qui sont exposés 7 jours de manière synchrone avec les cartes de prédation et qui permettent de caractériser les communautés de carabes présentes ; et 2) des pièges « secs », sans liquide de conservation, qui sont installés pendant 24h en vue de capturer les carabes vivants (**Figure II.4**). Les régurgitations de ces derniers sont collectées pour caractériser le contenu stomacal des carabes à l'aide d'analyses moléculaires (Wallinger *et al.*, 2015). Dans un premier temps, une analyse PCR a permis d'identifier la présence de certaines proies (vers de terre, pucerons, collemboles et plantes) dans les régurgitations, puis une analyse metabarcoding va permettre d'identifier spécifiquement les espèces d'adventices présentes. Ces données moléculaires sont en cours de collecte, et n'ont pas été utilisées dans cette thèse. Toutes les identifications des carabes suivent la nomenclature de Löbl & Smetana, (2003).

Figure II.4: Exemple d'un piège à fosse sans liquide de conservation pour capturer les carabes vivants. Photographie : B. Carbonne

La flore adventice, les graines et les proies alternatives. Les adventices sont comptées et identifiées à l'intérieur d'un quadrat de 25 x 50 cm en suivant la nomenclature de la base de donnée EPPO (EPPO, 2020). Des prélèvements ont été réalisés à l'aide d'un aspirateur de terrain, le 'vortis' (**Figure II.5**), dans la végétation et à la surface du sol pour estimer la disponibilité des ressources trophiques pour les carabes. Les ressources trophiques dénombrées sont les graines d'adventices, identifiées jusqu'au niveau taxonomique de la famille, et les arthropodes, identifiés avec différents niveaux de précision taxonomique. Ces échantillonnages sont effectués lors d'une journée avec plus de 15°C et en l'absence de vent et de pluie pour favoriser l'activité des arthropodes.

Figure II.5: Utilisation du « vortis » pour capturer les proies animales et les graines. Photographie : B. Carbonne.

Le paysage et la gestion agricole. Autour du centre chaque parcelle, le paysage environnant a été caractérisé dans un rayon de 564 m. Au sein de ce paysage, l'utilisation des terres a été classifiée suivant différents niveaux de précision en fonction des besoins, et plusieurs variables ont été calculées pour caractériser la composition et la configuration du paysage. Les cartes ont été réalisées à l'aide du logiciel ARCGIS 10.6. (**Figure II.6**), puis elles ont été rasterisées grâce au logiciel CHLOE 4.0 (Boussard &

Baudry, 2017) qui nous a permis de calculer différentes variables descriptives du paysage. Les données sur la gestion agricole ont été collectées auprès des agriculteurs, et nous ont notamment permis de recueillir des indicateurs d'intensités locales de gestion agricole.

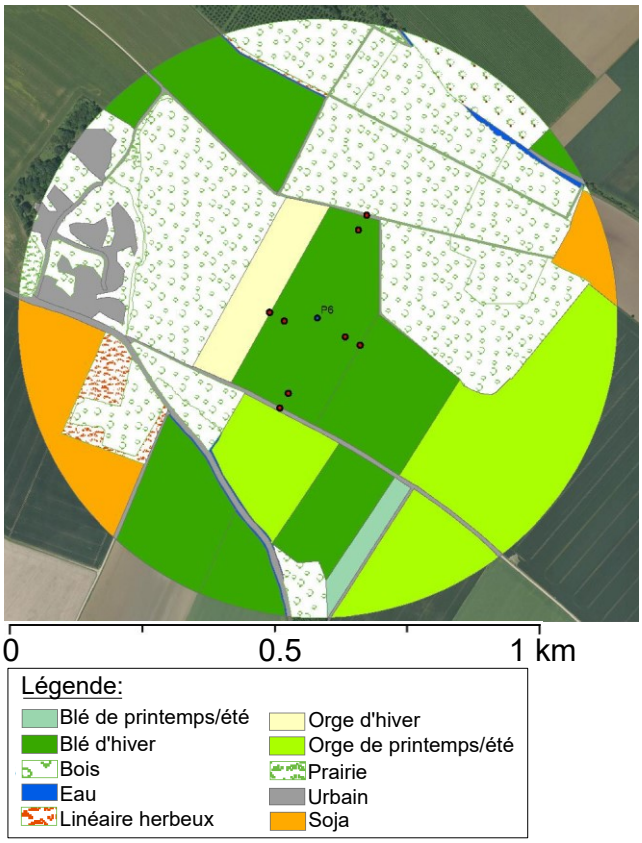


Figure II.6: Exemple d'une carte du paysage environnant une des parcelles échantillonnées. Les différentes couleurs indiquent les usages du paysage.

2. Les dispositifs de suivis de parcelles dijonnaises

En complément, j'ai mobilisé dans cette thèse (**Chapitre 5**) des données existantes issues de plusieurs dispositifs de suivis de parcelles qui ont fait l'objet d'études sur la prédation des adventices par les carabes par l'UMR Agroécologie.

2.1. Le dispositif d'observation

Différents suivis de parcelles réalisés dans un rayon de 50 km autour de Dijon, lors de projets antérieurs à ma thèse, ont été compilés pour former une base de données regroupant plus de 1580 observations recueillies sur 111 parcelles entre 2012 et 2018. Ces parcelles présentent des gestions agricoles différentes et couvrent un gradient diversifié de paysages. Ces données ont déjà fait l'objet de publications scientifiques : Trichard *et al.*, (2014), Petit *et al.*, (2017), Ricci *et al.*, (2019); ou de rapports de stage : Lubac, (2014), Minvielle-Debat, (2016). Les parcelles ont été échantillonnées à partir du printemps jusqu'au début de l'été, et sont majoritairement cultivées avec des céréales d'hiver et des cultures de printemps. Les points d'échantillonnage sont organisés soit en ligne droite soit sous la forme d'un rectangle dans la parcelle suivant le projet.

2.2. Mesures et prélèvements effectués

La prédation des graines. Les données de prédation collectées dans le cadre des 5 projets ont toutes été recueillies à l'aide de la méthode des cartes de prédation (Westerman *et al.*, 2003a) qui sont exposées 4 ou 7 jours au champ avec une cage à exclusion. Le nombre de graines exposées sur chaque carte varie entre 10 et 50 mais tous les projets ont utilisé des graines de *V. arvensis*.

L'échantillonnage des carabes. Les carabes sont capturés à l'aide de pièges à fosse (*pitfall trap*) identiques pour tous les projets et remplis d'un liquide de conservation. Un toit est disposé au-dessus de chaque piège pour éviter leur inondation par les eaux de pluie. Les carabes sont dénombrés et identifiés en suivant la nomenclature de Gargominy *et al.* (2018). Les pièges sont exposés en même temps que les cartes de prédation.

La base de données compilée a été déclinée en trois formats suivant l'échelle spatiale d'agrégation des données. La première échelle est celle du point d'échantillonnage (*plot*), il s'agit de l'échelle la plus précise et elle contient 1582 observations. Une autre échelle est celle du transect, dans laquelle 4 points d'échantillonnage spatialement proches ont été agrégés pour décrire les données obtenues dans une zone plus grande (470 observations). Finalement, une échelle intermédiaire a été définie : elle combine les observations de prédation obtenues au *plot* et les données de carabes agrégées par transect pour tenir compte de la mobilité des carabes dans la parcelle.

3. Les mésocosmes : la mise en place d'un dispositif semi-contrôlé proche des conditions au champ

Le dispositif des mésocosmes a été mis en place pour se rapprocher des conditions réelles du champ et pour tester comment les interactions intra et interspécifiques entre les carabes pouvaient conduire à l'émergence d'effets multi-prédateurs (EMP) et provoquer une augmentation ou réduction de la prédation des graines (**Chapitre 8**). Les mésocosmes sont des structures de grandes tailles (72 x 120 x 100 cm) qui couvrent une surface de 1,2 m². Ces derniers sont remplis de terre, et nous y avons implanté une culture d'orge de printemps ainsi qu'un couvert végétal composé de luzerne lupuline (*Medicago lupulina* Linnaeus), de sarrasin (*Fagopyrum esculentum* Mönch) et de lin (*Linum usitatissimum* Linnaeus). La culture et le couvert végétal sont plantés à partir d'avril 2018 pour permettre un bon développement de la végétation à la fin du mois de mai 2018 pour le début de l'expérience (**Figure II.7**). Compte tenu de la complexité de l'entretien et de la mise en place d'un tel dispositif, seuls 35 mésocosmes ont été disponibles et utilisés.

Figure II.7: Evolution de la végétation des mésocosmes de fin avril à la mi-juillet.

Cinq traitements différents ont été mis en place et répliqués 7 fois : trois traitements mono-prédateurs contenant chacun une espèce de carabe parmi les suivantes : *A. similata*, *H. affinis* ou *P. cupreus* ; un traitement multi-prédateur qui comprend l'association des trois espèces de carabe précédentes, et un traitement contrôle sans carabe. Le type de design choisi est « substitutif », c'est-à-dire que les densités de carabes dans les traitements mono ou multi-prédateurs sont égales. L'expérience a duré environ 2 mois, au cours desquels 5 sessions ont été réalisées. Chaque session s'est caractérisée par :

- 1) Un lâcher de carabe dans les mésocosmes (24 carabes pour la première session, puis 6 carabes pour les suivantes),
- 2) La dispersion de 1000 graines d'adventices dans les mésocosmes pour simuler une pluie de graines. Celle-ci est composée de 5 espèces adventices (200 graines par espèce) : *Taraxacum officinale* Weber, *Senecio vulgaris* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Viola arvensis* Murray et *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (**Figure II.8**). Ces adventices ont été sélectionnées car elles sont consommées dans des proportions et avec des préférences différentes par les 3 espèces de carabes testées.

Figure II.8 : Mélange de graines des 5 espèces adventices. Photographie : B. Carbonne.

- 3) Des cartes de prédation (Westerman *et al.*, 2003a) sont exposées dans les mésocosmes pour estimer la consommation des graines. Les cartes sont exposées 4 jours lors de la première session puis 2 jours lors des sessions suivantes. Dans chaque mésocosme, nous avons installé 10 cartes (2 cartes pour chaque espèce d'adventice) sur lesquelles sont collées 10 graines.

A la fin de l'expérimentation, c'est-à-dire à la fin du mois de juillet, nous avons utilisé deux pièges à fosse (*pitfall trap*) par mésocosme pour capturer de nouveau un maximum de carabes. La biomasse végétale a été coupée et pesée pour s'assurer que le couvert était bien homogène entre les mésocosmes. De plus, toutes les germinations d'adventices ont été comptées sur la moitié de la surface de chaque mésocosme, et la taille de la banque de graines a été estimée en mettant à germer des prélèvements de sol.

Ce dispositif a permis de tester l'émergence d'un effet multi-prédateur sur la prédation des graines (**Chapitre 8**), c'est-à-dire que nous avons testé si la prédation de graines dans le traitement multi-prédateur était supérieure ou inférieure à celle que nous pouvions attendre sur la base des traitements mono-prédateurs. Nous avons aussi testé l'effet des différents traitements sur la régulation des germinations d'adventices et sur la taille de la banque de graines.

4. Les microcosmes : un dispositif simplifié en conditions contrôlées

Les suivis des parcelles, qui ont permis la réalisation d'analyses corrélatives en conditions réelles et à grande échelle, ont été accompagnés en parallèle par la conduite de différents suivis expérimentaux en conditions contrôlées pour décrire les mécanismes sous-jacents. Une approche par microcosme a permis

d'évaluer l'effet des interactions intra et interspécifiques au sein des communautés de carabes sur la prédation des graines (**Chapitre 6** et **Chapitre 7**). L'approche par microcosme nous a permis de tester l'effet de la densité des carabes ou de la présence de certaines espèces sur la prédation des graines dans des dispositifs miniaturisés, simplifiés et dont les conditions sont contrôlées. Les microcosmes utilisés sont des boîtes en plastique dont le fond est rempli de sable régulièrement humidifié pour fournir un substrat naturel. Les microcosmes sont clos pour éviter que les carabes ne s'enfuient du dispositif. Deux dispositifs différents ont été utilisés au cours de la thèse : le premier pour tester l'effet de la densité de conspécifiques et de graines (**Chapitre 6**), et le deuxième pour tester l'effet de la présence de conspécifiques et de potentiels prédateurs et compétiteurs sur la prédation des graines d'un individu (**Chapitre 7**).

4.1. Dispositif 1

Dans le **Chapitre 6**, les microcosmes utilisés sont des caissons en plastique noir d'une surface de 0,135 m² (45 x 30 x 6.5 cm, longueur x largeur x hauteur, **Figure II.9**). Lors de cette expérience, nous avons utilisé un dispositif factoriel avec des densités fortes ou faibles de carabes et de graines pour en mesurer l'effet sur la prédation individuelle des graines par les carabes (**Figure II.10**).

Figure II.9: Photo des microcosmes employés. Photographie : B. Carbonne.

Deux espèces de carabes ont été testées séparément : *P. cupreus* et *H. affinis* soit avec des graines de *T. officinale* soit de *V. arvensis*, ce qui a conduit à la formation de 4 paires carabes-graines différentes. Les caissons sont recouverts d'un grillage très fin pour empêcher la fuite des carabes testés. La consommation des graines est estimée régulièrement en comptant celles qui restent à la surface du sable, et de nouvelles graines sont ajoutées pour maintenir les densités des traitements constantes. Pour évaluer l'effet des traitements sur la prédation de graines, des relevés de consommation après 24, 48 et 72 h après le début de l'expérience ont été utilisés.

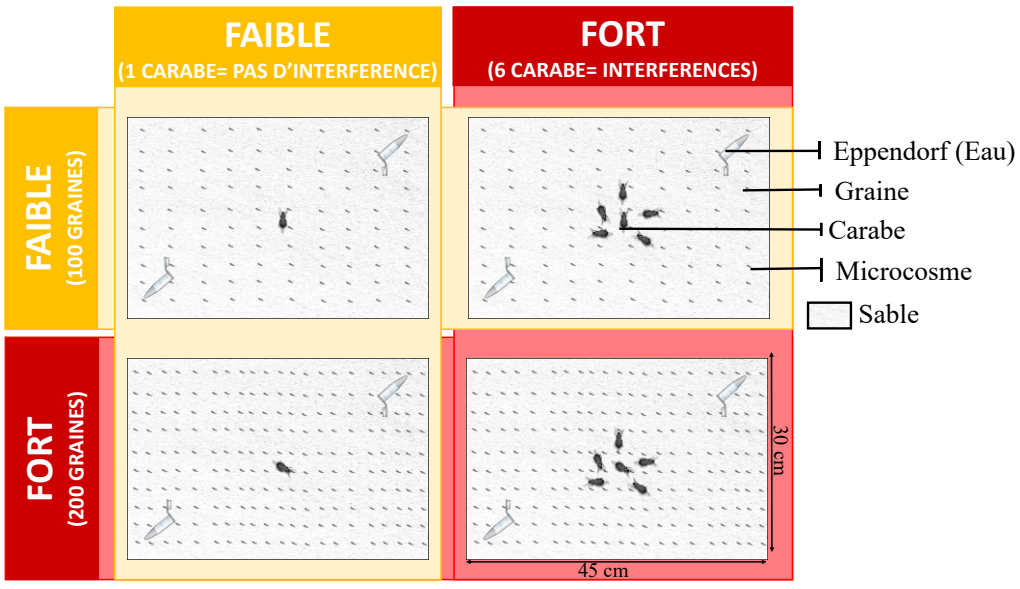
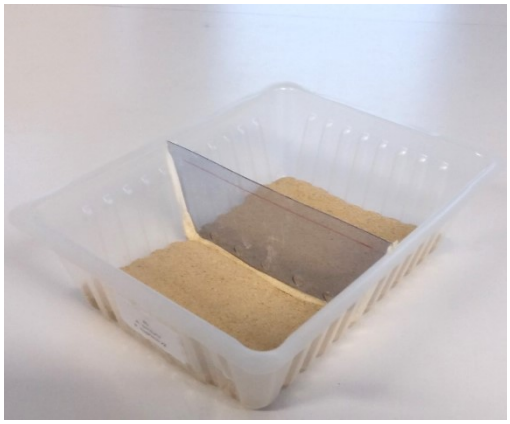


Figure II.10 : Design expérimental mis en place dans le **Chapitre 6** avec l'utilisation de microcosmes.

4.2. Dispositif 2

Dans le **Chapitre 7**, les microcosmes sont des petites barquettes translucides (17,5 x 5,2 x 9,5 cm) divisées en deux parties à l'aide d'une barrière en plastique perforée de 5 trous (**Figure II.11 A**). Dans ce dispositif nous avons mesuré la prédation des graines d'un seul carabe, désigné comme l'individu focal, en présence ou absence d'autres espèces de carabes, désigné comme les individus stimulus qui génèrent un contexte de compétition ou de prédation. D'un côté des microcosmes nous avons exposé 20 graines de *T. officinale* et de l'autre nous avons déposé les individus stimulus. Nous avons collé sur le *pronotum* de ces derniers un petit bloc de mousse en plastique pour les empêcher de traverser la barrière et d'accèder aux graines présentes de l'autre côté (**Figure II.11 B**). L'individu focal, quant à lui, peut librement circuler dans les deux parties des microcosmes, et a un accès aux graines mais aussi aux individus stimulus. Le nombre de graines restantes après 24 h a permis d'estimer le taux de prédation de l'individu focal et de vérifier si sa consommation des graines est modifiée par la présence des individus stimulus. Trois espèces de carabes ont été utilisées pour les individus focaux et stimulus : *A. similata*, *H. affinis* ou *P. cupreus*.

A.



B.

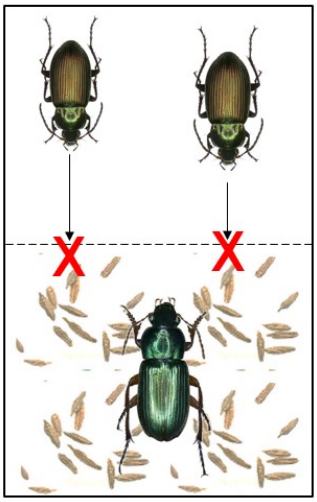


Figure II.11: A. Photo d'un microcosme avec la barrière. Photographie : B. Carbonne; **B.** Schéma d'un microcosme utilisé dans le **Chapitre 7** avec les individus stimulus en haut, et l'individu focal en bas avec les graines.

Partie 1 :

Le rôle des proies alternatives dans la structuration des communautés de carabes et sur la prédation et régulation des graines d'adventices

Listes des chapitres :

- ***Chapitre 3 : Les effets directs et indirects du paysage et de la gestion parcellaire sur les carabes à travers le contexte biotique de l'habitat.***
  Article 1: *Direct and indirect effect of landscape and field management intensity on carabids through trophic resources and weeds – En preparation pour Proceedings of the royal society B.*

- ***Chapitre 4 : La résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face à la disponibilité des proies alternatives.***
  Article 2: *The resilience of weed seedbank regulation by carabid beetles, at continental scales, to alternative prey – Publié dans Scientific Reports.*

Photographie 3 : Vue de face d'*Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (= *Pseudoophonus rufipes*) – Photographie : B. Carbonne.

Chapitre 3

Les effets directs et indirects du paysage et de la gestion parcellaire sur les carabes à travers le contexte biotique de l'habitat

Photographie 4 : *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758)– Photographie : B. Carbonne.

Résumé du chapitre 3 :

CONTEXTE

Identifier les déterminants de l'abondance et de la diversité des communautés de carabes dans les parcelles cultivées est un enjeu majeur en agroécologie : en effet, ils constituent une composante importante de la biodiversité des arthropodes, et sont des agents de biocontrôle prometteurs contre les adventices et les ravageurs. Cette régulation biologique s'appuie sur une cascade d'effets écologiques complexes impliquant le paysage environnant les cultures, la gestion agricole des parcelles mais aussi le contexte biotique de l'habitat qui favorise les carabes. La flore adventice locale et la disponibilité des ressources trophiques, notamment les graines d'adventices et les proies animales, constituent deux paramètres importants pour juger des conditions biotiques des habitats pour les carabes. Les effets du paysage, de la gestion agricole et du contexte biotique sur ces derniers agissent simultanément et en interaction. Toutefois, cela ne se reflète généralement pas dans les études scientifiques qui n'incluent que rarement des paramètres biotiques de l'habitat, ce qui limite notre capacité à prévoir les communautés de carabes présentes au champ, et le service de prédation de graines qui leur est associé. De nombreuses études ont mis en évidence les effets directs du paysage et de la gestion agricole sur les carabes. Les paysages complexes peuvent fournir des habitats « sources » qui vont alimenter les parcelles en carabes tandis qu'une forte intensité de gestion agricole va, au contraire, provoquer la mort d'une partie des populations de carabes. Le paysage et la gestion parcellaire peuvent aussi affecter les communautés de carabes indirectement, en modifiant les conditions biotiques locales dont dépendent les carabes. Ces effets indirects n'ont pratiquement pas été étudiés, ce qui constitue un manque de connaissances sur les mécanismes qui gouvernent les communautés de carabes. Ces effets directs et indirects peuvent varier suivant la guilde trophique des carabes et en particulier suivant leur sensibilité respective pour les ressources trophiques : les graines ou les proies animales.

HYPOTHESES

Dans ce **Chapitre 3**, nous cherchons à identifier et à caractériser les effets directs du paysage et de la gestion agricole sur les communautés de carabes, mais aussi les effets indirects médiés par la flore adventice et les ressources trophiques localement disponibles, à savoir les graines d'adventices et les proies animales. L'objectif de cette étude est notamment de vérifier que :

- (i) Le paysage et la gestion agricole affectent directement les carabes. Les paysages hétérogènes, avec des surfaces occupées par des habitats semi-naturels et une forte diversité de culture favorisent la richesse des carabes, tandis que les parcelles gérées de manière intensive présentent moins d'espèces et d'individus de carabe.
- (ii) Le paysage et la gestion agricole affectent la flore adventice et les ressources trophiques des parcelles, ce qui se répercute indirectement sur les communautés de carabes.
- (iii) Les granivores dépendent essentiellement des ressources trophiques en graines, tandis que les omnivores dépendent à la fois des ressources en graines mais aussi des proies animales.

METHODES

Pour cette étude, nous avons utilisé le jeu de données BioAWARE qui est collecté sur 60 parcelles de céréales à travers l'Europe (Autriche, France, République tchèque et Suède). Nous proposons ici de tenir compte de la complexité des effets écologiques à l'aide d'un modèle d'équations structurelles (*Structural Equation Modelling – SEM*) incluant simultanément les effets directs et indirects du paysage et de la gestion agricole sur la richesse et l'activité-densité (AD) des carabes. Cette méthode nous permet d'évaluer l'importance relative des effets directs et indirects et d'identifier les mécanismes qui déterminent les communautés de carabes. Ce modèle prend en compte une estimation de l'intensité de gestion agricole locale et trois variables paysagères : la diversité des cultures, la proportion de culture et la longueur d'interface entre les habitats semi-naturels et les cultures. Ces variables caractérisent à la fois l'hétérogénéité de la composition et de la configuration des paysages. Le contexte biotique est décrit à l'aide de la richesse et de l'abondance de la flore adventice, des graines d'adventices et des proies animales. En parallèle, nous avons effectué un modèle linéaire (*linear model – LM*) ne comprenant que les effets directs du paysage et de la gestion agricole sur les carabes, comme c'est généralement le cas dans les études

paysagères plus classiques. La comparaison du SEM avec le LM permet d'identifier si un effet direct, détecté avec une approche LM classique, ne cache pas un effet indirect. Nous avons réalisé des analyses différentes pour les carabes granivores et omnivores susceptibles de répondre différemment à la disponibilité des proies. Chaque modèle comprend deux covariables utilisées pour décrire les conditions météorologiques susceptibles d'affecter les communautés de carabes capturées.

RESULTAT

Nos résultats mettent en évidence la présence simultanée d'effets directs et indirects du paysage sur la diversité et l'AD des carabes. La diversité en culture affecte directement et positivement l'AD des granivores, tandis que la longueur d'interface entre les habitats semi-naturels et les cultures a un effet direct et positif sur la richesse et l'AD des omnivores. Les effets indirects du paysage sur les carabes sont médiés à la fois par les graines d'adventices et les proies animales. L'intensité de la gestion agricole locale n'a jamais d'effet direct notable sur les carabes, mais seulement des effets indirects : en affectant négativement la flore et les graines d'adventices, l'intensité de gestion des parcelles affecte indirectement, et souvent négativement, les carabes. Nous avons constaté que les effets en cascade sur les espèces de carabes granivores dépendaient uniquement des graines d'adventices, tandis que les omnivores dépendaient à la fois de la disponibilité des graines et des proies animales.

DISCUSSION

La réalisation des LM classiques en parallèle des SEM, a permis de détecter que les effets indirects de la gestion agricole sur les carabes pouvaient engendrer, à tort, la détection d'un effet direct inexistant. Par conséquent, la distinction entre effets directs et indirects semble nécessaire pour obtenir une vue complète des mécanismes régissant la diversité et l'abondance des carabes. Ignorer la présence d'effets indirects peut conduire à une sous-estimation des effets du paysage et de la gestion agricole sur les carabes.

Les interactions mises en évidence entre les carabes et les ressources trophiques sont parfois positives, parfois négatives. Cela peut indiquer que les communautés de carabes sont affectées positivement par la disponibilité des ressources (effet ascendant - *bottom-up*), mais aussi que les carabes peuvent en retour exercer une pression négative sur les ressources (effet descendant - *top-down*).

Les carabes, et notamment les omnivores, dépendent des proies animales qui constituent une alternative à la consommation des graines. Par conséquent, un compromis peut exister entre la prédation des graines d'adventices et celle des proies animales. Ce point fera l'objet du **Chapitre 4**, dans lequel nous testerons la résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face à la disponibilité des proies alternatives.

LES POINTS MARQUANTS

- Le contexte paysager affecte directement et indirectement les communautés de carabes *via* la disponibilité des graines d'adventices et des proies animales.
- L'intensité de gestion agricole affecte seulement indirectement les communautés de carabes *via* une réduction de la disponibilité de la flore adventice et des graines.
- L'effet indirect de la gestion agricole entraîne, à tort, la détection d'un effet direct sur les modèles classiques n'incluant pas les effets indirects.
- Les effets indirects sur les carabes granivores sont médiés uniquement par les graines d'adventices, tandis que pour les omnivores ils sont médiés à la fois par les graines d'adventices et les proies animales.
- Les relations parfois positives, parfois négatives entre les carabes et leurs proies peuvent témoigner d'interactions ascendantes (*bottom-up*) et descendantes (*top-down*).

Direct and indirect effects of landscape and field management intensity on carabids through trophic resources and weeds

Benjamin Carbonne[1*], David A. Bohan[1], Hana Foffova[2,3], Eirini Daouti[4], Britta Frei[1,5], Veronika Neidel[5], Pavel Saska[2], Jiří Skuhrovec[3] & Sandrine Petit[1]

[1]Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

[2]Functional Diversity in Agro-Ecosystems, Crop Research Institute, Drnovská 507, 161 06 Praha 6 – Ruzyně, Czech Republic

[3]Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Praha – Suchdol, Czech Republic

[4]Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7044, SE-75007 Uppsala, Sweden

[5]Mountain Agriculture Research Unit and Department of Zoology, University of Innsbruck, Innsbruck, Austria

*Corresponding author: Benjamin Carbonne[1]

Email address: benjamin_carbonne@hotmail.fr

Postal address: 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon cedex, France

In preparation pour Proceedings of the royal society B.

Abstract

Carabids are important biological control agents of weeds and other pests in agricultural fields. Predicting the carabid community is a real challenge, since is built upon a cascade of complex ecological effects involving landscape complexity, crop management intensity and biotic components. These biotic components can be described using both, standing weeds and trophic resources, and they can foster carabid activity-density and species richness. These effects act simultaneously and in interaction, affecting carabids directly and indirectly. Here we used a large-scale study of 60 European cereal fields analysed with path modelling approaches to quantify the direct effects of the surrounding landscape and the local field management intensity on carabid diversity, and their cascading effects through standing weeds and trophic resources. Our results highlight that direct and indirect effects of landscape complexity, mediated by trophic resources, affected carabid diversity. Conversely, field management intensity never directly affected carabids, but only through indirect effects by suppressing standing weeds and weed seeds. We found that cascading effects on granivore carabid species mainly depended on weed seeds, whereas omnivores depended on the availability of both weed seeds and animal prey. The distinction between direct and indirect effects allows a better understanding of the mechanisms governing carabid diversity.

Keywords: SEM path modelling, landscape complexity, field management, cascading effect, carabid diversity, standing weed, weed seed, animal prey.

1. Introduction

Carabids have been shown to be important biological control agents of animal and plant pests in agricultural fields (Bohan et al., 2011a; Kotze et al., 2011; Lövei & Sunderland, 1996). They are abundant and widespread arthropods that are frequently used as model organisms to assess the impact of landscape and field management on their community and their contribution to biological control (Duflot *et al.*, 2017; Ricci *et al.*, 2019; Trichard *et al.*, 2013). Carabids are known to consume large quantities and a wide range of weed seeds (Honěk *et al.*, 2003; Kulkarni *et al.*, 2015; Saska *et al.*, 2019) as well as animal prey such as slugs, aphids, earthworms and springtails (Frei *et al.*, 2019; Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018). Although the majority of carabid species can feed on both plant and animal food (Kromp, 1999; Sunderland, 1975), they are often classified into three distinct trophic guilds: granivores, omnivores and carnivores, reflecting their predominant feeding preferences. Predicting carabid communities, responsible for the weed biological control via weed seed predation, is a real challenge, since they are built upon a cascade of complex ecological effects, involving the landscape of crops (Purtauf *et al.*, 2005b; Tscharntke *et al.*, 2012; Woodcock *et al.*, 2010), crop management (Navntoft *et al.*, 2006; Shearin *et al.*, 2007; Thorbek & Bilde, 2004) and biotic components such as standing weeds (Saska *et al.*, 2014b), weed seeds (Frank *et al.*, 2011; Marino *et al.*, 2005) and alternative animal prey (Bohan *et al.,* 2000; Winder *et al.*, 2005) that support carabid abundance and diversity. These effects on carabids act simultaneously and in interaction, but this is typically not reflected in scientific studies, limiting our ability to make predictions for biological control of weeds. Most of the studies generally do not include the indirect effects that landscape and field management can have on carabids through alterations of standing weeds and trophic resource availability (Emmerson *et al.*, 2016; Puech *et al.*, 2015). Therefore, it is difficult to conclude whether the diversity and abundance of carabids is governed by only direct, indirect or by both effects of landscape and field management.

Landscape complexity and field management intensity can have direct effects on carabid diversity, the first by defining the pools of available species (Tscharntke *et al.*, 2012) that can immigrate into the field and by providing refuge and food resources (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Landis *et al.*, 2000) to the surroundings, and the second by causing direct mortality on carabids through disturbances by pesticide applications and tillage (Navntoft *et al.*, 2006; Shearin *et al.*, 2007; Thorbek & Bilde, 2004). We hypothesise that the increase in the landscape complexity, via an increased proportion and connectivity of semi-natural habitats (SNH) with crops (Duflot *et al.*, 2017; Fahrig *et al.*, 2011; Purtauf *et al.*, 2005b; Woodcock *et al.*, 2010) or through the diversification of the crop mosaic (Bertrand *et al.*, 2016; Duflot *et al.*, 2017; Fahrig *et al.*, 2015; Palmu *et al.*, 2014), can directly support the in-field diversity of carabids. However, the response of carabids to landscape differ according to species identity (Jowett *et al.*, 2019) or between omnivores and granivores (Purtauf *et al.*, 2005a; Vanbergen *et al.*, 2010). Granivorous species would depend more on the presence of SNH or oilseed rape field to find the trophic resources they need (Labruyere *et al.*, 2016a), conversely to generalist omnivorous species that often have greater abundances in field set in simplified landscapes (Rusch *et al.*, 2016; Winqvist *et al.*, 2011; Woodcock *et al.*, 2010). In parallel, landscape complexity and crop management can indirectly affect carabid diversity and abundance, through the alteration of standing weeds and trophic resource abundance and diversity in the field. Natural enemies and their trophic resource interact in different ways, sometimes with reciprocal causal relationships (Cardinale *et al.*, 2006b) with combination of bottom-up and top-down effects. Few studies, such as Emmerson *et al.* and Puech *et al.* assess the indirect effects of local management intensity and/or landscape complexity on carabid

diversity through standing weeds. Our understanding of these patterns would benefit from a simultaneous integration of direct effects of landscape and field management intensity and their indirect effects in form of availability of trophic resources, both seeds and animal prey, and the status of standing weeds.

Here we posit a model for this complexity of ecological effects using a structural equation model (SEM) that can consider direct and indirect effects at the same time. SEM are a form of path analysis using probabilistic models that bring together multiple predictor and response variables in a single causal network (Lefcheck, 2016). SEM is useful for testing and quantifying cascading effects, which are not detectable using a single model (Grace, 2008; Grace *et al.*, 2010). In the SEM, we included the direct effects (**Figure III.1 A.**) of the surrounding landscape complexity and the local field management intensity on two separate metrics of carabid communities, richness and activity-density (AD), as both are often associated with higher insect pests and weed seed predation (Bohan *et al.*, 2011a; Gaines & Gratton, 2010; Menalled *et al.*, 1999). We also included the indirect effects of landscape and field management (**Figure III.1 B.**) through standing weeds, weed seeds and animal prey that foster carabid AD and species richness via resource and structure-mediated (e.g. refuge, microclimate) effects (Diehl *et al.*, 2012; Hough-Goldstein *et al.*, 2004). In-field arable weed, weed seed (Bohan & Haughton, 2012; Gaba *et al.*, 2010; Gabriel *et al.*, 2005) and animal prey (Fahrig *et al.*, 2011; Vanbergen *et al.*, 2007) diversity could benefit from a higher landscape complexity, however, they are negatively affected by local field management intensity (Carmona *et al.*, 2020; Gonthier *et al.*, 2014; Petit *et al.*, 2016), partly designed to suppress them with the use of herbicides, tillage and insecticides. We hypothesise that these effects of landscape complexity and field management intensity on standing weeds and trophic resources can cascade on carabid diversity. In addition, since granivores and omnivores can respond differently to both landscape (Purtauf *et al.*, 2005a; Vanbergen *et al.*, 2010) and trophic resources (Frei *et al.*, 2019), it can be useful to treat them separately.

This SEM allows us to test hypotheses for the direct and indirect effects of landscape and field management on carabid species richness and AD, and to understand their relative importance by applying it on data derived in a large-scale study of 60 cereal fields, including a gradient of landscape and crop management intensity in four EU countries (Austria, the Czech Republic, France and Sweden).

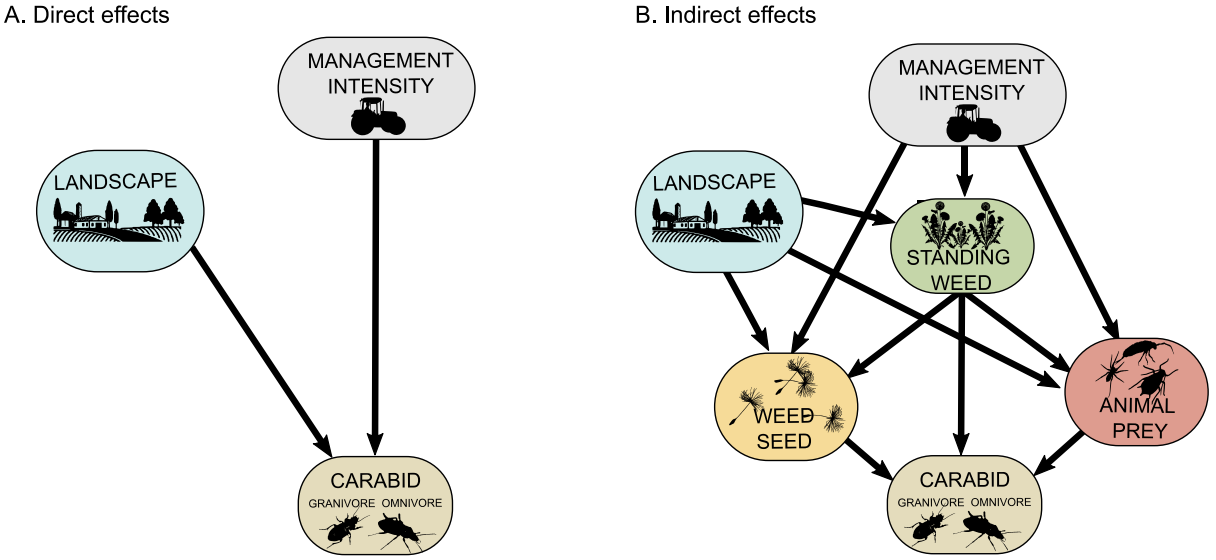


Figure III.1 : Hypothesized causal relationship of **A.** direct effects of field management intensity and landscape context on carabid activity-density and species richness and **B.** their indirect effects, through standing weeds and trophic resources (weed seeds and animal prey).

2. Materials and Methods

2.1. Study area and sampling design

Field experiments were conducted in 60 commercial cereal fields in 2018, with 15 fields located in each of four European countries: Austria (AU), the Czech Republic (CZ), France (FR) and Sweden (SW) (**Supp. Mat. Figure III.1**). Four fields were grown with winter barley in AU and the 56 other fields with winter wheat. Within each country, the mean distance between fields is 4.3 ± 6.6 km (± s.d). When the distance between two fields was less than 1 km, we considered that they shared the same landscape, resulting in 47 independent landscape zones in our dataset (identified later by "Zone"). In each field, we sampled along four transects running from the field border and extending towards the field centre. There were four sampling points on each transect, at 4, 8, 16 and 32 m from the field border (**Supp. Mat. Figure III.2**). Samples were collected at the 'mid-season' of cereal growing, which corresponded to May 2018 in FR, the CZ and AU, and to June 2018 in SW.

2.2. Response variables: activity-density and species richness of granivore and omnivore carabids

Carabid (Coleoptera: Carabidae) communities were assessed using pitfall traps composed of a plastic beaker (7 cm diameter, >7 cm depth), half-filled by a preservative solution of salt-saturated water and few drops of odourless soap. The beakers were placed inside plastic tubes of PVC settled in the soil to allow the replacement of the container without disturbing the surrounding soil. Rain inundation was limited using a cover above each pitfall trap. Carabids from the pitfall traps were collected after 7 days of opening and identified to the species level. The nomenclature followed Löbl & Smetana (Löbl & Smetana, 2003). For the model calculations, species were assigned to trophic guilds as described in literature (carnivore, omnivore, granivore) (Fournier *et al*., 2015; Homburg *et al*., 2014; Honěk *et al.*, 2007, 2003; Koprdova *et al*., 2008; Purtauf *et al*., 2005a; Saska *et al*., 2019, 2008). For the analyses, we considered the activity-density (AD) and the species richness of the captured carabids, separating granivorous and omnivorous species. Carnivores are excluded from analysis because they do not participate, in theory, to weed seed predation. Some pitfall traps were destroyed in two fields, leading to a total sum less than 16 traps per field. In order to compare these fields with missing traps with the others, we standardized the AD of carabids assuming it was proportional to the number of pitfall traps and extrapolating captures for 16 traps per field following the method of Bohan *et al.* and Brooks *et al.* (Bohan *et al*., 2005; Brooks *et al*., 2003).

Overall, 37 579 carabids belonging to 101 species were captured during the field survey (**Supp. Mat. Table III.1**). For omnivores, there was a mean AD of 346 ± 337 individuals and a richness of 3.9 ± 1.3 species per field, and for granivores, it was a mean AD of 37.5 ± 44 individuals and a richness of 4 ± 1.9 species per field (**Supp. Mat. Table III.2**). AU and SW had a high AD of omnivores, whereas the CZ and FR had an intermediate and low AD, respectively. We found a high mean AD per field of granivores in SW (65 ± 52.6) compared to other countries, i.e. 38.9 ± 51.9 in AU, 33.9 ± 30.1 in the CZ, and 12.4 ± 17.3 in FR. The dominant species differed slightly between countries, but the 10 most abundant species were similar (**Supp. Mat. Figure III.3**).

2.3. Exogenous variables: landscape variables, local field management intensity and weather

All land-use types were mapped in a 1 km^2 buffer circle (radius of 564 m) centred on each field, using ARCGIS 10.6. We selected this spatial extent as it was shown to be a relevant scale to detect the response of specialist and generalist arthropods to landscape factors (Veres *et al.*, 2013). The landscape was described using different levels of thematic detail in order to calculate landscape variables on specific or aggregated landscape elements (**Supp. Mat. Table III.3**). We used the software CHLOE 4.0 (Boussard & Baudry, 2017) to produce rasterized maps with a pixel size of 2 m, in order to calculate 3 landscape variables: the length (km) of interface between crops and semi-natural habitat (iSNH), the proportion of cereal (pCereal) and the Shannon Habitat Diversity Index using crop identity (SHDICrop $= -\sum_{i=1}^{n} p_i \ln p_i$ with p_i is the proportion of crop i according to the level of detail 4 of the landscape, see **Supp. Mat. Table III.3**). These three variables represent different configuration and composition aspects of the landscape, and have low or no correlation (**Supp. Mat. Table III.4**). The 60 fields covered a wide gradient of landscape simplification, e.g. with iSNH ranging from 0.53 to 26.1 km, pCereal from 1.5% to 89% and SHDICrop from 0.239 to 1.46 (**Supp. Mat. Table III.5**). A high proportion of semi-natural habitat and urban area characterizes the AU fields, but croplands (mainly maize, cereal and vegetables) were also present. FR, CZ and SW have simpler landscapes with high proportions of arable land, consisting of substantial cover of cereal and brassica crops.

As a proxy of field management intensity and field disturbances, we used the number of times the farmer visited the field to conduct operations. This indicator takes into account all the operations carried out on the field, starting with pre-sowing soil preparation until harvest. When several operations are carried out in one step, it was counted as 1 visit. This indicator is highly correlated with the number of operations made for pesticide applications (spearman rank correlation: r = 0.87, P-value < 0.001), but allows for taking into account other operations that can affect carabids, such as tillage (**Supp. Mat. Table III.6**). We were unable to retrieve management intensity data for two fields in Sweden, and have therefore decided to exclude them. The 58 fields covered an important gradient of field management intensity, with the number of field visits ranging from 4 to 18 (**Supp. Mat. Table III.5**). The field management intensity is particularly low in AU (mean 5.87 ±1.68 visits), intermediate in SW (9 ±2.55 visits) and high in the CZ and in FR (11.7 ± 2.50 and 14.2 ± 3.05 visits, respectively).

Local weather conditions, such as temperature (Honěk, 1997; Saska *et al.*, 2013), can influence the activity of carabids. Consequently, we integrated weather descriptors as co-variables in our SEM to better explain activity-density and species richness of carabids. Weather data were collected from the closest weather stations to the fields and nine variables were retained: daily mean (TM), minimum (TN) and maximum (TX) temperature (°C), mean (V) and maximum (VX) wind speed (m.s^{-1}), rainfall (RR, mm), and mean (UM), minimum (UN) and maximum (UX) humidity (%). These variables were aggregated as means, except for rainfall for which daily precipitation values were summed up over the pitfall traps exposure period. We summarized weather variables in synthetic descriptors using a normed principal component analysis (PCA) with the R package *FactoMineR*. The first two principal components (Weather_PC1 and Weather_PC2) captured 40.9% and 28% of the total variance, respectively (**Supp. Mat. Figure III.4** and **Supp. Mat. Table III.7**). Weather_PC1 was positively correlated with maximum and mean humidity and negatively with maximum temperature and wind

speed; Weather_PC2 was negatively correlated with minimum humidity and positively to mean and minimum temperature.

2.4. Local biotic context variables: standing weeds and trophic resources

Standing weeds were surveyed within 25 x 50 cm plots at the four measuring points of each transect. Abundance of each weed species was counted and plants were named following the EPPO global database (EPPO, 2020). Weed communities were described using the field specific richness and the total abundance of weed (**Supp. Mat. Table III.8**), which is the sum of the counts obtained from the 16 sampling points. A total of 7 536 plants were counted and 97 weed species were identified (**Supp. Mat. Table III.9**). There were on average 272 ± 186 plants per field in AU. These were greater numbers of standing weeds per field than in SW with 146 ± 203 weed plants, and in the CZ and FR, with 42.5 ± 58.9 and 41.7 ± 52.8 plants, respectively. There were on average 16.2 ± 4.8 plant species per field in AU, which is a greater number than in SW with 6.40 ± 4.19 species, in the CZ with 4.67 ± 3.32 and in FR with 5 ± 3.63 species.

Suction sampling was performed on the standing vegetation and on the ground surface to assess the availability of trophic resources, including weed seeds and animal prey, using a 'vortis' insect suction sampler. Suction sampling was conducted on windless and rainless days when the temperature was above 15°C to stimulate the activity of arthropods. Two suction samples 0.5 m apart were taken at each sampling point and were transferred to cups with 70% alcohol prior to identification.

For each sample, weed seeds were counted and identified at the family level. The seed resources collected are described using seed abundance and family richness (**Supp. Mat. Table III.10**). A total of 19 540 seeds was counted and 23 weed seed families were identified. Weed seed abundance was very high in AU, with on average 1010 ± 2400 weed seeds, intermediate in SW with 239 ± 274 seeds, low in the CZ with 47.9 ± 94.1 seeds, and very low in FR, with only 4.20 ± 7.05 seeds on average per field (**Supp. Mat. Table III.8**). The weed seed family richness ranged from low to high between countries, with on average 0.87 ± 0.99, 4.20 ± 2.08, 5.40 ± 1.30 and 7.60 ± 2.35 families per field in FR, the CZ, AU and SW, respectively.

For animal prey, the degree of identification that was achieved varied between taxonomic groups because of variation in our expertise and resource restrictions. The list and counts of taxonomic groups identified is presented in **Supp. Mat. Table III.11**. For each taxonomic group the number of individual was counted, except for Collembola that were initially assessed using an abundance index (**Supp. Mat. Table III.12**), before being converted to counts. The availability of animal prey resources was described using total abundance and taxonomic richness (**Supp. Mat. Table III.8**). The animal prey samples were largely dominated by Collembola (on average 2830 ± 3060 individuals per field), followed by Aphididae with 563 ± 1160 individuals and Thysanoptera with 135 ± 111 individuals per field. Animal prey, and especially Collembola, were very abundant in FR and AU, leading to on average 6490 ± 1950 and 5800 ± 3910 animal prey per field, respectively, and only 1480 ± 498 and 1590 ± 1180 animal prey per field in the CZ and SW, respectively. The mean number of taxa identified per field was 22.1 ± 2.99 and was similar in all countries.

2.5. Statistical analysis

The 16 sampling points per field were summed up to reduce the influence of outliers and stochastic processes attributed to fine-scale microclimatic conditions. To assess both the direct and indirect effects of landscape and field management on carabids, we analysed our data set using two approaches. First, we performed linear mixed-effects models (LMMs) with maximum likelihood using the packages *lme4* to test only for the detection of direct effects of landscape and field management on carabids. Secondly, we performed structural equation models (SEMs) using *piecewiseSEM* (Lefcheck, 2016) to test for direct and indirect relationship between variables simultaneously, and thus, detect the presence of cascading effects through trophic resources and standing weeds. Analyses were conducted in R v. 3.6.1.

Direct effect using LMMs: we fitted separate LMMs to the four carabid response variables (AD and species richness of granivores and omnivores). The predictor variables used as fixed effects included landscape variables (pCereal, SHDICrop, iSNH), field management intensity (ManagementIntensity) and weather descriptors (Weather_PC1, Weather_PC2). All models included a random effect ("Zone") on the intercept to take into account that certain fields shared the same landscape. "Zone" is the identifier that designates the 47 independent landscape zones in our dataset.

Direct and indirect effect using SEM: Our conceptual model of multiple causalities (**Figure III.1**) aims to explain the carabid diversity present in the cultivated fields, in relation to the direct effects of landscape and field management intensity as well as the indirect effects, these being standing weeds, weed seeds and animal prey. We fitted different piecewise SEMs for the four carabid variables separately. Each piecewise SEM was composed of 7 structural equation fitted using LMMs, with "Zone" as random effect. Six of the 7 models are common to the 4 SEMs, they are the models explaining the following response variables: abundance and richness of weeds, weed seeds and animal prey with the following predictors: landscape, field management and weather variables (**Supp. Mat. Table III.13**). In addition, for models explaining weed seeds and animal prey we included standing weeds as explanatory variables. Finally, the seventh LMM is specific to each SEM and explains the carabid response variable with all predictors. We specified correlations (i.e. no causal relationship assumed) among abundance and richness of standing weeds, weed seeds and animal prey. The overall fit of our path model was assessed with D-separation tests on Fisher's C statistic (Shipley, 2013) and AIC. Following the detection of a missing path combined with a bad goodness of fit for the SEMs with granivores (P-value ≤ 0.05) we decided to add the missing path between the weed seed richness and the animal prey abundance that allows to satisfy the D-separation tests and to improve the AIC of the two SEMs with granivores.

For all LMMs, the abundance of weeds, weed seeds, animal prey and the AD of carabids were transformed with the natural logarithm to ensure normality of model residuals. In order to account for the full range of the landscape and field management gradients and to identify general trends across all countries, we chose not to include a country random effect in models. For all LMMs in the two approaches, we perform an automatic backward stepwise variable selection using the function *step* from the package *lmerTest* (Kuznetsova *et al*., 2014) for model simplification dropping non-significant predictors and random effect (**Supp. Mat. Table III.13**). This variable selection process allows us to

reduce the number of predictors in each model, and thus to reduce the number of paths in the SEM in order to minimize model overfitting. We informed the AIC as well as the marginal and the conditional R^2 coefficients of determination (R^2m and R^2c respectively), which estimate variation explained by fixed and fixed + random effects. In case random effect is removed during the model selection process, only the R^2m is given. Significance tests were based on analysis of deviance $\chi 2$ tests using the car package (John *et al.*, 2020), or F-test when the random effect has been removed.

3. Results

3.1. Models explaining variations in granivores

Variation in the AD of granivores was well explained by the single model of direct effects (R^2m = 26%; R^2c = 73%). We detected a positive effect of SHDICrop ($\chi^2_{1,58}$ = 18.72, P-value < 0.001) and a negative effect of management intensity ($\chi^2_{1,58}$ = 4.08, P-value = 0.043) (**Supp. Mat. Table III.14** and **Figure III.2 A.**). The fitted SEM for the AD of granivores explained R^2m = 31% (R^2c = 74%) of the variation (**Table III.1** and **Figure III.2 B.**), and the D – separation test revealed no significant missing paths (P-value = 0.46, Fischer's C = 76.6). SHDICrop directly increased the AD of granivores. In addition, both pCereal and SHDICrop had an indirect positive effect on the AD of granivores, i.e. pCereal and SHDICrop were positively correlated to seed richness, which was positively associated to AD of granivores. Conversely, field management intensity was negatively correlated to seed richness, resulting in a negative cascading effect on the AD of granivores.

Variations in the richness of granivores in the single model of direct effects (R^2m = 8%; R^2c = 62%) revealed a negative effect of Weather_PC1 ($\chi^2_{1,58}$=5.26, P-value=0.023), which implied a negative correlation with humidity and a positive correlation with maximum temperature and wind speed (**Supp. Mat. Table III.14** and **Figure III.2 C.**). The fitted SEM model for the richness of granivores explained R^2m = 14% (R^2c = 61%) of the variation (**Table III.1** and **Figure III.2 D.**), and the D – separation test revealed no major significant missing paths (P-value = 0.41, Fischer's C = 78.3). Granivore richness was indirectly decreased by field management intensity, as increased management intensity decreased the abundance of standing weeds and weed seeds. The abundance of weeds was positively correlated to the abundance of weed seeds, which in turn is positively correlated to granivore richness resulting in a cascading effect. Surprisingly, there was a weak negative correlation between seed richness and granivore richness ($\chi^2_{1,58}$ = -2.01, P-value = 0,049), leading to a positive indirect effect of field management and negative indirect effects of pCereal and SHDICrop on granivore richness.

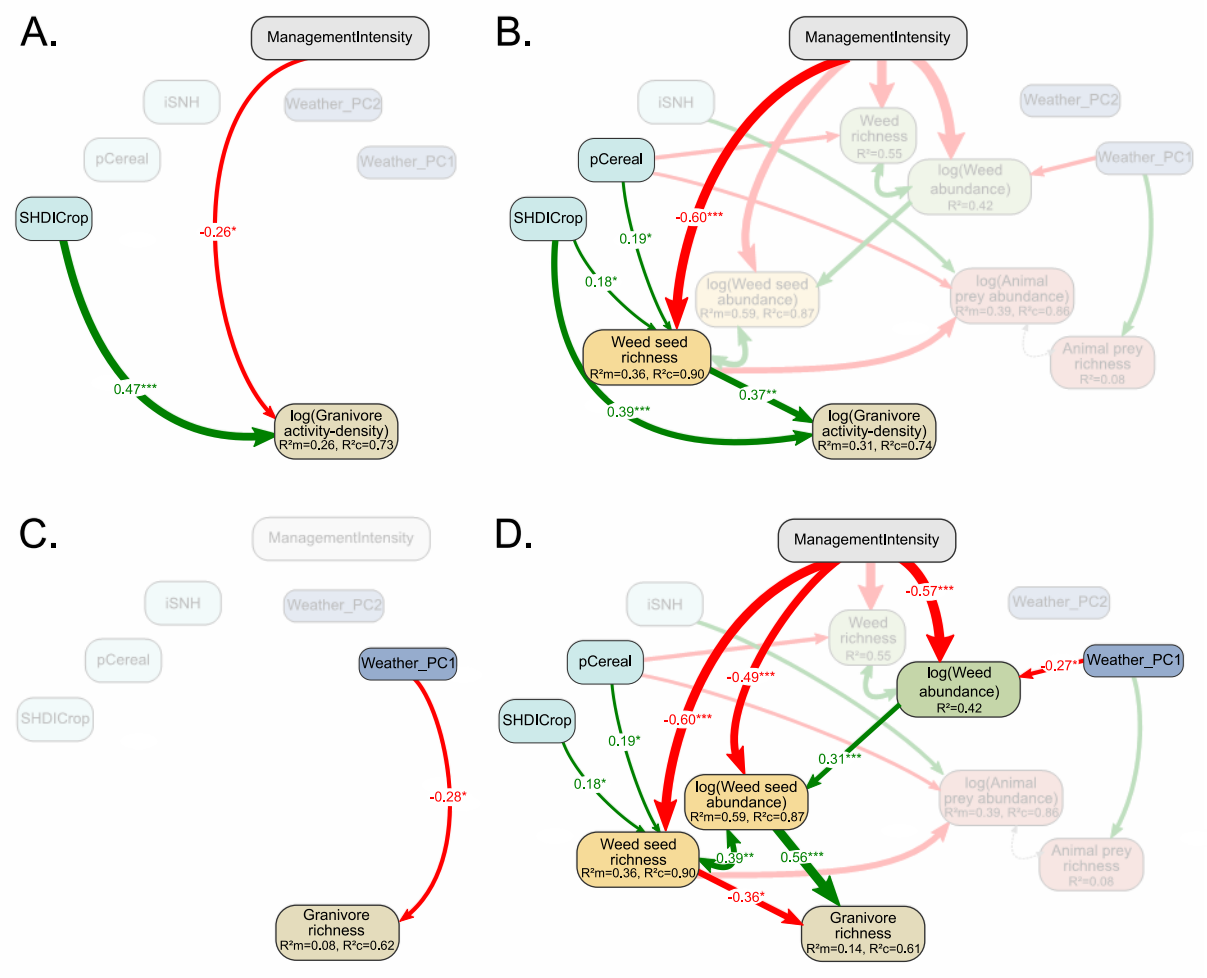


Figure III.2 : Models of direct effects of landscape (SHDICrop: Shannon Habitat Diversity Index of crop identity, pCereal: proportion of cereal, iSNH: the length of interface between crops and semi-natural habitat), field management and weather on **A.** granivore activity-density and **C.** granivore species richness. Path models of direct effects of landscape and field management and cascading effects through standing weeds and trophic resources on **B.** granivore activity-density and **D.** granivore species richness. Standardised coefficients are shown only for relevant paths. Transparent elements do not lead to a direct or indirect effect on carabids. Green and red arrows denote significant positive and negative effects, respectively. Bidirectional arrows show correlated errors between variables (i.e. no causal relationship assumed). Numbers of asterisks indicate the level of significance (*P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001).

3.2. Models explaining variations in omnivores

Variations in the AD of omnivores in the single model of direct effects ($R^2m = 12\%$; $R^2c = 66\%$) indicated a negative effect of management intensity ($\chi^2_{1,58} = 6.20$, P-value = 0.012) (**Supp. Mat. Table III.14** and **Figure III.3 A.**). The fitted SEM model for the AD of omnivores explained $R^2m = 50\%$ ($R^2c = 74\%$) of the variation found, and the D – separation test revealed no significant missing paths (P-value = 0.066, Fischer's C = 90.8) (**Table III.1** and **Figure III.3 B.**). Increased iSNH directly increased the AD of omnivores. Moreover, several indirect paths conducted to positive and negative cascading effects of landscape and field management on omnivore AD. Field management intensity indirectly affected omnivore AD by decreasing weed and weed seed abundances. The abundance of standing weeds was positively correlated to the abundance of weed seeds, which in turn was positively correlated to omnivore AD. However, the abundance of weeds was negatively correlated to omnivore AD, resulting

in a surprising positive cascading effect of field management. Finally, pCereal and iSNH increased and decreased animal prey abundance, respectively, which in turn was negatively correlated to AD of omnivores. Resulting in a positive and negative cascading effect of pCereal and iSNH, respectively, on AD of omnivores.

Variations in the richness of omnivores in the single model of direct effects (R^2m = 22%; R^2c = 48%) revealed a positive effect of pCereal ($\chi^2_{1,58}$ = 14.63, P-value = <0.001) and a negative effect of management intensity ($\chi^2_{1,58}$ = 8.12, P-value = 0.004) (**Supp. Mat. Table III.14** and **Figure III.3 C.**). The fitted SEM explained 54% of the variation in omnivore richness and the D – separation test revealed no significant missing paths (P-value = 0.101, Fischer's C = 105.3) (**Table III.1** and **Figure III.3 D.**). Increased iSNH directly increased omnivore richness, but also indirectly decreased it through an increase in animal prey abundance. In addition, pCereal and SHDICrop indirectly increased omnivore richness by decreasing prey abundance or increasing seed richness. Field management intensity indirectly decreased omnivore richness by decreasing seed richness.

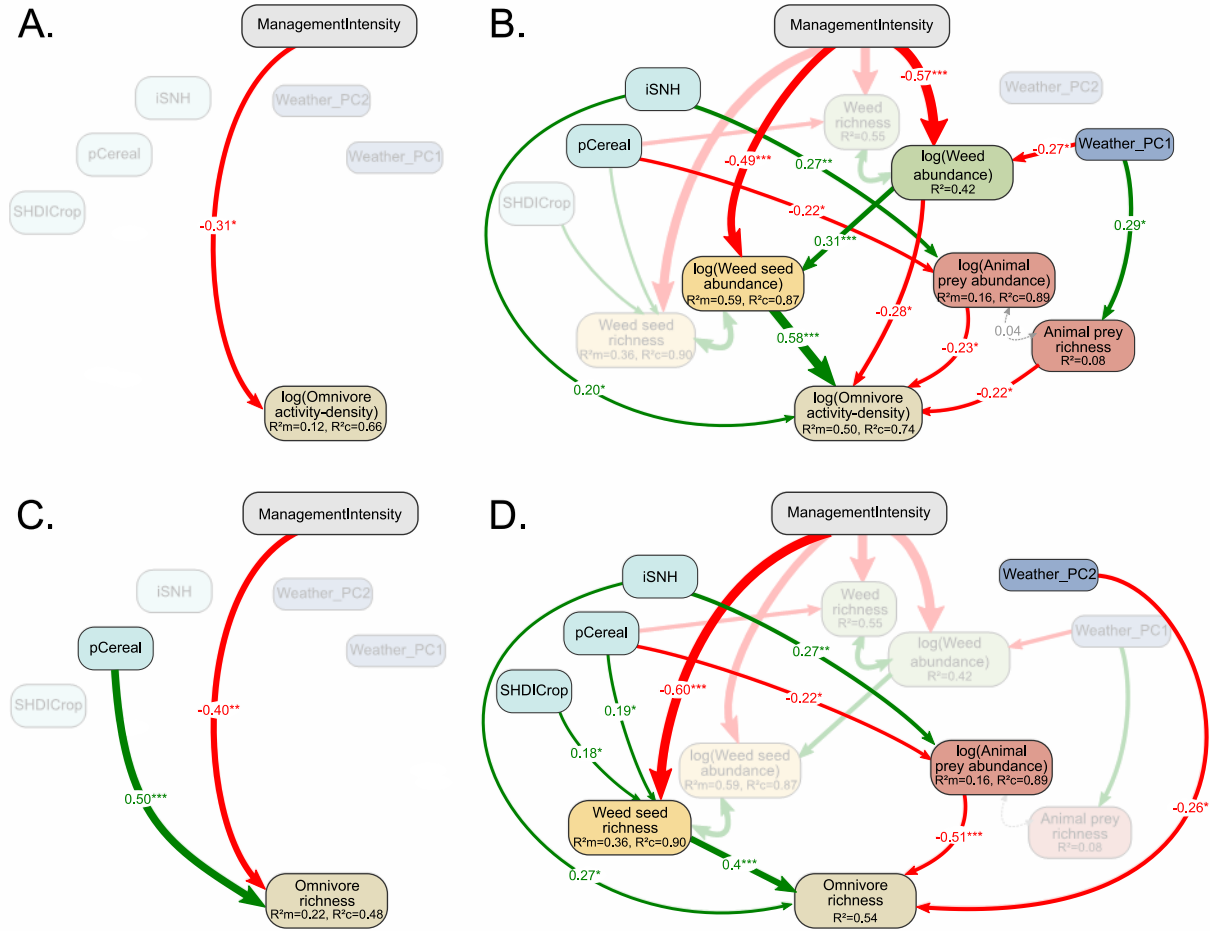


Figure III.3: Models of direct effects of landscape (SHDICrop: Shannon Habitat Diversity Index of crop identity, pCereal: proportion of cereal, iSNH: the length of interface between crops and semi-natural habitat), field management and weather on **A.** omnivore activity-density and **C.** omnivore species richness. Path models of direct effects of landscape and field management and cascading effects through standing weeds and trophic resources on **B.** omnivore activity-density and **D.** omnivore species richness. Standardised coefficient are only shown for relevant paths. Transparent elements do not lead to direct or indirect effects on carabids. Green and red arrows denote significant positive and negative effects, respectively. Bidirectional arrows show correlated errors between variables (i.e. no causal relationship assumed). Numbers of asterisks indicate the level of significance (*P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001).

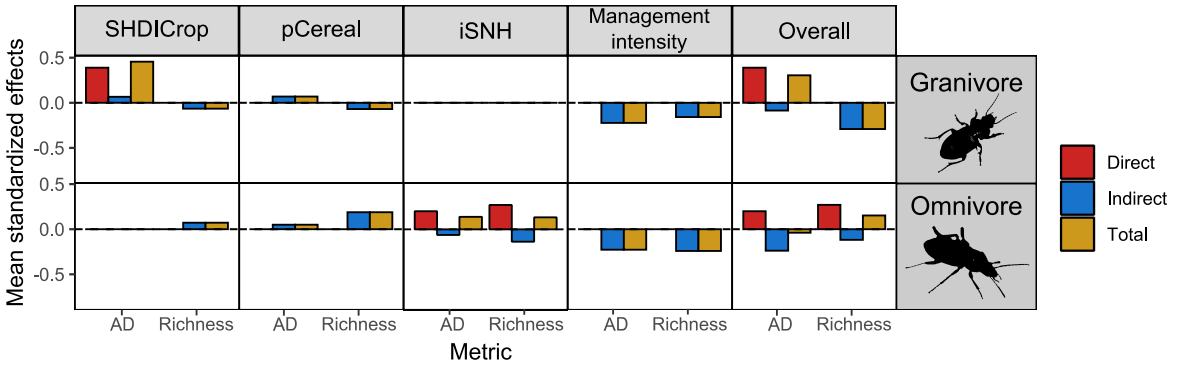


Figure III.4 : Direct (red), indirect (blue) and total (yellow) effects of crop diversity (SHDICrop), proportion of cereal (pCereal), length of interface between crop and semi-natural habitat (iSNH), management intensity and overall landscape and management predictors on activity-density (AD) and richness of granivore and omnivore carabids. Bars show sum of standardized effects. Indirect effects were estimated by multiplying coefficients along pathways in SEM models, and total effects were estimated by summing up direct and indirect effects. We did not include the cascading effect of seed richness on animal prey abundance, as this relationship was only include in the SEM for granivores. All values are presented in the **Supp. Mat. Table III.15** and **Supp. Mat. Figure III. 5**.

Table III.1 : Models and path coefficients for the four SEMs: activity-density and richness of granivores and omnivores. We distinguished models and path coefficients that are common to the four SEMs from those specific to the granivore or omnivore SEMs by specifying the associated SEMs (granivore, omnivore or both). In addition to the models, we specified the correlation structure among variables by using double-tilde (~~) (i.e. no causal relationship assumed). For each model we indicated the response variable, the R^2m and R^2c (marginal and conditional), and the random effect and predictors after the model simplification process. For each predictor we indicated the estimate (Est.) with associated standard error (Std. Error), the degree of freedom (DF), the statistic value (Wald Chi square-value ($\chi 2$) and F value for LMM and LM, respectively), the P-value and the standardized estimate (Std. Estimate). Numbers of asterisks indicate the level of significance (*P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001).

Associated SEM	Response variable	R^2m	R^2c	Random effect	Selected predictor	Est. (Std.Error)	DF	$\chi 2$/F value	P-value	Std. Estimate
Both granivores and omnivores	log(Weed abundance)	0.42	NA		ManagementIntensity	-0.25 (0.04)	55.00	-5.57	<0.001	-0.57***
					Weather_PC1	-0.41 (0.15)	55.00	-2.64	0.011	-0.27*
	Weed richness	0.55	NA		pCereal	-7.55 (3.03)	55.00	-2.49	0.016	-0.26*
					ManagementIntensity	-0.9 (0.17)	55.00	-5.40	<0.001	-0.57***
	log(Seed abundance)	0.59	0.87	(1|Zone)	log(Weed abundance)	0.43 (0.12)	32.96	3.66	<0.001	0.31***
					ManagementIntensity	-0.29 (0.06)	55.36	-4.83	<0.001	-0.49***
	Seed richness	0.36	0.90	(1|Zone)	SHDICrop	1.99 (0.91)	32.90	2.18	0.036	0.18*
					ManagementIntensity	-0.46 (0.09)	57.18	-5.19	<0.001	-0.6***
					pCereal	2.57 (1.24)	23.19	2.08	0.049	0.19*
	Animal prey richness	0.08	NA		Weather_PC1	0.76 (0.33)	56.00	2.27	0.027	0.29*
	~~Weed richness				~~log(Weed abundance)	0.65	58.00	6.38	<0.001	0.65***
	~~Seed richness				~~log(Seed abundance)	0.39	58.00	3.14	0.001	0.39**
Granivore	log(Animal prey abundance)	0.39	0.86	(1|Zone)	iSNH	0.05 (0.01)	48.60	3.64	<0.001	0.32***
					pCereal	-1.13 (0.38)	46.54	-3.00	0.004	-0.26**
					Seed richness	-0.13 (0.03)	49.37	-3.68	<0.001	-0.41***
	~~Animal prey richness				~~log(Animal prey abundance)	0.00	58.00	0.00	0.499	0
	Granivore richness	0.14	0.61	(1|Zone)	Seed richness	-0.23 (0.11)	57.92	-2.01	0.049	-0.36*
					log(Seed abundance)	0.45 (0.14)	57.83	3.15	0.003	0.56**
	log(Granivore activity-density)	0.31	0.74	(1|Zone)	SHDICrop	1.65 (0.43)	55.44	3.81	<0.001	0.39***
					Seed richness	0.14 (0.05)	49.74	3.06	0.004	0.37**
Omnivore	log(Animal prey abundance)	0.16	0.89	(1|Zone)	iSNH	0.44 (0.01)	38.00	3.04	0.004	0.27**
					pCereal	-0.95 (0.38)	37.08	-2.47	0.018	-0.22*
	~~Animal prey richness				~~log(Animal prey abundance)	0.04	58.00	0.27	0.393	0.04
	Omnivore richness	0.54	NA		Weather_PC2	-0.18 (0.07)	53.00	-2.67	0.010	-0.26*
					iSNH	0.06 (0.02)	53.00	2.63	0.011	0.27*
					Seed richness	0.17 (0.05)	53.00	3.58	<0.001	0.4***
					log(Animal prey abundance)	-0.72 (0.17)	53.00	-4.20	<0.001	-0.51***
	log(Omnivore activity-density)	0.5	0.74	(1|Zone)	iSNH	0.04 (0.02)	57.52	2.04	0.046	0.2*
					log(Weed abundance)	-0.18 (0.08)	57.90	-2.38	0.021	-0.28*
					log(Seed abundance)	0.27 (0.06)	51.25	4.32	<0.001	0.58***
					Animal prey richness	-0.08 (0.03)	57.74	-2.45	0.017	-0.22*
					log(Animal prey abundance)	-0.27 (0.13)	53.10	-2.09	0.041	-0.23*

4. Discussion

Our results confirm that in-field carabid diversity is affected by a cascade of complex ecological effects involving landscape heterogeneity, field management, standing weeds and trophic resources, which act simultaneously and in interaction with each other. The SEM approach made it possible to model the complexity of this system and to quantify the relative importance of direct and indirect effects. While landscape complexity affected carabid diversity directly and indirectly at the same time (**Figure III.5 A.**), the field management intensity showed no direct effect on carabids, its consequences on biotic components, however, affected carabid communities indirectly (**Figure III.5 B.**). The indirect effects of both landscape and field management were mainly mediated by weed seed and animal prey resources, which in turn were positively or negatively associated with carabid diversity. These positive and negative relationships between carabids and trophic resources may potentially result from combinations of bottom-up and top-down forces affecting granivores and omnivores in different ways. We found that granivores mainly depended on plants, particularly on weed seed resources, whereas omnivores depended on the availability of both weed seeds and animal prey, which validates the coherence of our SEM approach. In contrast with the previous rare studies involving direct and indirect effects of landscape and field management on the carabids (Emmerson *et al.*, 2016; Puech *et al.*, 2015), we found that trophic resources are important mediators of indirect effects. The consideration of both, direct and indirect effects, allows for a more complete view of the interactions at play, and improves our understanding of how human disturbances affect the mechanisms governing the in-field arthropod diversity (Barnes *et al.*, 2017; Jacquot *et al.*, 2019). By allowing a better prediction of carabid communities, these results could lead to a better understanding of how to support carabids in order to enhance seed predation.

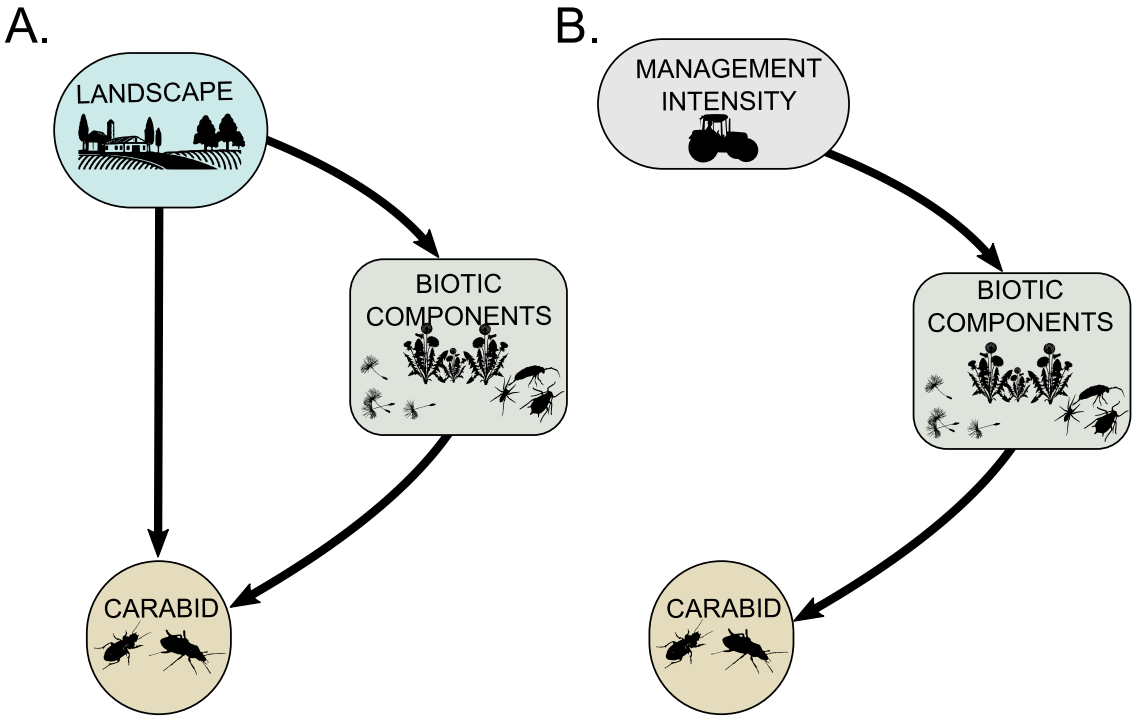


Figure III.5 : Diagram of the direct and indirect effects (elicited through biotic components, a result of standing weeds and the availability of weed seeds and animal prey) identified for **A.** landscape variables and **B.** field management intensity on in-field carabid diversity.

Our SEM highlights that different landscape variables affected differently both, granivores and omnivores, directly and positively. High crop diversity (SHDICrop) in landscapes promoted higher AD of granivore carabids, while the diversity of omnivore carabids increased with connectivity between the crop and semi-natural habitat (iSNH). The direct effects of landscape complexity on carabids were always positive and stronger than the indirect effects through seeds and animal prey (**Figure III.4**). According to the landscape mosaic concept (Duelli, 1997), surrounding crops and SNH diversity can directly act as source habitats for carabids (Gonthier *et al*., 2014; Palmu *et al*., 2014), which can disperse and colonize the fields. In addition, this field colonization can greatly depend on the connectivity with source habitats (Schweiger *et al.*, 2005), especially for species with low or no ability to fly, such as dominant omnivores like *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) and *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798). However, several studies have suggested that in some cases these positive landscape effects can be tempered and masked by the local field management intensity (Palmu *et al*., 2014; Petit *et al*., 2017; Ricci *et al*., 2019).

Our two-step analytical approach, in which we first tested for direct effects with a single model and, second, for the combination of the direct and indirect effects with a SEM, facilitates to uncover whether direct effects were maintained when an indirect effect were included in models. This approach proved to be particularly useful in revealing that the direct negative effect of field management intensity on carabids, detected here and often highlighted in the literature (Navntoft *et al*., 2006; Shearin *et al*., 2007) was mostly mediated by trophic resources. The negative cascading effect of field management intensity on carabid diversity was mediated by its suppression of standing weeds and weed seeds, which are important resources for carabids. The limited use of insecticides on the sampled fields in the present study may be a reason for the lack of direct effects of field management on carabids. The sampled fields presented a wide gradient of herbicide use ranging from 0 to 12 active ingredients sprayed per field during the crop growing period (**Supp. Mat. Table III.6**). The important application of herbicides in highly intensive systems may be largely responsible for the limitation of weed and weed seed abundance with a cascading effect on carabids (Tooker *et al*., 2020). This deterioration of weeds can have a delayed negative effect (Holland & Luff, 2000; Shearin *et al*., 2007) on carabids resulting in the reduction of their longevity and reproduction, and by inducing emigration to more favourable habitats, and thus may have a comparable or even stronger overall impact on carabids than direct mortality (Brust, 1990; De Heij & Willenborg, 2020; Hatten *et al*., 2007; Thorbek & Bilde, 2004). For example, Labruyere *et al.* (2016) (Labruyere *et al*., 2016b) did not detect a direct effect of insecticide intensity use on the activity-density of carabids, but a strong negative effect on their nutritional state which could in the long term lead to a reduction in the carabid population.

The indirect effects of both landscape and field management mainly flow through trophic resources, in form of weed seeds and animal prey, rather than standing weeds that were not directly correlated with carabids, except for omnivore AD. This result suggests that carabids preferentially aggregate around trophic resource patches (Frank *et al*., 2011; Honěk & Jarošík, 2000) rather than standing weeds that provide microclimates and shelters (Diehl *et al*., 2012; Kulkarni *et al*., 2017a; Lundgren, 2009b). The correlations previously found between carabids and weed patches (Kulkarni *et al.*, 2017a) probably arose from the spatial proximity between weeds and trophic resources, such as seeds on the soil surface. Moreover, the target of carabid aggregation could change over time, as a result

of variation in the diet preferences due to their phenology and changes in the relative availability of trophic resources (Honěk *et al.*, 2006; Roubinet *et al.*, 2017). Our results indicate that activity-density and richness of specialist granivore carabids mostly depended on seed resources, while the more generalist omnivorous species depended on both seed and animal prey resources. Although carabid species range on a continuum from strict zoophagy to strict phytophagy (Talarico *et al.*, 2016), the broad categorisation into omnivores and granivores allowed to highlight the resources on which each group mainly depended.

Our results clearly show that trophic resources are important determinants of carabid diversity. We found several positive and negative relationships between carabid and trophic resources, potentially driven by both bottom-up and top-down effects. Previous studies showed that interactions between plants, primary consumers, e.g. herbivores, and secondary consumers such as predators, can be controlled by both, top-down and bottom-up mechanisms (Dyer & Letourneau, 2003; Jacquot *et al.*, 2019; Moreira *et al.*, 2016). The negative relationships between carabids and trophic resources in the present study may arise not from a bottom-up effect as expected, i.e. an effect of resources on predators, but rather a top-down effect, i.e. an effect of predators on resources. There is evidence in the literature that carabids can provide weed (Blubaugh & Kaplan, 2016; Bohan *et al.*, 2011a; Pannwitt *et al.*, 2019) and animal (Kromp, 1999) control, potentially explaining the negative relationships we observed between carabids and weed seeds or animal prey. Moreover, the relationship between carabids and trophic resources can switches from bottom-up to top-down effects. Indeed, carabids can aggregate around prey patches (bottom-up effect), such as aphids (Winder *et al.*, 2005) or weed seeds (Frank *et al.*, 2011), and then exert a control and reducing prey population (top-down effect) (Kromp, 1999). In addition, these relationships may also depend on the behaviour and activity of the carabids. We used the measure of activity-density for carabids, which depends not only on abundance but also on their level of activity (Kotze et al., 2011; Lövei & Sunderland, 1996). However, this activity could be affected by the level of hunger or habitat complexity (Saska *et al.*, 2020; Wallin & Ekbom, 1988). For instance, a high abundance of standing weeds may reduce the movement of carabids, while low availability of prey may increase their foraging activity. Consequently, the relationship between carabids and trophic resources may result from aggregation around resources, regulation of resources and the behaviour of carabids. Disentangling bottom-up (aggregation around prey) from top-down (control of prey) effects (Lefcheck, 2016) may require additional monitoring over time, in order to follow the dynamics of carabids and prey more closely.

Acknowledgements

The authors thank the staff at the UMR Agroceology - INRAE of Dijon, at The Mountain Agriculture Research unit of Innsbruck, at the department of ecology of the Czech University of life sciences Prague, and at the department of ecology of the Swedish University of agricultural Sciences of Uppsala for their technical support in carrying out this large-scale experiment.

We are particularly grateful to Emilien Laurent, Rémi Gounon, Emeline Felten, Julie Buchman, Eric Vieren, Claude Sarrasin, Luc Biju-Duval and Chantal Ducourtieux in France, to Magdalena Pfeifer, Christina Siegl, Laura Stephan, Franziska Fröhle, Johannes Schwarz, Melanie Autengruber, Lisa Vinciguerra, Diane Neu and Claire Rotondo in Austria, to Helena Uhlířová, Jana Kohoutová, Miroslav

Seidl, Kateřina Křížová, Milan Řezáč, Ondřej Kouklík, Camille Simon in the Czech Republic and to Gerard Malsher, Carol Hogfeldt, Caroline Rhoden, Lise Carriou, Anna Feit and Ruben Blokzijl in Sweden for their involvement in the identification of organisms and in the field experiment. We are particularly grateful to Reto Schmucki for his help with SEM analysis. We would like to thank Mattias Jonsson and Michael Traugott for their involvement in the design of the experimental study.

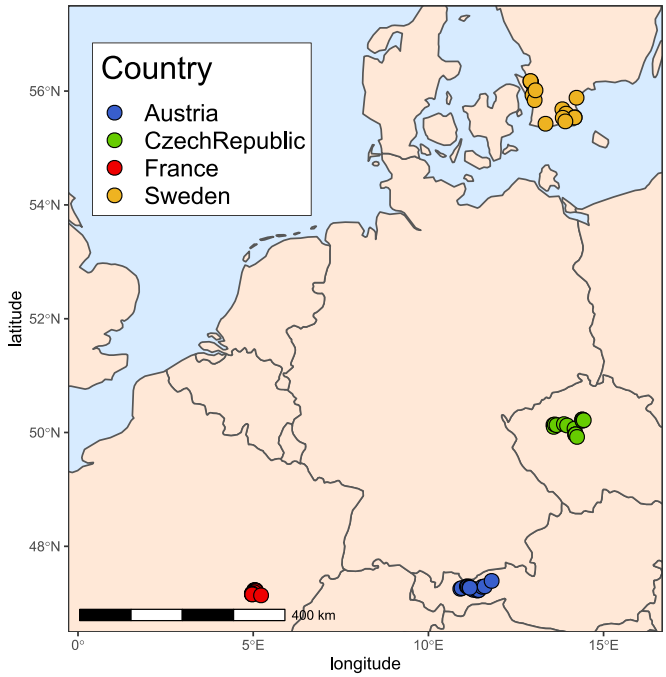
This research was supported by the ERA-NET C-IPM project BioAWARE ('Could Biodiversity Assure Weed regulAtion for Resilient Ecosystem service provision?", https://projects.au.dk/c-ipm/research/bioaware/) and INRAE Meta-Program SMaCH ("Gestion durable de la santé des cultures"). Additional financial support in the Czech Republic came from the institutional support from the Ministry of Agriculture of the Czech Republic - MZE-RO0418.

Author Contributions

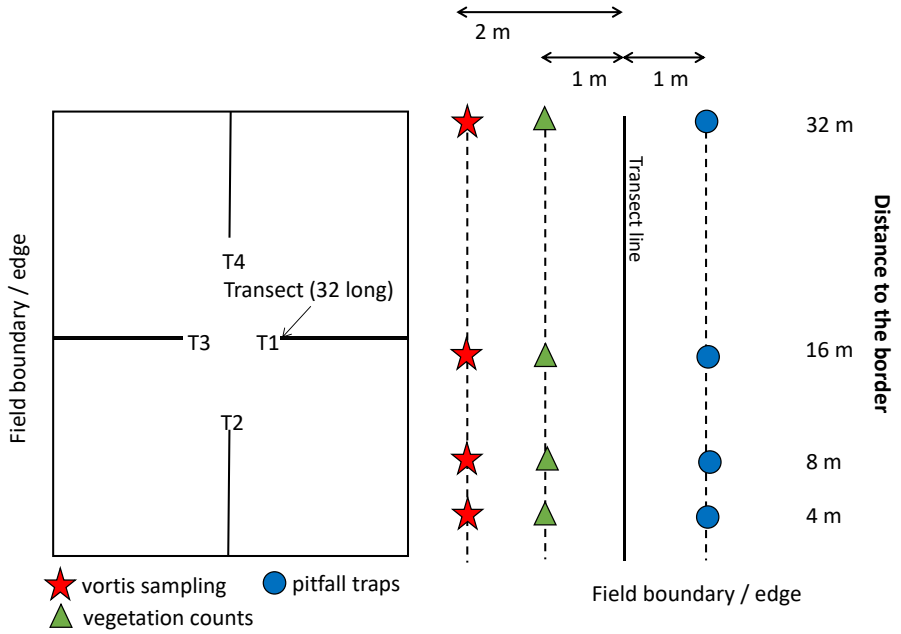
D.A.B. and P.S. conceived and designed the experimental study. All authors carried out fieldwork, with particular implication of E.D., H.F., V.N., B.F and B.C.. J.S. was particularly involved in the organization and identification of alternative prey. B.C. performed the analyses and created figures. B.C. took the lead in writing the first draft of the manuscript with the contribution of D.A.B and S.P. All other authors made revisions of the text and participated in discussions that resulted in the manuscript.

5. Supplementary materials

5.1. Study area and sampling design



Supp. Mat. Figure III.1 : Location of the sampling sites at the European scale for each country (Austria, the Czech Republic, France and Sweden). The map was generated using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package "rnaturalearth"(South, 2017) version 0.1.0 (https://CRAN.R-project.org/package=rnaturalearth).



Supp. Mat. Figure III.2 : Schematic representation of the sampling plan of a field. The left side represents the theoretical locations of the four transects within the field. The right side represents the arrangement of measurements along a transect.

5.2. Description of carabid catches

Supp. Mat. Table III.1 : Description of the 101 carabid species trapped in the experiment. The main source for trophic guilds is (Homburg *et al*., 2014), and complementary sources: (Fournier *et al*., 2015; Honěk *et al*., 2007, 2003; Koprdova *et al*., 2008; Purtauf *et al*., 2005a; Saska, 2008; Saska *et al*., 2019). Trophic guilds were indicated with "C:" Carnivorous; "O:" Omnivorous and "G:" Granivorous. Distribution details the total activity-density (AD), the mean (SD) and the median [min, max] AD per field, field occurrence and countries with presence.

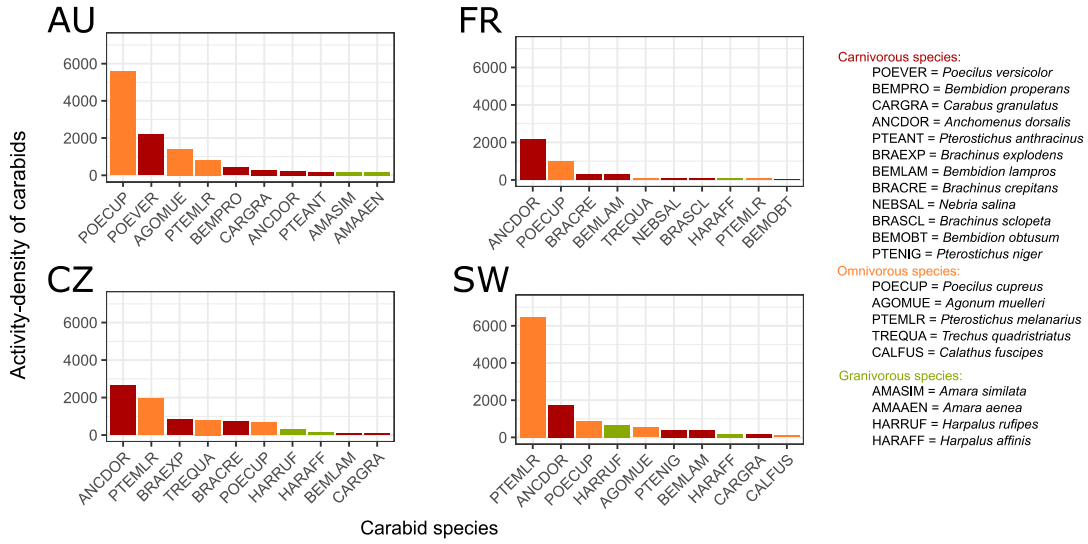
Species	Authority	Trophic guild	Total (%)	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Field occurrence (%)	Country with presence
Abax parallelepipedus	(Piller & Mitterpacher, 1783)	C	13 (0,03%)	0,22 (0,78)	0 [0; 4]	5 (8,33%)	AU, CZ
Abax parallelus	(Duftschmid, 1812)	C	6 (0,02%)	0,1 (0,35)	0 [0; 2]	5 (8,33%)	FR, AU, CZ
Acupalpus meridianus	(Linnaeus, 1760)	O	2 (0,01%)	0,03 (0,18)	0 [0; 1]	2 (3,33%)	FR, CZ
Agonum muelleri	(Herbst, 1784)	O	1975 (5,26%)	32,92 (48,3)	1 [0; 166]	33 (55%)	FR, AU, SW
Agonum nigrum	Dejean, 1828	C	7 (0,02%)	0,12 (0,52)	0 [0; 3]	3 (5%)	FR
Agonum sexpunctatum	(Linnaeus, 1758)	C	132 (0,35%)	2,2 (5,7)	0 [0; 32]	15 (25%)	AU
Agonum thoreyi	Dejean, 1828	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	SW
Agonum viridicupreum	(Goeze, 1777)	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Amara aenea	(De Geer, 1774)	G	176 (0,47%)	2,93 (9,06)	0 [0; 61]	20 (33,33%)	AU, CZ, SW
Amara communis	(Panzer, 1797)	G	6 (0,02%)	0,1 (0,48)	0 [0; 3]	3 (5%)	SW
Amara consularis	(Duftschmid, 1812)	G	2 (0,01%)	0,03 (0,26)	0 [0; 2]	1 (1,67%)	FR
Amara familiaris	(Duftschmid, 1812)	G	11 (0,03%)	0,18 (0,47)	0 [0; 2]	9 (15%)	AU, CZ, SW
Amara fulva	(O.F. Müller, 1776)	G	4 (0,01%)	0,07 (0,52)	0 [0; 4]	1 (1,67%)	SW
Amara littorea	Thomson, 1857	G	10 (0,03%)	0,17 (0,69)	0 [0; 4]	4 (6,67%)	CZ
Amara ovata	(Fabricius, 1792)	G	11 (0,03%)	0,18 (0,81)	0 [0; 6]	6 (10%)	AU, CZ
Amara plebeja	(Gyllenhal, 1810)	G	31 (0,08%)	0,52 (2,27)	0 [0; 17]	10 (16,67%)	AU, CZ, SW
Amara similata	(Gyllenhal, 1810)	G	183 (0,49%)	3,05 (16)	0 [0; 124]	25 (41,67%)	FR, AU, CZ, SW
Anchomenus dorsalis	(Pontoppidan, 1763)	C	6714 (17,87%)	111,9 (113,21)	78,5 [0; 525]	59 (98,33%)	FR, AU, CZ, SW
Anisodactylus binotatus	(Fabricius, 1787)	G	66 (0,18%)	1,1 (3,7)	0 [0; 23]	10 (16,67%)	AU
Asaphidion flavipes	(Linnaeus, 1760)	C	7 (0,02%)	0,12 (0,42)	0 [0; 2]	5 (8,33%)	FR, AU, SW
Badister bullatus	(Schrank, 1798)	C	3 (0,01%)	0,05 (0,22)	0 [0; 1]	3 (5%)	FR
Badister collaris	Motschulsky, 1844	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Badister sodalis	(Duftschmid, 1812)	C	12 (0,03%)	0,2 (0,63)	0 [0; 3]	7 (11,67%)	FR
Bembidion aeneum	Germar, 1823	C	53 (0,14%)	0,88 (3,51)	0 [0; 19]	6 (10%)	SW
Bembidion assimile	Gyllenhal, 1810	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Bembidion guttula	(Fabricius, 1792)	C	2 (0,01%)	0,03 (0,26)	0 [0; 2]	1 (1,67%)	SW
Bembidion lampros	(Herbst, 1784)	C	867 (2,31%)	14,45 (24,34)	6 [0; 141]	49 (81,67%)	FR, AU, CZ, SW
Bembidion latinum	Netolitzky, 1911	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Bembidion lunulatum	(Geoffroy, 1785)	C	6 (0,02%)	0,1 (0,3)	0 [0; 1]	6 (10%)	FR
Bembidion obtusum	Audinet-Serville, 1821	C	116 (0,31%)	1,93 (6,19)	0 [0; 45]	21 (35%)	FR, CZ, SW

Species	Authority	Trophic guild	Total (%)	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Field occurrence (%)	Country with presence
Bembidion properans	(Stephens, 1828)	C	455 (1,21%)	7,58 (15,48)	0 [0; 70]	25 (41,67%)	FR, AU, CZ
Bembidion quadrimaculatum	(Linnaeus, 1760)	C	38 (0,1%)	0,63 (3,15)	0 [0; 24]	9 (15%)	AU, SW
Bembidion tetracolum	Say, 1823	C	92 (0,24%)	1,53 (8,93)	0 [0; 69]	10 (16,67%)	AU, SW
Blemus discus	(Fabricius, 1792)	C	2 (0,01%)	0,03 (0,26)	0 [0; 2]	1 (1,67%)	SW
Brachinus crepitans	(Linnaeus, 1758)	C	1014 (2,7%)	16,9 (69,22)	0 [0; 470]	15 (25%)	FR, CZ
Brachinus elegans	Chaudoir, 1842	C	7 (0,02%)	0,12 (0,49)	0 [0; 3]	4 (6,67%)	FR
Brachinus explodens	Duftschmid, 1812	C	829 (2,21%)	13,82 (100,52)	0 [0; 779]	9 (15%)	CZ
Brachinus sclopeta	(Fabricius, 1792)	C	89 (0,24%)	1,48 (8,8)	0 [0; 68]	9 (15%)	FR
Broscus cephalotes	(Linnaeus, 1758)	C	5 (0,01%)	0,08 (0,65)	0 [0; 5]	1 (1,67%)	AU
Calathus fuscipes	(Goeze, 1777)	O	168 (0,45%)	2,8 (7,32)	0 [0; 45]	26 (43,33%)	AU, CZ, SW
Calathus melanocephalus	(Linnaeus, 1758)	C	23 (0,06%)	0,38 (2,35)	0 [0; 18]	4 (6,67%)	AU, SW
Carabus auratus	Linnaeus, 1760	C	5 (0,01%)	0,08 (0,38)	0 [0; 2]	3 (5%)	FR
Carabus auronitens	Fabricius, 1792	C	3 (0,01%)	0,05 (0,29)	0 [0; 2]	2 (3,33%)	FR
Carabus cancellatus	Illiger, 1798	C	17 (0,05%)	0,28 (1,7)	0 [0; 13]	4 (6,67%)	AU, CZ
Carabus coriaceus	Linnaeus, 1758	C	2 (0,01%)	0,03 (0,18)	0 [0; 1]	2 (3,33%)	FR, CZ
Carabus granulatus	Linnaeus, 1758	C	550 (1,46%)	9,17 (17,65)	0 [0; 82]	29 (48,33%)	AU, CZ, SW
Carabus hortensis	Linnaeus, 1758	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Carabus monilis	Fabricius, 1792	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Carabus nemoralis	O. F. Müller, 1764	C	6 (0,02%)	0,1 (0,35)	0 [0; 2]	5 (8,33%)	FR, AU, SW
Chlaenius nigricornis	(Fabricius, 1787)	C	6 (0,02%)	0,1 (0,35)	0 [0; 2]	5 (8,33%)	FR, CZ, SW
Clivina fossor	(Linnaeus, 1758)	C	135 (0,36%)	2,25 (4,74)	0 [0; 19]	23 (38,33%)	FR, AU, SW
Cryptophonus melancholicus	(Dejean, 1829)	G	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	AU
Demetrias atricapillus	(Linnaeus, 1758)	C	19 (0,05%)	0,32 (0,75)	0 [0; 4]	12 (20%)	FR, CZ, SW
Dolichus halensis	(Schaller, 1783)	C	15 (0,04%)	0,25 (1,94)	0 [0; 15]	1 (1,67%)	SW
Dyschirius globosus	(Herbst, 1784)	C	130 (0,35%)	2,17 (8,89)	0 [0; 59]	10 (16,67%)	AU
Harpalus affinis	(Schrank, 1781)	G	546 (1,45%)	9,1 (10,99)	3 [0; 36]	48 (80%)	FR, AU, CZ, SW
Harpalus atratus	Latreille, 1804	G	3 (0,01%)	0,05 (0,22)	0 [0; 1]	3 (5%)	FR, CZ
Harpalus dimidiatus	(Rossi, 1790)	G	18 (0,05%)	0,3 (1,03)	0 [0; 6]	7 (11,67%)	FR
Harpalus distinguendus	(Duftschmid, 1812)	G	34 (0,09%)	0,57 (2,32)	0 [0; 17]	10 (16,67%)	FR, AU, CZ, SW
Harpalus honestus	(Duftschmid, 1812)	G	4 (0,01%)	0,07 (0,31)	0 [0; 2]	3 (5%)	FR, CZ
Harpalus latus	(Linnaeus, 1758)	G	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Harpalus luteicornis	(Duftschmid, 1812)	G	7 (0,02%)	0,12 (0,42)	0 [0; 2]	5 (8,33%)	CZ
Harpalus rubripes	Duftschmid, 1812	G	3 (0,01%)	0,05 (0,22)	0 [0; 1]	3 (5%)	FR
Harpalus rufipes	(DeGeer, 1774)	G	1057 (2,81%)	17,62 (29,48)	4,5 [0; 151]	47 (78,33%)	FR, AU, CZ, SW
Harpalus signaticornis	(Duftschmid, 1812)	G	17 (0,05%)	0,28 (1,03)	0 [0; 6]	8 (13,33%)	FR, CZ
Harpalus tardus	(Panzer, 1796)	G	16 (0,04%)	0,27 (0,71)	0 [0; 4]	10 (16,67%)	FR, AU, CZ, SW
Leistus ferrugineus	(Linnaeus, 1758)	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ

Species	Authority	Trophic guild	Total (%)	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Field occurrence (%)	Country with presence
Leistus fulvibarbis	Dejean, 1826	C	2 (0,01%)	0,03 (0,18)	0 [0; 1]	2 (3,33%)	FR
Loricera pilicornis	(Fabricius, 1775)	C	60 (0,16%)	1 (1,91)	0 [0; 11]	24 (40%)	FR, AU, CZ, SW
Microlestes minutulus	(Goeze, 1777)	C	7 (0,02%)	0,12 (0,9)	0 [0; 7]	1 (1,67%)	SW
Microlestes sp.		C	8 (0,02%)	0,13 (0,54)	0 [0; 3]	4 (6,67%)	FR
Molops elatus	(Fabricius, 1801)	C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Nebria brevicollis	(Fabricius, 1792)	C	130 (0,35%)	2,17 (3,31)	1 [0; 16]	33 (55%)	FR, AU, CZ, SW
Nebria salina	Fairmaire & Laboulbène, 1854	C	96 (0,26%)	1,6 (6,42)	0 [0; 46]	12 (20%)	FR
Notiophilus aestuans	Dejean, 1826	C	2 (0,01%)	0,03 (0,18)	0 [0; 1]	2 (3,33%)	FR, SW
Notiophilus aquaticus	(Linnaeus, 1758)	C	3 (0,01%)	0,05 (0,22)	0 [0; 1]	3 (5%)	CZ, SW
Notiophilus biguttatus	(Fabricius, 1779)	C	18 (0,05%)	0,3 (0,96)	0 [0; 5]	7 (11,67%)	FR, CZ
Notiophilus palustris	(Duftschmid, 1812)	C	13 (0,03%)	0,22 (0,64)	0 [0; 3]	8 (13,33%)	FR, CZ, SW
Notiophilus quadripunctatus	(Dejean, 1826)	C	13 (0,03%)	0,22 (0,58)	0 [0; 3]	9 (15%)	FR
Ophonus azureus	(Fabricius, 1775)	G	14 (0,04%)	0,23 (1,01)	0 [0; 7]	5 (8,33%)	FR, AU, CZ
Oxypselaphus obscurus	(Herbst, 1784)	C	3 (0,01%)	0,05 (0,39)	0 [0; 3]	1 (1,67%)	CZ
Patrobus atrorufus	(Strøm, 1768)	C	26 (0,07%)	0,43 (2,86)	0 [0; 22]	3 (5%)	SW
Platynus assimilis	(Paykull, 1790)	C	20 (0,05%)	0,33 (0,95)	0 [0; 5]	9 (15%)	FR, AU, CZ
Poecilus cupreus	(Linnaeus, 1758)	O	8116 (21,6%)	135,27 (233,08)	72,5 [5; 1506]	60 (100%)	FR, AU, CZ, SW
Poecilus lepidus	(Leske, 1785)	C	3 (0,01%)	0,05 (0,29)	0 [0; 2]	2 (3,33%)	AU
Poecilus versicolor	(Sturm, 1824)	C	2222 (5,91%)	37,03 (119,69)	0 [0; 653]	21 (35%)	AU, CZ, SW
Pterostichus anthracinus	(Illiger, 1798)	C	178 (0,47%)	2,97 (17,5)	0 [0; 128]	5 (8,33%)	AU
Pterostichus madidus	(Fabricius, 1775)	O	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Pterostichus melanarius	(Illiger, 1798)	O	9340 (24,85%)	155,67 (218,16)	65,5 [0; 807]	52 (86,67%)	FR, AU, CZ, SW
Pterostichus melas	(Creutzer, 1799)	C	3 (0,01%)	0,05 (0,39)	0 [0; 3]	1 (1,67%)	CZ
Pterostichus niger	(Schaller, 1783)	C	409 (1,09%)	6,82 (19,39)	0 [0; 108]	18 (30%)	AU, CZ, SW
Pterostichus oblongopunctatus	(Fabricius, 1787)	C	5 (0,01%)	0,08 (0,46)	0 [0; 3]	2 (3,33%)	AU
Pterostichus strenuus	(Panzer, 1797)	C	17 (0,05%)	0,28 (1,7)	0 [0; 13]	4 (6,67%)	CZ
Pterostichus vernalis	(Panzer, 1796)	C	50 (0,13%)	0,83 (2,17)	0 [0; 12]	16 (26,67%)	FR, AU, CZ, SW
Stomis pumicatus	(Panzer, 1796)	C	5 (0,01%)	0,08 (0,38)	0 [0; 2]	3 (5%)	FR, CZ
Syntomus obscuroguttatus	(Duftschmid, 1812)	C	3 (0,01%)	0,05 (0,29)	0 [0; 2]	2 (3,33%)	FR
Syntomus sp.		C	1 (0%)	0,02 (0,13)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Syntomus truncatellus	(Linnaeus, 1760)	C	4 (0,01%)	0,07 (0,41)	0 [0; 3]	2 (3,33%)	CZ, SW
Synuchus vivalis	(Illiger, 1798)	O	30 (0,08%)	0,5 (1,52)	0 [0; 9]	13 (21,67%)	AU, CZ, SW
Trechus quadristriatus	(Schrank, 1781)	O	980 (2,61%)	16,33 (46,04)	2 [0; 271]	37 (61,67%)	FR, AU, CZ, SW
Trechus secalis	(Paykull, 1790)	O	56 (0,15%)	0,93 (4,36)	0 [0; 33]	11 (18,33%)	CZ, SW
All carabid species			37579 (100%)	626,3 (432,2)	613 [86; 2088]	60 (100%)	FR, AU, CZ, SW

Supp. Mat. Table III.2 : Descriptive statistics (mean (SD), median [min, max]) for activity-density and species richness per field of the carabids captured, sorted by omnivores and granivores for each country.

