
Carabidae et régulation des adventices en agroécologie

Auteur : Beenkens, Adrien

Promoteur(s) : Dufrêne, Marc; Boeraeve, Fanny

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/13223>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

CARABIDAE ET RÉGULATION DES ADVENTICES EN AGROÉCOLOGIE

BEENKENS ADRIEN

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020-2021

**CO-PROMOTEURS :
BOERAEVE FANNY
DUFRÊNE MARC**

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

CARABIDAE ET RÉGULATION DES ADVENTICES EN AGROÉCOLOGIE

BEENKENS ADRIEN

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020-2021

**CO-PROMOTEURS :
BOERAEVE FANNY
DUFRÊNE MARC**

CARABIDAE ET RÉGULATION DES
ADVENTICES EN AGROÉCOLOGIE

Adrien BEENKENS



Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme de bioingénieur
spécialisation gestion des forêts et des espaces naturels

Co-Promoteurs :
BOERAEVE Fanny
DUFRENE Marc

Août 2021

Remerciements

Je voudrais remercier :

- Mes promoteurs, Mme. Boeraeve et M. Dufrêne de m'avoir offert la possibilité de faire ce TFE. Je les remercie pour la qualité de leur encadrement et de leurs précieux conseils. M. Carbonne, vous m'avez également beaucoup aiguillé durant mon TFE, un énorme merci pour vos conseils et votre relecture ;
- Mon papa pour tous les trajets effectués à mes côtés et son soutien ;
- L'université de Gembloux Agro-Bio Tech et plus particulièrement M. Brostaux, M. Pierreux et Mme. Declerck ;
- L'ASBL « Greenotec » et son coordinateur, M. Dierickx ;
- L'équipe « Carabes-Vers de terre-Ambroisie » : Marine, Marie, Nicolas, Zoé, Lucie et Claire. Tant de bons moments passés avec chacun de vous. Vous êtes devenus bien plus que des collègues, vous êtes de véritables amis. Merci M. Mounier pour votre travail ;
- Coline, ma belle pour son soutien au combien important du début à la fin. Je t'aime ;
- L'équipe du BP et plus particulièrement à Mme Rivière, Mme Fanal et M. Contino, premier agent spécialisé pour m'avoir fourni du travail quand je n'en n'avais pas ; à Mme Thomas et Mme Vander Elst pour leur patience et leur immense aide logistique ;
- Mes amis, cokoteurs et toutes les autres personnes qui m'ont soutenu et que j'ai oublié dans les points précédents.

Résumé de l'étude

La biodiversité participe au bien-être humain en étant productrice de services écosystémiques. Les pratiques agricoles l'impactent elle et les services qu'elle remplit. Le souhait grandissant de se tourner vers une agriculture plus durable provoque le développement de nouveaux « courants agricoles » comme l'agroécologie. Cependant, de nombreux problèmes apparaissent comme la gestion des adventices et font que la productivité de telles exploitations est plus faible et menacent leur survie. Les adventices ont des interactions avec beaucoup d'autres organismes dont certains consomment leurs graines et opèrent ainsi un contrôle biologique important. C'est notamment le cas des Carabidae, famille de coléoptères abondants dans les paysages agricoles. Le service de régulation des adventices par ces insectes et l'impact des pratiques agricoles sur ceux-ci sont les sujets de ce mémoire. La prédation des graines a été étudiée par test cafétéria : un nombre moyen de graines consommées quotidiennement par trois espèces de Carabides (*Amara spp.* ; *Pterostichus melanarius* ; *Pterostichus cupreus*) et pour deux espèces d'adventices (*Taraxacum officinale* et *Tripleurospermum inodorum*) a été mesuré. Les résultats ont montré que toutes les espèces de coléoptères consomment une plus ou moins grande quantité des deux types de graines. Concernant les pratiques agricoles, nous avons considéré quatre types d'agriculture allant de l'agriculture biologique de conservation n'utilisant ni labour ni produits phytopharmaceutiques à l'agriculture conventionnelle les utilisant tous deux. Les résultats démontrent qu'il n'y a aucune différence entre les communautés carabiques soumises aux différents types d'agriculture. A priori, elles ne seraient pas affectées par les pratiques agricoles. Toutefois, la littérature scientifique nous indique l'inverse. Ces divergences sont expliquées par les conditions environnementales particulières dans lesquelles l'expérience a été réalisée. Celles-ci ont causé un retard dans le cycle de développement des Carabidae et de la végétation modifiant considérablement la réponse de ces insectes aux opérations agricoles mises en place dans les cultures étudiées. Cela montre les relations complexes qu'il existe entre le paysage agricole et sa biodiversité. Pour garantir la durabilité des agroécosystèmes et la pérennité de la production des denrées alimentaires, il est primordial les étudier et les comprendre au mieux.

Abstract

Biodiversity contributes to human well-being by producing ecosystem services. Agricultural practices impact it and the services it provides. The growing desire to turn to more sustainable agriculture is leading to the development of new “agricultural trends” such as agroecology. However, there are many issues such as weed management that make such operations less productive and threaten their survival. Weeds interact with many other organisms, some of which consume their seeds and thus operate an important biological control. This is particularly the case of the Carabidae, family of beetles abundant in agricultural landscapes. The service of weed regulation by these insects and the impact of agricultural practices on them are the subjects of this brief. Seed predation was studied by cafeteria test : an average number of seeds consumed by three species of Carabides (*Amara spp.* ; *Pterostichus melanarius* ; *Pterostichus cupreus*) and two species of weeds (*Taraxacum officinale* ; *Tripleurospermum inodorum*) has been calculated. The results showed that all species of beetles consume a greater or lesser amount of both types of seeds. Regarding agricultural practices, we considered four types of agriculture ranging from organic conservation farming using neither tillage nor plant protection products to conventional agriculture using both. The results show that there is no difference between Caribbean communities subject to different types of agriculture. A priori, they would not be affected by agricultural practices. However, the scientific literature tells us the opposite. These differences are explained by the particular environmental conditions under which the experiment was carried out. These caused a delay in the development cycle of the Carabidae and the vegetation considerably modifying the response of these insects to the agricultural operations implemented in the crops studied. This shows the complex relationships between the agricultural landscape and its biodiversity. To ensure the sustainability of agroecosystems and the sustainability of food production, it is essential to study and understand them as best as possible.

Table des matières

INTRODUCTION	1
1. Les enjeux de l'agriculture : nourrir le monde	1
1.1. Les prémices de l'agriculture et l'évolution des pratiques agricoles	1
1.2. La première révolution verte et les limites de l'agriculture conventionnelle	1
▪ Impact du monde agricole sur le changement climatique	2
▪ Impact du secteur agricole sur la biodiversité	2
2. Les agro-écosystèmes et les services écosystémiques au bénéfice de l'Homme	3
3. La deuxième révolution verte : vers une agriculture plus raisonnée	5
▪ L'agriculture biologique	6
▪ L'agriculture de conservation	7
▪ L'agriculture biologique de conservation	8
4. Les services écosystémiques fournis par les Carabides dans les cultures	9
4.1. Explication du concept de ravageur de cultures et de contrôle biologique	9
4.2. Description et anatomie des Carabidae	11
▪ Diversité, forme et taille	12
▪ Régime alimentaire	12
▪ Reproduction et cycle de vie	13
5. Objectifs de l'étude	13
MATÉRIELS ET MÉTHODES	15
1. Stations de piégeage	15
1.1. Description du projet FAB4Farming et choix des parcelles étudiées	15
1.2. Échantillonnage des Carabidae : outils et protocole	17
▪ Pièges à fosse	17
▪ Pièges à émergence	18
▪ Disposition des pièges dans les parcelles	19
▪ Tri et identification	20
2. Mesure de la prédation des adventices : outils et protocole	20
2.1. Test cafétéria	20
2.2. Cartes de prédation	24
3. Analyse des communautés de Carabidae	24
3.1. Courbe d'accumulation	24
3.2. Analyse de la diversité alpha	24
▪ Indice de Shannon	26
▪ Indice de Simpson	26
▪ Indice de Berger-Parker	27
3.3. Analyse de la diversité bêta	27
▪ Indice de dissimilarité	28
▪ Groupements et ordinations	29
▪ Espèces indicatrices	29

3.4.	Informations récoltées sur les stations de piégeage	30
4.	Analyse de la prédation des graines d'adventices	30
4.1.	Test cafétéria	30
RÉSULTATS		31
1.	Analyse des communautés de Carabides	31
1.1.	Courbe d'accumulation	31
1.2.	Analyse de la diversité alpha	32
1.3.	Analyse de la diversité beta	36
2.	Analyse de la prédation des adventices par les Carabidae	39
2.1.	Test cafétéria	39
▪	No choice test	39
▪	Choice test	40
DISCUSSION		42
1.	Caractérisation des communautés de Carabides	42
1.1.	Diversité alpha et bêta	42
1.2.	Parcelles « outsiders »	45
▪	Diversité alpha	45
▪	Diversité bêta	45
▪	Itinéraires techniques et passé culturel	47
▪	Contexte paysager local	47
1.3.	Limites de l'étude	48
2.	Caractérisation de la prédation des adventices par les coléoptères Carabiques	49
2.1.	Test cafétéria	49
2.2.	Limites de l'étude	52
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES		54
LISTES DES ANNEXES		55
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES		58

Liste des figures

Figure 1 - Relation entre les écosystèmes et le bien-être humain (adapté de : De Groot et al., 2010).....	3
Figure 2 - Bénéfices tirés des écosystèmes et leurs liens avec le bien-être de l'Homme (adapté de : MAE, 2005).....	4
Figure 3 - Bénéfices hypothétiques de l'agriculture biologique (OA), de l'agriculture de conservation (CA), de l'agriculture conventionnelle (CVA) et de l'agriculture biologique de conservation (OCA) sur l'assemblage d'espèces locales (Carabidae – lignes bleues ; Ravageurs de culture – lignes rouges) basé sur la théorie des filtres (d'après : Lake et al., 2007).....	6
Figure 4 - Techniques de l'agriculture BIO (d'après : Reganold et al, 2016).....	7
Figure 5 - Principes de l'agriculture CST (d'après : Farooq et al., 2015).....	8
Figure 6 - Classification phylogénétique des Carabidae.....	11
Figure 7 - Critères d'identification de la famille des Carabidae (d'après : Roger et al., 2013).....	12
Figure 8 - Cycle de biologie de la famille des Carabidae (adapté de : Tenailleau et al., 2011).....	13
Figure 9 - Carte représentant les positions des fermes échantillonnées dans les différents Districts d'Espace Rural. Les trois lettres correspondent aux différentes modalités d'agriculture étudiée : "BIO": agriculture biologique; "ABC": agriculture biologique de conservation; "CST": agriculture de conservation; "CVL": agriculture conventionnelle.....	16
Figure 10 - Schéma d'un piège à fosse.....	17
Figure 11 - Photo d'un piège à fosse.....	18
Figure 12 - Photo d'une tente à émergence.....	18
Figure 13 - Schéma du dispositif de piégeage mis en place dans les cultures étudiées.....	19
Figure 14 - Photo du dispositif de piégeage mis en place dans une parcelle. À chaque extrémité, une tente à émergence et un piège à fosse sont placés. À chaque piquet jaune, uniquement un piège à fosse est placé.....	19
Figure 15 - Photos des trois espèces de Carabidae sélectionnées pour les tests cafétéria (de gauche à droite : <i>P. melanarius</i> ; <i>P. cupreus</i> ; <i>A. aena</i>).....	21
Figure 16 - Dispositif expérimental des tests cafétéria.....	22
Figure 17 - Plateaux ou capsules remplies de plasticine présentant les 30 graines aux individus testés.....	22
Figure 18 - Schéma des différents types de tests cafétéria.....	23
Figure 19 - Différents niveaux de diversité biologique (d'après : Francour, 2016).....	25
Figure 20 - Représentation schématique des concepts de « nestedness » et de « turnover » (d'après : Baselga, 2010). Les encadrés numérotés 1 à 12 correspondent aux espèces réparties dans les différents sites, annotés A1 à A3, B1 à B3, C1 à C3 et D1 à D3.....	28
Figure 21 - Courbes d'accumulation réalisées par modalité d'agriculture. Les lignes verticales représentent les intervalles de confiance.....	31
Figure 22 - Représentation graphique de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les indices de diversité des stations étudiées.....	33
Figure 23 - Représentation graphique de l'analyse des redondances (RDA) réalisée sur les indices de diversité des différentes stations.....	34
Figure 24 - Graphiques (violin plot) de la richesse spécifique et du logarithme de l'abondance totale des stations en fonction du système agricole. Chaque point représente une station.....	34
Figure 25 - Graphiques des ANOVA réalisées sur chaque indice de diversité des stations en fonction du type d'agriculture.....	36
Figure 26 - Représentation graphique de l'analyse en coordonnées principales réalisée sur la composition en espèces des communautés de Carabidae échantillonnées dans les différentes stations.....	36
Figure 27 - Représentation graphique de l'analyse en coordonnées principales sous contraintes réalisée sur les communautés de Carabidae échantillonnées dans les différentes stations.....	37
Figure 28 - Dendrogramme issu de la classification par la méthode de Ward, à partir d'une matrice de distance de Bray-Curtis, représentant les groupements des stations. Les groupes sont au nombre de 4. Leur numérotation suit un gradient de gauche à droite.....	37

Figure 29 - Graphique de la consommation moyenne quotidienne de graines d'adventice par espèce de Carabides lors des tests sans choix. 40

Figure 30 - Graphique de la consommation moyenne quotidienne de graines d'adventice par espèce de Carabides lors des tests avec choix. 41

Figure 31 - Liste des espèces adventices les plus nuisibles présentes dans les cultures en Région Wallonne. .51

Figure 32 - Vue au binoculaire d'une coupe de graine de *T. officinale*. L'embryon est toute la partie interne de la graine. Celui-ci est luisant, indiquant sa viabilité..... 52

Liste des tables

Tableau 1 - Facteurs étudiés dans les tests <i>cafétéria</i>	30
Tableau 2 - Indices de diversité calculés pour les différentes parcelles étudiées.	32
Tableau 3 - Liste des espèces indicatrices déterminées par groupe de stations.	38
Tableau 4 - Nombre d'individus testés par espèce et par type de test.	39
Tableau 5 - Valeurs de Khi carré générées par le modèle linéaire généralisé. <i>Df</i> est le degré de liberté des différents facteurs. Probabilité est la valeur de la <i>p</i> -valeur.	39
Tableau 6 - Valeurs de Khi carré générées par le modèle linéaire généralisé. <i>Df</i> sont les degrés de liberté des différents facteurs. Probabilité est la valeur de la <i>p</i> -valeur.	40
Tableau 7 - Indice de diversité des différentes stations <i>BIO</i>	45
Tableau 8 - Cartes de chaleur de la composition en espèces indicatrices d'agriculture <i>BIO</i> ou <i>CVL</i> des stations <i>BIO</i> . Les chiffres sont ici les abondances moyennes des espèces pour tous les relevés confondus. Les cases aux valeurs les plus faibles sont représentées en rouges, les valeurs intermédiaires sont en blanc/jaune et les valeurs les plus élevées en vert.	46
Tableau 9 - Cultures de l'année précédente mise en place dans les stations <i>BIO</i>	47
Tableau 10 - Comparaison de l'aire des parcelles et de l'aire d' <i>ESN</i> dans un rayon de 50 m autour de celles-ci.	48

Introduction

1. Les enjeux de l'agriculture : nourrir le monde

1.1. Les prémices de l'agriculture et l'évolution des pratiques agricoles

Voici 10 000 ans, l'Homme se sédentarise et commence à cultiver des espèces végétales constituant une grande partie de son alimentation¹. C'est le début de l'agriculture. Dès lors, elle n'a cessé d'évoluer et d'occuper une place de plus en plus importante dans la société humaine. De nos jours, près d'un tiers des terres émergées est occupé par des exploitations agricoles (prairies, pâturages permanents et cultures), soit environ 47,9 millions de km². Celles-ci produisent des ressources alimentaires d'origine animale et végétale, de l'énergie par la transformation des produits de culture en biocarburant et des matériaux comme les fibres^{3,4}.