	AU (n=15)	CZ (n=15)	FR (n=15)	SW (n=15)	Overall (n=60)
Richness of omnivores					
Mean (SD)	3.60 (0.83)	3.73 (0.80)	2.93 (0.96)	5.40 (1.18)	3.92 (1.31)
Median [Min, Max]	4 [2, 5]	4 [2, 5]	3 [1, 4]	5 [4, 7]	4 [1, 7]
Activity-density of omnivores					
Mean (SD)	524 (434)	232 (169)	79.3 (55)	549 (300)	346 (337)
Median [Min, Max]	361 [13, 1830]	208 [43, 694]	78.0 [16, 234]	539 [83, 1090]	252 [13, 1830]
Richness of granivores					
Mean (SD)	4.47 (1.92)	5.07 (2.05)	3.13 (1.19)	3.33 (1.84)	4.00 (1.91)
Median [Min, Max]	4 [1, 9]	5 [3, 10]	3.00 [2, 6]	3.00 [1, 7]	3.50 [1, 10]
Activity-density of granivores					
Mean (SD)	38.9 (51.9)	33.9 (30.1)	12.4 (17.3)	65.0 (52.6)	37.5 (44.0)
Median [Min, Max]	22 [4, 189]	24 [5, 101]	6 [2, 64]	43 [5, 185]	22 [2, 189]



Supp. Mat. Figure III.3 : The ten most abundant carabid species for each country. Colours represent the trophic guilds, with red for carnivorous, orange for omnivorous and green for granivorous species.

5.3. Description of landscape and field management variables

Supp. Mat. Table III.3 : Hierarchical structure of the levels of detail of the land-use.

Level_0	Level_1	Level_2	Level_3	Level_4
Crop	Annual crop	Arable other	Arable other	Arable unspecified, Beet, Flax, Hop, Phacelia, Poa annua, Poppy
		Brassica crops	Brassica crops	Mustard, Oilseed rape
		Cereal	Cereal other	Barley other, Oat other, Wheat other
			Cereal spring/summer	Barley spring/summer, Oat spring/summer, Wheat spring/summer
			Cereal winter	Barley winter, Oat winter, Rye winter, Wheat winter
		Fallow	Fallow	Fallow
		Legume crop	Legume crop	Fava beans, Legume crop, Legume crop mixture, Pea, Soybean
		Maize like crops	Maize like crops	Maize like crops
		Vegetable crops	Vegetable crops	Cabbage, Carrot, Potato, Pumpkin, Salads, Strawberries, Vegetable crops, Zucchini

	Perennial crop	Perennial crop	Perennial crop	Fruit orchard, Miscanthus, Vine
	Temporary grassland	Temporary grassland	Temporary grassland	Meadow, Temporary grassland
Semi-natural habitat	Permanent grassland	Permanent grassland	Permanent grassland	Grassy habitat, Linear grassy habitat, Meadow
	Woody habitats	Woody habitats	Woody habitats	Linear shrubby, Linear woody, Shrubby, Woody
Other	Other	Other	Other	Bare soil, Built-up, Water
Unknow	Unknow	Unknow	Unknow	Unknow

Supp. Mat. Table III.4 : Spearman correlations between explanatory variables (landscape variables and field management intensity). For each correlation, we indicated the level of significance using: * P< 0.05; ** P< 0.01; *** P< 0.001; ns: not significant.

	iSNH	pCereal	SHDICrop	Management Intensity
iSNH	1	-0.2	-0.06	-0.14
pCereal	-0.2	1	0.27*	0.52***
SHDICrop (lvl4)	-0.06	0.27*	1	0.15
Management Intensity	-0.14	0.52***	0.15	1

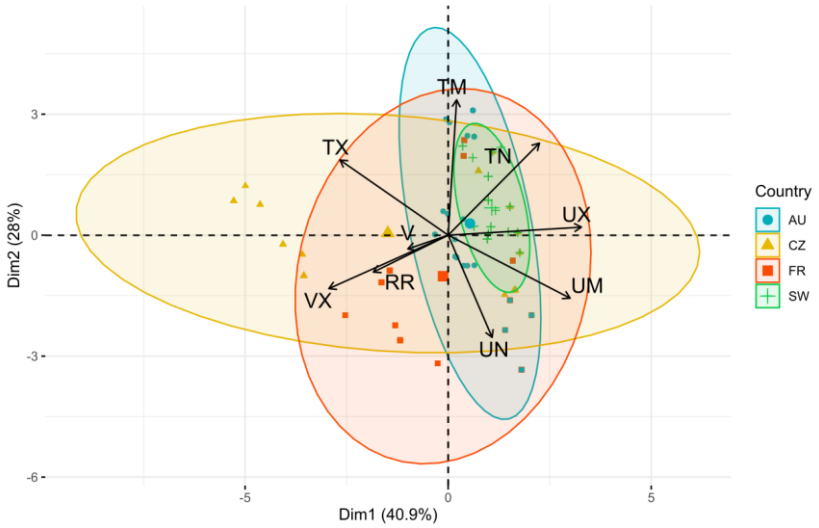
Supp. Mat. Table III.5 : Descriptive statistics (mean (SD), median [min, max]) of the landscape variables for AU: Austria, CZ: the Czech Republic, FR: France and SW: Sweden and overall countries.

Variable	Descriptive statistics	AU (n=15)	CZ (n=15)	FR (n=15)	SW (n=15)	Overall (n=60)
iSNH	Mean (SD)	11.8 (3.72)	6.90 (4.61)	11.1 (5.85)	6.16 (6.82)	8.99 (5.81)
	Median [Min,Max]	11.2 [7.01,18.7]	5.54 [1.19,13.9]	8.39 [5.12,25]	3.72 [0.53,26.1]	8.30 [0.53,26.1]
pCereal	Mean (SD)	0.06 (0.03)	0.36 (0.15)	0.38 (0.20)	0.50 (0.21)	0.32 (0.23)
	Median [Min,Max]	0.05 [0.01,0.15]	0.34 [0.16,0.68]	0.32 [0.07,0.71]	0.43 [0.20,0.89]	0.30 [0.01,0.89]
SHDICrop	Mean (SD)	0.77 (0.29)	0.85 (0.18)	1.03 (0.29)	1.04 (0.26)	0.92 (0.28)
	Median [Min,Max]	0.77 [0.24,1.17]	0.81 [0.58,1.21]	1.04 [0.56,1.43]	1.05 [0.62,1.46]	0.90 [0.24,1.46]
Management Intensity	Mean (SD)	5.87 (1.68)	11.7 (2.50)	14.2 (3.05)	9.00 (2.55)	10.2 (3.99)
	Median [Min,Max]	5.00 [4.00,10.0]	12.0 [7.00,15.0]	15.0 [10.0,18.0]	8.00 [5.00,13.0]	10.0 [4.00,18.0]
	Missing	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (13.3%)	2 (3.3%)

Supp. Mat. Table III.6 : Field management information per country, with the mean: field size, N dose (kg/ha), number of active ingredients used for herbicide (Herb AI), fungicide (Fung AI) and insecticide (Insect AI), number of field visit: total (Management Intensity) and to spray pesticide (Pesticide Intensity)

Country	Field size	Ndose	Herb AI	Fung AI	Insect AI	Management Intensity	Pesticide Intensity
Austria (n = 15)	1.49 (0.88)	0 (0)	0.06 (0.25)	0 (0)	0 (0)	5.86 (1.68)	0 (0)
The Czech Republic (n = 15)	6.60 (2.44)	199.26 (49.97)	4.93 (2.15)	2.26 (1.70)	1.26 (0.79)	11.66 (2.49)	3.33 (1.23)
France (n = 15)	5.49 (2.43)	175.6 (39.83)	5.66 (2.66)	5.53 (1.72)	0.8 (0.41)	14.2 (3.05)	5.33 (1.23)
Sweden (n = 13)	8.33 (4.82)	126.57 (47.12)	3.92 (1.93)	3.84 (3.21)	0.53 (0.51)	9 (2.54)	2.69 (1.79)
Total n = 58	5.49 (3.88)	158.14 (63.68)	3.63 (2.93)	2.87 (2.82)	0.65 (0.68)	10.22 (3.99)	2.84 (2.29)

5.4. Description of weather data with a PCA



Supp. Mat. Figure III.4 : Variables and fields projection on the PC1-PC2 factorial plan and projection of the countries for the nine weather variables: daily mean (TM), minimum (TN) and maximum (TX) temperature (°C), mean (V) and maximum (VX) wind speed ($m.s^{-1}$), rainfall (RR, mm), and mean (UM), minimum (UN) and maximum (UX) humidity (%).

Supp. Mat. Table III.7 : Contribution of the weather variables to the first two axes of the PCA, and percentage of explained variance for each axes.

Variable	Dim.1	Dim.2
TM	0.09	35.70
TN	10.95	16.51
TX	15.37	10.99
V	2.14	0.37
VX	18.69	5.56
RR	7.36	2.65
UM	19.54	7.74
UN	2.54	20.35
UX	23.32	0.13
% expl. Var.	40.9	28

5.5. Description of standing weeds, weed seeds and animal prey

Supp. Mat. Table III.8 : Descriptive statistics (mean (SD), median [min, max]) for abundance and species/family/taxa richness per field of the standing weeds, weed seeds and animal prey for each country.

Variables	Descriptive statistics	AU (n=15)	CZ (n=15)	FR (n=15)	SW (n=15)	Overall (n=60)
Weed abundance	Mean (SD)	272 (186)	42.5 (58.9)	41.7 (52.8)	146 (203)	126 (169)
	Median [Min, Max]	204 [25, 756]	18 [0, 207]	20 [1, 191]	36.0 [0, 595]	41.5 [0, 756]
Weed species richness	Mean (SD)	16.2 (4.81)	4.67 (3.42)	5 (3.63)	6.40 (4.19)	8.07 (6.20)
	Median [Min, Max]	17 [8, 26]	4 [0, 15]	4 [1, 15]	5 [0, 15]	6 [0, 26]
Weed seed abundance	Mean (SD)	1010 (2400)	47.9 (94.1)	4.20 (7.05)	239 (274)	325 (1250)
	Median [Min, Max]	178 [11, 9340]	14 [0, 332]	1 [0, 25]	163 [7, 1050]	27.0 [0, 9340]
Weed seed species richness	Mean (SD)	5.40 (1.30)	4.20 (2.08)	0.867 (0.990)	7.60 (2.35)	4.52 (3)
	Median [Min, Max]	5 [3, 8]	4 [0, 9]	1 [0, 3]	7 [3, 11.0]	5 [0, 11]
Animal prey abundance	Mean (SD)	5800 (3910)	1480 (498)	6490 (1950)	1590 (1180)	3840 (3220)
	Median [Min, Max]	4900 [1120, 13500]	1380 [965, 2500]	6520 [2800, 10000]	1380 [204, 4600]	2310 [204, 13500]
Animal prey taxa richness	Mean (SD)	20.1 (2.72)	23.9 (2.28)	22.5 (3.07)	21.9 (2.79)	22.1 (2.99)
	Median [Min, Max]	19 [16, 25]	24 [20, 27]	22 [17, 27]	22 [16, 26]	22 [16, 27]

Supp. Mat. Table III.9 : Description of the 97 weed species counted in the experiment. Distribution details the total counted, the mean (Standard Deviation = SD), the median [min, max], the field occurrence and country with presence.

Species	Authority	Total (%)	Mean (SD)	Median [min; max]	Field occurrence (%)	Country with presence
Achillea millefolium	Linnaeus	3 (0,04%)	0,05 (0,29%)	0 [0; 2]	2 (3,33%)	AU
Aegopodium podagraria	Linnaeus	9 (0,12%)	0,15 (1,16%)	0 [0; 9]	1 (1,67%)	AU
Aethusa cynapium	Linnaeus	20 (0,27%)	0,33 (1,32%)	0 [0; 7]	6 (10%)	FR, SW
Alopecurus myosuroides	Hudson	15 (0,2%)	0,25 (0,93%)	0 [0; 6]	6 (10%)	FR, SW
Anagallis arvensis	Linnaeus	117 (1,55%)	1,95 (8,14%)	0 [0; 50]	8 (13,33%)	FR, AU, CZ
Anthemis arvensis	Linnaeus	5 (0,07%)	0,08 (0,65%)	0 [0; 5]	1 (1,67%)	CZ
Anthriscus sylvestris	(Linnaeus) Hoffmann	4 (0,05%)	0,07 (0,41%)	0 [0; 3]	2 (3,33%)	AU
Arabidopsis thaliana	(Linnaeus) Heynhold	197 (2,61%)	3,28 (20,28%)	0 [0; 155]	4 (6,67%)	AU
Artemisia vulgaris	Linnaeus	17 (0,23%)	0,28 (2,19%)	0 [0; 17]	1 (1,67%)	CZ
Brassica rapa	Linnaeus	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	SW
Bromus hordeaceus	Linnaeus	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Bromus sterilis	Linnaeus	9 (0,12%)	0,15 (0,61%)	0 [0; 4]	5 (8,33%)	CZ
Capsella bursa pastoris	(Linnaeus) Medicus	444 (5,89%)	7,4 (17,24%)	0 [0; 69]	16 (26,67%)	AU, CZ, SW
Carpinus betulus	Linnaeus	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Carum carvi	Linnaeus	110 (1,46%)	1,83 (12,36%)	0 [0; 95]	3 (5%)	AU
Cerastium fontanum subsp vulgare		31 (0,41%)	0,52 (2,05%)	0 [0; 14]	6 (10%)	AU
Cerastium sp.		1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Chenopodiastrum hybridum	Fuentes	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Chenopodium album	Linnaeus	589 (7,82%)	9,82 (26,87%)	0 [0; 155]	25 (41,67%)	FR, AU, CZ, SW
Cirsium arvense	(Linnaeus) Scopoli	15 (0,2%)	0,25 (1,1%)	0 [0; 7]	4 (6,67%)	FR, AU, CZ, SW
Consolida orientalis	(Gay) Schrödinger	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Convolvulus arvensis	Linnaeus	126 (1,67%)	2,1 (9,87%)	0 [0; 74]	10 (16,67%)	AU
Cornus sp.		3 (0,04%)	0,05 (0,22%)	0 [0; 1]	3 (5%)	FR
Cyanus segetum	Linnaeus	9 (0,12%)	0,15 (1,16%)	0 [0; 9]	1 (1,67%)	AU
Dactylis glomerata	Linnaeus	7 (0,09%)	0,12 (0,64%)	0 [0; 4]	2 (3,33%)	AU
Descurainia sophia	(Linnaeus) Prantl	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	CZ
Digitaria ischaemum	(Schreber) Muhlenberg	4 (0,05%)	0,07 (0,52%)	0 [0; 4]	1 (1,67%)	AU
Echinochloa crus galli	(Linnaeus) Palisot de Beauvois	30 (0,4%)	0,5 (3,87%)	0 [0; 30]	1 (1,67%)	AU
Epilobium montanum	Linnaeus	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	SW
Equisetum arvense	Linnaeus	42 (0,56%)	0,7 (3,11%)	0 [0; 18]	5 (8,33%)	FR, AU, SW
Erigeron acris	Linnaeus	7 (0,09%)	0,12 (0,58%)	0 [0; 4]	3 (5%)	AU
Euphorbia exigua	Linnaeus	57 (0,76%)	0,95 (7,36%)	0 [0; 57]	1 (1,67%)	FR
Euphorbia sp.		17 (0,23%)	0,28 (1,63%)	0 [0; 12]	3 (5%)	FR, AU
Fallopia convolvulus	(Linnaeus) Löve	350 (4,64%)	5,83 (19,7%)	1 [0; 138]	31 (51,67%)	FR, AU, CZ, SW
Fraxinus sp.		2 (0,03%)	0,03 (0,18%)	0 [0; 1]	2 (3,33%)	FR

Species	Authority	Total (%)	Mean (SD)	Median [min; max]	Field occurrence (%)	Country with presence
Fumaria officinalis	Linnaeus	6 (0,08%)	0,1 (0,48%)	0 [0; 3]	3 (5%)	CZ, SW
Fumaria sp.		2 (0,03%)	0,03 (0,18%)	0 [0; 1]	2 (3,33%)	AU
Galeopsis speciosa	Miller	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	SW
Galeopsis tetrahit	Linnaeus	195 (2,59%)	3,25 (14,23%)	0 [0; 82]	6 (10%)	AU
Galium aparine	Linnaeus	55 (0,73%)	0,92 (2,54%)	0 [0; 13]	12 (20%)	FR, AU, CZ, SW
Geranium dissectum	Linnaeus	4 (0,05%)	0,07 (0,31%)	0 [0; 2]	3 (5%)	FR
Geranium pusillum	Linnaeus	19 (0,25%)	0,32 (1,51%)	0 [0; 10]	4 (6,67%)	AU, CZ, SW
Glechoma hederacea	Linnaeus	11 (0,15%)	0,18 (0,98%)	0 [0; 7]	3 (5%)	AU, SW
Lamium purpureum	Linnaeus	77 (1,02%)	1,28 (5,12%)	0 [0; 35]	11 (18,33%)	AU, CZ, SW
Lathyrus tuberosus	Linnaeus	2 (0,03%)	0,03 (0,26%)	0 [0; 2]	1 (1,67%)	CZ
Lolium multiflorum	Lamarck	14 (0,19%)	0,23 (1,09%)	0 [0; 7]	3 (5%)	AU
Lolium perenne	Linnaeus	13 (0,17%)	0,22 (0,74%)	0 [0; 4]	6 (10%)	AU
Matricaria chamomilla	Linnaeus	143 (1,9%)	2,38 (15,52%)	0 [0; 120]	6 (10%)	AU, SW
Matricaria discoidea	de Candolle	24 (0,32%)	0,4 (1,59%)	0 [0; 9]	4 (6,67%)	SW
Medicago sativa	Linnaeus	7 (0,09%)	0,12 (0,78%)	0 [0; 6]	2 (3,33%)	AU
Melampyrum arvense	Linnaeus	75 (1%)	1,25 (9,68%)	0 [0; 75]	1 (1,67%)	AU
Mentha arvensis	Linnaeus	31 (0,41%)	0,52 (4%)	0 [0; 31]	1 (1,67%)	AU
Mercurialis annua	Linnaeus	63 (0,84%)	1,05 (7,5%)	0 [0; 58]	2 (3,33%)	FR
Myosotis arvensis	(Linnaeus) Hill	199 (2,64%)	3,32 (14,12%)	0 [0; 92]	12 (20%)	AU, CZ, SW
Papaver rhoeas	Linnaeus	138 (1,83%)	2,3 (7,44%)	0 [0; 46]	12 (20%)	FR, AU, CZ, SW
Persicaria hydropiper	(Linnaeus) Delarbre	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	AU
Persicaria lapathifolia	(Linnaeus) Delarbre	9 (0,12%)	0,15 (0,94%)	0 [0; 7]	2 (3,33%)	FR
Persicaria maculosa	Gray	4 (0,05%)	0,07 (0,52%)	0 [0; 4]	1 (1,67%)	SW
Persicaria sp.		4 (0,05%)	0,07 (0,52%)	0 [0; 4]	1 (1,67%)	FR
Plantago lanceolata	Linnaeus	9 (0,12%)	0,15 (0,94%)	0 [0; 7]	2 (3,33%)	AU
Plantago major	Linnaeus	7 (0,09%)	0,12 (0,67%)	0 [0; 5]	3 (5%)	AU, SW
Poa annua	Linnaeus	358 (4,75%)	5,97 (24,18%)	0 [0; 148]	10 (16,67%)	CZ, SW
Poa pratensis	Linnaeus	75 (1%)	1,25 (3,82%)	0 [0; 19]	8 (13,33%)	AU
Poa sp.		28 (0,37%)	0,47 (1,82%)	0 [0; 12]	8 (13,33%)	AU, SW
Polygonum aviculare	Linnaeus	470 (6,24%)	7,83 (25,26%)	0 [0; 164]	29 (48,33%)	FR, AU, CZ, SW
Prunella vulgaris	Linnaeus	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	AU
Ranunculus acris	Linnaeus	3 (0,04%)	0,05 (0,22%)	0 [0; 1]	3 (5%)	AU
Ranunculus repens	Linnaeus	36 (0,48%)	0,6 (2,04%)	0 [0; 12]	7 (11,67%)	AU, SW
Rorippa sylvestris	(Linnaeus) Besser	9 (0,12%)	0,15 (1,16%)	0 [0; 9]	1 (1,67%)	AU
Rumex obtusifolius	Linnaeus	25 (0,33%)	0,42 (1,37%)	0 [0; 8]	10 (16,67%)	AU
Salix sp.		2 (0,03%)	0,03 (0,26%)	0 [0; 2]	1 (1,67%)	FR
Scandix pecten veneris	Linnaeus	2 (0,03%)	0,03 (0,26%)	0 [0; 2]	1 (1,67%)	FR

Species	**Authority**	**Total (%)**	**Mean (SD)**	**Median [min; max]**	**Field occurrence (%)**	**Country with presence**
Schedonorus pratensis	Hudson	4 (0,05%)	0,07 (0,41%)	0 [0; 3]	2 (3,33%)	AU
Setaria helvola	(C. Linnaeus) Römer & Schultes	7 (0,09%)	0,12 (0,9%)	0 [0; 7]	1 (1,67%)	CZ
Silene noctiflora	Linnaeus	11 (0,15%)	0,18 (1,42%)	0 [0; 11]	1 (1,67%)	CZ
Sinapis arvensis	Linnaeus	35 (0,46%)	0,58 (3,46%)	0 [0; 25]	2 (3,33%)	AU
Sinapis sp.		4 (0,05%)	0,07 (0,31%)	0 [0; 2]	3 (5%)	FR, SW
Solidago sp.		3 (0,04%)	0,05 (0,39%)	0 [0; 3]	1 (1,67%)	AU
Sonchus arvensis	Linnaeus	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	SW
Sonchus asper	(Linnaeus) Hill	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Sorbus sp.		1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	FR
Stellaria media	(Linnaeus) Villars	580 (7,7%)	9,67 (20,85%)	0 [0; 97]	24 (40%)	AU, CZ, SW
Taraxacum officinale	Weber	167 (2,22%)	2,78 (8,09%)	0 [0; 37]	11 (18,33%)	FR, AU
Thlaspi arvense	Linnaeus	121 (1,61%)	2,02 (7,3%)	0 [0; 38]	6 (10%)	AU, CZ
Trifolium repens	Linnaeus	188 (2,49%)	3,13 (9,68%)	0 [0; 65]	15 (25%)	AU
Trifolium sp.		10 (0,13%)	0,17 (1,29%)	0 [0; 10]	1 (1,67%)	SW
Tripleurospermum inodorum	(Linnaeus) Schultz Bipontinus	245 (3,25%)	4,08 (13,64%)	0 [0; 70]	10 (16,67%)	AU, CZ, SW
Trisetum flavescens	(Linnaeus) Palisot de Beauvois	22 (0,29%)	0,37 (2,71%)	0 [0; 21]	2 (3,33%)	AU
Veronica arvensis	Linnaeus	14 (0,19%)	0,23 (1,56%)	0 [0; 12]	3 (5%)	SW
Veronica filiformis	Smith	2 (0,03%)	0,03 (0,26%)	0 [0; 2]	1 (1,67%)	SW
Veronica hederifolia	Linnaeus	1 (0,01%)	0,02 (0,13%)	0 [0; 1]	1 (1,67%)	SW
Veronica persica	Poiret	71 (0,94%)	1,18 (6,72%)	0 [0; 48]	3 (5%)	FR, CZ
Veronica sp.		553 (7,34%)	9,22 (30,75%)	0 [0; 212]	14 (23,33%)	AU
Vicia cracca	Linnaeus	4 (0,05%)	0,07 (0,31%)	0 [0; 2]	3 (5%)	AU
Vicia tetrasperma	(Linnaeus) Schreber	3 (0,04%)	0,05 (0,39%)	0 [0; 3]	1 (1,67%)	CZ
Viola arvensis	Murray	1112 (14,76%)	18,53 (75,29%)	0 [0; 563]	29 (48,33%)	FR, AU, CZ, SW
Vulpia myuros	(Linnaeus) Gmelin	7 (0,09%)	0,12 (0,78%)	0 [0; 6]	2 (3,33%)	CZ
All species		7536 (100%)	125,6 (169,08%)	41,5 [0; 756]	58 (96,67%)	FR, AU, CZ, SW

Supp. Mat. Table III.10 : Description of the 23 weed seed families identified in the vortis suction samples. Distribution details the total counted, the mean (Standard Deviation = SD) and the median [min, max] per field, the field occurrence and countries with presence.

Family	Total (%)	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Occurrence (%)	Presence
Amaranthaceae	772 (3.95%)	12.87 (36.8)	1 [0; 250]	37 (61.67%)	AU, CZ, SW
Apiaceae	56 (0.29%)	0.93 (3.62)	0 [0; 24]	6 (10%)	AU, SW
Asteraceae	179 (0.92%)	2.98 (4.91)	1 [0; 25]	33 (55%)	FR, AU, CZ, SW
Betulaceae	36 (0.18%)	0.6 (2.74)	0 [0; 20]	8 (13.33%)	SW
Boraginaceae	1 (0.01%)	0.02 (0.13)	0 [0; 1]	1 (1.67%)	CZ
Brassicaceae	14140 (72.36%)	235.67 (1246.53)	1 [0; 9320]	37 (61.67%)	FR, AU, CZ, SW
Caryophyllaceae	741 (3.79%)	12.35 (27.88)	1 [0; 122]	31 (51.67%)	AU, CZ, SW
Euphorbiaceae	8 (0.04%)	0.13 (0.43)	0 [0; 2]	6 (10%)	FR, CZ
Fabaceae	34 (0.17%)	0.57 (4.13)	0 [0; 32]	3 (5%)	CZ, SW
Fagaceae	8 (0.04%)	0.13 (1.03)	0 [0; 8]	1 (1.67%)	SW
Lamiaceae	2 (0.01%)	0.03 (0.18)	0 [0; 1]	2 (3.33%)	AU, CZ
Linaceae	3 (0.02%)	0.05 (0.22)	0 [0; 1]	3 (5%)	SW
Oleaceae	5 (0.03%)	0.08 (0.38)	0 [0; 2]	3 (5%)	FR, SW
Oxalidaceae	1 (0.01%)	0.02 (0.13)	0 [0; 1]	1 (1.67%)	AU
Papaveraceae	4 (0.02%)	0.07 (0.52)	0 [0; 4]	1 (1.67%)	CZ
Plantaginaceae	436 (2.23%)	7.27 (22.66)	0 [0; 113]	13 (21.67%)	AU, CZ
Poaceae	2673 (13.68%)	44.55 (151.7)	0 [0; 1029]	25 (41.67%)	AU, CZ, SW
Polygonaceae	257 (1.32%)	4.28 (12.43)	1 [0; 80]	31 (51.67%)	FR, AU, CZ, SW
Rosaceae	2 (0.01%)	0.03 (0.18)	0 [0; 1]	2 (3.33%)	CZ
Rubiaceae	15 (0.08%)	0.25 (1.1)	0 [0; 8]	6 (10%)	SW
Urticaceae	1 (0.01%)	0.02 (0.13)	0 [0; 1]	1 (1.67%)	CZ
Violaceae	106 (0.54%)	1.77 (11.15)	0 [0; 86]	7 (11.67%)	SW
Unidentified	42 (0.21%)	0.7 (1.95)	0 [0; 13]	13 (21.67%)	FR, AU, SW
All families	19540 (100%)	325.67 (1248.31)	27 [1; 9344]	60 (100%)	FR, AU, CZ, SW

Supp. Mat. Table III.11 : Description of all alternative prey trapped in experiment. We detailed the mean (standard deviation) and the total captured (sum of the number of individuals) for each group per country.

		AU (n=15)		CZ (n=15)		FR (n=15)		SW (n=15)		Overall (n=60)	
	Taxa	Mean (SD)	Median [Min, Max]	Mean (SD)	Median [Min, Max]	Mean (SD)	Median [Min, Max]	Mean (SD)	Median [Min, Max]	Mean (SD)	Median [Min, Max]
Arachnida	Agelenidae	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]					0.03 (0.18)	0 [0, 1]
	Araneidae	0.33 (0.62)	0 [0, 2]	1.73 (1.98)	1 [0, 7]	4.40 (4.14)	4 [0, 16]	0.20 (0.56)	0 [0, 2]	1.67 (2.84)	0 [0, 16]
	Clubionidae			0.13 (0.35)	0 [0, 1]	0.13 (0.35)	0 [0, 1]			0.07 (0.25)	0 [0, 1]
	Dictynidae			0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]			0.03 (0.18)	0 [0, 1]
	Gnaphosidae			0.07 (0.26)	0 [0, 1]			0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.03 (0.18)	0 [0, 1]
	Linyphiidae	7.47 (6.89)	6 [0, 25]	7.53 (5.63)	7 [1, 21]	9.33 (6.32)	8 [2, 22]	22.5 (11.2)	19 [6, 44]	11.7 (9.88)	8 [0, 44]
	Lycosidae	0.40 (0.83)	0 [0, 3]	0.33 (0.62)	0 [0, 2]	0.33 (0.82)	0 [0, 3]	2.20 (2.14)	2 [0, 6]	0.82 (1.47)	0 [0, 6]
	Mimetidae			0.07 (0.26)	0 [0, 1]					0.02 (0.13)	0 [0, 1]
	Opiliones					0.27 (0.59)	0 [0, 2]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.08 (0.33)	0 [0, 2]
	Philodromidae			0.13 (0.35)	0 [0, 1]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]			0.05 (0.22)	0 [0, 1]
	Phrurolithidae			0.07 (0.26)	0 [0, 1]					0.02 (0.13)	0 [0, 1]
	Pisauridae			0.13 (0.35)	0 [0, 1]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]			0.05 (0.22)	0 [0, 1]
	Pseudoscorpiones	3.67 (14.2)	0 [0, 55]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	1 (2.33)	0 [0, 9]			1.18 (7.17)	0 [0, 55]
	Salticidae			0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]			0.03 (0.18)	0 [0, 1]
	Tetragnahidae	1.33 (1.35)	1 [0, 4]	2.27 (2.09)	2 [0, 6]	0.47 (0.74)	0 [0, 2]	0.27 (0.59)	0 [0, 2]	1.08 (1.52)	1 [0, 6]
	Theridiidae	0.33 (0.49)	0 [0, 1]	12.1 (7.88)	9 [4, 28]	1.60 (1.18)	2 [0, 3]	1.47 (1.41)	1 [0, 4]	3.87 (6.21)	1 [0, 28]
	Thomisidae			0.33 (0.62)	0 [0, 2]	0.40 (0.74)	0 [0, 2]	0.67 (0.98)	0 [0, 3]	0.35 (0.71)	0 [0, 3]
	Unidentifiedspider							0.80 (1.37)	0 [0, 4]	0.20 (0.76)	0 [0, 4]
Chilopoda		0.20 (0.56)	0 [0, 2]	1.40 (2.26)	1 [0, 9]	0.20 (0.41)	0 [0, 1]	0.33 (0.90)	0 [0, 3]	0.53 (1.33)	0 [0, 9]
Coleoptera	Cantharidae	0.40 (0.83)	0 [0, 3]	1.47 (1.92)	1 [0, 6]	0.20 (0.41)	0 [0, 1]	0.33 (0.62)	0 [0, 2]	0.60 (1.20)	0 [0, 6]
	Chrysomelidae	39.9 (45)	29 [4, 195]	33.2 (31.7)	19 [1, 104]	47.8 (32.3)	35 [9, 108]	13.7 (29.6)	4 [0, 117]	33.7 (36.5)	26 [0, 195]
	Coccinellidae			2.73 (3.58)	1 [0, 11]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	13.9 (13.3)	7 [2, 39]	4.17 (8.85)	0 [0, 39]
	Curculionidae	0.93 (1.49)	0 [0, 5]	0.40 (0.51)	0 [0, 1]			0.40 (0.51)	0 [0, 1]	0.43 (0.87)	0 [0, 5]
	Elateridae	0.40 (0.83)	0 [0, 3]	0.33 (0.82)	0 [0, 3]			0.60 (1.55)	0 [0, 6]	0.33 (0.97)	0 [0, 6]
	Other coleoptera	0.47 (0.834)	0 [0, 3]	31.5 (13.3)	29 [13, 55]	3.27 (2.31)	3 [0, 7]	7.60 (5.89)	7 [0, 23]	10.7 (14.3)	4.50 [0, 55]
	Silphidae							0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.02 (0.13)	0 [0, 1]
	Staphylinidae	1.73 (1.98)	1 [0, 6]	11.8 (6.17)	11 [5, 28]	6.53 (6.17)	5 [1, 24]	29.6 (30.1)	17 [2, 105]	12.4 (18.6)	7 [0, 105]
Collembola		4350 (3500)	3370 [632, 11100]	1040 (432)	1100 [511, 1880]	5840 (1830)	5910 [2170, 8650]	95.3 (174)	10 [0, 542]	2830 (3060)	1260 [0, 11100]
Dermaptera		0.53 (1.81)	0 [0, 7]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]			0.17 (0.92)	0 [0, 7]
Diplopoda		0.27 (0.80)	0 [0, 3]	0.73 (1.03)	0 [0, 3]	0.40 (0.91)	0 [0, 3]	0.33 (1.29)	0 [0, 5]	0.43 (1.01)	0 [0, 5]
Diplura						2.47 (6.12)	0 [0, 24]			0.62 (3.17)	0 [0, 24]
Diptera	Brachycera	27.1 (12.4)	29 [5, 49]	25.8 (12.1)	24 [9, 48]	14.9 (8.99)	14 [4, 39]	33.7 (43.7)	10 [3, 146]	25.4 (24.3)	20 [3, 146]
	Nematocera	62.1 (35.9)	58 [23, 135]	32.2 (21.6)	28 [7, 85]	206 (197)	128 [48, 716]	1.13 (1.64)	1 [0, 6]	75.5 (126)	36 [0, 716]

Gastropoda				0.4 (0.74)	0 [0, 2]	1.67 (2.85)	0 [0, 10]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.53 (1.59)	0 [0, 10]
Haplotaxida						0.13 (0.52)	0 [0, 2]			0.03 (0.26)	0 [0, 2]
Hemiptera	Aphididae	1100 (1850)	209 [32, 6670]	85.8 (51.4)	85 [28, 207]	80.9 (90.9)	48 [14, 349]	987 (1130)	499 [84, 3950]	563 (1160)	108 [14, 6670]
	Auchenorrhyncha	8.20 (6.68)	8 [0, 21]	23.4 (14)	22 [5, 55]	3.73 (2.40)	3 [0, 7]	16.9 (12.1)	13 [3, 40]	13.1 (12.3)	9 [0, 55]
	Heteroptera	18.6 (19.7)	11 [3, 79]	8.80 (6.69)	6 [1, 23]	0.40 (0.63)	0 [0, 2]	10.2 (5.91)	8 [1, 20]	9.50 (12.4)	6 [0, 79]
	Sternorrhyncha	0.93 (1.98)	0 [0, 7]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]			0.27 (1.06)	0 [0, 7]
Hymenoptera	Formicidae	3.87 (6.40)	2 [0, 26.0]	2.07 (2.09)	2 [0, 6]	2.87 (4.24)	2 [0, 17]	5.07 (10.2)	2 [0, 38]	3.47 (6.40)	2 [0, 38]
	Other hymenoptera	68.1 (35.9)	49 [31, 145]	31.2 (11.5)	31 [12, 51]	28.8 (20.2)	20 [11, 77]	177 (83.3)	165 [29, 285]	76.3 (75.9)	44.5 [11, 285]
	Symphyta larvae	0.80 (0.78)	1 [0, 2]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	1.60 (1.96)	1 [0, 6]			0.62 (1.22)	0 [0, 6]
Isopoda		0.67 (2.58)	0 [0, 10]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.20 (0.41)	0 [0, 1]	0.20 (0.56)	0 [0, 2]	0.28 (1.33)	0 [0, 10]
Lepidoptera		1.07 (1.44)	0 [0, 5]	1.20 (1.52)	1 [0, 5]	1.07 (1.33)	1 [0, 5]	0.67 (0.90)	0 [0, 3]	1 (1.30)	1 [0, 5]
Neuroptera				0.73 (1.10)	0 [0, 3]			5.07 (4.86)	4 [0, 17]	1.45 (3.23)	0 [0, 17]
Orthoptera				0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.13 (0.35)	0 [0, 1]			0.05 (0.22)	0 [0, 1]
Other	Egg/pupaa/cocoon	2.40 (4.52)	1 [0, 17]	0.80 (2.24)	0 [0, 8]	8.73 (8.29)	7 [0, 26]	0.53 (1.30)	0 [0, 5]	3.12 (5.83)	0 [0, 26]
	Other							0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.02 (0.13)	0 [0, 1]
	Other larvae	23.5 (16.4)	17 [6, 62]	4.93 (6.97)	3 [0, 26]	16.5 (17)	11 [0, 58]	5.93 (6.87)	4 [0, 22]	12.7 (14.7)	8 [0, 62]
	Unidentifiable	1.47 (1.55)	1 [0, 5]	1.53 (5.94)	0 [0, 23]	0.07 (0.26)	0 [0, 1]	0.80 (1.37)	0 [0, 4]	0.97 (3.12)	0 [0, 23]
Psocoptera				0.20 (0.56)	0 [0, 2]	0.27 (0.59)	0 [0, 2]			0.12 (0.42)	0 [0, 2]
Thysanoptera		72 (36.2)	70 [16, 152]	112 (62.5)	104 [31, 241]	204 (171)	143 [53, 612]	152 (85.3)	130 [42, 275]	135 (111)	101 [16, 612]

Supp. Mat. Table III.12 : Correspondence between the index used to estimate the number of Collembola and the range of abundance per sample. We then converted this index into abundance by taking the mean of the corresponding range.

Collembola range	Index
0	1
1	2
2	3
3 to 4	4
5 to 8	5
9 to 16	6
17 to 32	7
33 to 64	8
65 to 128	9
129 to 256	10
257 to 512	11
513 to 1024	12
1025 to 2048	13

5.6. Direct and SEM analyses

Supp. Mat. Table III.13 : List of the complete models composing the SEMs, with the response and the explanatory variables before and after the model simplification procedure. All models, before model simplification, include a random effect "Zone" to take into account landscape sharing for some fields. In addition to the models, we specify the correlation structure among variables using (~~). We indicate for each model if it is included in all SEMs (both granivores and omnivores) or if it is specific to one SEM (granivore or omnivore).

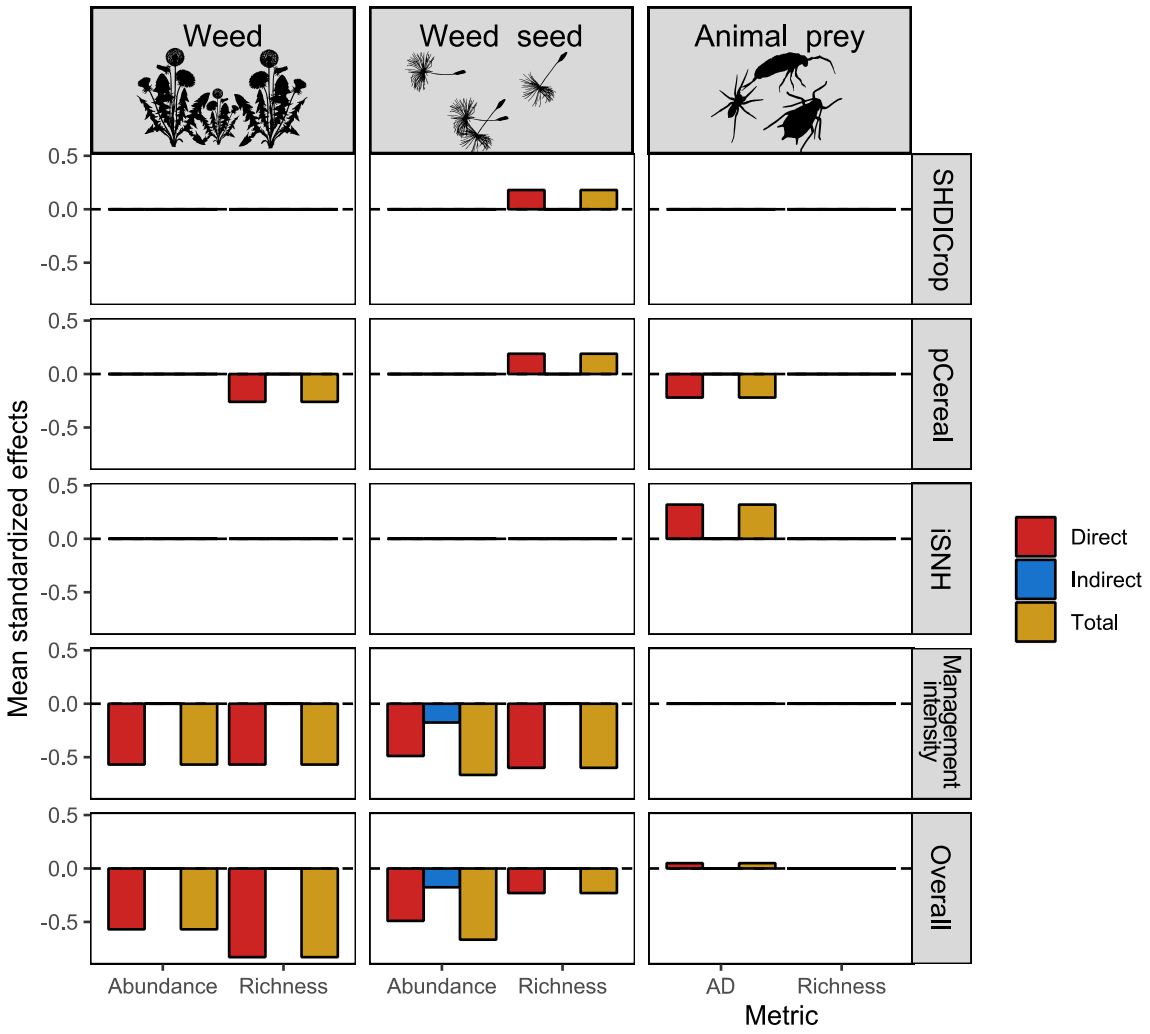
Associated SEM	Response variables	Explanatory variables (before model simplification)	Explanatory variables (after model simplification)
Both granivores and omnivores	log(Weed abundance)	Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH +SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity +(1|Zone)	Weather_PC1 + ManagementIntensity
	Weed richness	Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH +SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	pCereal + ManagementIntensity
	log(Seed abundance)	log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH +SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	log(Weed abundance) + ManagementIntensity+(1|Zone)
	Seed richness	log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH +SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)
	log(Animal prey abundance)	log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH +SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	iSNH + pCereal + (1|Zone) **Remark:** Seed richness was added for granivore SEM
	Animal prey richness	log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH +SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	Weather_PC1
	~~Weed richness	~~log(Weed abundance)	~~log(Weed abundance)
	~~Seed richness	~~log(Seed abundance)	~~log(Seed abundance)
	~~Animal prey richness	~~log(Animal prey abundance)	~~log(Animal prey abundance)
Granivore richness	Granivore richness	Seed richness + log(Seed abundance) + Animal prey richness + log(Animal prey abundance) + log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH + SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	Seed richness + log(Seed abundance) +(1|Zone)
Granivore AD	log(Granivore activity-density)	Seed richness + log(Seed abundance) + Animal prey richness + log(Animal prey abundance) + log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH + SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	Seed richness + SHDICrop + (1|Zone)
Omnivore richness	Omnivore richness	Seed richness + log(Seed abundance) + Animal prey richness + log(Animal prey abundance) + log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH + SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	Seed richness + log(Animal prey abundance) + Weather_PC2 + iSNH
Omnivore AD	log(Omnivore activity-density)	Seed richness + log(Seed abundance) + Animal prey richness + log(Animal prey abundance) + log(Weed abundance) + Weed richness + Weather_PC1 + Weather_PC2 + iSNH + SHDICrop + pCereal + ManagementIntensity+(1|Zone)	log(Seed abundance) + Animal prey richness + log(Animal prey abundance) + log(Weed abundance) +iSNH + (1|Zone)

Supp. Mat. Table III.14 : Results of single models relating carabid variables (AD and richness of omnivores and granivores) to field management intensity, proportion of cereal (pCereal), Shannon Habitat Diversity Index of crop (SHDICrop), length of interface between crop and semi-natural-habitat (iSNH) and weather descriptors (Weather_PC1 and Weather_PC2). For each model we reported the AIC, marginal and conditional R-squared (R^2m and R^2c) and random effect. For each variable remaining in the model after stepwise selection process, we reported the estimate (Standard Error), the Wald Chi square-value ($\chi 2$), degrees of freedom (Df), the P-value and the standardised estimate (Std. Estimate).

Response variable	AIC	R^2m	R^2c	Random effect	Explanatory variable	Est. (Std. Error)	$\chi 2$	Df	P-value	Std. Estimate
Richness of granivores	235.42	0.08	0.62	(1 | Zone)	Weather_PC1	-0.48 (0.21)	5.26	1	0.023	-0.28*
Richness of omnivores	185.71	0.22	0.48	(1 | Zone)	pCereal	2.99 (0.78)	14.63	1	<0.001	0.50***
					ManagementIntensity	-0.13 (0.05)	8.12	1	0.004	-0.40**
AD of granivores	166.64	0.26	0.73	(1 | Zone)	SHDICrop	1.98 (0.46)	18.72	1	<0.001	0.47***
					ManagementIntensity	-0.08 (0.04)	4.08	1	0.043	-0.26
AD of omnivores	160.73	0.12	0.66	(1 | Zone)	ManagementIntensity	-0.09 (0.04)	6.20	1	0.012	-0.31*

Supp. Mat. Table III.15 : Summary of crop diversity (SHDICrop), proportion of cereal (pCereal), length (km) of interface between crop and semi-natural habitat (iSNH), field management intensity and the overall effects on richness and abundance/activity-density of standing weeds, weed seeds, animal prey and carabids (granivores and omnivores). We indicated the sum of standardized coefficient of direct, indirect and total effects. For cascading effects, we multiplied coefficients along pathways and for total effects we summed the direct and cascading effects.

Response variable	Descriptor	SHDICrop			pCereal			iSNH			ManagementIntensity			Overall		
		Direct	Indirect	Total	Direct	Indirect	Total	Direct	Indirect	Total	Direct	Indirect	Total	Direct	Indirect	Total
Weed	Abundance	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-0,57	0	-0,57	-0,57	0	-0,57
	Richness	0	0	0	-0,26	0	-0,26	0	0	0	-0,57	0	-0,57	-0,83	0	-0,83
Weed seed	Abundance	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-0,49	-0,18	-0,67	-0,49	-0,18	-0,67
	Richness	0,18	0	0,18	0,19	0	0,19	0	0	0	-0,6	0	-0,6	-0,23	0	-0,23
Animal prey	Abundance	0	0	0	-0,22	0	-0,22	0,32	0	0,32	0	0	0	0,05	0	0,05
	Richness	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Granivore	Abundance	0,39	0,07	0,46	0	0,07	0,07	0	0	0	0	-0,22	-0,22	0,39	-0,09	0,30
	Richness	0	-0,06	-0,06	0	-0,07	-0,07	0	0	0	0	-0,16	-0,16	0	-0,29	-0,29
Omnivore	Abundance	0	0	0	0	0,05	0,05	0,2	-0,06	0,14	0	-0,23	-0,23	0,2	-0,24	-0,04
	Richness	0	0,07	0,07	0	0,19	0,19	0,27	-0,14	0,13	0	-0,24	-0,24	0,27	-0,12	0,15



Supp. Mat. Figure III. 5: Direct (red), indirect (blue) and total (yellow) effects of crop diversity (SHDICrop), proportion of cereal (pCereal); length of interface between crop and semi-natural habitat (iSNH), management intensity and overall landscape and management predictors on abundance and richness of weed, weed seed and animal prey. Bars show sum of standardized effects. Cascading effects were estimated by multiplying coefficients along pathways in SEM models, and total effect was estimated by summing direct and indirect effects. Here, we did not include the cascading effect of seed richness on animal prey abundance, as this relationship was only include in the SEM with granivores.

Chapitre 4

La résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face à la disponibilité des proies alternatives

Photographie 5 : *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (= *Pseudoophonus rufipes*) – Photographie : B. Carbonne.

Résumé du chapitre 4 :

CONTEXTE

Les carabes sont des prédateurs généralistes qui, à travers la prédation des graines à la surface du sol, contribuent à réguler la taille de la banque de graines d'adventices, ce qui constitue un service écosystémique d'importance dans les agroécosystèmes. Pour faciliter l'adoption de ce service par les agriculteurs, il est essentiel d'évaluer sa fiabilité à travers des contextes paysagers et des gestions parcellaires contrastés. Les carabes sont capables de consommer des graines d'adventices mais aussi des proies animales qui représentent une alternative à la consommation des graines. Au cours du **Chapitre 3**, nous avons observé que les carabes omnivores, tout particulièrement, semblaient affectés à la fois par les graines mais aussi par les proies animales. En présence de proies animales alternatives, un compromis peut exister entre la prédation de ces dernières et la prédation des graines, ce qui peut conduire à un affaiblissement de l'efficacité des carabes à réguler la banque de graines du sol. Par conséquent, la force de la relation entre les carabes et la prédation/régulation des graines d'adventices pourrait dépendre de la disponibilité locale des proies alternatives. Évaluer la résilience de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes face aux proies alternatives permettrait d'identifier les contextes dans lesquels ce service de régulation est le plus effectif.

HYPOTHESES

Dans ce **Chapitre 4**, nous cherchons à évaluer la relation entre les carabes présents dans les parcelles et 1) le renouvellement de la banque de graines d'adventices, qui constituerait un signal de régulation des adventices, et 2) la prédation des graines à la surface du sol. Dans un second temps nous avons évalué comment ces deux relations étaient modulées par la disponibilité locale des proies alternatives. L'objectif de cette étude est de vérifier que :

- (i) Il existe une relation négative entre le changement de taille de la banque de graines du sol au cours d'une année et l'activité-densité des carabes, indiquant un signal de régulation, (ii) mais que cette relation est modulée négativement par la disponibilité en proies alternatives.
- (iii) La relation entre l'activité-densité des carabes et la prédation des graines, évaluée à l'aide des cartes de prédation, est positive, mais (iv) l'efficacité individuelle des carabes à consommer les graines est modulée négativement par la disponibilité en proies alternatives.
- L'effet des proies alternatives sur la prédation/régulation des graines dépend de la guilde trophique des carabes.

METHODES

Pour cette étude, nous avons utilisé le jeu de données BioAWARE qui est collecté sur 60 parcelles de céréales à travers l'Europe (Autriche, France, République tchèque et Suède) au cours de deux sessions : au milieu de la période culturale et juste avant la récolte. L'échantillonnage des parcelles a permis de caractériser : les communautés de carabes à l'aide de pièges à fosse (*pitfall trap*) et la disponibilité des graines et des proies animales à l'aide d'un aspirateur de terrain (le vortis). Le renouvellement de la banque de graines est évalué sur une année entre septembre 2017 et septembre 2018 par germination d'échantillons de sol, et la prédation des graines d'adventices est évaluée au cours des deux sessions d'échantillonnage à l'aide de la méthode des cartes de prédation avec des graines de *Poa annua* L.. La complexité du paysage entourant chaque parcelle et l'intensité de la gestion agricole locale sont utilisés comme deux co-variables, car elles peuvent affecter la prédation et la régulation des graines.

Pour répondre à nos 4 hypothèses, nous avons réalisé séquentiellement 4 analyses différentes à l'aide de modèles linéaires, parfois généralisés et avec des effets mixtes lorsque cela était nécessaire. Ces modèles ont permis d'évaluer la relation entres les carabes et (i) le renouvellement de la banque de graines ou (iii) les taux de prédation des graines relevés sur les cartes de prédation. Lors des étapes (ii) et (iv) nous avons testé la résilience des relations (i) et (iii) à 4 variables de proies alternatives : la biomasse des Aphididae, des Collembola, des Arachnida, ainsi que la biomasse totale de ces trois groupes qui sont fréquemment consommés par les carabes aux champs. Pour l'étape (iv), nous avons testé l'effet des proies alternatives sur la consommation individuelle des carabes (= le nombre de

graines consommées divisé par le nombre de carabes capturés). Les analyses ont été conduites séparément pour 4 groupes de carabes distingués par leur guilde trophique : toutes les espèces, les consommateurs de graines (granivores + omnivores), les omnivores seuls et les granivores seuls.

RESULTAT

Nos résultats suggèrent que les carabes contribuent significativement à la prédation et à la régulation des graines d'adventices dans les parcelles agricoles à travers l'Europe. Nous montrons une relation négative entre les carabes (excepté pour les granivores seuls) et le renouvellement de la banque de graines d'adventices juste avant la récolte, ce qui valide notre hypothèse (i). La relation entre la régulation de la banque de graines et les carabes n'est pas affectée par la biomasse disponible des proies alternatives, ce qui nous a conduit à rejeter notre hypothèse (ii). Nos résultats valident l'hypothèse (iii), en montrant que l'AD des carabes est positivement liée aux taux de prédation des graines relevés sur les cartes, en particulier juste avant la récolte. Le nombre estimé de graines consommées par carabe co-varie avec la biomasse disponible des proies alternatives (Aphididae, Collembola et biomasse totale), à l'exception des carabes granivores, ce qui corrobore l'hypothèse (iv). Les effets significatifs des proies alternatives sur la prédation des graines sont essentiellement négatifs, à l'exception d'un effet positif de la biomasse des Collembola au cours de la période culturale pour les omnivores + granivores et les omnivores seuls.

DISCUSSION

Nos résultats soulignent à une échelle européenne, l'importance de la contribution des carabes à la régulation de la banque de graines d'adventices. Dans notre étude, c'est avec les carabes capturés lors de la deuxième session, juste avant la récolte de la culture, que cette relation est vérifiée. Il est possible que les communautés de carabes aient un plus grand effet sur la banque de graines juste avant la récolte, lorsque les graines d'adventices s'accumulent à la surface du sol, plutôt qu'au début de la période de croissance des cultures. Cela est cohérent avec les résultats des cartes de prédation, puisque la relation entre les carabes et la consommation de graines se vérifie lors de la session 2, excepté pour les granivores, pour lesquels cette relation est valable au cours des deux sessions. Les proies alternatives n'induisent pas de changements clairs sur la régulation de la banque de graines par les carabes. Ce résultat est probablement lié au fait que le changement de taille de la banque de graines est évalué sur une année entière, tandis que les proies alternatives sont échantillonnées ponctuellement lors de deux sessions. En revanche, on observe bien un effet des proies alternatives sur la consommation individuelle des graines sur les cartes de prédation, qui sont synchrones avec l'échantillonnage des carabes et des proies alternatives. Les effets négatifs des proies alternatives semblent varier selon le type de proies et la période culturale. Au début du printemps, les proies alternatives pourraient favoriser la colonisation des carabes dans les parcelles avant la dispersion des graines d'adventices, tandis que lors des épisodes de pluie de graines, plus tard dans la saison, les proies alternatives pourraient perturber la prédation des graines d'adventices. A travers les **Chapitre 3** et **Chapitre 4** nous avons pu voir que les interactions biotiques entre les carabes et les proies animales, qui représentent une alternative à la prédation de graines d'adventices, pouvaient affecter les communautés de carabes, mais aussi leur efficacité à consommer les graines. Dans la suite de la thèse (**Chapitres 5 à 8**) nous allons nous intéresser à un autre type d'interactions biotiques, à savoir, les interactions intra et interspécifiques entre les carabes, et leur effet sur la consommation des graines.

LES POINTS MARQUANTS

- La relation entre les carabes et le renouvellement de la banque de graines d'adventices est négative, signal d'une régulation, à travers l'Europe juste avant la récolte.
- Ce signal de régulation n'est pas modulé par la disponibilité des proies alternatives.
- La relation entre les carabes et la prédation des graines de *P. annua* est positive, surtout juste avant la récolte.
- La consommation individuelle de graines par les carabes, estimée à l'aide des cartes de prédation, est affectée souvent négativement par la disponibilité des proies alternatives, excepté pour les granivores.
- L'effet des proies alternatives sur la prédation des graines dépend du type de proies et de la période.

The resilience of weed seedbank regulation by carabid beetles, at continental scales, to alternative prey.

Benjamin Carbonne[1*], Sandrine Petit[1], Veronika Neidel[2], Hana Foffova[3,4], Eirini Daouti[5], Britta Frei[1,2], Jiří Skuhrovec[3], Milan Řezáč[3], Pavel Saska[3], Corinna Wallinger[2], Michael Traugott[2] & David A. Bohan[1]

[1]Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France
[2]Mountain Agriculture Research Unit, Institute of Ecology, University of Innsbruck, Innsbruck, Austria
[3]Functional Diversity in Agro-Ecosystems, Crop Research Institute, Drnovská 507, 161 06 Praha 6 – Ruzyně, Czech Republic
[4]Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Praha – Suchdol, Czech Republic
[5]Department of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Box 7044, SE-75007 Uppsala, Sweden

*Corresponding author: Benjamin Carbonne[1]
Email address: benjamin_carbonne@hotmail.fr
Postal address: 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon cedex, France

Published in Scientific Reports

Abstract

Carabids are generalist predators that contribute to the agricultural ecosystem service of seedbank regulation *via* weed seed predation. To facilitate adoption of this ecosystem services by farmers, knowledge of weed seed predation and the resilience of seedbank regulation with co-varying availability of alternative prey is crucial. Using assessments of the seedbank and predation on seed cards in 57 cereal fields across Europe, we demonstrate a regulatory effect on the soil seedbank, at a continental scale, by groups formed of omnivore, seed-eating (granivore + omnivore) and all species of carabids just prior to the crop-harvest. Regulation was associated with a positive relationship between the activity-density of carabids and seed predation, as measured on seed cards. We found that *per capita* seed consumption on the cards co-varied negatively with the biomass of alternative prey, i.e. Aphididae, Collembola and total alternative prey biomass. Our results underline the importance of weed seedbank regulation by carabids, across geographically significant scales, and indicate that the effectiveness of this biocontrol may depend on the availability of alternative prey that disrupt the weed seed predation.

Keywords: weed seed predation; weed seedbank regulation; carabid; alternative prey.

1. Introduction

The regulation of weeds by natural enemies is an important ecosystem service in arable farmland (Begg *et al.*, 2017) that might be used to reduce herbicide applications (Shields *et al.*, 2019). Carabids are abundant predators in arable fields that have been shown to consume a wide range of species of weed seeds under laboratory conditions (Honěk *et al.*, 2007; Petit *et al.*, 2014; Saska *et al.*, 2019) and consume large numbers of seeds (Honěk *et al.*, 2003; Kromp, 1999; Kulkarni *et al.*, 2015; Petit *et al.*, 2017) in field studies. Under field conditions this weed seed consumption by carabids can regulate the growth of weed populations (Firbank & Watkinson, 1985; Westerman *et al.*, 2005). Foraging carabids intercept and consume weed seeds that have fallen onto the soil surface, during a window of opportunity before they then enter the soil and join the seedbank (Petit *et al.*, 2018; Westerman *et al.*, 2009). This interception and predation reduces the number of seeds that can then enter the seedbank, thus modifying the size of the seedbank. Where carabid abundance and seed consumption is high enough, carabid predation may regulate the seedbank, potentially reducing future weed emergence. In-field predation of weed seeds by carabids (Carbonne *et al.*, 2020; Trichard *et al.*, 2014; Westerman *et al.*, 2005) is typically estimated using seed predation cards (Westerman *et al.*, 2003b), in which a standard number of seeds of a particular weed species are presented at the soil surface to estimate seed removal as a proxy metric for seed predation. Evidence from the field of weed regulation is relatively scarce and limited to studies that have assessed predator effects on weed seedling emergence (Blubaugh & Kaplan, 2016; Pannwitt *et al.*, 2019) or the weed seedbank (Bohan *et al.*, 2011a). Bohan et al. (Bohan *et al.*, 2011a) found a negative relationship between yearly weed seedbank turnover and carabid counts, which would indicate a regulatory effect of carabids on weeds at the UK national scale.

One obstacle to the adoption of this specific ecosystem service in farming has been the great variability of weed seed predation estimates between studies (Davis *et al.*, 2013; Davis & Raghu, 2010; Mauchline *et al.*, 2005; Saska *et al.*, 2008). This variation could be caused by the consumption of alternative prey instead of seeds. Carabid communities are often classified into trophic guilds, such as granivores, omnivores and carnivores that forage at the soil surface and occasionally climb into the vegetation (Lövei & Szentkiralyi, 1984). The majority of species in these guilds feed on both plant and animal food (Kromp, 1999), including seeds, alternative animal prey such as slugs, aphids, earthworms and springtails (Frei *et al.*, 2019; Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018), and intraguild prey such as spiders and other carabids. Given their broad dietary range, the effectiveness of carabids in regulating weeds will likely co-vary with the local availability and biomass of alternative prey (Chailleux *et al.*, 2014; Evans, 2008; Harwood *et al.*, 2009; Snyder, 2019). In the 'alternative prey hypothesis', alternative prey and weed seeds may interact indirectly *via* their shared natural enemies either positively (e.g. apparent mutualism or commensalism) (Chailleux *et al.*, 2014) or negatively (e.g. apparent competition or amensalism) (Chailleux *et al.*, 2014). Positive indirect interactions between weed seeds and alternative prey would lead to a decrease in the effectiveness of weed seed predation by carabids, thus potentially disrupting weed regulation. The indirect trophic mechanisms by which the effectiveness of weed predation might decline, caused by alternative prey, would include carabid satiety, switching behaviour, prey preference or a dilution of encounter rates between the seeds and the carabids. Following the outcomes of laboratory studies that demonstrate alternative prey disruption of the biological control of aphids, slugs and dipteran eggs (Mair & Port, 2001; Prasad & Snyder, 2006;

Renkema *et al*., 2012; Symondson *et al.*, 2006; von Berg *et al.*, 2009), we expect that carabid predation of weed seeds will also vary with the availability of alternative prey, affecting the in-field regulation of weeds. In turn, we expect the effect of alternative prey on seed predation by carabids to vary over the crop-growing period, as a result of variation in the diet preferences of carabids and changes in the relative availability of alternative prey to seeds (Honěk *et al*., 2006; Roubinet *et al*., 2017).

The outcomes of studies on in-field weed seed predation intensity of carabids are inconsistent (Mauchline *et al*., 2005; Saska *et al.*, 2008) and appear context-dependent (Davis *et al*., 2013; Davis & Raghu, 2010). We lack both the large-scale replicated data for the contribution of carabid seed predation to weed regulation and the understanding of the trophic mechanisms underlying context dependency and resilience of weed seed predation and regulation (Bohan *et al*., 2011a; Saska *et al*., 2008). Specifically, there is a knowledge gap for the role of the availability of alternative prey and how it affects weed seed predation by carabids across the crop-growing period. Here, we test for the context-dependency of seed predation to presence of alternative prey and for the generality of regulation across a highly replicated, large-scale study of 57 cereal fields in four EU countries (Austria, the Czech Republic, France and Sweden). We tested four expectations, such that: (i) there is a negative relationship between the change in the size of the weed seedbank over a year and the activity-density (AD) of carabids, indicative of weed seedbank regulation. The AD of carabids corresponds to the number of individuals captured using pitfall traps, which depends both on their activity on the ground surface and their density. (ii) The observed weed seedbank regulation relationship co-varies with the availability of alternative prey biomass; (iii) the relationship between the AD of carabids and weed seed predation, as evaluated using seed predation cards, will be significant and positive; and, (iv) the local availability of alternative prey biomass will be a significant co-variate of the *per capita* seed consumption by carabids, using seed cards. Carabid AD, seed card predation and alternative prey biomass were measured during the growing season and just prior to harvest, in each country, allowing us to test the hypotheses at two key moments during the cropping cycle. Carabid AD was described and tested for the groups of all carabid species, seed-eating (granivore + omnivore), granivore and omnivore that can respond differently to alternative prey. In addition, the proportion of arable crops in the landscape and the pesticide management intensity were both used as co-variables in our analyses as they could confound explanations of weed seed predation and seedbank change.

2. Results

Carabid counts in pitfall traps. A total of 70 545 carabids (71 104 after standardization for missing traps) belonging to 117 species was caught during the field survey, with a mean AD of 593 (SD = 487) carabids per field and session, and a mean species richness of 15.8 (SD = 4.69) per field and session (detail per country in **Supp. Mat. Table IV.1** and **Supp. Mat. Figure IV.1** after standardization for missing traps). In Austria, there were on average 985 (647) carabids per field and session. This was a greater number of carabids per field than in the other countries, with 432 (313) being trapped in the Czech Republic, 383 (293) in France and 570 (374) in Sweden. The dominant species differed between countries, but the 10 most abundant species were similar (**Supp. Mat. Table IV.2** and **Supp. Mat. Figure IV.2**). Omnivores were the dominant carabid guild (42 401 individuals in total), with a species dominance of *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) (17 183 individuals in total) in the Czech Republic

and Sweden, and *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) (17 105 individuals in total) in France and Austria. The omnivores were followed in importance by carnivores (23 671 carabids), which were mainly represented by *Anchomenus dorsalis* (Pontopppidan, 1763) (10 501 individuals). The granivore guild was the least abundant (5 032 individuals in total), and was dominated by *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (2140 individuals), *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) (998 individuals) and *Amara similata* (Gyllenhal, 1810) (653 individuals). Overall, slightly more granivore carabids were caught in the second sampling session. In particular, there was an increase in the AD of granivore carabids per field in France and Austria between the session 1 and 2, but a decrease in Sweden (**Supp. Mat. Figure IV.1**).

Seedbank and seed cards. A total of 14 381 seeds was sampled in the initial seedbank and 14 315 seeds in the follow-up seedbanks, made up of 174 plant taxa. The amount of seeds in both initial and follow-up seedbank was unbalanced between countries, with a higher abundance of seeds and richness of plant species in Austria and Sweden than in France, with an intermediate level in the Czech Republic (**Supp. Mat. Table IV.3** and **Supp. Mat. Figure IV.3**). The mean predation rate, per field, of *Poa annua* L. seeds ranged from 0.87 % to 90.1 % and was 16.1 % on average over all countries (Austria: 18.7 %, the Czech Republic: 23.8 %, France: 9.5 % and Sweden: 12.5 %), which corresponded to 128 seeds eaten per field on average on seed cards (**Supp. Mat. Table IV.4** and **Supp. Mat. Figure IV.4**). The seed predation rate per field was higher during the session 1 (20.5%) than the session 2 (11.7%) on average. The average per capita seed consumption per field and session varied by carabid group, with on average 0.88 (SD = 2.23) seeds consumed per omnivore and 7.88 (SD = 10.2) per granivore (**Supp. Mat. Table IV.5**). The average per capita seed consumption was lower in session 2 than in session 1, irrespective of the carabid group considered.

Alternative prey. The alternative prey samples were dominated by Aphididae (394 individuals per field and session, biomass = 1770 mg) and Collembola (2400 individuals per field and session, 198 mg). We also captured 4170 Arachnida (mostly Linyphiidae, Araneidae, Theridiidae and Lycosidae), equating to 39.5 individuals (40.9 mg) per field and session. The total biomass of alternative prey (sum of Aphididae, Collembola and Arachnida) was an average of 2010 mg per field, with higher biomass being sampled in Austria and Sweden than in the Czech Republic and in France (**Supp. Mat. Table IV.7** and **Supp. Mat. Table IV. 8**). There was a reduction in the total biomass of alternative prey sampled between session 1 and 2 in France and Sweden (on average -294 mg and -3240 mg per field, respectively), but an increase in the Czech Republic (on average +656 mg of total biomass per field). These three groups of prey were used as indicators of the alternative prey availability for the analysis because they represented 83.4 % of all individual arthropods captured (70.6 % Collembola, 11.6 % Aphididae and 1.2 % Arachnida) and are also known to be consumed by carabids (Frei *et al.*, 2019; Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018). Other abundant arthropod groups, such as Thysanoptera (4.7 %), Hymenoptera (other than ants, 2.7 %), Nematocera (2.1 %), Acari (1.5 %), Auchenorrhyncha (1.3 %) and Brachycera (1.2 %), were not analysed because of the lack of evidence that they are frequently preyed upon by carabids (Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018). The list of all identified alternative prey groups is presented in **Supp. Mat. Table IV.9**.

Models of expectation:

(i) The relationship between the weed seedbank change and the AD of carabids

An increase in AD of all carabids, totalled (LM: $F_{1,57}$=10.89, P=0.002), seed-eating carabids (linear model (LM): $F_{1,57}$=7.82, P=0.007) and omnivores (LM: $F_{1,57}$=7.31, P=0.009) was associated with a decrease in the follow-up seedbank during session 2 (**Figure IV.1**, **Table IV.1** and **Supp. Mat. Table IV.10**). No significant relationship was observed for any carabid group in session 1 (**Supp. Mat. Table IV.10**) or for the granivores.

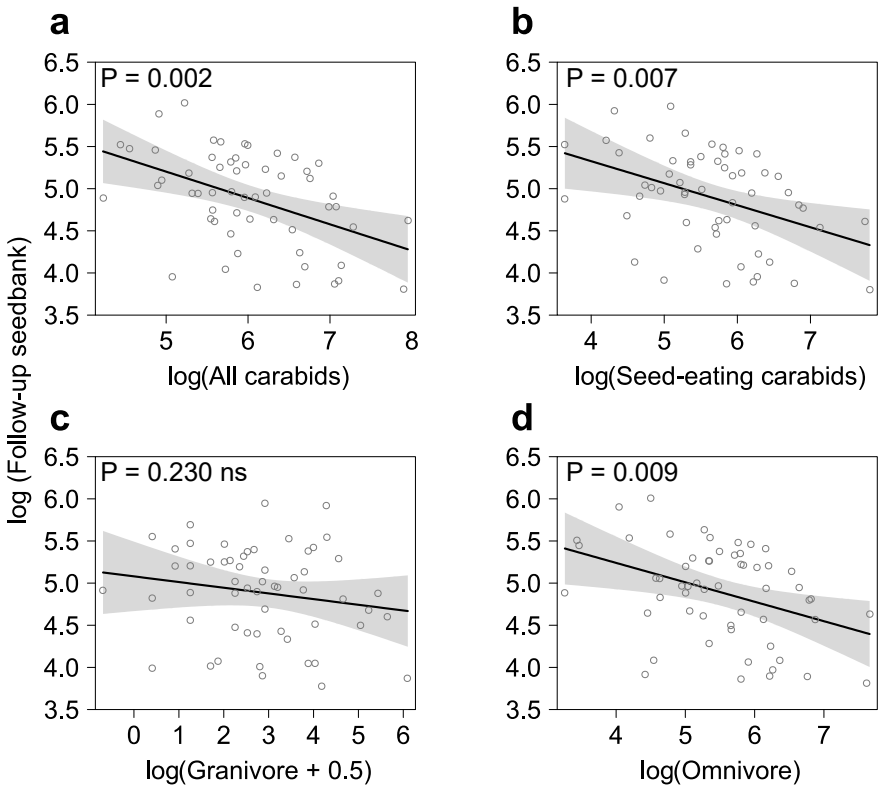


Figure IV.1: Multiple linear regression model fits to test the weed seedbank regulation by carabids. The log(Follow-up seedbank) is plotted against the log-transformed AD of: (a) all occurring carabid species; (b) seed-eating; (c) granivore; and, (d) omnivore carabids in session 2. The line represents the fixed-effect prediction and associated 95% confidence intervals (shaded), with the open circles being the partial residuals. Negative slopes indicate a regulatory effect of carabid AD on the seedbank. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'effects' (John & Weisberg, 2019).

(ii) Weed seedbank regulation relationship will co-vary with the availability of alternative prey biomass.

The biomass of alternative prey did not modulate the relationship between carabids and seedbank change, whether considered as Collembola, Aphididae, Arachnida or the total alternative prey biomass (**Table IV.1** and **Supp. Mat. Table IV.10**). For the biomass of Arachnida in session 1, a marginally non-significant interaction with the AD of all carabid species when totalled was detected (LM: $F_{1,57}$=3.01, P=0.089), with the slope of seedbank change going from positive to negative as Arachnida biomass increased (**Supp. Mat. Table IV.10** and **Supp. Mat. Figure IV. 5**).

Table IV.1 : Results of linear models (LMs) relating the follow-up seedbank to the initial seedbank, the proportion of crop, the pesticide intensity and to the seed-eating carabid AD alone or in interaction with alternative prey biomass. Five different analysis were conducted to test the effect of seed-eating (SE) carabids alone on weed seedbank change and to assess the interaction effect of seed-eating (SE) carabids with alternative prey (Aphididae, Collembola, Arachnida and the total of alternative prey). We fitted models for sessions 1 and 2 separately. Results for the other carabid groups are presented in **Supp. Mat. Table IV.10**. For each model we report the corresponding session with the number of observations (n), the AIC, the R-squared (R^2), and for each variable in the model we state the estimate with standard error (Est. (Std. Error)), the F-value (F), the degree of freedom (Df) and the P-value.

Analyses	Session	AIC	R^2	Explanatory variable	Est. (Std. Error)	F	Df	P-value
Effect of SE	1 (n = 57)	103.3	0.68	log(Initial seedbank)	0.72 (0.08)	70.95	1	<0.001***
				log(SE)	0 (0.10)	0.00	1	0.999
				PesticideIntensity	-0.03 (0.05)	0.44	1	0.510
				pCrop	0.53 (0.42)	1.58	1	0.214
	2 (n = 57)	93.3	0.72	log(Initial seedbank)	0.76 (0.08)	97.06	1	<0.001***
				log(SE)	-0.26 (0.09)	7.82	1	0.007**
				PesticideIntensity	-0.06 (0.05)	1.69	1	0.200
				pCrop	0.33 (0.40)	0.69	1	0.412
Effect of SE carabids x aphids	1 (n = 57)	98.8	0.72	log(SE):log(Aphid)	0.01 (0.08)	0.01	1	0.922
				log(SE)	-0.01 (0.49)	0.18	1	0.676
				log(Aphid)	-0.21 (0.46)	8.05	1	0.007**
				log(Initial seedbank)	0.74 (0.08)	75.93	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.08 (0.05)	2.01	1	0.162
				pCrop	0.68 (0.41)	2.77	1	0.102
	2 (n = 42)	73.4	0.75	log(SE):log(Aphid)	-0.01 (0.18)	0.00	1	0.966
				log(SE)	-0.13 (1.07)	2.00	1	0.166
				log(Aphid)	0.06 (0.96)	0.02	1	0.877
				log(Initial seedbank)	0.73 (0.09)	66.65	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.10 (0.06)	2.92	1	0.097.
				pCrop	-0.23 (0.52)	0.20	1	0.660
Effect of SE carabids x collembola	1 (n = 57)	105.5	0.68	log(SE):log(Collembola +0.5)	0.07 (0.05)	1.56	1	0.217
				log(SE)	-0.36 (0.31)	0.00	1	0.955
				log(Collembola +0.5)	-0.44 (0.36)	0.01	1	0.917
				log(Initial seedbank)	0.69 (0.09)	59.56	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.03 (0.05)	0.29	1	0.595
				pCrop	0.56 (0.48)	1.33	1	0.254
	2 (n = 42)	67.3	0.79	log(SE):log(Collembola +0.5)	-0.01 (0.07)	0.02	1	0.891
				log(SE)	-0.10 (0.32)	1.41	1	0.242
				log(Collembola +0.5)	0.15 (0.40)	5.52	1	0.025*
				log(Initial seedbank)	0.78 (0.08)	95.42	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.16 (0.06)	8.03	1	0.008**
				pCrop	0.07 (0.49)	0.02	1	0.882
Effect of SE carabids x arachnida	1 (n = 57)	103	0.69	log(SE):log(Arachnida)	-0.21 (0.14)	2.48	1	0.122
				log(SE)	0.60 (0.39)	0.00	1	0.999
				log(Arachnida)	1.3 (0.78)	1.37	1	0.247
				log(Initial seedbank)	0.68 (0.09)	61.53	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.04 (0.06)	0.48	1	0.49
				pCrop	0.48 (0.42)	1.30	1	0.26
	2 (n = 42)	71.6	0.76	log(SE):log(Arachnida)	0.10 (0.12)	0.64	1	0.428
				log(SE)	-0.55 (0.50)	1.80	1	0.189
				log(Arachnida)	-0.40 (0.59)	0.91	1	0.347
				log(Initial seedbank)	0.73 (0.08)	75.46	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.12 (0.05)	4.60	1	0.039*
				pCrop	0.02 (0.54)	0.00	1	0.978
Effect of SE carabids x total prey	1 (n = 57)	96.4	0.73	log(SE):log(Total animal)	0.18 0.13)	2.05	1	0.159
				log(SE)	-1.23 (0.87)	0.00	1	0.965
				log(Total animal)	-1.26 (0.75)	8.42	1	0.005**
				log(Initial seedbank)	0.72 (0.8)	82.58	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.08 (0.05)	2.35	1	0.132
				pCrop	0.57 (0.39)	2.11	1	0.152
	2 (n = 42)	70.4	0.77	log(SE):log(Total animal)	0.13 (0.25)	0.29	1	0.594
				log(SE)	-1.05 (1.61)	2.51	1	0.122
				log(Total animal)	-0.49 (1.34)	2.34	1	0.135
				log(Initial seedbank)	0.69 (0.08)	67.17	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.12 (0.06)	4.14	1	0.049*
				pCrop	-0.03 (0.50)	0.00	1	0.946

(iii) The relationship between the activity-density of carabids and weed seed predation.

The predation of *Poa annua* on seed cards was significantly affected by the interaction between the sampling session and the AD of all carabid species when totalled (generalised linear mixed model (GLMM): $\chi^2_{1,116}$=5.63, P=0.018), seed-eating carabids (GLMM: $\chi^2_{1,116}$=7.81, P=0.005) and omnivores (GLMM: $\chi^2_{1,116}$=7.01, P=0.008). For these three carabid groups, we detected a positive effect of AD on seed predation only during the session 2 (**Table IV.2**, **Figure IV.2**, **Supp. Mat. Table IV.11**). The AD of granivore carabid species was significantly and positively associated with the seed predation rate (GLMM: $\chi^2_{1,116}$=18.51, P<0.001), for both sampling sessions (**Supp. Mat. Table IV.11**).

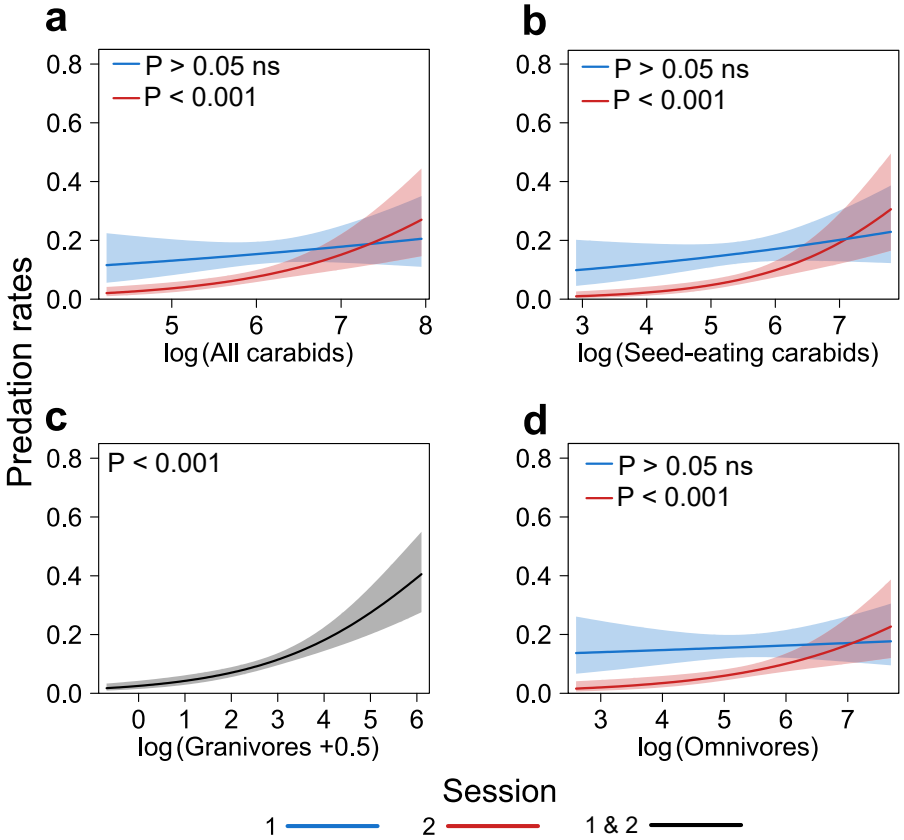


Figure IV.2 : Fixed-effect predictions, with the associated 95% confidence intervals (blue, red or grey shaded), for the relationships between the predation rates of *Poa annua* on weed seed cards and the log-transformed activity-density (AD) of: (a) all-occurring carabid species; (b) seed-eating; (c) granivore; and, (d) omnivore carabids. Where the interaction between the AD of carabids and the session was significant, we present the relationships for the two sampling sessions (blue = session 1 (n = 58); red = session 2 (n = 58)), and we indicate whether the slope was different from 0 (P value for each session). For non-significant interactions, a single relationship is presented (black = session 1 & 2 (n = 116)). The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'effects' (John & Weisberg, 2019).

(iv) The local availability of alternative prey biomass will be a significant co-variate of the *per capita* seed consumption by carabids.

An increase in the number of seeds eaten, on seed cards, per seed-eating carabid was significantly associated with a decrease in the Aphididae biomass (linear mixed model (LMM): $\chi^2_{1,101}$=6.25, P=0.012) for both sessions (**Figure IV.3**). For omnivore and all species of carabids, the *per capita* seed consumption was significantly affected by an interaction between the Aphididae biomass and the session, with a negative effect of the Aphididae biomass detected only during the session 1

(**Supp. Mat. Table IV.11**). Non-significant effects of the Aphididae biomass were detected for granivore carabids

The number of seeds eaten per seed-eating (LMM: $\chi^2_{1,101}$=27.96, P<0.001) and per omnivore carabid (LMM: $\chi^2_{1,101}$=35.12, P<0.001) significantly increased with the Collembola biomass during the session 1, but decreased during the session 2 (**Figure IV.3**, **Table IV.2** and **Supp. Mat. Table IV.11**). For all carabid species totalled, a negative effect of Collembola biomass on the *per capita* seed consumption was significant only during the session 2 (**Supp. Mat. Table IV.11**). Non-significant effects of the Collembola biomass were detected for granivore carabids. The *per capita* seed consumption of all carabid groups was never affected by Arachnida prey biomass, irrespective of the sampling session.

The total biomass of alternative prey had a negative significant effect on the *per capita* seed consumption of all carabid species (LMM: $\chi^2_{1,101}$=4.48, P=0.034), seed-eating carabids (LMM: $\chi^2_{1,101}$=7.77, P=0.005) and omnivore (LMM: $\chi^2_{1,101}$=6.37, P=0.012) in both sessions (**Figure IV.3**, **Table IV.2** and **Supp. Mat. Table IV.11**). Non-significant effects of the total biomass of alternative prey were detected for granivore carabids.

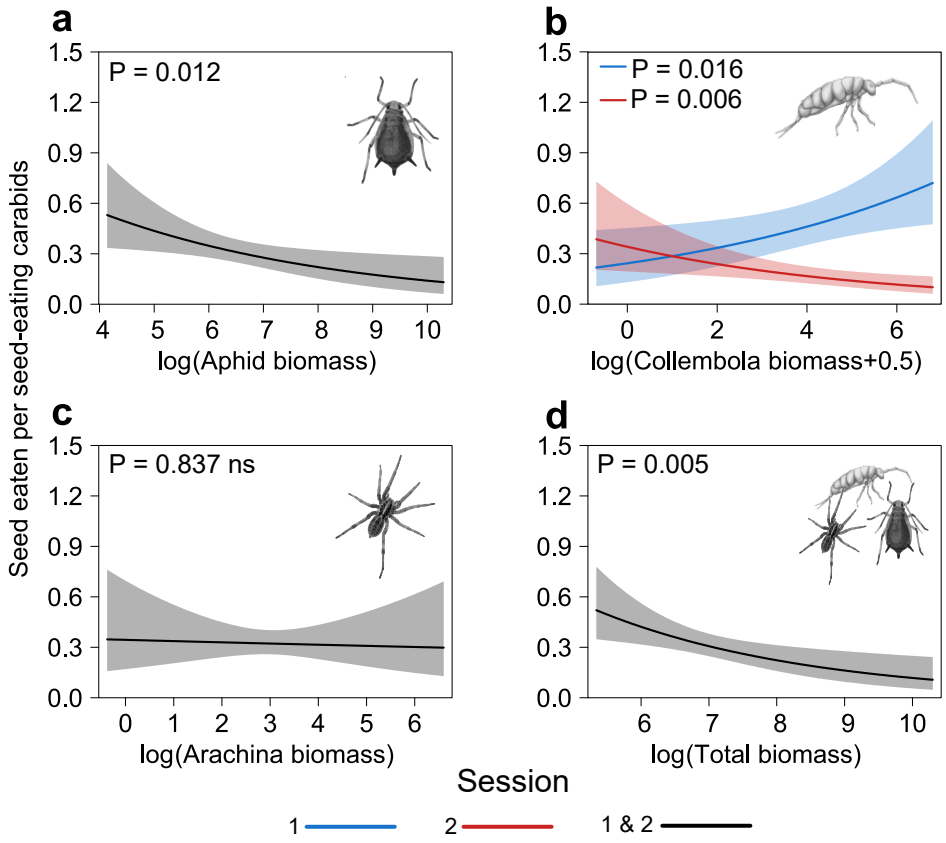


Figure IV.3: Fixed-effect predictions, with the associated 95% confidence intervals (blue, red or grey shaded), for the relationships between the log-transformed biomass of (a) Aphididae, (b) Collembola, (c) Arachnida and (d) total alternative prey and the number of seeds eaten, on seed cards, per seed-eating carabids. Where the interaction between the prey biomass and the session was significant, we present the relationships for the two sampling sessions (blue = session 1 (n=58); red = session 2 (n=43)), and we indicate whether the slope was different from 0 (P value for each session). For non-significant interactions, a single relationship is presented (black = session 1 & 2 (n=101)). The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'effects' (John & Weisberg, 2019).

Table IV.2 : Results of mixed linear models (GLMMs and LMMs) relating weed seed predation rates (based on seed cards count) to proportion of arable crops, pesticide intensity and activity-density (AD) of seed-eating (SE) carabids in interaction with session. Followed by models relating the number of seed eaten per seed-eating (SE) carabid to proportion of arable crops, pesticide intensity and alternative prey biomass in interaction with session. For each model we reported the type of model with the number of observations (n), AIC, marginal and conditional R-squared (R^2m and R^2c), and for each variable in the model we report the estimate with standard error (Est. (Std. Error)), the Wald Chi square-value (χ^2), test degrees of freedom (Df) and the P-value. Where the interaction between carabid AD or prey biomass with session was significant, we report the estimate with standard error (Est. (Std. Error)) and indicate if the slope is different from 0 (P-value) for each sampling session. For qualitative factors, such as session (S1: session1; S2: session 2) we report the estimated marginal means (Std. Error) and an associated letter indicating the significance of the difference between the two sessions.

Response variable (y)								
Model (n)	**AIC**	**R^2m**	**R^2c**	**Explanatory variable (x)**	**Est. (Std. Error)**	**$\chi2$**	**Df**	**P-value**
Predation rates (seed cards)								
GLMM (n=116)	1333.6	0.10	0.34	log(SE):Session	S1: 0.20 (0.16); P>0.05 ns S2: 0.78 (0.18); P<0.001***	7.81	1	0.005**
				log(SE)	0.20 (0.16)	1.73	1	0.189
				Session	S1: 0.16 (0.02)[a]; S2: 0.07 (0.01)[b]	12.30	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.08 (0.07)	1.43	1	0.232
				pCrop	0.57 (0.20)	0.22	1	0.640
Seed eaten per seed-eating carabid								
LMM (n=101)	300.1	0.23	0.40	log(Aphid):Session	-0.23 (0.09)	3.79	1	0.052.
				log(Aphid)	-0.31 (010)	6.25	1	0.012*
				Session	S1: 0.49 (0.07)[a]; S2: 0.18 (0.03)[b]	27.40	1	<0.001***
				PesticideIntensity	0.09 (0.76)	0.09	1	0.761
				pCrop	0.52 (0.62)	0.73	1	0.394
LMM (n=101)	290.8	0.28	0.63	log(Collembola+0.5):Session	S1: 0.16 (0.07); P=0.02 S2: -0.18 (0.06); P=0.01	27.96	1	<0.001***
				log(Collembola+0.5)	0.16 (0.07)	5.98	1	0.014*
				Session	S1: 0.47 (0.06); S2: 0.17 (0.03)	1.35	1	0.245
				PesticideIntensity	0.11 (0.07)	2.44	1	0.118
				pCrop	0.61 (0.73)	0.71	1	0.400
LMM (n=101)	309.2	0.17	0.32	log(Arachnida):Session	-0.02 (0.11)	0.32	1	0.570
				log(Arachnida)	0.08 (0.21)	0.04	1	0.837
				Session	S1: 0.47 (0.07)[a]; S2: 0.19 (0.03)[b]	16.28	1	<0.001***
				PesticideIntensity	0.08 (0.06)	1.45	1	0.229
				pCrop	0.37 (0.66)	0.31	1	0.575
LMM (n=101)	301.5	0.22	0.37	log(Total animal):Session	-0.32 (0.11)	0.61	1	0.436
				log(Total animal)	-0.36 (012)	7.77	1	0.005**
				Session	S1: 0.49 (0.07)[a]; S2: 0.18 (0.03)[b]	26.87	1	<0.001***
				PesticideIntensity	0.04 (0.06)	0.43	1	0.511
				pCrop	0.40 '0.61)	0.44	1	0.507

Table IV.3 : Summary of the results obtained for the four expectations (i, ii, iii and iv). For each of the four groups of Carabids studied and according to the session (S1: session 1 and S2: session 2) we indicate whether the relationships tested are significantly positive (green arrow), negative (red arrow) or non-significant (grey arrow).

			Carabid groups			
	Expectation		All species	Granivore	Omnivore	Seed-eating
(i)	**Effect of carabid AD on the seedbank change**		S1: ⇒ S2: ↘	S1&2: ⇒	S1: ⇒ S2: ↘	S1: ⇒ S2: ↘
(ii)	**Effect of alternative prey on the carabid AD - seedbank change relationship**	Aphididae Collembola Arachnida Total	S1&2: ⇒	S1&2: ⇒	S1&2: ⇒	S1&2: ⇒
(iii)	**Effect of carabid AD on the weed seed predation on seed cards**		S1: ⇒ S2: ↗	S1&2: ↗	S1: ⇒ S2: ↗	S1: ⇒ S2: ↗
(iv)	**Effect of alternative prey on the *per capita* seed consumption on seed cards**	Aphididae	S1: ↘ S2: ⇒	S1&2: ⇒	S1: ↘ S2: ⇒	S1&2: ↘
		Collembola	S1: ⇒ S2: ↘	S1&2: ⇒	S1: ↗ S2: ↘	S1: ↗ S2: ↘
		Arachnida	S1&2: ⇒	S1&2: ⇒	S1&2: ⇒	S1&2: ⇒
		Total	S1&2: ↘	S1&2: ⇒	S1&2: ↘	S1&2: ↘

3. Discussion

Our study suggests that carabids contribute to the predation and regulation of weed seeds in arable fields in European cropland. We show that carabids are negatively correlated with weed seedbank turnover just prior to crop harvest (**Table IV.3**), in four countries of Europe, suggesting that weed seed predation by carabids is an important and general natural regulation that works at continental scales, validating our expectation (i). The weed seedbank regulation relationship did not vary with the availability of alternative prey biomass, however, leading us to reject expectation (ii). Our results validate expectation (iii), showing that the AD of carabids was positively related to the predation rates of *P. annua* seeds on seed predation cards, particularly during sampling session 2 (**Table IV.3**). The *per capita* seed consumption of carabids co-varied with the local availability of alternative prey biomass for Aphididae, Collembola and total biomass at the European scale excepted for granivore carabids, corroborating expectation (iv).