1.2. La première révolution verte et les limites de l'agriculture conventionnelle

Lors de la première révolution verte qui débuta dans les années 1960, on assiste à des changements majeurs dans les techniques agricoles dérivant du développement de la génétique et de la chimie. On parle entre autres de l'introduction de nouvelles variétés améliorant significativement le rendement, du développement et d'une utilisation à plus large échelle des fertilisants et autres produits phytosanitaires, du développement des systèmes d'irrigation et d'une mécanisation de plus en plus grande⁵.

Le principal enjeu est alors de produire de la nourriture en suffisance pour nourrir une population de six milliards d'individus^{1,4}. En 2050, la population mondiale devrait dépasser les neuf milliards conduisant à une augmentation de la demande de denrées alimentaires de plus de 60 % par rapport au début des années 2000^{6,7}. Mais la croissance démographique n'est pas la seule cause de cette augmentation : les changements de régime alimentaire dans certaines régions du monde causés par l'augmentation du niveau de vie y contribuent également⁸. Les principales conséquences sont une augmentation des ressources naturelles mobilisées, plus

particulièrement de l'eau⁹⁻¹¹, une augmentation de l'utilisation des fertilisants et des produits phytopharmaceutiques ainsi qu'une augmentation des surfaces des cultures dans le monde.

L'érosion de la biodiversité à l'échelle mondiale et le changement climatique sont deux phénomènes environnementaux liés à l'agriculture intensive. Afin de limiter son impact sur l'environnement, il est nécessaire de revoir les systèmes et les techniques agricoles.

- **Impact du monde agricole sur le changement climatique**

L'agriculture est un des drivers principaux du changement climatique. Selon le cinquième rapport du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat), le secteur agricole, la foresterie et le changement d'affectation des terres représentent 24 % des émissions de gaz à effet de serre^{6,12}. Une grande quantité de méthane et d'oxyde nitreux, deux gaz à effet de serre bien plus puissants que le dioxyde de carbone, sont rejetés dans l'atmosphère à cause des fermentations entériques des animaux d'élevage, de l'épandage d'engrais azotés et de l'irrigation des rizières^{13,14}. À cela, vient s'ajouter le CO₂ rejeté lors de déforestation de zones boisées afin de les transformer en terres arables. Le réchauffement planétaire aura des effets, bons comme mauvais, sur le secteur agricole : élévation de la température, augmentation d'occurrences des phénomènes climatiques extrêmes, ... ayant un impact direct sur le rendement des cultures^{13,15}.

- **Impact du secteur agricole sur la biodiversité**

L'augmentation de surfaces des terres arables et l'intensification des pratiques culturales ont causé une destruction et une dégradation accrues des écosystèmes ainsi qu'une perte de biodiversité locale et une augmentation du taux d'extinction¹⁶⁻¹⁸. Dans le futur, diverses évolutions de l'agriculture devraient encore exacerber son effet négatif sur la biodiversité. L'expansion des terres agricoles devrait se faire de manière disproportionnée entre les régions du monde : l'hémisphère Sud étant enclin à la plus grande croissance démographique, cette expansion serait plus grande dans cette partie du monde où la biodiversité est encore la plus développée. La demande croissante en biocarburant et en coproduits telle que l'huile de palme et le sucre

engendrerait la mise en place de cultures ayant une faible capacité d'accueil pour la biodiversité¹⁹⁻²¹.

Au cours de son évolution, l'agriculture et les pratiques associées ont causé une simplification généralisée des paysages. D'une part, les cultures sont devenues de moins en moins intéressantes pour la biodiversité en général mais aussi à celle utile à l'agriculteur : développement de monocultures, abandon de la jachère, élimination des adventices, agrandissement des parcelles, etc. D'autre part, la suppression des éléments linéaires et habitats semi-naturels jadis présents dans le paysage comme les haies, les bandes et talus enherbés, les zones de refuge, ... l'ont rendu moins accueillant pour la biodiversité^{22,23}.

2. Les agro-écosystèmes et les services écosystémiques au bénéfice de l'Homme

Les agro-écosystèmes possèdent une composante biologique complexe d'une importance capitale pour l'agriculture. Cette biodiversité peut être définie de fonctionnelle et peut être divisée en biodiversité planifiée qui est pilotée par le gestionnaire et en biodiversité sauvage qui se maintient en partie grâce à et interagit avec la biodiversité planifiée^{24,25}. Les fonctions remplies par celles-ci peuvent être considérées comme des services écosystémiques (SE)²⁶⁻²⁸ (Fig. 1).

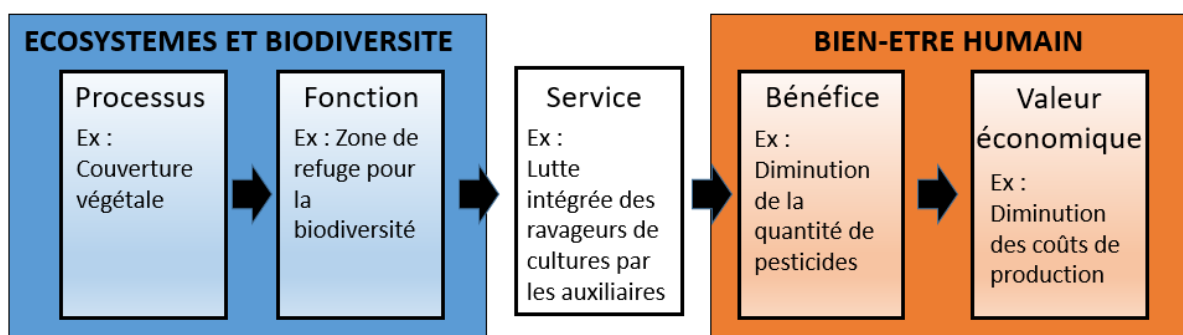


Figure 1 - Relation entre les écosystèmes et le bien-être humain (adapté de : De Groot et al., 2010).

Ceux-ci sont des bénéfices tirés des écosystèmes qui participent directement ou indirectement au bien-être humain. Ils comportent les services d'approvisionnement tels que celui de la nourriture et de l'eau ; les services de régulation comme la

régulation des inondations ; les services de support tels que la formation des sols ; les services culturels associés aux activités de loisir, de bien-être ou d'ordre spirituel et religieux¹⁶ (Fig. 2).

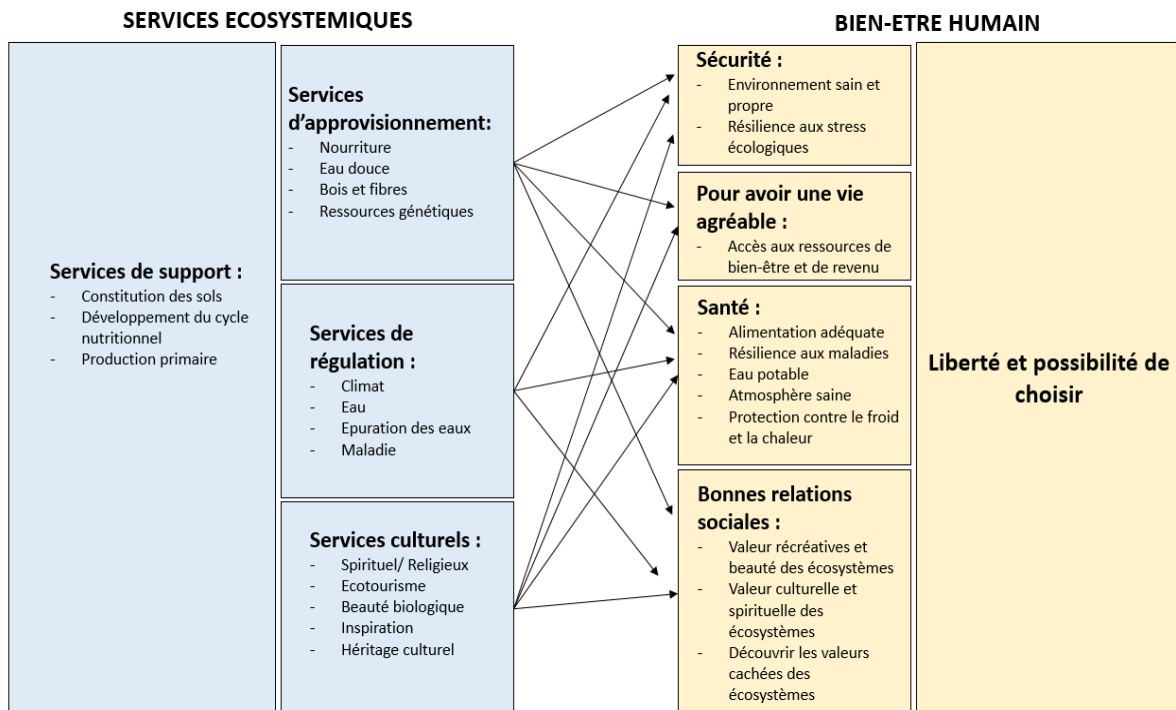


Figure 2 - Bénéfices tirés des écosystèmes et leurs liens avec le bien-être de l'Homme (adapté de : MAE, 2005).

On comprend dès lors qu'un changement dans l'écosystème porte atteinte à cette biodiversité et à ces fonctions^{29,30}.

Meehan *et al.*³¹ (2011) démontre que la simplification des paysages cause une perte de biodiversité fonctionnelle ainsi qu'une perte de sa fonction de régulation des insectes nuisibles. Le besoin de pesticides est grandissant et leur utilisation augmente. Ils ont un impact important sur l'environnement et la biodiversité. Alors qu'ils sont utilisés pour agir sur une espèce nuisible en particulier, ils peuvent affecter d'autres écosystèmes et leurs communautés³²⁻³⁵.

Connelly *et al.*³⁶ (2015) met en évidence ce même phénomène avec le service de pollinisation. Un paysage comportant peu d'éléments linéaires, peu de diversité de cultures et peu d'habitats semi-naturels est synonyme d'une moins grande biodiversité fonctionnelle et donc d'une pollinisation moins efficace.

En fonction des pratiques agricoles mises en place, la production de SE peut être plus ou moins grande. Kremen *et al.*³⁷ (2012) compare à travers 12 SE l'agriculture conventionnelle à une agriculture où il existe une grande diversité de cultures. C'est logiquement dans cette deuxième que les SE produits sont les plus importants et les plus diversifiés.

3. La deuxième révolution verte : vers une agriculture plus

raisonnée

Dans les années 80, une seconde révolution verte touche le monde agricole et se concentre plus sur l'écologie des agro-écosystèmes et des communautés animales et végétales les composant^{1,38-40}.

On assiste alors au développement de certains types d'agriculture jusque-là restés marginaux comme l'agroécologie. Sa définition est la suivante : elle est la science qui applique des concepts écologiques à la structure et la gestion des systèmes agricoles afin de les rendre plus durables^{41,42} ou de façon plus générale l'étude intégrative de l'ensemble de la chaîne alimentaire en prenant en considération ses dimensions sociales, économiques et écologiques⁴³. De nos jours, ce terme désigne une discipline scientifique, un type de pratiques agricoles, mais aussi un mouvement social et politique⁴⁴. Ce terme émerge de la littérature pour la première fois en 1928 dans un article de Klages où il désigne l'intégration de méthodes écologiques dans les cultures commerciales⁴⁴. De nouvelles pratiques agricoles dites agroécologiques voient le jour dans les années 60 et visent à utiliser au maximum les processus écologiques naturels^{39,45,46}.

Trois types d'agriculture utilisant ces pratiques agroécologiques sont abordés dans ce travail : l'agriculture biologique (BIO), l'agriculture de conservation (CST), l'agriculture biologique de conservation (ABC). La figure suivante aborde de manière simple les bénéfices supposés de chacune des modalités agricoles sur le pool d'espèces locales⁴⁷ (Fig.3).

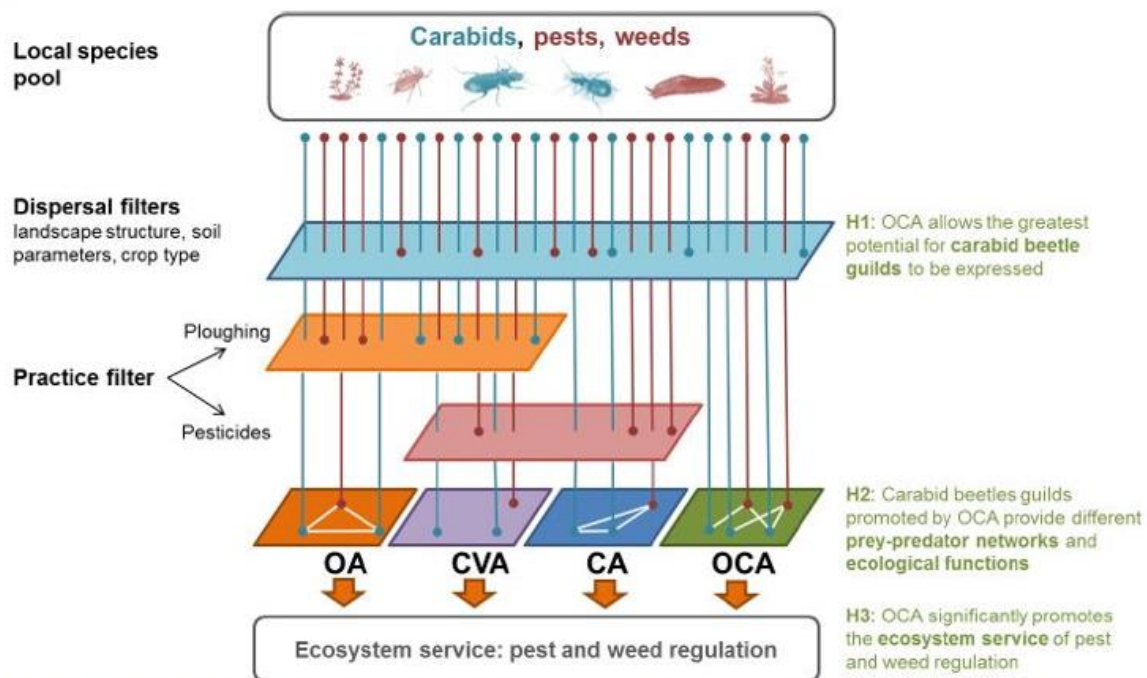


Figure 3 - Bénéfices hypothétiques de l'agriculture biologique (OA), de l'agriculture de conservation (CA), de l'agriculture conventionnelle (CVA) et de l'agriculture biologique de conservation (OCA) sur l'assemblage d'espèces locales (Carabidae – lignes bleues ; Ravageurs de culture – lignes rouges) basé sur la théorie des filtres (d'après : Lake et al., 2007).

▪ L'agriculture biologique

L'agriculture BIO est définie comme une agriculture durable utilisant différentes techniques comme la diversification et la rotation des cultures, le paillage, etc⁴⁸ (Fig. 4). Dans l'Union Européenne, elle est soumise à une législation et un cahier des charges très stricte⁴⁹. Par exemple, l'usage de tout intrant de synthèse est interdit et l'utilisation de nombreux produits phytosanitaires fortement restreinte.

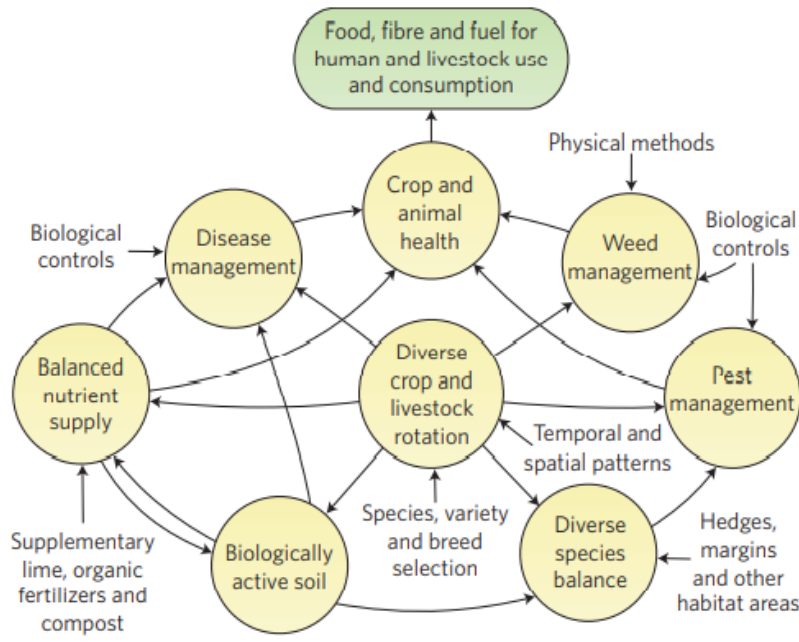


Figure 4 - Techniques de l'agriculture BIO (d'après : Reganold et al, 2016).

Au niveau de l'environnement, l'agriculture BIO possède de nombreux avantages : une biodiversité importante synonyme d'une production de SE élevée (notamment une meilleure régulation naturelle des ravageurs de culture), une amélioration de la qualité et fertilité des sols, une production à grande qualité nutritive, ...⁵⁰⁻⁵⁴. Cependant, certaines études montrent qu'il existe une différence de rendement entre l'agriculture BIO et l'agriculture CVL proche des 20% mais que celle-ci est capable de nourrir la population humaine actuelle et future^{55,56}. De plus, sa rentabilité est supérieure à celle de l'agriculture CVL notamment par le prix de vente plus élevé de ses produits et de ses coûts de production plus faibles^{57,58}.

▪ L'agriculture de conservation

L'agriculture CST repose sur plusieurs piliers : la perturbation minimale du sol, la présence d'une couverture végétale permanente et une diversification des espèces cultivées^{59,60} (Fig. 5). Contrairement à l'agriculture CVL, il n'est pas question de labour. Selon Farooq *et al.*⁶¹ (2015) et d'autres auteurs, le labour augmente l'érosion du sol en le laissant à nu, en favorisant sa dégradation et en réduisant sa capacité à accueillir des cultures. De plus, le sol rejette plus de gaz à effet de serre et participe donc au réchauffement global. Certains aspects de l'agriculture CST font qu'elle est plus

respectueuse de l'environnement : utilisation de moins de carburant, cycle des nutriments moins altérés, faible pollution des sols et de l'eau, etc.

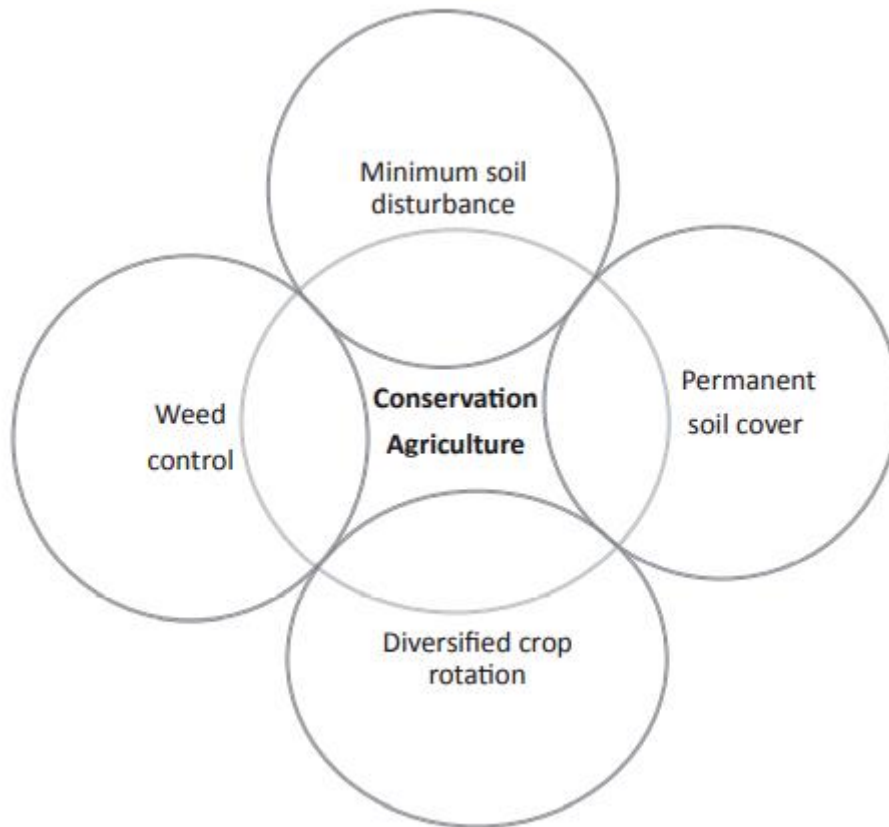


Figure 5 - Principes de l'agriculture CST (d'après : Farooq et al., 2015).

▪ **L'agriculture biologique de conservation**

Bien que l'agriculture CST et BIO soient considérées comme durables et que celles-ci soient complémentaires⁶², les agriculteurs les pratiquant ont toujours préféré afficher leurs différences plutôt que leurs points communs. Cependant, certains auteurs se sont intéressés aux pratiques de l'autre « courant agricole » : les agriculteurs BIO cherchant à améliorer la qualité de leurs sols en limitant son travail, les agriculteurs CST cherchant à recourir à de moins en moins de produits phytosanitaires⁶³. On assiste dès lors à une émergence de plus en plus de systèmes hybrides depuis le début des années 2000^{64,65}.

L'ABC se caractérise par :

- Une non-utilisation des produits phyto et d'engrais chimiques de synthèse ;
- Un travail du sol minimum, une couverture végétale maximale du sol et une diversité maximale en espèces cultivées au sein de la rotation.

Ce type de pratiques agricoles possède un grand nombre d'avantages dont les principaux sont une diminution de la dépense énergétique afin de travailler le sol, une augmentation de la matière organique à la surface du sol, une meilleure porosité de celui-ci et une microflore et microfaune elles aussi plus présentes.

Malheureusement, de nombreux défis attendent encore d'être relevés comme la gestion des adventices et du couvert végétal. Plusieurs pistes sont possibles afin de solutionner ce problème dont notamment l'augmentation de la capacité d'accueil pour les auxiliaires de cultures (dont les Carabidae font partie) afin d'assurer une régulation biologique des adventices.

4. Les services écosystémiques fournis par les Carabides dans les cultures

4.1. Explication du concept de ravageur de cultures et de contrôle biologique

Les ravageurs de cultures (RDC) sont un ensemble d'organismes qui affectent négativement le potentiel de production de celles-ci en provoquant des stress biotiques par leur interaction directe ou indirecte. On peut considérer comme RDC des espèces végétales adventices, des espèces animales phytophages et des pathogènes. Les adventices comprennent toutes sortes de plantes, parasites ou non, monocotylédones ou dicotylédones, qui affectent les cultures par compétition pour les ressources comme les nutriments, l'espace et la lumière. Les ravageurs animaux sont des espèces animales qui consomment une partie de la plante à un moment donné de son cycle de vie. Il y a donc prédation des cultures et potentiellement transmission de pathogènes. Il en existe dans de nombreux groupes taxonomiques tels les insectes, les nématodes, les limaces, les escargots, les rongeurs ou encore les oiseaux, etc. Enfin, les pathogènes sont des champignons, des bactéries ou des virus ou autres provoquant une baisse de la survie des cultures. Ils peuvent diminuer l'efficacité du processus de photosynthèse, causer la sénescence précoce du système foliaire, etc⁶⁶.

Les RDC causent des pertes importantes tant qualitatives que quantitatives à toutes les étapes des processus de production des systèmes agricoles (baisse du rendement, contamination des récoltes, baisse de la qualité nutritive, ...) ^{67,68}.

Ils sont habituellement gérés par voie mécanique, chimique ou biologique dont le contrôle biologique fait partie. Ce dernier est défini historiquement comme l'usage d'organismes vivants pour le contrôle des RDC mais en réalité, on peut y inclure tous les mécanismes environnementaux qui appliquent ce contrôle. Les organismes régulateurs des RDC sont appelés auxiliaires de cultures. Un bon auxiliaire de culture garantit une densité en RDC faible et stable, agit spécifiquement sur un seul ou un petit nombre de ravageurs, est capable de suivre la dynamique de population des ravageurs, ont un taux de prédation relativement élevé et enfin, peuvent se concentrer dans les zones où les ravageurs sont les plus présents afin de stabiliser leurs interactions négatives avec les cultures ⁶⁹⁻⁷¹.

Les Carabides sont reconnus comme auxiliaires de cultures efficaces contre les pucerons ^{66,72-74}, les diptères ^{66,75}, certains autres coléoptères ⁶⁶ et les limaces ^{76,77}, mais également les adventices par la prédation de leurs graines ^{66,78-80}.

Dans son étude, Bohan *et al.* ⁸¹ (2011) cherche à comprendre les relations trophiques qu'il existe entre les Carabidae et les graines. Il utilise un modèle consistant en une banque de graines du sol qui change de densité en fonction des pluies de graines d'adventices arrivées à maturité qui vont pouvoir retourner dans le sol ou non. Certaines graines sont interceptées à la surface par les insectes puis sont dévorées et ne participent pas à la constitution de la banque de graines. Si le taux de prédation des graines est grand, il y a un déclin de cette banque de graines année après année. Il prouve que la corrélation liant la densité en coléoptères et la densité de la banque de graines est négative et donc qu'ils participent à la régulation des adventices dans les cultures. D'autres études soutiennent cette hypothèse ⁸². De même, certains auteurs se sont intéressés à la relation entre ces coléoptères et la germination des graines. Pannwitt *et al.* ⁸³ (2021) montre que la prédation des graines d'adventices par ces insectes contribuent à la diminution de leur émergence. Cependant, le nombre de graines produites dans un mètre carré de cultures n'est pas fonction de la densité en Carabides et du taux de prédation de ceux-ci. Blubaugh *et al.* ⁸⁴ (2016) montre aussi

que la germination des adventices est fortement diminuée par la prédation des Carabidae mais qu'elle ne peut à elle seule régulée durablement les graines d'adventices présentent dans la banque de graines du sol.

Dans deux études, Honek *et al.*^{85,86} (2003 ; 2007) s'intéressent aux préférences de consommation des graines. Il s'avère que d'une part la masse des graines et celle des carabes sont liées et que d'autre part, leur affiliation à un groupe taxonomique affectent leurs capacités à dévorer ou non certaines sortes de graines.