Soil seedbank change and predation of weed seeds from the soil surface by carabids. Our results suggest that when carabids are abundant, the soil seedbank was reduced, validating our expectation (i). This is the first indication of the regulation of the weed seedbank by carabids at continental scales, along a gradient of landscape and farm practice in Europe. Importantly, we found this regulatory effect of carabids on the soil seedbank, for omnivores, seed-eating carabids and when all species of carabids were taken into account. This may suggest that some species currently considered as carnivores in the literature, and therefore in this study, are also consuming seeds in the field, thus contributing to the reduction of the seedbank size (see carnivore section in **Supp. Mat. Table IV.10**). These species would typically be considered of lower importance in seed predation studies and our results highlight the current lack of knowledge of the diet of many species (Saska *et al.*, 2019) and their contribution to weed regulation. It would further indicate that a revision of the conventional classification of the trophic guilds of carabids may be needed (see (Talarico *et al.*, 2016) and references therein), possibly using molecular analysis of the food choice of a large variety of carabid species in differing contexts of prey availability. Based on the outcomes of our analyses, it seems that a large proportion of the carabid community contributes to the seedbank regulation of a wide range of weed species. Carabid species may have complementary foraging strategies (Charalabidis *et al.*, 2019) and

seed preferences (Honěk *et al.*, 2003; Petit *et al.*, 2014; Saska *et al.*, 2019). We did not detect any effect of the AD of granivores on the soil seedbank change. This is likely to be due to the scarcity of these carabids by comparison with the range of AD observed for the other trophic guilds (**Supp. Mat. Table IV.1**). We found indication of the regulation of the seedbank by carabids present in session 2, just prior to harvest. Weed seed shed and dispersal intensifies during the course of the crop growing period to harvest (Pilipaviius, 2013). It seems likely that carabid communities would therefore have the greatest effect in the window just prior the harvest, when weed seed on the soil surface may have accumulated, rather than earlier in the crop-growing period.

Direct assessment of carabid predation on weed seed was estimated using predation cards covered with *P. annua* seed that were exposed synchronously with the pitfall traps. These seed predation card results would indicate a pattern of carabids consuming weed seeds at the soil surface that is in agreement with both expectation (iii) and several local-scale studies conducted across Europe (Carbonne *et al.*, 2020; Trichard *et al.*, 2014; Westerman *et al.*, 2005). We find a positive effect of carabid abundance on seed predation along a varied gradient of landscape and farm practice. This relationship was stronger for the granivorous carabids than for the other carabid groups studied, possibly because dominant granivores like *H. affinis* and *H. rufipes* consume substantial quantities of *P. annua* seeds (Saska *et al.*, 2014a, 2008), while omnivores such as *P. melanarius* may consume fewer (Johnson & Cameron, 1969). The positive association between predation rates and AD of omnivorous, seed-eating and all carabids was only significant during session 2 (**Table IV.3**), possibly due to changes in the diet of the carabids over time, and to greater consumption of seeds towards the end of the season (Pilipaviius, 2013). These results suggest that all carabid guilds contribute to seed predation in sampling session 2, in contrast to session 1 where only specialist granivores were found to be related to the predation rate on the seed cards. This result is consistent with those on the seedbank regulation, where a signal of regulation was detected only in session 2, when all groups of carabids contributed. Weed seed predation varied between countries, with high levels of predation in the Czech Republic, intermediate levels in Sweden and Austria and low levels in France (**Supp. Mat. Figure IV.4**). Although seed predation cards provide a standardised measurement of seed removal, they have the disadvantage of presenting seeds of a limited number of weed species and therefore only measure predation by carabid species capable of consuming those seed species (Carbonne *et al.*, 2020). *Poa annua* was regularly found to be present in the Czech Republic, Sweden and Austria, but rarely found in the fields sampled in France, possibly explaining the relatively low predation rates there. The seed removal rates varied over time, with higher predation rates during the crop growing season (session 1) than just before harvest (session 2) (**Table IV.2** and **Supp. Mat. Figure IV.4**). This change may reflect co-variation with the composition of carabid communities (Russell *et al.*, 2017) and/or switching in their diet during the season (Honěk *et al.*, 2006) with change in the local availability of animal and plant food resources.

Local availability of alternative prey modulates seed predation by carabids, but has no detectable effect on the seedbank. The lack of a clear pattern of effect of alternative prey on carabid induced seedbank change may be due to a lack of synchrony between the evaluation of the seedbank, over an entire year, and the sampling of carabids and prey at two sessions within the year. Weed seed regulation occurs all year round (Westerman *et al.*, 2011; Williams *et al.*, 2009) and the variation we observe over a year may not be adequately explained by two sample sessions of alternative prey. We

therefore also assessed the effect of alternative prey on the seed predation, using predation cards exposed synchronously with the sampling of carabids and prey during the two sessions. Our results on seed cards support expectation (iv) that the effectiveness of carabids to intercept seeds is dependent on the local availability of alternative prey (alternative prey hypothesis). There was a negative effect of the biomass of Aphididae, Collembola and total biomass on the *per capita* seed consumption for seed-eating carabids, particularly in session 2 (**Table IV.3**). These alternative prey groups are readily consumed by the dominant omnivore and granivore species, *P. cupreus, P. melanarius* and *H. rufipes* (Frei *et al*., 2019; Roubinet *et al.*, 2018). When seeds and alternative prey co-occur in time and space, indirect positive interactions can lead to a negative effect of the availability of alternative prey on weed seed predation, and vice versa, as the foraging carabids switch between different prey types (Mauchline *et al*., 2005). They may therefore consume more alternative prey than seeds in situations where alternative prey are more abundant or preferred to weed seeds. In places with large quantities of alternative food items, moreover, the encounter rates between carabids and seeds would be reduced and the aggregation of carabids around seed patches would be disturbed (Bohan *et al.*, 2000; Frank *et al.*, 2011; Winder *et al.*, 2005). High consumption of alternative prey might also lead to carabid satiation (Abrams & Matsuda, 1996) and to the consumption of fewer seeds, including during the periods of seed dispersal just prior to harvest. To date, most of the studies evaluating the effect of alternative prey on predation by carabids have been limited to animal pest prey species in laboratory, and this has generally shown a negative effect of the availability of alternative prey on pest predation (Mair & Port, 2001; Prasad & Snyder, 2006; Symondson *et al*., 2006). Our results also confirm a general negative effect of alternative prey on weed seed predation under field conditions.

We found no evidence of a negative effect of Aphididae biomass on carabid *per capita* seed consumption during session 2, except for the seed-eating carabids. This result was surprising, given that past molecular analyses sometimes revealed high Aphididae consumption by carabids, specifically in the late in the cropping season (Frei *et al.*, 2019; Roubinet *et al*., 2018; Staudacher *et al*., 2018). Here, the estimate of Aphididae biomass was calculated from vegetation and soil surface sample data and may not, therefore, reflect well prey availability for carabids (Boetzl *et al.*, 2020) estimated from pitfall traps. Moreover, Bilde and Toft (Bilde & Toft, 1997) showed that some carabid species, including *P. cupreus,* had low preferences for Aphididae, suggesting that they are lower quality prey than Collembola. Seed predation by granivores does not co-vary with the alternative prey groups, while seed predation by omnivores was affected by Aphididae, Collembola and total biomass. These differences may be a consequence of their diet, with omnivore carabids depending on both seed and animal alternative prey, whereas granivore carabids mainly depend on weed seed resources and occasionally feed on alternative prey.

The negative effects of alternative prey seem to vary with the type of alternative prey present and with the crop-growing period. For example, the negative effect of Aphididae on the seed consumption of omnivores was only observed in session 1 and not in session 2, while the effect of Collembola was positive during the session 1 but negative during the session 2. Such variation may be related to changes in the relative availability of alternative prey to seeds, but it is also possible that there is variation in the diet preferences of the carabids during the crop-growing period. A few laboratory studies have shown evidence of apparent competition, with a negative indirect interaction between prey

sharing the same predator, leading to an increase in the predation of a target prey in the presence of alternative prey, including some evidence on carabids eating animal pests (Madsen *et al*., 2004). The presence of alternative prey may satisfy the dietary requirements of certain carabid species (Fawki & Toft, 2005; Saska, 2008) for a mixed diet, increasing their longevity, fecundity and in-field abundance (Harwood *et al*., 2009; Haschek *et al*., 2012), which could enhanced predation of a targeted prey in the long term. The presence of alternative prey, moreover, might permit rapid field colonisation and a longer temporal persistence of generalist carabids, and allow a rapid exploitation of targeted prey (Symondson *et al*., 2002b), such as seeds during intense and brief seed rain episodes. This could explain the positive effect of Collembola biomass on the weed seed predation of omnivore and seed-eating carabids during the session 1, or the lack of negative effect of Aphididae during the session 2. Indeed, the aggregation of carabids around Collembola or Aphididae could benefit to seed predation, potentially diluting the negative effects of alternative prey. The positive/negative contribution of alternative prey to predation of weed seeds would differ depending on the period (Chailleux *et al*., 2014). In early spring, alternative prey could help colonization and maintenance of carabids in the field before weed seed dispersal. Some carabid species, such as *P. cupreus*, would eat alternative prey during the season until weed seeds were available (Lundgren, 2009a). Carabids would therefore already be present in the fields when weed seeds are dispersed, thus allowing faster seed predation. However, during episodes of weed seed rain, later in the crop growing period, alternative prey would disrupt the predation of the weed seeds.

This correlative study has allowed us to postulate hypotheses for testing, which should guide future research. We expect that: (1) all carabid species contribute to the weed seedbank regulation with efficiencies that depend upon their trophic behaviour; (2) weed seed predation by carabid communities, at the end of the crop-growing period, will play an important role in regulating the seedbank; (3) weed seed predation is modulated by alternative prey, and co-varies with the carabid tropic guild; and, (4) the effect of alternative prey will change throughout the crop-growing period. Future research should test these hypotheses using manipulative experiments, extending the correlative results presented here. This could include the assessment of seedbank change, with and without carabids exclusion treatments, across a range of alternative prey densities over the crop-growing period. Future molecular analyses (Frei et al., 2019; Roubinet et al., 2018, 2017; Staudacher et al., 2018) of both alternative and plant prey in carabid gut contents, across these differing contexts, would lead to a better understanding of the role of alternative prey throughout the growing season, and thus to better identify the situations most favourable to weed seed predation and regulation by carabids.

4. Materials and Methods

4.1. Sampling site and field experimental design

Field experiments were conducted in 60 cereal fields in 2018 in four European countries, with fifteen fields in Austria, the Czech Republic, France and Sweden being selected (**Supp. Mat. Figure IV.6** and **Supp. Mat. Table IV.12**). Field sizes ranged from 0.55 ha to 20.73 ha, with an average of 5.58 (SD = 3.84) ha. The fields were selected in order to cover a landscape gradient ranging from 5 to 95% of arable crops in the surrounding 1 km^2 (**Supp. Mat. Table IV.13**). Four fields were grown with winter barley, and 56 fields with winter wheat. Within each field, biological measures were conducted along four transects running from the field margins and extending towards the field centre. There were

four sampling points on each transect, at 4, 8, 16 and 32 m from the field border, leading to 16 sampling points per field (**Supp. Mat. Figure IV.7**). Sampling occurred at the 'mid-season' of cereal growing (session 1) and 'just prior to harvest' (session 2). These periods corresponded to May and June 2018 in France, the Czech Republic and Austria, and to June and July 2018 in Sweden.

4.2. Sampling of carabids

Carabid (Coleoptera: Carabidae) communities were assessed using pitfall traps composed of a plastic beaker (7 cm diameter, >7 cm depth), half filled by a preservative solution of salt-saturated water. A few drops of odourless soap were added to reduce the surface tension of the solution. The beakers were placed inside PVC sleeves inserted into the soil to allow the replacement of the container without disturbing the surrounding soil. A cover was suspended above each pitfall trap to limit rain inundation. Carabids from the pitfall traps were removed 7 days after trap opening and identified to the species level in the laboratory. The nomenclature followed Löbl & Smetana (Löbl & Smetana, 2003). Species were then assigned to trophic guilds (carnivore, omnivore, granivore). The main source for the trophic guilds was Homburg *et al.* (Homburg *et al.*, 2014), and complementary sources are presented in **Supp. Mat. Table IV.2**. Based on the trophic guilds, four groups of carabids were formed for further analysis: all carabid species summed, seed-eating (omnivore + granivore), omnivores and granivores.

4.3. Weed seedbank regulation

We assessed the weed seed 'regulation' using the change in the size of the weed seedbank between the time prior sowing in 2017 (initial seedbank) and in 2018 after harvest (follow-up seedbank). Seedbank abundance was estimated by taking 5 soil cores (1.5 L in total between 0-20 cm depth) at the 4 and 32 m sampling points along the transects. The seedbank was estimated by germination of soil samples in a greenhouse under controlled conditions (18/15°C minimum day/night temperature, 12:12 h light:dark cycle). Counting and species identification of the germinated seeds in the samples were done up to 18 weeks after sample preparation. We summed up all the germinated seeds per sample to estimate the initial and follow-up seedbank sizes. Due to a technical problem the seedbank of one Swedish field was removed from the analysis.

4.4. Weed seed predation

Weed seed predation cards (Westerman *et al.*, 2003b), with fifty *Poa annua* seeds, were used to estimate weed seed predation by invertebrates. We selected seeds of *P. annua* because they are preferred by an array of spring breeding carabids (Saska *et al.*, 2008) and it is a common weed in Europe. Seeds were glued to 95 x 40 mm card of sand paper (grain size 60). The seed cards were enclosed in a mesh cage (1 cm^2 wire mesh) to exclude vertebrates. The cards were exposed over 7 days simultaneously with the pitfall traps. The seed predation rate was estimated using the number of seeds removed from seed cards. Combining seed card and carabid data, we derived an estimate of the *per capita* seed consumption for carabids, calculated as the number of seeds consumed divided by the number of carabids captured per field and session (for each carabid group separately). We used this metric as an estimate of the individual efficiency of carabids for the sole purpose of assessing how it responds to the availability of prey.

4.5. Sampling of alternative prey

Suction sampling was performed on the standing vegetation and on the ground surface to assess the availability of alternative prey using a 'vortis' insect suction sampler. Suction sampling was conducted on windless and rainless days when the temperature was above 15°C. We focused on three animal groups (Arachnida, Aphididae and Collembola) because previous molecular trophic analyses had highlighted that they are prey consumed by carabids (Frei *et al*., 2019; Roubinet *et al*., 2018; Staudacher *et al*., 2018). We converted the counts of each prey group into a biomass estimate. Arachnida biomass (mg) was estimated using published allometric equations that derive mass from body length (Penell *et al*., 2018). We calculated the average body size of each Arachnida family using the body size of the species captured (Nentwig *et al*., 2019; Pey *et al*., 2014). Aphididae and Collembola were identified at the family and subclass level, respectively. Collembola were converted to counts and biomasses from an abundance index (**Supp. Mat. Table IV.6**). The estimated individual masses used for Collembola and Aphididae were 0.082 mg (Caballero *et al*., 2004) and 4.5 mg (Migui & Lamb, 2006), respectively. Prey counts and biomasses were assessed for each sampling point and each session, except for Austria, for which only the first session was available. We thus had a total of 105 field-sessions.

4.6. Field management and landscape co-variables

In order to control for confounding co-variates, which potentially can affect weed seedbank and seed predation, we decided to include an estimation of pesticide management intensity and land use differences in the landscape as co-variables in our analyses. All fields were managed with the use of herbicides and insecticides on demand, except in Austria where no or few pesticide were used. As a proxy of field pesticide management intensity, we used the number of field visits by the farmer to spray pesticide during all the crop-growing period (**Supp. Mat. Table IV.13**). This information could not be collected for two fields in Sweden, leading to estimation for 57 fields in total. For land use differences we used the proportion of arable crops in the surrounding 1 km².

4.7. Statistical analysis

Final dataset description. For analyses, all samples from each field for the two sessions were summed. This permitted us to reduce the influence of outliers and natural, stochastic processes attributable to fine-scale microclimatic conditions. Some pitfall traps were destroyed in 7 fields (2 and 5 fields during session 1 and 2, respectively). In order to compare these fields with the others, we standardized the number of carabids captured prior to conducting statistical analyses. We considered that the AD of carabids was proportional to the number of pitfall traps, and we extrapolated captures for 16 traps per field following the method of Bohan *et al.* and Brooks *et al.* (Bohan *et al*., 2005; Brooks *et al*., 2003).

Models of expectation (**Supp. Mat. Figure IV.9**)*:*

(i) *The relationship between the weed seedbank change and the AD of carabids*. We investigated the effect of the log-transformed AD of carabids and the log-transformed initial seedbank on the log-transformed follow-up seedbank using linear modelling (LM).

(ii) *Weed seedbank regulation relationship will co-vary with the availability of alternative prey biomass*. We tested the effect of the initial seedbank and the interaction between the AD of carabids and the biomass of alternative prey on the follow-up seedbank using LM. All variables were log-transformed.

(iii) *The relationship between the AD of carabids and weed seed predation.* We tested the effect of the log-transformed AD of carabids in interaction with the session on the weed seed predation rates on the seed cards using Generalised Linear Mixed Model (GLMM), with the binomial (link="logit") family and expressed predation rates as the proportion of seed removed on the seed cards.

(iv) *The local availability of alternative prey biomass will be a significant co-variate of the per capita seed consumption by carabids*. We tested the effect of the log-transformed biomass of alternative prey in interaction with the session on the *per capita* seed consumption of carabids using Linear Mixed Models (LMM). We used the *per capita* seed consumption rather than seed predation in this analysis because we want to see how the effectiveness of carabids in consuming seeds depends on the alternative prey biomass.

For (i) and (ii), separate models were fitted for each session, as we faced convergence problems when including both sessions in the same model, therefore no random effects were necessary. For (iii) and (iv), because the session factor was included in models we also included the Field ID as a random effect to account for pseudo-replication within a field. For all models, the proportion of crops (pCrop) and the pesticide intensity were included as fixed co-variables to account for environmental differences between countries. The combination of these two co-variables provides an estimate of the environmental differences between the four countries. In order to avoid model overfitting, and since these two co-variables allow for a description of the differences between countries (**Supp. Mat. Figure IV.8**), we did not include the country effect in models.

For all the four steps, separate models were fitted for each carabid group. For the steps (ii) and (iv), separate models were also fitted for each prey group. The goodness-of-fit of the models was assessed by checking normality and randomness of residuals. To improve normality and homoscedasticity of residuals, the *per capita* seed consumption, the seedbanks, carabid AD and prey biomass were natural logarithm transformed. We verified the absence of multicollinearity between explanatory variables using Variation Inflation Factors (VIFs). All VIFs for non-interaction effects were below 3, indicating low collinearity. P values were interpreted using a type = "III" when interaction terms were significant, otherwise using type="II" analysis-of-variance tables for GLMMs and LM(M)s with Wald chi-square or F tests, respectively, using the 'Anova' procedure (package 'car' (John & Weisberg, 2019)). Where interaction terms were significant, we assessed whether the slopes were significantly different from 0 for the two sessions, using the procedure 'sim_slopes' (package 'jtools' (Long, 2019)). Where significant, we used estimated marginal means to compare the different sessions with pairwise comparison using the procedure 'emmeans' (package 'emmeans' (Lenth, 2020)). Partial residuals were used in the seedbank change graphs because they provide a better estimation of a statistically adjusted response variable when more than one factor in the regression model was significant. All figures are created using the procedure 'predictorEffect' (package 'effects' (John & Weisberg, 2019)). We tested for correlation between carabid and prey biomass using LMM with session,

landscape and management co-variables as a fixed effect and Field as a random effect (**Supp. Mat. Table IV.14**). Models were performed using the procedures 'glmer', 'lmer' and 'lm', respectively, implemented in the package 'lme4' (Bates *et al.*, 2015) and 'stats'. All analyses and figures were conducted in R version 3.6.1 (R Core Team, 2019).

Data Availability

The datasets analysed during the current study are available from the corresponding author on request.

Acknowledgements

The authors would like to thank staff at the UMR Agroceologie, INRAE Centre Bourgogne Franche-Comté, The Mountain Agriculture Research unit of Innsbruck, the Department of Ecology of the Czech University of Life Sciences Prague and the Department of Ecology of the Swedish University of Agricultural Sciences of Uppsala for their technical support in carrying out this large-scale experiment. We are particularly grateful to Emilien Laurent, Rémi Gounon, Emeline Felten, Julie Buchman, Eric Vieren, Claude Sarrasin, Luc Biju-Duval, Chantal Ducourtieux, Magdalena Pfeifer, Christina Siegl, Laura Stephan, Franziska Fröhle, Johannes Schwarz, Melanie Autengruber, Lisa Vinciguerra, Diane Neu, Claire Rotondo, Helena Uhlířová, Jana Kohoutová, Camille Simon, Miroslav Seidl, Kateřina Křížová, Ondřej Kouklík, Jan Lukáš, Gerard Malsher, Carol Hogfeldt, Caroline Rhoden, Lise Carriou, Anna Feit and Ruben Blokzijl for their work in the field and identification of the sampled organisms. We would like to thank Mattias Jonsson for his involvement in the design of the experimental study.

The research was supported by the ERA-NET C-IPM project BioAWARE ('Could Biodiversity Assure Weed regulAtion for Resilient Ecosystem service provision?", https://projects.au.dk/c-ipm/research/bioaware/) and the INRAE Meta-Program SMaCH ("Gestion durable de la santé des cultures").

Author Contributions

D.A.B., M.T., and P.S. conceived and designed the experimental study. All authors carried out the fieldwork, with supervision in each country by E.D., H.F., V.N., B.F and B.C. J.S. and M.R. were particularly involved in the identification of alternative prey and the spiders, respectively. B.C. performed the analyses and created figures. B.C. led the writing, with contribution from D.A.B and S.P. All other authors made revisions of the text and participated in discussions that resulted in the manuscript.

Additional Information

Competing Interests: The authors declare that they have no competing interests.

5. Supplementary materials

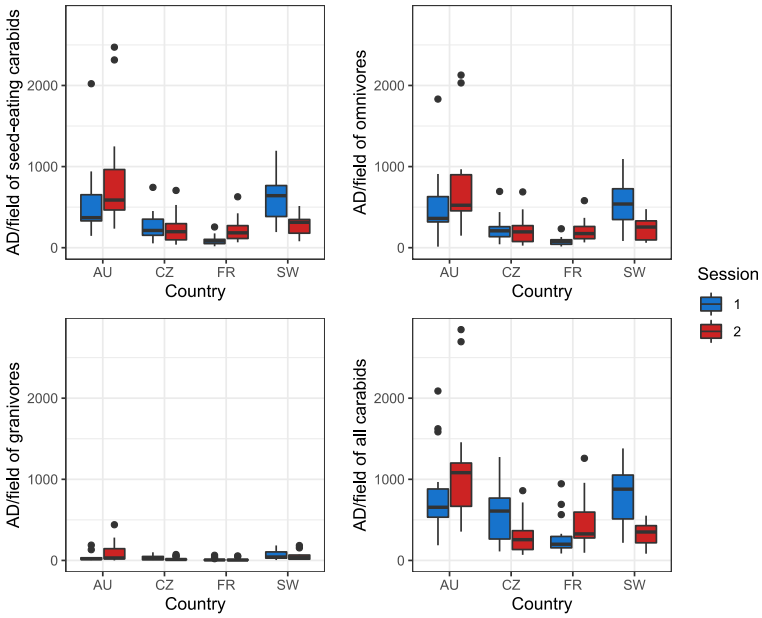
5.1. List of abbreviations

AU: Austria
CZ: The Czech Republic
FR: France
SW: Sweden

5.2. Description of carabid catches

Supp. Mat. Table IV.1 : Descriptive statistics (mean (SD), median [min, max] and sum) for activity-density per field per session of the carabids caught sorted by trophic guilds and countries. In case of missing traps on the fields, i.e. less than 16 traps per field, the activity-density obtained was extrapolated for 16 traps. All countries included 15 fields with two sample sessions (n = 30).

	AU (n=30)	CZ (n=30)	FR (n=30)	SW (n=30)	Overall (n=120)
AD seed-eating					
Mean (SD)	724 (591)	250 (179)	157 (132)	451 (276)	395 (404)
Median [Min, Max]	501 [146, 2470]	207 [38.0, 744]	106 [18.0, 628]	349 [80.0, 1190]	283 [18.0, 2470]
Sum	21708	7488	4715	13521	47432
AD granivore					
Mean (SD)	70.4 (101)	26.7 (26.6)	11.9 (16.8)	58.8 (52.0)	41.9 (63.0)
Median [Min, Max]	28.5 [1.00, 441]	13.0 [1.00, 101]	5.00 [0.00, 64.0]	42.5 [5.00, 185]	17.5 [0.00, 441]
Sum	2111	801	357	1763	5032
AD omnivore					
Mean (SD)	653 (522)	223 (172)	145 (122)	392 (280)	353 (367)
Median [Min, Max]	492 [13.0, 2130]	195 [26.0, 694]	103 [16.0, 580]	332 [61.0, 1090]	247 [13.0, 2130]
Sum	19598	6687	4358	11758	42401
AD all carabid					
Mean (SD)	985 (647)	432 (313)	383 (293)	570 (374)	593 (487)
Median [Min, Max]	754 [187, 2850]	306 [69.0, 1280]	277 [86.0, 1260]	429 [84.0, 1380]	439 [69.0, 2850]
Sum	29559	12965	11479	17101	71104
Richness					
Mean (SD)	19.1 (3.44)	14.9 (5.18)	16 (5.03)	15 (3.69)	15.8 (4.69)
Median [Min, Max]	20.0 [14.0, 25.0]	14.0 [6.00, 30.0]	14.0 [9.00, 29.0]	14.5 [8.00, 23.0]	15.0 [6.00, 30.0]
Total richness	43	70	64	50	117



Supp. Mat. Figure IV.1 : Boxplot presenting the activity-density (AD) per field of seed-eating (omnivores + granivores), omnivores, granivores and of all carabid species for the 60 fields with colours indicating the session 1 and 2. We distinguished the four countries: AU, CZ, FR and SW. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'ggplot2' (Wickham, 2016).

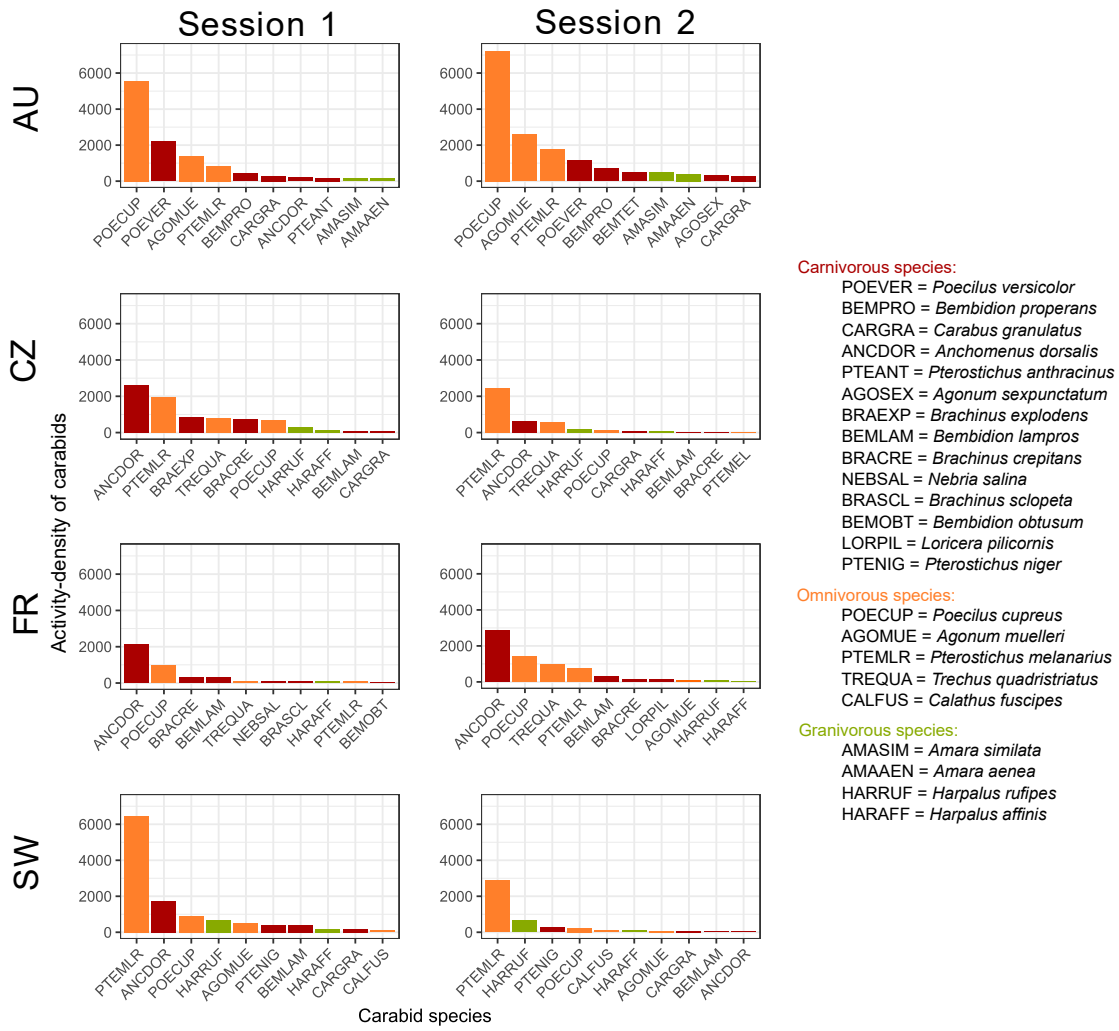
Supp. Mat. Table IV.2 : Description of the 117 carabids species trapped in experiment (15 fields and 2 sessions for each 4 countries, leading to 120 field-session). The main source for trophic guilds is (Homburg *et al.*, 2014), and complementary sources: (Fournier *et al.*, 2015; Honěk *et al.*, 2007, 2003; Koprdova *et al.*, 2008; Purtauf e*t al.*, 2005a; Saska, 2008; Saska *et al.*, 2019). Trophic guilds were indicated with "C:" Carnivorous; "O:" Omnivorous and "G:" Granivorous. Distribution details the total captured (number of individuals and the corresponding percentage), the number of carabid captured per field and session (mean (SD) and median [min, max]), field occurrence (number of fields-session with presence and the corresponding percentage) and country with presence.

				Species abundance			***Field-session species occurrence***	***Country with presence***
Code	**Species**	**Authority**	**Trophic guild**	**Total (%)**	**AD/field and session**		**Number (%)**	
					Mean (SD)	**Median [Min; Max]**		
ABAPLL	*Abax parallelus*	(Duftschmid, 1812)	C	9 (0.01%)	0.08 (0.49)	1 [1; 2]	7 (5.83%)	AU;CZ;FR
ABAPLP	*Abax parallelepipedus*	(Piller & Mitterpacher, 1783)	C	19 (0.03%)	0.16 (1.06)	2.5 [1; 4]	8 (6.67%)	AU;CZ
ACUMER	*Acupalpus meridianus*	(Linnaeus, 1760)	O	4 (0.01%)	0.03 (0)	1 [1; 1]	4 (3.33%)	CZ;FR
AGODUF	*Agonum duftschmidi*	Schmidt, 1994	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
AGOMUE	*Agonum muelleri*	(Herbst, 1784)	O	4702 (6.67%)	39.18 (97.15)	68.5 [1; 499]	58 (48.33%)	AU;FR;SW
AGONIG	*Agonum nigrum*	Dejean, 1828	C	11 (0.02%)	0.09 (0.79)	1 [1; 3]	7 (5.83%)	FR
AGOSEX	*Agonum sexpunctatum*	(Linnaeus, 1758)	C	463 (0.66%)	3.86 (18.92)	11 [1; 96]	30 (25%)	AU
AGOTHO	*Agonum thoreyi*	Dejean, 1828	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	SW
AGOVIR	*Agonum viridicupreum*	(Goeze, 1777)	C	2 (0%)	0.02 (0)	1 [1; 1]	2 (1.67%)	FR
AMAAEN	*Amara aenea*	(De Geer, 1774)	H	576 (0.82%)	4.8 (26.7)	4.5 [1; 96]	32 (26.67%)	AU;CZ;SW
AMAAUL	*Amara aulica*	(Panzer, 1797)	H	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
AMABIF	*Amara bifrons*	(Gyllenhal, 1810)	H	8 (0.01%)	0.07 (0)	4 [4; 4]	2 (1.67%)	SW
AMACOM	*Amara communis*	(Panzer, 1797)	H	9 (0.01%)	0.08 (0.84)	2 [1; 3]	5 (4.17%)	AU;SW
AMACON	*Amara consularis*	(Duftschmid, 1812)	H	25 (0.04%)	0.21 (9.84)	1.5 [1; 21]	4 (3.33%)	AU;FR
AMAFAM	*Amara familiaris*	(Duftschmid, 1812)	H	49 (0.07%)	0.41 (4.82)	1 [1; 21]	17 (14.17%)	AU;CZ;SW
AMAFUL	*Amara fulva*	(O.F. Müller, 1776)	H	4 (0.01%)	0.03 (NA)	4 [4; 4]	1 (0.83%)	SW
AMALIT	*Amara littorea*	Thomson, 1857	H	12 (0.02%)	0.1 (1.26)	1.5 [1; 4]	6 (5%)	CZ
AMALUN	*Amara lunicollis*	Schiødte, 1837	H	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
AMAOVA	*Amara ovata*	(Fabricius, 1792)	H	15 (0.02%)	0.13 (1.66)	1 [1; 6]	9 (7.5%)	AU;CZ
AMAPLE	*Amara plebeja*	(Gyllenhal, 1810)	H	107 (0.15%)	0.89 (9.51)	1 [1; 31]	17 (14.17%)	AU;CZ;SW
AMASIM	*Amara similata*	(Gyllenhal, 1810)	H	653 (0.93%)	5.44 (49.85)	1.5 [1; 244]	34 (28.33%)	AU;CZ;FR;SW
ANCDOR	*Anchomenus dorsalis*	(Pontoppidan, 1763)	C	10501 (14.89%)	87.51 (116.36)	54 [1; 585]	112 (93.33%)	AU;CZ;FR;SW
ANIBIN	*Anisodactylus binotatus*	(Fabricius, 1787)	H	136 (0.19%)	1.13 (7.32)	4 [1; 23]	19 (15.83%)	AU
ANISIG	*Anisodactylus signatus*	Panzer, 1797	H	5 (0.01%)	0.04 (0.58)	2 [1; 2]	3 (2.5%)	AU;CZ;FR
ASAFLA	*Asaphidion flavipes*	(Linnaeus, 1760)	C	15 (0.02%)	0.13 (0.5)	1 [1; 2]	11 (9.17%)	AU;FR;SW
BADBUL	*Badister bullatus*	(Schrank, 1798)	C	11 (0.02%)	0.09 (0.32)	1 [1; 2]	10 (8.33%)	CZ;FR;SW
BADCOL	*Badister collaris*	Motschulsky, 1844	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ

Code	Species	Authority	Trophic guild	Total (%)	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Number (%)	*Country with presence*
BADSOD	*Badister sodalis*	(Duftschmid, 1812)	C	19 (0.03%)	0.16 (0.78)	1 [1; 3]	13 (10.83%)	AU;FR
BADUNI	*Badister unipustulatus*	Bonelli, 1813	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
BEMAEN	*Bembidion aeneum*	Germar, 1823	C	63 (0.09%)	0.53 (6.78)	3.5 [1; 19]	10 (8.33%)	SW
BEMASS	*Bembidion assimile*	Gyllenhal, 1810	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
BEMGUT	*Bembidion guttula*	(Fabricius, 1792)	C	3 (0%)	0.03 (0.71)	1.5 [1; 2]	2 (1.67%)	SW
BEMLAM	*Bembidion lampros*	(Herbst, 1784)	C	1345 (1.91%)	11.21 (22.03)	8 [1; 141]	87 (72.5%)	AU;CZ;FR;SW
BEMLAT	*Bembidion latinum*	Netolitzky, 1911	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
BEMLUN	*Bembidion lunulatum*	(Geoffroy, 1785)	C	8 (0.01%)	0.07 (0)	1 [1; 1]	8 (6.67%)	FR
BEMOBT	*Bembidion obtusum*	Audinet-Serville, 1821	C	173 (0.25%)	1.44 (7.42)	2 [1; 45]	38 (31.67%)	CZ;FR;SW
BEMPRO	*Bembidion properans*	(Stephens, 1828)	C	1195 (1.69%)	9.96 (28.2)	15 [1; 121]	48 (40%)	AU;CZ;FR
BEMQUA	*Bembidion quadrimaculatum*	(Linnaeus, 1760)	C	66 (0.09%)	0.55 (4.95)	1 [1; 24]	22 (18.33%)	AU;CZ;FR;SW
BEMTET	*Bembidion tetracolum*	Say, 1823	C	593 (0.84%)	4.94 (116.87)	2 [1; 484]	17 (14.17%)	AU;SW
BLEDIS	*Blemus discus*	(Fabricius, 1792)	C	6 (0.01%)	0.05 (0.58)	1.5 [1; 2]	4 (3.33%)	CZ;SW
BRACRE	*Brachinus crepitans*	(Linnaeus, 1758)	C	1215 (1.72%)	10.13 (95.39)	11.5 [1; 470]	30 (25%)	CZ;FR
BRAELE	*Brachinus elegans*	Chaudoir, 1842	C	8 (0.01%)	0.07 (0.89)	1 [1; 3]	5 (4.17%)	FR
BRAEXP	*Brachinus explodens*	Duftschmid, 1812	C	847 (1.2%)	7.06 (223.2)	3.5 [1; 779]	12 (10%)	CZ
BRASCL	*Brachinus sclopeta*	(Fabricius, 1792)	C	127 (0.18%)	1.06 (16.86)	2 [1; 68]	17 (14.17%)	FR
BROCEP	*Broscus cephalotes*	(Linnaeus, 1758)	C	21 (0.03%)	0.18 (7.78)	10.5 [5; 16]	2 (1.67%)	AU
CALFUS	*Calathus fuscipes*	(Goeze, 1777)	O	306 (0.43%)	2.55 (8.76)	2 [1; 45]	55 (45.83%)	AU;CZ;SW
CALLUN	*Callistus lunatus*	(Fabricius, 1775)	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
CALMEL	*Calathus melanocephalus*	(Linnaeus, 1758)	C	26 (0.04%)	0.22 (6.34)	1 [1; 18]	7 (5.83%)	AU;CZ;FR;SW
CARARN	*Carabus auronitens*	Fabricius, 1792	C	4 (0.01%)	0.03 (0.58)	1 [1; 2]	3 (2.5%)	AU;FR
CARART	*Carabus auratus*	Linnaeus, 1760	C	13 (0.02%)	0.11 (2.51)	2 [1; 7]	5 (4.17%)	FR
CARCAN	*Carabus cancellatus*	Illiger, 1798	C	23 (0.03%)	0.19 (4.35)	2 [1; 13]	7 (5.83%)	AU;CZ
CARCON	*Carabus convexus*	Fabricius, 1775	C	4 (0.01%)	0.03 (0.58)	1 [1; 2]	3 (2.5%)	CZ
CARCOR	*Carabus coriaceus*	Linnaeus, 1758	C	11 (0.02%)	0.09 (1.6)	1 [1; 5]	6 (5%)	CZ;FR;SW
CARGRA	*Carabus granulatus*	Linnaeus, 1758	C	984 (1.39%)	8.2 (19.49)	10 [1; 82]	57 (47.5%)	AU;CZ;SW
CARHOR	*Carabus hortensis*	Linnaeus, 1758	C	2 (0%)	0.02 (0)	1 [1; 1]	2 (1.67%)	CZ
CARMON	*Carabus monilis*	Fabricius, 1792	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
CARNEM	*Carabus nemoralis*	O. F. Müller, 1764	C	9 (0.01%)	0.08 (0.35)	1 [1; 2]	8 (6.67%)	AU;FR;SW
CHLNIG	*Chlaenius nigricornis*	(Fabricius, 1787)	C	8 (0.01%)	0.07 (0.52)	1 [1; 2]	6 (5%)	CZ;FR;SW
CLIFOS	*Clivina fossor*	(Linnaeus, 1758)	C	227 (0.32%)	1.89 (6.01)	4 [1; 21]	37 (30.83%)	AU;CZ;FR;SW
CRYMEL	*Cryptophonus melancholicus*	(Dejean, 1829)	H	2 (0%)	0.02 (0)	1 [1; 1]	2 (1.67%)	AU
DEMATR	*Demetrias atricapillus*	(Linnaeus, 1758)	C	21 (0.03%)	0.18 (0.85)	1 [1; 4]	14 (11.67%)	CZ;FR;SW
DIAGER	*Diachromus germanus*	(Linnaeus, 1758)	H	3 (0%)	0.03 (NA)	3 [3; 3]	1 (0.83%)	FR
DOLHAL	*Dolichus halensis*	(Schaller, 1783)	C	22 (0.03%)	0.18 (6.4)	3 [1; 15]	4 (3.33%)	AU;CZ;SW
DYSGLO	*Dyschirius globosus*	(Herbst, 1784)	C	235 (0.33%)	1.96 (17.13)	7 [1; 59]	16 (13.33%)	AU

Code	Species	Authority	Trophic guild	Total (%)	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Number (%)	*Country with presence*
HARATR	*Harpalus atratus*	Latreille, 1804	H	5 (0.01%)	0.04 (0)	1 [1; 1]	5 (4.17%)	CZ;FR
HARDIM	*Harpalus dimidiatus*	(Rossi, 1790)	H	28 (0.04%)	0.23 (1.52)	2 [1; 6]	13 (10.83%)	FR
HARDIS	*Harpalus distinguendus*	(Duftschmid, 1812)	H	61 (0.09%)	0.51 (5.53)	1 [1; 18]	16 (13.33%)	AU;CZ;FR;SW
HARHON	*Harpalus honestus*	(Duftschmid, 1812)	H	5 (0.01%)	0.04 (0.5)	1 [1; 2]	4 (3.33%)	CZ;FR
HARLAT	*Harpalus latus*	(Linnaeus, 1758)	H	2 (0%)	0.02 (0)	1 [1; 1]	2 (1.67%)	CZ
HARLUT	*Harpalus luteicornis*	(Duftschmid, 1812)	H	11 (0.02%)	0.09 (0.44)	1 [1; 2]	9 (7.5%)	CZ
HARRUB	*Harpalus rubripes*	Duftschmid, 1812	H	3 (0%)	0.03 (0)	1 [1; 1]	3 (2.5%)	FR
HARRUF	*Harpalus rufipes*	(DeGeer, 1774)	H	2140 (3.03%)	17.83 (30.3)	9 [1; 156]	105 (87.5%)	AU;CZ;FR;SW
HARSIG	*Harpalus signaticornis*	(Duftschmid, 1812)	H	20 (0.03%)	0.17 (1.89)	1 [1; 6]	10 (8.33%)	CZ;FR
HARSMA	*Harpalus smaragdinus*	(Duftschmid, 1812)	H	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
HARTAR	*Harpalus tardus*	(Panzer, 1796)	H	17 (0.02%)	0.14 (0.93)	1 [1; 4]	11 (9.17%)	AU;CZ;FR;SW
LEIFER	*Leistus ferrugineus*	(Linnaeus, 1758)	C	3 (0%)	0.03 (0)	1 [1; 1]	3 (2.5%)	CZ
LEIFUL	*Leistus fulvibarbis*	Dejean, 1826	C	2 (0%)	0.02 (0)	1 [1; 1]	2 (1.67%)	FR
LORPIL	*Loricera pilicornis*	(Fabricius, 1775)	C	245 (0.35%)	2.04 (5.06)	2 [1; 22]	57 (47.5%)	AU;CZ;FR;SW
MASWET	*Masoreus wetterhalli*	(Gyllenhal, 1813)	O	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	SW
MICMIN	*Microlestes minutulus*	(Goeze, 1777)	C	9 (0.01%)	0.08 (3.46)	1 [1; 7]	3 (2.5%)	CZ;SW
MICSP	*Microlestes* sp.		C	13 (0.02%)	0.11 (0.74)	1.5 [1; 3]	8 (6.67%)	FR
MOLELA	*Molops elatus*	(Fabricius, 1801)	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
NEBBRE	*Nebria brevicollis*	(Fabricius, 1792)	C	137 (0.19%)	1.14 (3.46)	2 [1; 16]	40 (33.33%)	AU;CZ;FR;SW
NEBSAL	*Nebria salina*	Fairmaire & Laboulbène, 1854	C	96 (0.14%)	0.8 (12.86)	2.5 [1; 46]	12 (10%)	FR
NOTAES	*Notiophilus aestuans*	Dejean, 1826	C	2 (0%)	0.02 (0)	1 [1; 1]	2 (1.67%)	FR;SW
NOTAQU	*Notiophilus aquaticus*	(Linnaeus, 1758)	C	5 (0.01%)	0.04 (0)	1 [1; 1]	5 (4.17%)	CZ;SW
NOTBIG	*Notiophilus biguttatus*	(Fabricius, 1779)	C	21 (0.03%)	0.18 (1.41)	2 [1; 5]	9 (7.5%)	CZ;FR
NOTPAL	*Notiophilus palustris*	(Duftschmid, 1812)	C	18 (0.03%)	0.15 (0.77)	1 [1; 3]	13 (10.83%)	AU;CZ;FR;SW
NOTQUA	*Notiophilus quadripunctatus*	(Dejean, 1826)	C	17 (0.02%)	0.14 (0.63)	1 [1; 3]	13 (10.83%)	FR
OPHAZU	*Ophonus azureus*	(Fabricius, 1775)	H	28 (0.04%)	0.23 (2.86)	1.5 [1; 9]	10 (8.33%)	AU;CZ;FR
OPHSP	*Ophonus* (*Metophonus*) sp.		H	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
OXYOBS	*Oxypselaphus obscurus*	(Herbst, 1784)	C	6 (0.01%)	0.05 (0)	3 [3; 3]	2 (1.67%)	CZ
PANBIP	*Panagaeus bipustulatus*	(Fabricius, 1775)	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
PATATR	*Patrobus atrorufus*	(Strøm, 1768)	C	30 (0.04%)	0.25 (8.37)	1.5 [1; 22]	6 (5%)	SW
PLAASS	*Platynus assimilis*	(Paykull, 1790)	C	23 (0.03%)	0.19 (1.3)	2 [1; 5]	11 (9.17%)	AU;CZ;FR
POECUP	*Poecilus cupreus*	(Linnaeus, 1758)	O	17105 (24.25%)	142.54 (267.77)	54 [1; 1592]	117 (97.5%)	AU;CZ;FR;SW
POELEP	*Poecilus lepidus*	(Leske, 1785)	C	9 (0.01%)	0.08 (0.84)	1 [1; 3]	6 (5%)	AU
POEVER	*Poecilus versicolor*	(Sturm, 1824)	C	3355 (4.76%)	27.96 (151.87)	20.5 [1; 653]	38 (31.67%)	AU;CZ;SW
PTEANT	*Pterostichus anthracinus*	(Illiger, 1798)	C	326 (0.46%)	2.72 (51.22)	20.5 [1; 128]	8 (6.67%)	AU

Code	Species	Authority	Trophic guild	Total (%)	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Number (%)	*Country with presence*
PTEMAD	*Pterostichus madidus*	(Fabricius, 1775)	O	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
PTEMEL	*Pterostichus melas*	(Creutzer, 1799)	C	37 (0.05%)	0.31 (11.9)	4 [2; 27]	4 (3.33%)	CZ
PTEMLR	*Pterostichus melanarius*	(Illiger, 1798)	O	17183 (24.36%)	143.19 (181.95)	76.5 [1; 807]	112 (93.33%)	AU;CZ;FR;SW
PTENIG	*Pterostichus niger*	(Schaller, 1783)	C	691 (0.98%)	5.76 (26.88)	5.5 [1; 108]	38 (31.67%)	AU;CZ;SW
PTEOBL	*Pterostichus oblongopunctatus*	(Fabricius, 1787)	C	5 (0.01%)	0.04 (0.71)	2.5 [2; 3]	2 (1.67%)	AU
PTESTR	*Pterostichus strenuus*	(Panzer, 1797)	C	20 (0.03%)	0.17 (4.76)	1.5 [1; 13]	6 (5%)	CZ
PTEVER	*Pterostichus vernalis*	(Panzer, 1796)	C	131 (0.19%)	1.09 (4.94)	2 [1; 19]	33 (27.5%)	AU;CZ;FR;SW
SCYOBL	*Scybalicus oblongiusculus*	(Dejean, 1829)	H	4 (0.01%)	0.03 (1.41)	2 [1; 3]	2 (1.67%)	FR
STOPUM	*Stomis pumicatus*	(Panzer, 1796)	C	17 (0.02%)	0.14 (2.07)	2 [1; 7]	7 (5.83%)	CZ;FR;SW
SYNOBS	*Syntomus obscuroguttatus*	(Duftschmid, 1812)	C	37 (0.05%)	0.31 (3.63)	1.5 [1; 12]	12 (10%)	FR
SYNSP	*Syntomus* sp.		C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
SYNTRU	*Syntomus truncatellus*	(Linnaeus, 1760)	C	7 (0.01%)	0.06 (1.15)	3 [1; 3]	3 (2.5%)	CZ;SW
SYNVIV	*Synuchus vivalis*	(Illiger, 1798)	O	39 (0.06%)	0.33 (2.37)	1 [1; 9]	17 (14.17%)	AU;CZ;SW
TACBIS	*Tachys bistriatus*	(Duftschmid, 1812)	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	FR
TREMIC	*Trechoblemus micros*	(Herbst, 1784)	C	1 (0%)	0.01 (NA)	1 [1; 1]	1 (0.83%)	CZ
TREQUA	*Trechus quadristriatus*	(Schrank, 1781)	O	2562 (3.63%)	21.35 (54.16)	11 [1; 271]	79 (65.83%)	AU;CZ;FR;SW
TRESEC	*Trechus secalis*	(Paykull, 1790)	O	108 (0.15%)	0.9 (9.14)	2 [1; 33]	17 (14.17%)	CZ;SW
All carabid species				70545 (100%)	587.88 (104.3)	424.5 [0; 1592]	120 (100%)	AU;CZ;FR;SW

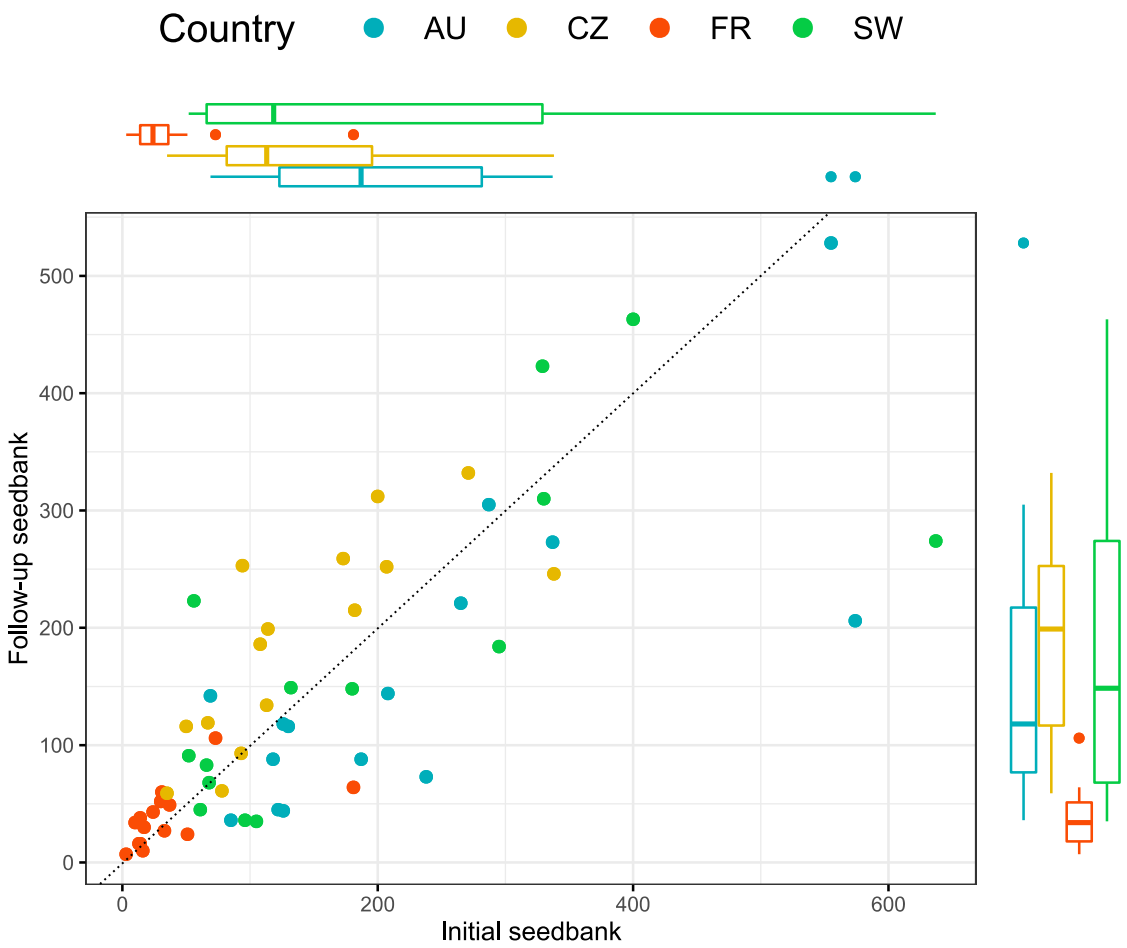


Supp. Mat. Figure IV.2 : The ten most abundant carabid species for each country-session. Colours represent the different trophic guilds, with red for carnivorous, orange for omnivorous and green for granivorous species. In case of missing traps on the fields, i.e. less than 16 traps per field, the activity-density obtained was extrapolated for 16 traps. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'ggplot2' (Wickham, 2016).

5.3. Seedbank description

Supp. Mat. Table IV.3 : Descriptive statistics (mean (SD), median [min, max], and total sum (also express as percentage)) for the initial and the follow-up seedbank estimation before and after the crop cultivation, and for the seedbank change calculated as -log(follow-up seedbank / initial seedbank) according to the country.

	AU (n=15)	CZ (n=30)	FR (n=30)	SW (n=28)	Overall (n=103)
Intital seedbank					
Mean (SD)	228 (157)	142 (84.0)	36.5 (43.0)	201 (171)	140 (138)
Median [Min, Max]	187 [69.0, 574]	113 [35.0, 338]	24.0 [3.00, 181]	119 [52.0, 637]	94.0 [3.00, 637]
Total sum (%)	3427 (23.8%)	4246 (29.6%)	1094 (7.6%)	5614 (39.0%)	14381 (100%)
Follow-up seedbank					
Mean (SD)	162 (131)	189 (86.4)	38.4 (25.2)	181 (138)	139 (118)
Median [Min, Max]	118 [36.0, 528]	199 [59.0, 332]	34.0 [7.00, 106]	149 [35.0, 463]	93.0 [7.00, 528]
Total sum (%)	2427 (16.9%)	5672 (39.6%)	1152 (8.1%)	5064 (35.4%)	14315 (100%)
Seedbank change					
Mean (SD)	-0.425 (0.534)	0.337 (0.358)	0.264 (0.630)	-0.0906 (0.638)	0.0885 (0.609)
Median [Min, Max]	-0.293 [-1.18, 0.722]	0.404 [-0.318, 0.990]	0.373 [-1.04, 1.22]	-0.0313 [-1.10, 1.38]	0.167 [-1.18, 1.38]

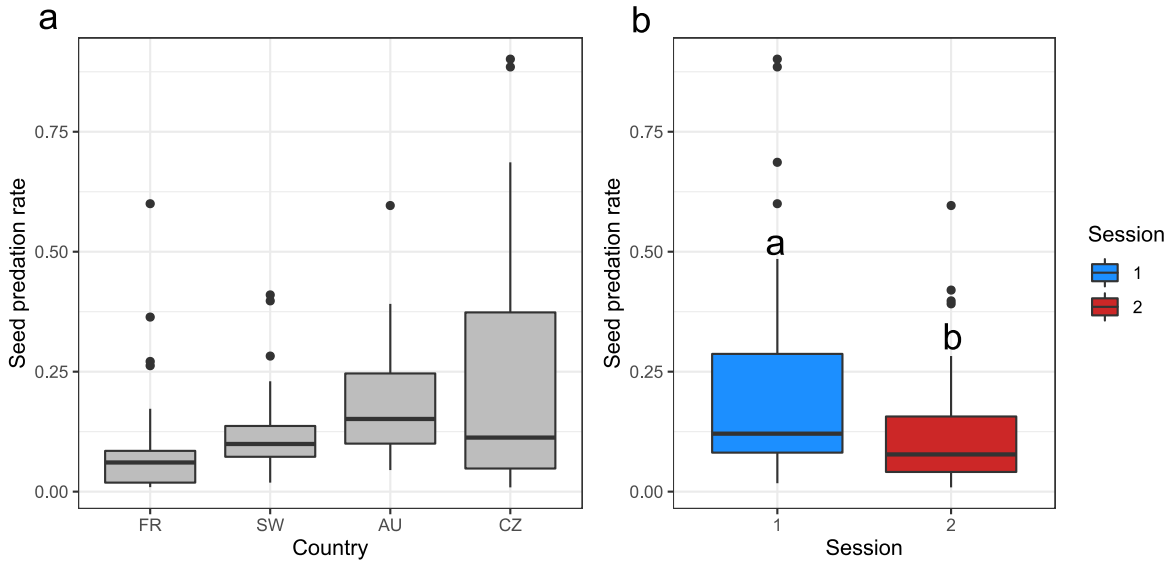


Supp. Mat. Figure IV.3 : Initial against follow-up seedbank, with associated boxplot for the 59 fields with colours indicating the country. The dashed straight line corresponds to the situation where initial = follow-up seedbank. The points below this line correspond to a reduction of the seedbank size, and the points above correspond to an increase of the seedbank size. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'ggpubr' (Kassambara, 2019).

5.4. Seed card description

Supp. Mat. Table IV.4 : Descriptive statistics (mean (SD) and median [min, max]) for the average number of seeds eaten and seed predation rate per field and session. Sixteen seed cards were exposed per field, with fifty *Poa annua* L. seeds on each card, leading to 800 seeds exposed per field and session during 7 days. All countries included 15 fields with two sampling sessions (n = 30).

	AU (n=30)	CZ (n=30)	FR (n=30)	SW (n=30)	Overall (n=120)
Number of seeds eaten / field and session					
Mean (SD)	149 (98.2)	190 (201)	76.0 (102)	98.4 (76.5)	128 (135)
Median	121	90.0	48.5	75.0	75.5
[Min, Max]	[36.0, 477]	[7.00, 721]	[7.00, 480]	[15.0, 328]	[7.00, 721]
Predation rate / field and session					
Mean (SD)	0.187 (0.123)	0.238 (0.252)	0.0951 (0.127)	0.125 (0.0952)	0.161 (0.169)
Median	0.151	0.113	0.0606	0.0994	0.0956
[Min, Max]	[0.0450, 0.596]	[0.00875, 0.901]	[0.00933, 0.600]	[0.0188, 0.410]	[0.00875, 0.901]



Supp. Mat. Figure IV.4 : Weed seed predation rate (seed cards) according to (a) the countries and (b) the sampling session. Letters indicate significant differences between sessions, and are based on the model with granivores explaining seed predation rates presented in **Supp. Mat. Table IV.11**. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'ggplot2' (Wickham, 2016).

Supp. Mat. Table IV.5 : Descriptive statistics (mean (SD) and median [min, max]) for the *per capita* seed consumption (PCSC) per field and session for the different carabid groups. The PCSC was calculated as the number of seeds consumed divided by the number of carabids captured per field and session (for each carabid group separately).

	AU (n=30)	CZ (n=30)	FR (n=30)	SW (n=30)	Overall (n=120)
PCSC all carabids					
Mean (SD)	0.228 (0.300)	0.493 (0.423)	0.222 (0.223)	0.274 (0.340)	0.304 (0.344)
Median [Min, Max]	0.140 [0.050, 1.60]	0.349 [0.019, 1.30]	0.163 [0.018, 0.919]	0.142 [0.032, 1.50]	0.173 [0.018, 1.60]
PCSC seed-eating carabids					
Mean (SD)	0.327 (0.384)	0.931 (0.932)	0.620 (0.626)	0.328 (0.402)	0.551 (0.668)
Median [Min, Max]	0.187 [0.055, 2.05]	0.521 [0.055, 3.34]	0.503 [0.038, 2.81]	0.183 [0.038, 1.70]	0.261 [0.038, 3.34]
PCSC granivores					
Mean (SD)	7.63 (9.68)	11.7 (14.6)	8.88 (8.34)	3.30 (3.78)	7.88 (10.2)
Median [Min, Max]	4.01 [0.596, 38.7]	5.24 [0.400, 51.6]	5.71 [0.737, 32.7]	1.86 [0.229, 14.7]	4.03 [0.229, 51.6]
PCSC omnivores					
Mean (SD)	1.08 (4.16)	1.18 (1.23)	0.727 (0.818)	0.522 (0.811)	0.879 (2.23)
Median [Min, Max]	0.221 [0.061, 23.0]	0.622 [0.056, 4.37]	0.555 [0.040, 3.64]	0.202 [0.039, 3.95]	0.295 [0.039, 23.0]

5.5. Description of alternative prey

Supp. Mat. Table IV.6 : Correspondence between the index used to estimate the number of Collembola and the range of abundance per sample. We then converted this index into abundance by taking the mean of the corresponding range, then into biomass.

Collembola range	Index
0	1
1	2
2	3
3 to 4	4
5 to 8	5
9 to 16	6
17 to 32	7
33 to 64	8
65 to 128	9
129 to 256	10
257 to 512	11
513 to 1024	12
1025 to 2048	13

Supp. Mat. Table IV.7 : Description of the alternative prey sampled in experiment (two sessions for all countries with the exception of Austria). We detailed the field occurrence (number of fields with presence and the corresponding percentage), the abundance (mean (SD), median [min, max] and the total abundance) and the biomass (mean (SD), median [min, max] and the total biomass) for all Arachnida, Aphididae, Collembola and the sum of these three groups. We converted the counts into biomass using equations that derive mass from body length (Nentwig *et al.*, 2019; Pey *et al*., 2014) for European Arachnida (Penell *et al.*, 2018), and using estimation of individual masses from the literature for Collembola (Caballero *et al*., 2004) and Aphididae (Migui & Lamb, 2006).

	AU (n=15)	CZ (n=30)	FR (n=30)	SW (n=30)	Overall (n=105)
Arachnida					
Occurrence	15 (100%)	30 (100%)	30 (100%)	30 (100%)	105 (100%)
Abundance					
Mean (SD)	13.6 (15.3)	70.1 (97.7)	32.8 (23.0)	28.5 (17.0)	39.5 (57.8)
Median [Min, Max]	7.00 [2.00, 62.0]	36.0 [10.0, 437]	27.5 [4.00, 94.0]	25.0 [1.00, 82.0]	26.0 [1.00, 437]
Sum	205	2104	984	877	4170
Biomass (mg)					
Mean (SD)	7.77 (5.35)	94.5 (161)	26.5 (19.8)	18.2 (10.8)	40.9 (92.7)
Median [Min, Max]	5.38 [3.06, 19.3]	37.7 [8.80, 715]	19.9 [4.46, 89.2]	15.8 [0.682, 48.3]	18.6 [0.682, 715]
Sum	116.62	2835.80	796.23	546.88	4295.55
Aphididae					
Occurrence	15 (100%)	30 (100%)	30 (100%)	30 (100%)	105 (100%)
Abundance					
Mean (SD)	1100 (1850)	135 (128)	66.6 (69.9)	628 (879)	394 (906)
Median [Min, Max]	209 [32.0, 6670]	89.0 [28.0, 646]	43.0 [14.0, 349]	314 [53.0, 3950]	107 [14.0, 6670]
Sum	16459	4049	1999	18840	41347
Biomass (mg)					
Mean (SD)	4940 (8330)	607 (578)	300 (314)	2830 (3950)	1770 (4080)
Median [Min, Max]	941 [144, 30000]	401 [126, 2910]	194 [63.0, 1570]	1410 [239, 17800]	482 [63.0, 30000]
Sum	74065.5	17982	8995.5	81909	182952
Collembola					
Occurrence	15 (100%)	30 (100%)	30 (100%)	26 (86.6%)	101 (96.1%)
Abundance					
Mean (SD)	4350 (3500)	1450 (1020)	4720 (2010)	52.7 (129)	2400 (2650)
Median [Min, Max]	3370 [632, 11100]	1160 [494, 5580]	4660 [1350, 8650]	6.50 [0.00, 542]	1330 [0.00, 11100]
Sum	65237	43487	141494	1582	251800
Biomass (mg)					
Mean (SD)	358 (288)	119 (84.2)	388 (166)	4.34 (10.6)	198 (218)
Median [Min, Max]	277 [52.1, 918]	95.2 [40.7, 459]	384 [111, 712]	0.535 [0.00, 44.6]	109 [0.00, 918]
Sum	5372.9	3426.7	11653.5	129.9	20583.2
Sum of the three groups					
Abundance					
Mean (SD)	5460 (3880)	1650 (1050)	4820 (2000)	709 (898)	2830 (2740)
Median [Min, Max]	4570 [777, 13200]	1350 [634, 5700]	4790 [1400, 8860]	369 [65.0, 4040]	1830 [65.0, 13200]
Sum	81900	49640	144477	21276	297293
Biomass (mg)					
Mean (SD)	5300 (8330)	821 (587)	715 (350)	2850 (3950)	2010 (4060)
Median [Min, Max]	1140 [425, 30100]	668 [208, 3110]	644 [238, 1770]	1460 [250, 17800]	813 [208, 30100]
Sum	79555.06	24637.91	21445.22	85457.18	211095.4

Supp. Mat. Table IV. 8 : Description of the Arachnida trapped in experiment (two sessions for all countries with the exception of Austria). We detailed the total captured (number of individuals), the number of individuals captured per field (mean (SD); median [min, max]) and the field occurrence (number of fields with presence and the corresponding percentage).

Group of prey	Austria(n = 15)				The Czech Republic (n = 30)				France (n = 30)				Sweden (n = 30)				Overall (n = 105)			
	Total	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Occurrence	Total	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Occurrence	Total	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Occurrence	Total	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Occurrence	Total	Mean (SD)	Median [Min; Max]	Occurrence
Agelenidae	1	0.07 (0.26)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (6.6%)	1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)									2	0.02 (0.14)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (1.9%)
Araneidae	5	0.33 (0.62)	0.00 [0.00, 2.00]	4 (26.6%)	987	32.9 (79.1)	4.00 [0.00, 356]	25 (83.3%)	124	4.13 (4.86)	2.00 [0.00, 21.0]	25 (83.3%)	5	0.17 (0.46)	0.00 [0.00, 2.00]	4 (13.3%)	1121	10.7 (44.2)	1.00 [0.00, 356]	58 (55.2%)
Clubionidae					8	0.27 (0.58)	0.00 [0.00, 2.00]	6 (20%)	2	0.07 (0.25)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (6.6%)					10	0.1 (0.35)	0.00 [0.00, 2.00]	8 (7.6%)
Dictynidae					1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)	1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)					2	0.02 (0.14)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (1.9%)
Gnaphosidae					7	0.23 (0.57)	0.00 [0.00, 2.00]	5 (16.6%)					1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)	8	0.08 (0.33)	0.00 [0.00, 2.00]	6 (5.7%)
Linyphiidae	112	7.47 (6.89)	6.00 [0.00, 25.0]	13 (86.6%)	425	14.2 (10.7)	13.0 [1.00, 45.0]	30 (100%)	566	18.9 (13.8)	15.5 [2.00, 47.0]	30 (100%)	658	21.9 (14.2)	19.5 [0.00, 67.0]	29 (96.6%)	1761	16.8 (13.1)	15.0 [0.00, 67.0]	102 (97.1%)
Lycosidae	6	0.4 (0.83)	0.00 [0.00, 3.00]	4 (26.6%)	152	5.07 (9.48)	2.00 [0.00, 45.0]	19 (63.3%)	91	3.03 (6.7)	0.00 [0.00, 28.0]	13 (43.3%)	64	2.13 (2)	2.00 [0.00, 6.00]	22 (73.3%)	313	2.98 (6.42)	1.00 [0.00, 45.0]	58 (55.2%)
Mimetidae					1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)									1	0.01 (0.1)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (0.9%)
Miturgidae					1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)					1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)	2	0.02 (0.14)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (1.9%)
Opiliones					5	0.17 (0.46)	0.00 [0.00, 2.00]	4 (13.3%)	5	0.17 (0.46)	0.00 [0.00, 2.00]	4 (13.3%)	2	0.07 (0.25)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (6.6%)	12	0.11 (0.38)	0.00 [0.00, 2.00]	10 (9.5%)
Philodromidae					16	0.53 (1.25)	0.00 [0.00, 5.00]	7 (23.3%)	1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)					17	0.16 (0.71)	0.00 [0.00, 5.00]	8 (7.6%)
Phrurolithidae					2	0.07 (0.25)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (6.6%)									2	0.02 (0.14)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (1.9%)
Pisauridae					52	1.73 (2.43)	0.500 [0.00, 9.00]	15 (50%)	2	0.07 (0.25)	0.00 [0.00, 1.00]	2 (6.6%)					54	0.51 (1.51)	0.00 [0.00, 9.00]	17 (16.1%)
Pseudoscorpiones	55	3.67 (14.2)	0.00 [0.00, 55.0]	1 (6.6%)	1	0.03 (0.18)	0.00 [0.00, 1.00]	1 (3.3%)	61	2.03 (3.12)	0.00 [0.00, 10.0]	14 (46.6%)					117	1.11 (5.64)	0.00 [0.00, 55.0]	16 (15.2%)
Salticidae					6	0.2 (0.61)	0.00 [0.00, 3.00]	4 (13.3%)	3	0.1 (0.4)	0.00 [0.00, 2.00]	2 (6.6%)	3	0.1 (0.4)	0.00 [0.00, 2.00]	2 (6.6%)	12	0.11 (0.45)	0.00 [0.00, 3.00]	8 (7.6%)
Tetragnahidae	20	1.33 (1.35)	1.00 [0.00, 4.00]	10 (66.6%)	65	2.17 (1.88)	2.00 [0.00, 6.00]	25 (83.3%)	13	0.43 (0.68)	0.00 [0.00, 2.00]	10 (33.3%)	9	0.3 (0.84)	0.00 [0.00, 4.00]	5 (16.6%)	107	1.02 (1.48)	0.00 [0.00, 6.00]	50 (47.6%)
Theridiidae	5	0.33 (0.49)	0.00 [0.00, 1.00]	5 (33.3%)	239	7.97 (7.16)	6.00 [1.00, 28.0]	30 (100%)	47	1.57 (1.28)	2.00 [0.00, 4.00]	21 (70%)	47	1.57 (1.91)	1.00 [0.00, 8.00]	19 (63.3%)	338	3.22 (5.01)	1.00 [0.00, 28.0]	75 (71.4%)
Thomisidae					135	4.5 (7.48)	1.00 [0.00, 35.0]	18 (60%)	68	2.27 (2.74)	1.50 [0.00, 9.00]	19 (63.3%)	40	1.33 (3.16)	0.00 [0.00, 17.0]	14 (46.6%)	243	2.31 (4.79)	0.00 [0.00, 35.0]	51 (48.5%)
Unidentified													24	0.8 (1.73)	0.00 [0.00, 8.00]	10 (33.3%)	24	0.23 (0.98)	0.00 [0.00, 8.00]	10 (9.5%)

Supp. Mat. Table IV.9 : Description of all alternative prey trapped in experiment (two sessions for all countries with the exception of Austria). We detailed the mean (standard deviation) and the total captured (sum of the number of individuals) for each group per country.

	Austria (n=15)		Czech Republic (n=30)		France (n=30)		Sweden (n=30)		Overall (n=105)	
	Mean (SD)	**Sum**	**Mean (SD)**	**Sum**	**Mean (SD)**	**Sum**	**Mean (SD)**	**Sum**	**Mean (SD)**	**Sum**
Collembola	4350 (3500)	141494	1450 (1020)	65237	4720 (2010)	43487	52.7 (129)	1582	2400 (2650)	251800 (71.69%)
Aphididae	1100 (1850)	1999	135 (128)	16459	66.6 (69.9)	4049	628 (879)	18840	394 (906)	41347 (11.77%)
Thysanoptera	72.0 (36.2)	7310	121 (84.2)	1080	244 (162)	3644	155 (108)	4651	159 (128)	16685 (4.75%)
Hymenoptera (except Formicidae and symphyta larvae)	68.1 (35.9)	1881	72.2 (51.5)	1022	62.7 (52.4)	2166	153 (88.4)	4580	91.9 (73.2)	9649 (2.75%)
Nematocera	62.1 (35.9)	4813	52.8 (59.9)	932	160 (155)	1583	2.03 (3.62)	61	70.4 (108)	7389 (2.1%)
Auchenorrhyncha	8.20 (6.68)	552	108 (95.4)	123	18.4 (21.7)	3250	24.7 (29.2)	740	44.4 (67.7)	4665 (1.33%)
Brachycera	27.1 (12.4)	973	60.4 (73.9)	407	32.4 (29.0)	1812	33.5 (48.7)	1005	40.0 (51.1)	4197 (1.19%)
Arachnida	13.6 (15.3)	984	70.1 (97.7)	204	32.8 (23.0)	2104	28.5 (17.0)	854	39.5 (57.8)	4146 (1.18%)
Chrysomelidae	39.9 (45.0)	766	21.2 (25.7)	598	25.5 (32.4)	635	16.4 (28.1)	493	23.7 (32.0)	2492 (0.71%)
Other coleoptera	0.467 (0.834)	174	41.0 (23.9)	7	5.80 (6.89)	1229	9.50 (8.14)	285	16.1 (21.2)	1695 (0.48%)
Staphylinidae	1.73 (1.98)	384	22.9 (19.1)	26	12.8 (11.8)	686	19.0 (25.0)	571	15.9 (19.1)	1667 (0.47%)
Other larvae	33.7 (17.2)	826	2.47 (5.46)	506	27.5 (32.2)	74	4.57 (5.75)	137	14.7 (22.8)	1543 (0.4%)
Heteroptera	18.6 (19.7)	40	16.9 (11.6)	279	1.33 (1.81)	506	17.6 (11.7)	529	12.9 (13.5)	1354 (0.39%)
Coccinellidae	0.00 (0.00)	4	5.23 (9.65)	0	0.133 (0.434)	157	21.4 (22.2)	643	7.66 (15.6)	804 (0.23%)
Egg, cocoon, pupae	2.40 (4.52)	459	0.400 (1.61)	36	15.3 (27.8)	12	0.300 (0.952)	9	4.91 (16.2)	516 (0.15%)
Formicidae	3.87 (6.40)	74	4.13 (6.82)	58	2.47 (3.29)	124	3.73 (7.75)	112	3.50 (6.22)	368 (0.1%)
Neuroptera	0.00 (0.00)	1	1.53 (2.06)	0	0.0333 (0.183)	46	6.80 (5.30)	204	2.39 (4.16)	251 (0.07%)
Lepidoptera	1.07 (1.44)	19	1.03 (1.30)	16	0.633 (1.10)	31	0.733 (1.31)	22	0.838 (1.26)	88 (0.03%)
Curculionidae	0.933 (1.49)	6	0.367 (0.490)	14	0.200 (0.551)	11	0.967 (1.54)	29	0.571 (1.11)	60 (0.02%)
Gastropoda	0.00 (0.00)	41	0.467 (0.776)	0	1.37 (2.39)	14	0.133 (0.346)	4	0.562 (1.44)	59 (0.02%)
Diplura	0.00 (0.00)	57	0.00 (0.00)	0	1.90 (4.56)	0	0.00 (0.00)	0	0.543 (2.56)	57 (0.02%)
Unidentifiable prey	1.47 (1.55)	4	0.767 (4.20)	22	0.133 (0.434)	23	0.0333 (0.183)	1	0.476 (2.36)	50 (0.01%)
Cantharidae	0.400 (0.828)	11	0.800 (1.52)	6	0.367 (0.809)	24	0.267 (0.521)	8	0.467 (1.02)	49 (0.01%)
Chilopoda	0.200 (0.561)	6	1.00 (1.80)	3	0.200 (0.407)	30	0.233 (0.679)	7	0.438 (1.12)	46 (0.01%)
Symphyta larvae	0.800 (0.775)	26	0.100 (0.305)	12	0.867 (1.57)	3	0.00 (0.00)	0	0.390 (0.976)	41 (0.01%)
Isopoda	0.667 (2.58)	7	0.367 (0.718)	10	0.233 (0.504)	11	0.300 (0.837)	9	0.352 (1.15)	37 (0.01%)
Diplopoda	0.267 (0.799)	6	0.500 (0.861)	4	0.200 (0.664)	15	0.333 (1.06)	10	0.333 (0.862)	35 (0.01%)
Dermaptera	0.533 (1.81)	7	0.467 (1.85)	8	0.233 (0.568)	14	0.00 (0.00)	0	0.276 (1.24)	29 (0.01%)
Elateridae	0.400 (0.828)	7	0.200 (0.610)	6	0.233 (0.568)	6	0.333 (1.12)	10	0.276 (0.803)	29 (0.01%)
Psocoptera	0.00 (0.00)	9	0.600 (1.19)	0	0.300 (0.596)	18	0.00 (0.00)	0	0.257 (0.747)	27 (0.01%)
Sternorrhyncha	0.933 (1.98)	1	0.100 (0.305)	14	0.0333 (0.183)	3	0.00 (0.00)	0	0.171 (0.814)	18 (0.01%)
Other	0.00 (0.00)	0	0.00 (0.00)	0	0.00 (0.00)	0	0.333 (1.65)	10	0.0952 (0.883)	10 (0%)
Silphidae	0.00 (0.00)	0	0.00 (0.00)	0	0.00 (0.00)	0	0.233 (0.626)	7	0.0667 (0.347)	7 (0%)
Orthoptera	0.00 (0.00)	3	0.0667 (0.254)	0	0.100 (0.305)	2	0.00 (0.00)	0	0.0476 (0.214)	5 (0%)
Blattidae	0.00 (0.00)	2	0.00 (0.00)	0	0.0667 (0.365)	0	0.00 (0.00)	0	0.0190 (0.195)	2 (0%)
Enchytraeidae	0.00 (0.00)	2	0.00 (0.00)	0	0.0667 (0.365)	0	0.00 (0.00)	0	0.0190 (0.195)	2 (0%)
Nematoda	0.00 (0.00)	1	0.00 (0.00)	0	0.0333 (0.183)	0	0.00 (0.00)	0	0.00952 (0.0976)	1 (0%)

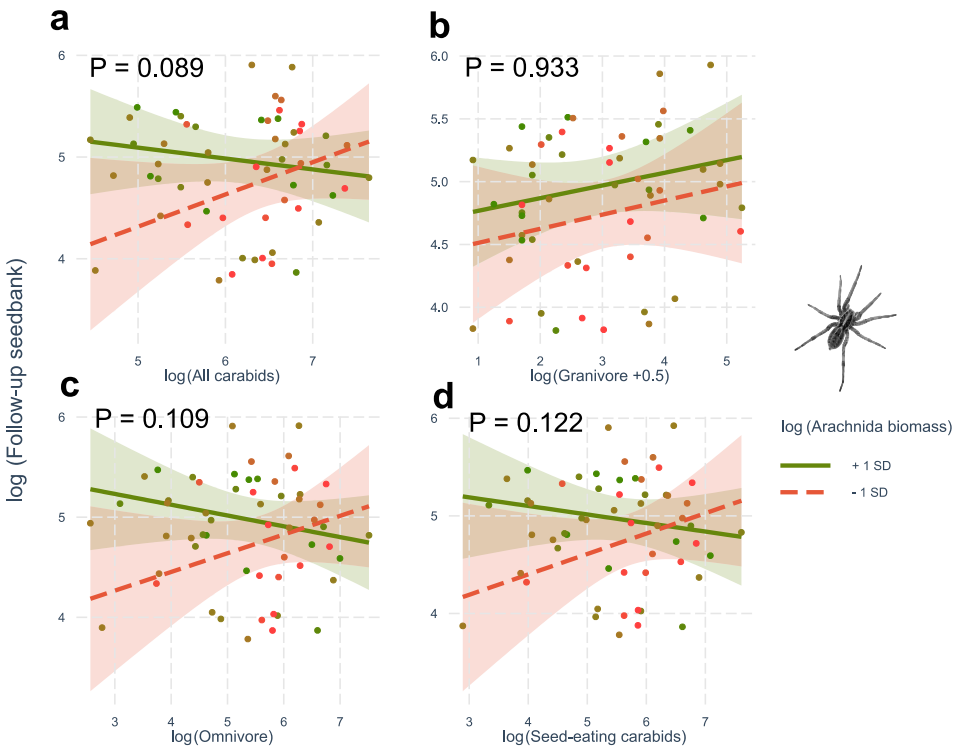
5.6. Effect of the different groups of carabids on the weed seedbank change and modulation by the alternative prey

Supp. Mat. Table IV.10 : Results of linear models (LMs) relating the follow-up seedbank to the initial seedbank, proportion of arable crops, pesticide intensity and AD of carabids alone or in interaction with alternative prey biomass. Five different analysis were conducted to test the effect of carabids (Std. Error) alone on seedbank change and to assess the interaction effect of carabids (Std. Error) with alternative prey (Aphididae, Collembola, Arachnida and the total of alternative prey). We fitted models for sessions 1 and 2 separately. For each model we reported the corresponding session with the number of observations (n), the AIC, the R-squared (R^2), and for each variable in the model we reported the estimate with standard error (Est. (Std. Error)), the F-value (F), the degree of freedom (Df) and the P-value. In addition, we added the analysis of the contribution of carnivores to the regulation of the seed bank.

Analyses	Session	AIC	R^2	Explanatory variable	Est. (Std. Error)	F	Df	P-value
All carabids								
Effect of all carabids	1 (n = 57)	103.3	0.68	log(All carabids)	0.01 (0.11)	0.00	1	0.952
				log(Initial seedbank)	0.71 (0.08)	73.43	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.03 (0.05)	0.48	1	0.492
				pCrop	0.54 (0.43)	1.58	1	0.214
	2 (n = 57)	92.4	0.73	log(All carabids)	-0.31 (0.9)	10.89	1	0.002**
				log(Initial seedbank)	0.73 (0.07)	98.18	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.04 (0.04)	1.02	1	0.317
				pCrop	0.13 (0.41)	0.10	1	0.756
Effect of all carabids x aphids	1 (n = 57)	98.7	0.72	log(All carabids) : log(Aphid)	0.04 (0.11)	0.16	1	0.694
				log(All carabids)	-0.24 (0.68)	0.05	1	0.817
				log(Aphid)	-0.43 (0.68)	7.93	1	0.007**
				log(Initial seedbank)	0.75 (0.08)	84.54	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.08 (0.05)	2.70	1	0.107
				pCrop	0.72 (0.41)	3.01	1	0.089.
	2 (n = 42)	72.6	0.76	log(All carabids) : log(Aphid)	-0.01 (0.19)	0.00	1	0.973
				log(All carabids)	-0.18 (1.14)	2.71	1	0.109
				log(Aphid)	0.03 (1.08)	0.01	1	0.939
				log(Initial seedbank)	0.72 (0.09)	65.98	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.09 (0.06)	2.17	1	0.150
				pCrop	-0.29 (0.51)	0.31	1	0.581
Effect of all carabids x collembola	1 (n = 57)	106.8	0.67	log(All carabids) : log(Collembola+0.5)	0.05 (0.07)	0.44	1	0.511
				log(All carabids)	-0.24 (0.41)	0.01	1	0.909
				log(Collembola+0.5)	-0.32 (0.50)	0.02	1	0.896
				log(Initial seedbank)	0.70 (0.09)	64.86	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.03 (0.05)	0.43	1	0.514
				pCrop	0.56 (0.51)	1.23	1	0.273
	2 (n = 42)	65.8	0.79	log(All carabids) : log(Collembola+0.5)	0.01 (0.07)	0.05	1	0.832
				log(All carabids)	-0.27 (0.32)	2.71	1	0.109
				log(Collembola+0.5)	0.01 (0.41)	6.15	1	0.018*
				log(Initial seedbank)	0.77 (0.08)	100.88	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.14 (0.06)	6.12	1	0.018*
				pCrop	0 (0.48)	0.00	1	0.999
Effect of all carabids x arachnida	1 (n = 57)	102.4	0.7	log(All carabids) : log(Arachnida)	-0.30 (0.18)	3.01	1	0.089.
				log(All carabids)	0.88 (0.51)	0.03	1	0.868
				log(Arachnida)	2.08 (1.12)	1.41	1	0.240
				log(Initial seedbank)	0.68 (0.09)	61.79	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.05 (0.05)	0.99	1	0.324
				pCrop	0.52 (0.43)	1.51	1	0.225
	2 (n = 42)	70.5	0.77	log(All carabids) : log(Arachnida)	0.11 (0.12)	0.87	1	0.358
				log(All carabids)	-0.66 (0.50)	2.58	1	0.117
				log(Arachnida)	-0.53 (0.65)	0.94	1	0.338
				log(Initial seedbank)	0.70 (0.08)	79.23	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.09 (0.06)	2.49	1	0.123
				pCrop	-0.07 (0.54)	0.02	1	0.897
Effect of all carabids x total prey	1 (n = 57)	96.9	0.72	log(All carabids) : log(Total prey)	0.20 (0.16)	1.66	1	0.203
				log(All carabids)	-1.40 (1.08)	0.02	1	0.896
				log(Total prey)	-1.48 (1.0)	8.37	1	0.006**
				log(Initial seedbank)	0.72 (0.08)	85.05	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.08 (0.05)	2.81	1	0.100.
				pCrop	0.59 (0.40)	2.21	1	0.143

Analyses	Session	AIC	R^2	Explanatory variable	Est. (Std. Error)	F	Df	P-value
Effect of all carabids x total prey	2 (n = 42)	69	0.78	log(All carabids) : log(Total prey)	0.34 (0.28)	1.41	1	0.243
				log(All carabids)	-2.11 (1.86)	2.65	1	0.113
				log(Total prey)	-1.73 (1.62)	1.71	1	0.199
				log(Initial seedbank)	0.67 (0.08)	67.42	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.11 (0.06)	3.84	1	0.058.
				pCrop	-0.05 (0.49)	0.01	1	0.918
Granivore carabids								
Effect of granivores	1 (n = 57)	101.7	0.69	log(Granivore+0.5)	0.09 (0.08)	1.46	1	0.230
				log(Initial seedbank)	0.68 (0.08)	65.91	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.02 (0.05)	0.12	1	0.733
				pCrop	0.35 (0.45)	0.6	1	0.442
	2 (n = 57)	102	0.69	log(Granivore+0.5)	-0.07 (0.06)	1.17	1	0.285
				log(Initial seedbank)	0.74 (0.08)	79.73	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.06 (0.05)	1.13	1	0.293
				pCrop	0.64 (0.43)	2.19	1	0.145
Effect of granivores x aphids	1 (n = 57)	97.2	0.72	log(Granivore+0.5) : log(Aphid)	-0.02 (0.05)	0.12	1	0.727
				log(Granivore)	0.20 (0.35)	1.42	1	0.239
				log(Aphid)	-0.10 (0.16)	7.84	1	0.007**
				log(Initial seedbank)	0.71 (0.08)	75.99	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.06 (0.05)	1.48	1	0.229
				pCrop	0.54 (0.43)	1.52	1	0.223
	2 (n = 42)	73.1	0.76	log(Granivore+0.5) : log(Aphid)	0.05 (0.10)	0.32	1	0.576
				log(Granivore+0.5)	-0.44 (0.59)	2.01	1	0.165
				log(Aphid)	-0.12 (0.23)	0.00	1	0.959
				log(Initial seedbank)	0.75 (0.09)	65.69	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.14 (0.06)	5.87	1	0.021*
				pCrop	-0.13 (0.51)	0.07	1	0.798
Effect of granivores x collembola	1 (n = 57)	104.9	0.68	log(Granivore+0.5) : log(Collembola+0.5)	-0.02 (0.03)	0.58	1	0.449
				log(Granivore)	0.20 (0.16)	1.52	1	0.223
				log(Collembola+0.5)	0.09 (0.12)	0.07	1	0.790
				log(Initial seedbank)	0.71 (0.09)	59.92	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.02 (0.05)	0.09	1	0.772
				pCrop	0.29 (0.51)	0.33	1	0.568
	2 (n = 42)	66.3	0.79	log(Granivore+0.5) : log(Collembola+0.5)	-0.05 (0.04)	1.72	1	0.198
				log(Granivore)	0.18 (0.19)	0.60	1	0.446
				log(Collembola+0.5)	0.26 (0.14)	4.78	1	0.036*
				log(Initial seedbank)	0.82 (0.09)	89.60	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.16 (0.06)	7.58	1	0.009**
				pCrop	-0.24 (0.55)	0.19	1	0.666
Effect of granivores x arachnida	1 (n = 57)	103.7	0.69	log(Granivore+0.5) : log(Arachnida)	-0.01 (0.11)	0.01	1	0.933
				log(Granivore)	0.13 (0.32)	1.87	1	0.178
				log(Arachnida)	0.19 (0.33)	1.74	1	0.194
				log(Initial seedbank)	0.64 (0.09)	52.21	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.04 (0.05)	0.53	1	0.470
				pCrop	0.22 (0.47)	0.22	1	0.642
	2 (n = 42)	72.8	0.76	log(Granivore+0.5) : log(Arachnida)	-0.01 (0.10)	0.00	1	0.960
				log(Granivore)	-0.07 (0.39)	1.43	1	0.241
				log(Arachnida)	0.07 (0.29)	0.55	1	0.465
				log(Initial seedbank)	0.73 (0.09)	70.97	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.13 (0.07)	3.79	1	0.060.
				pCrop	0.04 (0.61)	0.01	1	0.943
Effect of granivores x total prey	1 (n = 57)	97.3	0.72	log(Granivore+0.5) : log(Total prey)	-0.01 (0.06)	0.05	1	0.828
				log(Granivore)	0.17 (0.43)	1.19	1	0.281
				log(Total prey)	-0.15 (0.20)	7.81	1	0.007**
				log(Initial seedbank)	0.68 (0.08)	73.26	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.05 (0.05)	1.08	1	0.304
				pCrop	0.42 (0.43)	0.96	1	0.332
	2 (n = 42)	71.7	0.76	log(Granivore+0.5) : log(Total prey)	0.04 (0.13)	0.10	1	0.752
				log(Granivore)	-0.36 (0.83)	1.53	1	0.225
				log(Total prey)	0.08 (0.34)	1.34	1	0.255
				log(Initial seedbank)	0.71 (0.09)	61.25	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.14 (0.06)	5.94	1	0.020*
				pCrop	0.02 (0.51)	0.00	1	0.971

Analyses	Session	AIC	R^2	Explanatory variable	Est. (Std. Error)	F	Df	P-value
Omnivore carabids								
Effect of omnivores	1 (n = 57)	103.3	0.68	log(Omnivore)	-0.01 (0.08)	0.02	1	0.882
				log(Initial seedbank)	0.72 (0.08)	75.28	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.04 (0.05)	0.54	1	0.467
				pCrop	0.53 (0.42)	1.57	1	0.215
	2 (n = 57)	95.8	0.72	log(Omnivore)	-0.23 (0.09)	7.31	1	0.009**
				log(Initial seedbank)	0.75 (0.08)	95.41	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.05 (0.05)	1.03	1	0.316
				pCrop	0.24 (0.41)	0.35	1	0.556
Effect of omnivores x aphids	1 (n = 57)	98.9	0.71	log(Omnivore) : log(Aphid)	0.0 (0.07)	0.00	1	0.965
				log(Omnivore)	0.0 (0.46)	0.10	1	0.758
				log(Aphid)	-0.18 (0.42)	7.94	1	0.007**
				log(Initial seedbank)	0.74 (0.08)	78.60	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.8 (0.05)	2.28	1	0.137
				pCrop	0.69 (0.41)	2.80	1	0.100
	2 (n = 42)	73.7	0.75	log(Omnivore) : log(Aphid)	0.01 (0.15)	0.01	1	0.939
				log(Omnivore)	-0.21 (0.91)	1.71	1	0.199
				log(Aphid)	-0.05 (0.78)	0.01	1	0.926
				log(Initial seedbank)	0.73 (0.09)	65.83	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.10 (0.06)	2.89	1	0.098.
				pCrop	-0.27 (0.52)	0.27	1	0.609
Effect of omnivores x collembola	1 (n = 57)	105.5	0.68	log(Omnivore) : log(Collembola+0.5)	0.06 (0.05)	1.60	1	0.212
				log(Omnivore)	-0.33 (0.27)	0.01	1	0.905
				log(Collembola+0.5)	-0.36 (0.29)	0.00	1	0.996
				log(Initial seedbank)	0.70 (0.08)	67.65	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.04 (0.05)	0.45	1	0.504
				pCrop	0.50 (0.50)	1.01	1	0.319
	2 (n = 42)	67.2	0.79	log(Omnivore) : log(Collembola+0.5)	0.0 (0.06)	0.00	1	0.949
				log(Omnivore)	-0.14 (0.24)	1.51	1	0.228
				log(Collembola+0.5)	0.07 (0.31)	5.92	1	0.020*
				log(Initial seedbank)	0.78 (0.08)	96.01	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.16 (0.06)	7.19	1	0.011*
				pCrop	0.02 (0.51)	0.00	1	0.975
Effect of omnivores x arachnida	1 (n = 57)	102.8	0.69	log(Omnivore) : log(Arachnida)	-0.21 (0.13)	2.67	1	0.109
				log(Omnivore)	0.58 (0.37)	0.02	1	0.894
				log(Arachnida)	1.33 (0.73)	1.37	1	0.247
				log(Initial seedbank)	0.69 (0.09)	65.73	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.05 (0.05)	0.68	1	0.413
				pCrop	0.51 (0.42)	1.46	1	0.232
	2 (n = 42)	71.8	0.76	log(Omnivore) : log(Arachnida)	0.08 (0.10)	0.62	1	0.436
				log(Omnivore)	-0.46 (0.42)	1.65	1	0.208
				log(Arachnida)	-0.30 (0.49)	1.03	1	0.317
				log(Initial seedbank)	0.73 (0.08)	75.64	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.11 (0.05)	3.69	1	0.063.
				pCrop	-0.07 (0.55)	0.02	1	0.895
Effect of omnivores x total prey	1 (n = 57)	96.9	0.72	log(Omnivore) : log(Total prey)	0.14 (0.11)	1.65	1	0.205
				log(Omnivore)	-0.99 (0.77)	0.01	1	0.915
				log(Total prey)	-1.01 (0.64)	8.34	1	0.006**
				log(Initial seedbank)	0.73 (0.08)	87.01	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.08 (0.05)	2.82	1	0.099.
				pCrop	0.61 (0.40)	2.33	1	0.133
	2 (n = 42)	70.4	0.77	log(Omnivore) : log(Total prey)	0.16 (0.21)	0.56	1	0.457
				log(Omnivore)	-1.20 (1.39)	2.22	1	0.145
				log(Total prey)	-0.60 (1.11)	2.32	1	0.137
				log(Initial seedbank)	0.69 (0.08)	67.31	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.12 (0.06)	4.10	1	0.051.
				pCrop	-0.10 (0.50)	0.04	1	0.846
Carnivore carabids								
Effect of carnivores	1 (n = 59)			log(Carnivore)	0.06 (0.10)	0.33	1	0.569
				log(Initial seedbank)	0.71 (0.08)	76.94	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.04 (0.05)	0.63	1	0.432
				pCrop	0.61 (0.44)	1.90	1	0.174
	2 (n = 59)			log(Carnivore)	-0.19 (0.08)	6.6	1	0.013*
				log(Initial seedbank)	0.66 (0.08)	69.7	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.02 (0.05)	0.28	1	0.602
				pCrop	-0.04 (0.46)	0.01	1	0.932



Supp. Mat. Figure IV. 5 : Relationships between the log-transformed activity-density of (a) all carabid species, (b) granivore (c) omnivore and (c) seed-eating carabids at the session 1 in interaction with the log-transformed biomass of Arachnida on the log(Follow-up seedbank). Two levels of the log-transformed biomass of Arachnida are represented: the mean + 1 SD (3.67mg) and the mean – 1 SD (2.12mg). Line is the fixed-effect prediction with the associated 95% confidence intervals, and dots are the partial residuals. A negative slope indicates a regulatory effect of the carabids on the seedbank change. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'effect' (John & Weisberg, 2019).