Les facteurs expliquant la préférence pour certains types de graines ainsi que l'impact des pratiques agricoles sur les Carabidae ne sont pas totalement compris malgré le nombre élevé d'études sur ces sujets. Le but de ce travail est d'une part de comprendre comment les communautés de coléoptères Carabiques répondent à la pression de diverses pratiques agricoles et d'autres part, étudier le potentiel contrôle biologique d'une espèce adventice problématique en Région Wallonne, la matricaire (*T. inodorum*) en comparant sa prédation à celle d'une espèce plus communément étudiée, le pissenlit (*T. officinale*).

4.2. Description et anatomie des Carabidae

Une brève description de la systématique des Carabidae est importante afin de voir où ils se situent dans le monde du vivant (Fig. 6).



Figure 6 - Classification phylogénétique des Carabidae.

La famille des Carabidae est représentée par les Carabes, Carabiques, Calosomes et Cicindèles. Les principaux critères morphologiques particuliers permettant leur identification sont présentés sur la figure suivante^{66,87,88} (Fig. 7).

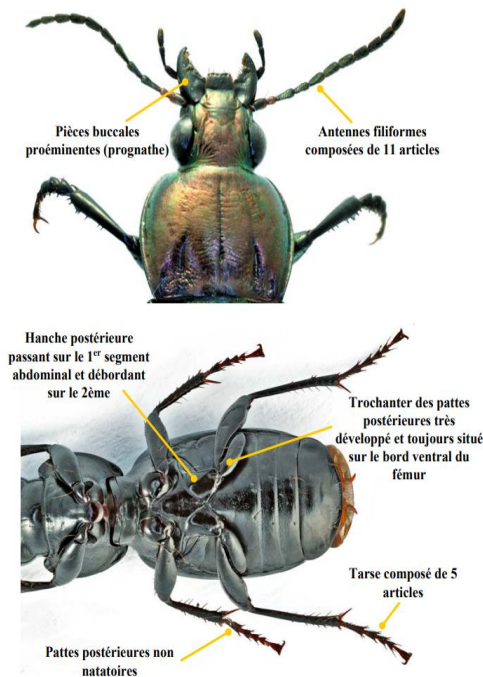


Figure 7 - Critères d'identification de la famille des Carabidae (d'après : Roger et al., 2013).

▪ Diversité, forme et taille

Les Carabides sont des insectes de forme allongée aplatis dorso-ventralement. On compte un peu plus de 40 000 espèces répertoriées dans cette famille dont plus de 2700 rien qu'en Europe et plus 400 en Belgique⁸⁹⁻⁹¹. Il y a dans cette famille une variation de taille exceptionnelle intra et interspécifique. En Belgique, les espèces les plus grandes (genre *Carabus*) ont une taille près de 20 fois supérieure aux espèces les plus petites (*Anillus*, *Tachys*, *Dyschirius*)⁹².

▪ Régime alimentaire

La plupart des espèces de la famille des Carabidae sont qualifiées de polyphages car ils se nourrissent d'un grand nombre d'aliments. Ils sont le plus souvent zoophages bien qu'il existe des espèces granivores et phytophages pouvant être elles-mêmes des RDC. Trois régimes alimentaires existent chez ces coléoptères : les carnivores, les omnivores et les phytophages^{66,87,88,93-95}.

▪ Reproduction et cycle de vie

Les Carabides sont des insectes holométaboles réalisant une métamorphose complète passant par les stades œuf, larve, nymphe et imago⁸⁸ (Fig. 8).

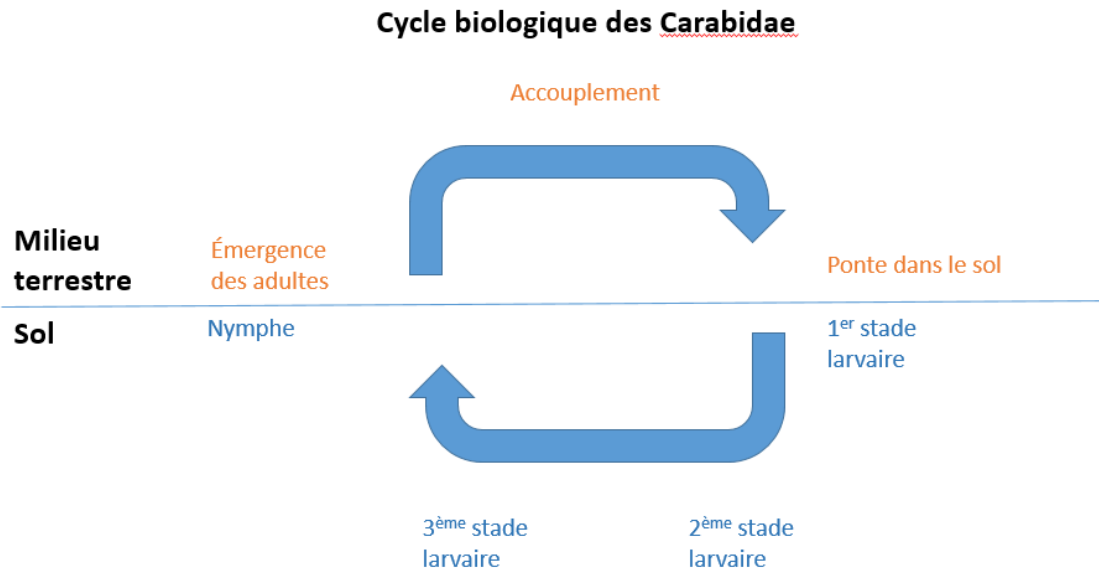


Figure 8 - Cycle de biologique de la famille des Carabidae (adapté de : Tenailleau et al., 2011).

Les espèces de régions tempérées ne produisent en général qu'une génération par an avec des exceptions qui survivent à un hiver subséquent et qui se reproduisent une seconde fois (espèces dites bimodales).

5. Objectifs de l'étude

L'objectif principal de l'étude est d'estimer le potentiel de contrôle biologique des graines d'adventices assuré par les communautés de Carabidae dans des parcelles agricoles gérées par différents types d'agricultures.

Ainsi, plusieurs questions de recherche peuvent être identifiées :

- Les pratiques agricoles modifient-elles la structure et la composition en espèces des communautés de Carabidae ?
- Les communautés établies permettent-elles un contrôle biologique efficace des adventices et plus particulièrement *T. officinale* et *T. inodorum* dans tous les types de gestion des cultures ?
- *T. inodorum* est-elle prédatée par ces insectes ? Y a-t-il une préférence entre elle et *T. officinale* ?

Nos hypothèses sont les suivantes :

- Les communautés en Carabides sont impactées par les pratiques agricoles et diffèrent d'un système agricole à l'autre. La diversité est plus élevée en CST, BIO et ABC qu'en CVL.
- Les Carabidae opèrent un contrôle efficace des adventices (étudiées) dans tous les types d'agriculture. On s'attend également à trouver une relation positive entre l'abondance en Carabides et le taux de prédation.
- *T. inodorum* est prédatée par les coléoptères Carabiques. Il y a une préférence marquée pour le pissenlit.

Matériels et méthodes

1. Stations de piégeage

1.1. Description du projet FAB4Farming et choix des parcelles étudiées

Ce travail prend place dans le projet FAB4Farming (Functional Agro-Biodiversity for Farming) évaluant l'impact des pratiques agricoles sur les populations de Carabides et sur les services de régulation de pucerons, limaces et adventices qu'ils fournissent. C'est sur les adventices que va porter ce mémoire.

Les parcelles étudiées sont réparties au nord de la Région Wallonne (jusqu'à et y compris le Condroz) afin d'éviter les conditions abiotiques particulières du sud du pays. Les différentes modalités prises en compte lors de l'échantillonnage sont les pratiques agricoles mises en place dans les exploitations agricoles suivant un gradient allant de l'agriculture industrielle à l'agroécologie (CVL ; BIO ; CST ; ABC). Pour obtenir une répartition homogène de ces quatre modalités et éviter un potentiel biais du contexte pédo-écologique, on a veillé à ce que les modalités agricoles soient présentes en nombre équivalent dans chaque District d'Espace Rural (DER) (Fig. 9).

Les DER sont des unités géographiques délimitées sur base de la Carte des Principaux Types de Sols de Wallonie à l'échelle 1/250000 (CNSW250), des relations génétiques entre roches, reliefs, sols et occupation des sols. Cette stratification du territoire met en évidence les spécificités régionales d'organisation des sols dans les paysages⁹⁶.

Par exploitation agricole, une parcelle de céréales d'hiver de minimum un hectare est sélectionnée : cette surface permet de limiter l'effet bordure. De plus, une distance d'au moins un kilomètre doit séparer les différentes parcelles afin d'éviter une éventuelle autocorrélation spatiale. L'expérience compte un total 50 parcelles à échantillonner (13 ABC, 13 CST, 13 CVL, 11 BIO).

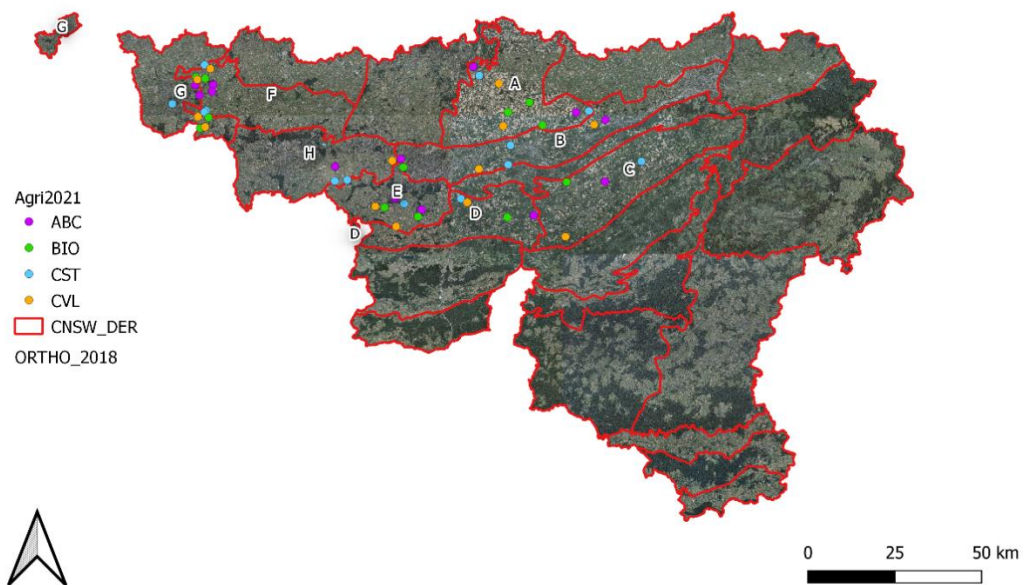


Figure 9 - Carte représentant les positions des fermes échantillonnées dans les différents Districts d'Espace Rural. Les trois lettres correspondent aux différentes modalités d'agriculture étudiée : "BIO": agriculture biologique; "ABC": agriculture biologique de conservation; "CST": agriculture de conservation; "CVL": agriculture conventionnelle.

Il est important de souligner que les parcelles étudiées ne se rangent pas strictement dans les quatre modalités agricoles définies (par exemple, une parcelle CST peut exceptionnellement avoir recours au labour superficiel). C'est pourquoi des indicateurs ont été relevés pour chacune des stations de piégeage afin d'améliorer la précision des analyses. Ceux-ci sont les suivants :

- La fréquence du labour ;
- La profondeur du labour ;
- L'importance de la couverture végétale ;
- Le nombre d'espèces la constituant ;
- Le nombre de cultures par rotation ;
- L'utilisation d'associations de culture ou non ;
- Un score CST calculé sur base des indicateurs précédents ;
- La fréquence d'application de produits de synthèse ;
- Le temps passé depuis sa conversion au BIO ;
- Un score BIO calculé sur base des indicateurs précédents.

1.2. Échantillonnage des Carabidae : outils et protocole

Pour réaliser l'échantillonnage des Carabides dans les différentes parcelles, deux types de pièges sont utilisés : des pièges à fosse et des pièges à émergence. Ceux-ci apportent des informations complémentaires quant aux communautés de Carabides présentes : les pièges à fosse permettent de quantifier leur activité-densité tandis que les pièges à émergence mesurent plutôt la capacité d'accueil de la parcelle comme lieu d'hivernage.

▪ Pièges à fosse

Aussi appelés pièges Barber (ou pitfall traps en anglais), ils sont formés d'un contenant enterré au ras du sol dont les bords sont soigneusement alignés avec le sol pour ne pas créer d'obstacles au passage des insectes courant à la surface du sol (Fig. 10 et 11). Dans le cadre de cette étude, ceux-ci sont composés de deux conteneurs emboîtés (volume de 400 ml, hauteur de 100 mm, diamètre supérieur de 85 mm et inférieur de 72 mm). Le conteneur extérieur est un support pour le second et permet le changement des conteneurs lors des récoltes en limitant les perturbations du sol autour du piège⁹⁷. Deux pics à brochettes sont installés entre les deux pots afin de faciliter le déboitage de ceux-ci et de soutenir un couvercle servant de toit évitant ainsi l'inondation du dispositif. Chacun des pièges est rempli de vinaigre blanc, solution conservatrice, non-attractive pour les insectes et à tension de surface nulle limitant le risque d'évasion des individus capturés. Un grillage de 25 mm de maille est placé au-dessus du piège afin d'éviter que des macro-vertébrés ne soient capturés ou que ceux-ci ne consomment les invertébrés piégés.

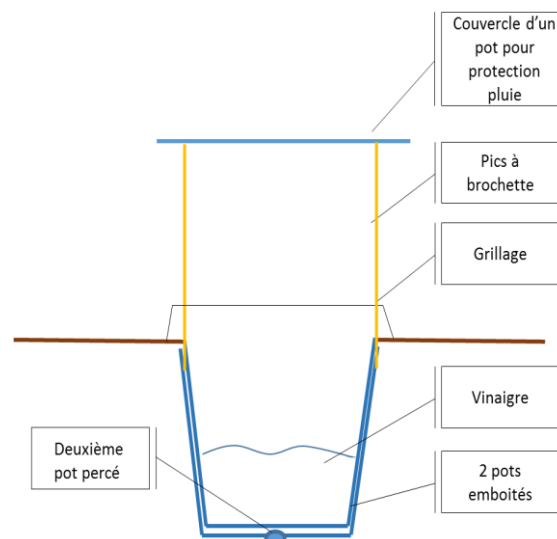


Figure 10 - Schéma d'un piège à fosse.