5.7. Effect of the different groups of carabids on the weed seed predation (seed card), and effect of the biomass of alternative prey on the *per capita* seed consumption

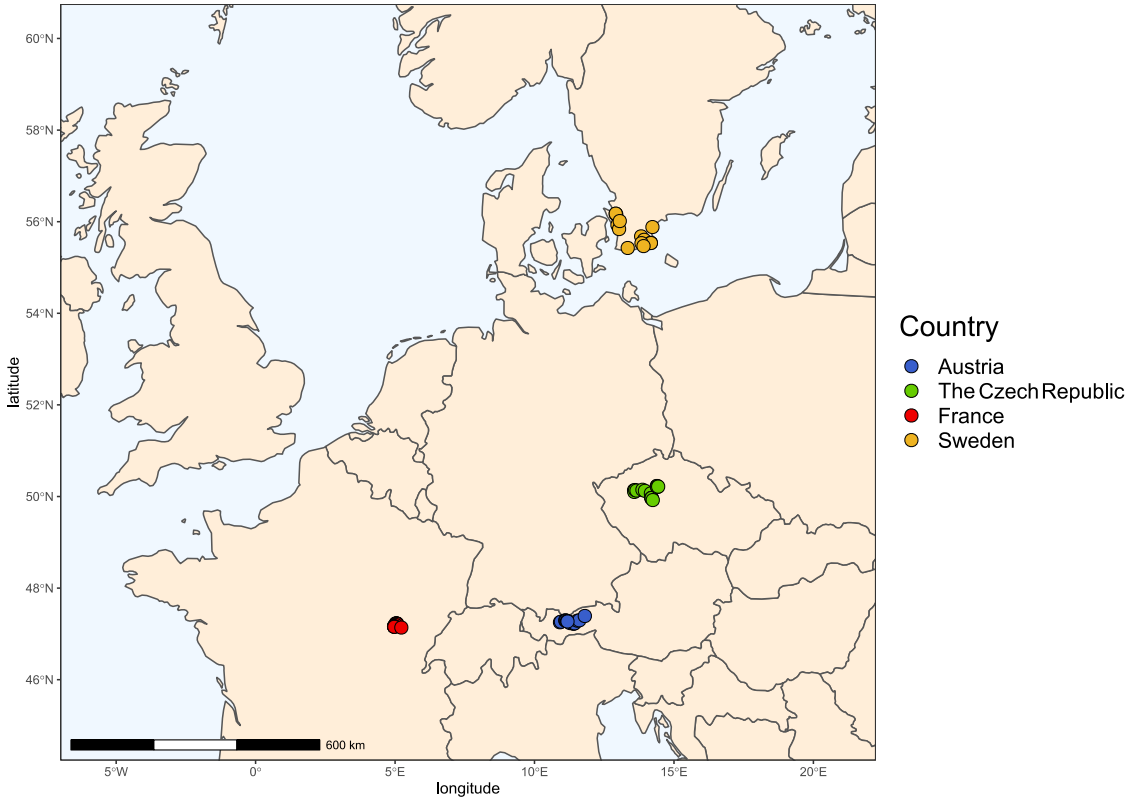
Supp. Mat. Table IV.11 : Results of mixed linear models (GLMMs and LMMs) relating weed seed predation rates (based on seed cards count) to proportion of arable crops, pesticide intensity and activity-density (AD) of carabids in interaction with session. Followed by models relating the number of seed eaten per carabid to proportion of arable crops, pesticide intensity and alternative prey biomass in interaction with session. For each model we reported the type of model with the number of observations (n), AIC, marginal and conditional R-squared (R^2m and R^2c), and for each variable in the model we report the estimate with standard error (Est. (Std. Error)), the wald Chi square-value (χ^2), test degrees of freedom (Df) and the P-value. Where the interaction between carabid AD or prey biomass with session was significant, we report the estimate with standard error (Est. (Std. Error)) and indicate if the slope is different from 0 (P-value) for each sampling session. For qualitative factors, such as session (S1: session1; S2: session 2) we report the estimated marginal means (Std. Error) and an associated letter indicating the significance of the difference between the two sessions.

Response variable (y) Model (n)	AIC	R^2m	R^2c	Explanatory variable (x)	Est. (Std. Error)	χ2	Df	P-value
Predation rates (seed cards)								
GLMM (n=116)	1332.6	0.10	0.34	log(All carabids):Session	S1: 0.06 (0.14); P>0.05 ns S2: 0.57 (0.16); P<0.001***	5.63	1	0.018*
				log(All carabids)	0.18 (0.19)	0.88	1	0.348
				Session	S1: 0.15 (0.02)[a]; S2: 0.08 (0.01)[b]	8.03	1	0.005**
				PesticideIntensity	-0.14 (0.07)	4.47	1	0.035*
				pCrop	0.61 (0.66)	0.85	1	0.357

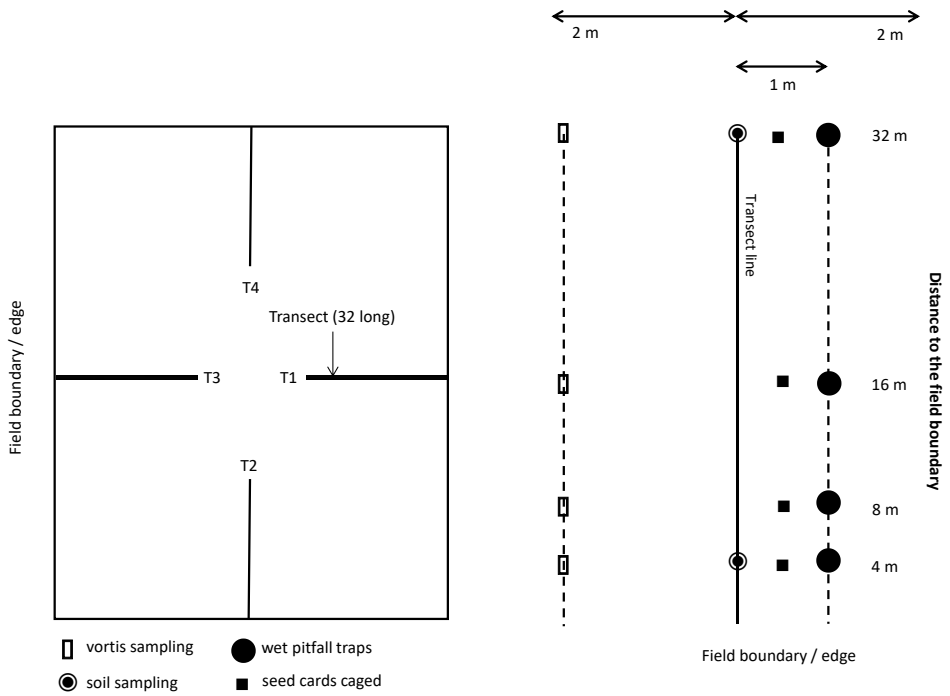
Model (n)	AIC	R²m	R²c	Explanatory variable (x)	Est. (Std. Error)	χ2	Df	P-value
GLMM (n=116)	1315.4	0.14	0.34	log(Granivores+0.5):Session	0.54 (0.09)	0.00	1	0.993
				log(Granivores+0.5)	0.54 (0.12)	18.51	1	<0.001***
				Session	S1: 0.16 (0.02); S2: 0.08 (0.01)	2.78	1	0.096.
				PesticideIntensity	0.03 (0.07)	0.23	1	0.634
				pCrop	-1.04 (0.61)	2.90	1	0.089.
GLMM (n=116)	1336.7	0.09	0.34	log(Omnivores):Session	S1: 0.06 (0.14); P>0.05 ns S2: 0.57 (0.16); P=0.001***	7.01	1	0.008**
				log(Omnivores)	0.06 (0.14)	0.18	1	0.671
				Session	S1: 0.16 (0.02)[a]; S2: 0.07 (0.01)[b]	11.62	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.14 (0.07)	4.05	1	0.044*
				pCrop	0.42 (0.67)	0.40	1	0.527
Seed eaten per carabid (all species)								
GLMM (n=116)	298.5	0.14	0.28	log(Aphid):Session	S1: -0.23 (0.10); P=0.03 * S2: 0.17 (0.17); P>0.05 ns	4.80	1	0.029*
				log(Aphid)	-0.23 (0.10)	5.17	1	0.023*
				Session	S1: 0.24 (0.03)[a]; S2: 0.14 (0.02)[b]	7.17	1	0.007**
				PesticideIntensity	-0.09 (0.06)	2.11	1	0.147
				pCrop	1.04 (0.59)	3.09	1	0.079.
LMM (n=101)	293.0	0.18	0.49	log(Collembola):Session	S1: 0.09 (0.09); P>0.05 ns S2: -0.19 (0.06); P=0.005**	15.80	1	<0.001***
				log(Collembola)	0.09 (0.06)	1.92	1	0.166
				Session	S1: 0.23 (0.03); S2: 0.12 (0.02)	2.01	1	0.156
				PesticideIntensity	-0.1 (0.07)	0.03	1	0.866
				pCrop	0.95 (0.70)	1.85	1	0.173
LMM (n=101)	304.5	0.09	0.21	log(Arachnida):Session	0.03 (0.78)	0.71	1	0.401
				log(Arachnida)	0.18 (0.21)	0.08	1	0.774
				Session	S1: 0.24 (0.04)[a]; S2: 0.13 (0.02)[b]	6.88	1	0.009**
				PesticideIntensity	-0.07 (0.06)	1.31	1	0.252
				pCrop	0.91 (0.63)	2.09	1	0.149
LMM (n=101)	299.4	0.14	0.27	log(Total animal):Session	-0.24 (0.11)	1.56	1	0.212
				log(Total animal)	-0.30 (0.12)	4.48	1	0.034*
				Session	S1: 0.24 (0.03)[a]; S2: 0.13 (0.02)[b]	10.07	1	0.002**
				PesticideIntensity	-0.09 (0.06)	2.20	1	0.138
				pCrop	1.01 (0.59)		1	0.089.
Seed eaten per granivore								
LMM (n=101)	303.4	0.19	0.55	log(Aphid):Session	-0.14 (0.09)	0.02	1	0.894
				log(Aphid)	-0.14 (0.10)	2.33	1	0.127
				Session	S1: 5.74 (0.8)[a]; S2: 3.10 (0.5)[b]	13.63	1	<0.001***
				PesticideIntensity	0.17 (0.07)	5.21	1	0.022*
				pCrop	-1.63 (0.70)	5.47	1	0.019*
LMM (n=101)	304.7	0.18	0.50	log(Collembola):Session	0.05 (0.06)	0.32	1	0.572
				log(Collembola)	0.07 (0.07)	0.62	1	0.431
				Session	S1: 5.59 (0.8)[a]; S2: 3.18 (0.5)[b]	10.3	1	0.001**
				PesticideIntensity	0.19 (0.07)	6.36	1	0.012*
				pCrop	-1.42 (0.74)	3.66	1	0.056.
LMM (n=101)	305.5	0.17	0.52	log(Arachnida):Session	-0.01 (0.11)	0.13	1	0.723
				log(Arachnida)	-0.08 (0.24)	0.00	1	0.952
				Session	S1: 5.66 (0.86)[a]; S2: 3.15 (0.5)[b]	8.88	1	0.003**
				PesticideIntensity	0.20 (0.07)	8.50	1	0.004**
				pCrop	-1.75 (0.71)	6.02	1	0.014*
LMM (n=101)	302.2	0.19	0.56	log(Total animal):Session	-0.22 (0.11)	0.00	1	0.987
				log(Total animal)	-0.22 (0.12)	3.68	1	0.055.
				Session	S1: 5.79 (0.84)[a]; S2: 3.08 (0.50)[b]	14.50	1	<0.001***
				PesticideIntensity	0.18 (0.07)	6.77	1	0.009**
				pCrop	-1.77 (0.69)	6.54	1	0.011*
Seed eaten per omnivore								
LMM (n=101)	326.2	0.20	0.45	log(Aphid):Session	S1: -0.34 (0.11); P=0.003** S2: 0.07 (0.19); P>0.05 ns	4.32	1	0.038*
				log(Aphid)	-0.34 (0.11)	9.22	1	0.002**
				Session	S1: 0.60 (0.09)[a]; S2: 0.24 (0.04)[b]	8.07	1	0.005**
				PesticideIntensity	-0.04 (0.08)	0.31	1	0.578
				pCrop	0.99 (0.73)	1.85	1	0.174

Model (n)	AIC	R²m	R²c	Explanatory variable (x)	Est. (Std. Error)	χ2	Df	P-value
LMM (n=101)	313.1	0.26	0.69	log(Collembola):Session	S1: 0.18 (0.08); P=0.015* S2: -0.21 (0.07); P=0.005 **	35.12	1	<0.001***
				log(Collembola)	0.18 (0.07)	6.12	1	0.013*
				Session	S1: 0.55 (0.09); S2: 0.19 (0.03)	3.18	1	0.075.
				PesticideIntensity	0.06 (0.08)	0.50	1	0.48
				pCrop	0.86 (1.32)	1.74	1	0.187
LMM (n=101)	335.0	0.14	0.35	log(Arachnida) :Session	-0.04 (0.13)	0.62	1	0.433
				log(Arachnida)	0.12 (0.24)	0.09	1	0.767
				Session	S1: 0.56 (0.10)[a]; S2: 0.23 (0.05)[b]	13.22	1	<0.001***
				PesticideIntensity	0.02 (0.08)	0.06	1	0.801
				pCrop	-0.23 (0.29)	1.00	1	0.317
LMM (n=101)	329.0	0.18	0.40	log(Total animal):Session	-0.33 (0.13)	0.66	1	0.416
				log(Total animal)	-0.38 (0.14)	6.37	1	0.012*
				Session	S1: 0.59 (0.09)[a]; S2: 0.22 (0.04)[b]	22.44	1	<0.001***
				PesticideIntensity	-0.02 (0.07)	0.06	1	0.801
				pCrop	0.86 (0.72)	1.43	1	0.231

5.8. Maps and sampling design



Supp. Mat. Figure IV.6 : Location of the sampling sites at the European scale for each country (Austria, the Czech Republic, France and Sweden). The map was generated using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package "rnaturalearth" (South, 2017) version 0.1.0 (https://CRAN.R-project.org/package=rnaturalearth).



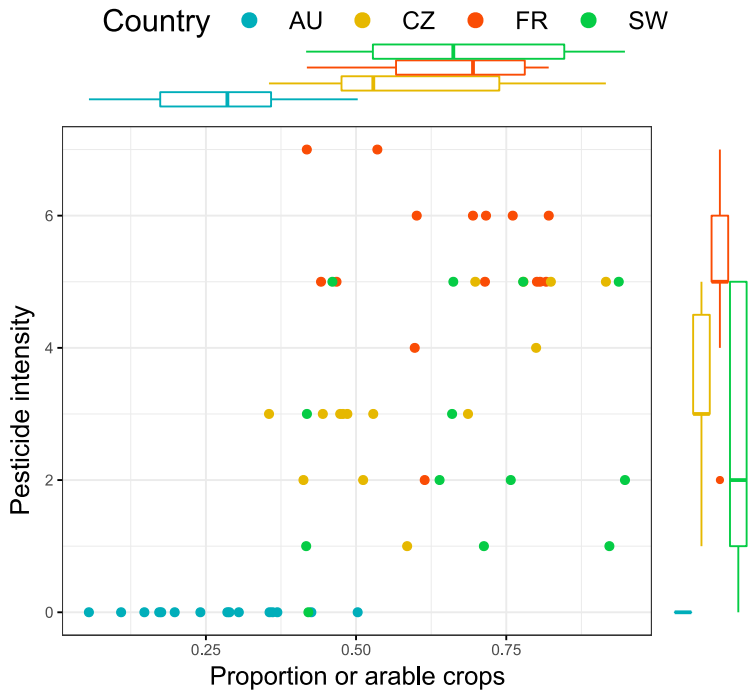
Supp. Mat. Figure IV.7 : Schematic representation of the sampling plan of a field. The left side represents the theoretical locations of the four transects within the field. The right side represents the arrangement of measurements (Vortis sampling, pitfall traps, soil samples for seedbank evaluation and seed cards) along a transect.

Supp. Mat. Table IV.12 : Coordinates of the sampling sites for each country

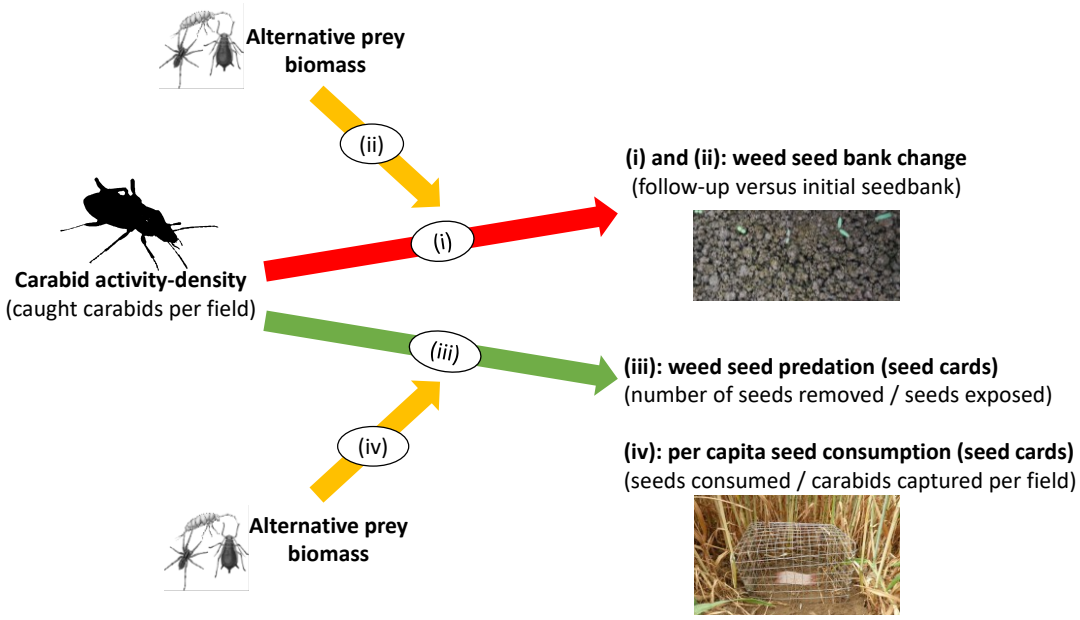
Country	Latitude	Longitude
Austria	47°15'27.65"N to 47°23'44.74"N	10°54'57.06"E to 11°48'27.11"E
The Czech Republic	49°55'30.07"N - 50°13'59.66"N	13°34'12.18"E - 4°26'21.91"E
France	47° 8'33.72"N - 47°14'2.40"N	4°57'59.04"E - 5°13'39.00"E
Sweden	55°25'44.33"N - 56°10'44.33"N	12°54'59.44"E - 14°10'34.02"E

Supp. Mat. Table IV.13 : Descriptive statistics (mean (SD), median [min, max] and sum) for field size, number of field visit to spray pesticide (Pesticide Intensity) and the proportion of arable crops (pCrop)

	AU (n=15)	CZ (n=15)	FR (n=15)	SW (n=15)	Overall (n=60)
PesticideIntensity					
Mean (SD)	0.00 (0.00)	3.33 (1.23)	5.33 (1.23)	2.69 (1.80)	2.84 (2.29)
Median	0.00	3.00	5.00	2.00	3.00
[Min, Max]	[0.00, 0.00]	[1.00, 5.00]	[2.00, 7.00]	[0.00, 5.00]	[0.00, 7.00]
Missing	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (13.3%)	2 (3.3%)
pCrop					
Mean (SD)	0.266 (0.124)	0.598 (0.172)	0.654 (0.141)	0.683 (0.195)	0.550 (0.230)
Median	0.286	0.529	0.695	0.662	0.532
[Min, Max]	[0.0554, 0.503]	[0.355, 0.916]	[0.418, 0.821]	[0.417, 0.947]	[0.0554, 0.947]



Supp. Mat. Figure IV.8 : Proportion of arable crops in the landscape against pesticide intensity, with associated boxplot for the 57 fields with colours indicating the country. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'ggpubr' (Kassambara, 2019).

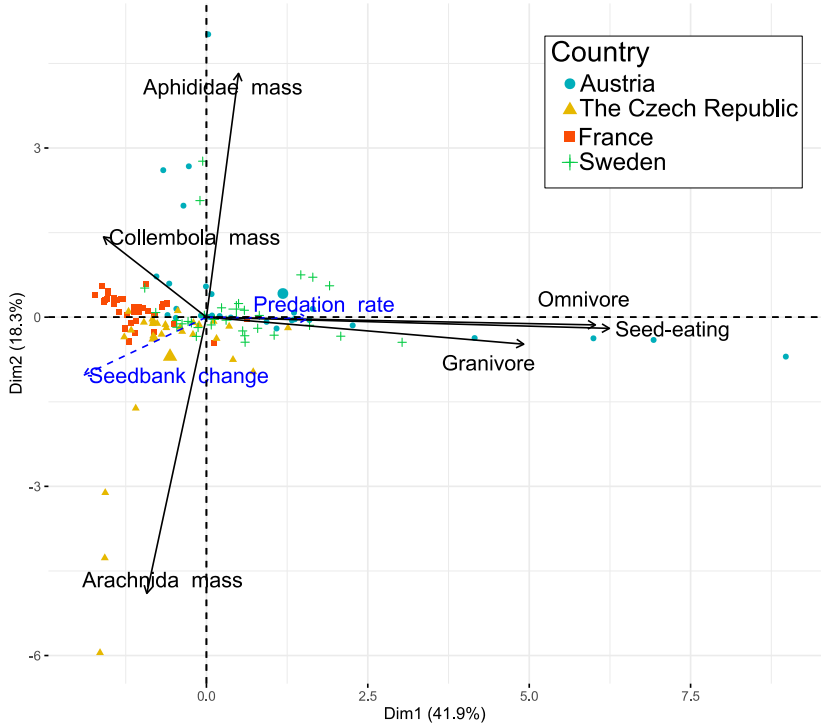


Supp. Mat. Figure IV.9 : Schematic representation of the expectation tested. We organized the tests of our hypotheses as four expectations: (i) there is a negative relationship between the weed seedbank change and the activity-density (AD) of carabids; (ii) the observed weed seedbank regulation relationship co-varies with the alternative prey biomass; (iii) the relationship between the AD of carabids and weed seed predation will be significant and positive; and (iv) the alternative prey biomass will be a significant co-variate of the *per capita* seed consumption by carabids. Red arrows indicate a negative expected effect, green arrows a positive effect, and yellow arrows an interaction effect.

5.9. Correlation between the different groups of carabids and the biomass of the different alternative prey groups

Supp. Mat. Table IV.14 : Verification of autocorrelation between carabids and prey variables using LMM with country and session in fixed effect, and field in random effect. We report the estimates and the p-value.

	log(All carabids)	log(Granivore + 0.5)	log(Omnivore)	log(Seed-eating)	log(Aphididae biomass)	log(Arachnida biomass +0.5)	log(Collembola biomass + 0.5)	log(All prey biomass)	Predation rate
log(All carabids)		0,29 (0)	0,71 (0)	0,86 (0)	0,05 (0,4)	-0,08 (0,3)	-0,06 (0,111)	-0,03 (0,681)	0,91 (0,022)
log(Granivore + 0.5)	0,57 (0)		0,26 (0,01)	0,49 (0)	-0,04 (0,669)	-0,11 (0,223)	-0,13 (0,034)	-0,13 (0,186)	2,46 (0)
log(Omnivore)	1,13 (0)	0,21 (0,009)		1,11 (0)	0,14 (0,094)	-0,03 (0,762)	-0,11 (0,027)	0,03 (0,746)	0,62 (0,218)
log(Seed-eating)	1,01 (0)	0,3 (0)	0,83 (0)		0,13 (0,083)	-0,03 (0,733)	-0,11 (0,011)	0,03 (0,776)	0,88 (0,042)
log(Aphididae biomass)	0,11 (0,472)	-0,01 (0,953)	0,18 (0,132)	0,21 (0,117)		-0,01 (0,91)	-0,1 (0,086)	1,11 (0)	-1,42 (0,023)
log(Arachnida biomass +0.5)	-0,13 (0,309)	-0,09 (0,32)	-0,03 (0,777)	-0,04 (0,71)	-0,05 (0,561)		0,08 (0,106)	0,03 (0,771)	0,01 (0,989)
log(Collembola biomass + 0.5)	-0,06 (0,709)	-0,19 (0,203)	-0,12 (0,344)	-0,12 (0,391)	0,14 (0,208)	0,36 (0)		0,4 (0)	-1,94 (0)
log(All prey biomass)	-0,05 (0,702)	-0,07 (0,441)	0,05 (0,601)	0,06 (0,593)	0,73 (0)	0,04 (0,673)	0,01 (0,892)		-1,82 (0)
Predation rate	0,05 (0,027)	0,07 (0)	0,02 (0,323)	0,04 (0,048)	-0,02 (0,1)	0 (0,931)	-0,01 (0,3)	-0,06 (0,001)	



Supp. Mat. Figure IV.10 : Correlation of the carabids (seed-eating, omnivore, granivore) and prey variables (Aphididae, Collembola and Arachnida) with the first two dimensions of a Principal Component Analysis (PCA). With the representation of the 120 field-session classified per country according to their colour and shape. The plot is created using R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) and the package 'factoextra' (Kassambara & Mundt, 2017).

Partie 2 :

Le rôle des interactions intra et interspécifiques entre carabes sur la prédation des graines d'adventices

Listes des chapitres :

- ***Chapitre 5 :*** ***Les espèces-clés de carabes à l'origine de la prédation des graines de Viola arvensis dans les parcelles cultivées.***
  Article 3: *Key carabid species drive spring weed seed predation of Viola arvensis – Publié dans Biological Control.*

- ***Chapitre 6 :*** ***L'effet des interactions intraspécifiques entre carabes et de la densité des graines sur la prédation.***
  Article 4: *Weed seed availability, carabid intraspecific interference and their interaction drive weed seed consumption by carabid beetles – Publié dans Agricultural and Forest Entomology.*

- ***Chapitre 7 :*** ***L'effet des interactions intra et interspécifiques des carabes sur la prédation des graines d'adventices.***

- ***Chapitre 8 :*** ***L'émergence d'un effet multi-prédateur entre carabes sur la prédation des graines d'adventices.***

Photographie 6 : Larve d'*Harpalus affinis* (Schrank, 1781). Photographie : B. Carbonne.

Introduction à la partie 2 :

Au cours de cette deuxième partie nous allons nous intéresser à l'effet des interactions entre les carabes sur leur prédation des graines d'adventices. Les prédateurs peuvent interagir entre eux de manière directe ou indirecte, ce qui peut affecter leur efficacité à consommer des proies (voir **Chapitre 1 - Figure I.9**). Ces interactions dépendent souvent des niches occupées par les différents prédateurs, et notamment s'ils occupent des niches écologiques complémentaires ou s'ils sont en compétition sur des niches partagées. Lorsque les prédateurs occupent des niches complémentaires cela peut entraîner un partage des ressources ou de la facilitation entre ces derniers, qui peuvent conduire à une synergie ou une additivité de la suppression des proies. En revanche, lorsque les prédateurs partagent partiellement ou totalement la même niche écologique cela peut provoquer de la compétition d'exploitation ou des interférences qui peuvent se traduire par des antagonismes. De plus, la présence d'autres espèces, qu'elles soient compétitrices ou prédatrices, peut provoquer des modifications comportementales, comme de l'évitement entre prédateurs ou des changements de stratégies d'alimentation, qui peuvent affecter positivement ou négativement la suppression des proies. Dans cette deuxième partie nous allons chercher à démêler ces différentes interactions et leur effet sur la prédation des graines à l'aide d'approches en microcosme et en mésocosme.

Dans le **Chapitre 5**, nous avons cherché à identifier les assemblages d'espèces-clés de carabes qui sont associés à des niveaux importants de prédation des graines. Pour cela, nous avons utilisé la méthode des arbres de régressions qui nous a aussi permis de générer des hypothèses sur les complémentarités ou les antagonismes possibles entre certaines espèces de carabes. Ces hypothèses ont ensuite été testées dans des conditions contrôlées dans les microcosmes et les mésocosmes.

Dans les **Chapitre 6** et **Chapitre 7** nous avons utilisé le dispositif des microcosmes pour caractériser comment la présence et les interactions entre les carabes modifient leur prédation des graines. Dans le **Chapitre 6** nous avons testé plus spécifiquement l'effet de différentes densités de conspécifiques sur la suppression des graines par l'ensemble du groupe de carabes et en moyenne par individu, tandis que dans le **Chapitre 7** nous avons vérifié si, à elle seule, la présence de conspécifiques modifiait la consommation de graines d'un seul individu. Au cours du **Chapitre 7** nous avons aussi testé l'effet de la présence d'espèces potentiellement compétitrices et prédatrices sur la consommation de graines d'un individu.

Finalement, les interactions directes et indirectes entre les carabes peuvent conduire à l'émergence d'effets multi-prédateurs (EMP). Ces EMP s'observent lorsque la suppression des proies dans un mélange de prédateurs est différente de celle que nous pourrions attendre sur la base des suppressions obtenues avec ces prédateurs pris séparément. Les EMP peuvent émerger suite à des complémentarités ou des antagonismes entre les prédateurs. Au cours du **Chapitre 8** nous allons vérifier la présence d'EMP dans un mélange de trois espèces-clés de carabes pour la prédation de graines d'adventices en utilisant les mésocosmes. Ce dispositif nous a permis d'évaluer si les interactions au sein d'un groupe multi-prédateur conduisent à une augmentation ou une diminution de la suppression des graines par l'ensemble du groupe, c'est-à-dire si nous observons une complémentarité, un antagonisme ou un effet neutre entre ces prédateurs pour la consommation des graines.

Chapitre 5

Les espèces-clés de carabes à l'origine de la prédation des graines de *Viola arvensis* dans les parcelles cultivées au printemps

Photographie 7 : *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) en train de manipuler une graine de *Viola arvensis* Murray 1770– Photographie : B. Carbonne.

Résumé du chapitre 5 :

CONTEXTE

L'intensité de la prédation des graines peut être influencée par la présence d'espèces-clés de carabes au sein d'une communauté. Ces espèces exercent une forte mortalité sur les proies grâce à certaines caractéristiques telles qu'une abondance importante ou encore une grande capacité de recherche ou de compétition pour les ressources. L'identification des assemblages de carabes qui sont les plus efficaces pour la suppression des graines est un défi, et constitue une condition préalable à la mise en place d'une lutte biologique par conservation. De plus, comme les carabes sont des organismes mobiles, la résolution spatiale avec laquelle ils interagissent avec les graines d'adventices, de même que la résolution taxonomique nécessaire pour décrire les communautés, requièrent une clarification pour mieux prédire la prédation des graines.

Les communautés d'ennemis naturels peuvent avoir des effets différents sur la prédation d'une proie en raison des variations d'efficacité entre les espèces, mais aussi à cause des interactions intra et interspécifiques qui interviennent. Des interactions négatives, telles que la prédation intraguilde ou les interférences entre ennemis naturels peuvent perturber l'efficacité de leur prédation. À l'inverse, des interactions positives, telles que la complémentarité ou la facilitation, peuvent entraîner une augmentation du niveau de régulation biologique. Au sein des communautés de carabes, des études ont relevé que des interactions biotiques entre les carabes pouvaient avoir un impact sur la prédation d'une proie ciblée. La présence de prédateurs intraguildes peut perturber ou renforcer la suppression des proies. De plus, certaines espèces semblent complémentaires en raison des stratégies de recherche de graines différentes. Ces interactions biotiques d'antagonismes ou de synergies entre les carabes pourraient affecter la prédation des graines, de façon similaire aux interactions biotiques avec les proies alternatives (**Chapitre 3** et **Chapitre 4**).

HYPOTHESES

Dans ce **Chapitre 5**, nous cherchons à identifier les espèces-clés de carabes responsables de niveaux de prédation de graines importants, ainsi que les associations d'espèces qui favorisent ou défavorisent la prédation des graines, et qui peuvent être le signe de synergies ou d'antagonismes. L'objectif de cette étude est de vérifier que :

- La prédation des graines de *V. arvensis* est essentiellement structurée par la présence de quelques espèces-clés très performantes, plutôt que par un assemblage complexe et diversifié d'espèces.
- Les assemblages de carabes les plus performants sont composés essentiellement d'espèces granivores plus efficaces pour consommer les graines, et moins perturbées par les proies alternatives.
- La présence de carabes prédateurs intraguildes modifie la consommation des graines par les espèces-clés en provoquant des antagonismes entre certaines espèces.
- L'agrégation spatiale des données à l'échelle du transect permet de mieux identifier les espèces-clés de carabes qui sont mobiles et se déplacent dans les champs.

METHODES

Cette étude a été réalisée à l'aide d'une compilation regroupant cinq jeux de données collectés dans le cadre de projets récents, axés sur la prédation des graines de *Viola arvensis* par les carabes, et conduit dans un rayon de 50 km autour de la ville de Dijon. Cette compilation rassemble des données recueillies sur 111 parcelles (et plus de 1580 points d'échantillonnage) présentant des systèmes agricoles et des paysages variés, conduisant à des communautés de carabes contrastées. Pour chaque point d'échantillonnage, les communautés de carabes ont été caractérisées à l'aide de pièges à fosse (*pitfall trap*) et la consommation des graines a été évaluée grâce à des cartes de prédation avec *Viola arvensis*.

Les données ont été analysées avec la méthode des arbres de régression, qui a permis de classer les taux de prédation en fonction de la combinaison des espèces de carabes. La méthode des arbres de régression choisie utilise des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM), et permet de tenir compte de la structure des données en incluant des effets aléatoires. Toutes les espèces consommatrices de graines ont été incluses dans les modèles, ainsi que des espèces potentiellement capables de prédations intraguildes. Pour valider l'identité des espèces-clés identifiées grâce aux arbres de régression, nous avons appliqué en parallèle une approche développée par Gotelli *et al.* (2011). L'avantage de l'analyse avec les arbres de régression, par rapport à cette approche est de permettre l'identification des combinaisons de taxons de

carabes qui présentent des taux de prédation élevés. Les analyses ont été réalisées sur deux résolutions taxonomiques des carabes : l'espèce et le genre ; et sur trois échelles spatiales différentes : le *plot*, le transect, et une échelle intermédiaire combinant les données des carabes recueillies au transect aux données de prédation collectées au *plot*.

RESULTAT

Parmi les 44 espèces et 26 genres de carabes testés dans le jeu de données, quatre espèces-clés de carabes ont été systématiquement identifiées comme ayant un effet significatif sur la prédation des graines de *V. arvensis : Harpalus affinis, Harpalus dimidiatus* (Rossi, 1790)*, Pseudoophonus rufipes* (= *Harpalus rufipes*) et *Poecilus cupreus*. Les taux de prédation les plus élevés sont associés à la combinaison d'abondances relativement élevées d'*Harpalus* et de *Poecilus*, au niveau des genres, et de *H. affinis* et *P. rufipes* (= *H. rufipes*), au niveau des espèces. La présence de carabes prédateurs intraguildes n'apparaît pas de manière récurrente dans les arbres de régression et n'affecte pas négativement les niveaux de consommation des graines. Le meilleur pouvoir explicatif des arbres de régression est obtenu lorsque les données sont agrégées à l'échelle du transect, et que les espèces de carabes sont regroupées par genre.

DISCUSSION

Notre étude a permis d'identifier les assemblages d'espèces et de genres de carabes qui structurent les niveaux de prédation de graines. Le genre *Harpalus* est associé dans tous les arbres de régression obtenus à des niveaux élevés de prédation. *Poecilus,* bien qu'il consomme peu de graines de *V. arvensis* dans les tests de « cafétéria », semble contribuer à la prédation des graines aux champs, probablement parce qu'il est très abondant. La combinaison d'une AD relativement élevée de *Harpalus* et *Poecilus* est associée à des taux de prédation plus importants que lorsque ces deux genres ne sont pas présents en même temps. Ce résultat souligne l'importance de l'association de *Poecilus* et *Harpalus*, deux genres de carabes qui présentent des stratégies d'alimentation contrastées et qui sont probablement complémentaires. Cependant, cette situation est plutôt rare, et ne représente que 10,6 % de toutes les observations. Notre analyse montre que dans de nombreuses parcelles suivies dans le jeu de données, la prédation des graines est limitée par la faible abondance des espèces-clés de carabes à l'origine de la prédation des graines. Dans la plupart des situations, on a enregistré de faibles taux de prédation qui coïncidait avec une faible AD du genre *Harpalus*. Nos résultats suggèrent que les prédateurs intraguildes n'ont joué qu'un rôle mineur dans la prédation des graines, et ils ne semblent pas perturber la consommation des espèces granivores. Notre étude fournit quelques avancées méthodologiques et des lignes directrices pour explorer la contribution relative des principaux taxons de carabe à la prédation des graines sur le terrain. Nous avons étudié cette relation à différentes résolutions spatiales et taxonomiques, dans le but de fournir des indications pour les recherches futures. Les deux méthodes d'analyses, les arbres de régressions et la méthode de Gotelli *et al.* (2011), ont donné des résultats similaires. L'avantage de l'utilisation des arbres de régression a été l'identification des combinaisons de carabes associées à des taux de prédation particulièrement élevés et l'estimation des seuils d'AD de carabes correspondants. Bien que l'identification des taxons-clés soit cohérente entre les trois résolutions spatiales explorées, nos résultats indiquent que les relations entre les assemblages de carabes et la prédation des graines est plus forte à l'échelle du transect qu'à l'échelle du *plot*. L'agrégation des données le long du transect permet probablement de tenir compte de la distribution spatiale hétérogène des carabes et de leur mobilité. Les résultats du **Chapitre 5** permettent de générer des hypothèses sur l'effet des interactions et des complémentarités potentielles entre certaines espèces de carabes sur la prédation des graines, et qui seront testées ensuite dans des conditions contrôlées.

LES POINTS MARQUANTS

- L'identification de 4 espèces-clés de carabes pour la prédation des graines de *V. arvensis : Harpalus affinis, Harpalus dimidiatus, Pseudoophonus rufipes* (= *Harpalus rufipes*) et *Poecilus cupreus.*
- Les meilleurs taux de prédation sont associés à des assemblages simples de carabes, notamment à la présence simultanée d'*H. affinis* et *P. cupreus* qui semblent complémentaires.
- La méthode des arbres de régression est prometteuse pour détecter les assemblages d'espèces-clés et pourrait être appliquée à d'autres situations.
- La meilleure identification des espèces-clés est réalisée lorsque les données sont agrégées à l'échelle du transect.

Key carabid species drive spring weed seed predation of *Viola arvensis*.

Benjamin Carbonne[1], David A. Bohan[1], & Sandrine Petit[1]

[1]Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

Corresponding author: Benjamin Carbonne[1]

Email address: benjamin.carbonne@inrae.fr

Postal address: 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon cedex, France

Published in Biological control. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2019.104148

Abstract

Understanding the contribution of naturally occurring assemblages of carabids to weed seed predation is necessary for the implementation of conservation biological control. Identifying key species, and their combinations, that drive high seed mortality is important to promote natural biocontrol of weeds and appropriate field management for conserving this ecosystem service.

Using a regression tree algorithm and data from 111 arable fields, we tested the hypothesis that there are key carabid species or genera for seed predation of *Viola arvensis.* This method was applied to the dataset at taxonomic (species, genus) and spatial scales (plot, transect and intermediate) in order to compare the outcome of regression trees, their predictive value and to identify the resolution(s) at which relationships between carabid assemblages and seed depletion should be addressed.

Predation of *V. arvensis* seed can be explained by the presence of three key carabid genera: *Harpalus, Poecilus* and *Pseudoophonus*. The analysis indicated the importance of co-occurrence between certain species of these genera for the delivery of high seed predation rates. These beneficial associations may indicate functional complementarity between species for predation. Potential intraguild carnivores, such as *Carabus auratus*, appear responsible for a decrease in predation when they are present in certain carabid assemblages. Our results show that the regression tree methodology is robust and stable. Grouping species into genera explained a slightly greater percentage of the variation in the *V. arvensis* predation rate than species alone, as well as spatial aggregation of records, that also led to increased detection of key species.

Our approach suggests that for the conservation biological control of *V. arvensis* it is necessary to promote the activity density of *Harpalus, Poecilus* and *Pseudoophonus*. The statistical modelling approach we develop could be a useful method for selecting field management that supports the key species identified and enhances predation.

Keywords: weed seed predation; carabid beetle; complementarity; community; regression tree.

1. Introduction

Conservation biological control could contribute to the sustainable management of pests and weeds through the enhancement of the abundance and activity of pest natural enemies that are naturally present in agroecosystems (Begg *et al*., 2017; Karp *et al*., 2018).Understanding the complex interactions within predator communities and the level of biological control exerted by these natural enemies remains difficult, however, notably for generalist predators (Kulkarni *et al*., 2015; Symondson *et al*., 2002b).

Communities of natural enemies can have disparate biological control effects because of variation in species efficacy and interspecific interactions (Letourneau *et al*., 2009). Negative interactions, such as intraguild predation (Finke & Denno, 2004) or interference (Lang, 2003) may disrupt prey depletion efficacy (Prasad & Snyder, 2004). Conversely, positive interactions such as complementarity, which can result from facilitation (Losey & Denno, 1998) and/or resource partitioning (Straub & Snyder, 2008), can lead to an increase in the level of biological control. In some instances, positive and negative interactions cancel out one another (Cardinale *et al.*, 2003; Finke & Snyder, 2010), or interactions between natural enemies are weak and predators have similar and independent additive effects (Roubinet *et al*., 2015).

The intensity of biological control can also be strongly influenced by the occurrence of "keystone" or "key" natural enemy species within a community (Gotelli *et al.*, 2011; Gurr *et al*., 2012; Letourneau, 1998; Letourneau *et al*., 2009; Snyder, 2019). These species exert a strong mortality on pests *via* characteristics such as relative greater abundance (Newman *et al.*, 1998), high searching or competitive ability (Letourneau *et al.*, 2009), or by exerting direct density-dependent predation (Holling, 1959; Turchin, 1995). Identifying predator assemblages that are the most effective for the suppression of specific pests is a challenge (Gotelli *et al*., 2011; Paredes *et al.*, 2015). That is a prerequisite for management guidelines promoting conservation biological control (Greenop *et al.*, 2018; Gurr *et al*., 2012; Jonsson *et al*., 2017; Landis, 2017).

The biological control of weeds is receiving increased attention due to policy pressure to reduce herbicide use (Begg et al., 2017; Petit et al., 2018, 2015b). Seed predator invertebrates, and in particular carabid beetles, have been shown to contribute to the depletion of weed seeds and weed population regulation (Blubaugh & Kaplan, 2016; Bohan *et al*., 2011a; Westerman *et al*., 2003a).

Carabid beetles are abundant generalist predators in agricultural fields. Certain species are specialist granivores, feeding mainly on seeds and only occasionally on animal prey, while many are omnivores feeding on both plant and animal items (Hengeveld, 1980a). Trophic interactions within carabid communities have been found to impact predation (Russell *et al.*, 2017). For example, the presence of intraguild predators can disrupt (Prasad & Snyder, 2004) or enhance (Charalabidis *et al*., 2017) prey suppression. Conversely, interactions between some species appear to be complementary arising from contrasting species foraging strategies for seeds (Charalabidis *et al.*, 2019). Although several authors have demonstrated a positive effect of seed-eating carabid abundance or diversity on the level of seed predation in the field (Jonason *et al.*, 2013; Menalled *et al.*, 2000; Petit *et al*., 2017; Trichard *et al.*, 2013), such relationship does not appear to be generic to all field situations (Saska *et al*., 2008). Few studies have conducted in-depth analyses of the relationships between carabid community composition and individual carabid species and effective weed seed predation (Bohan *et al.*, 2011a), or

of seed consumption in the laboratory when transposed to field situations (Honěk *et al*., 2003; Petit *et al.*, 2014). Petit *et al.* (2014) underlined the importance of carabid identity in improving the prediction of weed seed predation levels using laboratory- and field-measured consumption rates in models.

As carabid beetles are mobile organisms, the spatial resolution at which the carabid community interacts with weeds, resulting in weed seed predation, should be investigated. Similarly, the resolution of study of carabid taxonomy necessary to explain predation relationships is unclear. While a species-level taxonomic approach would highlight key species for predation, higher functional group approaches, such as grouping by genus or trophic behaviour, might be a better predictor of predation (Gagic *et al*., 2015). Clarifying the best spatial and taxonomic resolution required to explain the predation of seeds by carabids would therefore provide advances for conservation biocontrol, and be used as a guide to better predict seed predation.

In this study, we performed an analysis of the relative contribution of selected carabid taxa to the level of weed seed depletion in order to test the expectations that key carabid species and/or genera drive this process. We compiled a dataset of 1582 field records of carabid assemblages and associated seed predation rates of the weed *Viola arvensis* gathered in 111 fields under contrasted farm management and landscape settings. Regression tree methods were applied to identify the key components (species or genera) of carabid assemblages that structure seed depletion and verify this against a null-model. These methods were applied to the dataset at taxonomic (species, genus) and spatial scales (plot, transect) in order to identify the resolution(s) at which relationships between carabid assemblages and seed depletion should be addressed.

2. Materials and Methods

2.1. Field data

Data from five different experiments on the seed predation of *Viola arvensis* (Murray 1770) were compiled. These five experiments were conducted within a 50 km radius of the city of Dijon in Burgundy, France (47°19’18’’N, 5°02’29’’E) between 2012 and 2018 and have previously been reported in Trichard *et al*., (2014); Lubac, (2014), Minvielle-Debat, (2016), Petit *et al*., (2017); Ricci *et al.,* (2019). Seed predation was quantified by seed cards (Westerman *et al*., 2003a) enclosed in a mesh cage (18 x 11 x 9 cm, 1 cm² wire mesh) to exclude vertebrates. The number of seeds remaining on the cards after 4 or 7 days of exposure was used to estimate the amount of seeds removed, and to calculate a seed predation rate. Carabids were pitfall trapped with plastic containers of 10 cm depth and 8 cm diameter, filled with 150 ml of a mixture of salt water and anti-freeze or odourless dishwashing liquid. To protect the pitfall traps from rain inundation a plastic roof was suspended 10 cm above each of the traps. Carabid names have been updated following Gargominy *et al*. (2018).

In total, 111 fields were sampled that were under diverse types of farm management (6 organic farming, 86 conservation agriculture, 35 conventional agriculture) and covered a wide range of landscape settings. These landscape and farm management gradients were not included in analysis, but contribute to the diversity of carabid communities in our data set. Twenty of the fields were monitored over successive years. This gave a full data set containing 171 field-year records (15 organic farming, 86 conservation agriculture, 70 conventional agriculture). These field-year records were predominantly

conducted in winter cereals (69%, mostly wheat and a few barley fields), spring crop (9.3 %, mainly soybean), 9% oilseeds (oilseed rape and mustard), 6% of legume crops (alfalfa, spring peas and winter bean) and 1.75 % of grassland or a mix of grass and legumes. Several sampling dates were used in each field-year, with several locations also being sampled. The database therefore included 1582 sample observations (**Table V.1**), which corresponded to the carabid fauna caught in a single trap, and the predation rates measured on the associated seed card, defined as the 'plot' level. This level corresponds to the most accurate spatial resolution tested. Plot carabid data from Trichard *et al.* (2014) were derived from two traps and the activity density of species were pooled and divided by two. A second database, designated the 'transect' level, was created where 4 plots were spatially aggregated along transects. The transect scale covered a range of distances ranging from 48 m to 98 m, depending on the sampling design used in the original studies. The four traps was either placed along a line or formed a rectangle, depending on the study. This spatial level corresponds to the larger spatial resolution tested. Predation rates were averaged and carabid species abundances were summed. Depending to the study, the fields surveyed included 1 or several transects (see **Table V.1**) to give 470 data records. We defined an 'intermediate' spatial level, with predation estimated at the plot level because predation is very local and seeds are immobile, and with carabid species abundances pooled at the transect level because carabids are mobile in the field.

Table V.1: Summary of the information on the five datasets contained in the database. For each dataset we specify year of data collection, number of session, number of fields, number of transect per field, and the number of records at the plot and transect level. More information about the protocols can be found on the corresponding publication (Trichard *et al.,* (2013); Petit *et al.,* (2017); Ricci *et al.,* (2019)).

Project	Main objective	Year	No. sessions	No. of fields	No. of transects per field	Records at plot level	Records at transect level
Trichard *et al.*, (2013)	Investigate spatio-temporal association between weed seed predation and carabids in two type of soil management: conventional and no tillage.	2011	5	2	14	280	140
Petit *et al.*, (2017)	Investigate the effect of landscape and conservation agricultural practices, in interaction, on the weed seed predation in-field.	2012	1	69	2	546	138
Lubac (2014)	Investigate the effect of crop type on weed, carabid communities and weed seed predation.	2014	1	8	1	21	8
Ricci *et al.*, (2019)	Investigate the effect of landscape and local pesticide use intensity, in interaction, on weed seed, aphids and Lepidoptera eggs predation.	2015 to 2018	2	20	1	640	160
Minvielle-Debat (2016)	Characterize carabid communities at different spatial scales.	2016	2	12	1	95	24

2.2. Linking carabid assemblages to seed predation

Data for carabid species that were likely to affect seed predation were extracted from the carabid database. These included carabid species described as granivore or omnivore in the literature (Homburg *et al.*, 2014; Pakeman & Stockan, 2014; Pey *et al.*, 2014; Purtauf *et al.*, 2005a). We also considered potential intraguild predators, which we defined here as species described as carnivores in the literature and with body length greater than 1cm, i.e. larger than the seed feeding carabids (average size 9.26mm (SD=2.78)) (Prasad & Snyder, 2004; Woodward & Hildrew, 2002). We thus assumed that small carnivores (< 1cm) do not prey on similar or larger sized carabid species (Prasad & Snyder, 2006, 2004; Snyder & Wise, 1999). Due to functional redundancy, species of the same genus or tribes generally have similar food specialization and seed preference (Goldschmidt & Toft, 1997; Honěk *et al.*, 2007; Talarico *et al.*, 2016). However, seed preference can also differ between species of the same genus, especially among species belonging to *Amara* genus (Klimeš & Saska, 2010). We thus decided to conduct two

distinct analyses, one at the genus level and one at the species level. In the dataset, we identified 44 species and 26 genera of seed-eaters and 19 species belonging to 16 genera as potential intraguild predators (**Table V. 2**). In our dataset, two genera of seed-eating carabids included numerous distinct species, the genus *Harpalus* (11 species) and the genus *Amara* (15 species) (**Supp. Mat. Table V.1**).

Table V. 2: Summary of all genus and species of seed eaters and intraguild predators integrated in the analysis with their corresponding activity-density (AD) and occurrence (%).

Seed-eaters (44 species)		
Genus/Species:	Total AD	Occurrence (%)
Poecilus cupreus	5638	55.94
Harpalus	1815	41.53
H. dimidiatus	713	21.68
H. affinis	584	22.06
H. distinguendus	241	5.25
H. rubripes	132	4.80
H. serripes	70	2.47
H. tardus	50	2.47
H. sp	14	0.25
H. atratus, H. latus, H. luteicornis, H. smaragdinus	13	0.13-0.25
Pseudoophonus rufipes	788	20.42
Amara	465	12.20
A. similata	236	5.63
A. eurynota	83	2.97
A. aenea	45	1.14
A. consularis	40	1.45
A. ovata	34	1.20
A. nitida, A. apricaria, A. aulica, A. plebeja, A. fulvipes, A. familiaris, A. montivaga, A. equestris, A. convexior, A. communis	28	0.06-0.44
Anisodactylus	287	2.09
A. signatus	274	1.77
A. binotatus	13	0.63
Ophonus	265	4.74
O. puncticeps	224	2.34
O. azureus	39	2.53
O. sabulicola	2	0.13
Scybalicus oblongiusculus	230	1.33
Diachromus germanus	116	1.14
Pterostichus madidus	18	1.01
Stenolophus teutonus, Acupalpus meridianus, Semiophonus signaticornis, Zabrus tenebrioides, Cryptophonus tenebrosus, Parophonus mendax, Polistichus connexus, Acupalpus dubius	23	0.06-0.38

Intraguild Predators (19 species)		
Genus/Species:	Total AD	Occurrence (%)
Pterostichus	2403	37.93
P. melanarius	2394	37.80
P. anthracinus	9	0.51
Abax	21	1.39
A. parallelepipedus	20	1.33
A. parallelus	1	0.06
Carabus	864	22.57
C. convexus	462	13.02
C. auratus	296	5.31
C. violaceus	50	3.48
C. monilis	49	2.53
C. coriaceus	7	0.76
Nebria	245	10.18
N. salina	203	8.15
N. brevicollis	42	2.47
Calathus fuscipes	32	2.15
Molops piceus, Chlaenius nigricornis, Cylindera germanica, Poecilus versicolor, Bembidion lunulatum, Cicindela campestris, Platynus assimilis	19	0.06-0.70

2.3. Statistical analysis

We combined two complementary methodologies that identify key predator taxa that are the most effective for the suppression of specific pest. A linear mixed model (LMM) tree algorithm methodology (Fokkema *et al.*, 2017) was selected because it analyses the role of the assemblage of carabid species in seed depletion. This method identifies carabid taxa and the associated activity-density thresholds that repeatedly split observations into nodes that have dissimilar seed predation rates (Fokkema *et al.*, 2017). The regression trees can simultaneously handle many potential predictor

variables and their interactions to reveal antagonisms or complementarities between species in weed seed predation. The null model approach of Gotelli *et al*. (2011) was also used to analyze the contribution of individual carabid species to the intensity of seed depletion, and confirm the regression tree outputs. The advantage of the regression tree analysis, in comparison to the Gotelli (2011) approach was the identification of combinations of carabid taxa that exhibited particularly high predation effects, consistent with a positive interaction e.g. complementarity, and the estimation of the abundances of the carabid taxa necessary to obtain seed depletion.

The LMM tree algorithm is a model-based recursive partitioning algorithm (Fokkema *et al.*, 2017; Zeileis *et al.*, 2008) of 4 distinct steps: in step (1) the model is fitted to all observations in order to estimate parameters, with the clustered structure of datasets being considered by the inclusion of random effects. (2) Assessment is used to decide whether observations should be split by performing a fluctuation test for parameter instability for this model (Zeileis *et al.*, 2008; Zeileis & Hornik, 2007). These tests assess whether the parameter estimates are stable over each particular ordering of the partitioning variables, or whether the observations can be divided with respect to one of the partitioning variables to reduce the instability and improve the fit of the model in each of the splitting subgroups (Zeileis *et al.*, 2008). A test statistic is applied to assess whether there is overall instability and to calculate a p-value for every partitioning variable (Zeileis & Hornik, 2007). The observation are split only if there is significant instability associated to any of the partitioning variables. In step (3), the partitioning variable associated with the highest parameter instability, corresponding to the minimal p-value, is selected. Then, the optimal partitioning threshold associated with this partitioning variable is identified and the sample is split. Finally, in step (4), the procedure is iterated on the splitting subgroups obtained, also called nodes, until there are no further splits.

We built the regression trees using the *lmertree* function (package *glmertree*), with the predation rate as the response variable, weighted by the initial number of seeds exposed on cards. The partitioning variables were the activity density of the selected carabid genera / species. For the parameter instability tests, the significance level α was fixed to 0.05 to avoid overfitting and selected the most pertinent partitioning variables. We did not impose any constraints on tree size, which means that trees can have variable sizes and number of terminal nodes. For each node, we also present the three main surrogate splits, corresponding to the partitioning variables that were not selected in the tree, but had a p-value < 0.05 for the parameter instability tests (**Supp. Mat. Table V.5**, **Supp. Mat. Table V.6**, **Supp. Mat. Table V.7**). The random effects were the *Experiment name,* the *Field identifier,* and the *Month* in interaction with the *Year* of sampling, to take into account the structure of the data set. The stability of the selected partitioning variables was assessed graphically using the *stabletree* function (package *stablelearner*) (Philipp *et al*., 2016), by checking the variable selection frequencies based on regression trees built on 500 bootstraps keeping 80% of the initial data set. Once the regression tree is built, a global LMM is performed to fit the predation rates against the different subgroups obtained as a fixed effect. Based on this global LMM, the estimated marginal means (EMMs) of the predation rates of each terminal node were compared by Tukey pairwise comparison using the functions *emmeans* and *pairs* (package *emmeans*) with Bonferroni correction (**Supp. Mat. Table V.2**). The performance of the regression trees was obtained by evaluating R^2, using the ratio of the sum of squared errors (SSE) of the

observations around the mean of the terminal node, to the total sum of squares deviations (SST) of the observations around the mean of the entire dataset.

In parallel, all the regression trees were also performed with all the species, including super dominant small carnivorous species, to verify the stability of trees and the importance given to dominant species.

To validate the identity of key species identified by the regression trees, we adapted the null-model approach developed by Gotelli *et al.* (2011). We performed LMM regression between the abundance of each species and the predation rates of *V. arvensis*. The random effects were the *Experiment name,* the *Field identifier,* and the *Month* in interaction with *Year.* The observed slopes were compared with slopes obtained with LMM performed with 1000 random permutations of the predation rate vector. A standardized effect size (SES) was calculated for each species as:

$$SES = \frac{Sobs - Ssim}{\sigma sim}$$

Where Sobs and Ssim are the observed and the average of the slopes obtained on permutated data, respectively, and σsim is the standardized deviation of the slopes obtained on the 1000 permutated data. SES values > 2 or < -2 indicate significant relationships (Gotelli *et al.*, 2011) between the abundance of a given species and the predation rate of *V. arvensis*.

All statistical analyses were performed using the R software version 3.5.1 (R Development Core Team, 2018).

3. Results

The dataset included 30686 carabids belonging to 99 species and 40 genera (**Supp. Mat. Table V.3**, **Supp. Mat. Table V.4**). The 44 seed-eating species observed represented 32.4 % of the catch and, in decreasing order, were *Poecilus cupreus* (58.4 %), the *Harpalus* genus (18.8 %) mainly represented by *H. dimidiatus* and *H. affinis,* and *Pseudoophonus rufipes* (8 %). The 19 potential intraguild predator species represented 12 % of the total carabids catches and were dominated by *Pterostichus melanarius* (8 %) and *Carabus convexus* (1.5 %). At the plot level, there were on average 6.10 (SD = 11.22) individuals and 1.62 (SD = 1.40) species per plot of seed-eating carabids, and 2.26 (SD = 5.44) individuals and 0.79 (SD = 0.83) species per plot that were potential intraguild predators. At the transect level, there were on average 21.17 (SD = 37.46) individuals and 2.91 (SD = 2.04) species per transect of seed-eating carabids, and 8.77 (SD = 17.07) individuals and 1.58 (SD = 1.12) species per transect that were potential intraguild predators. The predation rates of *V. arvensis* ranged from 0 to 1, at both the plot and transect level, with means of 0.43 (SD = 0.40) and 0.41 (SD = 0.33), respectively at the plot and transect level.

3.1. Relating seed predation to carabid assemblages at the plot level

For carabid genera, we obtained a three terminal node tree that explained 10.6 % of the total variance in seed predation rate. The predation rate was best described by the activity density of the carabids from the genus *Harpalus* (**Figure V.1 A**), with relatively high predation rates ($\bar{x}$ = 72 %, n = 197) being associated with high activity density of *Harpalus* (> 2.5). The predation rate was lower ($\bar{x}$ =

34 %, n = 986) at low activity density of *Harpalus* (≤ 0.5). Carabids of the genus *Harpalus* were present in 41.5 % of the traps, with an average of 2.77 (SD = 3.62) individuals per plot where present. The genus *Harpalus* was selected in 98.2 % of the trees built on the bootstrapped data (**Figure V.2 A**). Following *Harpalus*, the next most frequently selected splitting variables were the genera *Pseudoophonus* and *Poecilus*, which appear respectively in 50.2 % and 28.6 % of trees (**Figure V.2 A**). They were also present as a surrogate split for node 1 (**Supp. Mat. Table V.5 A**). The null model approach confirmed the significance of the genera *Harpalus* (SES 8.09), *Pseudoophonus* (SES 6.70) and *Poecilus* (SES 6.11). The genera *Pterostichus* and *Scybalicus* were also identified as groups exhibiting a positive, but more moderate (SES 3.9 and 3.1 respectively), effect on *V. arvensis* predation.

When implemented using carabid species, the tree explained 6.2 % of the predation rate variation and the abundance of *Harpalus dimidiatus* had the highest explanatory power for predation rate (**Figure V.3 A**). Low abundances of *H. dimidiatus* (≤ 0.5) were associated with low predation rates ($\bar{x}$ = 39 %, n = 1292), and conversely, higher abundances of *H. dimidiatus* (> 0.5) were related to higher seed predation ($\bar{x}$=65 %, n=290). *Harpalus dimidiatus* was selected in slightly less than 60 % of the regression trees from the bootstrapped samples. *Harpalus affinis* did not appear on the principal regression tree but was selected in 76.6 % of the bootstrapped regression trees (**Figure V.4 A**) and also appears as a surrogate split (**Supp. Mat. Table V.5 B**). The null model approach corroborated the significance of *H. affinis* (SES 4.68) and *H. dimidiatus* (SES 3.93), and also highlighted the role of *P. rufipes* (SES 4.63) and *P. cupreus* (SES 4.60).

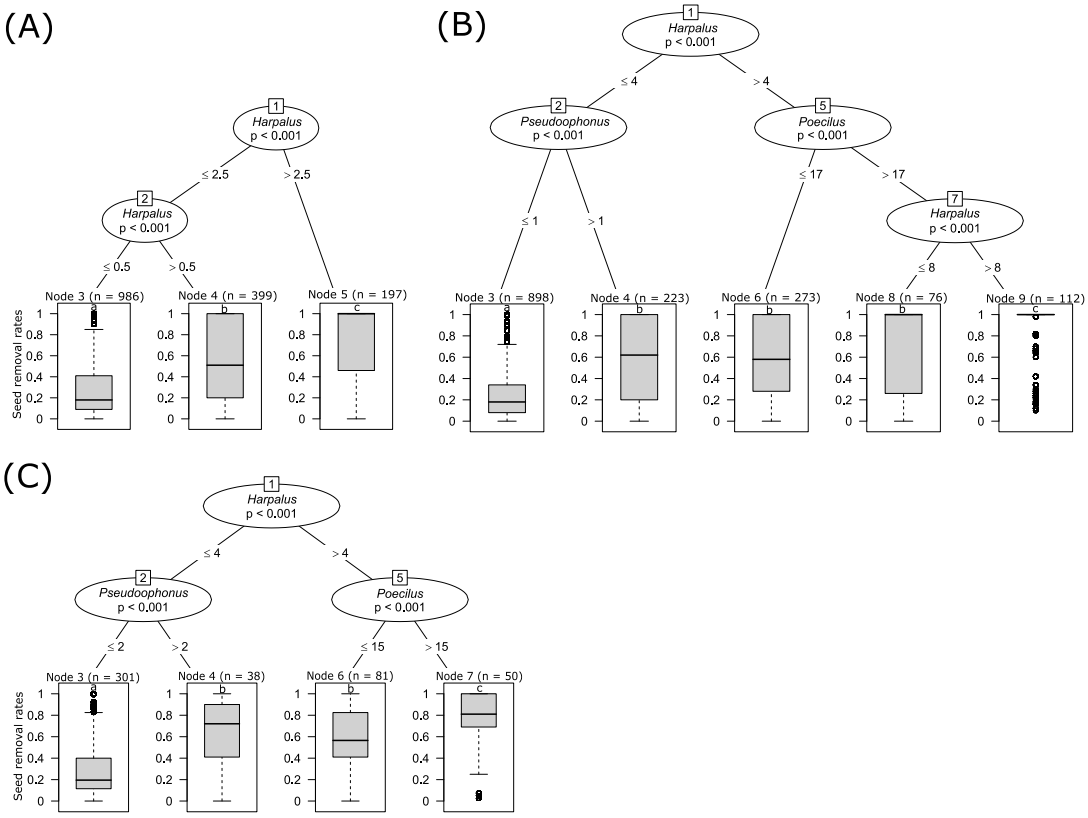


Figure V.1 : Regression trees displaying interaction among activity-density of seed eaters and potential intraguild predator carabid beetles genera on weed seed predation of *V. arvensis* at different spatial scale: **(A)** Plot scale (R^2 = 10.60%)**, (B)** intermediate scale with predation measures at the plot level and carabid beetles at the transect level

(R^2 = 19.7 %), and **(C)** transect scale (R^2 = 29 %). Box plots represent medians and upper and lower quartiles for each sub group of the regression trees. Differences between subgroups obtained are indicated by different letters on the top of each boxplot.

3.2. Relating plot level seed predation to transect level carabid assemblages

When considering carabids at the genus level, a five terminal node regression tree was obtained that explained 19.7 % of the total variation in seed predation (**Figure V.1 B**). Three important carabid genera were identified: *Harpalus, Poecilus* and *Pseudoophonus*, which is consistent with the variable selection frequencies barplot (**Figure V.2 B**). Predation rate was high ($\bar{x}$ = 86 %, n = 112) when *Harpalus* was abundant (> 8) and associated with high abundance of *Poecilus* (> 17). More than 55 % of the observations were associated with low predation rates ($\bar{x}$ = 29 %, n = 898) and were related to low activity densities of *Harpalus* (≤ 4) and *Pseudoophonus* (≤ 1). There were three intermediate nodes, the node 4 ($\bar{x}$ = 61 %, n = 223) related to presence of *Pseudoophonus* (> 1) but low abundance of *Harpalus* (≤ 4), the node 6 ($\bar{x}$ = 55 %, n = 273), associated with low AD of *Poecilus* (≤ 17) and intermediate AD of *Harpalus* (4 < and ≤ 8), and the node 8 ($\bar{x}$ = 61 %, n = 76) related with high abundance of *Poecilus* (17 >) and intermediate AD of *Harpalus* (4 < and ≤ 8). The predation rates of these three subgroups were not significantly different, and presented a high level of variability. The null model approach corroborated the significance of *Harpalus* (SES 5.37), *Pseudoophonus* (SES 4.88) and *Poecilus* (SES 4.49) found in the trees. *Pterostichus* and *Scybalicus* also had a positive but more moderate effect on seed predation rates (SES 3.07 and 2.87 respectively).

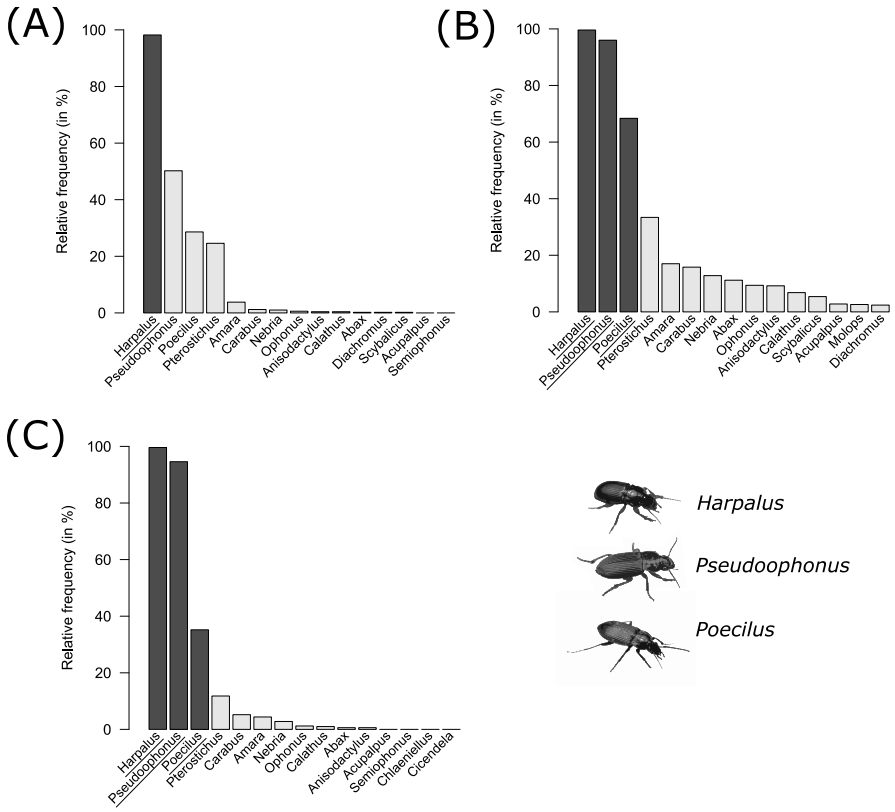


Figure V.2: Relative frequency of selection of the most frequent carabid genera in the regression trees, built on 500 bootstraps of the data set, for explaining *V. arvensis* predation rates. The variables selected in the regression tree based on the initial data set are indicated in dark grey, and the associated genera names are underlined. Letters

indicate the spatial aggregation tested: **(A)** plot scale**, (B)** intermediate scale (predation measure at the plot level, and carabid beetles at the transect level), and **(C)** transect scale**.**

When considering carabid species, a six terminal node regression tree was obtained that explained 13.5 % of seed predation variation, with a key role of *H. dimidiatus, H. affinis, P. rufipes, Carabus auratus* and *Amara eurynota* (**Figure V.3 B**). There were two nodes associated with very high predation rates, nodes 9 ($\bar{x}$ = 86 %, n = 64) and 10 ($\bar{x}$ = 99 %, n = 16), linked to *H. affinis* (> 1), *P. rufipes* (> 2) and absence of *C. auratus* (≤ 0). Most of the observations indicate low rates of predation (node 3; $\bar{x}$ = 34 %, n = 1037) that were related to low abundance of *H. affinis* (≤ 1) and *H. dimidiatus* (≤ 3). *P. cupreus* was frequently present in the trees built on bootstrapped data (47 %), whereas it was not present on the main tree, in contrast to *C. auratus* and *A. eurynota* that were rarely selected (**Figure V.4 B**). The null model approach corroborated the significance of *H. dimidiatus* (SES 7.22), *H. affinis* (SES 6.94), *P. rufipes* (SES 6.89) and *P. cupreus* (SES 6.35). *P. melanarius, S. oblongiusculus* and *A. equestris* also had a positive but moderate effect on seed predation rates (SES 4.12, 2.93 and 2.38 respectively).

3.3. Relating seed predation to carabid assemblages at the transect level

When considering carabid genera, we obtained a four terminal node regression tree that explained 29 % of seed predation variation. The genera *Harpalus*, *Poecilus* and *Pseudoophonus* explained the most variability in predation (**Figure V.1 C**), and frequently appeared in trees on bootstrapped data (**Figure V.2 C**). Predation rate was high for node 7 ($\bar{x}$ = 74 %, n = 50) when *Poecilus* was abundant in the transect (> 15), and when the abundance of *Harpalus* exceeded 4 individuals. However, this situation was rather unusual in fields, occurring in only about 10% of observations. Most of the observations were associated with low predation rates ($\bar{x}$ = 28 %, n = 301) and related to low abundance of *Harpalus* (≤ 4) and *Pseudoophonus* (≤ 2). There were two intermediate nodes presenting high level of predation variability, nodes 4 ($\bar{x}$ = 65 %, n = 38) and 6 ($\bar{x}$ = 58 %, n = 81) related to combination of low and high abundance of the three key genera. The null model approach confirmed the overriding importance of *Harpalus* (SES 5.43), *Pseudoophonus* (SES 4.74) and *Poecilus* (SES 4.54). *Pterostichus* and *Scybalicus* also had a positive but moderate effect on seed predation rates (SES 2.82 and 2.14 respectively).

When considering carabid species, the tree explains 30 % of predation variation and three species emerge as important: *H. affinis, H. dimidiatus* and *P. rufipes*. The highest level of predation (node 9; $\bar{x}$ = 84 %, n = 26) was associated with *H. affinis* (> 1) and *P. rufipes* (> 2) (**Figure V.3 C**). Although it did not appear on the main tree, *P. cupreus* was selected in 29 % of the trees based on bootstrapped data (**Figure V.4 C**), and was a surrogate split (**Supp. Mat. Table V.7 B**). The null model approach corroborated the significance of *H. dimidiatus* (SES 4.30), *H. affinis* (SES 5.36) and *P. rufipes* (SES 4.70). It also highlighted the role of *P. cupreus* (SES 4.45), *P. melanarius* (SES 2.81) and *S. oblongiusculus* (SES 2.14).

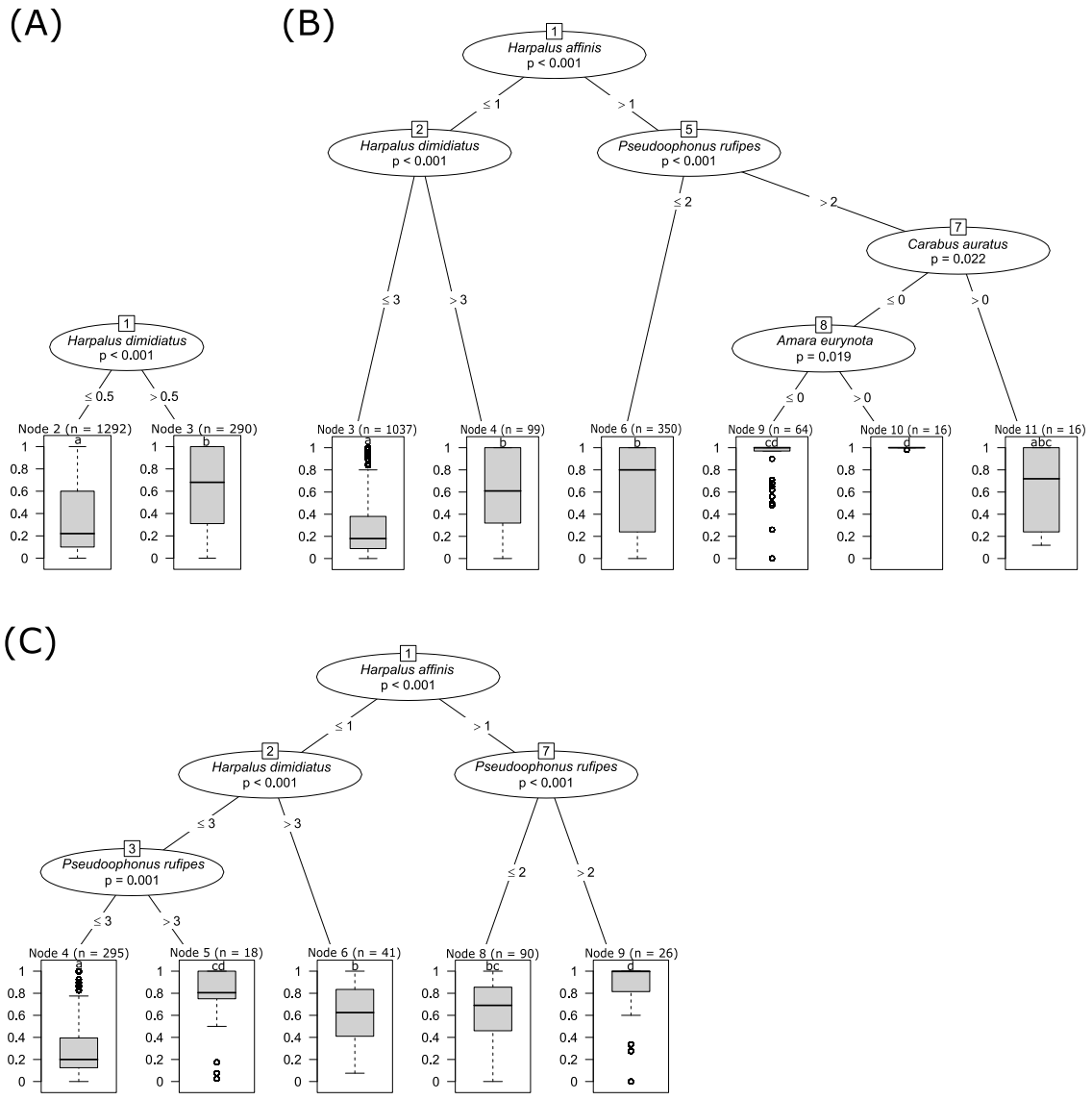


Figure V.3: Regression trees displaying interaction among activity-density of seed eaters and potential intraguild predator carabid beetles species on weed seed predation of *V. arvensis* at different spatial scale: **(A)** Plot scale (R^2 = 6.20 %)**, (B)** intermediate scale with predation measures at the plot level, and carabid beetles at the transect level (R^2 = 13.5 %)**,** and **(C)** transect scale (R^2 = 29.7 %). Box plots represent medians and upper and lower quartiles for each sub group of the regression trees. Differences between subgroups obtained are indicated by different letters on the top of each boxplot.

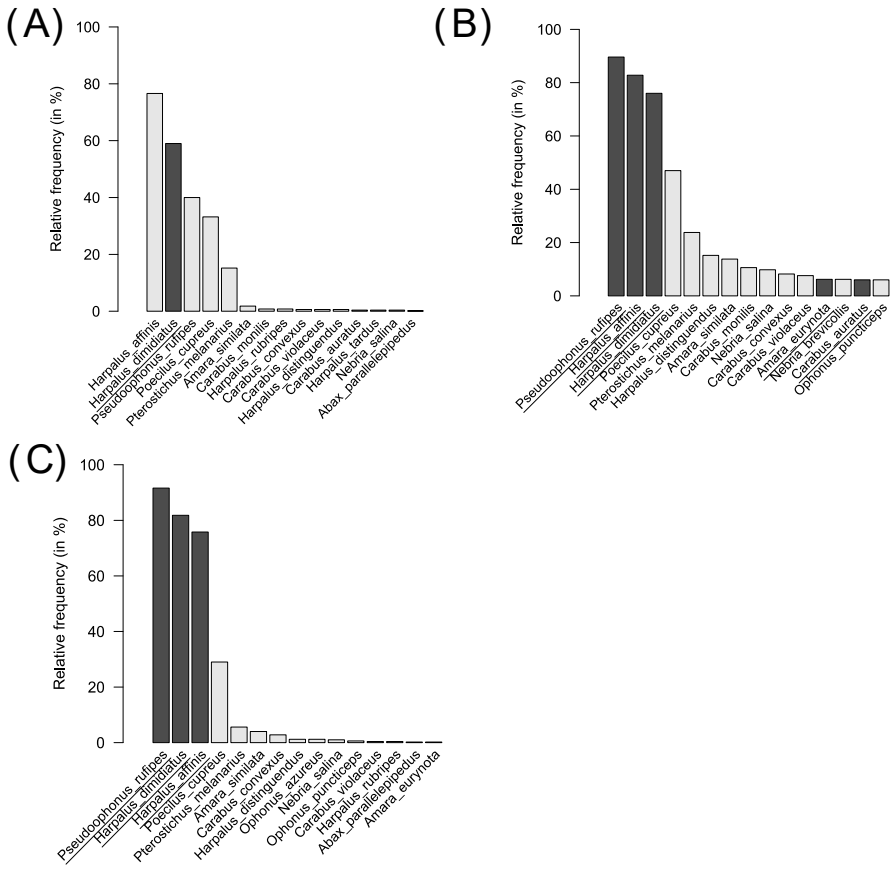


Figure V.4: Relative frequency of selection of each carabid species in the regression trees built on 500 bootstraps of the data set, for explaining *V. arvensis* predation rates. The variables selected in the regression tree based on the initial data set are indicated in dark grey, and the associated genera names are underlined. Letters indicate the spatial aggregation tested: **(A)** plot scale**, (B)** intermediate scale (predation measure at the plot level, and carabid beetles at the transect level), and **(C)** transect scale**.**

4. Discussion

Our study provides some methodological advances and guidelines to explore the relative contribution of key taxa to pest regulation in field situations. We investigated this relationship at different spatial and taxonomic resolutions, with the objective of providing guidelines for future research. Our work consistently identifies four seed-eating carabid species, genera and their assemblages as key drivers of the depletion of *V. arvensis* seeds, and suggests that intra-guild predators within carabid community and their trophic interactions only played a minor role in seed predation. Finally, our analysis shows that in many of the field situations explored in this paper, seed predation was limited because key carabid species driving seed predation were not present at high enough abundance.

4.1. The key taxa driving seed depletion

Among the 44 species and 26 genera of seed-eating carabids present in our dataset, four key carabid taxa were consistently estimated to have a significant effect on the predation of *V. arvensis* seeds. The granivore genus *Harpalus,* appears as a key group that explains the predation of *V. arvensis*. Two species of *Harpalus* were found to be important, *H. affinis* and *H. dimidiatus*. These are two

medium sized spring breeding granivores (Homburg *et al*., 2014) that made up approximately 6 % and 8.7 % of the seed feeders caught, respectively. After spatial aggregation of carabids, we detected effects of two other medium size species, *P. cupreus* and *P. rufipes,* which are spring and autumn breeder species respectively (Cole *et al*., 2002; Homburg *et al*., 2014; Pey *et al*., 2014), and are the dominant species of the genera *Poecilus* and *Pseudoophonus*, respectively, in our data. The importance of these key genera corroborates the findings of previous studies that have shown that genera from the tribe *Harpalini,* such as *Harpalus* or *Pseudoophonus*, consumed significant quantities of *V. arvensis* seeds in laboratory cafeteria tests (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Honěk *et al*., 2007; Petit *et al.*, 2014). Interestingly, *P. cupreus* does not show a preference for *V. arvensis* seeds in cafeteria tests, eating some 0.40 seeds / day in comparison to 4.65 and 15.37 seeds / day for *H. affinis* and *P. rufipes,* respectively (Petit *et al*., 2014). *P. cupreus* is dominant, however, being present in 69.6 % of the sampled transects, with on average 12.11 (SD = 28.79) individuals per trap. Thus, *Poecilus* appeared as a key species due to mass effect in the field, compensating for its low consumption of *V. arvensis* seeds, while *Pseudoophonus* and *Harpalus* are key species due to their high *per capita* consumption of *V. arvensis* seeds. The genus *Amara*, known to consume substantial amounts of weed seeds (Honěk *et al*., 2007; Petit *et al*., 2014) was rarely selected in the regression trees but this could be related to its low acceptance of *V. arvensis* seeds, as previously shown in laboratory cafeteria tests (Honěk *et al.*, 2007; Petit *et al*., 2014).

The highest predation rates were associated with the combination of relatively high abundances of *Harpalus* and *Poecilus,* at the genera level, and *H. affinis* and *P. rufipes*, at the species level. The combination of relatively high activity density of *Harpalus* and *Poecilus* better explained high predation rates than the two genera separately, which may be an indication of additivity or complementarity effects, such as resource partitioning or facilitation when they co-occur (Gurr *et al*., 2012; Letourneau *et al*., 2009). Charalabidis *et al.* (2019) highlighted the differences and complementarities of foraging strategies between *H. affinis* and *P. cupreus* under laboratory conditions, which may provide a mechanism for a positive association of these two species. *Poecilus cupreus* has a low latency time before consumption, but is limited in the range of weed seed species consumed, whereas *H. affinis* start consuming after a longer delay, but consume a wide range of weed species (Charalabidis *et al*., 2019). The *per capita* consumption of *V. arvensis* seeds seems to be unaffected by carabid conspecific density, suggesting that seed predation is proportional to the abundance of conspecific for both *H. affinis* and *P. cupreus* (Carbonne *et al*., 2019). In addition, seed consumption by *H. affinis* increases under risk of intraguild predation, in contrast to consumption by *P. cupreus* that remained unchanged (Charalabidis et al., 2019, 2017). In addition to presenting complementary foraging strategies, these two species present temporal complementarity, with *P. cupreus* mostly described as a day active carabid, and *H. affinis* as a night active species (Barbaro & van Halder, 2009; Ribera *et al.*, 1999).

Finally, although we expected that intraguild predators would be important drivers of the patterns of seed consumption in our field situations, our analysis did not support this convention. While *Pterostichus melanarius* was identified as being important in our analysis, it appears in only 5 to 10% of the bootstrapped trees and is actually identified as a positive contributor to seed predation, contrary to expectation. The mechanisms that would explain this impact are, however, unclear. Charalabidis *et al.* (2019) showed that the risk of predation exercised by *P. melanarius* can increase the weed seed

consumption by *H. affinis*. It is also not excluded that *P. melanarius* consumes seeds. Other large intraguild predators are sometimes selected in the main or bootstrapped regression trees. For example, when *H. affinis* (>1) and *P. rufipes* (>2) are in combination, the presence of *Carabus auratus* tends to increase the variability in seed predation rates, and it cannot be excluded that *C. auratus* reduces weed seed predation by preying upon seed-feeding carabids (Prasad & Snyder, 2004). The presence of complex habitats and heterogeneous vegetation can be a solution to dampen antagonistic interactions by reducing the chances of encounters among natural enemies (Gontijo, 2019; Snyder, 2019). Here, only indirect effects of intraguild predation within carabid communities are assessed, as information on other non-carabid predator groups was not available. The presence of other seed predators, like micro mammals (Blubaugh *et al.*, 2017), might provide a better understanding of the effect of intraguild predation on the weed seed predation, and increase our explanatory power.

Finally, when regression trees were built on all genera or species without any selection, only the two trees with species at the plot and intermediate scale were slightly different (**Supp. Mat. Figure V.1**, **Supp. Mat. Figure V.2**). Simply one new species, *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758), appears in the tree built with species at the plot scale. *B. crepitans* is an ectoparasitoid carabid which develop on pupae of spring breeding species, and can be highly correlated with some granivorous species, in particular with the genus *Amara* (Saska & Honek, 2008). Trees are therefore relatively stable, and did not seem to over-represent the dominant species.

4.2. The spatial and taxonomic resolution

Although the identification of key taxa was consistent across the three spatial resolutions explored, our results indicate that the relationships between carabid assemblages and seed predation were much better explained at the transect scale than at the plot scale. The apparent mismatch between carabid abundance and predation rates at fine spatial scales has already been shown in field studies (Saska, 2008; Trichard *et al.*, 2014). The higher explanatory power achieved at the transect scale may be explained by the aggregation of data, and particularly the pooling of the predation rate over several plots that averages away some of the variability of predation. It may also reflect the heterogeneous spatial distribution of carabids in arable fields (Thomas *et al.*, 2002; Trichard *et al.*, 2014) and that carabids caught in a specific plot location may have foraged at distances of up to 50 meters away (Wallin & Ekbom, 1988). Finally, aggregating the carabid data increased the pool of species considered with the inclusion of new taxa as partitioning variables in regression trees and to a more precise detection of species preying upon *V. arvensis* seeds. For future experiments, spatial aggregation of plots, by transect or zone, would provide a beneficial increase in prediction of seed predation by taking into account carabid mobility.

Finally, we assumed that analysing the relationship between carabid taxa and seed predation at the species level would provide more accurate results than an analysis at the genus level due to the potential difference in seed acceptance between species belonging to the same genus. Our results show, however, that there is an increase in explanation in considering predation at the genus level rather than the species level at the plot and intermediate scale. By grouping species at the genus level we formed functional groups including functionally redundant species that if considered separately would have little weight, and would not be included in the tree. This result is supported by previous studies showing

that functional groups are more informative for predicting prey suppression than species (Gagic *et al.*, 2015; Russell *et al.*, 2017).

Overall, the 30% of variation in seed depletion explained by assemblages of carabid taxa, at the transect level, is fairly high. The use of regression trees permit the explanation of predation rates in situations where key species are absent or present. Nodes with component parts of the group of four key species identified or intermediate levels of activity-density have highly variable levels of predation (see for example **Figure V.1 A** node 4 and **B** node 4, 6 and 8).

The 70% of the unexplained variation in seed predation is likely due to the occurrence of other invertebrate seed predators such as crickets or ants (Baraibar *et al.*, 2009; Brust, 1994) not accounted for here. Variability in the availability of alternative prey for carabids, but also the presence of competitor or predator, might also affect the predation of the target prey (Koss & Snyder, 2005; Symondson *et al.*, 2006) and account for unexplained variation in the depletion of *V. arvensis* seeds in the sampled transects. Finally, a part of the seed loss can be due to environmental conditions such as rain, wind or loss of adhesive power of the cards (Westerman *et al.*, 2003a).

4.3. Enhancing weed seed predation in arable landscapes

Beside the identification of key taxa delivering seed predation, our study also emphasizes the fact that in the vast majority of our field situations, the predation of *V. arvensis* was limited by the absence or low abundances of key carabid species. Our study was based on data collected in 111 farmer's fields conducted under contrasting farming managements and located in very different landscape settings. Yet, in more than 60% of the transects surveyed, key carabid taxa were absent or were poorly represented, and associated with low seed predation. Nodes of the regression trees exhibiting favourable key carabid assemblages delivering high seed predation gathered only a limited number of observations. This suggests that seed predation could be enhanced in arable landscapes, and that currently only a small proportion of the transects surveyed were favourable to the key carabid species associated with high seed predation rates. It is interesting to note that fields under conservation agriculture and organic fields tended to be more represented in these nodes than conventional fields. Indeed, for the regression tree performed on genera at the transect scale, 17% and 18% of the conservation agriculture and organic field transects are associated to high seed predation (node 7), respectively, compared to only 2% of the conventional agriculture transects. This is in line with studies that have demonstrated the positive effect of conservation agriculture on seed-eating carabid species (Menalled *et al.*, 2007), including *P. rufipes* (Trichard *et al.*, 2014). Tillage is known to strongly reduced adult activity, oviposition rate and larval capture in fields (Blubaugh & Kaplan, 2015). Similarly, organic farming has been shown to enhance the abundance of seed-eating carabids such as *H. affinis* (Diekötter *et al.*, 2016) and *P. rufipes* (Döring & Kromp, 2003). These elements could explain the much higher proportion of fields exhibiting high predation rates in conservation and organic agriculture compared to conventional fields. Yet, our results also suggest that adopting organic or conservation farming practices do not seem to ensure high predation rates in all situations and there may be several reasons for this. First, conversion to organic or conservation agriculture may be too recent to result in significant changes in carabid communities and subsequent increases in weed seed predation rates. For example, increases in predation rates in conservation agriculture were shown to be apparent at least four years after (Petit *et al.*, 2017). In

addition, pesticide use can be high in conservation agriculture, with detrimental effects on key carabid species and weed seed predation (Ricci *et al*., 2019; Trichard *et al*., 2013). Second, the landscape context of arable fields can greatly affect the composition of carabid communities and modulate the effect of the local farming management in the focal field. For example, the presence of grassy field boundaries can positively affect the in-field abundance of *P. rufipes* (Labruyere *et al*., 2017, 2016b; Rouabah *et al*., 2015). At the landscape scale, the cover of grassland (Labruyere *et al*., 2016a; Purtauf *et al*., 2005b; Trichard *et al*., 2013) and the proportion of organic agriculture (Diekötter *et al.*, 2016) enhance the key carabid taxa identified in this study. These elements suggest that different combinations of local field and landscape scale management could increase the very low abundance of key species and the level of seed predation observed here in conventional arable fields.

Our study suggests that for the conservation biological control of *V. arvensis* it is necessary to promote the activity density of *Harpalus, Poecilus* and *Pseudoophonus*. The statistical modelling approach we develop could be a useful method to identify key natural enemies that exert high pest mortality, and can be a useful guide to select field management that specifically supports these species to improving the efficacy of biocontrol.

Acknowledgements

The authors thank the staff at INRAE Dijon experimental farm for their technical support. We also would like to thank Jean Villerd for his help with regression tree approaches, and Achim Zeileis for his help with analyzing data with the *glmertree* function. We thank Adam Vanbergen for his critical review of the manuscript before submission.

Funding: This work was sypported by the projects FRB EcoPhyto SEBIOPAG-PHYTO, ERA-NET C-IPM BioAWARE and INRAE MP SMaCH.

5. Supplementary materials

Supp. Mat. Table V.1 : List of all genera caught with their corresponding species and group (seed eaters (SE), potential intraguild predator (PI) or other species (OS)).

Genus	Species	Category
Abax	*A. parallelepipedus*	PI
	A. parallelus	PI
Acupalpus	*A. dubius*	SE
	A. meridianus	SE
Agonum	*A. afrum*	OS
	A. muelleri	OS
	A. sexpunctatum	OS
	A. sp	OS
Amara	*A. aenea*	SE
	A. apricaria	SE
	A. aulica	SE
	A. communis	SE
	A. consularis	SE
	A. convexior	SE
	A. equestris	SE
	A. eurynota	SE
	A. familiaris	SE
	A. fulvipes	SE
	A. montivaga	SE
	A. nitida	SE
	A. ovata	SE
	A. plebeja	SE
	A. similata	SE
Anchomenus	*A. dorsalis*	OS
Anisodactylus	*A. binotatus*	SE
	A. signatus	SE
Asaphidion	*A. flavipes*	OS
Badister	*B. bullatus*	OS
	B. sodalis	OS
Bembidion	*B. iricolor*	OS
	B. lampros	OS
	B. lunulatum	PI
	B. obtusum	OS
	B. properans	OS
	B. quadrimaculatum	OS
Brachinus	*B. crepitans*	OS
	B. elegans	OS
	B. explodens	OS
	B. psophia	OS
	B. sclopeta	OS
Calathus	*C. fuscipes*	PI
Carabus	*C. auratus*	PI
	C. convexus	PI
	C. coriaceus	PI
	C. monilis	PI
	C. violaceus	PI
Chlaeniellus	*C. nigricornis*	PI
Cicendela	*C. campestris*	PI
Clivina	*C. fossor*	OS
Cylindera	*C. germanica*	PI
Demetrias	*D. atricapillus*	OS
Diachromus	*D. germanus*	SE
Harpalus	*H. affinis*	SE
	H. atratus	SE
	H. dimidiatus	SE
	H. distinguendus	SE
	H. latus	SE
	H. luteicornis	SE
	H. rubripes	SE
	H. serripes	SE
	H. smaragdinus	SE
	H. sp	SE
	H. tardus	SE
Cryptophonus	*C. tenebrosus*	SE
Leistus	*L. spinibarbis*	OS
Loricera	*L. pilicornis*	OS
Microlestes	*M. maurus*	OS
	M. minutulus	OS
	M. sp	OS
Molops	*M. piceus*	PI
Nebria	*N. brevicollis*	PI
	N. salina	PI
Notiophilus	*N. aestuans*	OS
	N. biguttatus	OS
	N. germinyi	OS
	N. palustris	OS
	N. quadripunctatus	OS
	N. rufipes	OS
Ocys	*O. harpaloides*	OS
Ophonus	*O. azureus*	SE
	O. puncticeps	SE
	O. sabulicola	SE
Parophonus	*P. mendax*	SE
Platynus	*P. assimilis*	PI
Poecilus	*P. cupreus*	SE
	P. versicolor	PI
Polistichus	*P. connexus*	SE
Pseudoophonus	*P. rufipes*	SE
Pterostichus	*P. anthracinus*	PI
	P. madidus	SE
	P. melanarius	PI
	P. strenuus	OS
	P. vernalis	OS
Scybalicus	*S. oblongiusculus*	SE
Semiophonus	*S.signaticornis*	SE
Stenolophus	*S.teutonus*	SE
Syntomus	*S.obscuroguttatus*	OS
Trechus	*T. quadristriatus*	OS
Zabrus	*Z. tenebrioides*	SE

Supp. Mat. Table V.2: Pairwise comparison between the subgroups obtained with the regression trees for the estimated marginal means (EMMs) based on the linear mixed model fitting the predation rates of *V. arvensis* against the different subgroups obtained. Tukey pairwise comparison are performed using Bonferroni correction.

Spatial level	Taxonomic level	Node contrats	Estimate	SE	df	z.ratio	p. value
Plot	Genus	3 - 4	-0.074	0.018	1232591.7	-4.227	0.0001
		3 - 5	-0.212	0.026	751517.7	-8.277	<.0001
		4 - 5	-0.138	0.024	1432383.6	-5.674	<.0001
	Species	2 - 3	-0.088	0.018	1302430	-4.791	<.0001
Plot-Transect	Genus	3 - 4	-0.139	0.033	100145.5	-4.257	0.0002
		3 - 6	-0.148	0.025	187935.6	-5.931	<.0001
		3 - 8	-0.207	0.043	279473.2	-4.798	<.0001
		3 - 9	-0.433	0.038	216120.1	-11.463	<.0001
		4 - 6	-0.008	0.033	183865.2	-0.249	1
		4 - 8	-0.068	0.050	243201.9	-1.363	1
		4 - 9	-0.294	0.044	224443.5	-6.665	<.0001
		6 - 8	-0.059	0.044	375563.7	-1.346	1
		6 - 9	-0.285	0.037	374416.7	-7.632	<.0001
		8 - 9	-0.226	0.048	515881.8	-4.73	<.0001
	Species	3 - 4	-0.118	0.026	811619.5	-4.495	0.0001
		3 - 6	-0.193	0.027	110029.9	-7.137	<.0001
		3 - 9	-0.357	0.040	474377.3	-8.885	<.0001
		3 - 10	-0.549	0.082	239153	-6.679	<.0001
		3 - 11	-0.189	0.082	233744.8	-2.297	0.324
		4 - 6	-0.075	0.034	349795.3	-2.231	0.385
		4 - 9	-0.240	0.042	934953.3	-5.666	<.0001
		4 - 10	-0.431	0.084	285031.4	-5.103	<.0001
		4 - 11	-0.071	0.085	277587.4	-0.838	1
		6 - 9	-0.164	0.044	301809.7	-3.734	0.0028
		6 - 10	-0.355	0.081	288870.5	-4.378	0.0002
		6 - 11	0.004	0.080	303126.4	0.053	1
		9 - 10	-0.191	0.086	336720.9	-2.23	0.3859
		9 - 11	0.169	0.088	304814.8	1.917	0.8286
		10 - 11	0.360	0.090	2170570	4.008	0.0009
Transect	Genus	3 - 4	-0.238	0.044	1177237.7	-5.42	<.0001
		3 - 6	-0.153	0.028	599806.7	-5.446	<.0001
		3 - 7	-0.371	0.036	607118.6	-10.376	<.0001
		4 - 6	0.085	0.045	1418923.5	1.9	0.3447
		4 - 7	-0.133	0.049	1305613.3	-2.709	0.0405
		6 - 7	-0.218	0.037	2810732.9	-5.924	<.0001
	Species	4 - 5	-0.380	0.073	645711.8	-5.22	<.0001
		4 - 6	-0.140	0.030	1763329.6	-4.608	<.0001
		4 - 8	-0.243	0.029	1050640.5	-8.324	<.0001
		4 - 9	-0.415	0.041	2380829.9	-10.147	<.0001
		5 - 6	0.240	0.078	587436.9	3.1	0.0193
		5 - 8	0.137	0.075	712386	1.832	0.6698
		5 - 9	-0.035	0.079	815615.3	-0.441	1
		6 - 8	-0.103	0.038	938478.8	-2.749	0.0597
		6 - 9	-0.275	0.045	4044214.2	-6.145	<.0001
		8 - 9	-0.172	0.043	3797711.6	-3.989	0.0007

Supp. Mat. Table V.3: List of the species present in the data set. We indicated for each species the trophic group (p = phytophagous, o = omnivorous, c = carnivorous), the total activity density (AD), the average AD per trap (with standard deviation), the percentage of occurrence, the average AD per trap with presence (with standard deviation), and the proportion represented by this species among: all species, the same group and among the selected species for the analysis. Finally the average number of species caught per trap is indicated for each group. Two tables are presented, the first correspond to the plot scale, and the second to the transect scale.

Scale level: Plot
N= 1582

			Species:	Trophic guild	Total AD	Mean(SD): AD /trap	Occurrence (%)	Mean(SD): AD /trap with presence	Proportion in catches (%)	Proportion within each group (%) (SE, PI, OS)	Proportion within selected species (%)	Mean(SD): Specific richness / trap
All species (R=99)	Selected species (R=69)	Seed Eaters (SE) (R=44)	*Acupalpus dubius*	o	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 (NA)	0.00	0.01	0.01	
			Acupalpus meridianus	o	5.00	0.00 (0,06)	0.32	1.00 (0)	0.02	0.05	0.04	
			Anisodactylus signatus	o	274.00	0.17 (2,7)	1.77	9.79 (18,11)	0.92	2.84	2.07	
			Parophonus mendax	o	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 (NA)	0.00	0.01	0.01	
			Poecilus cupreus	o	5637.50	3.56 (8,86)	55.94	6.37 (11,07)	18.94	58.46	42.63	
			Pseudoophonus rufipes	o	788.00	0.50 (2,04)	20.42	2.44 (3,96)	2.65	8.17	5.96	
			Pterostichus madidus	o	17.50	0.01 (0,13)	1.01	1.09 (0,76)	0.06	0.18	0.13	
			Stenolophus teutonus	o	7.00	0.00 (0,1)	0.25	1.75 (0,96)	0.02	0.07	0.05	
			Amara aenea	p	44.50	0.03 (0,45)	1.14	2.47 (3,58)	0.15	0.46	0.34	
			Amara apricaria	p	4.00	0.00 (0,06)	0.19	1.33 (0,58)	0.01	0.04	0.03	
			Amara aulica	p	3.00	0.00 (0,04)	0.19	1.00 (0)	0.01	0.03	0.02	
			Amara communis	p	0.50	0.00 (0,01)	0.06	0.50 (NA)	0.00	0.01	0.00	
			Amara consularis	p	39.50	0.02 (0,29)	1.45	1.72 (1,78)	0.13	0.41	0.30	
			Amara convexior	p	1.50	0.00 (0,03)	0.13	0.75 (0,35)	0.01	0.02	0.01	
			Amara equestris	p	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 (NA))	0.00	0.01	0.01	
			Amara eurynota	p	82.50	0.05 (0,42)	2.97	1.76 (1,7)	0.28	0.86	0.62	
			Amara familiaris	p	2.00	0.00 (0,04)	0.13	1.00 (0)	0.01	0.02	0.02	
			Amara fulvipes	p	2.50	0.00 (0,05)	0.13	1.25 (1,06)	0.01	0.03	0.02	
			Amara montivaga	p	2.00	0.00 (0,04)	0.13	1.00 (0)	0.01	0.02	0.02	
			Amara nitida	p	8.50	0.01 (0,09)	0.44	1.21 (0,81)	0.03	0.09	0.06	
			Amara ovata	p	34.00	0.02 (0,23)	1.20	1.79 (1,17)	0.11	0.35	0.26	
			Amara plebeja	p	3.00	0.00 (0,08)	0.06	3.00 (NA)	0.01	0.03	0.02	
			Amara similata	p	236.00	0.15 (0,94)	5.63	2.65 (3,02)	0.79	2.45	1.78	
			Anisodactylus binotatus	p	13.00	0.01 (0,11)	0.63	1.30 (0,67)	0.04	0.13	0.10	
			Cryptophonus tenebrosus	p	2.00	0.00 (0,04)	0.13	1.00 (0)	0.01	0.02	0.02	
			Diachromus germanus	p	116.00	0.07 (0,97)	1.14	6.44 (6,69)	0.39	1.20	0.88	
			Harpalus affinis	p	584.00	0.37 (0,93)	22.06	1.67 (1,33)	1.96	6.06	4.42	
			Harpalus atratus	p	4.00	0.00 (0,05)	0.25	1.00 (0)	0.01	0.04	0.03	
			Harpalus dimidiatus	p	713.00	0.45 (1,57)	21.68	2.08 (2,82)	2.39	7.39	5.39	
			Harpalus distinguendus	p	240.50	0.15 (0,98)	5.25	2.90 (3,25)	0.81	2.49	1.82	
			Harpalus latus	p	4.00	0.00 (0,05)	0.25	1.00 (0)	0.01	0.04	0.03	
			Harpalus luteicornis	p	3.00	0.00 (0,04)	0.19	1.00 (0)	0.01	0.03	0.02	
			Harpalus rubripes	p	132.00	0.08 (0,46)	4.80	1.74 (1,27)	0.44	1.37	1.00	
			Harpalus serripes	p	69.50	0.04 (0,36)	2.47	1.78 (1,46)	0.23	0.72	0.53	
			Harpalus smaragdinus	p	1.50	0.00 (0,03)	0.13	0.75 (0,35)	0.01	0.02	0.01	
			Harpalus sp	p	14.00	0.01 (0,24)	0.25	3.50 (3,79)	0.05	0.15	0.11	
			Harpalus tardus	p	49.50	0.03 (0,22)	2.47	1.27 (0,57)	0.17	0.51	0.37	
			Ophonus azureus	p	39.00	0.02 (0,17)	2.53	0.98 (0,47)	0.13	0.40	0.29	
			Ophonus puncticeps	p	224.00	0.14 (1,67)	2.34	6.05 (9,29)	0.75	2.32	1.69	
			Ophonus sabulicola	p	2.00	0.00 (0,04)	0.13	1.00 (0)	0.01	0.02	0.02	
			Polistichus connexus	p	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 (NA)	0.00	0.01	0.01	
			Scybalicus oblongiusculus	p	230.00	0.15 (2,59)	1.33	10.95 (20,13)	0.77	2.39	1.74	
			Semiophonus signaticornis	p	3.50	0.00 (0,05)	0.25	0.88 (0,25)	0.01	0.04	0.03	
			Zabrus tenebrioides	p	2.50	0.00 (0,04)	0.19	0.83 (0,29)	0.01	0.03	0.02	
			TOTAL :	**o/p**	**9643.50**	**6.10 (11,22)**	**76.93**	**7.92 (12,21)**	**32.39**	**100.00**	**72.92**	**1.62 (1.40)**
		Predator Intraguild (PI) (R=19)	*Abax parallelepipedus*	c	20.00	0.01 (0,12)	1.33	0.95 (0,42)	0.07	0.56	0.15	
			Abax parallelus	c	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 (NA)	0.00	0.03	0.01	
			Calathus fuscipes	c	31.50	0.02 (0,15)	2.15	0.93 (0,52)	0.11	0.88	0.24	
			Carabus auratus	c	296.00	0.19 (1,11)	5.31	3.52 (3,39)	0.99	8.26	2.24	
			Carabus convexus	c	462.00	0.29 (1,14)	13.02	2.24 (2,36)	1.55	12.90	3.49	
			Carabus coriaceus	c	7.00	0.00 (0,05)	0.76	0.58 (0,19)	0.02	0.20	0.05	
			Carabus monilis	c	48.50	0.03 (0,21)	2.53	1.21 (0,63)	0.16	1.35	0.37	
			Carabus violaceus	c	50.00	0.03 (0,19)	3.48	0.91 (0,46)	0.17	1.40	0.38	
			Chlaenius nigricornis	c	4.00	0.00 (0,05)	0.25	1.00 (0)	0.01	0.11	0.03	
			Cicindela campestris	c	0.50	0.00 (0,01)	0.06	0.50 (NA)	0.00	0.01	0.00	
			Cylindera germanica	c	3.00	0.00 (0,06)	0.13	1.50 (0,71)	0.01	0.08	0.02	
			Molops piceus	c	7.00	0.00 (0,06)	0.70	0.64 (0,23)	0.02	0.20	0.05	
			Nebria brevicollis	c	41.50	0.03 (0,18)	2.47	1.06 (0,42)	0.14	1.16	0.31	
			Nebria salina	c	203.00	0.13 (0,62)	8.15	1.57 (1,57)	0.68	5.67	1.53	
			Bembidion lunulatum	c	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 (NA)	0.00	0.03	0.01	
			Platynus assimilis	c	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 (NA)	0.00	0.03	0.01	
			Poecilus versicolor	c	2.50	0.00 (0,03)	0.32	0.50 (0)	0.01	0.07	0.02	
			Pterostichus anthracinus	c	8.50	0.01 (0,08)	0.51	1.06 (0,42)	0.03	0.24	0.06	

			Pterostichus melanarius	c	2394.00	1.51	(5,19)	37.80	4.00	(7,84)	8.04	66.83	18.10
			TOTAL :	**c**	**3582.00**	**2.26**	**(5,44)**	**57.65**	**3.93**	**(6,69)**	**12.03**	**100.00**	**27.08**	**0.79 (0.83)**
		:	**TOTAL :**	**o/p/c**	**13225.50**	**8.36**	**(13,49)**	**87.99**	**9.5**	**(14,00)**	**44.42**	**100.00**	**100.00**	**2.41 (1.71)**
		Others Species (OS) (R=36)	*Agonum afrum*	c	1.00	0.00	(0,03)	0.06	1.00	(NA)	0.00	0.01		
			Agonum muelleri	c	71.00	0.04	(0,3)	2.97	1.51	(0,88)	0.24	0.43		
			Agonum sexpunctatum	c	1.00	0.00	(0,03)	0.06	1.00	(NA)	0.00	0.01		
			Agonum sp	c	1.00	0.00	(0,03)	0.06	1.00	(NA)	0.00	0.01		
			Anchomenus dorsalis	c	1611.00	1.02	(2,65)	29.58	3.44	(3,92)	5.41	9.74		
			Asaphidion flavipes	c	1.00	0.00	(0,03)	0.06	1.00	(NA)	0.00	0.01		
			Badister bullatus	c	9.50	0.01	(0,08)	0.63	0.95	(0,16)	0.03	0.06		
			Badister sodalis	c	6.00	0.00	(0,06)	0.38	1.00	(0)	0.02	0.04		
			Bembidion iricolor	c	1.00	0.00	(0,03)	0.06	1.00	(NA)	0.00	0.01		
			Bembidion lampros	c	140.50	0.09	(0,46)	5.69	1.56	(1,18)	0.47	0.85		
			Bembidion obtusum	c	19.00	0.01	(0,13)	1.01	1.19	(0,4)	0.06	0.11		
			Bembidion properans	c	36.00	0.02	(0,22)	1.39	1.64	(0,95)	0.12	0.22		
			Bembidion quadrimaculatum	c	25.00	0.02	(0,23)	0.82	1.92	(1,8)	0.08	0.15		
			Brachinus crepitans	c	13283.50	8.40	(65,84)	26.93	31.18	(124,16)	44.62	80.28		
			Brachinus elegans	c	52.00	0.03	(0,43)	1.20	2.74	(2,86)	0.17	0.31		
			Brachinus explodens	c	8.00	0.01	(0,11)	0.32	1.60	(1,34)	0.03	0.05		
			Brachinus psophia	c	2.00	0.00	(0,04)	0.13	1.00	(0)	0.01	0.01		
			Brachinus sclopeta	c	939.50	0.59	(6,62)	3.92	15.15	(30,19)	3.16	5.68		
			Clivina fossor	c	23.00	0.01	(0,19)	0.88	1.64	(1,15)	0.08	0.14		
			Demetrias atricapillus	c	3.00	0.00	(0,04)	0.19	1.00	(0)	0.01	0.02		
			Leistus spinibarbis	c	2.00	0.00	(0,03)	0.25	0.50	(0)	0.01	0.01		
			Loricera pilicornis	c	37.00	0.02	(0,16)	2.15	1.09	(0,29)	0.12	0.22		
			Microlestes maurus	c	1.00	0.00	(0,03)	0.06	1.00	(NA)	0.00	0.01		
			Microlestes minutulus	c	3.00	0.00	(0,06)	0.13	1.50	(0,71)	0.01	0.02		
			Microlestes sp	c	12.00	0.01	(0,11)	0.57	1.33	(0,71)	0.04	0.07		
			Notiophilus aestuans	c	41.00	0.03	(0,19)	2.40	1.08	(0,58)	0.14	0.25		
			Notiophilus biguttatus	c	15.00	0.01	(0,1)	0.95	1.00	(0,33)	0.05	0.09		
			Notiophilus germinyi	c	0.50	0.00	(0,01)	0.06	0.50	(NA)	0.00	0.00		
			Notiophilus palustris	c	11.50	0.01	(0,08)	0.82	0.88	(0,22)	0.04	0.07		
			Notiophilus quadripunctatus	c	15.00	0.01	(0,1)	1.07	0.88	(0,38)	0.05	0.09		
			Notiophilus rufipes	c	0.50	0.00	(0,01)	0.06	0.50	(NA)	0.00	0.00		
			Ocys harpaloides	c	1.50	0.00	(0,02)	0.19	0.50	(0)	0.01	0.01		
			Pterostichus strenuus	c	11.00	0.01	(0,11)	0.51	1.38	(0,74)	0.04	0.07		
			Pterostichus vernalis	c	5.50	0.00	(0,06)	0.38	0.92	(0,2)	0.02	0.03		
			Syntomus obscuroguttatus	c	4.00	0.00	(0,05)	0.25	1.00	(0)	0.01	0.02		
			Trechus quadristriatus	c	152.00	0.10	(0,73)	3.73	2.58	(2,81)	0.51	0.92		
			TOTAL :	**c**	**16546.50**	**10.46**	**(67,09)**	**57.40**	**18.22**	**(87,77)**	**55.58**	**100.00**		**0.90 (1.00)**
			TOTAL:	**o/p/c**	**29772.00**	**18.82**	**(72,24)**	**92.03**	**20.45**	**(75,08)**	**100.00**			**3.31 (2.21)**

Scale level: Transect
N= 470

			Species:	Trophic guild	Total AD	Mean(SD): AD /trap		Occurrence (%)	Mean(SD): AD /trap with presence		Proportion in catches (%)	Proportion within each group (%) (SE, PI, OS)	Proportion within selected species (%)	Mean(SD): Specific richness / trap
			Acupalpus dubius	o	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01	0.01	
			Acupalpus meridianus	o	5.00	0.01	(0,12)	0.85	1.25	(0,5)	0.02	0.05	0.04	
			Anisodactylus signatus	o	274.00	0.58	(9,15)	2.55	22.83	(54,92)	0.89	2.75	1.95	
			Parophonus mendax	o	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01	0.01	
			Poecilus cupreus	o	5691.00	12.11	(28,79)	69.57	17.40	(33,17)	18.55	57.21	40.45	
			Pseudoophonus rufipes	o	834.00	1.77	(7,16)	41.70	4.26	(10,62)	2.72	8.38	5.93	
			Pterostichus madidus	o	26.00	0.06	(0,4)	3.40	1.63	(1,54)	0.08	0.26	0.18	
			Stenolophus teutonus	o	7.00	0.01	(0,24)	0.64	2.33	(2,31)	0.02	0.07	0.05	
			Amara aenea	p	45.00	0.10	(1,21)	2.13	4.50	(7,34)	0.15	0.45	0.32	
			Amara apricaria	p	4.00	0.01	(0,11)	0.64	1.33	(0,58)	0.01	0.04	0.03	
			Amara aulica	p	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.03	0.02	
			Amara communis	p	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01	0.01	
			Amara consularis	p	43.00	0.09	(0,88)	3.83	2.39	(3,93)	0.14	0.43	0.31	
			Amara convexior	p	2.00	0.00	(0,07)	0.43	1.00	(0)	0.01	0.02	0.01	
			Amara equestris	p	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01	0.01	
			Amara eurynota	p	84.00	0.18	(1,1)	8.09	2.21	(3,26)	0.27	0.84	0.60	
			Amara familiaris	p	2.00	0.00	(0,07)	0.43	1.00	(0)	0.01	0.02	0.01	
			Amara fulvipes	p	3.00	0.01	(0,1)	0.43	1.50	(0,71)	0.01	0.03	0.02	
			Amara montivaga	p	2.00	0.00	(0,07)	0.43	1.00	(0)	0.01	0.02	0.01	
			Amara nitida	p	9.00	0.02	(0,18)	1.49	1.29	(0,76)	0.03	0.09	0.06	
			Amara ovata	p	35.00	0.07	(0,6)	2.55	2.92	(2,47)	0.11	0.35	0.25	
			Amara plebeja	p	3.00	0.01	(0,14)	0.21	3.00	(NA)	0.01	0.03	0.02	
			Amara similata	p	237.00	0.50	(2,87)	8.94	5.64	(8,02)	0.77	2.38	1.68	
			Anisodactylus binotatus	p	13.00	0.03	(0,27)	1.70	1.63	(1,41)	0.04	0.13	0.09	
			Cryptophonus tenebrosus	p	2.00	0.00	(0,07)	0.43	1.00	(0)	0.01	0.02	0.01	
			Diachromus germanus	p	116.00	0.25	(3,31)	1.70	14.50	(22,33)	0.38	1.17	0.82	
			Harpalus affinis	p	604.00	1.29	(2,56)	43.19	2.98	(3,18)	1.97	6.07	4.29	
			Harpalus atratus	p	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.04	0.03	
			Harpalus dimidiatus	p	871.00	1.85	(5,26)	42.13	4.40	(7,39)	2.84	8.76	6.19	

All species R=99 | **Selected species R=69** | **Seed Eaters (SE) R=44**

		Harpalus distinguendus	p	242.00	0.51	(2,3)	10.85	4.75	(5,39)	0.79	2.43	1.72	
		Harpalus latus	p	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.04	0.03	
		Harpalus luteicornis	p	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.03	0.02	
		Harpalus rubripes	p	132.00	0.28	(1,26)	9.57	2.93	(2,98)	0.43	1.33	0.94	
		Harpalus serripes	p	70.00	0.15	(0,95)	5.96	2.50	(3,11)	0.23	0.70	0.50	
		Harpalus smaragdinus	p	2.00	0.00	(0,07)	0.43	1.00	(0)	0.01	0.02	0.01	
		Harpalus sp	p	14.00	0.03	(0,44)	0.85	3.50	(3,79)	0.05	0.14	0.10	
		Harpalus tardus	p	50.00	0.11	(0,52)	5.96	1.79	(1,23)	0.16	0.50	0.36	
		Ophonus azureus	p	44.00	0.09	(0,39)	7.45	1.26	(0,78)	0.14	0.44	0.31	
		Ophonus puncticeps	p	224.00	0.48	(5,71)	4.47	10.67	(25,51)	0.73	2.25	1.59	
		Ophonus sabulicola	p	2.00	0.00	(0,07)	0.43	1.00	(0)	0.01	0.02	0.01	
		Polistichus connexus	p	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01	0.01	
		Scybalicus oblongiusculus	p	230.00	0.49	(9,42)	2.34	20.91	(60,77)	0.75	2.31	1.63	
		Semiophonus signaticornis	p	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.04	0.03	
		Zabrus tenebrioides	p	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.03	0.02	
		TOTAL :	**o/p**	**9948**	**21.17**	**(37,46)**	**91.06**	**23.24**	**(38,64)**	**32.42**	**100.00**	**70.70**	**2.91 (2.04)**
	Predator Intraguild (PI) R=19	*Abax parallelepipedus*	c	23.00	0.05	(0,23)	4.47	1.10	(0,3)	0.07	0.56	0.16	
		Abax parallelus	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.02	0.01	
		Calathus fuscipes	c	40.00	0.09	(0,42)	6.60	1.29	(1,1)	0.13	0.97	0.28	
		Carabus auratus	c	296.00	0.63	(3,44)	8.09	7.79	(9,65)	0.96	7.18	2.10	
		Carabus convexus	c	890.00	1.89	(5,4)	27.02	7.01	(8,5)	2.90	21.59	6.33	
		Carabus coriaceus	c	12.00	0.03	(0,17)	2.34	1.09	(0,3)	0.04	0.29	0.09	
		Carabus monilis	c	55.00	0.12	(0,54)	6.60	1.77	(1,23)	0.18	1.33	0.39	
		Carabus violaceus	c	65.00	0.14	(0,53)	8.51	1.63	(0,95)	0.21	1.58	0.46	
		Chlaenius nigricornis	c	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.10	0.03	
		Cicindela campestris	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.02	0.01	
		Cylindera germanica	c	3.00	0.01	(0,1)	0.43	1.50	(0,71)	0.01	0.07	0.02	
		Molops piceus	c	11.00	0.02	(0,15)	2.34	1.00	(0)	0.04	0.27	0.08	
		Nebria brevicollis	c	43.00	0.09	(0,35)	7.45	1.23	(0,55)	0.14	1.04	0.31	
		Nebria salina	c	208.00	0.44	(1,49)	18.51	2.39	(2,71)	0.68	5.05	1.48	
		Bembidion lunulatum	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.02	0.01	
		Platynus assimilis	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.02	0.01	
		Poecilus versicolor	c	5.00	0.01	(0,1)	1.06	1.00	(0)	0.02	0.12	0.04	
		Pterostichus anthracinus	c	9.00	0.02	(0,22)	1.06	1.80	(1,3)	0.03	0.22	0.06	
		Pterostichus melanarius	c	2454.00	5.22	(16,2)	61.49	8.49	(19,99)	8.00	59.53	17.44	
		TOTAL :	**c**	**4122.00**	**8.77**	**(17,07)**	**84.47**	**10.38**	**(18,12)**	**13.43**	**100.00**	**29.30**	**1.58 (1.12)**
		TOTAL :	**o/p/c**	**14070.00**	**29.94**	**(44,16)**	**97.23**	**30.79**	**(44,49)**	**45.85**		**100.00**	**4.49 (2.46)**
	Others Species (OS) (R=36)	*Agonum afrum*	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Agonum muelleri	c	71.00	0.15	(0,7)	6.38	2.37	(1,59)	0.23	0.43		
		Agonum sexpunctatum	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Agonum sp	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Anchomenus dorsalis	c	1622.00	3.45	(7,4)	45.96	7.51	(9,42)	5.29	9.76		
		Asaphidion flavipes	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Badister bullatus	c	10.00	0.02	(0,14)	2.13	1.00	(0)	0.03	0.06		
		Badister sodalis	c	6.00	0.01	(0,11)	1.28	1.00	(0)	0.02	0.04		
		Bembidion iricolor	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Bembidion lampros	c	142.00	0.30	(1,1)	13.83	2.18	(2,16)	0.46	0.85		
		Bembidion obtusum	c	19.00	0.04	(0,24)	3.19	1.27	(0,46)	0.06	0.11		
		Bembidion properans	c	36.00	0.08	(0,58)	2.98	2.57	(2,28)	0.12	0.22		
		Bembidion quadrimaculatum	c	25.00	0.05	(0,66)	1.70	3.13	(4,22)	0.08	0.15		
		Brachinus crepitans	c	13319.00	28.34	(234,27)	40.85	69.37	(363,18)	43.40	80.16		
		Brachinus elegans	c	52.00	0.11	(1,14)	2.13	5.20	(6,16)	0.17	0.31		
		Brachinus explodens	c	8.00	0.02	(0,24)	0.85	2.00	(2)	0.03	0.05		
		Brachinus psophia	c	2.00	0.00	(0,07)	0.43	1.00	(0)	0.01	0.01		
		Brachinus sclopeta	c	940.00	2.00	(22,17)	6.38	31.33	(83,63)	3.06	5.66		
		Clivina fossor	c	23.00	0.05	(0,34)	2.98	1.64	(1,15)	0.07	0.14		
		Demetrias atricapillus	c	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.02		
		Leistus spinibarbis	c	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.02		
		Loricera pilicornis	c	37.00	0.08	(0,31)	6.60	1.19	(0,4)	0.12	0.22		
		Microlestes maurus	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Microlestes minutulus	c	3.00	0.01	(0,1)	0.43	1.50	(0,71)	0.01	0.02		
		Microlestes sp	c	12.00	0.03	(0,22)	1.70	1.50	(0,76)	0.04	0.07		
		Notiophilus aestuans	c	46.00	0.10	(0,41)	6.60	1.48	(0,72)	0.15	0.28		
		Notiophilus biguttatus	c	17.00	0.04	(0,22)	2.98	1.21	(0,43)	0.06	0.10		
		Notiophilus germinyi	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Notiophilus palustris	c	13.00	0.03	(0,18)	2.55	1.08	(0,29)	0.04	0.08		
		Notiophilus quadripunctatus	c	19.00	0.04	(0,22)	3.62	1.12	(0,33)	0.06	0.11		
		Notiophilus rufipes	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	(NA)	0.00	0.01		
		Ocys harpaloides	c	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.02		
		Pterostichus strenuus	c	11.00	0.02	(0,23)	1.28	1.83	(0,98)	0.04	0.07		
		Pterostichus vernalis	c	6.00	0.01	(0,11)	1.28	1.00	(0)	0.02	0.04		
		Syntomus obscuroguttatus	c	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.02		
		Trechus quadristriatus	c	155.00	0.33	(1,87)	7.66	4.31	(5,43)	0.51	0.93		
		TOTAL :	**c**	**16616.00**	**35.35**	**(238,21)**	**75.74**	**46.67**	**(272,83)**	**54.15**	**100.00**		**1.70 (1.50)**
		TOTAL:	**o/p/c**	**30686.00**	**65.29**	**(255,61)**	**98.30**	**66.42**	**(254,68)**	**100.00**			**6.19 (3.31)**

Supp. Mat. Table V.4 : List of the genera present in the data set. We indicated for each genus the trophic group (p = phytophagous, o = omnivorous, c = carnivorous), the total activity density (AD), the average AD per trap (with standard deviation), the percentage of occurrence, the average AD per trap with presence (with standard deviation), and the proportion represented by this genus among: all genera, the same group and among the selected genera for the analysis. Finally the average number of genera caught per trap is indicated for each group. Two tables are presented, the first correspond to the plot scale, and the second to the transect scale.

			Scale level: Plot N= 1582										
			Genera:	Trophic guild	Total AD	Mean(SD): AD /trap	Occurrence (%)	Mean(SD): AD /trap with presence	Proportion in catches (%)	Proportion within each group (%) (SE, PI, OS)	Proportion within selected genera (%)	Mean(SD): Genus richness / trap
All genera (R=40)	Selected genera (R=26)	Seed Eaters (SE) (R=16)	*Acupalpus*	o	6.00	0.00 '(0,06)	0.38	1.00 '(0)	0.02	0.06	0.05	
			Anisodactylus	o/p	287.00	0.18 (2,76)	2.09	8.70 (17,31)	0.96	2.98	2.17	
			Parophonus	o	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 NA	0.00	0.01	0.01	
			Poecilus	o	5637.50	3.56 (8,86)	55.94	6.37 (11,07)	18.94	58.46	42.63	
			Pseudoophonus	o	788.00	0.50 (2,04)	20.42	2.44 (3,96)	2.65	8.17	5.96	
			Pterostichus	o	17.50	0.01 (0,13)	1.01	1.09 (0,76)	0.06	0.18	0.13	
			Stenolophus	o	7.00	0.00 (0,1)	0.25	1.75 (0,96)	0.02	0.07	0.05	
			Amara	p	464.50	0.29 (1,27)	12.20	2.41 (2,84)	1.56	4.82	3.51	
			Cryptophonus	P	2.00	0.00 (0.03)	0.13	1.00 0.00	0.01	0.02	0.02	
			Diachromus	p	116.00	0.07 (0,97)	1.14	6.44 (6,69)	0.39	1.20	0.88	
			Harpalus	p	1815.00	1.15 (2,70)	41.53	2.77 (3,62)	6.10	18.82	13.72	
			Ophonus	p	265.00	0.17 (1,69)	4.74	3.53 (6,99)	0.89	2.75	2.00	
			Polistichus	p	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 NA	0.00	0.01	0.01	
			Scybalicus	p	230.00	0.15 (2,59)	1.33	10.95 (20,13)	0.77	2.39	1.74	
			Semiophonus	p	3.50	0.00 (0,05)	0.25	0.88 (0,25)	0.01	0.04	0.03	
			Zabrus	p	2.50	0.00 (0,04)	0.19	0.83 (0,29)	0.01	0.03	0.02	
			TOTAL :	**o/p**	**9643.50**	**6.10 (11,22)**	**76.93**	**7.92 (12,21)**	**32.39**	**100.00**	**72.92**	**1.62 (1.40)**
		Predator Intraguild (PI) (R=12)	*Abax*	c	21.00	0.01 (0,12)	1.39	0.95 (0,41)	0.07	0.59	0.16	
			Calathus	c	31.50	0.02 (0,15)	2.15	0.93 (0,52)	0.11	0.88	0.24	
			Carabus	c	863.50	0.55 (1,58)	22.57	2.42 (2,56)	2.90	24.11	6.53	
			Chlaenius	c	4.00	0.00 (0,05)	0.25	1.00 (0)	0.01	0.11	0.03	
			Cicindela	c	0.50	0.00 (0,01)	0.06	0.50 NA	0.00	0.01	0.00	
			Cylindera	c	3.00	0.00 (0,06)	0.13	1.50 (0,71)	0.01	0.08	0.02	
			Platynus	c	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 NA	0.00	0.03	0.01	
			Molops	c	7.00	0.00 (0,06)	0.70	0.64 (0,23)	0.02	0.20	0.05	
			Nebria	c	244.50	0.15 (0,65)	10.18	1.52 (1,45)	0.82	6.83	1.85	
			Bembidion	c	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 NA	0.00	0.03	0.01	
			Poecilus	c	2.50	0.00 (0,03)	0.32	0.50 (0)	0.01	0.07	0.02	
			Pterostichus	c	2402.50	1.52 (5,23)	37.93	4.00 (7,89)	8.07	67.07	18.17	
			TOTAL :	**c**	**3582.00**	**2.26 (5,44)**	**57.65**	**3.93 (6,69)**	**12.03**	**100.00**	**27.08**	**0.79 (0.83)**
			TOTAL :	**o/p/c**	**13225.50**	**8.36 (13,49)**	**87.99**	**9.5 (14,00)**	**44.42**	**100.00**	**100.00**	**2.41 (1.71)**
	Others genera (OG) (R=16)		*Agonum*	c	74.00	0.05 (0,30)	3.10	1.51 (0,87)	0.25	0.45		
			Anchomenus	c	1611.00	1.02 (2,65)	29.58	3.44 (3,92)	5.41	9.74		
			Asaphidion	c	1.00	0.00 (0,03)	0.06	1.00 NA	0.00	0.01		
			Badister	c	15.50	0.01 (0,10)	1.01	0.97 (0,13)	0.05	0.09		
			Bembidion	c	221.50	0.14 (0,61)	7.90	1.77 (1,38)	0.74	1.34		
			Brachinus	c	14285.00	9.03 (66,22)	29.84	30.26 (118,63)	47.98	86.33		
			Clivina	c	23.00	0.01 (0,19)	0.88	1.64 (1,15)	0.08	0.14		
			Demetrias	c	3.00	0.00 (0,04)	0.19	1.00 (0)	0.01	0.02		
			Leistus	c	2.00	0.00 (0,03)	0.25	0.50 (0)	0.01	0.01		
			Loricera	c	37.00	0.02 (0,16)	2.15	1.09 (0,29)	0.12	0.22		
			Microlestes	c	16.00	0.01 (0,13)	0.76	1.33 (0,65)	0.05	0.10		
			Notiophilus	c	83.50	0.05 (0,26)	5.06	1.04 (0,54)	0.28	0.50		
			Ocys	c	1.50	0.00 (0,02)	0.19	0.50 (0)	0.01	0.01		
			Pterostichus	c	16.50	0.01 (0,12)	0.88	1.18 (0,61)	0.06	0.10		
			Syntomus	c	4.00	0.00 (0,05)	0.25	1.00 (0)	0.01	0.02		
			Trechus	c	152.00	0.10 (0,73)	3.73	2.58 (2,81)	0.51	0.92		
			TOTAL :	**c**	**16546.50**	**10.46 (67,09)**	**57.40**	**18.22 (87,77)**	**55.58**	**100.00**		**0.90 (1,00)**
			TOTAL:	**o/p/c**	**29772.00**	**18.82 (72,24)**	**92.03**	**20.45 (75,08)**	**100.00**			**3.31 (2,21)**

			Scale level: Transect N= 470										
			Species:	Trophic guild	Total AD	Mean(SD): AD /zone		Occurrence (%)	Mean(SD): AD /zone with presence		Proportion in catches (%)	Proportion within each group (%) (SE, PI, OS)	Proportion within selected species (%)	Mean(SD): Specific richness / zone
All genus (R=40)	Selected genus (R=26)	Seed Eaters (SE) (R=16)	*Acupalpus*	o	6.00	0.01	(0,13)	1.06	1.20	(0,45)	0.02	0.06	0.04	
			Anisodactylus	o	287.00	0.61	(9,38)	3.40	19.94	(49,18)	0.94	2.89	2.04	
			Parophonus	o	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	NA	0.00	0.01	0.01	
			Poecilus	o	5691.00	12.11	(28,79)	69.57	17.40	(33,17)	18.55	57.21	40.45	
			Pseudoophonus	o	834.00	1.77	(7,16)	41.70	4.26	(10,62)	2.72	8.38	5.93	
			Pterostichus	o	26.00	0.06	(0,4)	3.40	1.63	(1,54)	0.08	0.26	0.18	
			Stenolophus	o	7.00	0.01	(0,24)	0.64	2.33	(2,31)	0.02	0.07	0.05	
			Amara	p	474.00	1.01	(3,80)	24.68	4.09	(6,81)	1.54	4.76	3.37	
			Cryptophonus	P	2.00	0.00	(0.06)	0.42	1.00	(0)	0.01	0.02	0.01	
			Diachromus	p	116.00	0.25	(3,31)	1.70	14.50	(22,33)	0.38	1.17	0.82	
			Harpalus	p	1996.00	4.25	(8,39)	65.53	6.48	(9,65)	6.50	20.06	14.19	
			Ophonus	p	270.00	0.57	(5,76)	10.85	5.29	(16,91)	0.88	2.71	1.92	
			Polistichus	p	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	NA	0.00	0.01	0.01	
			Scybalicus	p	230.00	0.49	(9,42)	2.34	20.91	(60,77)	0.75	2.31	1.63	
			Semiophonus	p	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.04	0.03	
			Zabrus	p	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.03	0.02	
			TOTAL :	**o/p**	**9948**	**21.17**	**(37,46)**	**91.06**	**23.24**	**(38,64)**	**32.42**	**100.00**	**70.70**	**2.91 (2.04)**
		Predator Intraguild (PI) (R=12)	*Abax*	c	24.00	0.05	(0,24)	4.68	1.09	(0,29)	0.08	0.58	0.17	
			Calathus	c	40.00	0.09	(0,42)	6.60	1.29	(1,1)	0.13	0.97	0.28	
			Carabus	c	1318.00	2.80	(6,25)	42.77	6.58	(8,18)	4.30	31.97	9.37	
			Chlaenius	c	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.10	0.03	
			Cicindela	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	NA	0.00	0.02	0.01	
			Cylindera	c	3.00	0.01	(0,1)	0.43	1.50	(0,71)	0.01	0.07	0.02	
			Platynus	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	NA	0.00	0.02	0.01	
			Molops	c	11.00	0.02	(0,15)	2.34	1.00	(0)	0.04	0.27	0.08	
			Nebria	c	251.00	0.53	(1,56)	22.77	2.35	(2,55)	0.82	6.09	1.78	
			Bembidion	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	NA	0.00	0.02	0.01	
			Poecilus	c	5.00	0.01	(0,1)	1.06	1.00	(0)	0.02	0.12	0.04	
			Pterostichus	c	2463.00	5.24	(16,34)	61.70	8.49	(20,13)	8.03	59.75	17.51	
			TOTAL :	**c**	**4122.00**	**8.77**	**(17,07)**	**84.47**	**10.38**	**(18,12)**	**13.43**	**100.00**	**29.30**	**1.58 (1.12)**
			TOTAL :	**o/p/c**	**14070.00**	**29.94**	**(44,16)**	**97.23**	**30.79**	**(44,49)**	**45.85**		**100.00**	**4.49 (2.46)**
		Others genus (OG) (R=16)	*Agonum*	c	74.00	0.16	(0,72)	6.81	2.31	(1,65)	0.24	0.45		
			Anchomenus	c	1622.00	3.45	(7,4)	45.96	7.51	(9,42)	5.29	9.76		
			Asaphidion	c	1.00	0.00	(0,05)	0.21	1.00	NA	0.00	0.01		
			Badister	c	16.00	0.03	(0,18)	3.40	1.00	(0)	0.05	0.10		
			Bembidion	c	223.00	0.47	(1.56)	17.87	2.65	(2.77)	0.73	1.34		
			Brachinus	c	14321.00	30.47	(235,46)	45.53	66.92	(345,86)	46.67	86.19		
			Clivina	c	23.00	0.05	(0,34)	2.98	1.64	(1,15)	0.07	0.14		
			Demetrias	c	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.02		
			Leistus	c	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.02		
			Loricera	c	37.00	0.08	(0,31)	6.60	1.19	(0,4)	0.12	0.22		
			Microlestes	c	16.00	0.03	(0,24)	2.34	1.45	(0,69)	0.05	0.10		
			Notiophilus	c	97.00	0.21	(0,61)	13.83	1.49	(0,87)	0.32	0.58		
			Ocys	c	3.00	0.01	(0,08)	0.64	1.00	(0)	0.01	0.02		
			Pterostichus	c	17.00	0.40	(0,25)	2.55	1.42	(0,79)	0.06	0.10		
			Syntomus	c	4.00	0.01	(0,09)	0.85	1.00	(0)	0.01	0.02		
			Trechus	c	155.00	0.33	(1,87)	7.66	4.31	(5,43)	0.51	0.93		
			TOTAL :	**c**	**16616.00**	**35.35**	**(238,21)**	**75.74**	**46.67**	**(272,83)**	**54.15**	**100.00**		**1.70 (1,50)**
			TOTAL:	**o/p/c**	**30686.00**	**65.29**	**(255,61)**	**98.30**	**66.42**	**(254,68)**	**100.00**			**6.19 (3,31)**

Supp. Mat. Table V.5 : List of the three main surrogate splits obtained at each split for the regression trees performed at the plot level, for (A) the genera and (B) the species. The surrogate splits are indicated for all splitting node with the associated statistic and p values. Only the three main partitioning variables being at least significant (red box) for one splitting node are represented. The variables selected in the regression tree are shown in bold.

(A) Genera level

	Node 1		Node 2	
	statistic	p.value	statistic	p.value
Harpalus	86.425	1.25E-17	28.197	1.05E-04
Poecilus	36.098	1.94E-06	9.272	0.668
Pseudoophonus	21.726	0.003	9.459	0.636
Semiophonus	18.609	0.012	5.608	0.998

(B) Species level

	Node 1	
	statistic	p.value
Harpalus_dimidiatus	42.70	1.79E-07
Harpalus_affinis	27.02	4.97E-04

Supp. Mat. Table V.6: List of the three main surrogate splits obtained at each split for the regression trees performed at the intermediate level, for (A) the genera and (B) the species. The surrogate splits are indicated for all splitting node with the associated statistic and p values. Only the three main partitioning variables being at least significant (red box) for one splitting node are represented. The variables selected in the regression tree are shown in bold.

(A) Genera level

	Node 1		Node 2		Node 5		Node 7	
	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value
Harpalus	163.93	5.57E-35	14.50	0.09	19.79	0.01	25.71	1.98E-04
Pseudoophonus	102.43	3.29E-21	28.26	1.02E-04	14.18	0.08	3.87	1.00
Poecilus	91.31	1.01E-18	10.74	0.42	37.22	8.36E-07	1.81	1
Semiophonus	64.15	1.17E-12	8.03	0.86	15.06	0.05	0.00	NA
Pterostichus	50.55	1.24E-09	2.99	1.00	18.64	0.01	3.53	1.00

(B) Species level

	Node 1		Node 2		Node 5		Node 7		Node 8	
	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value
Harpalus_affinis	135.77	2.97E-28	8.54	0.98	18.95	0.02	9.26	0.76	6.57	0.98
Harpalus_dimidiatus	85.79	4.52E-17	46.25	2.63E-08	8.04	0.98	6.23	1.00	3.66	1.00
Pseudoophonus_rufipes	64.89	2.10E-12	6.78	1.00	34.14	1.05E-05	4.10	1.00	9.84	0.59
Poecilus_cupreus	47.22	1.79E-08	4.23	1.00	11.30	0.57	9.78	0.67	4.28	1.00
Amara_eurynota	29.85	1.20E-04	6.81	1.00	4.17	1.00	14.87	0.09	17.86	0.02
Carabus_auratus	29.82	1.22E-04	8.01	0.99	5.77	1.00	17.98	0.02	0.00	NA
Carabus_monilis	28.30	2.61E-04	6.26	1.00	2.06	1.00	7.98	0.92	17.86	0.02

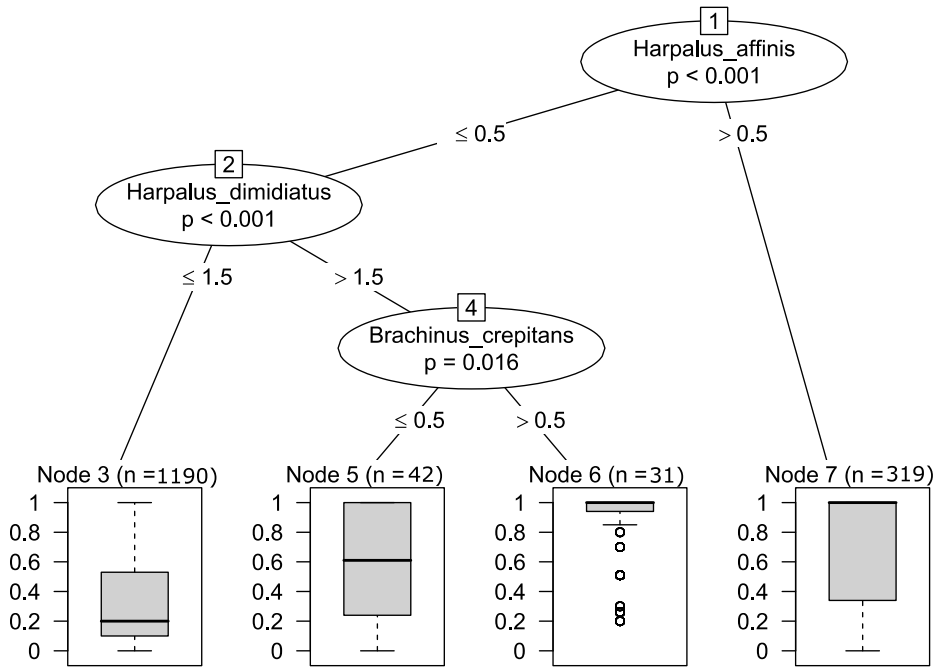
Supp. Mat. Table V.7 : List of the three main surrogate splits obtained at each split for the regression trees performed at the transect level, for (A) the genera and (B) the species. The surrogate splits are indicated for all splitting node with the associated statistic and p values. Only the three main partitioning variables being at least significant (red box) for one splitting node are represented. The variables selected in the regression tree are shown in bold.

(A) Genera level

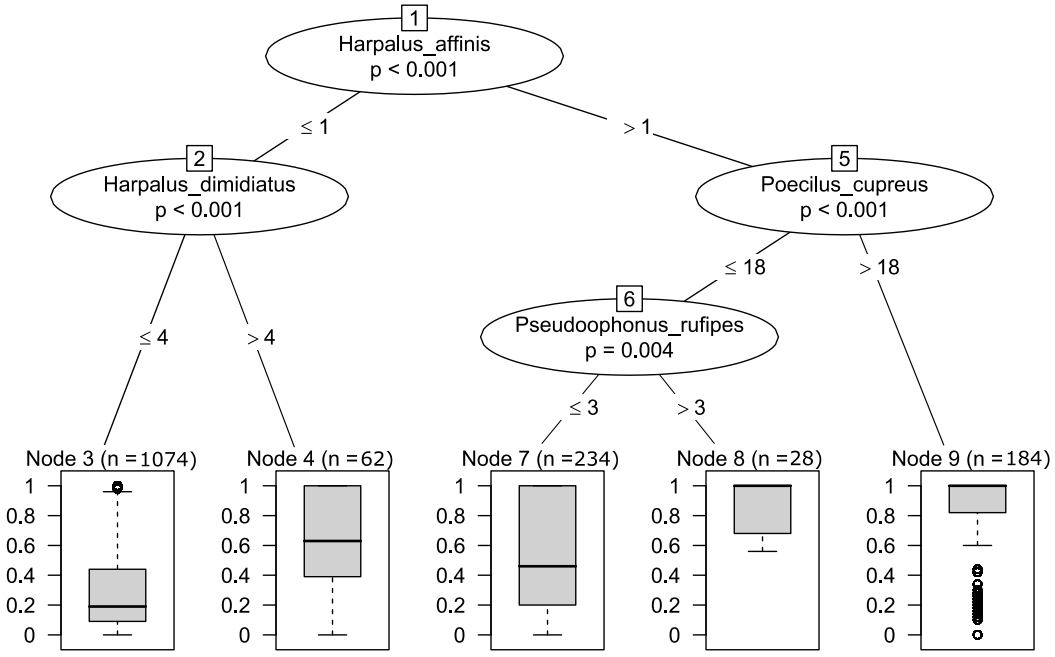
	Node 1		Node 2		Node 5	
	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value
Harpalus	125.12	2.66E-26	7.77	0.89	9.99	0.44
Poecilus	77.91	9.76E-16	8.00	0.86	37.55	7.43E-07
Pseudoophonus	52.05	5.70E-10	40.34	2.26E-07	14.95	0.05
Pterostichus	38.21	6.64E-07	2.95	1.00	13.54	0.10

(B) Species level

	Node 1		Node 2		Node 3		Node 7	
	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value	statistic	p.value
Harpalus_affinis	133.89	7.56E-28	3.46	1	5.77	1.00	15.05	0.13
Pseudoophonus_rufipes	66.51	9.03E-13	28.18	2.52E-04	25.13	1.12E-03	25.84	6.88E-04
Harpalus_dimidiatus	55.97	2.01E-10	46.04	3.00E-08	1.45	1.00	6.02	1.00
Poecilus_cupreus	52.16	1.41E-09	4.07	1	5.16	1.00	10.06	0.78



Supp. Mat. Figure V.1 : Regression tree displaying interaction among activity-density of all carabid species on weed seed predation of *V. arvensis* at the plot scale.



Supp. Mat. Figure V.2: Regression tree displaying interaction among activity-density of all carabid species on weed seed predation of *V. arvensis* at the intermediate scale (predation measure at the plot level, and carabid beetles at the transect level).

Chapitre 6

L’effet des interactions intraspécifiques entre carabes et de la densité des graines sur la prédation

Photographie 8 : Vue de dessus de *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) – Photographie : B. Carbonne.

Résumé du chapitre 6 :

CONTEXTE

Certains prédateurs ont le potentiel de réguler la densité des proies et d'affecter leur dynamique de populations. Ce cas de figure s'observe souvent dans les situations où les taux de prédation exercés par les prédateurs augmentent plus que proportionnellement avec la densité des proies disponibles. La dépendance de la prédation à la densité des proies est liée à la fois à la réponse fonctionnelle mais aussi numérique des prédateurs. La réponse fonctionnelle représente le nombre de proies consommées par prédateur en fonction de la densité des proies, tandis que la réponse numérique est la variation de la densité des prédateurs en fonction de la densité des proies. Ces variables-clés, ainsi que d'autres variables affectant la prédation telles que les interactions d'interférence entre prédateurs, ont souvent été utilisées pour sélectionner les prédateurs les plus efficaces pour la lutte biologique.

La réponse de la prédation des graines par les carabes à la densité des graines a été souvent étudiée en plein champ, mais les résultats semblent contradictoires. Des études conduites en laboratoire en conditions contrôlées pourraient permettre de mieux caractériser la réponse des carabes à la densité des graines, et d'identifier les facteurs pouvant l'influencer. Dans les contextes agricoles, les communautés de carabes sont souvent dominées par des espèces très abondantes. Cela peut provoquer une forte concurrence intraspécifique pour les ressources alimentaires qui peut se traduire par des interférences entre les individus, telles que de la prédation intraguilde et des évitements entre ces derniers. Dans le cadre de la prédation de proies animales, souvent des ravageurs, des études ont pu montrer que les interférences pouvaient réduire l'efficacité de la prédation, et on peut s'attendre à une réponse similaire avec la prédation des graines. De plus, les interférences pourraient aussi modifier la réponse fonctionnelle des carabes. En effet, plusieurs études ont détecté des effets d'interaction entre la densité des proies et celle des prédateurs : la dépendance de la prédation à la densité des proies tend à diminuer à mesure que la densité des prédateurs augmente, ce qui finit par masquer tout signal d'un effet de densité-dépendance de la prédation. Caractériser la prédation des graines des espèces-clés de carabes, comme celles identifiées lors du **Chapitre 5**, en fonction de la densité de graines et de carabes pourrait permettre de mieux évaluer leur potentiel de régulation des adventices.

HYPOTHESES

Dans ce **Chapitre 6**, nous cherchons à caractériser l'évolution de la prédation des graines par deux espèces-clés de carabes face à une augmentation de la densité des graines et du nombre de carabes. Les objectifs de l'étude sont de tester si:

- Les taux de prédation des graines par les carabes sont indépendants de la densité en graine, c'est-à-dire que le nombre de graines consommées est proportionnel à la densité des graines (**Figure I.15 a** et **d**).
- L'augmentation de la densité des conspécifiques conduit à une diminution de la prédation des graines par carabe à cause de la compétition d'interférence entre les individus.
- La réponse fonctionnelle des carabes dépend de l'interaction entre la densité de graines et de conspécifiques. On s'attend à ce que les interférences entre les individus soient intensifiées dans les situations où les graines sont moins disponibles.

METHODE

Nous avons quantifié l'effet de la densité des graines et des carabes conspécifiques, potentiellement responsables d'interférences intraspécifiques, sur la consommation de deux espèces de graines d'adventices : *Taraxacum officinale* et *Viola arvensis*, par deux espèces-clés de carabes : *Poecilus cupreus* et *Harpalus affinis*. Pour chaque couple de carabes et de graines d'adventices, nous avons quantifié la consommation totale de graines et le taux de mortalité des graines par carabe sur une période de 72 h. Quatre traitements, qui résultent de la combinaison de deux densités de carabes (1 *versus* 6) et de deux densités de graines (100 *versus* 200), sont testés. L'utilisation du taux de mortalité des graines par carabe (= taux de prédation par individu) permet d'évaluer facilement si la proportion de graines consommée est dépendante ou pas de la densité de graines, et de détecter si la présence de conspécifiques diminue la consommation par individu. L'effet de la densité de graines et de carabes sur le taux de mortalité des graines par individu est testé après 24, 48 et 72 heures.

RESULTATS

En l'absence de conspécifiques et au début de l'expérience, nous avons détecté que le taux de prédation des graines par individu était indépendant de la densité des graines, mais qu'il devenait inversement dépendant de la densité au fil du temps. Ce résultat signifie que le nombre de graines consommées augmente proportionnellement à la densité de graines au début de l'expérience, mais qu'ensuite il augmente moins que proportionnellement. À des densités de graines similaires, la présence de carabes conspécifiques n'a pas affecté le taux de prédation des graines par carabe. Toutefois, on observe que les traitements avec 6 carabes conduisent à un changement plus rapide au cours de l'expérience d'une indépendance à une dépendance inverse de la prédation à la densité des graines de *T. officinale.*

DISCUSSION

Dans notre étude, la réponse de la prédation des graines par les carabes à la densité de graines évolue au cours du temps. Dans un premier temps, les taux de prédation sont indépendants de la densité de graines, c'est-à-dire que la proportion des graines consommées reste constante, qu'il y ait 100 ou 200 graines disponibles. Ce résultat implique, dans la limite des densités testées, que le nombre de graines consommées par carabe est proportionnel à la densité de graines exposées. Il est probable que cette réponse résulte de la plus grande facilité à trouver les graines lorsque leur densité est élevée, ce qui conduit les carabes à consommer un plus grand nombre de graines plus rapidement. Toutefois, la prédation des graines devient inversement dépendante à la densité des graines au cours de l'expérience, excepté pour la paire constituée de *P. cupreus* et *T. officinale*. Cela implique que le taux de prédation diminue lorsque la densité de graines augmente, et que par conséquent, le nombre de graines consommées reste constant ou diminue, probablement car les carabes atteignent un seuil de satiété. Dans nos conditions expérimentales, la présence de 6 carabes conspécifiques *versus* 1 seul carabe, n'a pas d'effet sur le taux de mortalité des graines induit par carabe, que ce soit dans une situation avec beaucoup ou peu de graines disponibles. Ce résultat implique que la consommation totale de graines est proportionnelle à la densité des carabes. Ce résultat est surprenant car nous nous attendions à un fort effet négatif de la compétition et des interférences sur la consommation individuelle des carabes. Cela est surtout surprenant pour *P. cupreus* qui est une espèce omnivore avec un comportement agressif et capable de réaliser de la prédation intraguilde aux champs.

Ainsi, même si la réponse fonctionnelle (taux de mortalité des graines par carabe) est indépendante de la densité des graines ou inversement dépendante, il est possible qu'une réponse numérique suffisamment importante des carabes puisse conduire à une prédation totale qui augmente avec la disponibilité des graines. Dans les parcelles, les carabes s'agrègent autour des zones à fortes densités de proies, notamment de graines, ce qui pourrait conduire à une augmentation de la prédation.

Bien que les interactions intraspécifiques ne semblent pas affecter la prédation des graines par les crabes dans notre étude, les interactions interspécifiques avec des espèces compétitrices ou prédatrices le pourraient. Dans le **Chapitre 7,** nous testerons, à l'aide d'un dispositif en microcosme différent, comment la présence d'espèces compétitrices ou prédatrices affecte la prédation de graines des espèces-clés de carabes.

LES POINTS MARQUANTS

- La réponse de la prédation à la densité de graines évolue au cours du temps :
  - En début d'expérience les taux de prédation sont indépendants de la densité des graines, c'est-à-dire que le nombre de graines consommées augmente de manière proportionnelle à la densité de graines.
  - Au cours de l'expérience les taux de prédation deviennent inversement densités dépendants, c'est-à-dire que le nombre de graines consommées augmente moins que proportionnellement avec la densité de graines.
- La densité de carabes conspécifiques ne modifie pas les taux de prédation individuels des carabes, c'est-à-dire que la prédation de graines est proportionnelle au nombre de carabes.
- Dans les situations avec beaucoup de carabes conspécifiques, le changement de la réponse fonctionnelle de densité indépendance à inversement dépendance, est plus rapide.
- Bien que la réponse fonctionnelle ne soit pas directement densité dépendante, une réponse numérique importante des carabes autour des patchs de graines pourrait conduire à une prédation totale dépendante de la densité de graines.

Weed seed availability, carabid intraspecific interference and their interaction drive weed seed consumption by carabid beetles

Benjamin Carbonne[1], David A. Bohan[1], Alice Charalabidis[1,2] & Sandrine Petit[1]

[1]Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

[2]UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Equipe Ecologie Evolutive, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 bd Gabriel, 21000 Dijon, France

Corresponding author: benjamin.carbonne@inrae.fr

Published in Agricultural and Forest Entomology (DOI: 10.1111/afe.12346)

Abstract

1. Carabid beetles may play a role in the regulation of arable weeds, when seed predation is directly density-dependent and consumption increases more than proportionally with seed density.
2. We quantified the effect of seed and carabid density on consumption by two carabid species (*Poecilus cupreus* and *Harpalus affinis*) of the weed species *Taraxacum officinale* and *Viola arvensis*. For each pairing of carabid and weed species, we quantified *per capita* seed mortality (PCSM) over 72 h under combinations of low and high densities of carabids and seeds, aiming to assess whether *per capita* consumption increased more or less than proportionally with seed density.
3. We tested three hypotheses: (i) PCSM is constant as seed availability increases; (ii) for a fixed seed density, PCSM decreases with increasing numbers of carabid conspecifics; and (iii) the response of PCSM changes with the interaction between seed and carabid density.
4. Without intraspecific competition, we detected a seed density-independent predation effect, which became inverse density-dependent over time. At similar seed densities, the presence of conspecific carabids did not affect PCSM, although it led to a faster shift towards inverse density dependence in *T. officinale*.
5. The findings of the present study suggest that a sufficiently large carabid numerical response might lead to direct predation density-dependence.

Keywords: *Harpalus affinis*, intraspecific interference competition, *Poecilus cupreus*, *Taraxacum officinale*, *Viola arvensis*, seed seed predation.

1. Introduction

Predators can regulate prey densities, especially in situations where predation is directly density-dependent (Holling, 1959; Turchin, 1995) and where prey mortality increases more than proportionally with prey density (Daedlow *et al.*, 2014). The density dependence of predation is related both to the functional and to the numerical response of predators to prey density. The functional response is the number of prey consumed per predator with a change in the density of prey, whereas the numerical response is the variation in predator density with a change in prey density (Holling, 1959; Hajek, 2004; Van Driesche *et al.*, 2008). Direct density-dependent predation can occur when either *per capita* prey mortality rate increases with prey density, such as in the lower, accelerating part of a type III functional response, and/or predator density increases sufficiently when prey density increases. These key variables, alongside other variables affecting predation such as interference interactions between predators (Lester & Harmsen, 2002), have been used to select the most effective predators for biological control.

Recent field studies have suggested that seed predator invertebrates, and particularly carabid beetles, may play an important role in the regulation of arable weeds (Blubaugh *et al.*, 2016; Bohan *et al.*, 2011a; Petit *et al.*, 2017). Predicting weed seed depletion rates under field conditions remains difficult because this would require taking into account the complexities inherent in carabid trophic interactions. These potential complexities include, in particular, the effects of the level of seed availability, potential predator interference and their interaction, both of which remain to be examined in seed predators.

Lang *et al.* (2012) described a hyperbolic functional response in carabids consuming animal prey in controlled conditions over a 24-h period. This result corresponded to an inverse prey density dependence of *per capita* consumption, with carabid consumption increasing less than proportionally with prey density. To date, no laboratory evidence of density dependence experiment of *per capita* predation is available for carabids consuming weed seed prey. Carabid consumption of weeds has typically been studied in uncontrolled field experiments, with evidence being found for density independence (Brust & House, 1988; Marino *et al.*, 2005; Baraibar *et al.*, 2012; Pannwitt *et al.*, 2017), direct (Cromar *et al.*, 1999; Cabin & Marshall, 2000) and inverse density dependence of seed consumption (Cardina *et al.*, 1996; Daedlow *et al.*, 2014; Westerman *et al.*, 2008). In field situations, density-dependent predation can be explained by individual functional responses, as well as the numerical responses of predators. Aggregation of carabids around seed patches (Frank *et al.*, 2011), as well as the time necessary for this aggregation (Westerman *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 1998), probably differ between carabid communities and partly explain the inconsistent results observed in field situations.

In agricultural contexts, carabid communities are often dominated by abundant species (Thiele, 1977). This will likely lead to a strong intraspecific and intraguild competition for food resources (Cosner *et al.*, 1999). Two types of competition can occur: exploitation competition, where increased carabid density leads to a reduction of available seed food resources; as well as interference competition *via* predation, cannibalism and/or avoidance behaviours between individuals (Denno *et al.*, 1995; Hawes *et al.*, 2013; Lang, 2003). Interference between conspecifics, including avoidance behaviours, has been

shown in carabids (Griffith & Poulson, 1993; Guy *et al*., 2008; Lang *et al*., 2012), leading to a reduction of carabid *per capita* consumption (Griffith & Poulson, 1993; Lang *et al.*, 2012). This decrease in the exploitation of patches of prey as a result of conspecific interference is also observed in different predator prey systems (Kratina *et al*., 2009; Lenski, 1982; Nilsson, 2001; Skalski & Gilliam, 2001). However, these studies have focused on animals as prey. It is possible to hypothesize that similar mechanisms would exist for carabids consuming weed seeds prey derived from plants, to the same effect. Changes in *per capita* consumption can also result from interactions between the densities of predators and prey (Holling, 1959; Turchin, 1995). Several studies have detected interaction effects between prey and predator density and have shown that the importance of prey density dependence tends to decrease as predator density increases (Elliott, 2003; Frank *et al.*, 2010; Holdridge *et al*., 2016; Kratina *et al*., 2009; Lang *et al.*, 2012; Nilsson, 2001), which is masking any signal of a prey density-dependent effect.

In the present study, we assessed the effects of weed seed density and carabid density, and their interaction, on seed consumption using four paired, combinations of carabid and weed species. Our test species were the common carabids *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) and *Harpalus affinis* (Schrank, 1781), and the arable weeds were, *Taraxacum officinale* F.H.Wigg. and *Viola arvensis* Murray. As the response variable, we quantified the carabid *per capita* seed mortality (*PCSM*), which is the number of seeds eaten per carabid as a proportion of the total number of seeds available. Our expectation is that this can either be proportional (density independence), accelerating (direct density dependence) or saturating (inverse density dependence). Specifically, we test three hypotheses: (i) *PCSM* is constant as seed availability increases (density-independence); (ii) at a fixed seed density, the increasing density of carabids, and consequently of the presence of conspecific competitors, leads to a decrease in *PCSM*; and, (iii) the response of *PCSM* changes with the interaction between seed and carabid density.

2. Materials and Methods

2.1. Carabid beetles and weed seeds species

The two common and abundant carabids species were selected for their differences in diet. *Poecilus cupreus* is an omnivorous carabid species of medium size (between 9 and 13 mm, (Homburg *et al*., 2014)) and potentially a strong intraspecific competitor (Bommarco, 1999) with aggressive inter-individual behaviours (Thiele, 1977). *Harpalus affinis* is a granivorous and a slightly smaller carabid species (between 8 and 12 mm (Homburg *et al.*, 2014). The weed species, *V. arvensis* (~1.36 mm) and *T. officinale* (~2.67 mm) are both commonly found in arable fields and consumed by *P. cupreus* and *H. affinis* (Petit *et al*., 2014). Carabids were collected on the INRAE Dijon experimental farm (47°14'11.4"N 05°05'53.4"E°) during spring in 2015 and 2017 using dry pitfall traps (10 cm height, 8 cm diameter). Before experiments, *Poecilus cupreus* and *H. affinis* were maintained separately in plastic boxes (34 x 19 x 11 cm, length x breadth x height) with soil, moist paper and Eppendorf tubes containing water-soaked cotton wool as sources of water. These were stored in separate climate chambers for each species, in order to prevent potential stress due to chemical odour cues, at 19±1°C, 60% humidity and with a photoperiod of 14:10 (Light: Dark) corresponding to the natural photoperiod in Dijon during spring. Carabids were fed *ad libitum* with a mix of weed seeds (*V. arvensis, T. officinale, Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. and *Senecio vulgaris* L.), cat food and larvae of the mealworm, *Tenebrio*

molitor. The seeds of *V. arvensis* used in the 2015 experiments were purchased from Herbiseed (Twyford, Great Britain, www.herbiseed.com) and had a thousand-kernel-weight of 0.8 g. For the 2017 experiments, seeds of *V. arvensis* and *T. officinale* were purchased from Arbiotech (Saint-Gilles, France, http://www.arbiotech.com/index.html) and had a thousand-kernel-weight of 0.60 and 0.47 g, respectively.

2.2. Experimental design

A factorial design of low and high seed and carabid densities was used, with four paired combinations of carabid and weed species: *P. cupreus* with *V. arvensis* (May 2015), *P. cupreus* with *T. officinale* (April 2017), *H. affinis* with *V. arvensis* (June 2017) and *H. affinis* with *T. officinale* (May 2017). They were conducted in a well-lit laboratory, at room temperature [T_{mean} = 21.2°C, $T_{mean\text{-}min}$ = 20.5°C, $T_{mean\text{-}max}$ = 25.5°C]. The experimental microcosm arenas were black plastic trays of 0.135 m^2 (45 x 30 x 6.5 cm, length x breadth x height), filled to 1 cm depth with clean, washed and dried river sand (Axton, Leroy Merlin) that had been passed through a 0.4 mm sieve. Each microcosm contained two Eppendorf tubes, filled with water-soaked cotton wool as a water source, positioned in two opposite corners of each tray. The microcosms were covered with a fine wire mesh to prevent carabids from escaping. The experimental test duration and the successive sampling times, i.e. hours at which measurements have been made since the beginning of the experiment, for each experiment are presented in **Table VI.1**.

For each carabid-weed pairing, the effects of seed density, carabid density and their interaction on seed consumption were assessed using a factorial design, in which all treatment combinations were tested independently (**Table VI.1**). There were two experimental treatments of weed seed density: a low density of 100 seeds; and a high density treatment of 200 seeds, equating to 745 and 1480 seeds m^{-2}, which is lower than the seed shed by weed plants reported in field studies (e.g. 3700-24200 seeds m^{-2} for *T. officinale* (Honěk *et al.*, 2005) and c.a. 20000 seeds m^{-2} for *V. arvensis* (Gerowitt & Bodendorfer, 1998)).

All test seeds were passed through a 0.630 mm sieve to exclude the smallest seeds, and to reduce size variation. In the microcosms, these seeds were distributed evenly over the surface of the sand (**Figure VI.1**), which was moistened with water by aerosol twice a day to keep both the sand and seeds moist. This has been shown to improve the palatability and detectability of seeds by carabids (Law & Gallagher, 2015).

The two carabid density treatment levels were: low, at 1 individual per tray having no interference from conspecifics; and high, with 6 individuals per tray and the potential for interference. These treatments correspond to densities between 7 and 45 individuals m^{-2} that are comparable to those reported in arable fields (Lövei & Sunderland, 1996). In the high carabid treatment level, the sex ratio was balanced at 1 : 1, with three males and three females being used in the tests. For the low carabid treatment level, the sexes of the tested individuals are presented in **Table VI.1**. Due to poor capture of *H. affinis* in spring 2017, we reused the same individuals to test the two weed species, with four weeks between the two experimental runs. For each carabid and weed species pairing, there were seven replicate tests for each of the four treatments, which corresponds to a total of 28 plastic trays and 98 carabids, except for the pairing of *P. cupreus* with *V. arvensis* for which only five replicates were used,

which corresponds to 20 plastic trays and 70 carabids. In total, the experiments involved 104 trays and 364 carabids. The seed consumption was measured at the whole microcosm level. When 6 carabids were present in the microcosm the mean seed consumption *per capita* was estimated by dividing the total predation by the number of carabids.

Table VI.1: Summary table of the parameters of the experiments. For each pair of carabid and weed species used in the experiments, we indicated the duration, the measure frequency, and the levels of carabid and weed seed densities tested with the number of replicates (n).

Carabid / Weed seed pairs	Sample times	Carabid density / Weed seed density			
		low / low	low / high	high / low	high / high
P. cupreus / V. arvensis 70 carabids	24, 48, 72 hours.	1-25 n=5 (2♂,3♀)	1-100 n=5 (2♂,3♀)	6-25 n=5	6-100 n=5
P. cupreus / T. officinale 98 carabids	6, 24, 30, 48, 54, 72 hours.	1-100 n= 7 (4♂,3♀)	1-200 n= 7 (4♂,3♀)	6-100 n=7	6-200 n=7
H. affinis / V. arvensis 98 carabids	6, 24, 30, 48, 54, 72 hours.	1-100 n=7♂	1-200 n=7♂	6-100 n=7	6-200 n=7
H. affinis / T. officinale 98 carabids	6, 24, 30, 48, 54, 72 hours.	1-100 n=7♂	1-200 n=7♂	6-100 n=7	6-200 n=7

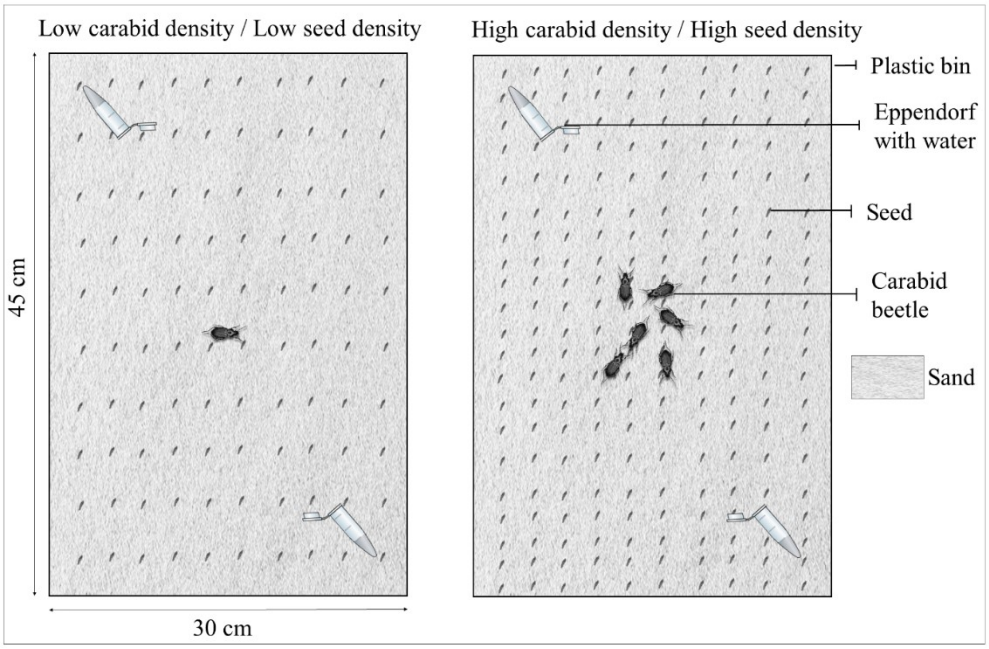


Figure VI.1 : Schematic representation of the microcosm, showing the location of Eppendorf, and the initial spatial distribution of seeds and carabids. Two modalities are represented, the low/low (left) and high/high (right) carabid and seed densities. This representation is approximately to scale.

Eighty-four hours prior to each test, the tested carabid individuals were individually isolated in plastic boxes (diameter 9 cm). The carabids were fed for the first 24 h and then starved for the next 60 h prior to testing, in order to standardise the level of individual starvation. Individuals were released in the centre of the microscosm at the beginning of each experiment. At each sampling time, the number of seeds remaining on the sand surface was counted and any carabids that had either escaped or died were replaced. We also replaced any seeds consumed, daily, to maintain constant seed densities and to avoid seed depletion and exploitation competition (Scharf *et al.*, 2008). At each sampling time we calculated the number of seeds missing, either by consumption or burial, as the difference between the

number of seeds remaining on the surface and the initial seed density. At the end of the experiment, the sand was passed through a sieve of 0.4 mm to recover seeds that had been buried during the course of the experiment. It was assumed that the same proportion of the missing seeds were buried at each sample time point. Our assumption is that the foraging activity is directly correlated to the number of missing seeds. We expect that the more active the beetles are, the more missing seeds there are in the microcosm. To estimate the proportion of buried seeds to appropriately correct the estimate of seed consumption, we calculated:

$$\frac{\text{no of buried seed}}{\text{no of missing seed}}$$

This estimate of the burial rate was then applied at each sample time to correct seed removal.

From the experimental data, we calculated the *cumulative total number of seeds consumed*, C_T, for the duration of the experiment and for each sampling time. *Per Capita Seed Mortality*, *PCSM*, was calculated at 24 h, 48 h and 72 h, by dividing the total seed consumed *per capita* by the number of seeds available since the beginning of the experiment. As we added seeds after each measurement to maintain the initial seed densities, the number of seed available increases after each sample time.

2.3. Statistical analysis

Data were analysed in R version 3.5.1 (R Core Team, 2017) using packages *car*, *lme4, nlme, MuMIn, rsq* and *emmeans*.

Generalized linear models (GLM) were conducted to assess the effects of the treatment levels of seed and carabid density, and their interaction, on the rate of seed burial loss during the experiment. Rate of seed burial loss was treated as a logit-proportion, using the form logit(number of buried seeds (success), number of seeds not buried (failure)). A quasibinomial error distribution was used due to overdispersion in the data, except for the paired combination of *P. cupreus* with *V. arvensis* for which a binomial error distribution was used. The significance of the factor effects on the rate of seed burial were identified using F-test, and Chi-square tests for *P. cupreus* with *V. arvensis,* from the *Anova* function of the *car* package, with "Type II" (hierarchical). Experimental error in accounting for the numbers of seed buried, which resulted negative estimates for the number of buried seeds in 20 out of the 104 trays, were corrected *via* the addition of the observed, absolute minimum number of buried seeds to each estimate of buried seeds. We excluded one microcosm from the analysis, for the *H. affinis* with *V. arvensis* pairing, due to an abnormally large negative value estimated for buried seeds.

C_T was modelled with a linear mixed model with treatments (each combination of seed and carabid density), sample time (continuous variable) and their interactions as fixed effects. We defined the random effect as random= ~ Sample time | Microcosm_ID to indicate that the Sample time of measurement is temporal pseudoreplication for each microcosm. A random slope is allowed for "Sample time" and a random intercept is assumed for "Microcosm_ID". Models were performed using the *lme* function in the *nlme* package of R. Data were square root transformed to meet the condition of normality for error distribution. Model performance was checked using marginal and conditional R^2-values indicating respectively, the percentage of variation explained by the fixed effect, and by the fixed plus

random effects (**Table VI. 2**). R^2-values were calculated with the *r.squaredGLMM* function included in the *MuMIn* package. The significance of the fixed effects on C_T were identified using Chi-square tests from the *Anova* function of the *car* package, with "Type II" SS (hierarchical). Where interactions between sample time and treatment were found to be significant, the treatments were compared at each sample time (**Supp. Mat. Table VI. 2**).

The effect of treatments on *PCSM* was assessed using GLM separately for the three different sample times: 24 h, 48 h and 72 h. *PCSM* was treated as a logit-proportion, using the form (number of seeds eaten (success), number of seeds not eaten (failure)). GLM were performed with a quasibinomial error distribution family to take into account overdispersion. This analysis was preferred over a model that included the interaction between sample time and treatment, directly, due to a lack of repetition that caused problems of model convergence. Moreover, as the time steps between measurements were not equal (6 or 18 h between measures, see **Table VI.1**), this can also lead to increases or decreases the *PCSM* over time. Model performance was checked using R^2 calculated with the function *rsq* from the *rsq* package (Zhang, 2018). Significant effects were identified using F-tests from the *Anova* function of the *car* package, with "Type II" (hierarchical). Treatment comparisons were performed only where the treatment was found to be significant.

Treatment comparisons were used to assess the effect of: i) seed density on *PCSM* at low carabid density; ii) carabid density on C_T and *PCSM* at low and high seed density; and, iii) seed density on *PCSM* at high carabid density. Pairwise comparisons, with Tukey adjustment were performed on estimated marginal means (EMMs) using the *emmeans* and *pairs* function from the *emmeans* package (Lenth, 2020) to obtain a Student's *t* or *z*-test ratio for the differences between the treatments (**Supp. Mat. Table VI. 2** and **Supp. Mat. Table VI. 3**). The EMM values were the mean response predictions of C_T and *PCSM* for each treatment extracted from the linear models (Lenth, 2020).

3. Results

The proportion of buried seeds was low for all pairings of carabid and weed species, and represented less than 8% of seeds exposed. The GLM performed to assess the effect of carabid density, seed density and their interaction on the proportion of buried seeds, as presented in **Supp. Mat. Table VI. 1**, shows that the proportion of buried seeds was affected by the seed density for the *H. affinis* with *V. arvensis* combination ($F_{1, 24} = 16.325$, $p<0.001$), and by carabid density for *H. affinis* with *T. officinale* ($F_{1, 24} = 9.833$, $p=0.004$). An effect of the interaction between seed and carabid density was detected for *P. cupreus* with *V. arvensis* ($\chi^2=5.51$, $p = 0.019$). For *P. cupreus* with *T. officinale*, the proportion of buried seeds was not affected by carabid or weed density.

Seed consumption was highly variable across the replicates within each treatment for all four pairings of carabid and weed species, and this became more marked as carabid density increased (**Figure VI.2**). The cumulative total number of seeds consumed, C_T, was very well explained by our models, with conditional R^2 values ranging from 0.95 to 0.98 (**Table VI. 2**). The interaction effect between treatment and sample time was always significant (**Table VI. 2**), with the change in C_T over the course of the experiment differing between treatments. For all sample times and pairs, we detected a positive effect of carabid density on C_T, at both low and high seed densities (**Supp. Mat. Table VI. 2**).

Table VI. 2: Results of the linear mixed model realised for each pair of carabid and weed species, to fit the cumulative total seed consumptions (C_T) against sample time (continuous variable), density treatments and their interaction. For each analysis we indicated the marginal and conditional R^2 (the percentage of variation explained), and for each factor we specified the degree of freedom (DF), the Chi square value (χ^2) and the corresponding p-value.

Pairs	R²m	R²c	Factor	DF	χ^2	P-value
P. cupreus / *V. arvensis*	0.76	0.98	Sample time	1	66.56	<0.001
			Treatment	3	54.83	<0.001
			Sample time : Treatment	3	18.42	<0.001
P. cupreus / *T. officinale*	0.86	0.96	Sample time	1	718.33	<0.001
			Treatment	3	40.73	<0.001
			Sample time : Treatment	3	141.37	<0.001
H. affinis / *T. officinale*	0.9	0.95	Sample time	1	708.54	<0.001
			Treatment	3	146.72	<0.001
			Sample time : Treatment	3	148.57	<0.001
H. affinis / *V. arvensis*	0.76	0.98	Sample time	1	325.99	<0.001
			Treatment	3	8.61	0.035
			Sample time : Treatment	3	64.68	<0.001

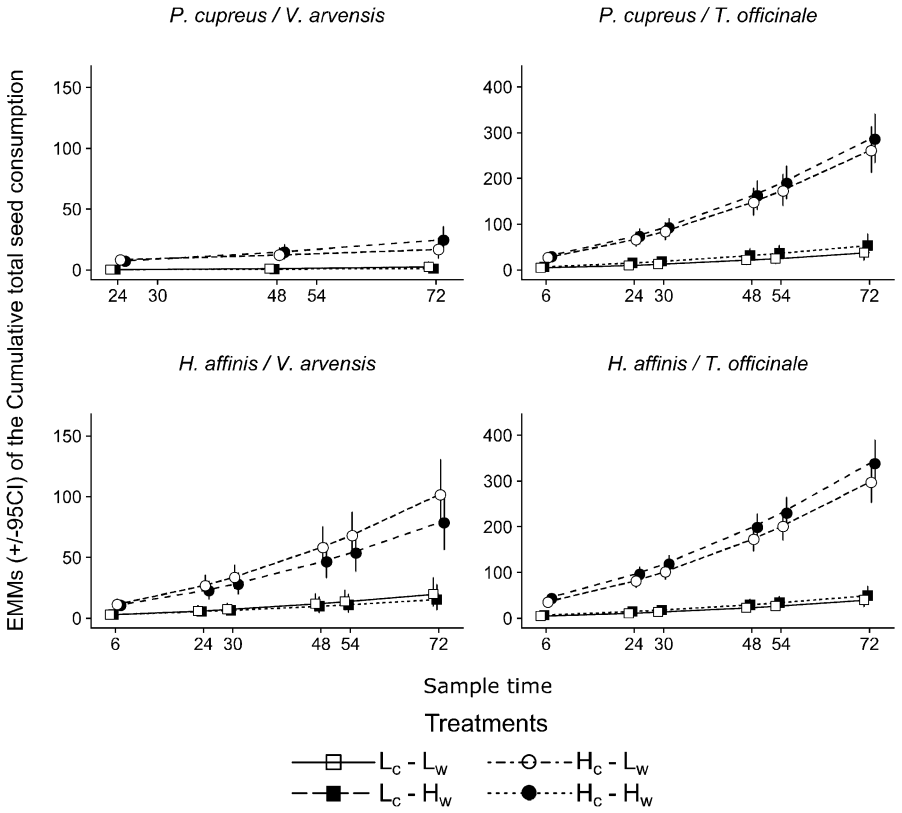


Figure VI.2: Back transformed Estimated Marginal Means (+/-95CI) values extracted from the linear mixed model of square root (cumulative total seed consumption). The raw sqrt(Total seed consumption) is plotted against Sample time and 4 levels of treatments: Low carabid-Low weed (—□— L_c-L_w), Low carabid- High weed (– –■– – L_c-H_w), High carabid-Low weed (·-·-○-·-· H_c-L_w) and High carabid- High weed (·····●····· H_c-H_w). Four pairs of carabids / weed seeds were tested: *P. cupreus* with *V. arvensis*, *P. cupreus* with *T. officinale*, *H. affinis* with *V. arvensis* and *H. affinis* with *T. officinale*.

PCSM was well modelled, with R^2-values ranging from 0.42 to 0.74 at 48 and 72 h, except for the pairing of *P. cupreus* with *T. officinale*, for which the R^2-values were between 0.22 and 0.27 (**Table VI.3**). The R^2 obtained at 24 h were lower, between 0.13 and 0.36, than those obtained at 48 and 72 h.

At 24 h, in the absence of carabid interference (n = 1 carabid), we detected no effect of seed density on *PCSM* for all carabid and weed species tested. At 48 and 72 h, *PCSM* was significantly lower with high than low seed density for the pairings of *P. cupreus* with *V. arvensis* (at 48 h: z = 3.189, p = 0.008; at 72 h: z = 2.909, p = 0.019) and *H. affinis* with *V. arvensis* (at 48 h: z = 2.89, p = 0. 02; at 72 h: z = 3.19, p = 0. 008). For *H. affinis* with *T. officinale*, this negative effect of seed density on *PCSM* was detected only at 72 h (z = 3.046, p = 0.012), whereas for *P. cupreus* the lack of effect persisted for the whole experiment (**Figure VI.3**, **Supp. Mat. Table VI. 3**).

At similar seed densities, the *PCSM* was not affected by carabid interference whatever the carabid and weed species pair tested or the sample time (**Figure VI.3**, **Supp. Mat. Table VI. 3**).

At 24 h, in the treatment with 6 carabids, we detected no effect of seed density on *PCSM* for all carabid and weed species tested, except for *P. cupreus* with *V. arvensis,* where *PCSM* was significantly lower with high than low seed density (z = 2.901, p = 0.019) only at 24 h. However, at 48 and 72 h, we detected a negative effect of seed density on *PCSM* with the pairing of *H. affinis* with *V. arvensis* (at 48 h: z = 2.895, p = 0.02; at 72 h: z = 3.151, p = 0.009) and *H. affinis* with *T. officinale* (at 48 h: z = 3.547, p = 0.002; at 72 h: z = 3.263, p = 0.006). This negative effect of seed density on *PCSM* was detected only at 72 h for the pairing of *P. cupreus* with *T. officinale* (z = 2.589, p = 0.047) (**Figure VI.3**, **Supp. Mat. Table VI. 3**).

Table VI.3: Results of the generalized linear models realised for each pair of carabid and weed species, to fit the *per capita* seed mortality density treatments at three separate Sample times: 24, 48 and 72 hours. For each analysis we indicated the R^2 (the percentage of variation explained), and for each factor we specified the degree of freedom (DF), the F-value and the p-value.

Pairs	Sample time	R^2	Factor	DF	F value	P-value
P. cupreus / *V. arvensis*	24	0.13	Treatment	3	4.48	0.018
			Residuals	16		
	48	0.53	Treatment	3	5.40	0.009
			Residuals	16		
	72	0.47	Treatment	3	4.33	0.020
			Residuals	16		
P. cupreus / *T. officinale*	24	0.13	Treatment	3	1.30	0.299
			Residuals	24		
	48	0.22	Treatment	3	2.23	0.111
			Residuals	24		
	72	0.27	Treatment	3	3.04	0.048
			Residuals	24		
H. affinis / *V. arvensis*	24	0.36	Treatment	3	4.37	0.014
			Residuals	24		
	48	0.42	Treatment	3	5.79	0.004
			Residuals	24		
	72	0.74	Treatment	3	7.12	0.001
			Residuals	24		
H. affinis / *T. officinale*	24	0.31	Treatment	3	3.68	0.026
			Residuals	24		
	48	0.49	Treatment	3	7.23	0.001
			Residuals	24		
	72	0.47	Treatment	3	6.75	0.002
			Residuals	24		

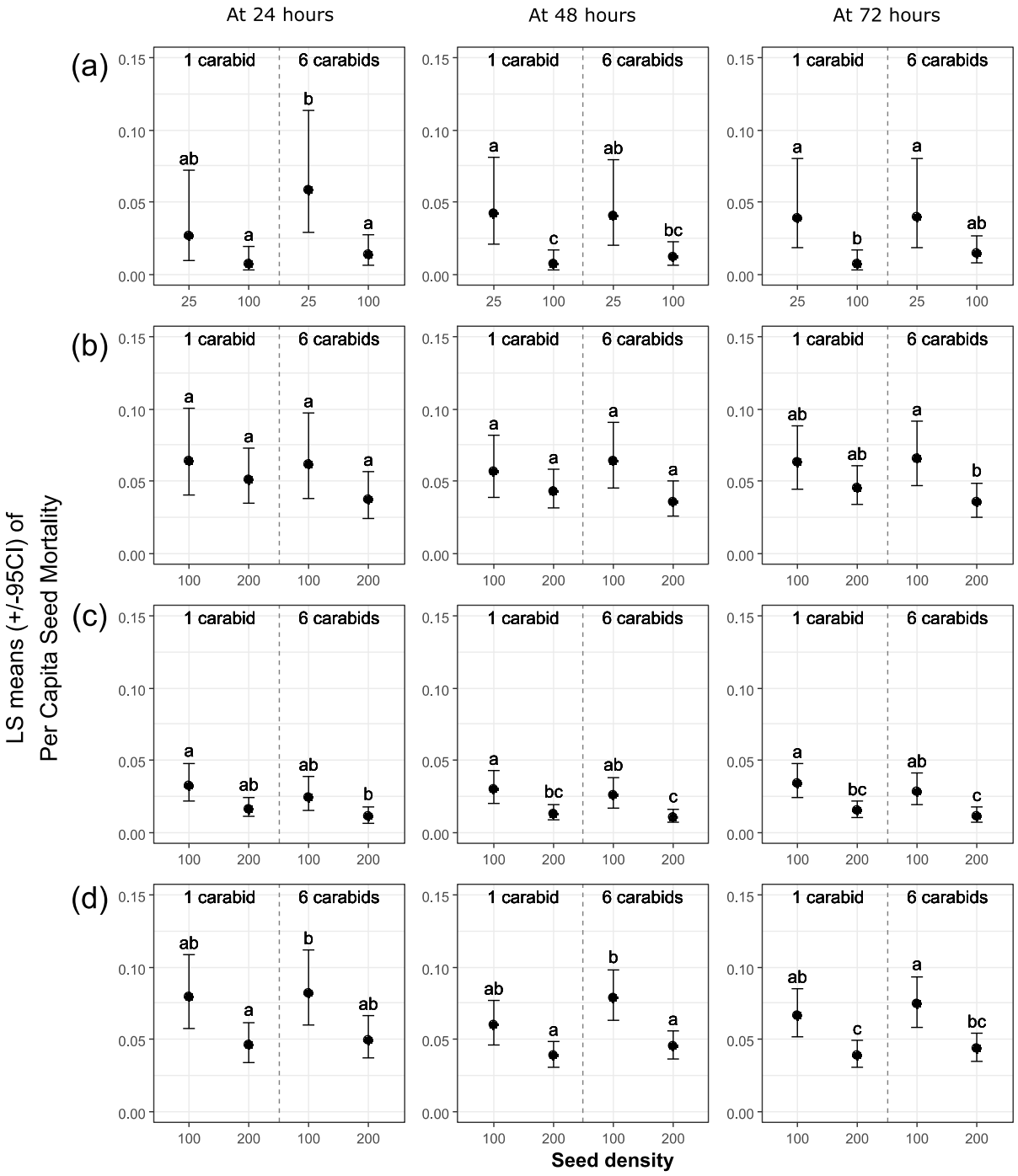


Figure VI.3 : Back transformed Estimated Marginal Means (+/-95CI) values extracted from the generalized linear model of *Per Capita Seed Mortality* against 4 levels of treatments: Low carabid-Low weed, Low carabid- High weed, High carabid-Low weed, and High carabid- High weed. The four pairs of carabids/weed seeds were represented in line: **(a)**: *P. cupreus* with *V. arvensis*, **(b)**: *P. cupreus* with *T. officinale*, **(c)**: *H. affinis* with *V. arvensis* and **(d)**: *H. affinis* with *T. officinale*. For each pairs, models and pairwise comparison were performed at three separate sample times (in column): 24, 48 and 72 hours. Differences between treatments are indicated by different letter on the top of each bar.

4. Discussion

4.1. PCSM response of isolated individuals to seed density

In absence of carabid interference, the response of *PCSM* to seed density varied with time and the carabid and weed species pair tested. At the beginning of the experiment, weed seed consumption increased proportionally for all four pairs, i.e. density-independent seed consumption. Such "functional responses" to prey density have been described in carabids consuming animal prey in controlled conditions (Lang *et al.*, 2012), but to our knowledge, this is the first evidence for a functional response of carabids to weed seed density in controlled conditions. We hypothesise that this response probably results from the greater ease of finding weed seeds at higher seed densities (Solomon, 1949), initially leading to more seeds being consumed per unit time.

Over time, the pattern changed to an inverse density-dependent pattern of seed consumption for all pairs, but not for *P. cupreus* with *T. officinale* which predation remained density-independent. One can hypothesize that, depending on the carabid and weed species pair, after a certain period of exposure to seeds carabids begin to reach satiation at higher seed densities. The result is a relative decline in seed consumption and thus seed consumption increased less than proportionally with seed density. Predation density-dependent effects appear to vary according to the weed species tested, with the change to inverse density-dependent predation appearing faster with *V. arvensis* than with *T. officinale*. *Viola arvensis* was much less consumed than *T. officinale* (**Figure VI.2**), especially by *P. cupreus* individuals, possibly due to difference in seed preference driven by morphological constraints (Honěk *et al.*, 2007; Lundgren & Rosentrater, 2007). Consumption of *V. arvensis* was probably too low and constrained by high handling time and high choosiness (the time or energy invested in sampling or assessing an available resource (Charalabidis et al., 2019, 2017) to maintain the same *PCSM* at high seed density than at low seed density. It would be interesting to do a future test of whether either individuals become satiated or their intake is limited by handling time. Consequently, it is possible that carabid preferences for different weed species modulate the shape of the functional responses observed, with inverse density-dependent effects appearing more quickly for less preferred weed prey (Stasek *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2017).

Although the PCSM are generally below 8% because of a large number of seeds exposed, it represents a significant quantity of seeds consumed *per capita* (**Supp. Mat. Table VI. 4**). *Taraxacum officinale* was highly consumed, with on average 37.82 and 39.83 seeds consumed *per capita* after 72 h at low seed and carabid density for *P. cupreus* and *H. affinis,* respectively. For *V. arvensis* consumption was lower, with on average 2.91 and 20.33 seeds *per capita* for *P. cupreus* and *H. affinis,* respectively. These quantities of seed consumed are consistent with previous studies (Charalabidis *et al.*, 2019; Petit *et al.*, 2014; Saska *et al.*, 2010).

4.2. PCSM response to carabid conspecific interferences

Under our experimental conditions, the co-occurrence of conspecific individuals had no impact on the *PCSM*, either at low or at high seed densities (**Figure VI.3**). This result implies that total seed consumption (C_T) was proportional to the density of conspecific carabids. This was surprising as we expected a strong negative effect of competition on the *per capita* consumption (see Lang *et al.*, 2012), leading to lower *PCSM* at high carabid densities. We expected a stronger negative effect of competition

on consumption at low seed densities because food becomes scarce (Arditi & Ginzburg, 2012; Holling, 1966, 1961; Solomon, 1949). We observed no aggressive behaviours between *H. affinis* individuals during the experiment, but *P. cupreus* has been described as a species with aggressive behaviour toward conspecifics (Thiele, 1977) and to be highly competitive (Bommarco, 1999). Our results would suggest that weed seed consumption by conspecific carabids is additive, with the relationship between carabid conspecific density and weed seed consumption being linear.

Our ability to detect a clear signal of an effect of conspecific interference on weed seed consumption may have been limited by large between-individual variation in consumption, potentially due to variation in individual status (e.g. sex, size, personality) and resting metabolic rates (Burton *et al.*, 2011). Another possible explanation for a lack of effect of intraspecific interference on seed consumption may be related to the experimental temperature regime. Interference between conspecifics has been found to decrease with increasing temperatures up to 20°C for medium-sized carabids, such as we used in this experiment (Lang *et al.*, 2012). It would therefore be valuable to test for interference effects in carabid species of different sizes and at lower temperatures that better reflect the natural conditions of nocturnal carabids, in future experiments.

4.3. Changes of PCSM response to seed density induced by carabid conspecifics

The presence of conspecific individuals accelerated the shift from density-independent predation to inverse density-dependent predation for *T. officinale*; a prey and predator density interaction effect that is consistent with previous carabid studies. Holling (1961) showed that the slope of a functional response can decrease continuously as interference becomes stronger with increasing predator density. This result was observed in different prey-predator systems, with predators showing a reduced response to prey density in situations where prey are exposed to several predator individuals compared to situations where only a single predator individual is present (Elliott, 2003; Kratina *et al*., 2009), as has also been found for carabid beetles (Griffith & Poulson, 1993; Lang *et al*., 2012). In this study, interference reduced the positive effect of seed density on predation, and proportional seed consumption declined with seed density, resulting in a lower *PCSM* at high seed densities. Arditi & Ginzburg (2012) developed the ratio dependent model which hypothesises that it is the prey available per predator that affects *per capita* consumption. They proposed the gradual interference hypothesis, and argued that interference would increase from prey density-dependence, at low predator densities, to ratio dependence at higher predator densities (Arditi & Ginzburg, 2012). Our results are not inconsistent with the ratio-dependent model, but our design does not allow an adequate test.

Surprisingly, for the pairing of *P. cupreus* and *V. arvensis*, we detected inverse density-dependence predation only with a single individual, and not with several conspecifics. *Poecilus cupreus* presents a high level of selectivity for *V. arvensis* seeds, and consumes few of them in comparison of *T. officinale*. The presence of *P. cupreus* conspecifics might lead to a reduction in seed selectivity through competition, resulting in more seeds consumed. This result was shown in a recent study with predator odour cues that impacted the seed selectivity of *H. affinis*, leading to an increase in seed consumption (Charalabidis *et al.*, 2017).

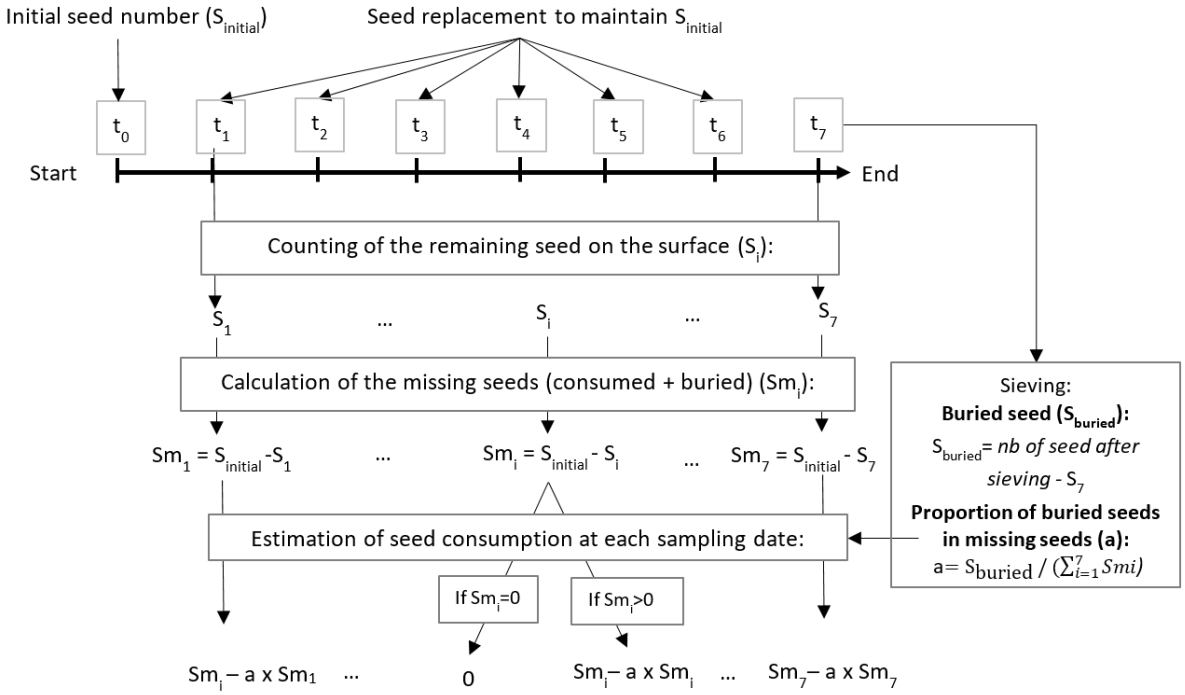
5. Conclusion

The functional response is a key response variable for the selection of potential predators for biological control (Lester & Harmsen, 2002). Our study suggests that prey density-independence or inverse density-dependence occurs for the *per capita* predation of weed seeds by carabids for two abundant carabid and weed species in agroecosystem, which partly confirms our first hypothesis. Our results, however, also suggest that seed predation is proportional to conspecific density, contrary to our second hypothesis. Thus, even if the functional response (*Per Capita Seed Mortality*) is seed density-independent or inversely density-dependent, it is possible that a sufficiently large carabid numerical response could lead to predation being directly seed density-dependent. For *T. officinale*; a prey and predator density interaction effect was detected, which confirms our third hypothesis. It is possible, however, that in field conditions, *P. cupreus* and *H. affinis* would behave differently. The presence of intraguild predator has been shown to by turns enhance (Blubaugh *et al*., 2017; Charalabidis *et al.*, 2017) and reduce (Prasad & Snyder, 2004) prey consumption. Such effect will likely be further modified by the presence of alternative prey (Lester & Harmsen, 2002; Stasek *et al*., 2018), particularly for generalist predators such as *P. cupreus*. For future research, it will be interesting to assess how interspecific interactions and alternative preys can affect the functional response of carabids.