Figure 11 - Photo d'un piège à fosse.

▪ Pièges à émergence

Ils capturent les individus pré-imaginaux hivernant à l'aide de tentes à émergence placées à partir de la fin de l'hiver jusqu'au début de l'été. Les tentes à émergence sont des dispositifs qui scellent hermétiquement une surface de sol bien définie puisque chacun de ses côtés est enfoncé dans le sol tout en recueillant les insectes qui émergent dans cette zone à l'aide de deux flacons collecteurs (Fig. 12). Ceux-ci sont un piège à fosse décrit aux points précédents et un pot accroché en hauteur qui récolte les insectes volants qui ne tombent en général que très rarement dans le premier type de piège.



Figure 12 - Photo d'une tente à émergence.

▪ Disposition des pièges dans les parcelles

Dans chacune des parcelles sélectionnées, deux tentes à émergence et quatre pièges à fosse sont disposés en lignes afin de gêner le moins possible l'agriculteur (Fig. 13 et 14). Les dispositifs à fosse sont distants d'au moins 10 m et les tentes sont placées de part et d'autre de ceux-ci sans distance particulière les séparant. On place les pièges à une distance de 10 m au minimum des bordures de la parcelle. Le relevé des dispositifs se fait toutes les deux semaines. En tout, huit relevés se sont succédés du 15 mars au 24 juin 2021.

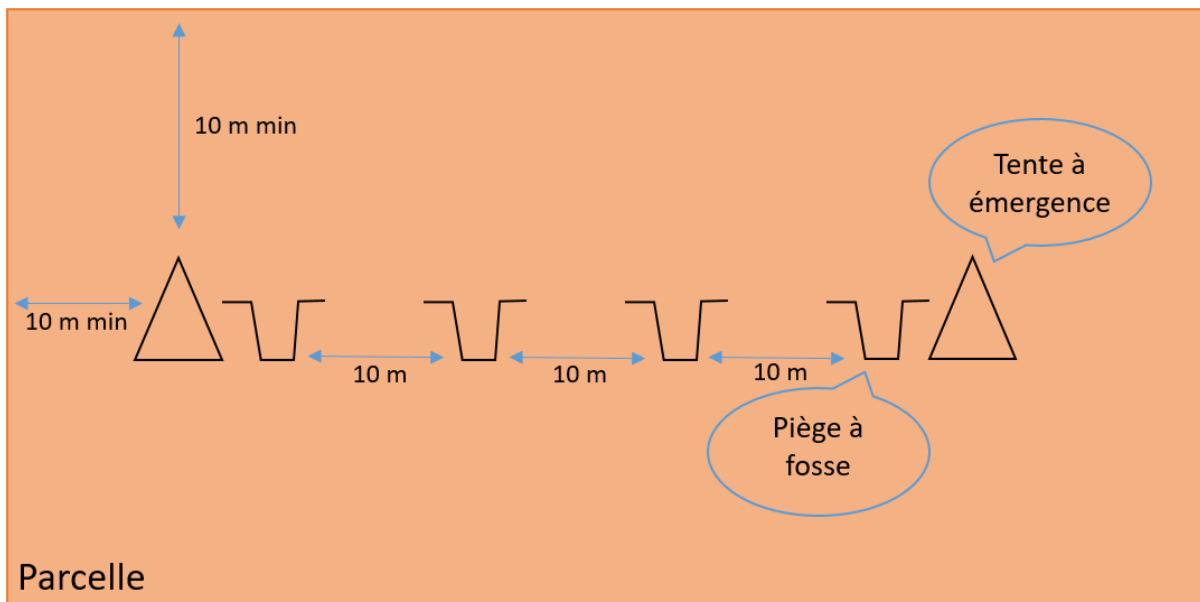


Figure 13 - Schéma du dispositif de piégeage mis en place dans les cultures étudiées.



Figure 14 - Photo du dispositif de piégeage mis en place dans une parcelle. À chaque extrémité, une tente à émergence et un piège à fosse sont placés. À chaque piquet jaune, uniquement un piège à fosse est placé.

▪ Tri et identification

Le tri se fait d'abord à la main pour retirer les organismes animaux non souhaités puis à l'aide d'un tamis à maille de 0,5 mm, on retire les éléments tels que la terre, les brins d'herbes, etc. Les insectes à identifier sont alors placés dans un pot à vis et conservés dans de l'alcool à 95 %. Chaque pot est étiqueté directement sur le verre et par un petit papier écrit au crayon.

Le support utilisé pour l'identification est la référence suivante⁹⁰. Seules 21 espèces de Carabidae sont prises en compte durant cette étude et sont reprises dans les annexes ([Annexe 1](#)). Elles ont été choisies sur base d'inventaires effectués les années précédentes et sont celles qui y sont les plus communes. Les raisons de cette sélection sont d'une part un gain de temps lors de l'identification et d'autre part, le fait que l'étude se concentre sur la dimension fonctionnelle des communautés de Carabides et non leur diversité, composition ou structure au sens strict. Les espèces les plus abondantes contribuant à la plupart des SE, il est ici normal de les étudier en priorité.

2. Mesure de la prédation des adventices : outils et protocole

Différentes méthodes d'évaluation de la prédation des graines d'adventice existent : carte de prédation^{98,99}, test cafétéria⁷⁹, analyse de la banque de graines du sol⁸¹, mesure du taux de germination^{83,84}, etc. Ces deux premières techniques sont utilisées dans le cadre de ce travail de fin d'études.

2.1. Test cafétéria

Une liste des espèces de carabes largement étudiées dans la littérature a été dressée ([Annexe 2](#)). Trois espèces ont été sélectionnées sur la base de critères modifiant leur capacité de prédation^{85,100} (taille, masse corporelle et guildes trophique) et leur grande abondance dans les relevés des années précédentes. Il s'agit de ([Fig. 15](#)) :

- *Amara aenea* (*Amara spp.*) (Taille : 7-10 mm ; Masse : 4-7.8 mg) ;
- *Poecilus cupreus* (Taille : 9-13 mm ; Masse : 21 mg) ;
- *Pterostichus melanarius* (Taille : 12-18 mm ; Masse : 41.5 mg).



Figure 15 - Photos des trois espèces de Carabidae sélectionnées pour les tests caféteria (de gauche à droite : *P. melanarius* ; *P. cupreus* ; *A. aena*).

Dans la suite du travail, nous avons choisi de parler de *Amara spp.* et non *A. aena* car les individus de ce genre n'ont pu être identifiés avec certitude.

Concernant les espèces d'adventices choisies, une liste des espèces largement étudiées a également été dressée ([Annexe 3](#)). Ensuite, sur base de la masse et de la morphologie des graines ainsi que le caractère « adventice de culture en Région Wallonne » des espèces, deux espèces ont été choisies : la matricaire inodore (*Tripleurospermum inodorum*) (Masse : 0.32 mg) et le pissenlit (*Taraxacum officinale*) (Masse : 0.4-0.7 mg).

Afin de qualifier au mieux le matériel expérimental, différents tests sont menés en parallèle avec les graines tels que des tests de germination et des Crush tests¹⁰¹ afin de connaître la viabilité des graines ou non. En outre, une vingtaine de graines de chacune des adventices ont été plantées dans le but de confirmer la non-contamination des lots. Le fournisseur de graine est le laboratoire Arbiotech (Arbiotech, Saint-Gilles, France : lcs@arbiotech.com)

Le protocole d'expérimentation se base sur celui défini par Honek *et al.*⁸⁵, largement utilisé dans d'autres études du même type¹⁰²⁻¹⁰⁶.

Les carabes sont capturés dans des parcelles à Gembloux. Ils sont ensuite ramenés au laboratoire et sont conservés dans l'obscurité dans une chambre froide à une température de 3 à 5°C. En attendant d'avoir suffisamment d'individus pour réaliser les tests, ils sont nourris avec un mélange de graines d'adventices et de croquettes

pour chats broyées (Whiskas). Avant de commencer les tests, il est important de standardiser leur appétit en cessant de les nourrir pendant une période de 72h avant le début de l'expérience.

L'environnement de test est une boîte de Pétri (9 cm de diamètre) remplie de sable légèrement humidifié (Roosens Betons) (Fig. 16). Un bout de coton humide est également mis dans la boîte afin de servir de source d'eau pour les insectes. On présente les graines sur des capsules (26 mm de diamètre) remplies de plasticine végétale biologique (Patamode, <https://www.patamode.fr>). Les graines sont disposées aléatoirement sur ce plateau au nombre de 30 (Fig. 17).



Figure 16 - Dispositif expérimental des tests cafétéria.



Figure 17 - Plateaux ou capsules remplies de plasticine présentant les 30 graines aux individus testés.

Deux types de test sont réalisés afin de caractériser la prédation relative et absolue des adventices (Fig. 18). Avec chacune des trois espèces de carabes, un « no choice test » où une capsule ne contenant qu'une des deux espèces adventices est mené pour quantifier la prédation absolue de l'individu puisqu'il n'aura d'autres choix que de se nourrir exclusivement des graines qu'on lui présente. Un « test avec choix » est aussi conduit par la présentation des deux types de graines simultanément dans le but de connaître cette fois-ci la prédation relative et aussi les préférences des carabes¹⁰⁷.

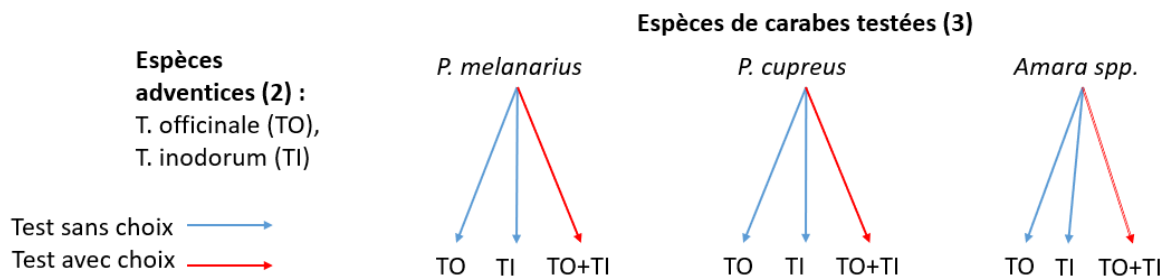


Figure 18 - Schéma des différents types de tests caféteria.

On mesure chaque jour le nombre de graines dévorées et ce pendant quatre jours. On présente à l'individu une nouvelle capsule après chaque mesure pour maximiser leur indépendance et pour éviter certains biais pouvant modifier l'appétence des graines. De même, le sable de chaque boîte de Pétri est changé totalement chaque jour afin d'éviter que des graines tombées de la capsule ne puissent être consommées par l'insecte les jours suivants et donc fausser le résultat.

Afin de prendre en compte un potentiel biais temporel relatif aux changements des besoins alimentaires de carabes au cours de la saison, l'expérience se déroule selon différents blocs temporels de deux semaines où la première semaine est dédiée à la récolte et la standardisation de la faim des insectes et la deuxième aux tests eux-mêmes.

2.2. Cartes de prédation

Cette expérience visant à quantifier le taux de prédation des adventices étudiées sur le terrain a dû être annulée en raison de la météo très humide du mois de mai, juin et juillet. Elle a été reportée près de sept fois, son protocole a été modifiée de maintes fois mais elle n'a pu être réalisée.

3. Analyse des communautés de Carabidae

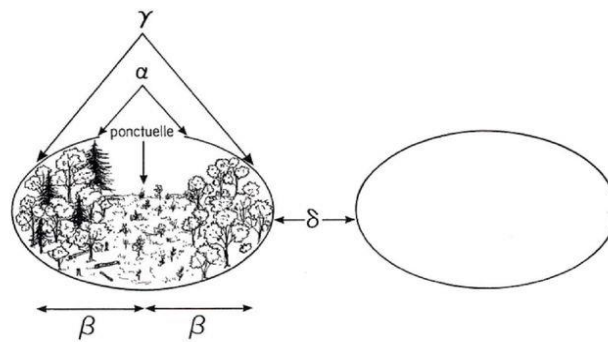
3.1. Courbe d'accumulation

Dans le cas de recensement d'espèces d'une communauté, il est important de savoir si l'échantillonnage fournit des données représentatives de la richesse spécifique réelle. La construction d'une courbe d'accumulation permet de regarder si notre effort d'échantillonnage est assez élevé ou non. Elle représente graphiquement l'évolution de la richesse spécifique d'une communauté en fonction du nombre de relevés réalisés. Si la courbe possède une pente qui ne semble pas atteindre un plateau, cela signifie que l'effort d'échantillonnage est insuffisant pour capter l'ensemble des espèces présentes, les espèces accidentelles ou rares notamment. Si un plateau est atteint, la courbe tend vers la richesse spécifique du milieu et les données peuvent expliquer la diversité des sites échantillonnés^{108,109}. Les courbes d'accumulations ont été réalisées à partir de la fonction « specaccum » de la librairie « vegan » sur le logiciel R (version 3.6.1.).

3.2. Analyse de la diversité alpha

Il existe plusieurs niveaux de diversité biologique (Fig. 19) : diversité alpha, bêta et gamma¹¹⁰.

Mesurer la diversité en espèces



- **Diversité ponctuelle** : nombre d'espèces présente en un point donné de l'espace (une station)
- **Diversité α** : diversité intrabiotique ou intrahabitat; c'est le nombre d'espèces dans un même habitat ou biotope
- **Diversité β** : diversité interhabitat; c'est un indice de dissimilitude entre 2 habitats
- **Diversité γ** : diversité d'un ensemble de stations; c'est la diversité sectorielle ou totale (combine α et β ; modèles multiplicatif ou additif)
- **Diversité δ** : c'est un indice de similitude interrégions ou intersecteurs

Figure 19 - Différents niveaux de diversité biologique (d'après : Francour, 2016).

La diversité alpha décrit la diversité à échelle locale au sein d'une même communauté. Elle prend en compte la richesse spécifique (le nombre d'espèces ou groupes taxonomiques présents) et l'égalité (la distribution d'abondance de ces groupes ou espèces) de la communauté^{111,112}. Dans cette étude, une communauté correspond à un site de piégeage donc à une parcelle. Il faudra alors analyser leur diversité séparément en utilisant des indices de diversité. Les indices de Shannon, Simpson et Berger-Parker font intervenir deux notions clé : l'abondance et la richesse spécifique¹¹³. Elles constituent aussi des indices utilisés dans ce mémoire. L'abondance est définie par le nombre d'individus d'une espèce présents indépendamment des autres tandis que la richesse concerne le nombre d'espèces présentes dans la communauté étudiée.

▪ Indice de Shannon

Il se calcule par la formule suivante :

$$H = - \sum_{s=1}^S p_s \ln p_s.$$

Où :

p_s = abondance proportionnelle ou pourcentage d'importance de l'espèce : $p_s = n_s/N$;

S = nombre total d'espèces ;

n_s = nombre d'individus d'une espèce dans l'échantillon ;

N = nombre total d'individus de toutes les espèces dans l'échantillon ;

Il permet d'exprimer la diversité au sein des relevés en tenant compte du nombre d'espèces et de l'abondance de chacune d'elles. Cet indice varie de 0 où une seule espèce est présente et domine largement les autres à $\log S$ lorsque toutes les espèces ont à priori la même abondance.

▪ Indice de Simpson

L'indice de Gini-Simpson, noté ici E et aussi appelé indice de dominance, représente la probabilité de rencontre interspécifique des différentes espèces d'un relevé. Il donne plus de poids aux espèces abondantes qu'aux espèces rares. Ainsi, l'ajout d'une espèce rare ne modifiera pratiquement pas sa valeur.

$$E = 1 - \sum_{s=1}^S p_s^2.$$

Où :

p_s = abondance proportionnelle ou pourcentage d'importance de l'espèce : $p_s = n_s/N$;

n_s = nombre d'individus d'une espèce dans l'échantillon ;

S = nombre total d'espèces

Cet indice tend vers 0 lorsqu'une seule espèce est présente et que la diversité est minimale et vers $1-1/S$ lorsque toutes les espèces ont la même probabilité d'être rencontrées et que la diversité est maximale.

- **Indice de Berger-Parker**

L'indice de Berger-Parker dépend quant à lui de l'abondance relative de l'espèce la plus présente. Plus la valeur de cet indice est élevée, plus la communauté est dominée par une unique espèce.

$$d = \frac{n_{max}}{N}$$

Où :

n_{max} = nombre d'individus de l'espèce la plus abondante ;

N = nombre total d'individus dans la communauté

Les indices ont été calculés à partir de la fonction « diversity » de la librairie « diverse » sur le logiciel R (version 3.6.1.).

Ensuite, une série d'ANOVA et d'analyse multivariées sont menées dans le but de comparer les différentes modalités entre elles. ANOVA et ordinations ont été réalisés avec les librairies « vegan » et « rstatix » sur le logiciel R (version 3.6.1.).

3.3. Analyse de la diversité bêta

Après l'analyse de la richesse spécifique des communautés, il est intéressant de connaître les changements en compositions d'espèces de celles-ci dans le paysage. C'est ce que l'on fait en étudiant la diversité bêta des communautés pouvant être défini comme une mesure de la divergence de composition spécifique entre elles^{111,113}.

- **Indice de dissimilarité**

L'analyse de la diversité bêta peut se faire au moyen de calcul d'indices de dissimilarité. Ceux-ci prennent en compte deux types de dissimilarité : l'emboîtement des compositions spécifiques (« nestedness » en anglais) et le remplacement ou substitution d'espèces (« turnover » en anglais). On parle d'emboîtement lorsque deux communautés diffèrent et que la composition de l'une est un sous-ensemble des espèces de l'autre. La substitution correspond au remplacement de certaines espèces d'une communauté par de nouvelles espèces (Fig. 20). Ces deux phénomènes expliquent en partie la dynamique spatio-temporelle de la composition des communautés : les changements de conditions abiotiques du milieu causent des pertes et des remplacements d'espèces qui font varier cette composition¹¹⁴.

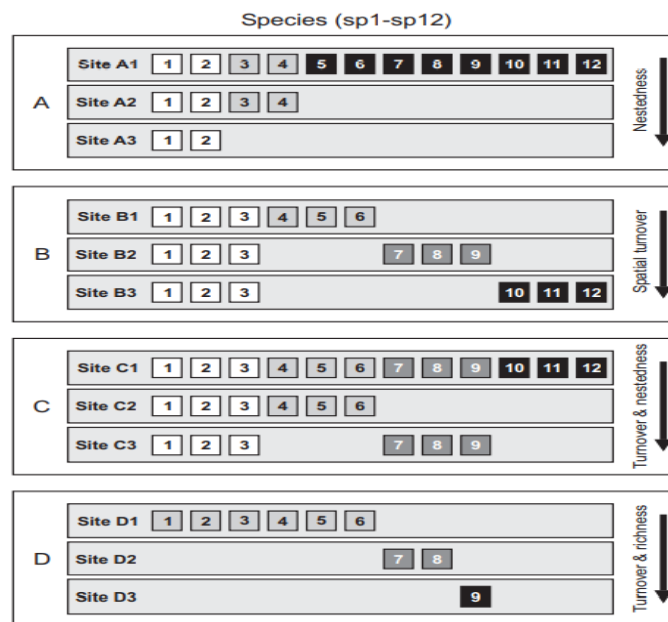


Figure 20 - Représentation schématique des concepts de « nestedness » et de « turnover » (d'après : Baselga, 2010). Les encadrés numérotés 1 à 12 correspondent aux espèces réparties dans les différents sites, annotés A1 à A3, B1 à B3, C1 à C3 et D1 à D3.

Les données étant des données d'abondance, on utilise l'indice de Bray-Curtis¹¹³.

$$D_8 = \frac{\sum_s |n_{s,1} - n_{s,2}|}{\sum_s (n_{s,1} + n_{s,2})}$$

Où :

$n_{s,1}$ et $n_{s,2}$ sont le nombre d'individus de l'espèce S dans la première et la deuxième communauté

Sa valeur varie entre 0 pour des communautés similaires à 1 pour des communautés dont les compositions en espèces sont totalement différentes. L'indice a été calculé à partir de la fonction « vegdist » de la librairie « vegan » sur le logiciel R (version 3.6.1.).

▪ Groupements et ordinations

Grâce aux indices de dissimilarité, on peut déceler les différences qu'il existe entre les communautés en termes de composition d'espèces. Ensuite, une chose intéressante est de savoir lesquelles sont les plus similaires ou les plus différentes. En établissant des matrices de distance calculées par la méthode de Bray-Curtis et en les exploitant par une méthode de groupement (comme celle de Ward par exemple), on obtient des groupements. Dans le but d'établir s'il existe un gradient entre les différentes stations, on peut aussi réaliser une analyse en coordonnées principales qui va projeter dans un espace en deux dimensions les différentes stations de façon que l'on puisse voir la distance les séparant. Groupements et ordinations ont tous deux été réalisés avec la librairie « vegan » sur le logiciel R (version 3.6.1.).

▪ Espèces indicatrices

Sur base de la méthode précédente (méthode des groupements de Ward) et en utilisant la méthode Indval, on peut aussi déterminer quelles sont les espèces indicatrices pour chaque type de station¹¹⁵. Cette méthode fonctionne en deux étapes, une première étant un groupement des sites où les facteurs ou données acquises sont les plus semblables et une deuxième où on identifie les espèces indicatrices de ces groupements. Pour qu'une espèce soit considérée comme indicatrice, il faut qu'elle soit fidèle et spécifique à ce groupe de relevés. La fidélité de l'espèce est le

pourcentage de relevés du groupe où cette dernière est présente (idéalement, elle doit être retrouvée dans tous les sites du groupe) tandis que sa spécificité est sa dominance en termes d'abondance par rapport aux autres espèces présentes. Cette analyse a été réalisée avec la librairie « *indicspecies* » sur le logiciel R (version 3.6.1.).

3.4. Informations récoltées sur les stations de piégeage

Une série d'analyses multivariées sont menées afin de mettre en relation les différents facteurs récoltés caractérisant les parcelles étudiées et les communautés de Carabides. Les ordinations ont été réalisées avec la librairie « *vegan* » sur le logiciel R (version 3.6.1.).

4. Analyse de la prédation des graines d'adventices

4.1. Test cafétéria

Les données collectées sont des comptages de nombre de graines consommées quotidiennement. Afin de voir s'il existe des différences significatives entre les modalités des différents facteurs, une analyse par un modèle linéaire généralisé est effectuée avec la fonction « *glmer* » sur le logiciel R¹¹⁶ (version 3.6.1.) (Tab. 1).

Tableau 1 - Facteurs étudiés dans les tests cafétéria.

Mesures	Nombre de graines consommées quotidiennement	
Facteurs fixes	Espèce de carabes	<i>P. melanarius</i> ; <i>P. cupreus</i> ; <i>Amara spp.</i>
	Espèce d'adventices	<i>T. officinale</i> ; <i>T. inodorum</i>
Facteurs aléatoires	Boîte de Pétri ; Bloc temporel	

Résultats

A l'issue de la période d'échantillonnage, près de 29 129 carabes de 21 espèces communes ont été capturés.

1. Analyse des communautés de Carabides

1.1. Courbe d'accumulation

Les courbes d'accumulation des différentes modalités d'agriculture atteignent toutes une asymptote plus ou moins marquée (en particulier dans le cas de CST et ABC) (Fig. 21). Il convient également de noter que dans le cas du BIO, le nombre d'espèces au départ est moins élevé et que la variation est la plus grande.

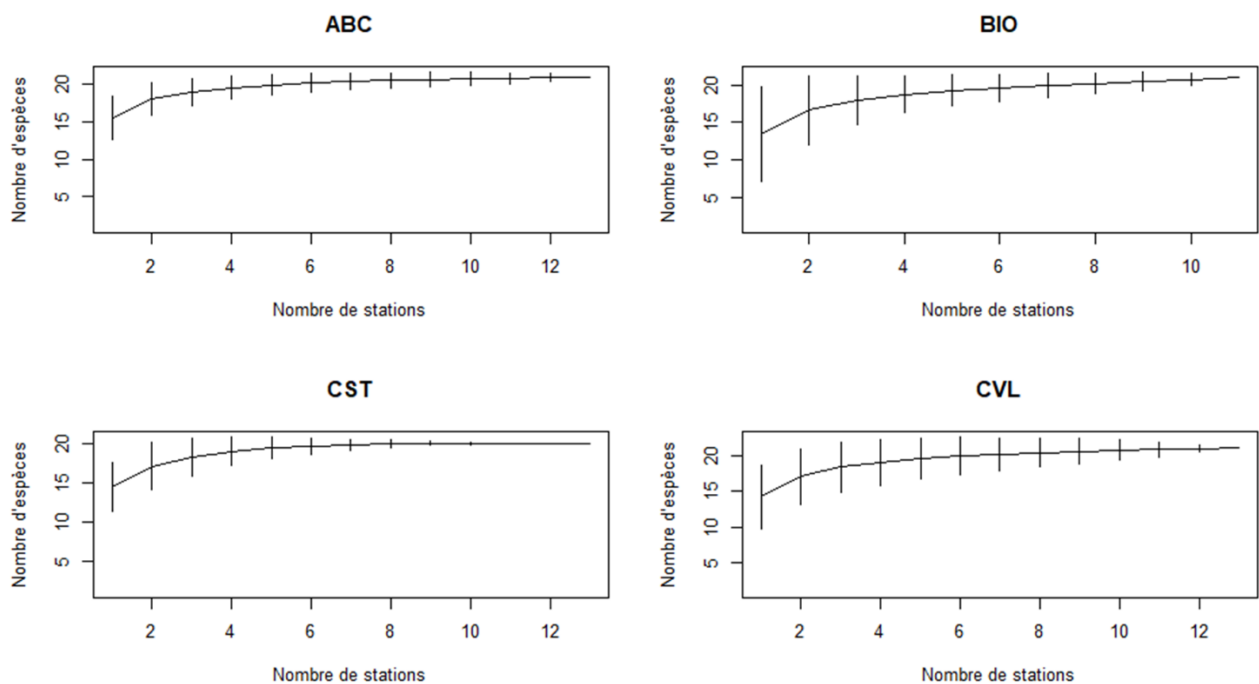


Figure 21 - Courbes d'accumulation réalisées par modalité d'agriculture. Les lignes verticales représentent les intervalles de confiance.

1.2. Analyse de la diversité alpha

Les différents indices de diversité (Shannon, Simpson, Berger-Parker, Richesse spécifique, Abondance totale) sont calculés et présentés dans le tableau suivant (Tab. 2).

Tableau 2 - Indices de diversité calculés pour les différentes parcelles étudiées.