Acknowledgements

The authors thank the staff at INRAE Dijon and INRAE Epoisses experimental farm for their technical support. We also would like to thank Diana Mosquera for her help with trapping and handling the carabid beetles. The study was funded through the projects FRB EcoPhyto SEBIOPAG-PHYTO and FACCE C-IPM BioAWARE.

6. Supplementary materials



Supp. Mat. Figure VI.1: Schematic representation of the estimation of seed consumption at each sample times (t_i). In our system, the seeds remaining on the surface (S_i) were counted daily, and the missing seeds (either consumed or buried) were deducted (as $Sm_i = S_{initial} - S_i$). At the end of the experiment the number of buried seeds was counted (S_{buried}= nb of seed after sieving - S_7) after sieving of all experimental arenas, in order to calculate the buried seeds as a proportion of all missing seeds (a). The daily seed consumption was estimated by deducting the proportion of buried seeds from the daily missing seeds (Sm_i– a x Sm_i). In some cases, the number of buried seed was negative due to counting errors for the seeds remaining on the surface (seeds counted as intact when assessed at the surface, but treated as eaten after the sieving).

Supp. Mat. Table VI. 1: Result of the generalized linear models realised for each pair of carabid and weed species, to fit the proportion of buried seeds during the experiment against carabid and seed densities. A quasibinomial error distribution was used due to overdispersion, except for *P. cupreus* with *V. arvensis* for which a binomial error distribution was used. As a consequence, for *P. cupreus* with *V. arvensis* we performed Chi-square test, and for the other pairs a F-test to identify significant effects. For each factor we specified the F-value (except for *P. cupreus* with *V. arvensis* for which we specified LR Chi square value), the degree of freedom (DF) and the p-value.

Pairs	Factor	LR Chisq	DF	p-value
P. cupreus/V. arvensis	Carabid	20.35	1	<0.001
	Seed	0.52	1	0.472
	Carabid:Seed	5.51	1	0.019

Pairs	Factor	F value	DF	p-value
P. cupreus/T. officinale	Carabid	0.461	1	0.504
	Seed	0.002	1	0.965
	Carabid:Seed	3.792	1	0.063
	Residuals		24	
H. affinis/V. arvensis	Carabid	2.456	1	0.117
	Seed	16.325	1	<0.001
	Carabid:Seed	0.545	1	0.460
	Residuals		24	

H. affinis/T. officinale	Carabid	9.833	1	0.004
	Seed	0.590	1	0.450
	Carabid:Seed	1.076	1	0.310
	Residuals		24	

Supp. Mat. Table VI. 2: Results of the Estimated Marginal Means (EMMs) pairwise comparison of the cumulative total seed consumption (C_t) at each sample time point (6, 24, 30, 48, 54 and 72 hours). All the treatment comparisons presented are for the low versus high carabid density. EMMs were based on the linear mixed model of the cumulative total seed consumption (C_t) for treatment (low and high carabid and seed density), sample time and their interaction. For each comparison, the estimate, the standard error (SE), the degree of freedom (DF), the t.ratio and the p.value were specified. A p.value < 0.05 and estimate <0 indicates that the treatment with high carabid density consumed more seeds than the treatment with low carabid density.

		P. cupreus* with *V. arvensis					***P. cupreus* with *T. officinale***				
	Seed density	**estimate**	**SE**	**DF**	**t.ratio**	**p.value**	**estimate**	**SE**	**DF**	**t.ratio**	**p.value**
Hours=6	Low						-3.04	0.66	24	-4.57	0.0007
	High						-2.78	0.66	24	-4.18	0.0018
Hours=24	Low	-2.29	0.43	16	-5.38	0.0003	-4.94	0.70	24	-7.02	<.0001
	High	-2.10	0.43	16	-4.92	0.0008	-4.64	0.70	24	-6.59	<.0001
Hours=30	Low						-5.58	0.73	24	-7.61	<.0001
	High						-5.25	0.73	24	-7.17	<.0001
Hours=48	Low	-2.40	0.52	16	-4.59	0.0015	-7.48	0.86	24	-8.75	<.0001
	High	-2.99	0.52	16	-5.72	0.0002	-7.11	0.86	24	-8.32	<.0001
Hours=54	Low						-8.11	0.91	24	-8.96	<.0001
	High						-7.73	0.91	24	-8.54	<.0001
Hours=72	Low	-2.51	0.69	16	-3.66	0.0103	-10.02	1.07	24	-9.32	<.0001
	High	-3.88	0.69	16	-5.66	0.0002	-0.75	1.07	24	-8.92	<.0001

		H. affinis* with *V. arvensis					***H. affinis* with *T. officinale***				
	Seed density	**estimate**	**SE**	**DF**	**t.ratio**	**p.value**	**estimate**	**SE**	**DF**	**t.ratio**	**p.value**
Hours=6	Low	-1.60	0.48	24	-3.33	0.0139	-3.80	0.59	24	-6.43	<.0001
	High	-1.46	0.48	24	-3.04	0.0269	-3.90	0.59	24	-6.61	<.0001
Hours=24	Low	-2.69	0.55	24	-4.87	0.0003	-5.73	0.59	24	-9.75	<.0001
	High	-2.40	0.55	24	-4.34	0.0012	-5.93	0.59	24	-10.10	<.0001
Hours=30	Low	-3.06	0.59	24	-5.19	0.0001	-6.37	0.61	24	-10.51	<.0001
	High	-2.72	0.59	24	-4.61	0.0006	-6.61	0.61	24	-10.90	<.0001
Hours=48	Low	-4.15	0.72	24	-5.77	<.0001	-8.30	0.71	24	-11.68	<.0001
	High	-3.66	0.72	24	-5.09	0.0002	-8.64	0.71	24	-12.16	<.0001
Hours=54	Low	-4.52	0.77	24	-5.87	<.0001	-8.94	0.76	24	-11.80	<.0001
	High	-3.98	0.77	24	-5.17	0.0001	-9.31	0.76	24	-12.29	<.0001
Hours=72	Low	-5.61	0.93	24	-6.06	<.0001	-10.87	0.92	24	-11.77	<.0001
	High	-4.92	0.93	24	-5.31	0.0001	-11.34	0.92	24	-12.28	<.0001

Supp. Mat. Table VI. 3: Results of the Estimated Marginal Means (EMMs) pairwise comparison of the *Per Capita Seed Mortality* at three separate sample time: 24, 48 and 72 hours. We compared the *Per Capita Seed Mortality* with low (L_w) versus high (H_w) seed densities with (H_c) and without (L_c) carabid interference. We also compared low (L_c) and high (H_c) carabid density at low (L_w) and high seed densities (H_w). EMMs were based on the generalized linear model of *Per Capita Seed Mortality* against treatment combinations of low and high carabid and seed density. For each comparison the odds.ratio, the standard error (SE), the z.ratio and the p.value are presented. A p.value < 0.05 and odds.ratio >0 indicates that in the treatment with high carabid (or seed) density consumption is lower than the treatment with low carabid (or seed) density.

	Pairwise comparison		***P. cupreus* with *V. arvensis***				***P. cupreus* with *T. officinale***			
	Seed density	**Carabid density**	**odds. ratio**	**SE**	**z. ratio**	**p. value**	**odds. ratio**	**SE**	**z. ratio**	**p. value**
Hours=24	Low vs High	Low	3.677	2.713	1.764	0.291				
	Low vs High	High	4.588	2.409	2.901	0.019	No treatment effect			
	Low	Low vs High	0.436	0.284	-1.274	0.580				
	High	Low vs High	0.544	0.343	-0.965	0.769				
Hours=48	Low vs High	Low	5.765	3.167	3.189	0.008				
	Low vs High	High	3.469	1.702	2.536	0.055	No treatment effect			
	Low	Low vs High	1.030	0.527	0.058	1.000				
	High	Low vs High	0.620	0.329	-0.902	0.804				
Hours=72	Low vs High	Low	5.653	3.366	2.909	0.019	1.413	0.341	1.431	0.480
	Low vs High	High	2.733	1.362	2.017	0.182	1.921	0.484	2.589	0.047
	Low	Low vs High	0.986	0.543	-0.025	1.000	0.959	0.250	-0.161	0.999
	High	Low vs High	0.477	0.261	-1.352	0.530	1.304	0.302	1.144	0.662

	Pairwise comparison		***H. affinis* with *V. arvensis***				***H. affinis* with *T. officinale***			
	Seed density	**Carabid density**	**odds. ratio**	**SE**	**z. ratio**	**p. value**	**odds. ratio**	**SE**	**z. ratio**	**p. value**
Hours=24	Low vs High	Low	2.000	0.591	2.346	0.088	1.791	0.431	2.424	0.072
	Low vs High	High	2.263	0.791	2.338	0.089	1.712	0.401	2.297	0.099
	Low	Low vs High	1.331	0.426	0.893	0.808	0.961	0.239	-0.159	0.999
	High	Low vs High	1.506	0.492	1.253	0.593	0.919	0.207	-0.377	0.982
Hours=48	Low vs High	Low	2.277	0.649	2.890	0.020	1.581	0.292	2.474	0.064
	Low vs High	High	2.468	0.770	2.895	0.020	1.804	0.300	3.547	0.002
	Low	Low vs High	1.158	0.334	0.510	0.957	0.739	0.137	-1.624	0.365
	High	Low vs High	1.255	0.388	0.735	0.883	0.844	0.140	-1.027	0.734
Hours=72	Low vs High	Low	2.316	0.610	3.190	0.008	1.747	0.320	3.046	0.012
	Low vs High	High	2.535	0.748	3.151	0.009	1.766	0.308	3.263	0.006
	Low	Low vs High	1.208	0.324	0.705	0.895	0.888	0.166	-0.633	0.921
	High	Low vs High	1.322	0.384	0.960	0.772	0.898	0.153	-0.635	0.921

Supp. Mat. Table VI. 4 : Mean (SD=standard deviation) of the *Per Capita Consumption* and the *Per Capita Seed Mortality* after 72 hours for the different carabid and weed seed combination according to the treatments.

	Per Capita Consumption				***Per Capita Seed Mortality***			
	1 carabid		**6 carabids**		**1 carabid**		**6 carabids**	
	Low seed density	**High seed density**	**Low seed density**	**High seed density**	**Low seed density**	**High seed density**	**Low seed density**	**High seed density**
P. cupreus / *V. arvensis*	2.91 (2.31)	2.13 (3.18)	2.95 (1.24)	4.43 (2.40)	0.039 (0.031)	0.007 (0.011)	0.039 (0.016)	0.014 (0.008)
P. cupreus / *T. officinale*	37.82 (18.17)	54.55 (32.63)	39.34 (7.11)	42.29 (11.56)	0.063 (0.030)	0.045 (0.027)	0.065 (0.012)	0.035 (0.009)
H. affinis / *V. arvensis*	20.33 (8.99)	17.90 (11.55)	16.93 (6.35)	13.59 (7.24)	0.034 (0.015)	0.015 (0.010)	0.028 (0.010)	0.011 (0.006)
H. affinis / *T. officinale*	39.83 (14.78)	46.92 (19.37)	44.46 (8.61)	52.04 (12.53)	0.066 (0.025)	0.039 (0.016)	0.074 (0.014)	0.043 (0.010)

Chapitre 7

L'effet des interactions intra et interspécifiques des carabes sur la prédation des graines d'adventices

Cette partie a fait l'objet du stage de Master 2 de Chloé Galland de mars à août 2018.

Photographie 9 : Vue de face de *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) – Photographie : B. Carbonne

Résumé du chapitre 7 :

CONTEXTE

Les interactions biotiques entre les carabes sont encore mal comprises, mais plusieurs études suggèrent qu'elles pourraient jouer un rôle dans la variabilité de la prédation des graines observée aux champs. Suivant la composition et l'abondance relative des espèces, la nature et l'intensité des interactions intra et interspécifiques entre les individus pourraient différer et affecter de façon différente la performance des carabes à consommer les graines d'adventices. La présence et les interactions avec d'autres espèces compétitrices ou prédatrices de carabe, pourraient modifier la consommation de graines de certaines espèces-clés. Dans un contexte de compétition ou de prédation, les individus pourraient diminuer leur sélectivité pour les ressources, c'est-à-dire réduire le temps et l'énergie investis dans l'évaluation de la qualité de ces dernières afin de s'exposer moins longtemps aux prédateurs et de consommer les ressources avant qu'elles ne disparaissent. Ces différents contextes pourraient conduire à des modifications du choix mais aussi de la quantité des graines consommées. Récemment l'étude de Charalabidis *et al.* (2017) a mis en évidence que la présence d'odeurs d'un carabe capable de prédations intraguildes, *Pterostichus melanarius*, pouvait modifier le comportement alimentaire et la consommation des graines du granivore *Harpalus affinis* identifié comme étant une espèce-clés dans le **Chapitre 5**. Cette dernière consomme plus de graines, et plus rapidement, lorsque les odeurs du prédateur intraguilde sont présentes. La présence réelle des compétiteurs et prédateurs, plutôt que l'utilisation de leurs odeurs comme dans Charalabidis *et al.* (2017), devrait provoquer des réactions plus marquées chez les carabes.

HYPOTHESES

Dans ce **Chapitre 7**, nous cherchons à voir comment la prédation des graines de trois espèces-clés de carabes, peut être affectée par la présence réelle d'autres espèces de carabes, potentiellement compétitrices ou prédatrices. Les objectifs de l'étude sont de tester si :

- Les interactions intra et interspécifiques modifient la consommation des graines par les carabes.
- La présence d'espèces qui génèrent un risque de prédation modifie la consommation des carabes de façon plus importante que les espèces compétitrices qui représentent un risque moins important.
- Pour les omnivores, la présence d'autres espèces peut constituer une source alimentaire alternative, et conduire à une diminution de la consommation des graines.

METHODES

Dans cette étude, nous avons utilisé trois espèces-clés de carabes (*Harpalus affinis, Poecilus cupreus* et *Amara similata*) capables de consommer l'espèce de graines d'adventice sélectionnée : *Taraxacum officinale*. *Poecilus cupreus* est une espèce omnivore qui est capable de prédation intraguilde, tandis que *H. affinis* et *A. similata* sont deux espèces granivores. Durant 24 h, la consommation de graines d'un individu, désigné comme focal, est évaluée en présence et absence d'autres individus de la même espèces ou d'espèces différentes, appelés individus stimulus. Ces derniers permettent de simuler par leur présence, des contextes de compétition ou de prédation sans avoir accès aux graines. Les suivis sont réalisés dans des microcosmes partagés en deux parties, une avec les individus stimulus et une avec les graines. Contrairement aux individus stimulus, les individus focaux sont capables de se déplacer dans les deux parties des microcosmes.

RESULTATS

Les résultats obtenus ne mettent pas en évidence un effet de la présence d'espèces compétitrices ou potentiellement prédatrices sur les consommations de graines des individus focaux après 24 h. Quel que soit le traitement, les individus focaux des trois espèces-clés ont consommé des quantités importantes et équivalentes de graines, soit environ entre 60 et 70% des graines disponibles. Au sein de chaque espèce, seuls des effets de la taille et du sexe des individus focaux expliquent certaines variations de consommation des graines.

DISCUSSION

Nos résultats suggèrent que la présence effective de carabes compétiteurs et prédateurs ne modifie pas la consommation de graines des trois espèces-clés testées en comparaison aux contrôles sans individus stimulus. Dans nos traitements, *P. cupreus* est considéré comme un potentiel prédateur intraguilde en raison de son agressivité et des preuves de prédation intraguilde recueillies au champ. Toutefois, il se peut que *P. cupreus* représente un risque de prédation moins important que celui exercé par *P. melanarius*, comme dans l'étude de Charalabidis *et al.* (2017). Les trois espèces-clés de carabes testées ont des tailles de corps assez similaires, et pourraient ne pas se percevoir comme des prédateurs ou des proies les unes par rapport aux autres. Par conséquent, *P. cupreus* n'entraînerait pas de changements de comportement alimentaire chez *H. affinis* et les autres espèces. Notre étude a évalué la consommation des graines au bout de 24h, ce qui n'a pas permis de suivre la cinétique de la consommation au cours du test. Ainsi, au bout de 24h et au vu du nombre important de graines consommées, il est possible que tous les carabes testés aient atteint leur satiété. Les traitements ont pu avoir un effet sur la vitesse de consommation des graines, mais après 24 heures, tous les individus ont pu atteindre leur satiété quel que soit le traitement, et aucune différence n'a pu être observée, mais pourrait l'être au début de l'expérience. Enfin, les graines de *T. officinale* sont peut-être trop appréciées par ces carabes pour que le contexte de compétition ou de prédation n'affecte leur sélectivité pour cette graine. Les fortes consommations observées pour les trois espèces sont le signe qu'ils sont très peu sélectifs pour cette graine, probablement car elle est facile et rapide à consommer, et par conséquent le contexte ne réduit pas significativement leur sélectivité.

Dans le **Chapitre 8**, nous testerons dans des conditions proches de celles au champ, si la présence simultanée de plusieurs espèces de carabes conduit à des antagonismes ou synergies pour la prédation de plusieurs espèces de graines d'adventices.

LES POINTS MARQUANTS

- La consommation des graines par les trois espèces-clés testées n'est pas affectée par la présence d'autres espèces ou par les interactions intra et interspécifiques, que ce soit avec des espèces potentiellement compétitrices ou prédatrices.
- Après 24h toutes les espèces ont probablement atteint leur satiété, et l'effet des traitements sur la rapidité de consommation des graines n'a pas pu être évalué.

L'effet des interactions intra et interspécifiques des carabes sur la prédation des graines d'adventices

Benjamin Carbonne[1], Chloé Galland[1], François-Xavier Dechaume-Moncharmont[2], Sandrine Petit[1] & David A. Bohan[1]

[1]Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

[2]UMR CNRS 6282 Biogéosciences, Equipe Ecologie Evolutive, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 bd Gabriel, 21000 Dijon, France

1. Introduction

Pour un prédateur, le choix de consommer une proie ou non dépend de sa qualité, de son taux de rencontre et du temps de manipulation nécessaire à sa consommation. Le choix optimal est souvent celui qui permet de maximiser le gain énergétique tout en minimisant le temps de manipulation (Elner & Hughes, 1978; Krebs *et al.*, 1977). Toutefois, la présence de compétiteurs ou de prédateurs supérieurs peut parfois modifier le comportement alimentaire d'un prédateur, notamment en affectant le choix et la quantité de proies consommées (Lima & Dill, 1990; Sih, 1980). Les préférences des carabes pour les graines d'adventices dépendent essentiellement de leur teneur en nutriments, comme les lipides (Gaba *et al.*, 2019; Kromp, 1999; Lund & Turpin, 1977), mais aussi des contraintes morphologiques comme la taille et la forme des mandibules et des graines (Acorn & Ball, 1991; Honěk *et al.*, 2007). Cependant, le comportement alimentaire des carabes, notamment le choix et la quantité des graines consommées, pourrait être modifiés par la présence de carabes compétiteurs ou prédateurs.

Dans la nature, les carabes sont constamment en compétition et fréquemment sous la menace de la prédation. La compétition pour les ressources trophiques peut s'exercer à la fois avec les individus de la même espèce (compétition intraspécifique) mais aussi avec ceux d'autres espèces (compétition interspécifique). Les carabes sont susceptibles d'interagir directement entre eux, notamment à travers des interférences physiques, comme la prédation intra-guilde (Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018) mais aussi indirectement en modifiant leur comportement et leur performance pour la prédation des proies (De Heij & Willenborg, 2020; Symondson *et al.*, 2002b). Par exemple, Guy *et al.*, (2008) ont montré que les carabes évitaient les zones dans lesquelles l'odeur de compétiteurs intraspécifiques était présente. Cette dernière peut être perçue par les carabes comme le signal que les ressources trophiques de la zone ont déjà été exploitées par des compétiteurs. Ainsi, par cet évitement, les carabes adopteraient un comportement qui réduirait la concurrence pour la nourriture (Guy *et al.*, 2008). Dans un contexte de compétition ou avec un risque de prédation, la stratégie optimale pour les carabes pourrait être de diminuer leur sélectivité pour les ressources, c'est-à-dire de réduire le temps ou l'énergie investie dans l'évaluation des ressources alimentaire (Charalabidis *et al.*, 2017). Ce comportement diminuerait le temps d'exposition du carabe aux prédateurs et le risque que les ressources alimentaires soient

consommées par des compétiteurs (Charalabidis *et al*., 2017; Leaver & Daly, 2003). De plus, le temps économisé à sélectionner les proies pourrait être investi dans des comportements antiprédateurs (Lima & Dill, 1990; Wang *et al.*, 2013). Une autre stratégie pour les carabes serait d'augmenter leur sélectivité pour les proies, pour ne consommer que des proies très rentables énergétiquement et ainsi d'éviter de s'exposer fréquemment aux prédateurs (Leaver & Daly, 2003). Récemment, Charalabidis *et al.* (2019, 2017) ont montré que dans un contexte avec un risque de prédation, simulé à l'aide d'odeurs d'un prédateur intraguilde, les individus d'*Harpalus affinis* (Schrank, 1781) adaptaient leur comportement alimentaire en diminuant leur sélectivité et en augmentant leur consommation de graines d'adventices. Par contre, la présence d'odeurs de compétiteurs intra ou interspécifiques n'a pas affecté le niveau de consommation de graines, probablement car la compétition n'est pas perçue comme un risque suffisamment élevé pour induire des changements de comportement (Charalabidis *et al*., 2017).

Certaines espèces de carabes omnivores sont capables de réaliser de la prédation intraguilde et de s'attaquer à d'autres individus de la même espèce ou d'espèces différentes (Currie, 1996; Roubinet *et al.*, 2018). Par conséquent elles peuvent percevoir la présence des autres espèces comme des compétiteurs pour les ressources qu'elles partagent avec eux, comme les graines, ou comme des proies alternatives. Dans une situation avec des graines et d'autres carabes, les espèces omnivores pourraient réduire leur consommation des graines pour favoriser la prédation intraguilde (Chailleux *et al.*, 2014; Mair & Port, 2001). Les espèces granivores, quant à elles, pourront percevoir les autres espèces comme des compétiteurs ou de potentiels prédateurs intraguildes, et par conséquent réduire leur sélectivité pour exploiter plus rapidement les ressources disponibles (Charalabidis *et al.*, 2017).

Actuellement, les interactions biotiques des carabes sont encore mal comprises, et la prédiction des niveaux de prédation exercés par les carabes au champ est encore incertaine. La composition en espèce pourrait modifier le comportement individuel de recherche de nourriture et la quantité de graines consommées par les espèces-clés de carabes. Dans cette étude, nous avons cherché à mieux comprendre comment la présence effective de compétiteurs (intra et interspécifique) et de potentiels prédateurs pouvaient affecter la prédation des graines chez trois espèces-clés de carabes (un omnivore et deux granivores). Nous émettons l'hypothèse que (i) les interactions intra et interspécifiques entraînent des modifications de la consommation de graines par les carabes ; (ii) le risque de prédation provoque des modifications de la consommation de graines plus importantes que la présence d'une espèce compétitrice qui représente un risque moins important (Charalabidis *et al.*, 2017); (iii) les omnivores, potentiellement prédateurs intraguildes, diminuent leur taux de consommation de graines en présence d'autres espèces de carabes, potentiellement perçues comme des proies.

2. Matériels et méthodes

2.1. Les espèces de carabes et de graines utilisées

Trois espèces-clés de carabes ont été sélectionnées dans le cadre de cette étude, deux espèces granivores : *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) et *Amara similata* (Gyllenhal, 1810), et une espèce omnivore : *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758). Ces trois espèces de carabe sont capables de consommer des graines d'adventices, et présentent des préférences contrastées pour les graines (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al*., 2014; Saska *et al.*, 2019). De plus, elles sont toutes actives et abondantes

dans les parcelles cultivées durant le printemps (Trichard *et al*., 2014). Ces espèces de carabes ont été capturés vivantes à l'aide de pièges à fosse installés sur la ferme expérimentale d'Époisses (Dijon, France; 47°20N, 05°02E) à partir du mois de mars jusqu'à la fin du mois de juin 2018. Les pièges sont placés en bordure de culture de colza, car les carabes y sont généralement plus abondants (Labruyere *et al*., 2016b).

Les carabes sont conservés au laboratoire dans des boîtes en plastique séparées pour chaque espèce (Iris Europe Modular Clear Box 34x19x11 cm et Iris Europa Under Bed Box 80x55,9x15,5 cm). Les boîtes contiennent environ 1.5 cm de sol et sont régulièrement humidifiées à l'aide d'un pulvérisateur d'eau. Les carabes sont conservés dans des chambres climatiques avec une température de 18 ± 1 °C avec une photopériode de 14 h de jour et 10 h de nuit. Les espèces omnivores et granivores sont entreposées dans des chambres climatiques différentes afin de prévenir tout potentiel stress des espèces granivores lié aux odeurs des omnivores. Les carabes sont nourris deux fois par semaine avec un mélange de 4 espèces d'adventices (*Viola arvensis* Murray, 1770*, Taraxacum officinale* F.H.Wigg., 1780*, Senecio vulgaris* L., 1753, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.), de vers de farine (*Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758) et des croquettes pour chat humidifiées. Les carabes testés sont isolés 108 heures avant chaque expérimentation dans des boîtes en plastique individuelles (9 cm de diamètre) avec un disque de papier humide pour fournir de l'humidité et une cachette. Ils sont nourris à volonté à l'aide du mélange de graines et de vers de farine, puis 60 heures avant le début de l'expérience ils sont privés de nourriture pour standardiser leur niveau de faim.

Les graines de *Taraxacum officinale* ont été sélectionnées pour l'expérience car elles sont consommées par les trois espèces de carabes choisies (Klimeš & Saska, 2010; Petit *et al*., 2014). *Taraxacum officinale* est une adventice annuelle très répandue et abondante qui colonise différents milieux comme les prairies ou les champs cultivées. Une plante de *T. officinale* peut produire de grandes quantités de graines (3.7–24.2 × 10^3 graines.m^{-2}) qui peuvent se disperser sur de grandes distances (Honěk *et al*., 2005; Honěk & Martinkova, 2005).

2.2. Design expérimental

Pour l'expérimentation, nous avons utilisé des microcosmes en plastique de dimension 17,5 x 5,2 x 9,5 cm subdivisés en deux sous-parties à l'aide d'une barrière en plastique collée aux parois du microcosme grâce à du silicone (**Figure VII.1**). Cinq trous de 6 mm de diamètre sont réalisés sur la partie basse de la barrière pour permettre le passage de l'individu testé, appelé par la suite l'individu focal. Le fond du microcosme est couvert de 100 mL de sable préalablement passé à travers un tamis de 400 µm de maille, lavé et séché pour éviter toutes traces de composés volatiles (odeurs des carabes ou des graines). Le sable est utilisé pour fournir un substrat proche du sol dans lequel les graines sont facilement récupérables à l'aide d'un tamisage. Les microcosmes sont régulièrement pulvérisés d'eau afin d'humidifier le sable et abreuver les carabes. L'humidification du milieu permet d'améliorer la détectabilité et la consommation des graines par les carabes, tout comme en condition naturelle (Law & Gallagher, 2015). Quarante graines de *T. officinale* sont placées dans l'un des côtés du microcosme (**Figure VII.1**). Cette quantité permet que toutes les graines ne soient pas consommées lors de l'expérimentation.

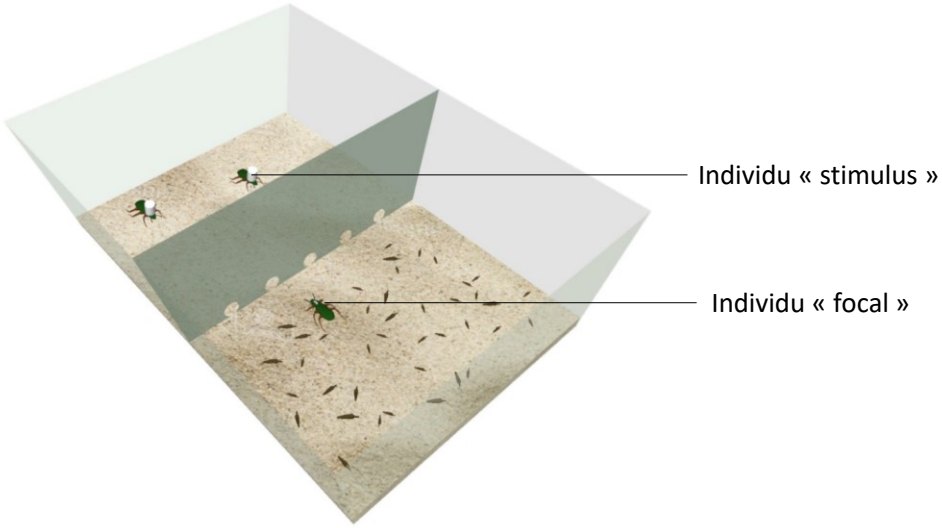


Figure VII.1: Schéma du design expérimental.

Deux carabes stimulus sont placés du côté sans graine du microcosme, et sont utilisés pour générer un contexte de compétition ou de prédation. Pour empêcher les carabes stimulus de traverser la barrière et de consommer les graines, un cube de mousse plastique est collé sur leur thorax à l'aide d'une colle glue, Loctite Super Glue-3 (**Figure Annexe VII.1**). Le cube de plastique et la glue ne semblent pas affecter le comportement ou la survie des individus (Boiteau *et al.*, 2009). Les individus stimulus sont réutilisés plusieurs fois au cours des différentes répétitions avec un délai d'une semaine en chambre climatique entre deux utilisations. L'effet de la présence des individus stimulus est mesuré sur la consommation de graines de l'individu focal. Ce dernier est introduit du même côté du microcosme que les individus stimulus afin d'assurer une rencontre entre les différents individus dès le début de l'expérimentation. Une plaque de plexiglass est placée sur le dessus des microcosmes pour éviter la fuite des carabes. L'expérimentation est réalisée dans une pièce à température ambiante avec une photopériode de 14 h de jour et 10 h de nuit, et la durée du test est fixée à 24 h. La prédation des graines par l'individu « focal » est estimée en comptant les graines restantes à la fin des 24 h. Après chaque test, les individus focaux sont sexés et la taille de leurs élytres est mesurée à l'aide d'une loupe binoculaire. Les carabes sont classés en trois catégories de taille (**Table Annexe VII.1**) en fonction de la taille moyenne des individus pour chaque espèce indépendamment.

2.3. Les traitements

Cinq traitements (**Figure VII.2**) sont réalisés pour tester leur effet potentiel sur la consommation de graines des individus focaux :

1. **La compétition intraspécifique :** chaque individu focal est placé face à des individus de la même espèce.
2. **La compétition interspécifique** : chaque individu focal granivore est placé face à des individus de l'autre espèce granivore.
3. **Le risque de prédation intraguilde :** chaque individu focal granivore est placé face à des individus omnivores, potentiellement prédateurs.
4. **La présence de proies intraguilde :** chaque individu focal omnivore est placé face à des individus granivores, potentiellement perçus comme des proies.

5. **La présence d'une diversité d'espèces :** chaque individu focal est placé face à deux individus d'espèces différentes.

Deux types de contrôles sont réalisés : l'un pour tester la consommation de graines de l'individu « focal » en l'absence d'autres individus, et un autre pour évaluer si la consommation de graines de l'individu focal est affectée par la présence d'une espèce « neutre », ni compétitrice ni prédatrice. Nous avons sélectionné *T. molitor* pour l'espèce neutre car les individus adultes sont de tailles similaires aux carabes et ne se rencontrent pas dans leur milieu naturel. Seul des mâles de *T. molitor* ont été utilisés pour éviter le dépôt d'œufs dans les microcosmes qui constitueraient une ressource alimentaire alternative.

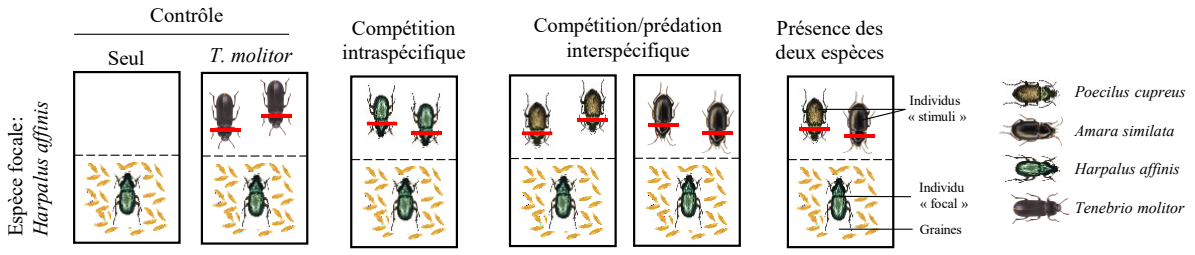


Figure VII.2 : Schéma récapitulatif des traitements (exemple de l'espèce *H. affinis* en focal) appliqués aux trois espèces-clés de carabes testées.

Toutes les combinaisons des traitements (**Table VII.1**) sont réalisées en simultanées et sont répliquées 35 fois au cours de 7 sessions. Toutefois, certains réplicats ont dû être supprimés à cause de la fuite des carabes ou de la prédation entre individus, ce qui a conduit l'utilisation de 28 à 35 réplicats par traitement pour les analyses.

Au cours de 4 sessions d'expérimentations, des photographies ont été réalisées chaque heure pendant 24 h, afin d'évaluer si les carabes focaux se déplaçaient d'un côté à l'autre des microcosmes. Lors de chaque session, les photographies n'ont permis de suivre qu'un seul microcosme pour chaque traitement. La mauvaise qualité des photos, mais aussi le fait que les carabes sont parfois enterrés dans le sable, n'ont pas toujours permis d'identifier la position des carabes focaux sur les 24 photos.

Table VII.1 : Table des différents traitements avec les individus stimulus et nombre de répétitions réalisées (N) pour les trois espèces de carabes testées (individu focal).

Traitement	**Individu focal**		
	H. affinis	***A. similata***	***P. cupreus***
Contrôle 1	Seul N = 35	Seul N = 32	Seul N = 32
Contrôle 2	*T. molitor* x 2 N = 34	*T. molitor* x 2 N = 29	*T. molitor* x 2 N = 30
Compétition intraspécifique	*H. affinis* x 2 N = 30	*A. similata* x 2 N = 32	*P. cupreus* x 2 N = 33
Compétition interspécifique	*A. similata* x 2 N = 32	*H. affinis* x 2 N = 31	Non testé
Risque de prédation intraguilde	*P. cupreus* x 2 N = 31	*P. cupreus* x 2 N = 31	Non testé
Proie intraguilde	Non testé	Non testé	*H. affinis* x 2 N = 33 *A. similata* x 2 N = 31
Diversité	*A. similata* + *P. cupreus* N = 28	*H. affinis* + *P. cupreus* N = 33	*A. similata* + *H. affinis* N = 31

2.4. Analyses statistiques

La proportion de graines consommées par individu focal est modélisée à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution beta. Les données sont transformées pour valider les prérequis de la régression beta (Smithson & Verkuilen, 2006). Le modèle global inclus le type de traitement (**Table VII.1**), le sexe et la taille de l'individu focal. Un modèle différent est réalisé pour chaque espèce focale. Les modèles ont été identifiés par comparaison séquentielle des sous-modèles nichés, avec élimination progressive des modèles non significatifs. Lorsqu'un effet global est détecté, une analyse de contraste post-hoc est effectuée par comparaison des Estimated Marginal Means (EMMs) à l'aide de la fonction '*pair*' du package '*emmeans*'.

Le nombre de présences des individus focaux recensées de chaque côté des microcosmes à l'aide des photographies a été analysé séparément pour chaque espèce focale. Un GLM a été utilisé pour tester l'effet du traitement, du côté du microcosme (côté sans / avec les individus stimulus) et leur interaction sur le nombre de présence recensées de chaque côté du microcosme, avec une distribution quasi poisson pour tenir compte d'une surdispersion dans les modèles. Les données sont analysées à l'aide du logiciel R version 3.3.2.

3. Résultats

Aucun effet significatif des traitements n'a été détecté sur le taux de prédation des graines, que ce soit pour *H. affinis* (GLM, $\chi^2_5 = 4{,}703$, p = 0,453) (**Figure VII.3**), *A. similata* (GLM, $\chi^2_5 = 8{,}364$, p = 0,137) ou bien *P. cupreus* (GLM, $\chi^2_5 = 1{,}712$, p = 0,887) (**Table VII.2**, **Table Annexe VII.2** et **Figure VII.3**).

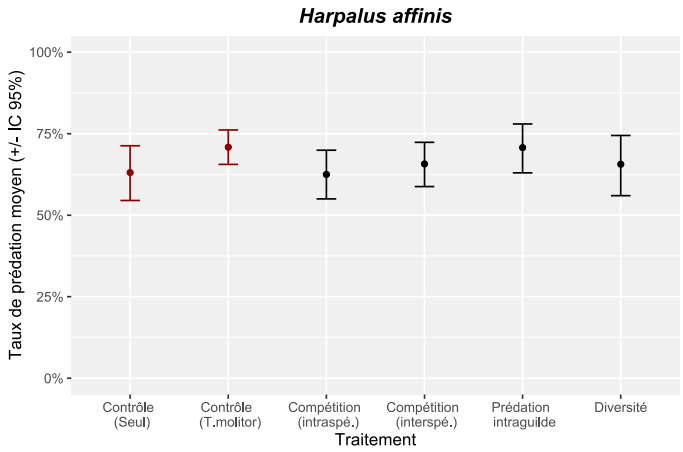


Figure VII.3 : Moyenne (+/- 95% Intervalle de Confiance (IC) bootstrappé) du pourcentage de graines consommées dans chaque traitement pour *H. affinis*. Les deux contrôles sont représentés en rouge.

Table VII.2 : Résultats des modèles linéaires généralisés testant l'effet des traitements, de la taille et du sexe sur les taux de prédation de graines séparément pour chaque espèce focale. Pour chaque variable nous avons indiqué la valeur de la statistique du khi-carré (Chisq), le nombre de degré de liberté (dl) et la p-value.

Modèle	Variables explicatives	Chisq	dl	P value
H. affinis	Traitement	4,703	5	0,453
	Taille	11,814	2	0,003**
	Sexe	0,229	1	0,633
A. similata	Traitement	8,364	5	0,137
	Taille	1,579	2	0,454

	Sexe	4,758	1	0,029*
P. cupreus	Traitement	1,712	5	0,887
	Taille	18,075	2	<0,001***
	Sexe	0,227	1	0,634

Il y a un effet significatif de la taille des individus focaux sur le nombre de graines consommées pour *H. affinis* (GLM, χ^2_1 = 11,814, p = 0,003) et *P. cupreus* (GLM, χ^2_1 = 18,075, p < 0,001). Les « grands » individus consomment plus de graines (**Table VII.3**). Aucun effet de la taille n'est détecté sur les taux de prédation de graines des individus focaux d'*A. similata* (GLM, χ^2_1 = 1,579, p = 0,454).

Le sexe a un effet significatif sur le taux de prédation de graines par *A. similata* (GLM, χ^2_1 = 4,758, p = 0,029). Les individus femelles consomment plus de graines que les mâles (comparaison des EMMS, ratio z = 2,171, p = 0,03). Aucun effet du sexe n'est détecté sur les taux de prédation de graines des individus focaux d' *H. affinis* (GLM, χ^2_1 = 0,229, p = 0,633) et de *P. cupreus* (GLM, χ^2_1 = 0,227, p = 0,634).

Table VII.3 : Analyse de contraste réalisée sur les Estimated Marginal Means (EMMs) entre les différents niveaux de tailles et de sexes pour les taux de prédation de graines de chaque espèce de carabe.

Modèle	Variable	Contraste	estimate	SE	z.ratio	p.value
H. affinis	Taille	Grand - Moyen	0,11	0,05	2,49	0,034
		Grand - Petit	0,20	0,05	3,68	0,001
		Moyen - Petit	0,08	0,04	2,20	0,071
	Sexe	Femelle - Mâle	0,02	0,03	0,481	0,6307
A. similata	Taille	Grand - Moyen	0,02	0,04	0,42	0,909
		Grand - Petit	0,08	0,06	1,23	0,433
		Moyen - Petit	0,06	0,06	1,02	0,565
	Sexe	Femelle - Mâle	0,08	0,04	2,171	0,03
P. cupreus	Taille	Grand - Moyen	0,13	0,04	3,47	0,002
		Grand - Petit	0,31	0,11	2,86	0,012
		Moyen - Petit	0,18	0,11	1,65	0,225
	Sexe	Femelle - Mâle	0,02	0,04	0,477	0,6336

Les photographies nous permettent de voir que les individus focaux se déplacent entre les deux côtés du microcosme (côté sans / avec les individus stimulus) au cours des 24 h de l'expérience de manière équivalente (**Figure Annexe VII. 3** et **Table Annexe VII.2**).

4. Discussion

Les résultats obtenus dans notre étude ne permettent pas de conclure à un effet de la présence d'individus stimulus, qu'il s'agisse de compétiteurs ou de prédateurs, sur la consommation des graines de *T. officinale* par rapport aux contrôles. Les individus focaux se sont bien déplacés entre les différents côtés du microcosme et ont été en contact avec les individus stimulus, ce qui permet d'exclure le fait que les individus focaux n'ont pas détecté la présence des individus stimulus. Charalabidis *et al.* (2017) ont constaté que les individus d'*H. affinis* augmentaient leur consommation de graines dans un contexte de risque de prédation, en présence d'odeurs de *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) mais pas dans un contexte de compétition (intra et interspécifique). Dans notre étude, *P. cupreus* était considéré comme un potentiel prédateur intraguilde en raison de son agressivité (Thiele, 1977) et des évidences de prédation intraguilde notées au champ (Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018). Il se peut que *P. cupreus* représente un risque de prédation moins important que celui exercé par *P. melanarius*, et par

conséquent il n'entraînerait pas de changements de comportement alimentaire chez *H. affinis,* et chez les autres espèces. La taille des trois espèces de carabes testées étant proche, il se peut qu'*A. similata* et *H. affinis* ne perçoivent pas *P. cupreus* comme un prédateur mais plutôt comme un compétiteur (Prasad & Snyder, 2004; Woodward & Hildrew, 2002). Réciproquement, *P. cupreus* pourrait percevoir *A. similata* et *H. affinis* simplement comme des compétiteurs et non pas comme des proies potentielles. Dans l'étude de Charalabidis *et al.* (2017), *P. cupreus* était considéré comme un compétiteur, et non pas comme un potentiel prédateur, et il n'entraînait pas de modifications de comportement alimentaire. Le risque lié à la compétition pourrait ne pas être suffisamment élevé pour modifier le nombre de graines consommées, contrairement à la prédation intraguilde stricte qui pourrait entraîner la mort (Lima & Dill, 1990). En dépit de la présence effective des stimulus, qui induit des réponses comportementales souvent plus marquées (Sánchez-González *et al.*, 2017) que l'utilisation uniquement d'odeurs (Tapia-Lewin & Pardo, 2014), nous n'avons pas détecté les signaux observées dans Charalabidis *et al.* (2017). Charalabidis *et al.* (2017) ont montré un effet du contexte sur le nombre de graines consommées après seulement une heure de test. Or dans notre étude les tests ont duré 24 heures, et les individus focaux ont pu s'habituer à la présence des compétiteurs/prédateurs. L'effet du traitement peut avoir un effet uniquement sur la vitesse de consommation, mais après 24 heures, il se peut que tous les carabes aient atteint leur satiété et que les différences de consommation ne soient plus observables. Ainsi, l'effet des traitements n'est pas observable à 24 heures, mais pourrait être détecté au début de l'expérience.

Les trois espèces-clés de carabes ont eu des niveaux de consommation importants des graines de *T. officinale* (en contrôle (individu focal seul) : *H. affinis* : 25,2 graines/jour ; *A. similata* : 25,6 graines/jour ; *P. cupreus*: 27,6 graines/jour), ce qui représente en moyenne plus de 65% des graines disponibles. Ces niveaux de consommation élevés peuvent être partiellement induits par l'imbibition des graines qui augmente leur détectabilité en favorisant la libération de composés organiques volatils par les graines (Law & Gallagher, 2015). Dans notre étude, le plexiglas placé au-dessus des microcosmes a maintenu des niveaux élevés d'humidité, ce qui a pu ramollir l'enveloppe des graines, facilitant ainsi leur consommation par les carabes (Law & Gallagher, 2015). Cet effet de l'imbibition des graines peut conduire à une augmentation de la prédation des graines dans les champs après la pluie (Cardina et al., 1996; Lundgren et al., 2006). Les taux de consommation élevés et la préférence marquée pour les graines de *T. officinale* (Klimeš & Saska, 2010; Petit *et al.*, 2014) par les trois espèces de carabes testées, peuvent être le signe qu'ils sont très peu sélectifs pour cette graine car elle est peut-être facile et rapide à consommer. Ainsi, quel que soit le contexte ils n'adapteront pas leur sélectivité, et consommeront les graines normalement. En complément, nous avons pu noter que les femelles d'*A. similata* consommaient plus de graines que les mâles, ce qui est probablement lié à l'énergie nécessaire pour la production d'œufs (Lorenz, 2003; Saska, 2008). La consommation de graines est aussi influencée par la taille de l'individu : les grands consomment plus de graines que les petits (Loreau, 1983) probablement car ils ont des besoins physiologiques et énergétiques plus élevés (Speakman, 2005).

5. Annexes

Table Annexe VII.1 : Limite des classes de taille utilisées (petit, moyen et grand) pour décrire la taille des carabes.

	Petit	Moyen	Grand
H. affinis	< 5.44 mm	5.44 mm ≤ – < 6.14 mm	≤ 6. 14mm
A. similata	< 5.45 mm	5.45mm ≤ – < 6.04 mm	≤ 6.04 mm
P. cupreus	< 6.22 mm	6.22 mm ≤ – < 7.36 mm	≤ 7.36 mm

Table Annexe VII.2 : Résultats des modèles linéaires généralisés testant l'effet des traitements, du côté du microcosme et de leur interaction sur le nombre de présences des individus focaux recensées de chaque côté du microcosme à l'aide des photographies. Pour chaque variable nous avons indiqué la valeur du rapport de maximum de vraisemblance de la statistique du khi-carré (likelihood-ratio chi-square – LR Chisq), le nombre de degré de liberté (dl) et la p-value.

Individu focal	Variables	LR Chisq	dl	P value
A. similata	Côté	3,56	1	0,059
	Traitement	1,72	5	0,886
	Côté: Traitement	3,60	5	0,608
H. affinis	Côté	0,71	1	0,399
	Traitement	3,02	5	0,698
	Côté: Traitement	2,21	5	0,819
P. cupreus	Côté	0,94	1	0,332
	Traitement	2,93	5	0,711
	Côté: Traitement	6,94	5	0,226

Figure Annexe VII.1 : Photo d'un individu stimulus avec un cube de plastique collé sur le pronotum pour empêcher son passage à travers la barrière qui sépare les microcosmes. Photographie : C. Galland.

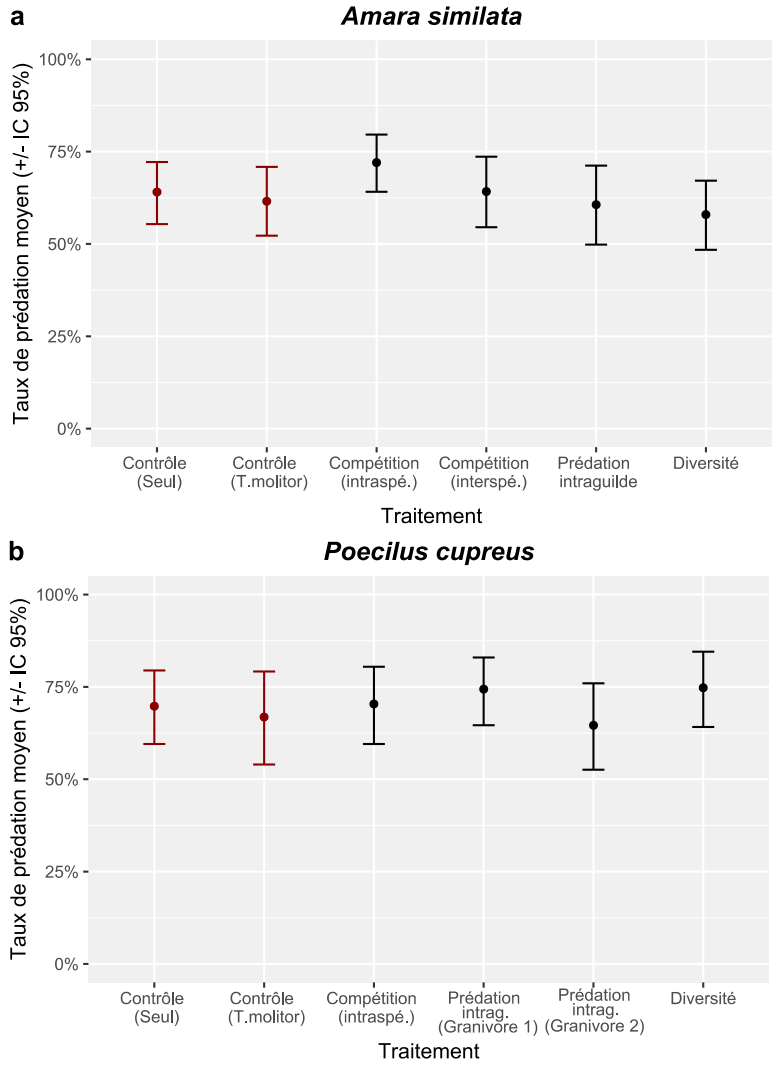


Figure Annexe VII.2 : Moyenne (+/- 95%IC bootstrappé) du pourcentage de graines consommées dans chaque traitement pour **a.** *Amara similata* et **b.** *Poecilus cupreus*. Les deux contrôles sont représentés en rouge.

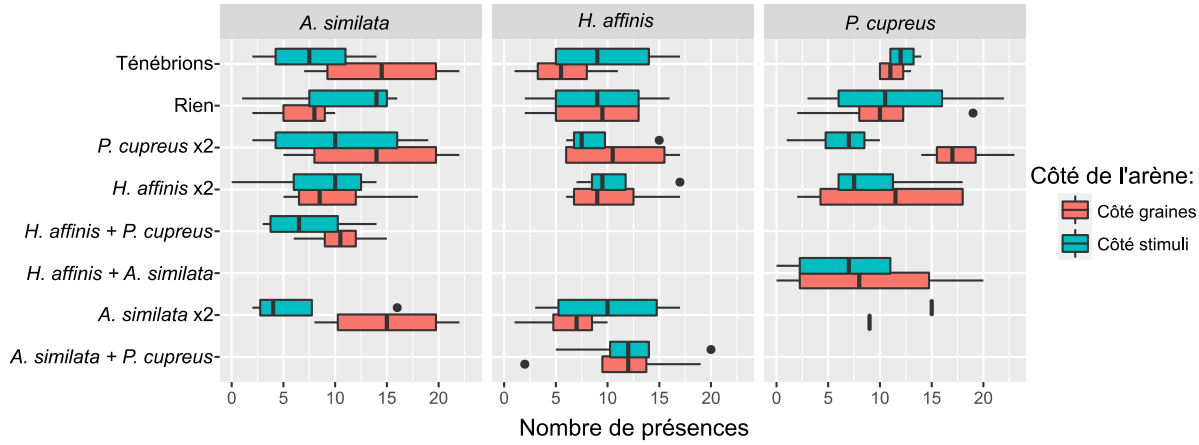


Figure Annexe VII. 3 : Nombre de présences recensées de chaque côté des microcosmes (côté graines / côté stimulus) toutes les heures pendant 24 heures. Les trois espèces d'individus focaux sont distinguées (*A. similata*, *H. affinis* et *P. cupreus*) ainsi que les différents traitements stimulus. Chaque traitement a été répliqué 4 fois pour chaque espèce de carabe.

Chapitre 8

L'émergence d'un effet multi-prédateur entre carabes sur la prédation des graines d'adventices

Photographie 10 : Mosaïque de photos montrant le suivi de la suppression des graines à l'aide des cartes de prédation et l'évolution du couvert végétale dans le dipositif des mésocosmes. Photographie : B. Carbonne.

Résumé du chapitre 8 :

CONTEXTE

La présence simultanée de plusieurs ennemis naturels peut entraîner l'émergence d'effets multi-prédateurs (EMP) sur la prédation des proies. Ce phénomène apparaît lorsque l'efficacité de la prédation des proies est augmentée ou réduite lorsque plusieurs espèces de prédateurs sont ensembles. Les EMP sont souvent engendrés par des interactions, directes ou indirectes, entre ces prédateurs. Les synergies et complémentarités entre les prédateurs peuvent augmenter leur efficacité lorsqu'ils co-occurrent, tandis que les antagonismes, comme les interférences peuvent la diminuer. Dans les **Chapitre 6** et **Chapitre 7**, nous avons vu que la présence et les interactions intra et interspécifiques entre les carabes affectaient assez peu la prédation des graines dans les microcosmes. Cependant, en conditions réelles, les interactions entre les individus peuvent être modifiées par la complexité de l'habitat ou la présence de proies alternatives, et affecter différemment la consommation des graines. Dans un dispositif de taille réduite, comme les microcosmes, certaines interférences peuvent être atténuées, telles que l'évitement des zones déjà visitées par d'autres carabes qui devient techniquement impossible dans un petit espace clos.

HYPOTHESES

L'objectif de ce **Chapitre 8** est de tester la présence d'EMP entre trois espèces-clés de carabes sur la prédation et la régulation de 5 espèces de graines d'adventices. Le test est réalisé dans des mésocosmes, avec des conditions proches de celles aux champs. Nos hypothèses sont que :

- Les trois espèces de carabes exercent des taux de prédation différents sur les 5 graines d'adventices testées en fonction de leur préférence relative et de leur guilde trophique.
- Le traitement multi-prédateur conduit à l'émergence d'EMP pour la prédation des graines, notamment pour les espèces de graines préférées.
- Les traitements multi et mono-prédateurs permettent de réduire les germinations et la banque de graines d'adventices du sol dans les mésocosmes en comparaison avec le contrôle sans carabe.

METHODE

Pour cette étude, nous avons utilisé les trois mêmes espèces que pour les microcosmes du **Chapitre 7** : *Poecilus cupreus, Harpalus affinis* et *Amara similata*. L'étude a été conduite en conditions semi-contrôlées, dans des mésocosmes, avec l'implantation d'un couvert végétal. Les mésocosmes couvrent une surface beaucoup plus importante que les microcosmes et permettent de se rapprocher des conditions réelles des parcelles. Cinq traitements ont été réalisés : trois traitements mono-prédateurs contenant chacun une des trois espèces de carabes, un traitement multi-prédateurs contenant les trois espèces ensembles, et un contrôle sans carabe. Le dispositif est « substitutif », c'est-à-dire que la densité des carabes est constante entre les traitements. Pour chacun des traitements, une pluie de graines composée de 5 adventices (*Viola arvensis, Taraxacum officinale, Cirsium arvense, Capsella bursa-pastoris* et *Senecio vulgaris)* a été réalisée. D'après les tests de cafétéria ces 5 graines d'adventices sont consommées par les trois espèces de carabes avec des préférences différentes. L'expérience a duré 1 mois et demi, de juin à mi-juillet, au cours duquel 5 sessions d'ajouts de carabes et de pluies de graines ont été réalisés. Lors de chacune de ces sessions, la prédation des graines est mesurée à l'aide de cartes de prédation. L'émergence d'EMP est identifiée en comparant les taux de prédation obtenus sur les cartes lors de la session 2 dans le traitement multi-prédateurs, avec la prédation attendue si les prédateurs avaient des effets additifs (calculés sur la base des traitements mono-prédateurs). A la fin de l'expérience, le nombre de germinations d'adventices et la taille de la banque de graines du sol (estimée par germination d'échantillons de sol) ont été mesurés pour comparer les différents traitements en carabe. Finalement, un maximum de carabes a été recapturé à l'aide de 2 pièges à fosse par mésocosme à la fin de l'expérience.

Les taux de prédation relevés sur les cartes de prédation ont diminué au cours des 5 sessions, et nous avons choisi d'utiliser ceux de la session 2 comme références pour les analyses. Les trois espèces de carabes ont des consommations et des préférences différentes pour les 5 espèces d'adventices. Les taux de prédation sont faibles

RESULTATS

dans le traitement mono-prédateur avec *P. cupreus*, et ils ne diffèrent pas du contrôle sauf pour les graines de *T. officinale*. *Amara similata* et *H. affinis* semblent avoir des préférences complémentaires : *H. affinis* consomme beaucoup de graines de *C. arvense* mais peu de *S. vulgaris,* tandis qu'*A. similata* consomme beaucoup de *T. officinale* mais peu de *V. arvensis*. Des EMP sont détectés pour la prédation de *S. vulgaris* et *T. officinale*, et dans les deux cas la prédation observée dans le traitement multi-prédateur est moins importante que celle attendue sur la base des traitements mono-prédateurs, ce qui implique une réduction de l'efficacité des prédateurs dans l'assemblage des trois espèces. Seul le traitement mono-prédateur avec *A. similata* a conduit à une réduction des germinations totales, essentiellement liée à une diminution des germinations de *C. arvense* et *S. vulgaris.* Aucun des traitements mono ou multi-prédateurs n'ont permis de diminuer la taille de la banque de graines en comparaison avec le contrôle sans carabe. Le nombre de carabes recapturés à la fin de l'expérience a été très faible.

DISCUSSION

Nos résultats mettent en avant des différences de préférences pour les espèces de graines par les trois espèces de carabes, qui sont probablement liées d'une part à leur régime trophique et d'une autre part à des contraintes morphologiques. Contrairement aux deux espèces granivores, *P. cupreus* n'a pas assuré des taux de prédation différents du contrôle, probablement car sa consommation de graines est faible et qu'elle peut être affectée par la présence des proies alternatives qui ont pu coloniser les mésocosmes (voir **Chapitre 4**).

Dans notre étude, une réduction des taux de prédation de *S. vulgaris* et *T. officinale* est observée dans le traitement multi-prédateur par rapport à ceux attendus si les prédateurs avaient des effets additifs. La diminution du risque de prédation pour ces graines pourrait s'expliquer par des interactions interspécifiques dans l'assemblage des trois espèces. La présence de compétiteurs et d'un potentiel prédateur comme *P. cupreus* a pu être à l'origine de prédations intraguildes ou de phénomènes d'évitements ou de fuites. Les mésocosmes étant ouverts les carabes ont pu fuir le dispositif en le considérant comme défavorable. Cela pourrait notamment être le cas d'*A. similata,* une espèce macroptère, qui possède des ailes fonctionnelles, et qui pourrait facilement s'enfuir des mésocosmes.

Seul le traitement mono-prédateur avec *A. similata* a conduit à des niveaux de germinations, toutes espèces adventices testées confondues, significativement plus faibles que dans le contrôle. Étonnamment, le traitement mono-prédateur avec *H. affinis* ne conduit pas à une réduction des germinations d'adventices bien que les taux de prédation relevés sur les cartes de prédation sont équivalents voire supérieurs à ceux d'*A. similata*. Les niveaux de prédation de graines exercés par les carabes n'ont pas été suffisants pour observer un effet des traitements des carabes sur la banque de graines. Au vu des taux de prédation décroissants relevés sur les cartes au cours des sessions, les carabes ont probablement exercé une forte pression de prédation en début d'expérience qui s'est réduite au cours du temps ne permettant pas de noter un effet des traitements sur la banque de graines. L'absence d'effet des traitements sur les germinations ou la taille de la banque de graines peut s'expliquer par les faibles taux de germination dans les mésocosmes, notamment pour des graines très consommées comme *V. arvensis* ou *C. arvense*, qui empêchent d'évaluer correctement l'effet des carabes.

LES POINTS MARQUANTS

- Des effets multi-prédateurs (EMP) entraînent une réduction de la consommation de *T. officinale* et *S. vulgaris* dans le traitement multi-prédateur par rapport aux taux de prédation attendus grâce aux traitements mono-prédateurs.
- Ces EMP peuvent provenir d'antagonismes entre les carabes, et notamment de l'évitement et la fuite des carabes dans le traitement multi-prédateur.
- Seul le traitement mono-prédateur avec *A. similata* permet de réduire la germination de certaines espèces d'adventices.
- Aucun effet des traitements en carabe ne permet de réduire la taille de la banque de graine, probablement car les germinations des échantillons de sol ont été trop peu nombreuses.

L'émergence d'un effet multi-prédateur entre carabes sur la prédation de graines d'adventices

Benjamin Carbonne[1], Sandrine Petit[1] & David A. Bohan[1]

[1]Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Université de Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

1. Introduction

Lorsque plusieurs espèces d'ennemis naturels co-occurrent des interactions directes et indirectes peuvent s'exercer entre elles et affecter leur efficacité à consommer des proies, ce qui peut entraîner l'émergence d'effets multi-prédateurs (EMP) (Bruno & Cardinale, 2008; Cardinale *et al*., 2003; Mccoy *et al*., 2012; Symondson *et al*., 2002b). Par exemple, la performance de certaines espèces peut être modifiée par la présence de compétiteurs ou de prédateurs à cause d'antagonismes ou de complémentarités avec ces dernières, ou par des modifications comportementales. En cas d'émergence d'EMP, le nombre de proies consommées par un assemblage de plusieurs espèces de prédateurs est différent de la somme des proies consommées par ces prédateurs pris séparément (Cardinale *et al*., 2003; Ives *et al*., 2005; Mccoy *et al*., 2012; Palacios *et al*., 2018; Sih *et al*., 1998; Straub & Snyder, 2008; Wilby *et al*., 2005). Dans le cadre de la lutte biologique il est pertinent de se demander si des EMP réduisent ou augmentent l'efficacité de certains assemblages d'ennemis naturels, et quelle est la composition d'ennemis naturels la plus efficace. On peut notamment se demander si un assemblage complexe d'espèces de prédateurs et plus efficace qu'une seule espèce-clé (Gotelli *et al*., 2011; Paredes *et al*., 2015).

Les EMP entraînent une augmentation du risque de prédation lorsque la consommation des proies dans un assemblage de prédateurs est supérieure à la somme des effets des prédateurs isolés. Ce cas de figure correspond à une « sur-prédation » (*overyielding*) par rapport à la prédation attendue (Bruno *et al*., 2006; Fridley *et al*., 2001; Loreau, 1998; Rouabah *et al*., 2014). Lorsque l'assemblage de prédateurs conduit à une meilleure performance que le plus performant des prédateurs isolés on parle de « sur-prédation » transgressive, tandis que si l'assemblage des prédateurs est seulement plus performant que la performance moyenne des prédateurs isolés on parle de « sur-prédation » non-transgressive. Cette augmentation de la consommation peut-être induite par de la facilitation (Losey & Denno, 1998) ou bien du partitionnement de ressources entre les prédateurs (Roubinet *et al*., 2015). A l'inverse, on parle de réduction du risque de prédation, lorsque la prédation est plus faible dans l'assemblage de prédateurs que la somme des effets des prédateurs isolés. Cet effet négatif peut être causé par de la prédation intraguilde (Finke & Denno, 2004) ou des interférences entre les prédateurs (Lang, 2003).

Les traits d'histoire de vie des prédateurs et des proies peuvent permettre de prédire la nature des EMP (Nilsson *et al*., 2006). La mobilité des prédateurs permet d'anticiper leur risque de rencontre et d'interférences les uns avec les autres (Palacios *et al*., 2018). Les proies présentant des cycles de vie composés de plusieurs stades, ou occupant des micro-habitats différents, peuvent favoriser le partitionnement de ressources entre les prédateurs (Wilby *et al.*, 2005). En occupant des niches spatiales différentes, les espèces d'ennemis naturels peuvent être complémentaires, en couvrant un espace plus

large et en réduisant ainsi les zones de refuges pour les proies. L'émergence des EMP dépend aussi de l'environnement. Dans les habitats qui présentent une végétation complexe, les différentes espèces de prédateurs peuvent s'éviter et occuper des niches différentes (Janssen *et al*., 2007). Par conséquent, le risque de prédation intraguilde est souvent réduit (Grabowski *et al*., 2008; Griffen & Byers, 2006). Comprendre et prédire les effets multi-prédateurs reste un challenge en écologie, et permettrait une meilleure compréhension des niveaux de prédation observés dans les écosystèmes en fonction de la composition en ennemis naturels (Ives *et al*., 2005; Schmitz, 2007; Sih *et al*., 1998).

Plusieurs études portent à croire que des EMP pourraient émerger au sein des communautés de carabes, et moduler leur consommation de proies (Ball *et al*., 2015; Charalabidis *et al*., 2017; Prasad & Snyder, 2004; Rouabah *et al*., 2014). Le risque de prédation intraguilde peut entraîner des modifications comportementales chez les granivores, et conduire à une consommation plus importante de graines (Charalabidis et al., 2019, 2017). Toutefois, la présence de prédateurs intraguildes chez les carabes (Currie, 1996) peut parfois réduire l'efficacité de la prédation (Prasad & Snyder, 2004). Ball *et al.* (2015) ont précédemment mis en évidence l'émergence d'un effet multi-prédateurs négatif (risk reduction), entre deux carabes carnivores, *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1789) et *Pterostichus madidus* (Fabricius, 1775) pour la prédation de chenilles, dans une étude conduite en mésocosme. Tandis que Rouabah *et al*. (2014) ne trouve pas d'effets multi-prédateurs négatifs dans les assemblages testés, mais montre que les niveaux de prédation semblent dépendre uniquement de la présence d'espèces-clés.

Des stratégies de prédation complémentaires semblent exister au sein des communautés de carabes. Les espèces de carabes consomment des spectres de graines plus ou moins larges et différents qui peuvent être complémentaires (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al*., 2014; Saska *et al*., 2019). Certaines espèces ont aussi des périodes d'activité journalière différentes, ce qui peut favoriser l'émergence de complémentarité (Dajoz, 2002; Thiele, 1977). Charalabidis *et al.* (2019) ont mis en évidence deux stratégies d'approvisionnements complémentaires chez *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) et *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758), en termes de vitesse de consommation et de sélectivité des graines, mais aussi d'adaptation comportementale face à un risque de prédation. Ces stratégies pourraient s'avérer complémentaires et conduire à des niveaux de prédation des graines d'adventices plus importants lorsque les deux espèces co-occurrent.

Dans cette étude, nous avons testé l'émergence d'EMP dans un assemblage de trois espèces-clés de carabes sur la prédation d'un mélange de 5 espèces d'adventices. Ce dispositif nous permet d'évaluer l'effet des espèces prises séparément et ensemble sur la prédation, la germination et la banque de graines du sol. L'expérience est réalisée en conditions « semi-contrôlée » dans des mésocosmes avec un couvert végétal. Nous avons organisé nos hypothèses en trois sous-parties :

(i) Les trois espèces de carabes ont des préférences complémentaires pour les graines qui conduisent à une prédation totale des 5 graines plus importante dans l'assemblage multi-prédateur que dans les traitements mono-prédateurs.

(ii) Le traitement multi-prédateur conduit à l'émergence d'EMP pour la prédation des graines, notamment pour les espèces de graines préférées.

(iii) Les traitements mono et multi-prédateurs permettent de réduire les germinations et la banque de graines d'adventices du sol en comparaison avec le contrôle sans carabe.

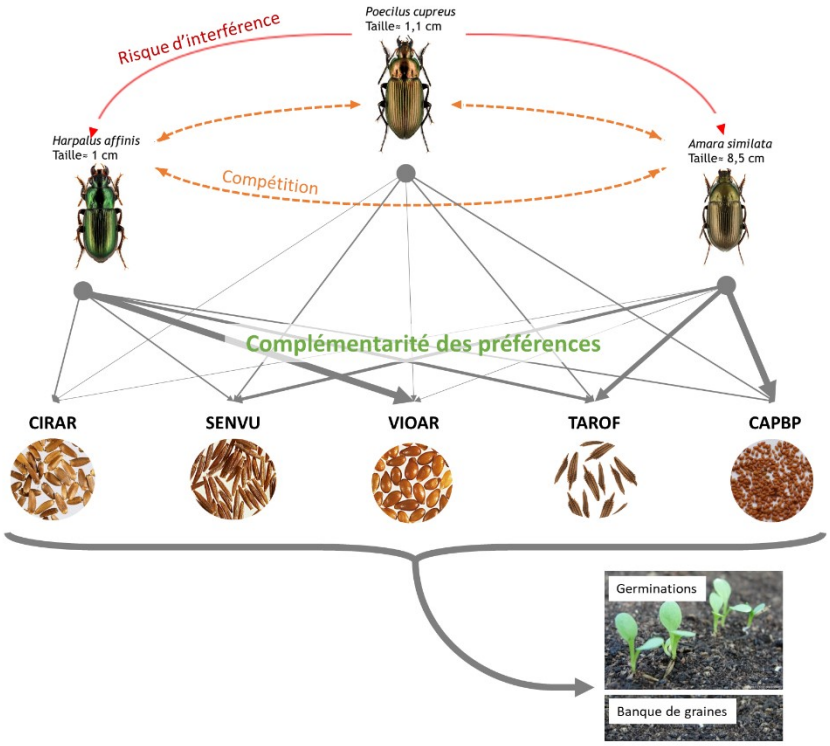


Figure VIII.1 : Schéma conceptuel des interactions attendues entre les carabes et les graines d'adventices.

2. Matériels et méthodes

2.1. Les espèces de carabes et de graines d'adventices utilisées

Trois espèces-clés de carabes ont été sélectionnées : *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758), *Harpalus affinis* (Schrank, 1781) et *Amara similata* (Gyllenhal, 1810). Ces trois espèces sont abondantes et co-occurrentes dans les parcelles cultivées au printemps. *Poecilus cupreus* est une espèce omnivore plutôt diurne de taille moyenne (entre 9 et 13 mm, (Barbaro & van Halder, 2009; Homburg *et al.*, 2014; Tuf *et al.*, 2012)) qui est potentiellement un compétiteur agressif (Bommarco, 1999; Thiele, 1977) et capable de prédation intraguilde (Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018). *Harpalus affinis* et *A. similata* sont deux espèces granivores, respectivement nocturne et diurne (Barbaro & van Halder, 2009; Tuf *et al.*, 2012), avec une taille légèrement plus réduite (respectivement 8 - 12 mm, et 7 – 10 mm (Homburg *et al.*, 2014) que celle de *P. cupreus*. Les carabes sont collectés sur la ferme expérimentale de l'INRAE de Dijon (47°14'11.4"N 05°05'53.4"E°) durant le printemps 2018 à l'aide de pièges à fosse (*pitfall trap*) (10 cm en hauteur, 8 cm de diamètre). Les carabes sont conservés au laboratoire dans des boîtes en plastique séparées pour chaque espèce (34 x 19 x 11 cm, longueur x largeur x hauteur) avec du sol, du papier humidifié et des tubes Eppendorfs contenant du coton imbibé d'eau. *Poecilus cupreus* est maintenu dans une chambre climatique séparée, afin de prévenir tout potentiel stress des espèces granivores lié à son odeur. Les chambres climatiques sont fixées à 19±1°C, 60% d'humidité relative et ont une photopériode de 14 h de jour et 10 h de nuit. Les carabes sont nourris *ad libitum* avec un mélange de graines d'adventices (*Viola arvensis* Murray, *Taraxacum officinale* Weber, *Capsella bursa-pastoris* L. Medicus, *Senecio vulgaris* L. et *Cirsium arvense* L.) et des vers de farine, *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758.

Trois graines d'Astéracées (*Taraxacum officinale* Weber, *Senecio vulgaris* L. et *Cirsium arvense* L.), une Violacée (*Viola arvensis* Murray) et une Brassicacée (*Capsella bursa-pastoris* L. Medicus) sont utilisées dans l'expérimentation. Ces adventices sont communément trouvées dans les parcelles cultivées et leurs graines sont consommées dans des proportions différentes par les carabes sélectionnés (Honěk *et al.*, 2007, 2005, 2003; Klimeš & Saska, 2010; Petit *et al.*, 2014). Ces cinq adventices ont été sélectionnées car leurs graines se caractérisent par des tailles, formes, poids et teneurs en lipides différentes (Bretagnolle *et al.*, 2016). Les graines utilisées ont été fournies par Arbiotech (Saint-Gilles, France, http://www.arbiotech.com/index.html) et possèdent un poids de mille grains de 1.3 g (*C. arvense*), 0.60 g (*V. arvensis* et *T. officinale*), 0.22 g (*S. vulgaris*), et 0.14 g (*C. bursa-pastoris*).

2.2. Le design expérimental

L'effet de cinq traitements de carabes est testé sur la prédation des graines (**Figure VIII.2**) : trois traitements mono-prédateurs contenant chacun une espèce de carabe (*A. similata*, *H. affinis* ou *P. cupreus*), un traitement multi-prédateur, avec l'association des trois espèces de carabe, et un contrôle sans carabe. Tous les traitements sont répliqués 7 fois, ce qui représente un total de 35 mésocosmes. Un design expérimental de type « substitutif », dans lequel la densité des prédateurs est constante dans tous les traitements (**Figure VIII.2**), a été choisi. Ce dernier permet de ne pas confondre les effets de la diversité et de la densité en carabes (Griffen, 2006), contrairement à un design de type « additif », dans lequel la densité en carabes varie entre les traitements mono et multi-prédateurs. Toutefois, dans le dispositif « substitutif » les densités de chaque espèce diminuent entre les traitements mono et multi-prédateurs, ce qui implique une réduction des interactions intraspécifiques. Cependant, nous considérons que l'effet des interactions intraspécifiques sur la prédation des graines est négligeable chez *H. affinis* et *P. cupreus* (Carbonne *et al*. 2019).

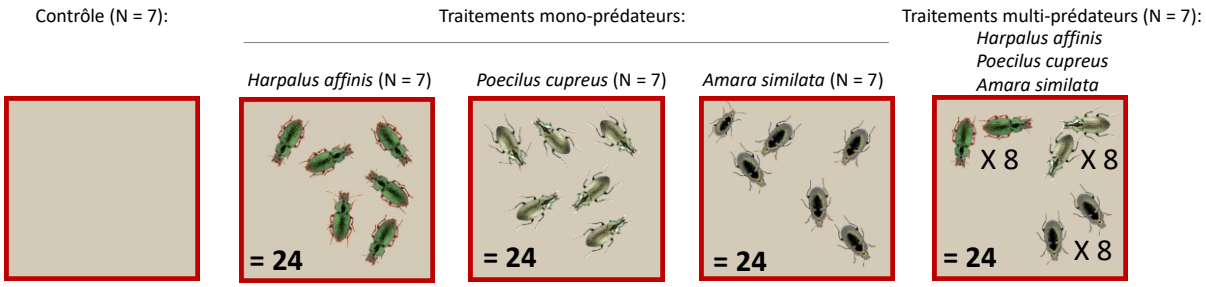


Figure VIII.2 : Représentation schématique des cinq traitements de prédateurs testés avec un design expérimental substitutif dans lequel la densité des carabes est identique entre les traitements multi et mono-prédateurs. En début d'expérience, un lâcher de 24 carabes est réalisé dans chaque mésocosme hormis dans les traitements « contrôles ».

L'expérimentation est conduite en conditions semi-contrôlées dans des mésocosmes (caisson de 72 cm de haut, 120 cm de long et 100 cm de largeur ; soit une surface de 1,2 m²) remplis de 465 l de terre. Un couvert végétal composé d'orge de printemps (5 rangs de 5 plantes, soit 25 pieds par mésocosme) et de trois plantes de couvert : *Medicago lupulina*, *Fagopyrum esculentum* et *Linum usitatissimum* (12 plantes par espèce et par mésocosme), est implanté dans chaque mésocosme. Les plantes ont été semées au début du mois d'avril 2018 pour assurer un développement suffisant pour le début de l'expérimentation à la fin du mois de mai 2018 (**Figure VIII.3**).

L'expérience s'est déroulée de la fin du mois de mai jusqu'à la fin du mois de juillet 2018 (**Figure VIII.4**). Au cours de l'expérience, 5 sessions ont été réalisées, chacune comprenant une pluie de graines, un lâcher de carabes et l'exposition de cartes de prédation pour estimer les niveaux de consommation des graines d'adventices par les carabes (Westerman *et al*., 2003a). Chaque pluie de graines consiste à disperser un total de 1000 graines d'adventices (200 graines par espèce) sur la surface de chaque mésocosme. Après chaque pluie de graines, un lâcher de carabes est effectué. Les carabes sont privés de nourriture pendant 24 h avant leur introduction dans les mésocosmes afin de standardiser leur niveau de faim. La densité du premier lâcher de carabes a été fixée à 24 individus par mésocosme avec un ratio des sexes équilibrés. Pour les 4 lâchers suivants, la densité a été fixée à 6 individus par mésocosme, l'objectif étant de compenser les potentielles évasions ou morts des individus du premier lâcher. Trois jours après la pluie de graines et le lâcher des carabes, 10 cartes de prédation ont été installées dans chaque mésocosme (2 cartes par espèces adventices et par mésocosme contenant chacune 10 graines). Lors de la première session, les cartes de prédation ont été exposées dans les mésocosmes pendant 96 h avant le comptage des graines et les suivantes pendant 48 h pour éviter une saturation de la prédation à 100%. A la fin de l'expérimentation, nous avons utilisé deux pièges *pitfall* par mésocosme pour re capturer un maximum de carabes. Le couvert végétal a été coupé et pesé par espèce de plante, afin de vérifier que les couverts végétaux étaient bien homogènes entre les mésocosmes.

Figure VIII.3 : Evolution du couvert végétal à différentes dates de l'expérimentation. A: 23/04/18; B: 08/05/18; C: 05/06/18 et D: 11/07/18.

Toutes les germinations d'adventices ont été comptées et pesées sur la moitié de la surface de chaque mésocosme. La taille de la banque de graines a été estimée en prélevant 1 cm de sol sur toute la surface de chaque mésocosme. Chaque échantillon de sol est passé à travers un tamis de 10 mm de maille pour casser les blocs de terre et pour retirer les pierres, avant d'être placé dans des barquettes plastiques (5.4 cm de hauteur, 18.9 cm de long et 14.4 cm de largeur, soit environ 1.2 l de sol). Les barquettes sont ensuite entreposées en serre (intensité lumineuse de 300 $\mu mol.m^{-2}.sec^{-1}$ pendant 12 heures. $jour^{-1}$, et une température minimale de 18°C le jour et 15°C la nuit) pour laisser s'exprimer les semences présentes dans la banque de graines. Toutes les germinations sont comptées et identifiées à l'espèce dans chaque échantillon durant 18 semaines afin d'estimer la taille de la banque de graines du sol. La chronologie des différentes étapes de l'expérimentation est présentée dans la **Figure VIII.4**.

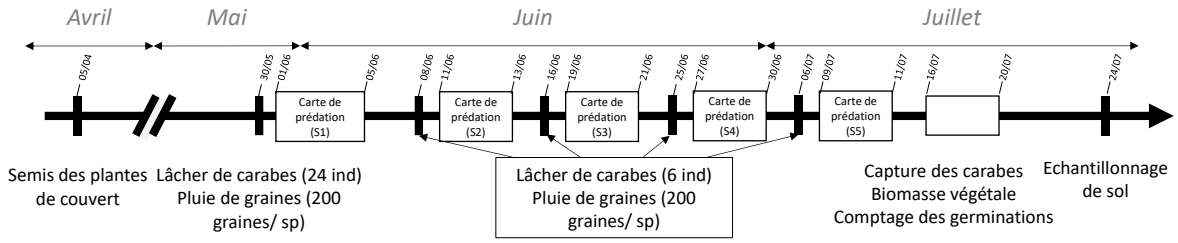


Figure VIII.4 : Représentation schématique du déroulement chronologique de l'expérience en mésocosme.

2.3. Analyses statistiques

Les analyses statistiques sont organisées suivant les trois hypothèses présentées lors de l'introduction :

(i) Les trois espèces de carabes exercent des taux de prédation différents sur les 5 graines d'adventices testées en fonction de leur préférence relative et de leur guilde trophique. L'effet des traitements, de l'espèce des graines d'adventice et de leur interaction sur les taux de prédation de graines (cartes de prédation) est évalué à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM). Les 5 sessions de cartes de prédation ont été analysées avec des modèles séparés, plutôt que d'inclure un facteur « session » dans un modèle global à cause des problèmes de convergence que cela a entraînés. Les taux de prédation sont traités comme des proportions logit, avec une distribution binomiale des erreurs. Afin de régler les cas de sur dispersion des modèles, un effet observation (*observation random level* effect) a été ajouté en effet aléatoire (Harrison, 2015). Seule la session 5 a été modélisée à l'aide d'un modèle linéaire mixte (LMM) avec une transformation asin(sqrt()) à cause d'un problème de convergence du GLMM.

(ii) Le traitement multi-prédateur conduit à l'émergence d'EMP pour la prédation des graines, notamment pour les espèces de graines préférées. Dans un premier temps, les modèles réalisés en (i) ont été utilisés pour tester la présence de sur-prédation transgressive et non-transgressive. Les taux de prédation observés dans le traitement multi-prédateur sont comparés aux meilleurs (sur-prédation transgressive) et aux moyennes (sur-prédation non-transgressive) des taux de prédation observés dans les traitements mono-prédateurs. Pour détecter l'émergence d'EMP sur la consommation de graines, nous avons utilisé les cartes de prédation de la session 2 uniquement, car les taux de prédation issus de la première session ont saturé à 100% et ceux des sessions suivantes ont été très bas. Le taux de prédation des graines observé pour le traitement multi-prédateur est comparé à celui attendu si les prédateurs avaient des effets additifs indépendants. Le taux de prédation attendu dans l'assemblage des trois espèces ($P_{AMA,HAR,POE}$) est calculé sur la base du « Multiplicative Risk Model » (Griffen, 2006; Maselou *et al.*, 2015; Mccoy *et al.*, 2012; Palacios *et al.*, 2018; Vance-Chalcraft & Soluk, 2005). Nous avons utilisé la formule étendue à trois espèces de prédateur (Griffiths *et al.*, 2008) et corrigée par la perte des graines observée dans le contrôle (Mccoy *et al.*, 2012).

$$P_{attendue-AMA,HAR,POE} = 1 - \frac{\left((1-P_{AMA})^{\frac{1}{3}} \times (1-P_{HAR})^{\frac{1}{3}} \times (1-P_{POE})^{\frac{1}{3}}\right)}{1-P_{clt}}$$

Avec P_{AMA}, P_{HAR} et P_{POE}, les taux de prédation des graines d'adventices observés dans les trois traitements mono-prédateurs, et P_{clt}, le taux de perte des graines dans le contrôle (sans carabe). Les valeurs de P_{AMA}, P_{HAR}, P_{POE} et P_{clt} utilisées sont les moyennes marginales estimées (EMMs) pour

chaque traitement mono-prédateur et pour le contrôle à partir du GLMM (session 2) grâce au package *emmeans*. Pour réaliser la comparaison entre les taux de prédation observés et attendus pour le traitement multi-prédateur nous avons réalisé un contraste comparant la valeur calculée à l'aide de la formule précédente aux EMMs observées pour le traitement multi-prédateur. La comparaison est réalisée pour la prédation de chacune des 5 espèces adventices ainsi que pour la prédation totale, toutes espèces confondues.

(iii) Les traitements mono et multi-prédateurs permettent de réduire les germinations et la banque de graines d'adventices du sol en comparaison avec le contrôle sans carabe. Pour examiner l'effet des traitements de carabe, des espèces d'adventices et de leur interaction sur le comptage des germinations en fin d'expérience, nous avons réalisé des GLMM. Nous avons aussi inclus en co-variable dans le modèle le nombre de carabes capturés à la fin de l'expérience comme estimation du nombre de carabes restants dans les mésocosmes en fin d'expérience. Comme la variable mesurée est un comptage, nous avons utilisé une famille poisson pour la distribution des résidus. Un LMM a été réalisé pour évaluer l'effet des traitements, des espèces adventices et de leur interaction sur la taille de la banque de graines. Nous avons aussi inclus dans le modèle le nombre de carabes capturés ainsi que le comptage des germinations à la fin de l'expérience. Nous avons log-transformé les valeurs de la banque de graines pour obtenir une distribution normale des résidus. Les données de 2 mésocosmes « contrôles » ont été retirées de l'analyse car ils avaient été envahis par un couvert très dense d'*Echinochloa crus-gallis* (L.) qui a empêché la pousse des autres plantes (**Figure Annexe VIII. 2**).

Dans chacun des modèles réalisés, l'identifiant des mésocosmes est utilisé en facteur aléatoire pour prendre en compte que plusieurs cartes proviennent d'un même mésocosme (pseudo-réplication). La significativité des effets fixes est évaluée par comparaison de modèles nichés avec des tests du Chi-Deux à l'aide de la fonction *Anova* du package *car*, avec une somme des carrés des erreurs de type III lorsque les interactions sont significatives, sinon de type II. Lorsqu'un effet fixe est significatif, des comparaisons par paires sont effectuées pour identifier les différences entre les modalités. Les comparaisons par paires sont réalisés avec un ajustement de Tukey sur les moyennes marginales estimées (EMMs) à partir des modèles en utilisant les fonction *emmeans* et *pairs* du package *emmeans* (Lenth, 2020) pour obtenir les valeurs t de Student et des z-ratio pour chaque comparaison, respectivement pour les LMM et GLMM. Les moyennes marginales estimées sont les moyennes des réponses prédites à partir des modèles. Les données ont été analysées avec la version 3.5.1 du logiciel R (R Core Team, 2017), en mobilisant les packages *lm4, emmeans* et *car*.

3. Résultats

A la fin de l'expérimentation, les recaptures des carabes ont été relativement faibles (**Figure Annexe VIII.1**). En moyenne, 15.7 (soit 32.7%) *H. affinis* ont été capturés dans chaque mésocosme avec le traitement mono-prédateur associé à cette espèce, et seulement 5.7 (soit 11.8%) pour *P. cupreus* et 2.6 (5.41%) pour *A. similata*. Dans les traitements multi-prédateurs les recaptures sont en moyenne de 9.2 carabes par mésocosme (soit 19.16%), composé de 5.1 *H. affinis* (soit 31.8% des *H. affinis),* 2.6 *P. cupreus* (soit 16.25 % des *P. cupreus*) et 1.5 *A. similata* (soit 9.37 % des *A. similata*). Des larves de carabes ont aussi été capturées avec en moyenne 4.4 larves par mésocosme dans le traitement mono-prédateur de *H. affinis*, et 2.2 dans le traitement multi-prédateur. Certaines espèces, non présentes dans

nos traitements, ont été retrouvées dans les captures, avec en moyenne 2 individus par mésocosme. Il s'agit essentiellement de très petites espèces du genre *Bembidion* ou *Philochthus* qui ne sont pas considérées comme étant des consommateurs de graines (**Table Annexe VIII.1**).

Les taux de prédation estimés à l'aide des cartes de prédation, tous traitements de carabes et toutes espèces adventices confondues, ont diminué au cours des sessions, avec en moyenne 70.9%, 41%, 20%, 18% et 7.5% de graines consommées respectivement pour les sessions 1 à 5. La session 2 des cartes de prédation est utilisée comme référence pour évaluer les préférences, la présence de sur-prédation transgressive et non transgressive et l'émergence d'EMP car les niveaux de prédation mesurés lors de la session 1 saturent à 100% pour certains traitements, et les sessions 3 à 5 présentent des niveaux de prédation très bas.

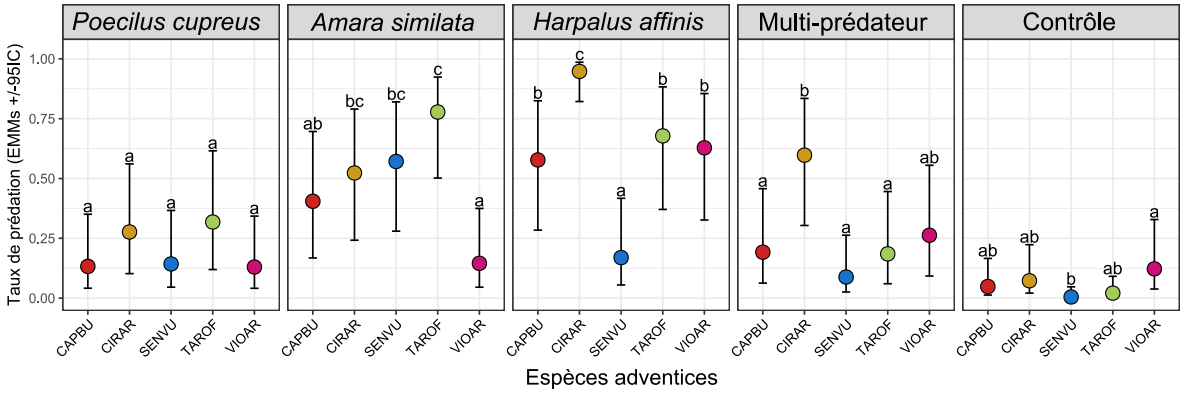


Figure VIII.5 : Comparaison des préférences relatives pour chaque graine d'adventice (CAPBP = *Capsella bursa-pastoris*, CIRAR = *Cirsium arvense*, SENVU = *Senecio vulgaris*, TAROF = *Taraxacum officinale* et VIOAR = *Viola arvensis*) pour les trois traitements mono-prédateurs (*Poecilus cupreus, Harpalus affinis, Amara similata*), le traitement multi-prédateur et le contrôle. Les valeurs sont les moyennes marginales estimées ± IC95%, et les différentes lettres indiquent les différences significatives (p-value < 0.05) au sein de chaque traitement.

(i) Les trois espèces de carabes exercent des taux de prédation différents sur les 5 graines d'adventices testées en fonction de leur préférence relative et de leur guilde trophique. Un effet significatif d'interaction entre les traitements de carabes et les espèces adventices a été détecté sur les taux de prédation relevés lors de la session 2 (**Table VIII.1** et **Figure VIII.5**). Pour *P. cupreus,* il n'y a pas de différence significative de consommation entre les 5 espèces de graines. Toutefois les graines de *C. arvense* et *T. officinale* ont tendance à être légèrement plus consommées (**Figure VIII.2** et **Table Annexe VIII.3**). *Amara similata* consomme de manière équivalente l'ensemble des graines, excepté *V. arvensis* qui est moins consommée que les autres espèces, hormis *C. bursa-pastoris* (**Table Annexe VIII.3**). Pour *H. affinis*, les graines de *C. arvense* sont significativement plus consommées que les autres espèces, tandis que les graines de *C. bursa-pastoris*, *T. officinale* et *V. arvensis* sont consommées avec des niveaux intermédiaires et *S. vulgaris* est la moins consommée (**Table Annexe VIII.3**). Dans le traitement multi-prédateur, ce sont les graines de *C. arvense* qui sont les plus consommées, mais sans différence significative avec celles de *V. arvensis* (**Table Annexe VIII.3**). Nous observons des taux de suppression des graines non nuls sur les cartes présentes dans les contrôles.

Les consommations des trois traitements mono-prédateurs ne sont pas significativement différentes au cours de la deuxième session, sauf pour *C. arvense* où on peut noter que *H. affinis* a une consommation plus forte que les deux autres espèces de carabe (**Table Annexe VIII.4** et **Figure VIII.6**).

Les taux de prédation des graines dans le contrôle sont toujours moins importants que ceux observés dans les traitements avec *H. affinis* et *A. similata*. Pour le traitement mono-prédateur avec *P. cupreus,* il n'y a pas de différence significative de consommation avec le contrôle, sauf pour les graines de *T. officinale* (**Table Annexe VIII.4** et **Figure VIII.6**).

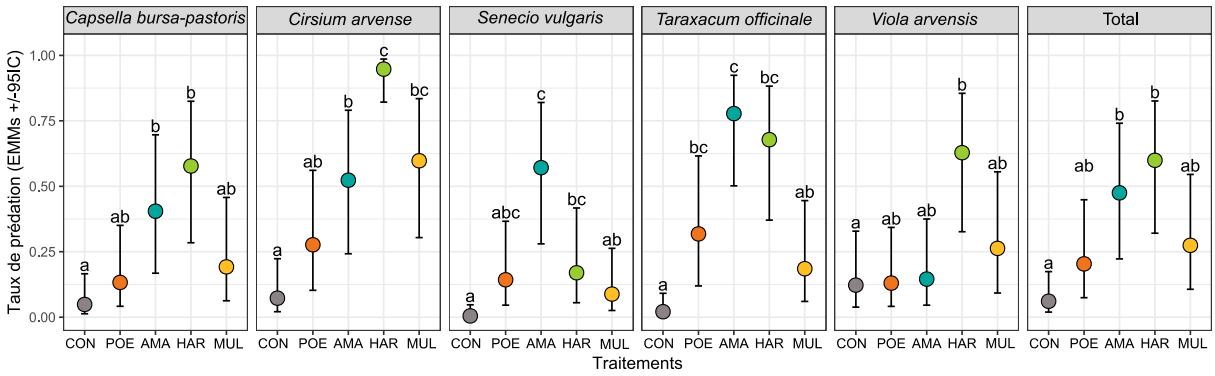


Figure VIII.6 : Comparaison des taux de prédation de chaque traitement (CON = contrôle, POE = *Poecilus cupreus*, AMA = *Amara similata*, HAR = *Harpalus affinis* et MUL = multi-prédateur). Les comparaisons sont réalisées sur les 5 espèces adventices séparément (*Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium arvense*, *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Viola arvensis*, Total = somme des 5 espèces adventices). Les valeurs représentées sont les moyennes marginales estimées (EMMs) ± IC95%. Les différentes lettres indiquent les différences significatives entre traitements (p-value < 0.05) pour chaque espèce adventice séparément.

(ii) Le traitement multi-prédateurs conduit à l'émergence d'EMP pour la prédation des graines, notamment pour les espèces de graines préférées. Les taux de prédation dans les traitements mono et multi-prédateurs ne sont pas significativement différents quelle que soit l'espèce adventice, excepté *S. vulgaris* et *T. officinale* pour lesquelles les taux de prédation sont supérieurs dans le traitement mono-prédateur d'*A. similata* que dans le traitement multi-prédateur. Aucune sur-prédation (*overyielding*) transgressive n'est observée. En effet, les taux de prédation dans le traitement multi-prédateur ne sont jamais significativement supérieurs au meilleur des traitements mono-prédateurs, quelles que soient les graines (**Figure VIII.6** et **Table Annexe VIII.2**). La moyenne des taux de prédation de *T. officinale* des trois traitements mono-prédateurs est significativement supérieure à ceux du traitement multi-prédateur (z.ratio = -2.551, p-value = 0.034).

La valeur attendue pour le traitement multi-prédateur, si les prédateurs ont des effets additifs, est supérieure aux taux de prédation observés pour *T. officinale* et *S. vulagris* (**Table Annexe VIII.2**). Nos résultats indiquent donc l'émergence d'un EMP de type « *risk reduction* » pour ces deux graines, mais pas de différence significative pour les autres espèces adventices.

(iii) Les traitements mono et multi-prédateurs permettent de réduire les germinations et la banque de graines d'adventices du sol en comparaison avec le contrôle sans carabe. Le nombre de germinations observées pour chaque espèce d'adventice dans les mésocosmes est affecté par un effet d'interaction entre le traitement en carabes et l'espèce de graines d'adventices (χ^2= 218.636, df = 20, p-value <0.001) (**Table Annexe VIII.5** et **Figure VIII.7**). Les graines de *C. bursa-pastoris*, *C. arvense* et *V. arvensis* ont globalement peu germées, avec respectivement 3.6, 5.8 et 4.4 germinations en moyenne sur chaque moitié de mésocosme, contre 14.8 et 41.3 germinations de *T. officinale* et *S. vulagris* respectivement.

Seul le traitement mono-prédateur avec *A. similata* a permis une réduction des germinations (somme des 5 espèces adventices testées) en comparaison avec le contrôle sans carabe. Plus spécifiquement, le traitement mono-prédateur avec *A. similata* a permis une diminution des germinations de *C. bursa-pastoris*, *C. arvense* et *V. arvensis* par rapport au contrôle (**Table Annexe VIII.5**). Le traitement multi-prédateur (z.ratio = 3.45, p-value = 0.005) n'a permis de réduire les germinations que de *C. arvense* par rapport au contrôle, tandis que les germinations du traitement mono-prédateur avec *H. affinis* ou *P. cupreus* ne sont jamais différentes de celles du contrôle. On observe une tendance non significative de réduction des germinations de *C. arvense* par le traitement mono-prédateur avec *H affinis* par rapport au contrôle (z.ratio = 2.66, p-value = 0.061).