Station	Indice de Shannon	Indice de Simpson	Richesse spécifique	Indice de Berger-Parker	Abondance totale
ABC01	1.46	0.58	18.00	0.64	2502.25
ABC02	1.32	0.58	16.00	0.62	690.50
ABC04	1.16	0.51	15.00	0.67	540.72
ABC05	2.20	0.84	16.00	0.30	197.65
ABC06	1.36	0.54	13.00	0.67	381.51
ABC07	2.03	0.83	17.00	0.25	645.76
ABC08	1.48	0.60	15.00	0.61	267.80
ABC12	1.07	0.40	18.00	0.77	763.95
ABC13	2.05	0.82	16.00	0.32	691.88
ABC14	1.23	0.50	16.00	0.69	2043.75
ABC16	1.59	0.73	15.00	0.40	839.23
ABC17	0.92	0.37	14.00	0.79	414.78
ABC56	2.02	0.83	14.00	0.24	190.55
BIO19	1.56	0.70	14.00	0.50	767.86
BIO22	1.84	0.75	13.00	0.46	186.06
BIO25	1.96	0.79	16.00	0.40	248.64
BIO26	1.47	0.70	10.00	0.41	173.43
BIO30	2.03	0.85	9.00	0.25	25.14
BIO31	1.88	0.78	15.00	0.35	1318.82
BIO45	1.49	0.62	15.00	0.59	694.52
BIO46	1.44	0.67	9.00	0.47	89.58
BIO53	2.06	0.83	18.00	0.26	611.90
BIO54	1.21	0.51	18.00	0.68	1320.00
BIO55	1.66	0.76	11.00	0.35	189.82
CST09	2.13	0.83	14.00	0.30	99.20
CST10	1.42	0.64	14.00	0.53	363.80
CST11	1.06	0.47	16.00	0.70	2207.55
CST15	1.98	0.79	16.00	0.39	384.83
CST20	1.57	0.67	13.00	0.54	436.61
CST27	2.16	0.84	16.00	0.29	239.68
CST28	2.07	0.83	15.00	0.27	299.55
CST29	2.05	0.82	13.00	0.34	116.93
CST33	1.40	0.57	14.00	0.64	410.97
CST35	1.77	0.74	12.00	0.44	178.67
CST37	1.01	0.40	12.00	0.77	398.79
CST48	1.31	0.56	15.00	0.64	1075.00
CST49	1.77	0.70	17.00	0.51	452.38
CVL24	2.01	0.83	13.00	0.29	170.62

CVL32	0.95	0.35	17.00	0.80	2399.55
CVL34	2.06	0.80	16.00	0.38	217.65
CVL36	1.80	0.76	13.00	0.42	209.77
CVL38	1.71	0.73	18.00	0.37	842.15
CVL39	2.03	0.81	15.00	0.33	214.19
CVL40	1.21	0.49	17.00	0.70	461.27
CVL41	1.21	0.49	13.00	0.70	418.96
CVL43	1.77	0.78	11.00	0.36	123.51
CVL44	2.03	0.83	13.00	0.27	102.29
CVL47	1.88	0.80	11.00	0.32	186.10
CVL51	1.99	0.82	15.00	0.27	175.13
CVL52	1.61	0.68	13.00	0.53	219.72

Des ordinations non contraintes (ACP) (Fig. 22) et contraintes (RDA) (Fig. 23) sont réalisées afin de connaître la structure des valeurs des indices de diversité pour les différentes stations. Aucune structure apparente ne ressort mis à part le fait que certaines parcelles BIO (26, 30 et 46) s'isolent parce qu'elles ont un faible nombre d'espèces et d'individus échantillonnés.

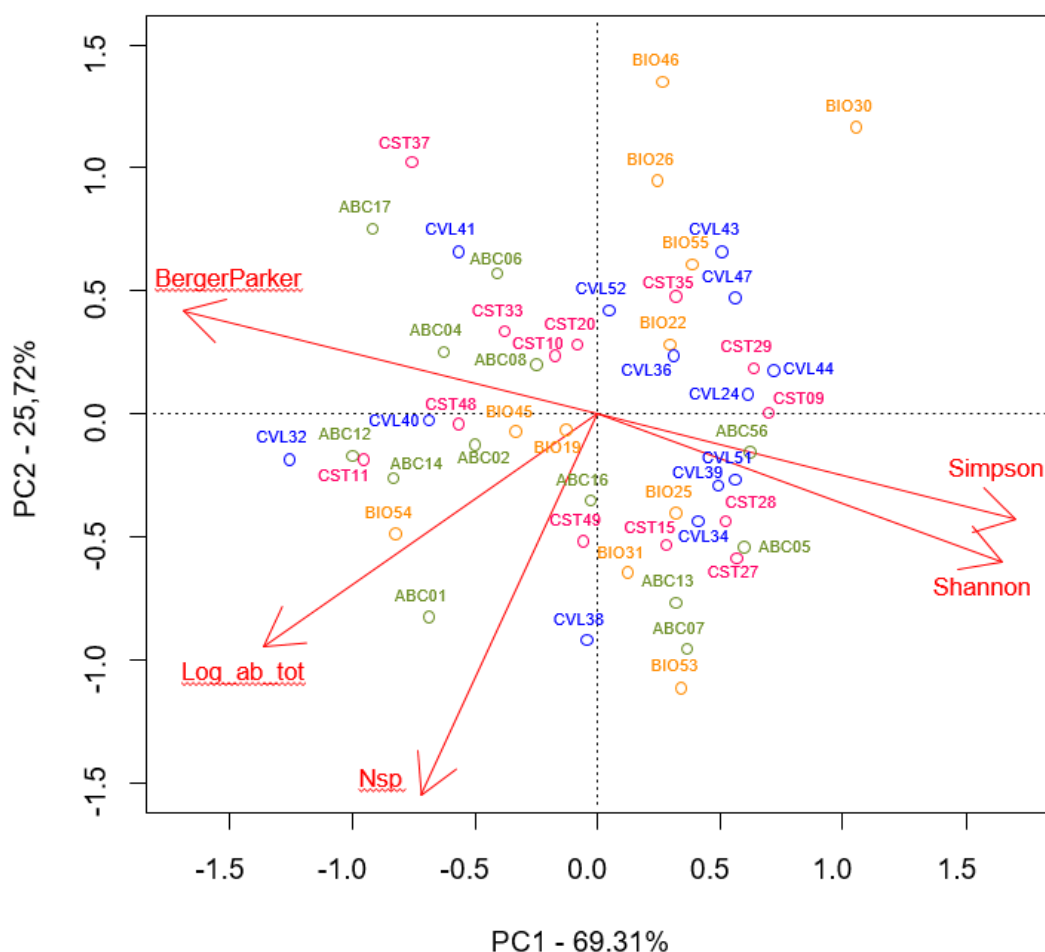


Figure 22 - Représentation graphique de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les indices de diversité des stations étudiées.

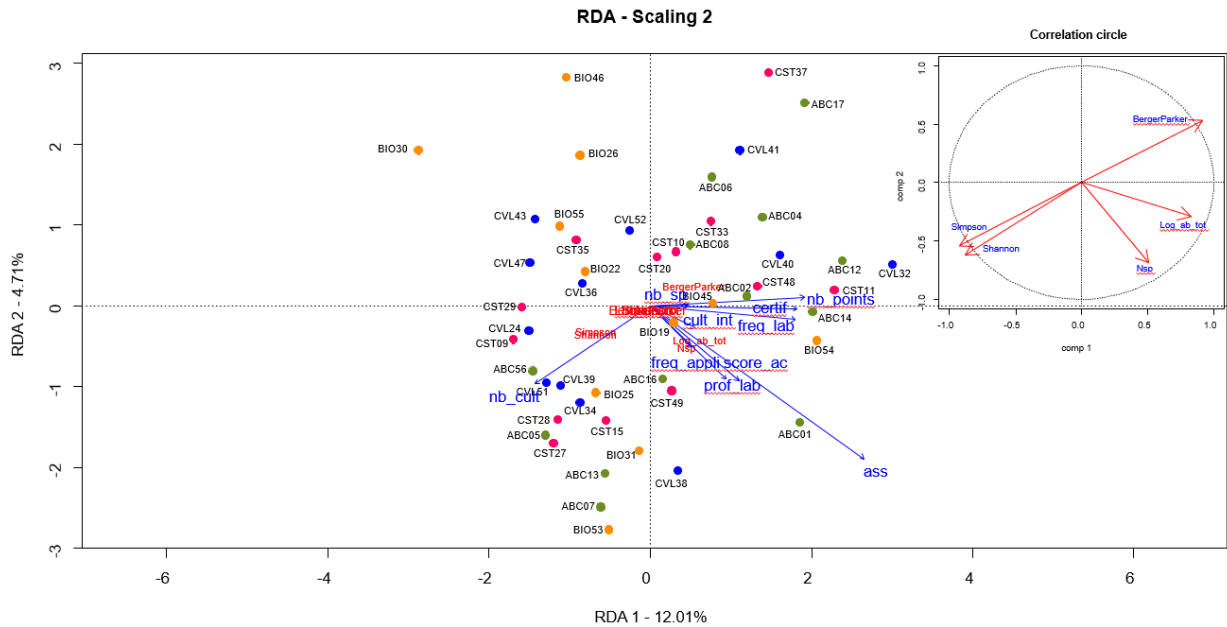


Figure 23 - Représentation graphique de l'analyse des redondances (RDA) réalisée sur les indices de diversité des différentes stations.

On peut en effet voir sur ces deux graphiques (Fig. 24) que plusieurs parcelles BIO présentent de faibles richesses spécifiques et abondances en carabes.

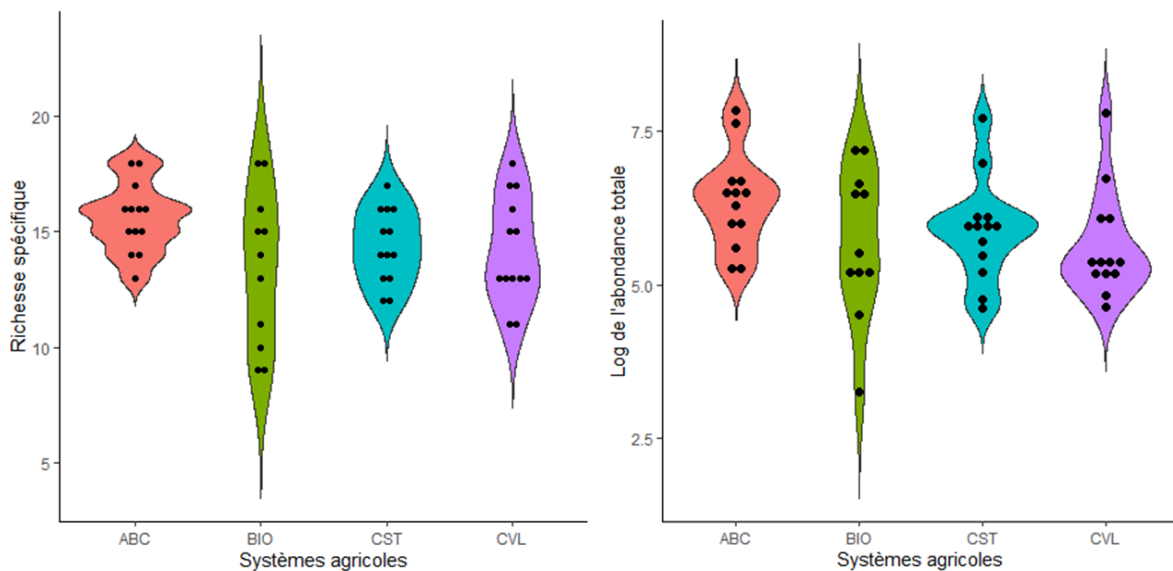
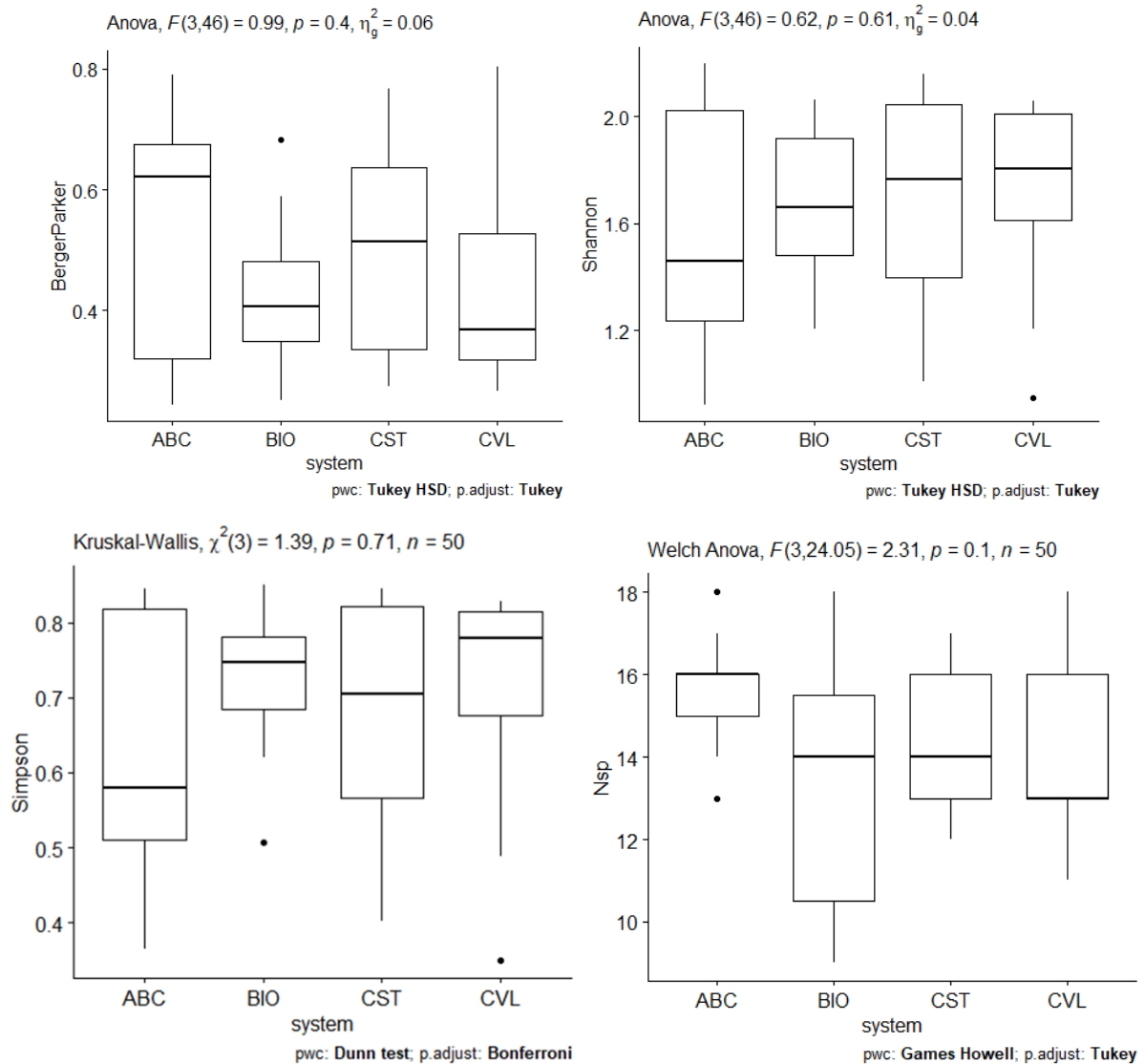


Figure 24 - Graphiques (violin plot) de la richesse spécifique et du logarithme de l'abondance totale des stations en fonction du système agricole. Chaque point représente une station.