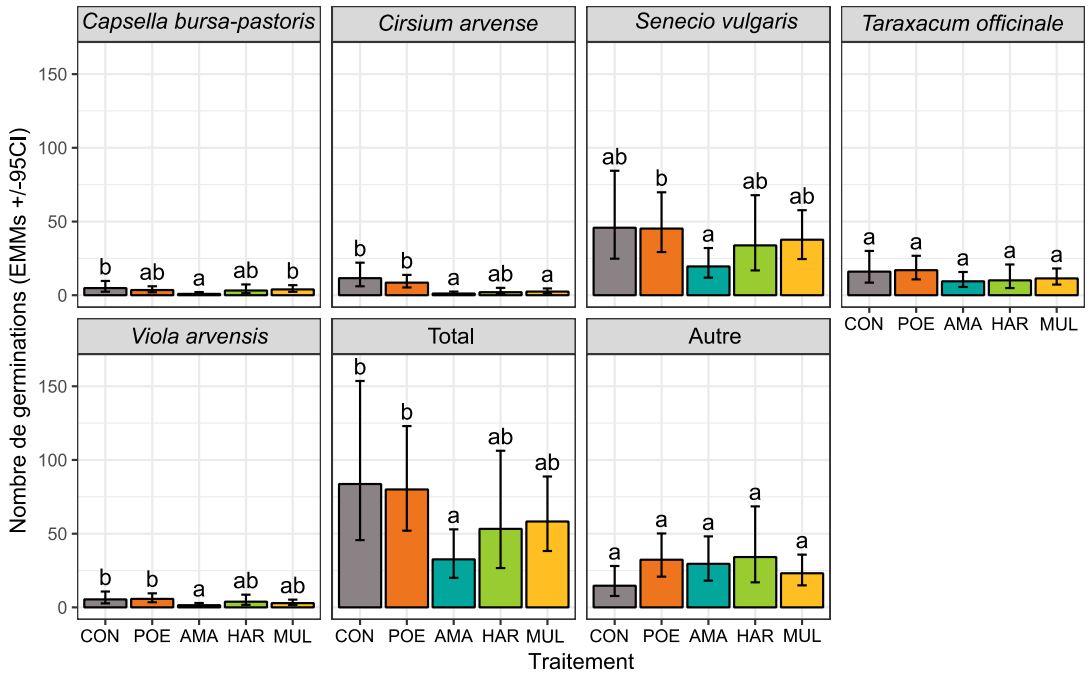


Figure VIII.7 : Comparaison du nombre de germinations des plantes d'adventices entre les cinq traitements de carabes (CON = contrôle, POE = *Poecilus cupreus*, HAR = *Harpalus affinis*, AMA = *Amara similata* et MUL = multi-prédateur). Les comparaisons sont faites séparément sur les 5 espèces d'adventices sélectionnées et les autres plantes adventices (*Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium arvense*, *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Viola arvensis*, Total = somme des 5 adventices, Autre = Autres espèces adventices). Les valeurs données sont les moyennes estimées marginales (Estimated Marginal Means = EMMs) ± IC95%, avec les différentes lettres indiquant les différences significatives entre les traitements (p-value < 0.05).

Aucun effet significatif des traitements n'a été détecté sur la banque de graines du sol, contrairement à un effet de l'espèce adventice (χ^2 = 320.49, p-value < 0.001), voir **Table Annexe VIII.6**. Tous traitements confondus, les graines de *C. arvense, S. vulgaris* et *T. officinale* ont moins germé ou sont moins présentes dans la banque de graines que celles de *C. bursa-pastoris* et *V. arvensis*. Il est aussi à noter la présence d'autres espèces végétales dans la banque de graines, dont des adventices comme *Echinochloa crus-galli* (L.) P.Beauv, *Cerastium sp, Sonchus oleraceus* (L.) et *Stellaria media* (L.) Villars, et des repousses du couvert végétal, comme *Fagopyrum esculentum* (Mönch).

Table VIII.1 : Table ANOVA des modèles généralisés mixtes permettant d'évaluer les effets des traitements carabes, des espèces adventices et leur interaction, sur les taux de prédation de graines (session 2), le nombre de germinations adventices et le nombre de graines germées dans la banque de graines du sol. Pour chaque variable explicative les degrés de liberté (ddl), la valeur de la statistique du test de χ^2 et la p-value sont indiquées.

Variable réponse Variable explicative	ddl	χ^2	P value
Taux de prédation (session 2)			
Traitement	4	15,235	0,004
Espèce adventice	5	8,855	0,114
Traitement : Espèce adventice	20	84,703	<,0001
Germinations			
Traitement	4	2,644	0,619
Espèce adventice	5	175,3	<,0001
Nb carabes capturés	1	0,978	0,323
Traitement : Espèce adventice	19	124,8	<,0001
Banque de graines			
Traitement	4	6,82	0,145
Espèce adventice	6	320,49	<,0001
Nb germination	1	0,47	0,489
Nb carabes capturés	1	4,05	0,044
Traitement : Espèce adventice	16	18,29	0,788

4. Discussion

Au cours de cette étude, nous avons examiné l'effet séparé et en association de deux prédateurs granivores (*H. affinis* et *A. similata*) et d'un omnivore (*P. cupreus*) sur la prédation de 5 espèces de graines d'adventices. Comme prévu, les traitements avec au moins une des deux espèces granivores a permis d'assurer des taux de prédation supérieurs à ceux du contrôle lors de la session 2. En revanche, l'association des trois espèces n'a pas conduit à une sur-prédation (*overyielding*) transgressive ou non-transgressive. Nous avons pu mettre en évidence l'émergence d'un effet multi-prédateur de type « *risk reduction* » pour deux espèces adventices : *S. vulgaris* et *T. officinale*. Finalement, seul le traitement avec l'espèce granivore *A. similata* semble affecter les germinations des adventices avec plus ou moins d'intensité suivant l'espèce adventice considérée. Cependant, aucun des traitements de carabes testés n'a eu un effet significatif sur la banque de graines.

4.1. Les préférences alimentaires et la performance des trois espèces de carabes

Les cartes de prédation installées lors de la session 2 nous ont permis d'évaluer les préférences et l'efficacité des trois espèces de carabes testées. L'espèce omnivore testée, *P. cupreus*, n'a pas assuré des taux de prédation significativement supérieurs au contrôle, excepté pour une espèce adventice, *T. officinale*. La plus forte consommation des graines de *T. officinale* par *P. cupreus* peut-être liée à une plus grande facilité de consommation par rapport aux autres graines. Par exemple, Charalabidis *et al.* (2019) ont observé que *P. cupreus* avait des difficultés à manipuler et à consommer les graines de *V. arvensis* et *C. bursa-pastoris*, probablement à cause d'une incompatibilité entre la taille des graines et celle des mandibules (Honěk *et al*., 2007), ou bien de la digestibilité de ces graines (Hengeveld, 1980b; Lundgren & Lehman, 2010; Schmid *et al*., 2014). De plus, *P. cupreus* étant une espèce omnivore, la présence de proies animales alternatives dans les mésocosmes a pu réduire sa consommation de graines *via* un changement de proies, une satiété atteinte plus rapidement (Abrams & Matsuda, 1996) ou un taux de rencontre avec les graines moins important (Frank *et al*., 2011). *Harpalus affinis* et *A. similata* ont des taux de prédation importants sur les 5 espèces d'adventices testées avec des préférences légèrement différentes. Cette différenciation de l'utilisation des ressources pourrait conduire à une complémentarité

fonctionnelle entre les deux espèces (Wilby *et al*., 2005) et permettre d'exercer une pression de prédation sur un panel plus large d'adventices lorsque les deux espèces sont présentes.

La chute des taux de prédation relevé au cours des sessions, ainsi que le faible nombre de carabes capturés à la fin de l'expérience (**Figure Annexe VIII.1**), suggère une fuite progressive des carabes au cours du temps. Les mésocosmes étant ouverts (absence de filet) les carabes ont pu fuir le système en le considérant comme défavorable. Nous avons la certitude que nos traitements étaient fixes en début d'expérience, mais il est possible qu'au cours du temps, certaines espèces aient quitté les mésocosmes plus rapidement que d'autres. Parmi les espèces testées, *H. affinis* est l'espèce qui s'est maintenue le plus longtemps dans les mésocosmes, tandis que le niveau de recapture des *A. similata* a été très faible. *Amara similata* est une espèce macroptère, qui possède des ailes fonctionnelles, et qui a pu facilement s'enfuir des mésocosmes. Le faible nombre de carabes capturés en fin d'expérience pourrait être lié à la fuite des carabes au cours du temps, du fait d'un contexte de prédation et/ou de compétition inter et intraspécifique défavorable. De plus, le régime alimentaire de certains carabes peut avoir varié au cours du temps (Honěk *et al*., 2006), et les individus ont pu délaisser les graines pour s'orienter vers d'autres proies alternatives, ce qui pourrait expliquer les chutes des taux de prédation relevés sur les cartes. Finalement, les faibles recaptures de carabes et la diminution des taux de prédation peuvent s'expliquer par l'entrée en diapause estivale de certaines espèces de carabe qui réduisent leur activité et leur consommation durant l'été (Thiele, 1977). Comme l'expérimentation des mésocosmes a duré jusqu'au mois de juillet, une partie des individus a pu entrer en diapause et s'enterrer dans le sol.

4.2. Le traitement multi-prédateur moins performant que les meilleurs traitements mono-prédateurs

L'association de plusieurs espèces de prédateurs peut affecter les niveaux de consommation à travers l'émergence d'effets multi-prédateurs (réduction ou augmentation du risque de prédation), mais aussi le spectre des graines consommées ou encore la stabilité de la prédation. Dans notre étude, le traitement multi-prédateur n'entraîne pas une sur-prédation transgressive ou non-transgressive. Au contraire, pour certaines espèces d'adventices comme *S. vulgaris,* le meilleur des traitements mono-prédateurs surpasse le traitement multi-prédateur. Dans le cas de *T. officinale,* la moyenne des taux de prédation des traitements mono-prédateurs est supérieure à ceux du traitement multi-prédateur. Ces résultats sont confirmés par la détection d'un EMP négatif (réduction du risque de prédation) dans le cas de *S. vulgaris* et *T. officinale*, qui signifie que les taux de prédation observés dans le traitement multi-prédateur sont inférieurs à ceux attendus si les prédateurs avaient des effets additifs. La diminution du risque de prédation pour *S. vulgaris* et *T. officinale* pourrait s'expliquer par des interactions interspécifiques dans l'assemblage des trois espèces. *P. cupreus* est une espèce omnivore avec un comportement agressif (Thiele, 1977) qui est susceptible de réaliser de la prédation intraguilde (Prasad & Snyder, 2004; Roubinet *et al*., 2018; Staudacher *et al.*, 2018) ou qui pourrait induire des comportements d'évitement comme cela a pu être montré chez *Pterostichus melanarius* (Guy *et al.*, 2008). De plus, les trois espèces de carabe testées sont en compétition pour la prédation des graines. La détection d'un potentiel prédateur ou compétiteur par les carabes pourrait induire des changements de comportement de consommation (Charalabidis et al., 2019, 2017) ou de recherche de nourriture (Guy *et al.*, 2008).

L'émergence d'EMP dépend de l'identité des proies testées, comme suggéré par Wilby *et al*. en 2005. Dans notre étude la réduction de la prédation n'est détectée que pour deux espèces de graines sur les cinq testées. Pour les trois autres espèces adventices, l'absence d'effets multi-prédateurs suggère que l'activité d'approvisionnement en graines par les carabes n'est pas ou peu affectée par la présence des autres espèces, et que les niveaux de consommation observés dans le traitement multi-prédateur correspondent à la somme des effets des trois espèces séparées. Dans les traitements mono-prédateur, les graines de *S. vulgaris* sont essentiellement consommées par *A. similata*, et les graines de *T. officinale* sont majoritairement consommées par *A. similata* et *H. affinis*. Pourtant, les taux de prédation de ces deux graines dans le traitement multi-prédateur sont très bas. La présence de prédateurs/compétiteurs a pu modifier les choix alimentaires des carabes pour ces graines qui ont été délaissées, peut-être au profit d'autres graines, comme celles de *C. arvense* dont la consommation est restée assez élevée.

Comme les trois espèces de carabes testées présentent des préférences alimentaires différentes, nous pouvions nous attendre à une complémentarité entre les espèces qui aurait pu conduire à une consommation totale et un spectre d'adventices consommées plus importants dans le traitement multi-prédateur. Toutefois, la prédation dans le traitement multi-prédateur n'est jamais significativement supérieure à celle de l'espèce la plus efficace dans les traitements mono-prédateurs, y compris lorsque l'on considère la prédation totale des 5 espèces adventices. Dans le cadre de cette étude, le traitement multi-prédateur ne semble pas représenter un avantage pour la prédation des graines par rapport aux traitements mono prédateur avec *H. affinis* ou *A. similata*. Les niveaux de prédation des traitements ne semblent pas être expliqués par la richesse spécifique en carabe mais par l'identité de la meilleure espèce présente. Les niveaux de prédation relevés peuvent donc être prédits uniquement avec l'identité des espèces de carabes les plus efficaces pour la prédation (*H. affinis* ou *A. similata*), puisque la prédation dans le traitement multi-prédateur est le plus souvent identique à celle de l'espèce la plus performant (Gagic *et al.*, 2015; Straub & Snyder, 2006; Wilby *et al.*, 2005).

4.3. Un contrôle des germinations par les carabes

Seul le traitement mono-prédateur avec *A. similata* conduit à des niveaux de germinations significativement plus faibles que dans le contrôle, toutes espèces adventices testées confondues. Les cohortes de germination comptabilisées dans notre étude correspondent probablement aux premières pluies de graines effectuées en début d'expérience. L'intensité de la prédation exercée par *A. similata* a été suffisamment importante en début d'expérience pour se répercuter sur les germinations d'adventices, notamment pour *C. bursa-pastori, C. arvense* et *V. arvensis*. Le traitement mono-prédateur avec *H. affinis* ne conduit pas à une réduction globale des germinations. Il est étonnant que les espèces d'adventices préférées, *C. bursa-pastori, C. arvense* et *V. arvensis*, pour lesquelles *H. affinis* présente des taux de prédation relevés sur les cartes de prédation (session 2) équivalents voire supérieurs à ceux de *A. similata* ne soient pas contrôlées par *H. affinis*. Seules les germinations de *C. arvense* semblent réduites par *H. affinis* (tendance non significative). Il est possible que les taux de prédation et les préférences mesurés à l'aide des cartes de prédation ne reflètent pas exactement les niveaux de prédation réalisés à la surface du sol. La consommation des graines sur les cartes de prédation peut être facilitée ou restreinte pour certaines carabes, notamment car les graines sont collées sur le support. De plus, certaines études conduites en plein champ ont déjà mis en évidence l'effet des carabes sur le contrôle des germinations adventices (Blubaugh & Kaplan, 2016; Pannwitt *et al.*, 2019).

Les niveaux de prédation de graines exercés par les carabes n'ont pas été suffisants pour observer un effet des traitements sur la banque de graines. Au vu des taux de prédation décroissants relevés sur les cartes au cours des sessions, les carabes ont probablement exercé une forte pression de prédation en début d'expérience mais qui s'est ensuite réduite au cours du temps. Bien que la pression exercée en début d'expérience ait permis de noter un effet sur les germinations, les ajouts de pluies de graines consécutifs, combinés à une baisse de la prédation au cours du temps, ne permettent pas de noter un effet des traitements sur la banque de graines, comme cela a pu être montré au champ (Bohan *et al.*, 2011a). De plus, le nombre de germinations comptabilisées dans les mésocosmes ou dans les échantillons de sol pour évaluer la banque de graines sont assez faibles quel que soit le traitement, y compris le contrôle. C'est notamment le cas pour certaines graines comme *V. arvensis* et *C. arvense* qui sont fortement consommées par les carabes (**Figure VIII.7** et **Figure Annexe VIII.3**). Cette faible germination des graines peut être à l'origine du manque d'effet des traitements de carabes sur les germinations et la banque de graines, car elle n'a pas permis de révéler l'impact de la prédation.

5. Annexes

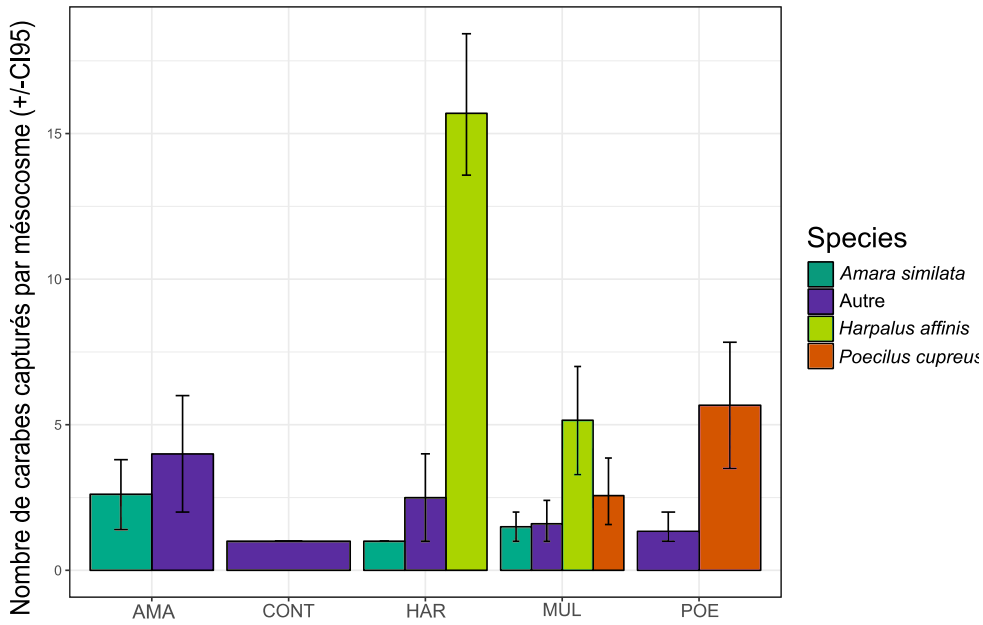


Figure Annexe VIII.1 : Nombre moyen de carabes re capturés (+/- IC95) par mésocosme pour chaque traitement (AMA = *Amara similata*, CONT = contrôle, HAR = *Harpalus affinis*, MIX = traitement multi-prédateur, POE = *Poecilus cupreus*).

Table Annexe VIII.1 : Liste des espèces "autres" retrouvées dans les mésocosmes sans y avoir été ajoutées.

Autres espèces	**Nombre**
Limodromus assimiles (Paykull, 1790)	1
Loricera pilicornis (Fabricius, 1775)	1
Metallina lampros (Herbst, 1784)	3
Metallina properans (Stephens, 1828)	1
Microlestes sp.	1
Paratachys bistriatus (Duftschmid, 1812)	1
Philochthus lunulatum (Geoffroy, 1785)	6

Philochthus sp.	8
Pseudoophonus rufipes (De Geer, 1774)	2
Stenolophus teutonus (Schrank, 1781)	1

Table Annexe VIII.2 : Résultats des contrastes réalisés sur les moyennes estimées marginales (EMMs) des taux de prédation (session 2) pour détecter la présence de : (i) sur-prédation transgressive, le meilleur traitement mono-prédateur est comparé au traitement multi-prédateur ; (ii) sur-prédation non-transgressive la moyenne des traitements mono-prédateurs est comparée au traitement multi-prédateur ; (iii) EMP les taux de prédation observés dans le traitement multi-prédateur (MUL_{obs}) sont comparés avec ceux attendus en cas d'additivité des effets des prédateurs (MUL_{att}). La comparaison est réalisée pour les 5 espèces adventices ainsi que pour le total (somme des 5 espèces). Pour chaque comparaison les rapports des côtes (odds ratio), l'écart-type (SE), les z ratio et la p-value correspondante sont indiqués.

Espèce adventice	**Contraste**	**odds.ratio**	**SE**	**z.ratio**	**p.value**
Capsella bursa-pastoris	Overyielding transgressif : MUL / HAR	0.17	0.16	-1.94	0.298
	Overyielding non-transgressif : MUL / (POE + HAR + AMA)	0.55	0.31	-1.06	0.385
	EMP : MUL_{obs} / MUL_{att}	0,244	0,198	1,236	0,216
Cirsium arvense	Overyielding transgressif : MUL / HAR	0.08	0.08	-2.67	0.059
	Overyielding non-transgressif : MUL / (POE + HAR + AMA)	0.81	0.44	-0.38	0.701
	EMP : MUL_{obs} / MUL_{att}	0,351	0,453	0,775	0,438
Senecio vulgaris	Overyielding transgressif : MUL / AMA	0.07	0.07	-2.87	0.034
	Overyielding non-transgressif : MUL / (POE + HAR + AMA)	0.38	0.21	-1.72	0.172
	EMP : MUL_{obs} / MUL_{att}	0,298	0,141	2,109	0,035
Taraxacum officinale	Overyielding transgressif : MUL / HAR	0.11	0.10	-2.43	0.107
	Overyielding non-transgressif : MUL / (POE + HAR + AMA)	0.24	0.13	-2.55	0.034
	EMP : MUL_{obs} / MUL_{att}	0,781	0,260	3,002	0,003
Viola arvensis	Overyielding transgressif : MUL / HAR	0.21	0.19	-1.72	0.419
	Overyielding non-transgressif : MUL / (POE + HAR + AMA)	1.01	0.56	0.02	0.982
	EMP : MUL_{obs} / MUL_{att}	-0,007	0,232	-0,029	0,977
Total	Overyielding transgressif : MUL / HAR	0.25	0.21	-1.65	0.464
	Overyielding non-transgressif : MUL / (POE + HAR + AMA)	0.63	0.32	-0.91	0.423
	EMP : MUL_{obs} / MUL_{att}	0,212	0,227	0,933	0,351

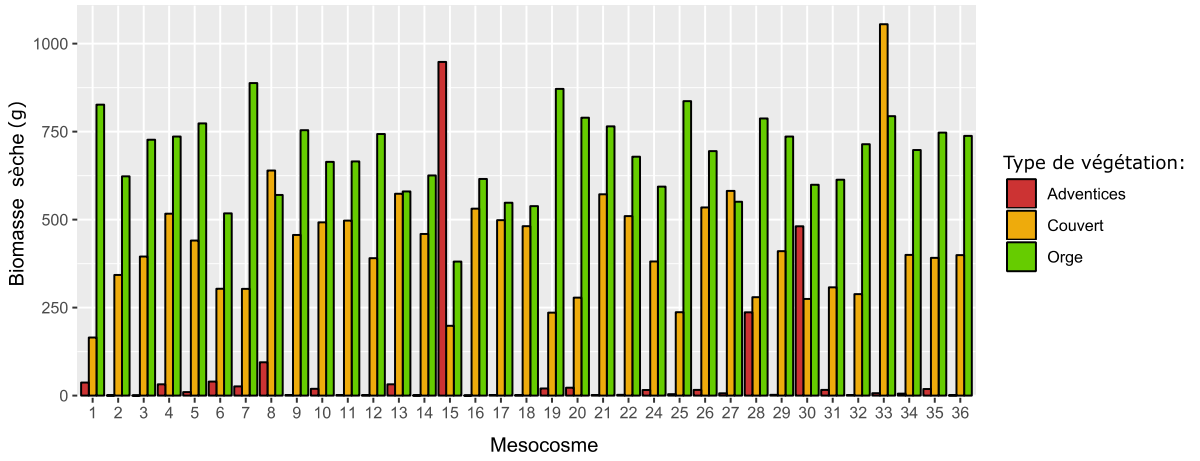


Figure Annexe VIII. 2 : Biomasse sèche (g) collectée dans chaque mésocosme pour les adventices, les plantes de couvert et l'orge.

Table Annexe VIII.3 : Résultats des comparaisons par paires des moyennes estimées marginales (Estimated Marginal Means) des taux de prédation relevés sur les cartes (session 2), entre les différentes espèces d'adventices (*Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium arvense*, *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Viola arvensis*, le total des 5) pour chaque traitement de carabes (contrôle, *Poecilus cupreus*, *Harpalus affinis*, *Amara similata* et multi-prédateur). Pour chaque comparaison les ratios avec l'écart-type (SE) associé, les z ratio et la p-value correspondante sont indiqués.

Contraste	*Poecilus cupreus*				*Harpalus affinis*				*Amara similata*				*Multi-prédateurs*				*Contrôle*			
	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value
CAPBP / CIRAR	0,40	0,21	-1,75	0,499	0,08	0,05	-4,27	0,000	0,62	0,32	-0,93	0,938	0,16	0,09	-3,39	0,009	0,65	0,41	-0,68	0,984
CAPBP / SENVU	0,92	0,50	-0,16	1,000	6,69	3,59	3,54	0,005	0,51	0,26	-1,32	0,776	2,45	1,42	1,55	0,631	10,23	11,82	2,01	0,335
CAPBP / TAROF	0,33	0,18	-2,08	0,300	0,65	0,36	-0,79	0,969	0,19	0,10	-3,15	0,021	1,05	0,59	0,08	1,000	2,39	1,82	1,14	0,863
CAPBP / VIOAR	1,02	0,56	0,04	1,000	0,81	0,43	-0,40	0,999	4,00	2,11	2,62	0,092	0,67	0,37	-0,73	0,978	0,37	0,22	-1,65	0,563
CIRAR / SENVU	2,29	1,18	1,62	0,587	88,18	55,00	7,18	<,0001	0,82	0,43	-0,37	0,999	15,32	8,67	4,82	<,0001	15,71	17,88	2,42	0,149
CIRAR / TAROF	0,82	0,42	-0,39	0,999	8,55	5,34	3,44	0,008	0,31	0,17	-2,19	0,243	6,54	3,52	3,49	0,007	3,67	2,70	1,77	0,488
CIRAR / VIOAR	2,55	1,32	1,82	0,455	10,66	6,51	3,87	0,002	6,45	3,49	3,44	0,008	4,16	2,21	2,68	0,079	0,56	0,32	-1,00	0,917
SENVU / TAROF	0,36	0,19	-1,95	0,371	0,10	0,05	-4,16	0,000	0,38	0,20	-1,83	0,449	0,43	0,25	-1,47	0,682	0,23	0,28	-1,20	0,839
SENVU / VIOAR	1,11	0,60	0,20	1,000	0,12	0,07	-3,87	0,002	7,83	4,21	3,82	0,002	0,27	0,16	-2,28	0,201	0,04	0,04	-2,96	0,036
TAROF / VIOAR	3,12	1,66	2,14	0,267	1,25	0,69	0,40	0,999	20,56	11,32	5,49	<,0001	0,64	0,35	-0,82	0,964	0,15	0,11	-2,63	0,091

Table Annexe VIII.4 : Résultats des comparaisons par paires des moyennes estimées marginales (Estimated Marginal Means) des taux de prédation relevés sur les cartes (session 2), entre les différents traitements de carabes (CON = contrôle, POE = *Poecilus cupreus*, HAR = *Harpalus affinis*, AMA = *Amara similata* et MUL = multi-prédateur) pour chaque espèce adventice séparément (*Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium arvense*, *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Viola arvensis*, le total des 5). Pour chaque comparaison les ratios avec l'écart-type (SE) associé, les z ratio et la p-value correspondante sont indiqués.

Contraste	*Capsella bursa-pastoris*				*Cirsium arvense*				*Senecio vulgaris*				*Taraxacum officinale*				*Viola arvensis*				Total			
	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value
POE / MUL	0,64	0,59	-0,48	0,989	0,26	0,23	-1,55	0,532	1,72	1,58	0,59	0,977	2,05	1,85	0,80	0,931	0,68	0,56	-0,47	0,990	0,68	0,56	-0,47	0,990
POE / HAR	0,11	0,10	-2,43	0,107	0,02	0,02	-4,15	0,000	0,82	0,74	-0,23	0,999	0,22	0,20	-1,67	0,456	0,17	0,14	-2,12	0,212	0,17	0,14	-2,12	0,212
POE / CONT	2,99	2,83	1,16	0,774	4,87	4,41	1,75	0,403	33,36	44,51	2,63	0,065	21,82	22,02	3,06	0,019	3,95	3,32	1,63	0,478	3,95	3,32	1,63	0,478
POE / AMA	0,23	0,20	-1,67	0,453	0,35	0,31	-1,20	0,753	0,13	0,11	-2,33	0,136	0,13	0,12	-2,25	0,161	0,28	0,24	-1,52	0,551	0,28	0,24	-1,52	0,551
MUL / HAR	0,17	0,16	-1,94	0,298	0,08	0,08	-2,67	0,059	0,47	0,44	-0,81	0,928	0,11	0,10	-2,43	0,107	0,25	0,21	-1,65	0,464	0,25	0,21	-1,65	0,464
MUL / CONT	4,65	4,40	1,62	0,482	18,91	17,21	3,23	0,011	19,39	26,13	2,20	0,180	10,62	10,82	2,32	0,139	5,84	4,91	2,10	0,222	5,84	4,91	2,10	0,222
MUL / AMA	0,35	0,31	-1,17	0,766	1,35	1,20	0,34	0,997	0,07	0,07	-2,87	0,034	0,06	0,06	-3,02	0,021	0,42	0,35	-1,05	0,833	0,42	0,35	-1,05	0,833
HAR / CONT	26,73	25,05	3,51	0,004	229,45	220,61	5,65	<,0001	40,87	54,67	2,77	0,044	98,48	100,76	4,49	0,000	23,06	19,40	3,73	0,002	23,06	19,40	3,73	0,002
HAR / AMA	2,01	1,78	0,79	0,934	16,41	15,40	2,98	0,024	0,15	0,14	-2,09	0,224	0,60	0,55	-0,56	0,981	1,65	1,37	0,61	0,974	1,65	1,37	0,61	0,974
CONT / AMA	0,08	0,07	-2,78	0,043	0,07	0,07	-2,89	0,032	0,00	0,00	-4,20	0,000	0,01	0,01	-5,03	<,0001	0,07	0,06	-3,14	0,015	0,07	0,06	-3,14	0,015

Table Annexe VIII.5 : Résultats des comparaisons par paires des Estimated Marginal Means du nombre de germination dans les mésocosmes entre les différemment traitements de carabes (CON = contrôle, POE = *Poecilus cupreus*, HAR = *Harpalus affinis*, AMA = *Amara similata* et MUL = multi-prédateur) pour les différentes espèces d'adventices séparément (*Capsella bursa-pastoris*, *Cirsium arvense*, *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Viola arvensis*, le total des 5, et les autres espèces). Pour chaque comparaison les ratios avec l'écart-type (SE) associé, les z ratio et la p-value correspondante sont indiqués.

Contraste	*Capsella bursa-pastoris*				*Cirsium arvense*				*Senecio vulgaris*				*Taraxacum officinale*				*Viola arvensis*				Total				Autre			
	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value	Odds. ratio	SE	Z ratio	P value
CON / POE	1,38	0,58	0,76	0,943	1,36	0,51	0,82	0,924	1,01	0,35	0,04	1,000	0,94	0,34	-0,16	1,000	0,95	0,38	-0,14	1,000	1,05	0,36	0,13	1,000	0,45	0,17	-2,17	0,191
CON / AMA	5,06	2,51	3,27	0,009	9,97	4,54	5,05	<,001	2,35	0,79	2,54	0,082	1,70	0,60	1,50	0,564	3,66	1,65	2,88	0,032	2,57	0,85	2,86	0,034	0,50	0,17	-2,00	0,264
CON / HAR	1,49	0,94	0,62	0,972	5,50	3,53	2,66	0,061	1,35	0,78	0,53	0,985	1,59	0,94	0,78	0,936	1,39	0,87	0,53	0,984	1,57	0,90	0,79	0,933	0,43	0,25	-1,44	0,600
CON / MUL	1,21	0,57	0,41	0,994	4,60	2,16	3,25	0,010	1,22	0,49	0,49	0,989	1,40	0,59	0,80	0,931	1,86	0,89	1,30	0,694	1,44	0,57	0,91	0,895	0,64	0,27	-1,08	0,816
POE / AMA	3,68	1,77	2,72	0,052	7,33	3,20	4,56	<,001	2,32	0,71	2,73	0,049	1,80	0,58	1,82	0,364	3,87	1,63	3,21	0,012	2,46	0,74	2,98	0,024	1,09	0,33	0,29	0,999
POE / HAR	1,08	0,58	0,14	1,000	4,04	2,21	2,56	0,079	1,34	0,62	0,62	0,971	1,68	0,81	1,08	0,815	1,47	0,76	0,74	0,947	1,50	0,69	0,88	0,903	0,95	0,44	-0,12	1,000
POE / MUL	0,88	0,36	-0,31	0,998	3,38	1,37	3,02	0,022	1,20	0,39	0,57	0,979	1,49	0,51	1,16	0,773	1,96	0,79	1,67	0,453	1,37	0,44	1,00	0,856	1,40	0,46	1,03	0,844
AMA / HAR	0,29	0,19	-1,91	0,311	0,55	0,36	-0,92	0,889	0,58	0,29	-1,08	0,818	0,94	0,49	-0,13	1,000	0,38	0,23	-1,60	0,495	0,61	0,31	-0,97	0,869	0,87	0,44	-0,28	0,999
AMA / MUL	0,24	0,12	-2,82	0,039	0,46	0,23	-1,53	0,546	0,52	0,18	-1,88	0,331	0,83	0,30	-0,52	0,985	0,51	0,24	-1,41	0,619	0,56	0,19	-1,68	0,444	1,28	0,45	0,70	0,956
HAR / MUL	0,82	0,38	-0,43	0,993	0,84	0,43	-0,34	0,997	0,90	0,35	-0,28	0,999	0,88	0,36	-0,31	0,998	1,33	0,63	0,61	0,974	0,91	0,35	-0,24	0,999	1,48	0,57	1,01	0,851

Table Annexe VIII.6 : Résultats des comparaisons par paires des Estimated Marginal Means du nombre de graines germées dans la banque de graines du sol entre les différentes espèces adventices (CAPBP = *Capsella bursa-pastoris*, CIRAR = *Cirsium arvense*, SENVU = *Senecio vulgaris*, TAROF = *Taraxacum officinale*, VIOAR = *Viola arvensis*, le total des 5 espèces testées, et les autres espèces non testées). Pour chaque comparaison les ratios avec l'écart-type (SE) associé, les t ratios et la p-value sont indiqués.

Comparaison	ratio	SE	df	t.ratio	p.value
Autre / CAPBP	10,43	4,35	203,00	5,63	<,0001
Autre / CIRAR	362,29	151,00	203,00	14,14	<,0001
Autre / SENVU	109,97	45,80	203,00	11,28	<,0001
Autre / TAROF	330,29	138,00	203,00	13,92	<,0001
Autre / Total	2,60	1,08	203,00	2,29	0,254
Autre / VIOAR	13,20	5,50	203,00	6,19	<,0001
CAPBP / CIRAR	34,74	14,40	203,00	8,58	<,0001
CAPBP / SENVU	10,54	4,36	203,00	5,70	<,0001
CAPBP / TAROF	31,67	13,10	203,00	8,36	<,0001
CAPBP / Total	0,25	0,10	203,00	-3,36	0,016
CAPBP / VIOAR	1,27	0,52	203,00	0,57	0,998
CIRAR / SENVU	0,30	0,13	203,00	-2,88	0,065
CIRAR / TAROF	0,91	0,38	203,00	-0,22	1,000
CIRAR / Total	0,01	0,00	203,00	-11,95	<,0001
CIRAR / VIOAR	0,04	0,02	203,00	-8,01	<,0001
SENVU / TAROF	3,00	1,24	203,00	2,66	0,114
SENVU / Total	0,02	0,01	203,00	-9,06	<,0001
SENVU / VIOAR	0,12	0,05	203,00	-5,13	<,0001
TAROF / Total	0,01	0,00	203,00	-11,72	<,0001
TAROF / VIOAR	0,04	0,02	203,00	-7,79	<,0001
Total / VIOAR	5,08	2,10	203,00	3,93	0,002

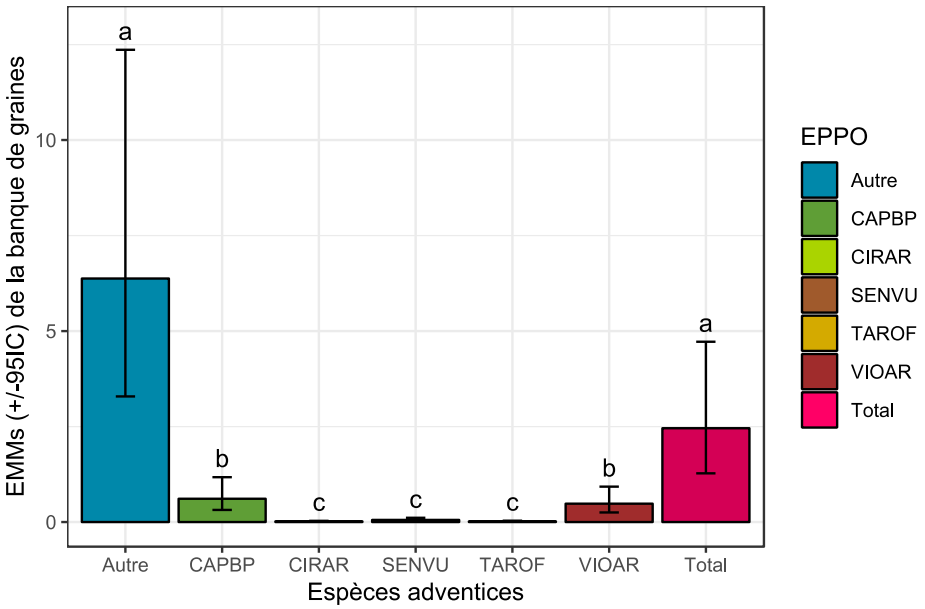


Figure Annexe VIII.3 : Comparaison du nombre de graines germées dans la banque de graines en fonction des espèces d'adventices (CAPBP = *Capsella bursa-pastoris*, CIRAR = *Cirsium arvense*, SENVU = *Senecio vulgaris*, TAROF = *Taraxacum officinale* et VIOAR = *Viola arvensis*, Autre = Autres espèces adventices). Les valeurs données sont les Estimated Marginal Means ± IC95%, avec les différentes lettres indiquant les différences significatives entre les traitements (p-value < 0.05). Les effets des traitements n'étant pas significatifs, nous n'avons comparé que les espèces adventices entre elles, tous traitements confondus.

Table Annexe VIII.7 : Table ANOVA des modèles généralisés mixtes permettant d'évaluer les effets des traitements carabes, des espèces d'adventices et leur interaction sur les taux de prédation de graines relevés grâce aux cartes de prédation. Les différentes sessions ont été traitées séparément, avec un modèle par session. Pour chaque variable explicative les degrés de liberté (ddl), la valeur de la statistique du test de χ^2 et la p-value correspondante.

Session **Variables explicatives**	**ddl**	**χ^2**	**p-value**
Session 1			
Traitement	4	92.435	<0.001
Espèce adventice	5	39.883	<0.001
Traitement : Espèce adventice	20	77.979	<0.001
Session 2			
Traitement	4	22.466	<.0001
Espèce adventice	5	47.714	<.0001
Traitement : Espèce adventice	16	84.703	<.0001
Session 3			
Traitement	4	8.633	0.070
Espèce adventice	5	47.539	<.0001
Traitement : Espèce adventice	16	33.672	0.028
Session 4			
Traitement	4	16.767	0.002
Espèce adventice	5	32.823	<.0001
Traitement : Espèce adventice	16	34.456	0.023
Session 5			
Traitement	4	3.429	0.488
Espèce adventice	5	38.622	<.0001
Traitement : Espèce adventice	16	19.240	0.506

Chapitre 9

Discussion générale

Photographie 11 : Vue de dessus d'*Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (= *Pseudoophonus rufipes*) – Photographie : B. Carbonne.

Au cours de la thèse, nous avons cherché à replacer la prédation des graines d'adventices par les carabes dans un contexte d'interactions biotiques afin d'améliorer nos connaissances sur les sources de variabilité de ce processus naturel. Ce système d'interactions est dynamique, il évolue au cours de la saison culturale en même temps que changent l'environnement et le contexte biotique. Nous avons conçu et mis en place différentes approches méthodologiques complémentaires ciblant des niveaux d'organisation et des échelles spatiales variables, de l'individu aux communautés, du microcosme au paysage. La complémentarité de ces approches a conduit à la vérification d'hypothèses à l'aide d'analyses corrélatives mais aussi à l'aide d'études expérimentales en conditions contrôlées visant à décrire les mécanismes sous-jacents.

Les résultats de ce travail nous apportent de nouvelles connaissances sur la contribution des carabes à la régulation des graines d'adventices dans les parcelles cultivées et sur l'identité des acteurs-clés de la prédation des graines. L'acquisition de nouveaux résultats sur la résilience de la prédation des graines face aux proies alternatives et aux interactions entre les carabes nous permet d'identifier des pistes envisageables pour favoriser la régulation biologique des graines d'adventices.

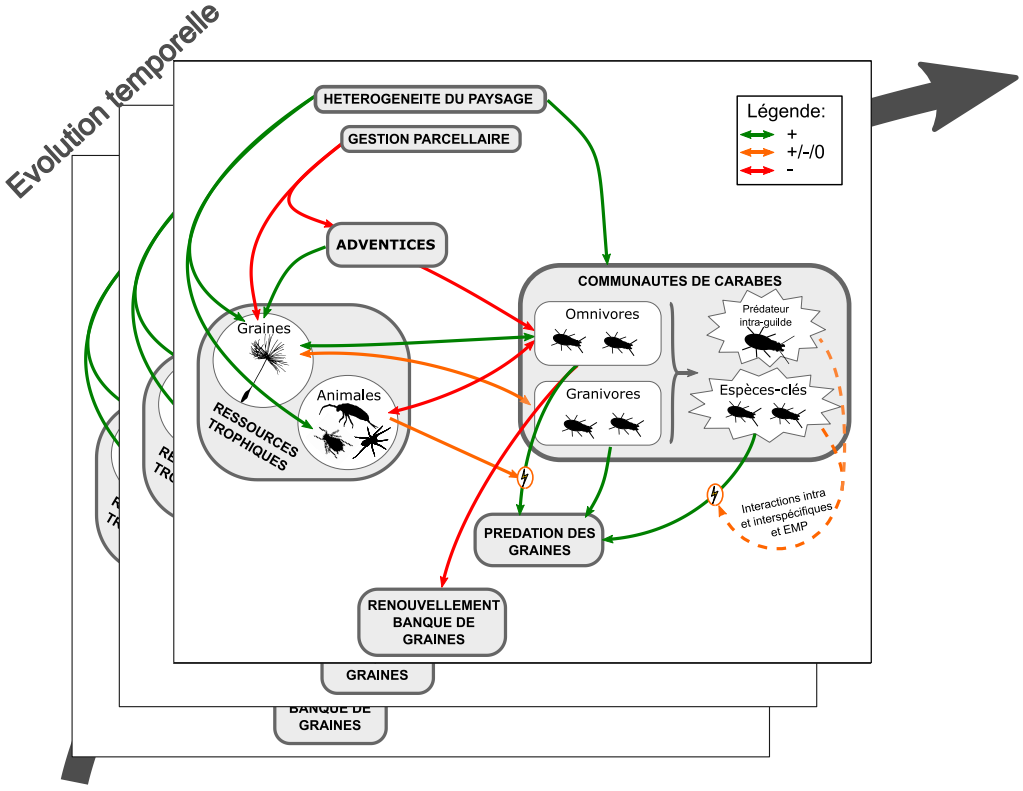


Figure IX.1 : Schéma du système dynamique d'interactions biotiques affectant la prédation des graines d'adventices par les carabes. Ce schéma représente l'effet direct positif de la complexité du paysage sur les carabes, et les effets indirects du paysage et de la gestion agricole à travers la flore adventice et les ressources trophiques (**Chapitre 3**). Les omnivores et les granivores interagissent différemment avec les ressources trophiques. Les omnivores contribuent à la réduction du renouvellement de la banque de graines d'une année sur l'autre. Toutefois, leur contribution à la prédation des graines est variable dans le temps et elle est affectée négativement par la présence des proies alternatives, contrairement à celle des granivores (**Chapitre 4**). Des espèces-clés de carabes ont été identifiées comme étant responsable d'une partie importante de la prédation des graines observée au champ (**Chapitre 5**). L'effet des interactions intra et interspécifiques sur la prédation des graines de ces espèces-clés semblent faibles, bien que la présence de prédateurs intraguildes semble affecter la prédation de certaines espèces et conduire à des effets multi-prédateurs (**Chapitre 6, Chapitre 7** et **Chapitre 8**).

1. Le signal européen d'une régulation du stock semencier d'adventices par les carabes

1.1. La conduite d'une approche corrélative à l'échelle européenne

Malgré les présomptions d'un service écosystémique de régulation des graines d'adventices par les carabes, et en dépit d'un nombre croissant d'études sur la prédation des graines (Kulkarni *et al.*, 2015), peu de preuves sont actuellement apportées sur cette régulation (Blubaugh & Kaplan, 2016; Bohan *et al.*, 2011a). Les analyses développées au cours du **Chapitre 4** de la thèse ont permis de mettre en évidence une corrélation négative entre les carabes et le renouvellement de la banque de graines, ce qui constitue le signal d'une régulation des adventices par les carabes. Ce signal est détecté le long d'une soixantaine de parcelles qui couvrent un large gradient de contextes agricoles à travers l'Europe (Autriche, France, République Tchèque et Suède). Les différences entre les pays sont bien expliquées par la complexité paysagère environnant les parcelles et par l'intensité de gestion agricole qui couvrent un large gradient sur l'ensemble des parcelles. Ce travail permet de confirmer et d'étendre à une échelle européenne les résultats obtenus 10 ans auparavant aux Royaume-Unis (Bohan *et al.*, 2011a). Nos résultats contribuent à combler un manque de connaissances en apportant des preuves supplémentaires de l'efficacité des carabes à affecter la dynamique des adventices. Ces preuves pourraient contribuer à ce que ce service soit perçu par les acteurs du monde agricole comme une alternative effective et fiable à mobiliser en complément d'autres leviers alternatifs de gestion de la flore adventice.

Étonnamment, le signal de régulation de la banque de graines n'est pas détecté avec les espèces granivores seules, et s'avère être plus fort lorsque toutes les espèces de carabes sont prises en considération. Les carabes granivores sont beaucoup moins abondants que les omnivores ou les carnivores, ce qui peut expliquer l'absence de corrélation entre les granivores et le renouvellement de la banque de graines. Les premières analyses moléculaires issues du projet BioAWARE sont des tests PCR multiplex (Frei *et al.*, 2019; Wallinger *et al.*, 2015) qui révèlent la détection d'ADN de plante dans 77 à 89% des régurgitations de carabes testées. Ces fréquences de détections sont très élevées quelle que soit la guilde trophique des carabes (**Figure IX.2**), ce qui appuie notre approche corrélative qui suggère que toutes les espèces de carabes, y compris les carnivores, participent au moins partiellement à la régulation de la banque de graines. Au vu de la consommation des graines dans les parcelles et en laboratoire, l'ADN de plantes détecté est très probablement celui de graines d'adventices, sachant que la consommation de pollens, de fruits ou de feuilles par les carabes est possible (Toft & Bilde, 2002) mais très rare et négligeable (Goldschmidt & Toft, 1997). La détection de plantes dans les régurgitations de carabes peut aussi provenir de prédations secondaires, c'est-à-dire de la prédation d'un herbivore qui aurait consommé des plantes auparavant. Toutefois, des expérimentations et suivis d'analyses moléculaires conduits par l'équipe autrichienne du projet BioAWARE révèlent que l'ADN de plante ingéré *via* la prédation secondaire n'est détecté que dans 10% des cas et seulement pendant les 30 heures qui suivent l'ingestion de l'herbivore par le carabe (résultats non publiés). Les analyses moléculaires confortent les résultats des approches corrélatives : la prédation des graines par les carabes est suffisamment fréquente et importante pour affecter le renouvellement du stock semencier du sol.

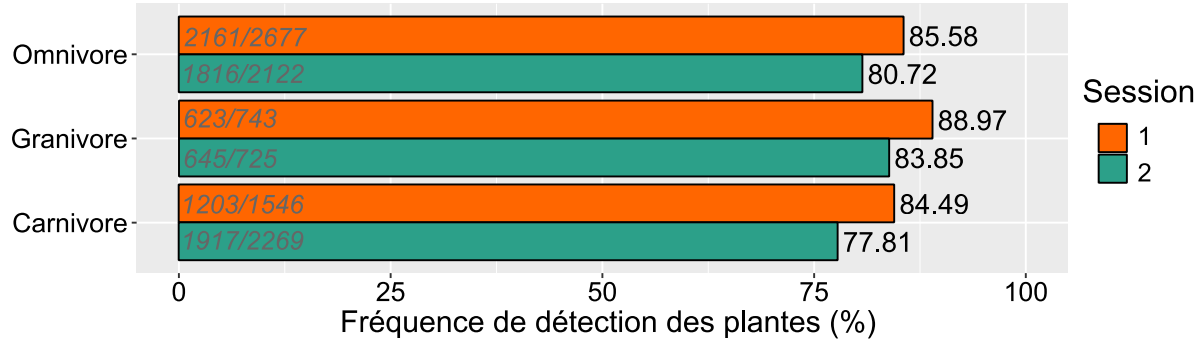


Figure IX.2 : Fréquence de détection des plantes dans les régurgitations des carabes obtenues à l'aide d'analyses PCR multiplex et en fonction de leur guilde trophique (omnivore, granivore et carnivore) et de la session (données issues du dispositif BioAWARE). Sur chaque barre est indiqué le nombre de carabes testés positifs à la présence de plantes sur le nombre total de carabes testés. Résultats non publiés.

La contribution de chaque espèce pourrait être quantifiée de manière plus fine en attribuant un indice de granivorie à chacune d'elle en fonction de leur tendance à consommer des graines ou non. Un tel indice pourrait être construit à l'aide d'une multitude d'analyses moléculaires réalisées sur de nombreuses espèces et dans des contextes biotiques très variables. Nous pourrions imaginer à long terme qu'un tel indice remplace les trois guildes trophiques (granivore, omnivore et carnivore) qui sont assez grossières. Cependant, à l'heure actuelle, la disponibilité des données moléculaires sur la présence de plantes dans les régurgitations de carabes restent limitée, mais devrait augmenter puisque cette méthode est maintenant éprouvée et en plein essor (Frei *et al.*, 2019; Wallinger *et al.*, 2015).

La prédation des graines d'adventices par les carabes semble suffisamment intense pour réduire le nombre de graines qui réalimentent le stock semencier, et cela notamment durant la période qui précède la récolte. En effet, le signal de régulation est détecté pour les communautés de carabes en place juste avant la récolte, mais pas avec celles présentes au milieu de la saison culturale. Bien que la prédation des graines d'adventices soit un processus qui contribue tout au long de l'année à la régulation des adventices (Westerman *et al.*, 2011; Williams *et al.*, 2009), certaines périodes semblent plus déterminantes que d'autres pour affecter le renouvellement de la banque de graines. Notre étude s'est limitée à l'échantillonnage de deux sessions, une au cours du printemps et une autre au début de l'été, pour expliquer le renouvellement de la banque de graines qui s'effectue lors d'une année entière. Généralement, et pour de nombreuses espèces d'adventices, la pluie de graines s'intensifie au cours de la période culturale pour atteindre une dispersion maximale lors de la maturation des cultures, peu de temps avant la récolte (Pilipaviius, 2013; Westerman *et al.*, 2003b). D'après notre étude, c'est à ce moment-là que la prédation des graines par les carabes est la plus efficace pour empêcher qu'un nombre trop important de graines n'intègre le stock semencier. Un suivi temporel plus fin des carabes et de la prédation des graines au cours de l'année permettrait d'identifier les périodes-clés durant lesquelles une prédation intense se traduit par une atténuation significative du renouvellement de la banque de graines. Le maintien d'une prédation intense des graines après la récolte pourrait aussi s'avérer déterminant pour réduire le renouvellement de la banque de graines. De plus, il serait intéressant d'étudier comment les carabes affectent le renouvellement de la banque de graines dans d'autres cultures que les céréales d'hiver que nous avons échantillonnées. Ce point pourrait être étudié notamment dans le colza où les

carabes sont souvent plus abondants (Labruyere *et al.*, 2016b), ou bien des cultures d'été ou des cultures pérenne moins perturbée comme la luzerne.

1.2. Une approche expérimentale pour aller plus loin

Dans le projet BioAWARE, la méthode employée pour détecter le signal de régulation du stock semencier par les carabes repose sur une approche corrélative qui met en relation le changement de taille du stock semencier au cours d'une année avec l'activité-densité des carabes capturés au cous du printemps (**Chapitre 4**). Bien que ce signal soit robuste à travers l'Europe et que les modèles incluent des facteurs potentiellement confondants, comme la gestion agricole ou le paysage, une approche expérimentale permettrait de démontrer plus explicitement la contribution des carabes à la régulation des adventices. Ce type d'approche permettrait de contrôler des modalités de présence/absence des carabes (avec des cages à exclusion par exemple) ou bien différents niveaux de densités en ennemis naturels, de manière indépendante des potentiels facteurs confondants externes, comme les facteurs abiotiques. Ces expériences offrent l'opportunité de conduire des analyses très rigoureuses sur l'efficacité des agents de biocontrôle à réguler leurs proies, mais sont souvent effectuées sur une courte période de temps et sur une échelle spatiale réduite (Morin *et al.*, 2009). La mise en place et le suivi de ces expérimentations sont très coûteux en temps et en argent, ce qui ne permet pas d'effectuer de nombreuses répétitions ou de couvrir de larges gradients de gestion agricole ou de paysage (Morin *et al.*, 2009). Finalement, les approches corrélatives et expérimentales apparaissent à travers leurs avantages et leurs inconvénients comme complémentaires pour évaluer l'efficacité des carabes à contrôler les adventices.

L'expérimentation en mésocosmes reportée dans le **Chapitre 8**, a permis de tester l'effet de la présence/absence de carabes sur la régulation des germinations d'adventices et sur la taille du stock semencier en complément des approches corrélatives du **Chapitre 4**. Cette expérience a montré que le traitement mono-prédateur avec *A. similata* était suffisamment efficace pour réduire le nombre de germinations de trois espèces adventices sur les cinq testées. En revanche aucun des traitements avec des carabes n'a conduit à un stock semencier significativement inférieur à celui du contrôle sans carabe. Les germinations spontanées d'adventices dans les mésocosmes et celles du stock semencier du sol ont été très faibles dans tous les traitements, ce qui n'a probablement pas permis de mettre en évidence l'effet des carabes sur ces dernières, de même que le nombre réduit de réplicats (N=7). Toutefois, le signal de régulation obtenu avec *A. similata* semble indiquer que la prédation des graines par les carabes peut être suffisamment intense pour affecter le nombre de plantules d'adventices, et vient appuyer la relation corrélative obtenue dans le **Chapitre 4**.

Nous pourrions imaginer conduire une approche expérimentale dans les parcelles des agriculteurs afin d'évaluer la contribution des communautés de carabes naturellement présentes sur la régulation des adventices (germination et stock semencier) en comparant différentes modalités d'exclusion des prédateurs de graines (Blubaugh & Kaplan, 2016; Pannwitt *et al.*, 2019, 2017). Trois traitements pourraient être envisagés au sein de chaque parcelle : un traitement ouvert à tous les prédateurs, un traitement excluant les prédateurs vertébrés et un traitement d'exclusion totale des prédateurs vertébrés et invertébrés. Les communautés de carabes pourraient être caractérisées avec des pièges à fosse (*pitfall*) tandis que la consommation des graines à la surface du sol pourrait l'être avec

des cartes de prédation. Afin de standardiser la présence des graines dans chaque traitement, il serait envisageable de renouveler le sol et de simuler des pluies de graines dont la densité serait contrôlée.

La conduite de différentes approches complémentaires, corrélatives et expérimentales (en conditions contrôlées ou dans les parcelles), permettraient de statuer clairement sur la contribution des carabes à la régulation naturelle des adventices, et à la quantification de ce service. Une approche expérimentale, plus robuste que celle conduite dans les mésocosmes, permettrait de valider le signal de corrélation obtenu à l'aide de l'approche corrélative à travers l'Europe.

2. Les acteurs-clés de la prédation des graines d'adventices et leurs interactions

2.1. Les espèces-clés de carabes

L'identification d'espèces-clés d'ennemis naturels représente un objectif d'importance dans le cadre de la lutte biologique par conservation, afin de pouvoir proposer des lignes directrices pour favoriser spécifiquement ces espèces là (Alhadidi *et al*., 2018; Gotelli *et al*., 2011; Paredes *et al.*, 2015). Au sein des communautés de carabes toutes les espèces ne sont pas équivalentes pour la prédation des graines. Certaines d'entre elles sont capables d'en consommer de grandes quantités tandis que d'autres ne sont pas capables de les manipuler ou de les digérer (Honěk *et al.*, 2007; Lundgren & Lehman, 2010). Malgré des présomptions de la présence d'espèces-clés de carabe dans les parcelles, généralement basées sur les tests de « cafétéria » conduits en laboratoire (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al*., 2014; Saska *et al*., 2019), peu de preuves ont été apportées dans les parcelles pour identifier ces espèces. Au cours du **Chapitre 5**, nous avons identifié les espèces-clés responsables de forts niveaux de prédation des graines de *Viola arvensis* en mobilisant deux méthodes en parallèle : les arbres de régression basés sur du partitionnement récursif de modèles mixtes (Fokkema *et al*., 2017; Zeileis *et al*., 2008) et une méthode de comparaison entre deux modèles : un réalisé sur les données carabe-prédation observées et un autre, le modèle nul, réalisé sur les données randomisées (Gotelli *et al*., 2011; Gotelli & Graves, 1996). Ces deux méthodes ont permis d'identifier deux profils différents d'espèces-clés pour la prédation de *Viola arvensis* :

- Certaines espèces-clés sont des granivores qui consomment d'importantes quantités de graines d'un large panel d'espèces d'adventices (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al*., 2014; Saska *et al*., 2019) comme constaté dans les **Chapitre 6, Chapitre 7** et **Chapitre 8**. Ces espèces apparaissent comme efficaces à partir d'un seuil relativement faible d'activité-densité. Il s'agit essentiellement d'espèces du genre *Harpalus* telles que *H. affinis*, *H. dimidiatus* et *H. rufipes* (= *Pseudoophonus rufipes*). Nous avons aussi identifié une espèce du genre *Amara* (*A. eurynota*) mais dont la contribution semble faible, probablement car les espèces de ce genre consomment peu de graines de *V. arvensis* (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al*., 2014) et sont plutôt associées à des cultures de brassicacées comme le colza (Labruyere *et al*., 2016b) qui sont peu nombreuses dans le jeu de données utilisé. De plus, nous avons vu dans le **Chapitre 4** que ces espèces granivores semblent contribuer à la prédation des graines de façon plus stable que les omnivores, puisque la relation entre les granivores et la prédation était vérifiée au cours des deux sessions d'échantillonnage du projet BioAWARE.
- Les autres espèces-clés sont plutôt des omnivores qui ont tendance à consommer des quantités de graines moins importantes que les granivores, et qui semblent efficaces à partir d'un seuil élevé

d'activité-densité. De plus, leur contribution à la prédation des graines semble variable au cours du temps, et dépend notamment du contexte biotique (**Chapitre 4**) mais aussi de leur préférence relative pour les espèces de graines (**Chapitre 8**). Dans notre étude, c'est essentiellement le genre *Poecilus* qui rentre dans cette catégorie, et notamment l'espèce *P. cupreus*. Cette dernière consomme très peu de graines de *V. arvensis* en laboratoire (Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al.*, 2014) mais elle peut être extrêmement abondante dans les parcelles.

Les espèces-clés identifiées lors du **Chapitre 5** sont associées à une zone géographique relativement restreinte, autour de la ville de Dijon, et à la prédation d'une seule espèce de graine d'adventice : *Viola arvensis*. Par conséquent, il est possible que dans d'autres zones géographiques, avec des communautés de carabes différentes, les espèces-clés identifiées ne soient pas les mêmes. De même, pour d'autres graines d'adventices que *V. arvensis,* on peut s'attendre à des espèces-clés différentes qui présenteraient une forte préférence pour ces nouvelles graines mais pas spécialement pour *V. arvensis*. Pour vérifier cela, nous avons appliqué les arbres de régression aux données du projet BioAWARE qui couvre une grande étendue spatiale et qui mesure la prédation des graines de *Poa annua*. La construction d'un arbre de régression sur ces données nous permet de constater que *H. rufipes* (=*Pseudoophonus rufipes*) est une espèce-clé commune aux deux jeux de données (**Figure IX.3**). Certaines espèces, bien que différentes entre les pays, peuvent être fonctionnellement proches et jouer le même rôle dans les parcelles (Gagic *et al.*, 2015). Par exemple dans les données de BioAWARE l'espèce omnivore dominante en France et en Autriche est *P. cupreus* tandis que plus au nord, en République tchèque et en Suède, cette espèce est beaucoup moins présente, et remplacée par *P. melanarius*. Ainsi certaines espèces-clés peuvent être différentes entre les pays, ce qui peut expliquer qu'elles ne ressortent pas dans les arbres de régression (**Figure IX.3**).

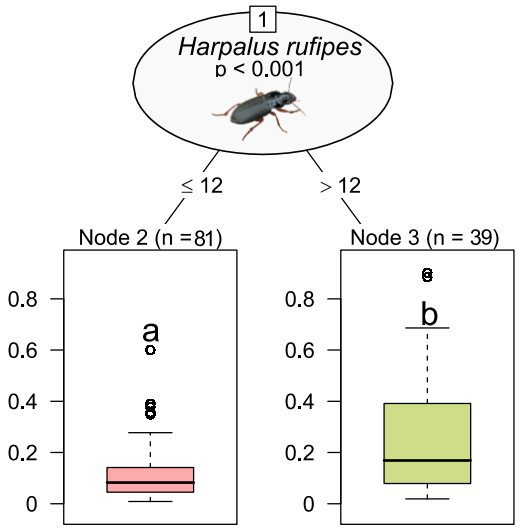


Figure IX.3 : Arbre de régression appliqué au jeu de données BioAWARE sur toutes les espèces en prenant en compte les deux sessions (2 x 60 observations). Réalisée à l'aide de la fonction *lmertree* (Fokkema *et al.*, 2017) avec la prise en compte de la session et du pays en effet aléatoire.

Une option pourrait être d'appliquer la méthode des arbres de régression non pas à l'identité des espèces mais plutôt à leurs traits fonctionnels pour identifier les traits-clés qui sont associés à des niveaux importants de prédation. Cette option pourrait être plus universelle que l'utilisation de l'identité des espèces qui peut varier en fonction de la géographie. Toutefois l'approche par traits fonctionnels est limitée par le manque de disponibilité d'informations pour beaucoup d'espèces. C'est notamment le cas

des traits fonctionnels liés aux mandibules (Acorn & Ball, 1991; Ingerson-mahar, 2014) qui pourraient être des déterminants importants de la prédation des graines. L'approche des réseaux trophiques pourrait aussi s'avérer intéressante pour identifier les espèces-clés de carabes impliquées dans la prédation de graines, mais aussi pour caractériser celles qui sont susceptibles de s'orienter vers des proies alternatives (Bohan *et al*., 2013; Pocock *et al.*, 2012).

2.2. L'effet de la complémentarité et des interactions entre les carabes-clés sur la prédation de graines

La complémentarité de niche entre les prédateurs, et notamment la complémentarité d'utilisation des ressources trophiques, peut accroître l'efficacité globale de la prédation de proies (Finke & Snyder, 2010; Peralta *et al.*, 2014). Dans le **Chapitre 5**, la réalisation des arbres de régression sur les genres révèle que la prédation des graines de *V. arvensis* est plus importante lorsque les espèces du genre *Harpalus* co- occurrent avec celles du genre *Poecilus*. Ce résultat suggère que ces deux genres de carabes pourraient présenter une forme de complémentarité qui conduirait à des taux de prédation plus importants lorsqu'ils sont ensemble. L'étude comportementale de deux espèces communes parmi ces genres de carabe, *P. cupreus* et *H. affinis* a révélé qu'elles avaient deux stratégies d'approvisionnement différentes et potentiellement complémentaires (Charalabidis *et al*., 2019). Tout d'abord, ces deux espèces diffèrent par leurs préférences relatives pour les graines d'adventices (Charalabidis *et al.*, 2019; Deroulers & Bretagnolle, 2019; Petit *et al*., 2014) mais aussi par leur latence avant la consommation des graines : *H. affinis* consomme un large panel d'espèces de graines mais uniquement après un certain délai, tandis que *P. cupreus* consomme les graines plus rapidement mais uniquement d'un nombre restreint d'espèces d'adventices (Charalabidis *et al.*, 2019). Ces deux stratégies de consommation de graines pourraient exister simultanément au champ, et leur complémentarité en termes d'éventail de graines consommées et de timing pourrait conduire à des taux de prédation plus homogènes entre les espèces d'adventices, et plus fort pour les espèces de graines qui sont préférées par les deux carabes, comme par exemple pour les graines de *T. officinale*. Toutefois, dans l'expérimentation des mésocosmes (**Chapitre 8**), l'association de ces deux espèces n'a pas conduit à des taux de prédation de graines plus élevés que lorsqu'elles étaient séparées. Au contraire, lorsque ces deux espèces de carabes étaient ensemble, nous avons trouvé que la consommation de certaines graines était plus faible que celle attendue. Ce résultat peut être le signe que des interactions directes ou indirectes entre les carabes ont pu conduire à une forme d'antagonisme. Ces résultats nous ont permis de générer des hypothèses sur l'effet d'interactions directes, comme des interférences, ou indirectes, comme des modifications comportementales entre les carabes sur la prédation des graines et de les tester à l'aide des microcosmes (**Chapitre 6** et **Chapitre 7**).

Certaines interactions entre les carabes, comme l'évitement (Guy *et al.*, 2008) ou la prédation intraguilde (Currie, 1996) ont parfois des retombées négatives sur l'efficacité de la consommation de proies (Lang, 2003; Lang *et al.*, 2012; Prasad & Snyder, 2004). Ces interférences peuvent survenir entre des carabes d'espèces différentes, mais aussi entre des individus de la même espèce. Parfois, la présence d'autres espèces prédatrices ou compétitrices peut induire des effets indirects sur la performance ou le comportement des prédateurs (*non-consumptive effects*) (De Heij & Willenborg, 2020; Finke & Snyder, 2010). Cependant, pour la prédation des graines d'adventices, peu de preuves sont apportées sur l'effet de ces interactions directes ou indirectes entre les carabes sur leur consommation des graines. A l'aide

des microcosmes, nous avons tenté de décrire les mécanismes d'interactions entre les individus de la même espèce (conspécifique) ou d'espèces différentes. Nos résultats révèlent que la présence de conspécifiques et des interactions qu'ils peuvent avoir entre eux n'ont pas affecté la consommation des graines lors des tests dans les microcosmes (**Chapitre 6** et **Chapitre 7**). Ces résultats recoupent ceux de Charalabidis *et al.*, (2017, 2019) qui n'avaient pas observé de changement de comportement ou de consommation chez les carabes en présence de l'odeur de conspécifiques. De même, la présence et les interactions avec d'autres espèces compétitrices n'ont pas modifié les niveaux de prédation de graines (**Chapitre 7**). Comme suggéré par Charalabidis *et al.*, (2017) le risque lié à la compétition n'est probablement pas suffisant pour provoquer des modifications du comportement alimentaire, contrairement au risque de prédation qui peut entraîner la mort des individus. En effet, Charalabidis *et al.*, (2017) ont mis en évidence que dans des contextes de prédation induits par la présence d'odeurs d'un prédateur intraguilde (*P. melanarius*), *H. affinis* adaptait son comportement pour consommer les graines plus rapidement et en plus grande quantité. Cette adaptation de la stratégie d'alimentation a été aussi observée au champ, où le risque de prédation induit par des odeurs de micromammifères augmente la consommation des graines d'adventices par les carabes (Blubaugh *et al.*, 2017). Dans le **Chapitre 5**, les arbres de régression ne révèlent pas clairement d'effet d'antagonisme à l'exception d'un des arbres réalisés à l'échelle des espèces. Dans ce dernier cas, lorsque les espèces-clés sont suffisamment abondantes alors la présence de *Carabus auratus*, un carabe carnivore de grande taille (Homburg *et al.*, 2014), est généralement associée à une prédation des graines plus variable et moins intense que lorsqu'il est absent. Contrairement à l'approche en mésocosme (**Chapitre 8**) dans lesquels nous avons détecté une forme d'antagonisme entre différentes espèces, nous n'avons pas détecté ce signal dans les microcosmes (**Chapitre 7**).

Au cours de la thèse, nos différentes approches ont permis de détecter des signaux de complémentarités et d'antagonismes entre les espèces (**Chapitre 5** et **Chapitre 8**), mais les dispositifs mis en place en conditions contrôlées n'ont pas permis d'identifier les mécanismes sous-jacents (**Chapitre 6** et **Chapitre 7**). Les expériences des microcosmes suggèrent plutôt une absence d'effets des interactions intra et interspécifiques sur la prédation des graines, et donc une relation linéaire entre les carabes et la prédation. Les espèces utilisées dans les microcosmes pourraient ne pas représenter un risque réel de compétition ou de prédation, et l'utilisation d'espèces plus grandes comme *P. melanarius* ou *C. auratus*, ou des micromammifères, pourrait assurer une meilleure détection des effets d'interactions sur la prédation des graines. De plus, le dispositif en microcosme est probablement trop petit pour que certaines modifications comportementales comme l'évitement soit réalisable par les carabes (Guy *et al.*, 2008).

3. La prédation des graines est modulée par les proies alternatives

3.1. La dépendance de l'efficacité des omnivores à la présence des proies alternatives

L'efficacité des carabes à consommer les graines d'adventices dépend du contexte biotique et notamment de la présence de proies animales qui représentent une alternative à la prédation des graines. Au cours du **Chapitre 4** nous avons montré plus spécifiquement que la consommation des graines sur

les cartes de prédation par les omnivores était réduite par l'augmentation de la biomasse de proies animales. En revanche, cet effet négatif n'est pas détecté pour la prédation exercée par les granivores. Les analyses moléculaires conduites sur BioAWARE (**Figure IX.4**) permettent de constater que tous les carabes, quelle que soit leur guilde trophique, semblent consommer des proies animales et végétales (Frei *et al*., 2019). Cependant, on pourrait s'attendre à ce que les espèces classées dans la bibliographie comme granivores consomment des quantités moins importantes de proies animales que les omnivores, et qu'ils consomment en priorité les graines. C'est ce que suggèrent nos résultats, puisque pour ces espèces granivores nous n'avons pas observé d'effets négatifs des proies alternatives animales sur la consommation de graines alors que cet effet a été détecté chez les omnivores. Nos résultats révèlent ainsi l'existence d'un compromis entre le service de prédation des graines et des proies animales par les omnivores. Ce compromis peut expliquer en partie pourquoi la relation entre les carabes et la prédation des graines n'est pas toujours vérifiée et semble dépendre du contexte biotique qui n'est généralement pas pris en compte (Davis *et al*., 2013; Davis & Raghu, 2010; Mauchline *et al*., 2005; Saska *et al*., 2008). Ce résultat pourrait être confirmé par la réalisation d'expérimentations conduites en laboratoire, dans des mésocosmes ou directement au champ, afin de tester comment la prédation des graines est affectée par différents types de proies animales et avec différentes quantités. Ce genre d'étude est à l'heure actuelle réalisé uniquement pour la prédation des ravageurs par les carabes avec la présence ou l'absence de proies alternatives animales (Mair & Port, 2001; Prasad & Snyder, 2006; Renkema *et al.*, 2012; Symondson *et al.*, 2006; von Berg *et al*., 2009), et n'incluent que très rarement des graines (Frank *et al.*, 2011).

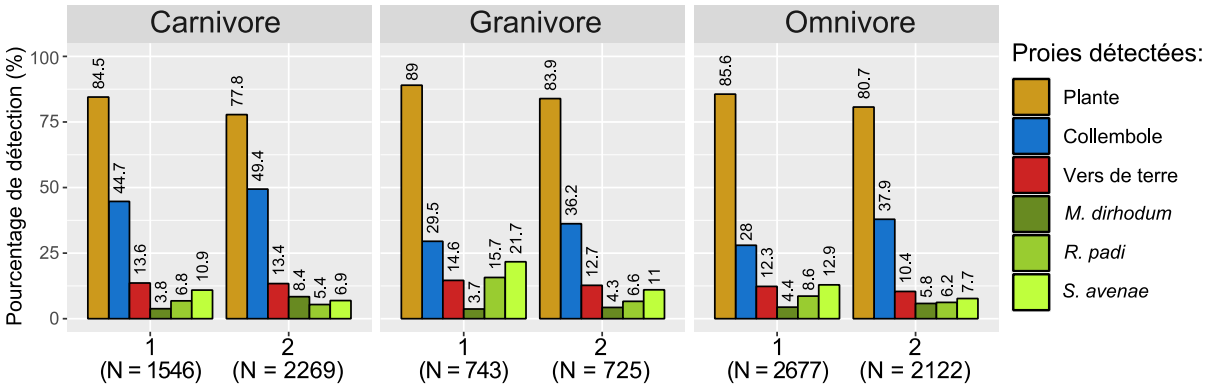


Figure IX.4 : Fréquences de détection des différentes proies (plante, collembole, vers de terre et 3 espèces de pucerons : *Metopolophium dirhodum, Rhopalosiphum padi* et *Sitobion avenae*) obtenues par des analyses PCR mutliplex des régurgitations des carabes en fonction de leur guilde trophique (omnivore, granivore et carnivore) et de la session (1 ou 2). Résultats non publiés issus du projet BioAWARE.

Nous n'avons pas détecté d'effet des proies alternatives sur la relation entre les omnivores et le renouvellement de la banque de graines, probablement car cette dernière est estimée sur une année entière alors que les proies ont été échantillonnées seulement au cours de deux sessions ponctuelles. Cependant, nous pouvons imaginer que les proies alternatives peuvent aussi freiner la régulation des adventices lorsqu'elles sont présentes au moment où les carabes contribuent le plus à réduire le nombre de graines qui intègrent le stock semencier du sol.

3.2. Un effet variable dans le temps et suivant le type de proies alternatives

Toutes les proies animales, bien que fréquemment détectées dans les contenus stomacaux des carabes (Frei *et al.*, 2019; Roubinet *et al.*, 2018; Staudacher *et al.*, 2018) ne semblent pas représenter une alternative à la prédation des graines. En effet, parmi les trois groupes d'arthropodes testés seule la disponibilité des Collembola et des Aphididae apparaît comme antagoniste à la prédation des graines par les omnivores. Les analyses PCR multiplex conduites sur BioAWARE (**Figure IX.4**) mettent en avant que les carabes consomment plus fréquemment des collemboles que les trois espèces de pucerons testées. Ces différences de sélection entre les proies alternatives peut provenir de leur qualité, des préférences des prédateurs (Bilde & Toft, 1997) mais aussi de leur accessibilité. Par exemple, les pucerons sont essentiellement dans la végétation et sont moins accessibles que les proies au sol. De nombreuses autres proies, que nous n'avons pas pu quantifier dans le projet BioAWARE sont aussi susceptibles de réduire l'efficacité des omnivores à consommer des graines. C'est probablement le cas des limaces (Bohan *et al.*, 2000) ou des vers de terre - **Figure IX.4** (Frei *et al.*, 2019). Nos conclusions sur l'identité des proies alternatives concernent les 60 parcelles échantillonnées dans BioAWARE, mais nous pouvons imaginer que dans d'autres parcelles avec des contextes biotiques différents l'identité des proies alternatives change.

L'effet des proies alternatives sur la prédation des graines est variable au cours du temps (Chailleux *et al.*, 2014). L'effet négatif des pucerons et des collemboles est détecté juste avant la récolte lorsque les carabes semblent contribuer le plus à la régulation de la banque de graines (**Chapitre 4**), tandis que plus tôt, au milieu de la saison culturale, les proies n'ont pas d'effet, ou alors ont un effet positif sur la prédation des graines, comme c'est le cas des collemboles. Le rôle des proies alternatives sur la prédation des graines par les carabes est encore ambigu, mais nos travaux nous ont permis de générer deux hypothèses à tester :

- H1 - Les proies alternatives pourraient avoir un rôle bénéfique pour la prédation des graines lorsqu'elles sont présentes dès le début de la saison culturale lorsque les graines sont encore peu disponibles. A cette période, les proies alternatives permettraient une colonisation plus rapide des parcelles par les prédateurs généralistes et leur maintien (Symondson *et al.*, 2002b). Ainsi, lorsque la pluie de graines va s'intensifier au cours de la saison culturale, les carabes seront déjà présents et prêts à consommer les graines. Certaines espèces, comme par exemple *P. cupreus,* ont tendance à consommer des proies animales en début de saison mais s'orientent par la suite vers la consommation de graines. Ce changement de régime alimentaire est cohérent avec les résultats obtenus au **Chapitre 4**, dans lequel on voit que la relation entre carabes omnivores et prédation des graines est valable uniquement à la fin de la période culturale (Lundgren, 2009a).
- H2 - Il est possible que les proies alternatives aient un rôle négatif pour la prédation des graines lorsque les deux co-occurrent, ce qui pourrait correspondre à la période précédant la récolte (Lundgren, 2009b). Lorsque les pluies de graines deviennent intenses et que le nombre de graines disponibles au sol est important, alors les proies alternatives pourraient jouer un rôle négatif pour la prédation des graines qui serait à ce moment-là essentielle pour réduire le nombre de graines qui intègrent le stock semencier.

Un suivi temporel plus fin des parcelles permettrait de mieux identifier les périodes durant lesquelles les graines et les proies co-occurrent au même endroit et à partir de quelle quantité les proies alternatives freinent la prédation des graines par les omnivores. Ces suivis pourraient se poursuivre après

la récolte de la culture, et s'accompagner de la collecte des régurgitations des carabes pour mieux caractériser la compétition qui peut exister entre la prédation des graines et celle des proies alternatives.

4. Comment renforcer le processus de prédation et de régulation des graines d'adventices par les carabes ?

4.1. Une prédation de graines souvent limitée par le nombre de carabes

La prédation des graines d'adventices apparaît à plusieurs reprises au cours de la thèse comme étant limitée par un nombre trop faible de carabes dans les parcelles cultivées, notamment en ce qui concerne les espèces-clés de carabes qui sont des acteurs majeurs de la prédation. Dans le **Chapitre 5**, les arbres de régression ont permis de dévoiler que sur les 470 transects échantillonnés seulement 10% d'entre eux possédaient un nombre suffisant de carabes appartenant aux genres-clés *Harpalus* et *Poecilus* pour atteindre des niveaux de prédation importants. Pour la très grande majorité des transects (64%) la prédation des graines est faible et associée à un nombre insuffisant de carabes-clés. Par conséquent, dans la région dijonnaise, qui se caractérise par une gestion agricole relativement intensive et par des paysages de grandes cultures simplifiés, la prédation des graines est limitée par le manque de carabes-clés tels que *H. affinis, H. dimidiatus* ou encore *H. rufipes* (=*Pseudoophonus rufipes*). Cette dernière semble être une espèce-clé pour la prédation de plusieurs graines d'adventices à travers l'Europe (**Figure IX.3**) et même aux États-Unis (Harrison & Gallandt, 2012), mais dont l'abondance apparaît aussi comme étant trop limitée dans beaucoup de parcelles du projet BioAWARE (**Figure IX.3**).

Dans une perspective de renforcement de la régulation des adventices, nous avons essayé de quantifier le nombre de carabes capturés nécessaires pour entraîner une réduction du stock semencier. Pour cela nous avons utilisé l'équation du modèle réalisé au cours du **Chapitre 4** et dont l'objectif était d'expliquer la taille de la banque de graines (BdG) en 2018 à partir : de celle de 2017, de l'activité-densité (AD) de tous les carabes lors de la session 2, de la proportion de culture dans le paysage (pCrop) et de l'intensité de gestion parcellaire (Gestion). L'équation issue du modèle est présentée ci-dessous :

$$\log(BdG\ 2018)=0.73*\log(BdG\ 2017)-0.31*\log(AD\ carabes)-0.05*Gestion+0.13*pCrop+3.18$$

A l'aide de la fonction *invest* du package R *investr* (Greenwell & Kabban, 2014), et en fixant les autres paramètres du modèle à leur valeur moyenne dans le jeu de données (*Gestion* =2.84 visites/parcelle; *pCrop* =55% et *BdG 2017* = 140 graines/parcelles), nous avons estimé que le seuil d'AD de carabes à partir duquel le modèle prédit une réduction de la banque de graines est en moyenne de 295 (intervalle de confiance à 95% = [122 ; 480]) carabes capturés avec 16 pièges ouverts pendant 7 jours. Cette valeur, bien qu'elle soit très variable et issue d'un modèle à visée explicative et non pas prédictive, permet tout de même d'apporter un ordre de grandeur. Cette valeur-seuil est atteinte dans 38/60 parcelles dont 15 proviennent d'Autriche, et indique que, dans les autres pays, le nombre de carabes semble trop limité pour contribuer significativement à réduire la banque de graines. Quantifier de manière plus fine la quantité de carabes nécessaires pour réduire le stock semencier dans une variété de contexte de gestion agricole et de paysage pourrait permettre de communiquer plus facilement et de manière plus concrète sur la contribution des carabes à la régulation des adventices. Cette quantification pourrait venir appuyer et guider les démarches de lutte par conservation en fournissant des objectifs chiffrés indicatifs à

atteindre en termes d'abondance de carabes. Pour convaincre les agriculteurs de l'intérêt de la régulation biologique des adventices par les carabes nous pourrions mobiliser plusieurs indicateurs : i) les taux de prédation relevés sur les cartes, ii) le nombre de carabes capturés et iii) la valeur de régulation du stock semencier (par exemple R = log (stock 2018/stock 2017)). A long terme, nous pourrions espérer traduire la réduction du stock semencier permise par les carabes en une réduction possible du désherbage chimique par les agriculteurs, ce qui pourrait permettre de mieux sensibiliser ces derniers à l'intérêt de ce service écosystémique en utilisant un indicateur économique qui s'avère souvent plus pertinent pour eux (Trabelsi *et al*., 2016).

Pour favoriser le service de prédation et de régulation des graines d'adventices dans les parcelles, on pourrait favoriser l'abondance des carabes et notamment celle des espèces-clés de carabes. De plus, les expériences conduites en microcosme (**Chapitre 6** et **Chapitre 7**) sur ces espèces-clés ne révèlent pas d'effets négatifs des interactions intraspécifiques sur la prédation des graines, ce qui suggère que la relation entre l'abondance des carabes conspécifiques et la prédation pourrait être linéaire, du moins dans une certaine limite d'abondance (Lang *et al.*, 2012). Nous pourrions chercher plus spécifiquement à favoriser les espèces-clés granivores dont la prédation est moins sensible aux proies alternatives et plus stable dans le temps (**Chapitre 4**), bien que nous n'ayons pas mis en évidence leur contribution à la banque de graines probablement car ils sont trop peu abondants dans le jeu de données de BioAWARE [médiane = 17.5, min = 0 ; max = 441 granivores capturés].

4.2. Favoriser les carabes pour optimiser la prédation des graines

L'abondance et la diversité des arthropodes dans les parcelles sont déterminées en grande partie par la complexité du paysage environnant (Chaplin-Kramer *et al*., 2011; Landis, 2017; Shackelford *et al*., 2013) et par la gestion agricole (Letourneau & Goldstein, 2001; Lichtenberg *et al*., 2017; Tuck *et al.*, 2014). Ces deux paramètres peuvent être considérés comme des leviers mobilisables par les agriculteurs dans le cadre de la lutte biologique par conservation pour favoriser les carabes et les régulations biologiques des adventices (Sarabi, 2019). Comme nous l'avons constaté au cours du **Chapitre 3**, les carabes répondent différemment à ces deux paramètres en fonction de leur identité et de leur guilde trophique (Jowett *et al.*, 2019; Purtauf *et al*., 2005a, 2005b; Vanbergen *et al.*, 2010). En théorie, il pourrait donc être possible de favoriser de manière plus spécifique certaines espèces ou guildes trophiques que d'autres.

A l'échelle paysagère, les résultats obtenus au **Chapitre 3** suggèrent que l'activité-densité des granivores augmente avec la diversité des cultures dans le paysage, ce qui vient appuyer les résultats d'études précédentes (Palmu *et al*., 2014; Vanbergen *et al.*, 2010). Ce résultat souligne l'importance de l'hétérogénéité cachée du paysage, qui désigne la composition et la configuration de la mosaïque agricole, pour expliquer la diversité des ennemis naturels dans les parcelles (Vasseur *et al.*, 2013). En particulier, de fortes proportions d'occupation du sol par les prairies et le colza favorisent les carabes (Labruyere *et al.*, 2016b; Purtauf *et al.*, 2005b), notamment les granivores (Trichard *et al.*, 2013). Ces habitats sont considérés comme de haute qualité pour les carabes car ils accueillent des individus en meilleure condition nutritionnelle que dans d'autres habitats (Labruyere *et al.*, 2017, 2016b) car ils fournissent des refuges et des ressources trophiques (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Landis *et al.*, 2000). Les omnivores, quant à eux, sont favorisés par une forte connectivité entre les cultures et les habitats semi-naturels (**Chapitre 3**). Ces deux habitats sont généralement complémentaires et accueillent des

communautés de carabes différentes (Massaloux *et al.*, 2020). Cependant, la mise en place de paysages favorables aux ennemis naturels comme les carabes nécessite la coopération et la coordination des différents acteurs du paysage, souvent très difficile à mettre en place (Salliou *et al.*, 2019). A l'échelle de l'agriculteur, l'implantation d'infrastructures agro-écologiques comme les bandes enherbées ou les bordures pérennes, peuvent être un levier plus facile à mobiliser pour favoriser les carabes (Dainese *et al.*, 2017; Holland *et al.*, 2016). Ces infrastructures sont des refuges pour les carabes qui vont s'y abriter, notamment pour passer l'hiver, et constituent des réservoirs à carabes au début du printemps. Les infrastructures agro-écologiques favorisent la connectivité entre les cultures et les habitats semi-naturels, et peuvent assurer une colonisation plus rapide des parcelles par les carabes à la sortie de l'hiver.

A l'échelle parcellaire, les agriculteurs peuvent aussi modifier leur gestion agricole pour favoriser les carabes (Brooks *et al.*, 2003; Holland & Luff, 2000). Par exemple, le choix de la culture est un facteur important pour les carabes car il conditionne certains paramètres environnementaux tels que la densité de la végétation (Honěk & Jarošík, 2000), les conditions abiotiques (Saska *et al*., 2013) et biotiques, ou encore les pratiques agricoles qui affectent les carabes. Par conséquent, certaines cultures comme le colza ont tendance à accueillir plus de carabes que d'autres, notamment des espèces-clés telles que *P. cupreus* ou *A. similata* (Labruyere *et al.*, 2016b). Pour accroître l'abondance des carabes dans leurs parcelles, les agriculteurs peuvent opter pour l'adoption d'un travail superficiel du sol (Holland & Reynolds, 2003; Thorbek & Bilde, 2004) et d'une diminution de l'usage des pesticides qui peuvent avoir des effets létaux sur les carabes et leurs proies (Brust, 1990). Dans les arbres de régression obtenus lors du **Chapitre 5**, nous remarquons que les transects qui accueillent les genres-clés de carabes (*Harpalus* et *Poecilus*) en abondance suffisante appartiennent majoritairement à des parcelles cultivées en semi-direct sous couvert végétal (**Figure IX.5**). Réduire l'intensité locale de la gestion agricole peut permettre à certaines espèces de boucler la totalité de leur cycle de vie dans les parcelles et d'être moins dépendantes de la présence de refuges dans les alentours (Petit *et al*., 2017). Cependant si la gestion agricole locale est trop intense, alors les effets positifs du paysage peuvent ne pas être suffisants pour favoriser les carabes et les niveaux de prédation de graines (Ricci *et al.*, 2019). Ainsi, pour favoriser l'abondance des carabes dans les parcelles, il est important de considérer à la fois le paysage et la gestion agricole locale.

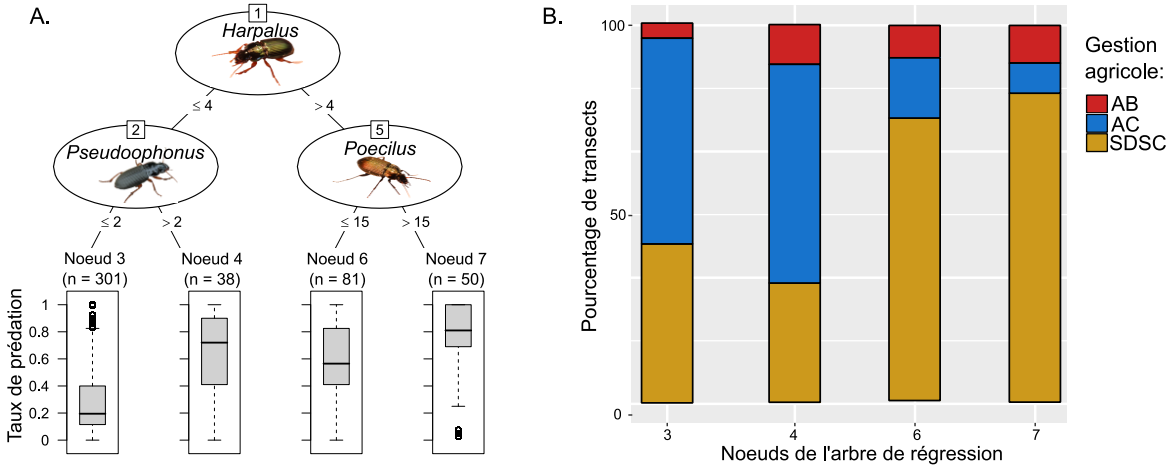


Figure IX.5 : A. Représentation de l'arbre de régression obtenu pour les genres de carabes à l'échelle du transect, et **B.** les proportions de transects associées à chaque type de gestion agricole (AB : agriculture biologique, AC : agriculture conventionnelle et SDSC : semi-direct sous couvert végétal) pour chaque nœud de l'arbre.

L'application de la méthode des SEM (**Chapitre 3**) pourrait être appliquée de façon plus spécifique aux espèces-clés de carabes afin d'identifier les déterminants du paysage et de la gestion agricole qui favorisent en particulier ces espèces-là. En parallèle, les arbres de régression (**Chapitre 5**) pourraient aussi être mobilisés pour identifier les caractéristiques paysagères et celles de la gestion agricole associées à de fortes abondances de carabes-clés, mais aussi d'identifier les associations paysage-gestion qui leur sont les plus favorables. La combinaison de ces approches pourrait générer des lignes directrices à suivre par les agriculteurs pour renforcer les communautés de carabes en espèces-clés.

4.3. La nécessité de prendre en compte les interactions biotiques avec les ressources

Les carabes sont impliqués dans un ensemble complexe d'interactions multi-trophiques. Ainsi les effets du paysage et de la gestion agricole sur les communautés de carabes ne sont pas seulement directs mais sont aussi indirects en modulant le contexte biotique de la parcelle, incluant la flore adventice et les ressources trophiques (**Chapitre 3**). Le contexte paysager et les pratiques affectent les organismes de plusieurs niveaux trophiques : les plantes, les herbivores et les prédateurs, ce qui conduit à des effets indirects qui cascadent le long des chaînes trophiques. Ce constat a été noté dans des systèmes agricoles tropicaux (Barnes *et al.*, 2014; Jacquot *et al.*, 2019), mais concernant les carabes seules des preuves partielles ont été apportées (Emmerson *et al.*, 2016; Puech *et al.*, 2015). Le démêlage de ces effets directs et indirects constitue un énorme défi à relever pour accroître notre compréhension de la manière dont la structure du paysage et les pratiques agricoles affectent les communautés d'ennemis naturels et leur suppression des bioagresseurs (Haan *et al.*, 2020). Pour cela, nous pourrions favoriser les suivis écologiques le long de gradients paysagers et de gestions agricoles locales sur le long terme, mais aussi considérer la gestion agricole à l'échelle du paysage. A l'heure actuelle, les effets de l'expansion de certaines gestions agroécologiques dans le paysage, comme l'agriculture biologique ou l'agriculture de conservation, sont assez peu considérés bien qu'ils pourraient constituer un déterminant majeur des communautés des ennemis naturels (Petit *et al.*, 2020). En complément, le contexte biotique

et abiotique des parcelles devrait être plus souvent pris en compte, bien que cela implique des échantillonnages plus conséquents.

Au cours du **Chapitre 3** nous avons pu identifier à l'aide des *structural equation modeling* (SEM) que la complexité du paysage affectait à la fois directement et indirectement les carabes, alors que l'intensité de la gestion agricole réduisait la diversité et l'abondance des carabes uniquement par des effets indirects. Les effets indirects sont essentiellement médiés par les ressources trophiques : les omnivores dépendent à la fois des ressources en graines et en proies animales, tandis que les granivores dépendent uniquement des graines disponibles. Par conséquent, il apparaît indispensable de prendre en compte les effets en cascade *via* les ressources trophiques pour comprendre comment favoriser les carabes. Ces derniers sont favorisés par des communautés diversifiées d'adventices (Saska *et al.*, 2014) et de graines (**Chapitre 3**). Ce résultat pourrait être utilisé pour renforcer les communautés de carabes présentes dans les parcelles. Ce constat peut sembler paradoxal dans le cadre de la gestion des adventices (Petit *et al.*, 2015b), mais il s'avère que des communautés d'adventices diverses, qui limitent la dominance de certaines espèces d'adventices très nuisibles, permettent d'atténuer les pertes de rendements (Adeux *et al.*, 2019). Les traits fonctionnels des adventices qui favorisent les carabes pourraient être identifiés afin d'implanter ces plantes en bordure, dans la mesure où il ne s'agit pas d'adventices problématiques (Gardarin *et al.*, 2018).

La diversité des ennemis naturels et la densité de leurs proies interagissent de différentes manières, avec des relations causales parfois réciproques (Cardinale *et al.*, 2006b) : les prédateurs peuvent s'agréger autour des proies (effet ascendant - *bottom-up*), ce qui conduit à une relation positive entre les proies et leurs prédateurs, mais ces derniers peuvent aussi exercer un effet suppressif sur les proies (effet descendant - *top-down*) qui se caractérise souvent par une relation proie-prédateur négative. Au cours du **Chapitre 3** nous avons remarqué à la fois des relations positives et négatives entre les carabes et les ressources trophiques - qui peuvent résulter d'effets ascendants ou descendants - sans parvenir pour autant à caractériser les mécanismes sous-jacents. Un suivi temporel plus fin des carabes et de leurs proies nous permettrait d'identifier les phénomènes d'agrégation des carabes autour des proies (*bottom-up*) (Frank *et al.*, 2011; Kulkarni *et al.*, 2017a), et les situations pour lesquelles cette agrégation conduit à une réduction des proies initialement disponibles (*top-down*) (Bohan *et al.*, 2000).

L'adoption d'une gestion agroécologique des parcelles pourrait favoriser les carabes mais aussi la présence de proies animales alternatives aux graines (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Landis, 2017; Shackelford *et al.*, 2013). Au cours du **Chapitre 4** nous avons vu que la disponibilité de proies alternatives, telles que les pucerons ou les collemboles, réduisait la performance individuelle des carabes omnivores pour la consommation des graines. Les paysages hétérogènes abritent des réseaux trophiques moins spécialisés qui reflètent la diversification du régime alimentaire des prédateurs (Staudacher *et al.*, 2018). Bien que la disponibilité des proies alternatives réduise l'efficacité individuelle des carabes, elle peut aussi favoriser leur abondance à court terme *via* l'agrégation des carabes autour des proies, et à long terme, elles peuvent contribuer à un régime alimentaire varié pour les carabes et augmenter leur longévité et leur reproduction (Harwood *et al.*, 2009; Haschek *et al.*, 2012). Par exemple, la taille de certaines espèces-clés comme *H. affinis* est plus importante dans les paysages complexes avec beaucoup de cultures conduites en agriculture biologique, ce qui se répercute positivement sur leur consommation individuelle de graines (Diekötter *et al.*, 2016). Ainsi sur le long terme, la perte d'efficacité individuelle

pour la prédation des graines causée par les proies alternatives pourrait être compensée, voire surpassée, par l'apparition de communautés de carabes plus abondantes, et avec des individus plus grands et en meilleure condition nutritionnelle.

4.4. Quel rôle de la diversité des carabes ?

L'intensité de la prédation d'une espèce de graine en particulier semble dépendre essentiellement de l'abondance de quelques espèces de carabes-clés (**Chapitre 5**), qui sont pour la plupart très efficaces pour consommer cette graine. En revanche, le renouvellement de la banque de graines est mieux décrit lorsque les abondances de toutes les espèces de carabes sont prises en compte (**Chapitre 4**). Contrairement aux cartes de prédation, sur lesquelles une seule espèce d'adventices est exposée, la banque de graines est constituée d'une multitude d'espèces d'adventices. Ainsi, suivant si l'on cherche à contrôler une espèce d'adventice en particulier ou bien un ensemble d'espèces, ce ne sont pas les mêmes caractéristiques des communautés des carabes qu'il faut considérer. Dans le cas d'un contrôle généralisé des adventices, il est possible que des communautés de carabes riches en espèces soient les plus intéressantes. En effet, des communautés diversifiées comprenant des espèces aux préférences complémentaires (Charalabidis *et al*., 2019) pourraient permettre de contrôler de manière plus homogène un large spectre d'adventices.

De manière générale, les communautés diversifiées d'ennemis naturels conduisent à stabiliser le contrôle biologique dans le temps mais aussi l'espace (Griffin *et al*., 2010; Tylianakis *et al.*, 2006). Par conséquent, des communautés de carabes plus diversifiées, comprenant des espèces complémentaires dans le temps pourraient se relayer pour consommer les graines, et fournir une prédation spatio-temporellement plus stable. Russell *et al.* (2017) ont mis en évidence que la complémentarité temporelle des espèces de carabes pouvait assurer un maintien de la prédation de proies animales dans le temps. De plus, Lami *et al.*, (2019) ont récemment montré que des communautés de carabes riches en espèces de petites tailles assurent une prédation de graines plus intense et spatialement plus stable. Toutefois, cela n'est pas vérifié avec les espèces de grandes tailles qui réalisent probablement de la prédation intraguilde. Plusieurs études se sont intéressées à la dynamique spatio-temporelle des carabes et des niveaux de prédation (Holland *et al*., 2009, 2005; Trichard *et al.*, 2014; Warner *et al.*, 2008), sans pour autant s'intéresser à l'effet de la diversité des carabes sur la stabilité des niveaux de prédation.

Les contrôles biologiques des insectes ravageurs et des adventices sont rarement étudiés simultanément par les chercheurs (Crowder & Jabbour, 2014), bien qu'un compromis semble exister entre ces deux services (**Chapitre 4**). Un accroissement de la diversité des carabes pourrait contribuer à atténuer le compromis entre la prédation des graines et des proies animales, en favorisant une complémentarité entre les espèces de carabes qui consomment préférentiellement des graines ou des proies animales. Ainsi cela pourrait rendre la prédation des graines plus résiliente à la présence de proies animales. Cependant, l'effet de la richesse des ennemis naturels sur le contrôle biologique des adventices est beaucoup moins commun que pour les ravageurs, probablement car une partie des consommateurs de graines sont aussi capables de réaliser de la prédation intraguilde (Crowder & Jabbour, 2014). Cela est d'autant plus vrai lorsque l'on considère les différents acteurs de la prédation des graines, c'est-à-dire les invertébrés mais aussi les vertébrés (Crowder & Jabbour, 2014; Finke & Snyder, 2010).

Considérer l'ensemble des prédateurs, et adopter une approche multi trophique permettraient d'identifier les antagonismes qui existent entre les différents prédateurs et entre les proies, et qui entravent l'optimisation simultanée de la prédation des ravageurs et des graines d'adventices.

L'approche des réseaux écologiques et en particulier des réseaux d'interactions trophiques pourrait permettre de mesurer la résilience et la stabilité d'un service qui ne dépendrait peut être pas seulement de la diversité des organismes mais aussi de la configuration et du schéma d'interactions qui existent entre les espèces (Bohan *et al.*, 2013). L'utilisation des réseaux permet aussi de révéler les compromis qui peuvent exister entre certaines espèces, en effet les pratiques agro-écologiques peuvent favoriser certaines espèces au détriment d'autres, ce qui peut se traduire aussi par un compromis entre services écosystémiques (Pocock *et al*., 2012).

Au-delà de la prédation des graines, la diversité des organismes pourrait affecter la fourniture d'une grande variété de services écosystémiques, dont l'intensité est probablement déterminée par la présence d'espèces-clés (Cardinale *et al*., 2006a; Harrison *et al*., 2014). Atteindre une multiplicité des services écosystémiques, incluant les régulations biologiques de différents bioagresseurs, nécessite de considérer à la fois les contextes biotiques et abiotiques à l'échelle parcellaire locale et du paysage pour identifier les complémentarités et les antagonismes entre les prédateurs. En parallèle, cela demande aussi de réunir les différents acteurs de la recherche et du monde agricole, pour concevoir des paysages qui optimisent ces services écosystémiques (Hatt *et al.*, 2017).

5. Conclusion

Notre travail a mobilisé un ensemble d'approches complémentaires pour caractériser la prédation et la régulation des graines d'adventices par les carabes, en les replaçant dans le contexte biotique complexe des parcelles. Ce dernier peut moduler directement l'efficacité de la prédation des graines *via* la présence de proies alternatives et d'interactions entre les carabes, mais aussi indirectement en structurant les communautés de carabes. La multiplicité des approches utilisées a permis de mieux décrire la prédation des graines par les carabes, en détectant des signaux corrélatifs à large échelle et en identifiant une partie des mécanismes sous-jacents à l'aide d'approches expérimentales. Les résultats majeurs mis en avant par notre travail sont les suivants :

- La détection d'un **signal de régulation du stock semencier d'adventices par les carabes**, juste avant la récolte, à l'aide d'un réseau de parcelles paneuropéen.
- **L'identification des espèces-clés de carabes et des associations complémentaires d'espèces** responsables de taux de prédation importants des graines.
- La détection d'un **compromis entre la prédation des graines et des proies animales** par les omnivores, dont l'efficacité à consommer les graines est réduite par la présence de proies alternatives.
- Les dispositifs en microcosmes **ne détectent pas d'effets majeurs des interactions intra et interspécifiques entre carabes sur la prédation des graines**, tandis que le dispositif des mésocosmes met en évidence **un antagonisme**, probablement lié à un évitement entre les carabes.
- Les communautés de carabes des parcelles sont essentiellement liées au contexte paysager et à l'intensité locale de la gestion agricole, dont **une partie des effets est engendrée par la modification du contexte biotique local**, et notamment des ressources trophiques en graines et en proies animales.

Le service de régulation des adventices rendu par les carabes est un levier à mobiliser par les agriculteurs pour accompagner leur transition vers des systèmes de production agricole moins dépendants des herbicides. Les agriculteurs peuvent favoriser les carabes dans leurs parcelles pour renforcer la prédation et la régulation des adventices, qui s'avèrent souvent limitées par le manque d'abondance de certaines espèces-clés de carabes. Pour favoriser ces dernières, les agriculteurs peuvent mobiliser, entre autres, deux leviers majeurs : l'augmentation de la complexité du paysage environnant les parcelles, et la réduction de l'intensité de leur gestion agricole. Toutefois, notre travail met en évidence que la prédation des graines s'inscrit dans un contexte complexe d'interactions biotiques, qui modulent l'efficacité des carabes, et entraînent certains compromis entre services écosystémiques. Par conséquent, la prise en compte de cette complexité, et notamment du contexte biotique des parcelles, s'avère importante pour mieux caractériser la prédation des graines, et pour identifier les situations dans lesquelles cette dernière est suffisamment efficace pour réguler les adventices. En s'engageant dans une démarche agroécologique pour favoriser les carabes, les agriculteurs vont aussi augmenter la biodiversité des organismes, notamment celle des proies alternatives qui peuvent affecter le processus de prédation des graines. Un des défis qui en découle est de mieux caractériser les avantages et inconvénients de ces proies alternatives. Notre travail a montré que ces proies étaient des déterminants importants des communautés de carabes au début du printemps, mais que juste avant la récolte, il existe un compromis entre la prédation des graines et des proies alternatives. Une gestion ciblée des proies alternatives, notamment des ravageurs comme les pucerons ou les limaces, lors des périodes-clés de la prédation des graines, pourrait renforcer la régulation des adventices par les carabes.

Une coopération plus étroite entre la recherche et les agriculteurs pourrait conduire à l'identification d'indicateurs simples et pertinents d'évaluation de l'efficacité de la régulation biologique des adventices. Ces indicateurs pourraient faciliter la communication auprès des agriculteurs, et favoriser le recours aux régulations biologiques. La conduite d'expérimentations dans des parcelles, en étroite collaboration avec les agriculteurs, pourrait être un moyen d'identifier ces indicateurs. Ces derniers reposeraient en partie sur des outils déjà mobilisés comme les cartes de prédation, mais ils pourraient inclure aussi des indicateurs sur la dynamique des adventices, que l'on pourrait traduire, à terme, par des indicateurs économiques comme une réduction possible de l'utilisation des herbicides.

Références

Abrams, P.A., 1993. Why predation rate should not be proportional to predator density. *Ecology* **74**, 726–733.

Abrams, P.A., & Ginzburg, L.R., 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 337–341.

Abrams, P.A., & Matsuda, H., 1996. Positive indirect effects between prey species that share predators. *Ecology* **77**, 610–616.

Acorn, J.H., & Ball, G.E., 1991. The mandibles of some adult ground beetles: structure, function, and the evolution of herbivory (Coleoptera: Carabidae). *Canadian Journal of Zoology* **69**, 638–650.

Adeux, G., Vieren, E., Carlesi, S., Bàrberi, P., Munier-Jolain, N., & Cordeau, S., 2019. Mitigating crop yield losses through weed diversity. *Nature Sustainability* **2**, 1018–1026.

Aguilera, G., Roslin, T., Miller, K., Tamburini, G., Birkhofer, K., Caballero-Lopez, B., Lindström, S.A.M., Öckinger, E., Rundlöf, M., Rusch, A., Smith, H.G., & Bommarco, R., 2020. Crop diversity benefits carabid and pollinator communities in landscapes with semi-natural habitats. *Journal of Applied Ecology* 1–10.

Aldebron, C., Jones, M.S., Snyder, W.E., & Blubaugh, C.K., 2020. Soil organic matter links organic farming to enhanced predator evenness. *Biological Control* **146**, 104278.

Alhadidi, S.N., Griffin, J.N., & Fowler, M.S., 2018. Natural enemy composition rather than richness determines pest suppression. *BioControl* **63**, 575–584.

Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**, 19–31.

Altieri, M.A., 1989. Agroecology: A new research and development paradigm for world agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **27**, 37–46.

Andreotti, G., Koutros, S., Hofmann, J.N., Sandler, D.P., Lubin, J.H., Lynch, C.F., Lerro, C.C., De Roos, A.J., Parks, C.G., Alavanja, M.C., Silverman, D.T., & Beane Freeman, L.E., 2018. Glyphosate use and cancer incidence in the agricultural health study. *JNCI: Journal of the National Cancer Institute* **110**, 509–516.

Arditi, R., & Ginzburg, L., 2012. How species interact. Oxford University Press.

Attoumani-Ronceux, A., Aubertot, J.-N., Guichard, L., Jouy, L., Mischler, P., Omon, B., Petit, M.-S., Pleyber, É., Reau, R., & Seiler, A., 2011. Guide pratique pour la conception de systèmes de culture plus économes en produits phytosanitaires. Application aux systèmes de polyculture.

Bai, X., Huang, Y., Ren, W., Coyne, M., Jacinthe, P., Tao, B., Hui, D., Yang, J., & Matocha, C., 2019. Responses of soil carbon sequestration to climate-smart agriculture practices: A meta-analysis. *Global Change Biology* **25**, 2591–2606.

Ball, S.L., Woodcock, B.A., Potts, S.G., & Heard, M.S., 2015. Size matters: Body size determines functional responses of ground beetle interactions. *Basic and Applied Ecology* **16**, 621–628.

Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B., 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* **9**, 1146–1156.

Baraibar, B., Daedlow, D., De Mol, F., & Gerowitt, B., 2012. Density dependence of weed seed predation by invertebrates and vertebrates in winter wheat. *Weed Research* **52**, 79–87.

Baraibar, B., Westerman, P.R., Carrión, E., & Recasens, J., 2009. Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators. *Journal of Applied Ecology* **46**, 380–387.

Barbaro, L., & van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* **32**, 321–333.

Barnes, A.D., Allen, K., Kreft, H., Corre, M.D., Jochum, M., Veldkamp, E., Clough, Y., Daniel, R., Darras, K., Denmead, L.H., Farikhah Haneda, N., Hertel, D., Knohl, A., Kotowska, M.M., Kurniawan, S., Meijide, A., Rembold, K., Edho Prabowo, W., Schneider, D., Tscharntke, T., & Brose, U., 2017. Direct and cascading

impacts of tropical land-use change on multi-trophic biodiversity. *Nature Ecology & Evolution* **1**, 1511–1519.

Barnes, A.D., Jochum, M., Mumme, S., Haneda, N.F., Farajallah, A., Widarto, T.H., & Brose, U., 2014. Consequences of tropical land use for multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Nature Communications* **5**, 1–7.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**, 1–48.

Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G.L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J.K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S.D., & Birch, A.N.E., 2017. A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection* **97**, 145–158.

Benvenuti, S., 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management* **7**, 141–157.

Bertrand, C., Burel, F., & Baudry, J., 2016. Spatial and temporal heterogeneity of the crop mosaic influences carabid beetles in agricultural landscapes. *Landscape Ecology* **31**, 451–466.

Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H., & Tscharntke, T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**, 1715–1727.

Bilde, T., & Toft, S., 1997. Consumption by carabid beetles of three cereal aphid species relative to other prey types. *Entomophaga* **42**, 21–32.

Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., & Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: A pan-European study. *Journal of Applied Ecology* **45**, 141–150.

Blubaugh, C.K., Hagler, J.R., Machtley, S.A., & Kaplan, I., 2016. Cover crops increase foraging activity of omnivorous predators in seed patches and facilitate weed biological control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **231**, 264–270.

Blubaugh, C.K., & Kaplan, I., 2016. Invertebrate Seed Predators Reduce Weed Emergence Following Seed Rain. *Weed Science* **64**, 80–86.

Blubaugh, C.K., & Kaplan, I., 2015. Tillage compromises weed seed predator activity across developmental stages. *Biological Control* **81**, 76–82.

Blubaugh, C.K., Widick, I. V., & Kaplan, I., 2017. Does fear beget fear? Risk-mediated habitat selection triggers predator avoidance at lower trophic levels. *Oecologia* **185**, 1–11.

Boetzl, F.A., Konle, A., & Krauss, J., 2020. Aphid cards – Useful model for assessing predation rates or bias prone nonsense? *Journal of Applied Entomology* **144**, 74–80.

Bohan, D.A., 2020. Networking Agro-Ecology - reconciling the different needs for ecological func- tions provided by biodiversity. *Paroles de chercheur(e)s: Les services écosystémiques dans les espaces agricoles.* 29–38.

Bohan, D.A., 2016. Networking our way to better ecosystem service provision. *Trends in Ecology & Evolution* **31**, 105–115.

Bohan, D.A., Boffey, C.W.H., Brooks, D.R., Clark, S.J., Dewar, A.M., Firbank, L.G., Haughton, A.J., Hawes, C., Heard, M.S., May, M.J., Osborne, J.L., Perry, J.N., Rothery, P., Roy, D.B., Scott, R.J., Squire, G.R., Woiwod, I.P., & Champion, G.T., 2005. Effects on weed and invertebrate abundance and diversity of herbicide management in genetically modified herbicide-tolerant winter-sown oilseed rape. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**, 463–474.

Bohan, D.A., Bohan, A.C., Glen, D.M., Symondson, W.O.C., Wiltshire, C.W., & Hughes, L., 2000. Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *Journal of Animal Ecology* **69**, 367–379.

Bohan, D.A., Boursault, A., Brooks, D.R., & Petit, S., 2011a. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology* **48**, 888–898.

Bohan, D.A., Caron-Lormier, G., Muggleton, S., Raybould, A., & Tamaddoni-Nezhad, A., 2011b. Automated discovery of food webs from ecological data using logic-based machine learning. *PLoS ONE* **6**.

Bohan, D.A., & Haughton, A.J., 2012. Effects of local landscape richness on in-field weed metrics across the Great Britain scale. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **158**, 208–215.

Bohan, D.A., Raybould, A., Mulder, C., Woodward, G., Tamaddoni-Nezhad, A., Bluthgen, N., Pocock, M.J.O., Muggleton, S., Evans, D.M., Astegiano, J., Massol, F., Loeuille, N., Petit, S., & Macfadyen, S., 2013. Networking Agroecology, in: Advances in Ecological Research. pp. 1–67.

Boiteau, G., Meloche, F., Vincent, C., & Leskey, T.C., 2009. Effectiveness of glues used for harmonic radar tag attachment and impact on survival and behavior of three insect pests. *Environmental entomology* **38**, 168–75.

Bommarco, R., 1999. Feeding, reproduction and community impact of a predatory carabid in two agricultural habitats. *Oikos* **87**, 89.

Bommarco, R., Kleijn, D., & Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: Harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology and Evolution* **28**, 230–238.

Booij, C.J.H., & Noorlander, J., 1992. Farming system and insect predators. In: Biotic diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **40**, 125–135.

Borowiec, N., & Sforza, R.F.., 2020. Lutte biologique par acclimatation, in: Biocontrôle. Versailles, p. 376.

Boursault, A., & Petit, S., 2010. La prédation des graines d'adventices par les carabiques, in: La Lutte Biologique. Vers de Nouveaux Équilibres Écologiques. Versailles, pp. 166–172.

Boussard, H., & Baudry, J., 2017. Chloe4.0: a software for landscape pattern analysis.

Bout, A., Ris, N., Multeau, C., & Mailleret, L., 2020. La lutte biologique par augmentation à l'aide d'arthropodes entomophages, in: Biocontrôle. Versailles, p. 376.

Boutin, C., & Jobin, B., 1998. Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. *Ecological Applications* **8**, 544–557.

Bowler, I.R., 1986. Intensification, concentration and specialisation in agriculture : the case of the European community. *Geography* **71**, 14–24.

Brandmayr, T.Z., Giglio, A., Marano, I., & Brandmayr, P., 1998. Morphofunctional and ecological features in carabid (Coleoptera) larvae. *Museo regionale Scienze naturali Torino* 449–490.

Bretagnolle, F., Matejicek, A., Gregoire, S., Reboud, X., & Gaba, S., 2016. Determination of fatty acids content, global antioxidant activity and energy value of weed seeds from agricultural fields in France. *Weed Research* **56**, 78–95.

Brooks, D.R., Bohan, D.A., Champion, G.T., Haughton, A.J., Hawes, C., Heard, M.S., Clark, S.J., Dewar, A.M., Firbank, L.G., Perry, J.N., Rothery, P., Scott, R.J., Woiwod, I.P., Birchall, C., Skellern, M.P., Walker, J.H., Baker, P., Bell, D., Browne, E.L., Dewar, A.J.G., Fairfax, C.M., Garner, B.H., Haylock, L.A., Horne, S.L., Hulmes, S.E., Mason, N.S., Norton, L.R., Nuttall, P., Randle, Z., Rossall, M.J., Sands, R.J.N., Singer, E.J., & Walker, M.J., 2003. Invertebrate responses to the management of genetically modified herbicide-tolerant and conventional spring crops. I. Soil-surface-active invertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **358**, 1847–1862.

Brousseau, P.M., Gravel, D., & Handa, I.T., 2018. Trait matching and phylogeny as predictors of predator–prey interactions involving ground beetles. *Functional Ecology* **32**, 192–202.

Bruno, J.F., & Cardinale, B.J., 2008. Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6**, 539–546.

Bruno, J.F., Lee, S.C., Kertesz, J.S., Carpenter, R.C., Long, Z.T., & Emmett Duffy, J., 2006. Partitioning the effects of algal species identity and richness on benthic marine primary production. *Oikos* **115**, 170–178.

Brust, G., 1994. Seed-Predators Reduce Broadleaf Weed Growth and Competitive Ability. *Agriculture Ecosystems & Environment* **48**, 27–34.

Brust, G.E., 1990. Direct and indirect effects of four herbicides on the activity of carabid beetles (coleoptera: Carabidae). *Pesticide Science* **30**, 309–320.

Brust, G.E., & House, G.J., 1988. Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean

agroecosystems. *American Journal of Alternative Agriculture* **3**, 19.

Burel, F., Alignier, A., Delattre, T., Ernoult, A., Lecompte, J., & Vialatte, A., 2019. La biodiversité dans des paysages spatialement et temporellement hétérogènes, in: Paysage, Biodiversité Fonctionnelle et Santé Des Plantes. Versailles, p. 240.

Burton, T., Killen, S.S., Armstrong, J.D., & Metcalfe, N.B., 2011. What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**, 3465–3473.

Caballero, M., Baquero, E., Ariño, A.H., & Jordana, R., 2004. Indirect biomass estimations in Collembola. *Pedobiologia* **48**, 551–557.

Cabin, R.J., & Marshall, D.L., 2000. The demographic role of soil seed banks. II. Investigations of the fate of experimental seeds of the desert mustard Lesquerella fendleri. *Journal of Ecology* **88**, 283–292.

Carbonne, B., Bohan, D.A., Charalabidis, A., & Petit, S., 2019. Weed seed availability, carabid intraspecific interference and their interaction drive weed seed consumption by carabid beetles. *Agricultural and Forest Entomology* **21**, 396–406.

Carbonne, B., Bohan, D.A., & Petit, S., 2020. Key carabid species drive spring weed seed predation of Viola arvensis. *Biological Control* **141**, 104148.

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

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., & Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**, 59–67.

Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K., & Ives, A.R., 2003. Biodiversity and biocontrol: Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* **6**, 857–865.

Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Emmett Duffy, J., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., & Jouseau, C., 2006a. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**, 989–992.

Cardinale, B.J., Weis, J.J., Forbes, A.E., Tilmon, K.J., & Ives, A.R., 2006b. Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: A study of reciprocal causality in a predator-prey system. *Journal of Animal Ecology* **75**, 497–505.

Carmona, C.P., Guerrero, I., Peco, B., Morales, M.B., Oñate, J.J., Pärt, T., Tscharntke, T., Liira, J., Aavik, T., Emmerson, M., Berendse, F., Ceryngier, P., Bretagnolle, V., Weisser, W.W., & Bengtsson, J., 2020. Agriculture intensification reduces plant taxonomic and functional diversity across European arable systems. *Functional Ecology* **34**, 1448–1460.

Caro, G., Marrec, R., Gauffre, B., Roncoroni, M., Augiron, S., & Bretagnolle, V., 2016. Multi-scale effects of agri-environment schemes on carabid beetles in intensive farmland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **229**, 48–56.

Chailleux, A., Mohl, E.K., Teixeira Alves, M., Messelink, G.J., & Desneux, N., 2014. Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: Potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. *Pest Management Science* **70**, 1769–1779.

Chalcraft, D.R., & Resetarits, W.J., 2003. Predator Iidentity and ecological impacts : functional redundancy or functional diversity ? *Ecology* **84**, 2407–2418.

Chamberlain, D.E., Fuller, R.J., Bunce, R.G.H., Duckworth, J.C., & Shrubb, M., 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* **37**, 771–788.

Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., & Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* **14**, 922–932.

Charalabidis, A., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Carbonne, B., Bohan, D.A., & Petit, S., 2019. Diversity of foraging strategies and responses to predator interference in seed-eating carabid beetles. *Basic and Applied Ecology* **36**, 13–24.

Charalabidis, A., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Petit, S., & Bohan, D.A., 2017. Risk of predation makes

foragers less choosy about their food. *Plos One* **12**.

Chauhan, B.S., & Johnson, D.E., 2010. The role of seed ecology in improving weed management strategies in the tropics, 1st ed, Advances in Agronomy. Elsevier Inc.

Chauvel, B., Darmency, H., Munier-Joain, N., & Rodriguez, A., 2018. Gestion durable de la flore adventice des cultures, Editions Q. ed. Versailles.

Cimino, A.M., Boyles, A.L., Thayer, K.A., & Perry, M.J., 2017. Effects of neonicotinoid pesticide exposure on human health: A systematic review. *Environmental Health Perspectives* **125**, 155–162.

Clark, M., & Tilman, D., 2017. Comparative analysis of environmental impacts of agricultural production systems, agricultural input efficiency, and food choice. *Environmental Research Letters* **12**.

Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J., & Waterhouse, T., 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **93**, 323–336.

Conway, G., 2012. A doubly green revolution, Cornell Un. ed, One billion hungry: ca we feed the world ? Ithaca, NY.

Cosner, C., DeAngelis, D.L., Ault, J.S., & Olson, D.B., 1999. Effects of spatial grouping on the functional response of predators. *Theoretical Population Biology* **56**, 65–75.

Cottingham, K.L., Brown, B.L., & Lennon, J.T., 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters* **4**, 72–85.

Crawley, M.J., 2000. Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* 167–182.

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

Crowder, D.W., & Jabbour, R., 2014. Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Current status and future challenges. *Biological Control* **75**, 8–17.

Crowder, D.W., Northfield, T.D., Strand, M.R., & Snyder, W.E., 2010. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature* **466**, 109–112.

Currie, 1996. Cannibalism and intraguild predation among ground beetles (Coleoptera: Carabidae): a laboratory study. *The Coleopterists Bulletin* **50**, 135–148.

Cuthbert, R.N., Dalu, T., Wasserman, R.J., Weyl, O.L.F., Froneman, P.W., Callaghan, A., Coughlan, N.E., & Dick, J.T.A., 2020. Alternative prey impedes the efficacy of a natural enemy of mosquitoes. *Biological Control* **141**, 104–146.

Daedlow, D., Westerman, P.R., Baraibar, B., Rouphael, S., & Gerowitt, B., 2014. Weed seed predation rate in cereals as a function of seed density and patch size, under high predation pressure by rodents. *Weed Research* **54**, 186–195.

Daguet, F., 1996. La parenthèse du baby-boom. *Insee Première* **479**.

Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M., & Marini, L., 2017. High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *Journal of Applied Ecology* **54**, 380–388.

Dajoz, R., 2002. Les coléoptères Carabidés et Ténébrionidés: écologie et biologie, Tec & Doc. ed.

Daucé, P., 2000. Développement et ruralité. *Économie rurale* **255**, 114–119.

Davis, A.S., Daedlow, D., Schutte, B.J., & Westerman, P.R., 2011. Temporal scaling of episodic point estimates of seed predation to long-term predation rates. *Methods in Ecology and Evolution* **2**, 682–890.

Davis, A.S., & Raghu, S., 2010. Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation. *Weed Research* **50**, 402–412.

Davis, A.S., Taylor, E.C., Haramoto, E.R., & Renner, K.A., 2013. Annual postdispersal weed weed predation in contrasting field environments. *Weed Science* **61**, 296–302.

De Heij, S.E., & Willenborg, C.J., 2020. Connected carabids: network interactions and their impact on biocontrol by carabid beetles. *BioScience* **70**, 490–500.

Deguine, J.-P., Muru, D., & Plessix, S., 2019. Interactions between flowering plants and arthropods in organic agroecosystems, in: Organic Farming. Elsevier, pp. 213–249.

Délye, C., Jasieniuk, M., & Le Corre, V., 2013. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics* **29**, 649–658.

Denno, R.F., McClure, M.S., & Ott, J.R., 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* **40**, 297–331.

Deroulers, P., 2017. Etude des interactions trophiques entre les communautés de carabes et de graines adventices sous l'angle d'un système proie-prédateur.

Deroulers, P., & Bretagnolle, V., 2019. The consumption pattern of 28 species of carabid beetles (Carabidae) to a weed seed, Viola arvensis . *Bulletin of Entomological Research* **109**, 229–235.

Dias, P.C., 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 326–330.

Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., & Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* **4**, 1300–1305.

Diehl, E., Wolters, V., & Birkhofer, K., 2012. Arable weeds in organically managed wheat fields foster carabid beetles by resource- and structure-mediated effects. *Arthropod-Plant Interactions* **6**, 75–82.

Diekötter, T., & Crist, T.O., 2013. Quantifying habitat-specific contributions to insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Insect Conservation and Diversity* **6**, 607–618.

Diekötter, T., Wamser, S., Dörner, T., Wolters, V., & Birkhofer, K., 2016. Organic farming affects the potential of a granivorous carabid beetle to control arable weeds at local and landscape scales. *Agricultural and Forest Entomology* **18**, 167–173.

Diekötter, T., Wamser, S., Wolters, V., & Birkhofer, K., 2010. Landscape and management effects on structure and function of soil arthropod communities in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **137**, 108–112.

Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., & Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**, 401–406.

Djoudi, E.A., Marie, A., Mangenot, A., Puech, C., Aviron, S., Plantegenest, M., & Pétillon, J., 2018. Farming system and landscape characteristics differentially affect two dominant taxa of predatory arthropods. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **259**, 98–110.

Djoudi, E.A., Plantegenest, M., Aviron, S., & Pétillon, J., 2019. Local vs. landscape characteristics differentially shape emerging and circulating assemblages of carabid beetles in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **270–271**, 149–158.

Donald, P.F., Sanderson, F.J., Burfield, I.J., & van Bommel, F.P.J., 2006. Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **116**, 189–196.

Doré, T., Makowski, D., Malézieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M., & Tittonell, P., 2011. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy* **34**, 197–210.

Döring, T.F., & Kromp, B., 2003. Which carabid species benefit from organic agriculture? - A review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **98**, 153–161.

Drieu, R., & Rusch, A., 2017. Conserving species-rich predator assemblages strengthens natural pest control in a climate warming context. *Agricultural and Forest Entomology* **19**, 52–59.

Duelli, P., 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **62**, 81–91.

Duflot, R., Aviron, S., Ernoult, A., Fahrig, L., & Burel, F., 2014. Reconsidering the role of 'semi-natural habitat' in agricultural landscape biodiversity: a case study. *Ecological Research* **30**, 75–83.

Duflot, R., Ernoult, A., Aviron, S., Fahrig, L., & Burel, F., 2017. Relative effects of landscape composition and configuration on multi-habitat gamma diversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **241**, 62–69.

Dunning, J.B., Danielson, B.J., & Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**, 169.

Dyer, L.A., & Letourneau, D., 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters* **6**, 60–68.

Ecophyto, 2020. Note de suivi 2018-2019 du plan Ecophyto.

Ecophyto II+, 2018. Plan Ecophyto II+.

Ecophyto II, 2015. Plan Ecophyto II.

Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C., 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* **46**, 387–400.

Elliott, J.M., 2003. Interspecific interference and the functional response of four species of carnivorous stoneflies. *Freshwater Biology* **48**, 1527–1539.

Elner, R.W., & Hughes, R.N., 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, Carcinus maenas. *The Journal of Animal Ecology* **47**, 103.

Elton, C.S., 1927. Animal ecology. Sidgwick & Jackson, London.

Emmerson, M., Morales, M.B., Oñate, J.J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tscharntke, T., Weisser, W., Clement, L., & Bengtsson, J., 2016. How agricultural intensification affects biodiversity and ecosystem services. *Advances in Ecological Research* **55**, 43–97.

EPPO, 2020. EPPO Global Database [WWW Document]. URL https://gd.eppo.int

Evans, E.W., 2008. Multitrophic interactions among plants, aphids, alternate prey and shared natural enemies - A review. *European Journal of Entomology* **105**, 369–380.

Evans, E.W., Stevenson, A.T., & Richards, D.R., 1999. Essential versus alternative foods of insect predators: Benefits of a mixed diet. *Oecologia* **121**, 107–112.

Eveleigh, E.S., & Chant, D.A., 1982. Experimental studies on acarine predator-prey interactions: the effects of predator density on prey consumption, predator searching efficiency, and the functional response to prey density (Acarina: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* **60**, 611–629.

Evenson, R.E., & Gollin, D., 2003. Assessing the impact of the Green Revolution, 1960 to 2000. *Science* **300**, 758–762.

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, 487–515.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., & Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* **14**, 101–112.

Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S., & Tischendorf, L., 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **200**, 219–234.

FAO, 2020. FAO Statistical Databases [WWW Document]. URL http://www.fao.org/faostat/fr/

FAO, 2015. 70 ans de la FAO (1945-2015). FAO, Rome, Italy.

Fauvergue, X., Rusch, A., Barret, M., Jacquin-Joly, E., Malausa, T., & Lannou, C., 2020. Biocontrôle, Editions Q. ed. Versailles.

Fawki, S., & Toft, S., 2005. Food preferences and the value of animal food for the carabid beetle Amara similata (Gyll.) (Col., Carabidae). *Journal of Applied Entomology* **129**, 551–556.

Finke, D.L., & Denno, R.F., 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* **429**, 407–410.

Finke, D.L., & Snyder, W.E., 2010. Conserving the benefits of predator biodiversity. *Biological Conservation* **143**, 2260–2269.

Firbank, L.G., & Watkinson, A.R., 1986. Modelling the population dynamics of an arable weed and its effects upon crop yield. *The Journal of Applied Ecology* **23**, 147.

Firbank, L.G., & Watkinson, A.R., 1985. On the analysis of competition within two-species mixtures of plants.

Journal of Applied Ecology **22**, 503–517.

Fischesser, B., & Dupuis-Tate, M.-F., 2007. Le guide illustré de l'Écologie, Éditions d. ed.

Fisher, B., Turner, R.K., & Morling, P., 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics* **68**, 643–653.

Fokkema, M., Smits, N., Zeileis, A., Hothorn, T., & Kelderman, H., 2017. Detecting treatment-subgroup interactions in clustered data with generalized linear mixed-effects model trees. *Behavior Research Methods* 2016–2034.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., & Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**, 570–574.

Forsythe, T.G., 1982. Feeding mechanisms of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists Society Feeding* **36**, 26–73.

Foster, S., & Custodio, E., 2019. Groundwater resources and intensive agriculture in Europe – can regulatory agencies cope with the threat to sustainability? *Water Resources Management* **33**, 2139–2151.

Fournier, B., Gillet, F., Le Bayon, R.C., Mitchell, E.A.D., & Moretti, M., 2015. Functional responses of multitaxa communities to disturbance and stress gradients in a restored floodplain. *Journal of Applied Ecology* **52**, 1364–1373.

Fox, A.F., Reberg-Horton, S.C., Orr, D.B., Moorman, C.E., & Frank, S.D., 2013. Crop and field border effects on weed seed predation in the southeastern U.S. coastal plain. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **177**, 58–62.

Francis, C., Lieblein, G., Gliessman, S., Breland, T.A., Creamer, N., Harwood, R., Salomonsson, L., Helenius, J., Rickerl, D., Salvador, R., Wiedenhoeft, M., Simmons, S., Allen, P., Altieri, M., Flora, C., & Poincelot, R., 2003. Agroecology: The Ecology of Food Systems. *Journal of Sustainable Agriculture* **22**, 99–118.

Frank, S.D., 2007. Consequences of omnivory and alternative food resources on the strength of trophic cascades.

Frank, S.D., Shrewsbury, P.M., & Denno, R.F., 2011. Plant versus prey resources: Influence on omnivore behavior and herbivore suppression. *Biological Control* **57**, 229–235.

Frank, S.D., Shrewsbury, P.M., & Denno, R.F., 2010. Effects of alternative food on cannibalism and herbivore suppression by carabid larvae. *Ecological Entomology* **35**, 61–68.

Frei, B., Guenay, Y., Bohan, D.A., Traugott, M., & Wallinger, C., 2019. Molecular analysis indicates high levels of carabid weed seed consumption in cereal fields across Central Europe. *Journal of Pest Science* **92**, 935–942.

Fridley, J.D., Carolina, N., & Hill, C., 2001. The influence of species di 7 ersity on ecosystem producti 7 ity : how , where , and why ? *Oikos* **93**, 514–526.

Fried, G., Kazakou, E., & Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **158**, 147–155.

Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V., & Petit, S., 2010. Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **138**, 318–323.

Gaba, S., Deroulers, P., Bretagnolle, F., & Bretagnolle, V., 2019. Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (Coleopterea, Carabidae) within the smallest seeds. *Weed Research* **59**, 170–179.

Gabriel, D., Thies, C., & Tscharntke, T., 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **7**, 85–93.

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tscharntke, T., Weisser, W., & Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**, 20142620.

Gaines, H.R., & Gratton, C., 2010. Seed predation increases with ground beetle diversity in a Wisconsin (USA) potato agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **137**, 329–336.

Gallandt, E.R., Molloy, T., Lynch, R.P., & Drummond, F.A., 2005. Effect of cover-cropping systems on

invertebrate seed predation. *Weed Science* **53**, 69–76.

Gallé, R., Happe, A.K., Baillod, A.B., Tscharntke, T., & Batáry, P., 2019. Landscape configuration, organic management, and within-field position drive functional diversity of spiders and carabids. *Journal of Applied Ecology* **56**, 63–72.

Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., & Valantin-Morison, M., 2018. Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *Journal of Pest Science* **91**, 943–955.

Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, P., Vandel, E., Daszkiewicz, P., Léotard, G., Courtecuisse, R., Canard, A., Lévêque, A., Leblond, S., De Massary, J.-C., Jourdan, H., Dewynter, M., Horellou, A., Noël, P., Noblecourt, T., Comolet, J., Touroult, J., Barbut, J., Rome, Q., Delfosse, E., Bernard, J.-F., Bock, B., Malécot, V., Boullet, V., Hugonnot, V., Robbert Gradstein, S., Lavocat Bernard, E., Ah-Peng, C., Moreau, P.A., & Lebouvier, M., 2018. TAXREF v12.0, référentiel taxonomique pour la France. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant 5 fichiers.

Garratt, M.P.D., Wright, D.J., & Leather, S.R., 2011. The effects of farming system and fertilisers on pests and natural enemies: A synthesis of current research. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **141**, 261–270.

Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., & Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* **11**, 97–105.

Gerbaux, F., & Muller, P., 1984. La naissance du développement agricole en France. *Économie Rurale* **159**, 17–22.

German, R.N., Thompson, C.E., & Benton, T.G., 2017. Relationships among multiple aspects of agriculture's environmental impact and productivity: A meta-analysis to guide sustainable agriculture. *Biological Reviews* **92**, 716–738.

Gerowitt, B., & Bodendorfer, H., 1998. Long-term population development of Viola arvensis Murr. in a crop rotation. I. Field experiments. *Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz-Journal Of Plant Diseases And Protection* **105**, 641–654.

Gillis, J., 2009. Norman Borlaug , plant scientist who fought famine , dies at 95. *The New York Times* 1–5.

Glémin, S., & Bataillon, T., 2009. A comparative view of the evolution of grasses under domestication: Tansley review. *New Phytologist* **183**, 273–290.

Gliessman, S., 2016. Transforming food systems with agroecology. *Agroecology and Sustainable Food Systems* **40**, 187–189.

Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., & Toulmin, C., 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* **327**, 812–818.

Goldschmidt, H., & Toft, S., 1997. Variable degrees of granivory and phytophagy in insectivorous carabid beetles. *Pedobiologia* **41**, 521–525.

Gonthier, D.J., Ennis, K.K., Farinas, S., Hsieh, H.Y., Iverson, A.L., Batáry, P., Rudolphi, J., Tscharntke, T., Cardinale, B.J., & Perfecto, I., 2014. Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**, 9–14.

Gontijo, L.M., 2019. Engineering natural enemy shelters to enhance conservation biological control in field crops. *Biological Control* **130**, 155–163.

Gore, A., 2009. La naissance du mouvement écologiste, in: Silent Spring. Wildproject.

Gotelli, N.J., & Graves, G.R., 1996. Philosophy, history, in: Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washignton and London.

Gotelli, N.J., Ulrich, W., & Maestre, F.T., 2011. Randomization tests for quantifying species importance to ecosystem function 634–642.

Grabowski, J.H., Hughes, A.R., & Kimbro, D., 2008. Habitat complexity influences cascading effects of multiple predators. *Ecology* **89**, 3413–3422.

Grace, J.B., 2008. Structural equation modeling for observational studies. *Journal of Wildlife Management* **72**, 14–22.

Grace, J.B., Anderson, T.M., Olff, H., & Scheiner, S.M., 2010. On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs* **80**, 67–87.

Greenop, A., Woodcock, B.A., Wilby, A., Cook, S.M., & Pywell, R.F., 2018. Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators: a meta-analysis. *Ecology* **99**, 1771–1782.

Greenwell, B.M., & Kabban, C.M.S., 2014. investr: An R package for inverse estimation. *The R Journal* **6**, 90.

Griffen, B.D., 2006. Detecting emergent effects of multiple predator species. *Oecologia* **148**, 702–709.

Griffen, B.D., & Byers, J.E., 2006. Intraguild predation reduces redundancy of predator species in multiple predator assemblage. *Journal of Animal Ecology* **75**, 959–966.

Griffin, J.N., O'Gorman, E.J., Emmerson, M.C., Jenkins, S.R., Klein, A.-M., Loureau, M., & Symstad, A., 2010. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning, in: Naeem, S., Bunker, D.E., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C. (Eds.), Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 78–93.

Griffin, J.N., & Silliman, B.R., 2011. Predator diversity stabilizes and strengthens trophic control of a keystone grazer. *Biology Letters* **7**, 79–82.

Griffith, D.M., & Poulson, T.L., 1993. Mechanisms and consequences of intraspecific competition in a carabid cave beetle. *Ecology* **74**, 1373–1383.

Griffiths, G.J.K., Wilby, A., Crawley, M.J., & Thomas, M.B., 2008. Density-dependent effects of predator species-richness in diversity-function studies. *Ecology* **89**, 2986–2993.

Gurr, G.M., Wratten, S.D., Landis, D.A., & You, M., 2017. Habitat management to suppress pest populations: progress and prospects. *Annual Review of Entomology* **62**, 91–109.

Gurr, G.M., Wratten, S.D., Snyder, W.E., & Read, D.M.Y., 2012. Biodiversity and Insect Pests. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.

Guy, A.G., Bohan, D. a., Powers, S.J., & Reynolds, A.M., 2008. Avoidance of conspecific odour by carabid beetles: a mechanism for the emergence of scale-free searching patterns. *Animal Behaviour* **76**, 585–591.

Haan, N.L., Zhang, Y., & Landis, D.A., 2020. Predicting landscape configuration effects on agricultural pest suppression. *Trends in Ecology and Evolution* **35**, 175–186.

Hajek, A.E., 2004. Natural Enemies. Cambridge University Press, Cambridge.

Harrison, P.A., Berry, P.M., Simpson, G., Haslett, J.R., Blicharska, M., Bucur, M., Dunford, R., Egoh, B., Garcia-Llorente, M., Geamănă, N., Geertsema, W., Lommelen, E., Meiresonne, L., & Turkelboom, F., 2014. Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosystem Services* **9**, 191–203.

Harrison, S., & Gallandt, E.R., 2012. Behavioural studies of Harpalus rufipes De Geer: an important weed seed predator in northeastern US agroecosystems. *International Journal of Ecology* **2012**, 1–6.

Harrison, X.A., 2015. A comparison of observation-level randomeffect and Beta-Binomial models for modelling overdispersion in Binomial data in ecology & evolution. *PeerJ* **2015**.

Harwood, J.D., & Obrycki, J.J., 2005. The role of alternative prey in sustaining predator populations. *Proceedings of the Second International Symposium on Biological Control of Arthropods* **2**, 453–462.

Harwood, J.D., Phillips, S.W., Lello, J., Sunderland, K.D., Glen, D.M., Bruford, M.W., Harper, G.L., & Symondson, W.O.C., 2009. Invertebrate biodiversity affects predator fitness and hence potential to control pests in crops. *Biological Control* **51**, 499–506.

Haschek, C., Drapela, T., Schuller, N., Fiedler, K., & Frank, T., 2012. Carabid beetle condition, reproduction and density in winter oilseed rape affected by field and landscape parameters. *Journal of Applied Entomology* **136**, 665–674.

Hatt, S., Lopes, T., Boeraeve, F., Chen, J., & Francis, F., 2017. Pest regulation and support of natural enemies in agriculture : Experimental evidence of within field wildflower strips. *Ecological Engineering* **98**, 240–245.

Hatten, T.D., Bosque-Pérez, N.A., Labonte, J.R., Guy, S.O., & Eigenbrode, S.D., 2007. Effects of tillage on the activity density and biological diversity of carabid beetles in spring and winter crops. *Environmental*

Entomology **36**, 356–368.

Hawes, C., Evans, H.F., & Stewart, A.J.A., 2013. Interference competition, not predation, explains the negative association between wood ants (Formica rufa) and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Ecological Entomology* **38**, 315–322.

Hengeveld, R., 1980a. Polyphagy, oligophagy and food specialization in ground beetles (coleoptera, carabidae). *Netherlands Journal of Zoology* **30**, 546–584.

Hengeveld, R., 1980b. Qualitative and quantitative aspects of the food of ground beetles (Coleoptera, Carabidae): A review. *Netherlands Journal of Zoology* **30**, 555–563.

Holdridge, E.M., Cuellar-Gempeler, C., & TerHorst, C.P., 2016. A shift from exploitation to interference competition with increasing density affects population and community dynamics. *Ecology and Evolution* **6**, 5333–5341.

Holland, J.M., Bianchi, F.J., Entling, M.H., Moonen, A.C., Smith, B.M., & Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest management science* **72**, 1638–1651.

Holland, J.M., Birkett, T., & Southway, S., 2009. Contrasting the farm-scale spatio-temporal dynamics of boundary and field overwintering predatory beetles in arable crops. *BioControl* **54**, 19–33.

Holland, J.M., & Luff, M.L., 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews* **5**, 109–129.

Holland, J.M., & Reynolds, C.J.M., 2003. The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia* **47**, 181–191.

Holland, J.M., Thomas, C.F.G., Birkett, T., Southway, S., & Oaten, H., 2005. Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology* **42**, 1140–1152.

Holland, J.M., Winder, L., & Perry, J.N., 2000. The impact of dimethoate on the spatial distribution of beneficial arthropods in winter wheat. *Annals of Applied Biology* **136**, 93–105.

Holling, C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey pensity. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **98**, 5–86.

Holling, C.S., 1961. Principles of insect predation. *Annual Review of Entomology* **6**, 163–182.

Holling, C.S., 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist* **91**, 293–320.

Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* **12**, 197–229.

Homburg, K., Homburg, N., Schäfer, F., Schuldt, A., & Assmann, T., 2014. Carabids.org - a dynamic online database of ground beetle species traits (Coleoptera, Carabidae). *Insect Conservation and Diversity* **7**, 195–205.

Honěk, A., 1997. The effect of temperature on the activity of Carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *European Journal of Entomology* **94**, 97–104.

Honěk, A., 1988. The effect of crop density and microclimate on pitfall trap catches of Carabidae, Staphylinidae (Coleoptera), and Lycosidae (Araneae) in cereal fields. *Pedobiologia* **32**, 233–242.

Honěk, A., & Jarošík, V., 2000. The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology* **97**, 517–525.

Honěk, A., & Martinkova, Z., 2005. Pre-dispersal predation of Taraxacum officinale (dandelion) seed. *Journal of Ecology* **93**, 335–344.

Honěk, A., Martinkova, Z., & Jarosik, V., 2003. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *European Journal of Entomology* **100**, 531–544.

Honěk, A., Martinkova, Z., & Saska, P., 2005. Post-dispersal predation of Taraxacum officinale (dandelion) seed. *Journal of Ecology* **93**, 335–344.

Honěk, A., Martinkova, Z., Saska, P., & Pekar, S., 2007. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology* **8**, 343–353.

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

Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., & Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* **486**, 105–108.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., & Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3–35.

Horrigan, L., Lawrence, R.S., & Walker, P., 2002. How sustainable agriculture can address the environmental and human health harms of industrial agriculture. *Environmental Health Perspectives* **110**, 445–456.

Hough-Goldstein, J.A., Vangessel, M.J., & Wilson, A.P., 2004. Manipulation of weed communities to enhance ground-dwelling arthropod populations in herbicide-resistant field corn. *Environmental Entomology* **33**, 577–586.

Hulvey, K.B., & Aigner, P.A., 2014. Using filter-based community assembly models to improve restoration outcomes. *Journal of Applied Ecology* **51**, 997–1005.

Hutchinson, J.J., Campbell, C.A., & Desjardins, R.L., 2007. Some perspectives on carbon sequestration in agriculture. *Agricultural and Forest Meteorology* **142**, 288–302.

Ingerson-mahar, J.M., 2014. Relating diet and morphology of the head , mandibles and proventriculus in adult carabid beetles.

INSEE, 1958. Mouvement économique en France de 1944 à 1957. *INSEE*.

Iuliano, B., & Gratton, C., 2020. Temporal resource (dis)continuity for conservation biological control: from field to landscape scales. *Frontiers in Sustainable Food Systems* **4**, 1–15.

Ives, A.R., Cardinale, B.J., & Snyder, W.E., 2005. A synthesis of subdisciplines: Predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters* **8**, 102–116.

Jacquot, M., Massol, F., Muru, D., Derepas, B., & Tixier, P., 2019. Arthropod diversity is governed by bottom-up and top-down forces in a tropical agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **285**, 106623.

Janssen, A., Sabelis, M.W., Magalhães, S., Montserrat, M., & Van Der Hammen, T., 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* **88**, 2713–2719.

John, F., & Weisberg, S., 2019. An R Companion to Applied Regression, 3rd editio. ed. Sage, Thousand Oaks CA.

John, F., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-bovy, G., Bolker, B., Ellison, S., Graves, S., Krivitsky, P., Laboissiere, R., Maechler, M., Monette, G., Murdoch, D., Ogle, D., Ripley, B., Venables, W., Walker, S., & Winsemius, D., 2020. Package 'car.'

Johnson, N.E., & Cameron, R.S., 1969. Phytophagous ground beetles. *Annals of the Entomological Society of America* **62**, 909–914.

Jonason, D., Smith, H.G., Bengtsson, J., & Birkhofer, K., 2013. Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *Landscape Ecology* **28**, 487–494.

Jonsson, M., Kaartinen, R., & Straub, C.S., 2017. Relationships between natural enemy diversity and biological control. *Current Opinion in Insect Science* **20**, 1–6.

Jowett, K., Milne, A.E., Garrett, D., Potts, S.G., Senapathi, D., & Storkey, J., 2020. Above- and below-ground assessment of carabid community responses to crop type and tillage. *Agricultural and Forest Entomology*.

Jowett, K., Milne, A.E., Metcalfe, H., Hassall, K.L., Potts, S.G., Senapathi, D., & Storkey, J., 2019. Species matter when considering landscape effects on carabid distributions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **285**, 106631.

Kamenova, S., Tougeron, K., Cateine, M., Marie, A., & Plantegenest, M., 2015. Behaviour-driven micro-scale niche differentiation in carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **155**, 39–46.

Karp, D., Chaplin-kramer, R., Martin, E.A., Karp, D.S., Chaplin-kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., Declerck, F., Grab, H., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J.A., Schellhorn, N.A., Tscharntke, T., Wratten, S.D., Carrière, Y., Carvalheiro, L.G., Cayuela, L., Centrella, M., Cetkovi, A., Charles, D., Ple, M., Pluess,

T., Pons, X., Potts, S.G., & Pywell, R.F., 2018. Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition.

Karp, D.S., Mendenhall, C.D., Sandí, R.F., Chaumont, N., Ehrlich, P.R., Hadly, E.A., & Daily, G.C., 2013. Forest bolsters bird abundance, pest control and coffee yield. *Ecology Letters* **16**, 1339–1347.

Kassambara, A., 2019. ggpubr: "ggplot2" based publication ready plots.

Kassambara, A., & Mundt, F., 2017. factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses.

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157–164.

Kleijn, D., Rundlöf, M., Scheper, J., Smith, H.G., & Tscharntke, T., 2011. Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in Ecology and Evolution* **26**, 474–481.

Klimeš, P., & Saska, P., 2010. Larval and adult seed consumption affected by the degree of food specialization in Amara (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Applied Entomology* **134**, 659–666.

Koprdova, S., Saska, P., & Soukup, J., 2008. The spectrum of invertebrate seed predators that contribute to the control of the rape volunteer seeds (Brassica napus L.). *Journal of Plant Diseases and Protection* 261–264.

Koss, A.M., Chang, G.C., & Snyder, W.E., 2004. Predation of green peach aphids by generalist predators in the presence of alternative, Colorado potato beetle egg prey. *Biological Control* **31**, 237–244.

Koss, A.M., & Snyder, W.E., 2005. Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biological Control* **32**, 243–251.

Kotze, D.J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M.J., Lövei, G.L., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzolotto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada, A., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R., & Zetto, T., 2011. Forty years of carabid beetle research in Europe - from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys* **100**, 55–148.

Kratina, P., Vos, M., Bateman, A., & Anholt, B.R., 2009. Functional responses modified by predator density. *Oecologia* **159**, 425–433.

Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, M.I., & Charnov, E.L., 1977. Optimal prey selection in the great tit (Parus major). *Animal Behaviour* **25**, 30–38.

Kromp, B., 1999. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**, 187–228.

Kulkarni, S.S., Dosdall, L.M., Spence, J.R., & Willenborg, C.J., 2017a. Field density and distribution of weeds are associated with spatial dynamics of omnivorous ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Agriculture, Ecosystems and Environment* **236**, 134–141.

Kulkarni, S.S., Dosdall, L.M., Spence, J.R., & Willenborg, C.J., 2017b. Seed detection and discrimination by ground beetles (coleoptera: Carabidae) are associated with olfactory cues. *PLoS ONE* **12**, 1–11.

Kulkarni, S.S., Dosdall, L.M., & Willenborg, C.J., 2015. The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science* **63**, 355–376.

Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., & Christensen, R.H.B., 2014. Package "lmerTest": Tests in Linear Mixed Effects Models. *CRAN Repository* 1–30.

Labruyere, S., Bohan, D.A., Biju-duval, L., & Ricci, B., 2016a. Local , neighbor and landscape effects on the abundance of weed seed-eating carabids in arable fields : A nationwide analysis. *Basic and Applied Ecology* **17**, 230–239.

Labruyere, S., Petit, S., & Ricci, B., 2017. Annual variation of oilseed rape habitat quality and role of grassy field margins for seed eating carabids in arable mosaics. *Agricultural and Forest Entomology* 234–245.

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

Lami, F., Boscutti, F., Masin, R., Sigura, M., & Marini, L., 2019. Seed predation intensity and stability in agro-ecosystems : Role of predator diversity and soil disturbance Agriculture , Ecosystems and Environment Seed predation intensity and stability in agro-ecosystems : Role of predator diversity and soil disturbanc.

Agriculture, Ecosystems and Environment **288**, 106720.

Lamichhane, J.R., Messéan, A., & Ricci, P., 2019. Research and innovation priorities as defined by the Ecophyto plan to address current crop protection transformation challenges in France. *Advances in Agronomy* **154**, 81–152.

Landis, D.A., 2017. Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology* **18**, 1–12.

Landis, D.A., Wratten, S.D., & Gurr, G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annual Review of Entomology* **45**, 175–201.

Lang, A., 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* **134**, 144–153.

Lang, A., 2000. The pitfalls of pitfalls: A comparison of pitfall trap catches and absolute density estimates of epigeal invertebrate predators in arable land. *Anzeiger fur Schadlingskunde* **73**, 99–106.

Lang, B., Rall, B.C., & Brose, U., 2012. Warming effects on consumption and intraspecific interference competition depend on predator metabolism. *Journal of Animal Ecology* **81**, 516–523.

Langellotto, G.A., & Denno, R.F., 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia* **139**, 1–10.

Laura, V.V., Bert, R., Steven, B., Pieter, D.F., Victoria, N., Paul, P., & Kris, V., 2017. Ecosystem service delivery of agri-environment measures: A synthesis for hedgerows and grass strips on arable land. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **244**, 32–51.

Law, J.J., & Gallagher, R.S., 2015. The role of imbibition on seed selection by Harpalus pensylvanicus. *Applied Soil Ecology* **87**, 118–124.

Leaver, L.A., & Daly, M., 2003. Effect of predation risk on selectivity in heteromyid rodents. *Behavioural processes* **64**, 71–75.

Lechenet, M., Dessaint, F., Py, G., Makowski, D., & Munier-Jolain, N., 2017. Reducing pesticide use while preserving crop productivity and profitability on arable farms. *Nature Plants* **3**, 1–6.

Lefcheck, J.S., 2016. piecewiseSEM : Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* **7**, 573–579.

Lefcheck, J.S., & Duffy, J.E., 2015. Multitrophic functional diversity predicts ecosystem functioning in experimental assemblages of estuarine consumers. *Ecology* **96**, 2973–2983.

Lehman, C.L., & Tilman, D., 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist* **156**, 534–552.

Lenski, R.E., 1982. Effects of forest cutting on two Carabus species: Evidence for competition for food. *Ecology* **63**, 1211–1217.

Lenth, R., 2020. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means.

Lester, P.J., & Harmsen, R., 2002. Functional and numerical responses do not always indicate the most effective predator for biological control: An analysis of two predators in a two-prey system. *Journal of Applied Ecology* **39**, 455–468.

Letourneau, D.K., 1998. Conservation biology: lessons for conserving natural enemies, in: Conservation Biological Control. Academic Press, San Diego, pp. 9–38.

Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D., Mejía, J.L., Rangel, A.M.A., Rangel, J.H., Rivera, L., Saavedra, C.A., Torres, A.M., & Trujillo, A.R., 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* **21**, 9–21.

Letourneau, D.K., & Goldstein, B., 2001. Pest damage and arthropod community structure in organic vs. conventional tomato production in California. *Journal of Applied Ecology* **38**, 557–570.

Letourneau, D.K., Jedlicka, J.A., Bothwell, S.G., & Moreno, C.R., 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**, 573–592.

Lichtenberg, E.M., Kennedy, C.M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N.A.,

Carvalheiro, L.G., Snyder, W.E., Williams, N.M., Winfree, R., Klatt, B.K., Åström, S., Benjamin, F., Brittain, C., Chaplin-Kramer, R., Clough, Y., Danforth, B., Diekötter, T., Eigenbrode, S.D., Ekroos, J., Elle, E., Freitas, B.M., Fukuda, Y., Gaines-Day, H.R., Grab, H., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Isaia, M., Jha, S., Jonason, D., Jones, V.P., Klein, A.-M., Krauss, J., Letourneau, D.K., Macfadyen, S., Mallinger, R.E., Martin, E.A., Martinez, E., Memmott, J., Morandin, L., Neame, L., Otieno, M., Park, M.G., Pfiffner, L., Pocock, M.J.O., Ponce, C., Potts, S.G., Poveda, K., Ramos, M., Rosenheim, J.A., Rundlöf, M., Sardiñas, H., Saunders, M.E., Schon, N.L., Sciligo, A.R., Sidhu, C.S., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Veselý, M., Weisser, W.W., Wilson, J.K., & Crowder, D.W., 2017. A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology* **23**, 4946–4957.

Lima, S.L., & Dill, L.M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* **68**, 619–640.

Löbl, I., & Smetana, A., 2003. Catalogue of Palaearctic Colcoptera, Apollo Boo. ed. Stenstrup, Denmark.

Long, J., 2019. jtools: Analysis and presentation of social scientific Data. R package version 2.0.1.

Loreau, M., 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* **82**, 600.

Loreau, M., 1983. Le régime alimentaire de huit carabides (Coleoptera) communs en milieu forestier. *Acta oecologica* **4**, 331–348.

Loreau, M., Downing, A., Emmerson, M., Gonzalez, A., Hughes, J., Inchausti, P., Joshi, J., Norberg, J., Sala, O., & 7.1, 2002. A new look at the relationship between diversity and stability, in: Loreau, Michel, Naeem, S., & Pablo, I. (Eds.), Biodiversity and Ecosystem Functionon Synthesis and Perspectives. Oxford university press, Oxford, UK, pp. 79–91.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M. a, Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D. a, 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**, 804–8.

Lorenz, M.W., 2003. Adipokinetic hormone inhibits the formation of energy stores and egg production in the cricket Gryllus bimaculatus. *Comparative Biochemistry and Physiology - B Biochemistry and Molecular Biology* **136**, 197–206.

Losey, J.E., & Denno, R.F., 1998. Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* **79**, 2143.

Losey, J.E., & Vaughan, M., 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience* **56**, 311.

Lövei, G.L., & Sunderland, K.D., 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* **41**, 231–256.

Lövei, G.L., & Szentkiralyi, F., 1984. Carabids climbing maize plants. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **97**, 107–110.

Lubac, A., 2014. Évaluation du niveau de régulation biologique des adventices par les Carabidés. *(Master's thesis)*. ENSAIA, Nancy, France.

Luff, M.L., 2002. Carabid assemblage organization and species composition, in: The Agroecology of Carabid Beetles. Intercept Limited, Andover, UK, pp. 41–112.

Luff, M.L., 1996. Use of Carabids as environmental indicators in grasslands and cereals. *Annales Zoologici Fennici* **33**, 185–195.

Lund, R.D., & Turpin, F.T., 1977. Carabid damage to weed seeds found in Indiana cornfields. *Environmental Entomology* **6**, 695–698.

Lundgren, J.G., 2009a. Chapter 18: Biological control of weed seeds in agriculture using omnivorous insects., in: Relationships of Natural Enemies and Non-Prey Foods. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 333–351.

Lundgren, J.G., 2009b. Chapter 16: Non-prey foods and biological control of arthropods, in: Relationships of Natural Enemies and Non-Prey Foods. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 279–307.

Lundgren, J.G., & Lehman, R.M., 2010. Bacterial gut symbionts contribute to seed digestion in an omnivorous beetle. *PLoS ONE* **5**.

Lundgren, J.G., & Rosentrater, K. a., 2007. The strength of seeds and their destruction by granivorous insects.

Arthropod-Plant Interactions **1**, 93–99.

Lundgren, J.G., Shaw, J.T., Zaborski, E.R., & Eastman, C.E., 2006. The influence of organic transition systems on beneficial ground-dwelling arthropods and predation of insects and weed seeds. *Renewable Agriculture and Food Systems* **21**, 227–237.

Madsen, M., Terkildsen, S., & Toft, S., 2004. Microcosm studies on control of aphids by generalist arthropod predators: Effects of alternative prey. *BioControl* **49**, 483–504.

Mahé, I., Cordeau, S., Bohan, D.A., Derrouch, D., Dessaint, F., Millot, D., & Chauvel, B., 2020. Soil seedbank: Old methods for new challenges in agroecology? *Annals of Applied Biology* aab.12619.

Mair, J., & Port, G.R., 2001. Predation by the carabid beetles Pterostichus madidus and Nebria brevicollis is affected by size and condition of the prey slug Deroceras reticulatum. *Agricultural and Forest Entomology* **3**, 99–106.

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

Marrec, R., Badenhausser, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., & Gauffre, B., 2015. Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **199**, 282–289.

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

Martin, E.A., Reineking, B., Seo, B., & Steffan-Dewenter, I., 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**, 5534–5539.

Maselou, D.A., Perdikis, D.C., & Sabelis, M.W., 2015. Plant Resources as a Factor Altering Emergent Multi-Predator Effects 1–16.

Massaloux, D., Sarrazin, B., Roume, A., Tolon, V., & Wezel, A., 2020. Complementarity of grasslands and cereal fields ensures carabid regional diversity in French farmlands. *Biodiversity and Conservation* **29**, 2861–2882.

Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., & Swift, M.J., 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science* **277**, 504–509.

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

Mazoyer, M., & Roudart, L., 2009. The second agricultural revolution of modern times: motorization, mechanization, synthetic fertilizers, seed selection and specialisation, in: Earthscan (Ed.), A History of World Agriculture: From the Neolithic to the Current Crisis. London, pp. 375–440.

Mccoy, M.W., Stier, A.C., & Osenberg, C.W., 2012. Emergent effects of multiple predators on prey survival: The importance of depletion and the functional response. *Ecology Letters* **15**, 1449–1456.

Menalled, F.D., Lee, J.C., & Landis, D.A., 1999. Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *BioControl* **43**, 441–456.

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

Menalled, F.D., Smith, R.G., Dauer, J.T., & Fox, T.B., 2007. Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **118**, 49–54.

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.

Migui, S.M., & Lamb, R.J., 2006. Sources of variation in the interaction between three cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) and wheat (Poaceae). *Bulletin of Entomological Research* **96**, 235–241.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005a. Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends, Vol 1, Millennium Ecosystemt Assessment.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005b. Ecosystems and human wellbeing: multiscale assessments,

Ecosystems and HumanWell-being: Multiscale Assessments, Volume 4.

Minvielle-Debat, A., 2016. Etude multi-échelle de la répartition des populations de coléoptères carabiques dans les agroécosystèmes. *(Master's thesis)*. AgroSup Dijon, Dijon, France.

Mittelbach, G.G., & Gross, K.L., 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia* **65**, 7–13.

Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., & Mooney, K.A., 2016. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: Current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science* **14**, 1–7.

Morin, L., Reid, A.M., Sims-Chilton, N.M., Buckley, Y.M., Dhileepan, K., Hastwell, G.T., Nordblom, T.L., & Raghu, S., 2009. Review of approaches to evaluate the effectiveness of weed biological control agents. *Biological Control* **51**, 1–15.

Muneret, L., Mitchell, M., Seufert, V., Aviron, S., Djoudi, E.A., Pétillon, J., Plantegenest, M., Thiéry, D., & Rusch, A., 2018. Evidence that organic farming promotes pest control. *Nature Sustainability* **1**, 361–368.

Muneret, L., Thiéry, D., Auriol, A., Bonnard, O., Richart, S., & Rusch, A., 2019. Organic farming expansion drives natural enemy abundance but not diversity in vineyard - dominated landscapes 1–11.

Munier-Jolain, N., 2018. Leviers de la protection intégrée en grandes cultures: principes, modes d'action, efficacité, in: Gestion Durable de La Flore Adventice Des Cultures. Versailles, p. 354.

Naeem, S., Daniel Emerton, B., Andy, H., & Michel, L., 2009. Introduction: the ecological and social implications of changing biodiversity. An overview of a decade of biodiversity and ecosystem functioning research, in: Naeem, S., Bunker, D.E., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C. (Eds.), Biodiversity, Ecosystem Functionin, & Human Wellbeing an Ecological and Economic Perspective. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 3–13.

Navntoft, S., Esbjerg, P., & Riedel, W., 2006. Effects of reduced pesticide dosages on carabids (Coleoptera: Carabidae) in winter wheat. *Agricultural and Forest Entomology* **8**, 57–62.

Nentwig, W., Blick, T., Gloor, D., Hänggi, A., & Kropf, C., 2019. Araneae: Spiders of Europe [WWW Document]. *https://araneae.nmbe.ch*.

Newman, R.M., C.Thompson, D., & B.Richman, D., 1998. Chapter 20 - Conservation strategies for the biological control of weeds, in: Conservation Biological Control. pp. 371–396.

Niemelä, J., 2001. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: A review. *European Journal of Entomology* **98**, 127–132.

Niemelä, J., 1993. Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? *Oikos* **66**, 325–225.

Nilsson, E., Hertonsson, P., Stenberg, M., Brodersen, J., Olsson, K., Stenroth, P., Lakowitz, T., Brönmark, C., Nyström, P., & Mcintosh, A.R., 2006. Facilitation and interference among three predators affect their consumption of a stream-dwelling mayfly. *Freshwater Biology* **51**, 1507–1514.

Nilsson, P.A., 2001. Predator behaviour and prey density: Evaluating density-dependent intraspecific interactions on predator functional responses. *Journal of Animal Ecology* **70**, 14–19.

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

Oerke, E.-C., 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* **144**, 31–43.

Pakeman, R.J., & Stockan, J. a, 2014. Drivers of carabid functional diversity: abiotic environment, plant functional traits, or plant functional diversity? *Ecology* **95**, 1213–1224.

Palacios, M.M., Malerba, M.E., & McCormick, M.I., 2018. Multiple predator effects on juvenile prey survival. *Oecologia* **188**, 417–427.

Palmu, E., Ekroos, J., Hanson, H.I., Smith, H.G., & Hedlund, K., 2014. Landscape-scale crop diversity interacts with local management to determine ground beetle diversity. *Basic and Applied Ecology* **15**, 241–249.

Pannwitt, H., Westerman, P.R., de Mol, F., Selig, C., & Gerowitt, B.B., 2017. Biological control of weed patches by seed predators; responses to seed density and exposure time. *Biological Control* **108**, 1–8.

Pannwitt, H., Westerman, P.R., & Gerowitt, B., 2019. Post-dispersal seed predation can limit the number of

seedlings of Echinochloa crus-galli **143**, 95–98.

Papy, F., & Baudry, J., 2019. Agriculture et paysage: d'une gestion individuelle de la production vers une gestion collective de la biodiversité fonctionnelle, in: Paysage, Biodiversité Fonctionnelle et Santé Des Plantes. Versailles, p. 240.

Paredes, D., Cayuela, L., Gurr, G.M., & Campos, M., 2015. Single best species or natural enemy assemblages? a correlational approach to investigating ecosystem function. *BioControl* **60**, 37–45.

Penell, A., Raub, F., & Höfer, H., 2018. Estimating biomass from body size of European spiders based on regression models. *The Journal of Arachnology* **46**, 413.

Peralta, G., Frost, C.M., Rand, T.A., Didham, R.K., & Tylianakis, J.M., 2014. Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host-parasitoid food webs. *Ecology* **95**, 1888–1896.

Petit, S., 2018. Prédation des graines et régulation biologique des adventices, in: Gestion Durable de La Flore Adventice Des Cultures. Versailles, pp. 147–158.

Petit, S., Boursault, A., & Bohan, D.A., 2014. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): linking field measurements with laboratory diet assessments. *European Journal of Entomology* **111**, 1–6.

Petit, S., Boursault, A., Guilloux, M., Munier-Jolain, N., & Reboud, X., 2011. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **31**, 309–317.

Petit, S., & Cordeau, S., 2020. Gestion des adventices par les régulations biologiques, in: Biocontrôle. Versailles, pp. 121–132.

Petit, S., Cordeau, S., Chauvel, B., Bohan, D., Guillemin, J.-P., & Steinberg, C., 2018. Biodiversity-based options for arable weed management. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **38**, 48.

Petit, S., Gaba, S., Grison, A.L., Meiss, H., Simmoneau, B., Munier-Jolain, N., & Bretagnolle, V., 2016. Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **223**, 41–47.

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

Petit, S., & Lavigne, C., 2019. Paysage, biodiversité fonctionnelle et santé des plantes, Editions Q. ed. Versailles.

Petit, S., Muneret, L., Carbonne, B., Hannachi, M., Ricc, B., Rusch, A., & Lavigne, C., n.d. Landscape-scale expansion of agroecology to enhance natural pest control: a systematic review. *Advances in Ecological Research* **63**, 1–48.

Petit, S., Munier-Jolain, N., Bretagnolle, V., Bockstaller, C., Gaba, S., Cordeau, S., Lechenet, M., Mézière, D., & Colbach, N., 2015b. Ecological intensification through pesticide reduction: weed control, weed biodiversity and sustainability in arable farming. *Environmental Management* **56**, 1078–1090.

Petit, S., Trichard, A., Biju-Duval, L., McLaughlin, B., & Bohan, D.A., 2017. Interactions between conservation agricultural practice and landscape composition promote weed seed predation by invertebrates. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **240**, 45–53.

Pey, B., Laporte, M.-A., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Caro, G., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Dubs, F., Joimel, S., Guernion, M., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, B., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., & Hedde, M., 2014. A thesaurus for soil invertebrate yrait-based approaches. *PLoS ONE* **9**, e108985.

Philipp, M., Zeileis, A., & Strobl, C., 2016. A toolkit for stability assessment of tree-based learners, in: Proceedings of COMPSTAT 2016 – 22nd International Conference on Computational Statistics. pp. 315–325.

Philippe, M.-A., & Polombo, N., 2009. Soixante années de remembrement : Essai de bilan critique de l'aménagement foncier en France. *Etudes foncières, Compagnie d'édition foncière* 43–49.

Pilipaviius, V., 2013. Weed seed rain dynamics and ecological control ability in agrophytocenosis, in: Price, A. (Ed.), Herbicides - Advances in Research. InTech, pp. 51–83.

Pingali, P.L., 2012. Green revolution: Impacts, limits, andthe path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 12302–12308.

Pocock, M.J.O., Evans, D.M., & Memmott, J., 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science* **335**, 973–977.

Ponisio, L.C., M'Gonigle, L.K., Mace, K.C., Palomino, J., de Valpine, P., & Kremen, C., 2015. Diversification practices reduce organic to conventional yield gap. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**, 20141396.

Poveda, K.., Gómez, M.I.., & Martínez, E.., 2008. Diversification practices: Their effect on pest regulation and production [Prácticas de diversificación: Sus efectos en la regulación de plagas y en producción]. *Revista Colombiana de Entomologia* **34**, 131–144.

Power, A.G., 2010. Ecosystem services and agriculture: Tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**, 2959–2971.

Prasad, R.P., & Snyder, W.E., 2006. Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *Journal of Applied Ecology* **43**, 343–352.

Prasad, R.P., & Snyder, W.E., 2004. Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biological Control* **31**, 428–437.

Pretty, J., Benton, T.G., Bharucha, Z.P., Dicks, L. V., Flora, C.B., Godfray, H.C.J., Goulson, D., Hartley, S., Lampkin, N., Morris, C., Pierzynski, G., Prasad, P.V.V., Reganold, J., Rockström, J., Smith, P., Thorne, P., & Wratten, S., 2018. Global assessment of agricultural system redesign for sustainable intensification. *Nature Sustainability* **1**, 441–446.

Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., & Aviron, S., 2015. Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landscape Ecology* **30**, 125–140.

Purtauf, T., Dauber, J., & Wolters, V., 2005a. The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* **142**, 458–464.

Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tscharntke, T., & Wolters, V., 2005b. Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **108**, 165–174.

Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., & Bullock, J.M., 2015. Wildlife-friendly farming increases crop yield: Evidence for ecological intensification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**.

R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*.

R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing.

R Development Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing.

Rand, T.A., Tylianakis, J.M., & Tscharntke, T., 2006. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* **9**, 603–614.

Ray, D.K., Ramankutty, N., Mueller, N.D., West, P.C., & Foley, J.A., 2012. Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nature Communications* **3**, 1–7.

Renkema, J.M., Lynch, D.H., Cutler, G.C., MacKenzie, K., & Walde, S.J., 2012. Predation by Pterostichus melanarius (Illiger) (Coleoptera: Carabidae) on immature Rhagoletis mendax Curran (Diptera: Tephritidae) in semi-field and field conditions. *Biological Control* **60**, 46–53.

Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S., & Foster, G.N., 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* **82**, 1112–1129.

Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., Mccracken, D.I., & Abernethy, V.J., 1999. A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera , Carabidae). *Annales Zoologici Fennici* **36**, 21–37.

Ricci, B., Lavigne, C., Alignier, A., Aviron, S., Biju-Duval, L., Bouvier, J.C., Choisis, J.-P., Franck, P., Joannon, A., Ladet, S., Mezerette, F., Plantegenest, M., Savary, G., Thomas, C., Vialatte, A., & Petit, S., 2019. Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **286**, 20182898.

Robertson, G.P., & Swinton, S.M., 2005. Reconciling agricultural productivity and environmental integrity: a grand challenge for agriculture. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**, 38–46.

Robinson, R. a., & Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* **39**, 157–176.

Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, T., & Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology* **42**, 873–882.

Rosenberg, K. V., Dokter, A.M., Blancher, P.J., Sauer, J.R., Smith, A.C., Smith, P.A., Stanton, J.C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., & Marra, P.P., 2019. Decline of the North American avifauna. *Science* **366**, 120–124.

Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., & Armer, C.A., 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* **96**, 439–449.

Rouabah, A., Lasserre-Joulin, F., Amiaud, B., & Plantureux, S., 2014. Emergent effects of ground beetles size diversity on the strength of prey suppression. *Ecological Entomology* **39**, 47–57.

Rouabah, A., Villerd, J., Amiaud, B., Plantureux, S., & Lasserre-Joulin, F., 2015. Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **200**, 21–32.

Roubinet, E., Birkhofer, K., Malsher, G., Staudacher, K., Ekbom, B., Traugott, M., & Jonsson, M., 2017. Diet of generalist predators reflects effects of cropping period and farming system on extra- and intraguild prey. *Ecological Applications* **27**, 1167–1177.

Roubinet, E., Jonsson, T., Malsher, G., Staudacher, K., Traugott, M., Ekbom, B., & Jonsson, M., 2018. High redundancy as well as complementary prey choice characterize generalist predator food webs in agroecosystems. *Scientific Reports* **8**, 8054.

Roubinet, E., Straub, C., Jonsson, T., Staudacher, K., Traugott, M., Ekbom, B., & Jonsson, M., 2015. Additive effects of predator diversity on pest control caused by few interactions among predator species. *Ecological Entomology* **40**, 362–371.

Rowen, E.K., Regan, K.H., Barbercheck, M.E., & Tooker, J.F., 2020. Is tillage beneficial or detrimental for insect and slug management? A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **294**, 106849.

Rusch, A., 2020. Gestion agroécologique des insectes ravageurs de la parcelle au paysage, in: Biocontrôle. Versailles, p. 376.

Rusch, A., Binet, D., Delbac, L., & Thiéry, D., 2016. Local and landscape effects of agricultural intensification on Carabid community structure and weed seed predation in a perennial cropping system. *Landscape Ecology* **31**, 2163–2174.

Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G., & Ekbom, B., 2014. Management intensity at field and landscape levels affects the structure of generalist predator communities. *Oecologia* **175**, 971–983.

Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., & Roger-Estrade, J., 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems. Effects of crop management, farming systems, and seminatural habitats at the landscape scale: A review, Advances in Agronomy. Elsevier Ltd.

Russell, M.C., Lambrinos, J., Records, E., & Ellen, G., 2017. Seasonal shifts in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) species and functional composition maintain prey consumption in Western Oregon agricultural landscapes. *Biological Control* **106**, 54–63.

Salliou, N., Muradian, R., & Barnaud, C., 2019. Governance of ecosystem services in agroecology: when coordination is needed but difficult to achieve. *Sustainability* **11**, 1158.

Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* **232**, 8–27.

Sánchez-González, B., Barja, I., & Navarro-Castilla, Á., 2017. Wood mice modify food intake under different degrees of predation risk: influence of acquired experience and degradation of predator's faecal volatile compounds. *Chemoecology* **27**, 115–122.

Sarabi, V., 2019. Factors that influence the level of weed seed predation: A review. *Weed Biology and Management* **19**, 61–74.

Saska, P., 2008. Effect of diet on the fecundity of three carabid beetles. *Physiological Entomology* **33**, 188–192.

Saska, P., & Honek, A., 2008. Synchronization of a coleopteran parasitoid, Brachinus spp. (Coleoptera: Carabidae), and its host. *Annals of the Entomological Society of America* **101**, 533–538.

Saska, P., Honěk, A., & Martinková, Z., 2019. Preferences of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) for herbaceous seeds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **65**, 57–76.

Saska, P., Koprdová, S., Martinková, Z., & Honěk, A., 2014a. Comparing methods of weed seed exposure to predators. *Annals of Applied Biology* **164**, 301–312.

Saska, P., Makowski, D., Bohan, D., & Werf, W. van der, 2020. Standardizing carabid pitfall catches for trapping effort; a meta-analysis. *bioRxiv*.

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

Saska, P., Němeček, J., Koprdová, S., Skuhrovec, J., & Káš, M., 2014b. Weeds determine the composition of carabid assemblage in maize at a fine scale. *Scientia Agriculturae Bohemica* **2014**, 85–92.

Saska, P., Van Der Werf, W., De Vries, E., & Westerman, P.R., 2008. Spatial and temporal patterns of carabid activity-density in cereals do not explain levels of predation on weed seeds. *Bulletin of Entomological Research* **98**, 169–181.

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.

Savary, S., Willocquet, L., Pethybridge, S.J., Esker, P., McRoberts, N., & Nelson, A., 2019. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nature Ecology and Evolution* **3**, 430–439.

Scharf, I., Filin, I., & Ovadia, O., 2008. An experimental design and a statistical analysis separating interference from exploitation competition. *Population Ecology* **50**, 319–324.

Schmid, R.B., Lehman, R.M., Brözel, V.S., & Lundgren, J.G., 2014. An indigenous gut bacterium, Enterococcus faecalis (Lactobacillales: Enterococcaceae), increases seed consumption by Harpalus pensylvanicus (Coleoptera: Carabidae). *Florida Entomologist* **97**, 575–584.

Schmitz, O.J., 2007. Predator diversity and trophic interactions. *Ecology* **88**, 2415–2426.

Schweiger, O., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., & Bugter, R., 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* **42**, 1129–1139.

Shackelford, G., Steward, P.R., Benton, T.G., Kunin, W.E., Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., & Sait, S.M., 2013. Comparison of pollinators and natural enemies: A meta-analysis of landscape and local effects on abundance and richness in crops. *Biological Reviews* **88**, 1002–1021.

Shearin, A.F., Reberg-Horton, S.C., & Gallandt, E.R., 2007. Direct effects of tillage on the activity density of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) weed seed predators. *Environmental Entomology* **36**, 1140–1146.

Shields, M.W., Johnson, A.C., Pandey, S., Cullen, R., González-Chang, M., Wratten, S.D., & Gurr, G.M., 2019. History, current situation and challenges for conservation biological control. *Biological Control* **131**, 25–35.

Shipley, B., 2013. compared using a d-separation test R eports R eports. *Ecology* **94**, 560–564.

Sih, A., 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* **210**, 1041–1043.

Sih, A., Englund, G., & Wooster, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution* **13**, 350–355.

Sirami, C., Gross, N., Baillod, A.B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, Annika Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhauser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X.O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J.A., Ricarte, A., Marcos-Garcia, M.Á., Minano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tscharntke, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.-L., & Fahrig, L., 2019. Increasing crop diversity and decreasing field size enhance multitrophic biodiversity across agricultural regions. *PNAS* 1–6.

Skalski, G.T., & Gilliam, J.F., 2001. Functional responses with predator interference : viable alternatives to the holling type II model. *Ecology* **82**, 3083–3092.

Smithson, M., & Verkuilen, J., 2006. A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-

distributed dependent variables. *Psychological Methods* **11**, 54–71.

Snyder, W.E., 2019. Give predators a complement: Conserving natural enemy biodiversity to improve biocontrol. *Biological Control* **135**, 73–82.

Snyder, W.E., & Ives, A.R., 2003. Interactions between specialist and generalist natural enemies: Parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology* **84**, 91–107.

Snyder, W.E., & Ives, A.R., 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* **82**, 705–716.

Snyder, W.E., & Wise, D.H., 1999. Predator interference and the establishment of generalist predator populations for biocontrol. *Biological Control* **15**, 283–292.

Solomon, M.E., 1949. The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology* **18**, 1.

South, A., 2017. rnaturalearth: world map data from natural earth.

Speakman, J.R., 2005. Body size, energy metabolism and lifespan. *Journal of Experimental Biology* **208**, 1717–1730.

Stasek, D.J., Radl, J.N., & Crist, T.O., 2018. The functional response and prey preference of generalist Nabis (Hemiptera: Nabidae) predators to leafhopper prey (Hemiptera: Cicadellidae). *Canadian Entomologist* **150**, 190–200.

Staudacher, K., Rennstam Rubbmark, O., Birkhofer, K., Malsher, G., Sint, D., Jonsson, M., & Traugott, M., 2018. Habitat heterogeneity induces rapid changes in the feeding behaviour of generalist arthropod predators. *Functional Ecology* **32**, 809–819.

Stavi, I., & Lal, R., 2013. Agriculture and greenhouse gases, a common tragedy. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **33**, 275–289.

Stiling, P., & Cornelissen, T., 2005. What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* **34**, 236–246.

Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., & Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - A review. *Journal of Environmental Management* **91**, 22–46.

Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., de Snoo, G.R., & Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of environmental management* **63**, 337–365.

Storkey, J., Meyer, S., Still, K.S., & Leuschner, C., 2012. The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 1421–1429.

Straub, C.S., Finke, D.L., & Snyder, W.E., 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control* **45**, 225–237.

Straub, C.S., & Snyder, W.E., 2008. Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology* **89**, 1605–1615.

Straub, C.S., & Snyder, W.E., 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology* **87**, 277–282.

Sunderland, K.D., 1975. The diet of some predatory arthropods in cereal crops. *The Journal of Applied Ecology* **12**, 507.

Swinton, S.M., Jolejole-Foreman, M.C., Lupi, F., Ma, S., Zhang, W., & Chen, H., 2015. Economic value of ecosystem services from agriculture, in: The Ecology of Agricultural Landscapes: Long-Term Research on the Path to Sustainability. New York, USA, pp. 54–76.

Symondson, W.O.C., Cesarini, S., Dodd, P.W., Harper, G.L., Bruford, M.W., Glen, D.M., Wiltshire, C.W., & Harwood, J.D., 2006. Biodiversity vs. biocontrol: positive and negative effects of alternative prey on control of slugs by carabid beetles. *Bulletin of Entomological Research* **96**, 637–645.

Symondson, W.O.C., Glen, D.M., Ives, A.R., Langdon, C.J., & Wiltshire, C.W., 2002a. Dynamics of the relationship between a generalist predator and slugs over five years. *Ecology* **83**, 137–147.

Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., & Greenstone, M.H., 2002b. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* **47**, 561–594.

Talarico, F., Giglio, A., Pizzolotto, R., & Brandmayr, P., 2016. A synthesis of feeding habits and reproduction rhythm in Italian seed-feeding ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology* **113**, 325–336.

Tapia-Lewin, S., & Pardo, L.M., 2014. Field assessment of the predation risk - food availability trade-off in crab megalopae settlement. *PLoS ONE* **9**, e95335.

Thiele, H.-U., 1977. Carabid Beetles in Their Environments, Springer-V. ed, Zoophysiology and Ecology. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Thies, C., & Tscharntke, T., 2003. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science (Washington D C)* **609**, 893–896.

Thomas, C.F.G., Holland, J.M., & Brown, N.J., 2002. The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes, in: Holland, J.M. (Ed.), The Agroecology of Carabid Beetles. Intercept Limited, Andover, UK, pp. 305–344.

Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B., & Tylianakis, J.M., 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* **27**, 689–697.

Thorbek, P., & Bilde, T., 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* **41**, 526–538.

Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., & Polasky, S., 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* **418**, 671–677.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., & Swackhamer, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**, 281–284.

Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **45**, 471–493.

Toft, S., & Bilde, T., 2002. Carabid diets and food value, in: Holland, J.M. (Ed.), The Agroecology of Carabid Beetles. Intercept Limited, Andover, UK.

Tooker, J.F., O'Neal, M.E., & Rodriguez-Saona, C., 2020. Balancing disturbance and conservation in agroecosystems to improve biological control. *Annual Review of Entomology* **65**, 81–100.

Tooley, J., & Brust, G.E., 2002. Weed seed predation by carabid beetles, in: Holland, J.M. (Ed.), The Agroecology of Carabid Beetles. Intercept Limited, Andover, UK, pp. 215–229.

Trabelsi, M., Mandart, E., Le Grusse, P., & Bord, J.-P., 2016. How to measure the agroecological performance of farming in order to assist with the transition process. *Environmental Science and Pollution Research* **23**, 139–156.

Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L., & Petit, S., 2013. The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology* **14**, 235–245.

Trichard, A., Ricci, B., Ducourtieux, C., & Petit, S., 2014. The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **188**, 40–47.

Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S. van, & Vidal, S., 2008. Reprint of "Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale" [Biol. Control 43 (2007) 294–309]. *Biological Control* **45**, 238–253.

Tscharntke, T., Rand, T.A., & Bianchi, F.J.J.A., 2005. The landscape context of trophic interactions : insect spillover across the crop — noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* **42**, 421–432.

Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., & Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* **87**, 661–685.

Tubiello, F.N., Salvatore, M., Ferrara, A.F., House, J., Federici, S., Rossi, S., Biancalani, R., Condor Golec, R.D.,

Jacobs, H., Flammini, A., Prosperi, P., Cardenas-Galindo, P., Schmidhuber, J., Sanz Sanchez, M.J., Srivastava, N., & Smith, P., 2015. The contribution of agriculture, forestry and other land use activities to global warming, 1990-2012. *Global Change Biology* **21**, 2655–2660.

Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A., & Bengtsson, J., 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: A hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* **51**, 746–755.

Tuf, I.H., Dedek, P., & Veselý, M., 2012. Does the diurnal activity pattern of carabid beetles depend on season, ground temperature and habitat? *Archives of Biological Sciences* **64**, 721–732.

Turchin, P., 1995. Chapter 2: Population regulation old arguments and a new synthesis. *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis* 19–39.

Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Kahmen, A., Klein, A.M., Buchmann, N., Perner, J., & Tscharntke, T., 2008. Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS Biology* **6**, 0947–0956.

Tylianakis, J.M., & Romo, C.M., 2010. Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency. *Basic and Applied Ecology* **11**, 657–668.

Tylianakis, J.M., Tscharntke, T., & Klein, A., 2006. Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid–host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology* **87**, 3047–3057.

Valantin-Morison, M., Guichard, L., & Jeuffroy, M.., 2008. Comment maîtriser la flore adventice des grandes cultures à travers les éléments de l'itinéraire technique ? *Innovations Agronomiques* **3**, 27–41.

Van Driesche, R., Hoddle, M.S., & Center, T., 2008. Control of pests and weeds by natural enemies, Book. Blackwell Publishing.

Vanbergen, A.J., Watt, A.D., Mitchell, R., Truscott, A.-M., Palmer, S.C.F., Ivits, E., Eggleton, P., Jones, T.H., & Sousa, J.P., 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia* **153**, 713–725.

Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Koivula, M., Niemelä, J., Kotze, D.J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger, G., Serrano, J., Lencina, J.L., Serrano, A., Aguiar, C., Grandchamp, A.C., Stofer, S., Szél, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J., & Watt, A.D., 2010. Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: A pan-European study. *Ecological Entomology* **35**, 226–235.

Vance-Chalcraft, H.D., & Soluk, D.A., 2005. Estimating the prevalence and strength of non-independent predator effects. *Oecologia* **146**, 452–460.

Vandermeer, J., 1995. The ecological basis of alternative agriculture. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**, 201–224.

Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.M., & Baudry, J., 2013. The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems and Environment* **166**, 3–14.

Veres, A., Petit, S., Conord, C., & Lavigne, C., 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **166**, 110–117.

von Berg, K., Thies, C., Tscharntke, T., & Scheu, S., 2009. Cereal aphid control by generalist predators in presence of belowground alternative prey: Complementary predation as affected by prey density. *Pedobiologia* **53**, 41–48.

Wallin, H., & Ekbom, B.S., 1988. Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. *Oecologia* **77**, 39–43.

Wallinger, C., Sint, D., Baier, F., Schmid, C., Mayer, R., & Traugott, M., 2015. Detection of seed DNA in regurgitates of granivorous carabid beetles. *Bulletin of Entomological Research* **105**, 728–735.

Wang, M.-Y., Ings, T.C., Proulx, M.J., & Chittka, L., 2013. Can bees simultaneously engage in adaptive foraging behaviour and attend to cryptic predators? *Animal Behaviour* **86**, 859–866.

Ward, M.J., Ryan, M.R., Curran, W.S., & Law, J., 2014. Giant foxtail seed predation by Harpalus pensylvanicus (Coleoptera: Carabidae). *Weed Science* **62**, 555–562.

Warner, D.J., Allen-Williams, L.J., Warrington, S., Ferguson, A.W., & Williams, I.H., 2008. Implications for conservation biocontrol of spatio-temporal relationships between carabid beetles and coleopterous pests in

winter oilseed rape. *Agricultural and Forest Entomology* **10**, 375–387.

Weibull, A.-C., Östman, Ö., & Granqvist, A., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* **12**, 1335–1355.

Westerman, P., Luijendijk, C.D., Wevers, J.D.A., & Van Der Werf, W., 2011. Weed seed predation in a phenologically late crop. *Weed Research* **51**, 157–164.

Westerman, P.R., Borza, J.K., Andjelkovic, J., Liebman, M., & Danielson, B., 2008. Density-dependent predation of weed seeds in maize fields. *Journal of Applied Ecology* **45**, 1612–1620.

Westerman, P.R., Dixon, P.M., & Liebman, M., 2009. Burial rates of surrogate seeds in arable fields. *Weed Research* **49**, 142–152.

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

Westerman, P.R., Liebman, M., Heggenstaller, A.H., & Forcella, F., 2006. Integrating measurements of seed availability and removal to estimate weed seed losses due to predation. *Weed Science* **54**, 566–574.

Westerman, P.R., Liebman, M., Menalled, F.D., Heggenstaller, A.H., Hartzler, R.G., & Dixon, P.M., 2005. Are many little hammers effective? Velvetleaf (Abutilon theophrasti) population dynamics in two- and four-year crop rotation systems. *Weed Science* **53**, 382–392.

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

Wezel, A., & Soldat, V., 2009. A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability* **7**, 3–18.

White, S.S., Renner, K.A., Menalled, F.D., & Landis, D. a., 2007. Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence. *Weed Science* **55**, 606–612.

Wickham, H., 2016. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York.

Wilby, A., Anglin, L.A., & Nesbit, C.M., 2013. Plant species composition alters the sign and strength of an emergent multi-predator effect by modifying predator foraging behaviour. *PLoS ONE* **8**.

Wilby, A., & Thomas, M.B., 2002. Natural enemy diversity and pest control: Patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters* **5**, 353–360.

Wilby, A., Villareal, S.C., Lan, L.P., Heong, K.L., & Thomas, M.B., 2005. Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecological Entomology* **30**, 497–501.

Williams, C.L., Liebman, M., Westerman, P.R., Borza, J., Sundberg, D., & Danielson, B., 2009. Over-winter predation of Abutilon theophrasti and Setaria faberi seeds in arable land. *Weed Research* **49**, 439–447.

Winder, L., Alexander, C.J., Holland, J.M., Symondson, W.O.C., Perry, J.N., & Woolley, C., 2005. Predatory activity and spatial pattern: the response of generalist carabids to their aphid prey. *Journal of Animal Ecology* **74**, 443–454.

Winder, L., Alexander, C.J., Holland, J.M., Woolley, C., & Perry, J.N., 2001. Modelling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field. *Ecology Letters* **4**, 568–576.

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., Tscharntke, 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**, 570–579.

Woodcock, B.A., Redhead, J., Vanbergen, A.J., Hulmes, L., Hulmes, S., Peyton, J., Nowakowski, M., Pywell, R.F., & Heard, M.S., 2010. Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **139**, 181–186.

Woodward, G., & Hildrew, A.G., 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* **71**, 1063–1074.

Young, H.S., McCauley, D.J., Galetti, M., & Dirzo, R., 2016. Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **47**, 333–358.

Zeileis, A., & Hornik, K., 2007. Generalized M-fluctuation tests for parameter instability. *Statistica Neerlandica*

61, 488–508.

Zeileis, A., Hothorn, T., & Hornik, K., 2008. Model-based recursive partitioning. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **17**, 492–514.

Zhang, D., 2018. rsq: R-Squared and related measures, R package.

Zhang, J., Drummond, F. a, & Hartke, A., 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. *MAFES Technical Bulletin* 163.

Zhang, J.X., Drummond, F.A., & Leibman, M., 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**, 63–74.

Zhang, Y.N., Jiang, J.Y.Q., Zhang, Y.J., Qiu, Y., & Zhang, J.P., 2017. Functional response and prey preference of neoseiulus bicaudus (Mesostigmata: Phytoseiidae) to three important pests in Xinjiang, China. *Environmental Entomology* **46**, 538–543.

ÉCOLE DOCTORALE
Environnements - Santé

Titre : Le rôle des interactions biotiques dans un système proie-prédateur : le cas de la prédation et de la régulation des graines d'adventices par les carabes.

Mots-clés : Carabidae, graines d'adventices, prédation et régulation naturelle, interactions biotiques, proies alternatives, interactions inter et intraspécifiques.

Résumé: Dans le cadre d'une transition vers des systèmes de production agricole moins dépendants des herbicides, la régulation de la flore adventice par les carabes consommateurs de graines pourrait être intéressante à mobiliser. La prédation des graines d'adventices par les carabes est variable et s'inscrit dans un contexte complexe d'interactions biotiques expliquant en partie notre incapacité à prévoir les niveaux de régulation. Dans cette thèse, nous avons analysé les variations des niveaux de prédation et de régulation biologique des adventices et déterminé comment elles répondent à deux types d'interactions biotiques : 1) la disponibilité de proies alternatives et 2) les interactions intra et interspécifiques entre les carabes. Les mesures effectuées en champ sur un réseau de parcelles paneuropéen ont révélé un signal de régulation du stock semencier d'adventices par les carabes. Elles indiquent aussi que les réponses des communautés de carabes au contexte paysager et à l'intensité de la gestion agricole sont en partie dues à des modifications de la disponibilité des proies animales et végétales. Nous avons démontré l'existence d'un compromis entre la prédation des graines et des proies animales par les carabes omnivores, dont l'efficacité est réduite par la disponibilité des proies alternatives, contrairement aux espèces granivores. Par ailleurs, nous avons identifié des espèces-clés de carabes associées à des niveaux importants de prédation des graines, ainsi que des associations d'espèces potentiellement complémentaires. A l'aide d'une expérimentation en conditions semi-contrôlées proches de celles aux champs, les mésocosmes, nous avons mis en évidence un antagonisme entre certaines espèces de carabes, qui peut découler d'interactions directes ou indirectes entre ces dernières. Cependant, la conduite d'expérimentations en conditions contrôlées et simplifiées ne nous a pas permis de détecter d'effets majeurs de ces interactions sur la prédation des graines. Ce travail de thèse a permis de confirmer le rôle régulateur des carabes sur la flore adventice et de mettre en évidence que ce système s'inscrit dans un contexte d'interactions plus large qui explique en grande partie les variations de composition de communautés de carabes et leur efficacité à consommer les graines. Ce travail permet de suggérer des pistes pour optimiser la régulation des adventices par les carabes dans les parcelles cultivées.

Title: The role of biotic interactions in a prey-predator system: the case of predation and regulation of weed seeds by carabids.

Keywords: Carabidae, weed seeds, natural predation and regulation, biotic interactions, alternative prey, inter and intraspecific interactions.

Abstract: For the transition towards agricultural production systems that are less dependent on herbicides, the use of weed regulation seed-eating carabids is of great interest. Weed seed predation by carabids is variable and occurs within a complex context of many biotic interactions. This complexity partly explains our current inability to predict levels of in-field weed regulation. In this thesis, I analysed variations in the levels of predation and biological regulation of weeds and determined how they respond to two classes of biotic interactions: 1) the availability of alternative prey; and, 2) intra- and inter-specific interactions between the carabids themselves. Field measurements carried out on a pan-European field experiment showed a signal of weed seedbank regulation by carabids. The experiment also indicated that the responses of carabid communities to the landscape context and the intensity of farm management are partly due to changes in the availability of animal and plant prey. I demonstrated the existence of a trade-off between weed seed and animal predation by omnivorous carabids, whose effectiveness in suppressing seeds is reduced by the availability of alternative prey. Obligatory granivorous species showed no such trade-off with the presence of animal prey. The key carabid species and complementary species complexes that were associated with high levels of seed predation were identified in a multi-experiment field data-set from Burgundy. Using an experiment in semi-controlled conditions, mesocosms, antagonisms between certain carabid species were identified, which may be the result of direct or indirect interactions. Experiments done under controlled and simplified laboratory conditions did not show any major effects of these antagonist interactions on seed predation, however. This thesis confirms the regulatory role of carabid predation on the weed flora and shows that this system is set within a broader context of interactions that can explain some of the variation in the composition of carabid communities and their effectiveness in consuming seeds. This work makes it possible to suggest management to optimise weed regulation by carabids in arable fields.

UBFC UNIVERSITÉ BOURGOGNE FRANCHE-COMTÉ
Université Bourgogne Franche-Comté
32, avenue de l'Observatoire
25000 Besançon