Les ANOVA réalisées sur les indices de diversité n'ont révélé aucunes différences significatives entre les différents systèmes agricoles étudiés (Fig. 25). Cependant, certaines tendances peuvent être observées :

- Indice de Shannon plus faible en BIO et ABC ;
- Indice de Simpson plus élevé en CVL et BIO ;
- Indice de Berger-Parker plus élevé en CST et ABC ;
- Richesse spécifique plus élevée en ABC et plus faible en CVL ;
- Abondance plus grande en ABC et CST.

Les mêmes analyses sont réalisées en l'absence des parcelles BIO « outsiders » mais les conclusions restent les mêmes.



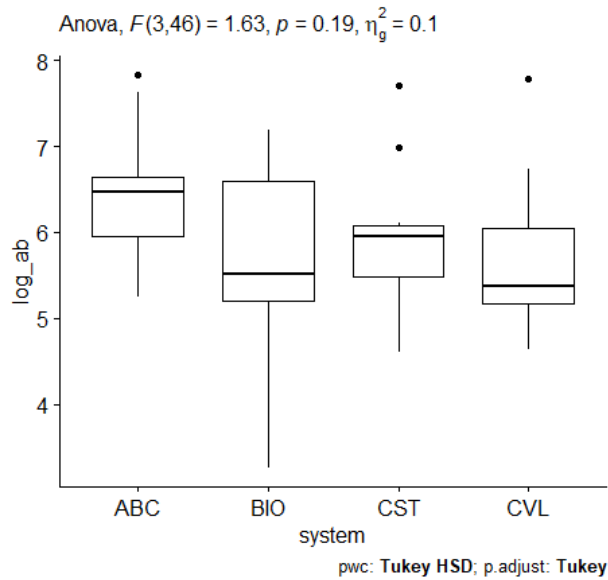


Figure 25 - Graphiques des ANOVA réalisées sur chaque indice de diversité des stations en fonction du type d'agriculture.

1.3. Analyse de la diversité beta

Afin de caractériser les stations sur base de la composition en espèces de leurs communautés de carabes ainsi que de leur abondance, une série d'ordinations non contraintes (PCoA) (Fig. 26) et contraintes (CAP) (Fig. 27) est effectuée. Tout comme avec les indices de diversité, aucune structure particulière n'apparaît.

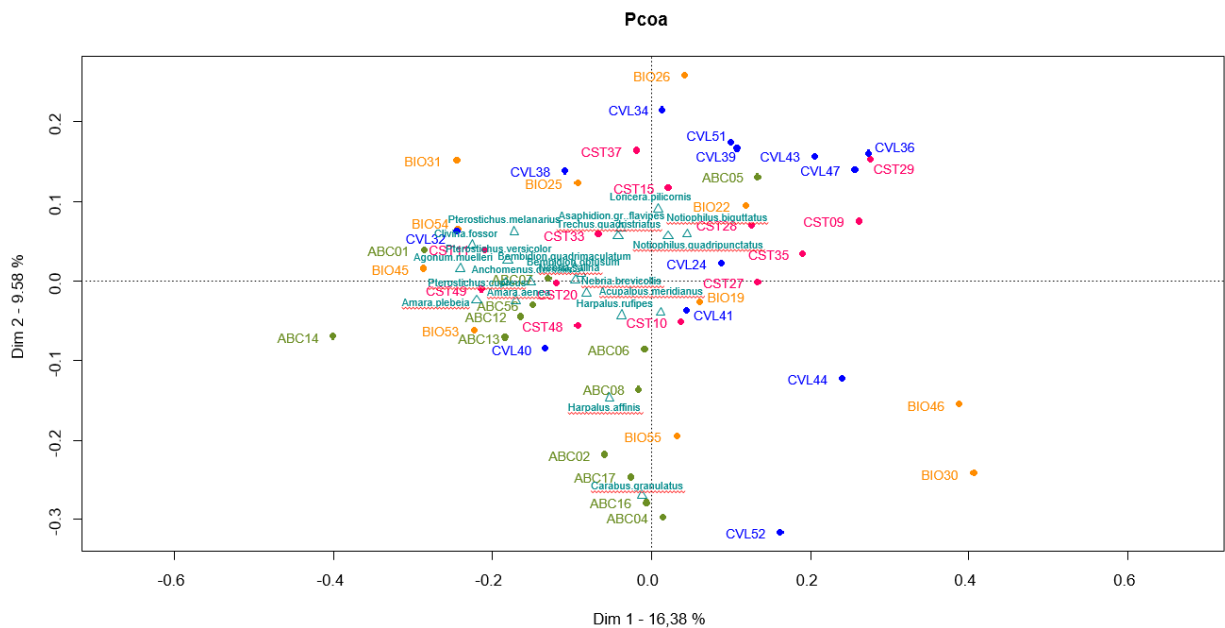


Figure 26 - Représentation graphique de l'analyse en coordonnées principales réalisée sur la composition en espèces des communautés de Carabidae échantillonnées dans les différentes stations.

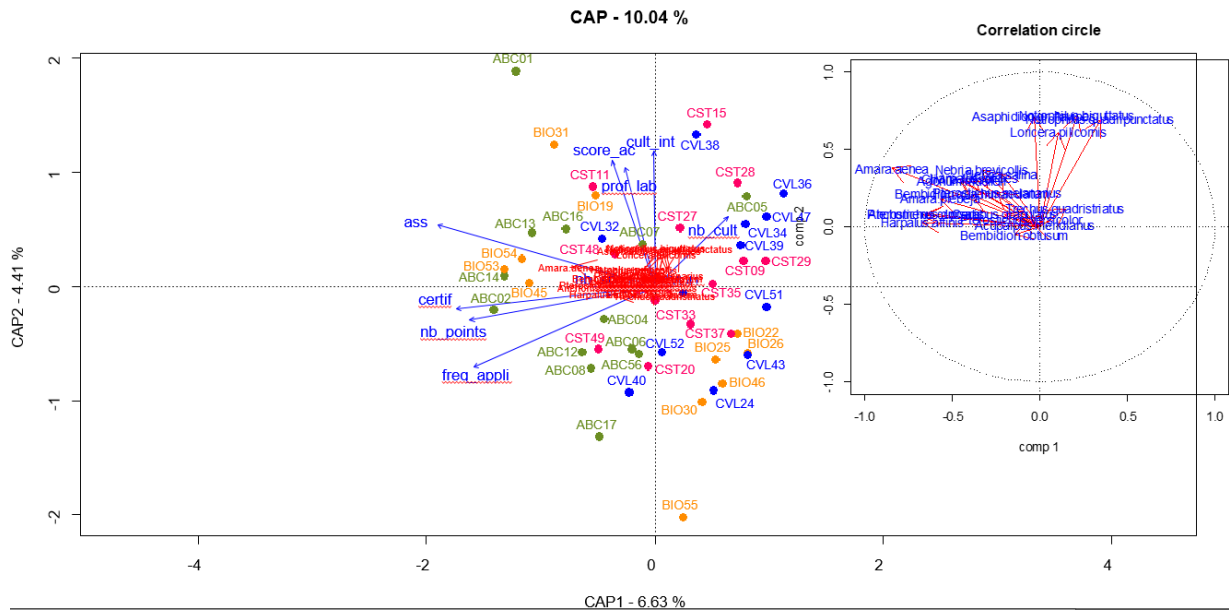


Figure 27 - Représentation graphique de l'analyse en coordonnées principales sous contraintes réalisée sur les communautés de Carabidae échantillonnées dans les différentes stations.

Quatre groupes de stations ont également été formés (Fig. 28).

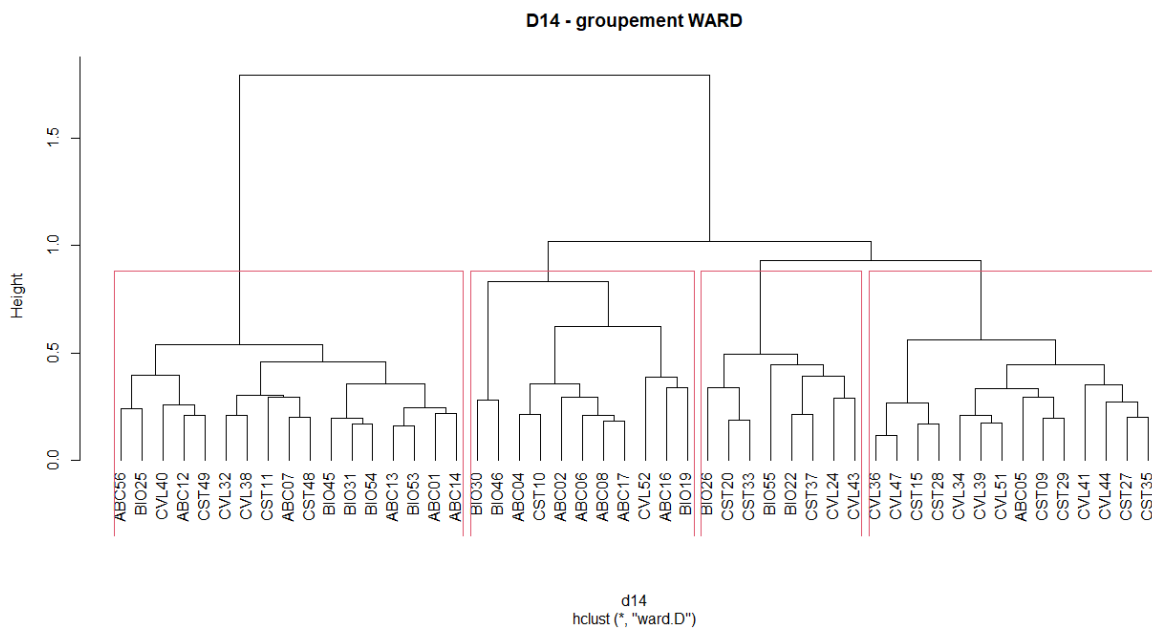


Figure 28 - Dendrogramme issu de la classification par la méthode de Ward, à partir d'une matrice de distance de Bray-Curtis, représentant les groupements des stations. Les groupes sont au nombre de 4. Leur numérotation suit un gradient de gauche à droite.

Pour certains d'entre eux, des espèces indicatrices ont pu être déterminées (Tab. 3).

Tableau 3 - Liste des espèces indicatrices déterminées par groupe de stations.

Espèces indicatrices	Groupe	Valeur indicatrice	Probabilité
<i>Pterostichus melanarius</i>	1	0.5129	0.001
<i>Clivina fossor</i>	1	0.4987	0.001
<i>Agonum muelleri</i>	1	0.4935	0.001
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	1	0.4654	0.004
<i>Anchemenus dorsalis</i>	1	0.4316	0.001
<i>Amara aena</i>	1	0.3955	0.003
<i>Amara plebeja</i>	1	0.3539	0.025
<i>Pterostichus cupreus</i>	1	0.3358	0.001
<i>Nebria brevicollis</i>	1	0.2951	0.040
<i>Harpalus affinis</i>	2	0.3572	0.025
<i>Lonicera pilicornis</i>	3	0.5334	0.001
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	3	0.3515	0.001
<i>Notiophilus biguttatus</i>	3	0.3498	0.044
<i>Asaphidion gr. Flavipes</i>	3	0.3198	0.036
<i>Bembidion obtusum</i>	4	0.3481	0.005

C'est en tout 15 espèces indicatrices qui sont trouvées par la méthode Indval : neuf pour le groupe 1, une seule pour le groupe 2, quatre pour le groupe 3 et une seule pour le groupe 4. Ce que l'on peut constater c'est que dans chacun des groupes, les quatre types d'agricultures sont présent. Vu la distribution des parcelles dans les groupes et les résultats précédent, les résultats de cette analyse ne sont pas cohérents et doivent être pris en considération avec précaution.

Le même type d'analyse a été menée en utilisant comme groupe les modalités d'agriculture. Il s'avère que deux espèces sont considérées comme indicatrice : *H. rufipes* pour le traitement ABC et *N. biguttatus* pour le traitement CST.

2. Analyse de la prédation des adventices par les Carabidae

2.1. Test cafétéria

Près de 140 Carabides ont été testés lors de cette expérience. La répartition des répétitions pour chaque facteur testé est présentée dans les tableaux suivants (Tab. 4).

Tableau 4 - Nombre d'individus testés par espèce et par type de test.

Espèces	No choice test	
	Pissenlit	Matricaire
<i>Amara spp.</i>	6	6
<i>P. cupreus</i>	18	18
<i>P. melanarius</i>	14	15

Espèces	Choice test
<i>Amara spp.</i>	6
<i>P. cupreus</i>	18
<i>P. melanarius</i>	14

▪ No choice test

Le modèle linéaire généralisé utilisé montre qu'il existe une différence hautement significative entre les espèces de Carabides. Cela n'est pas le cas pour les espèces d'adventices bien que l'on puisse considérer une différence quasi significative si le seuil choisi pour la p-valeur est 0.1 et plus 0.05. À noter qu'il existe une interaction presque significative entre les espèces d'adventices et les espèces de coléoptères (Tab. 5).

Tableau 5 - Valeurs de Khi carré générées par le modèle linéaire généralisé. Df est le degré de liberté des différents facteurs. Probabilité est la valeur de la p-valeur.

	Chisq	Df	Probabilité
Insecte	20.39	2	< 0.001
Adventice	2.19	1	0.14
Insecte:Adventice	4.86	2	0.09

En se concentrant d'abord sur les espèces de coléoptères, les résultats indiquent que *Amara spp.* et *P. cupreus* consomment plus de graines que *P. melanarius*. Dans ce type de test, la prédation absolue de la matricaire (*T. inodorum*) est plus grande que celle du pissenlit (*T. officinale*) vu le plus grand nombre de graines consommées (Fig. 29).

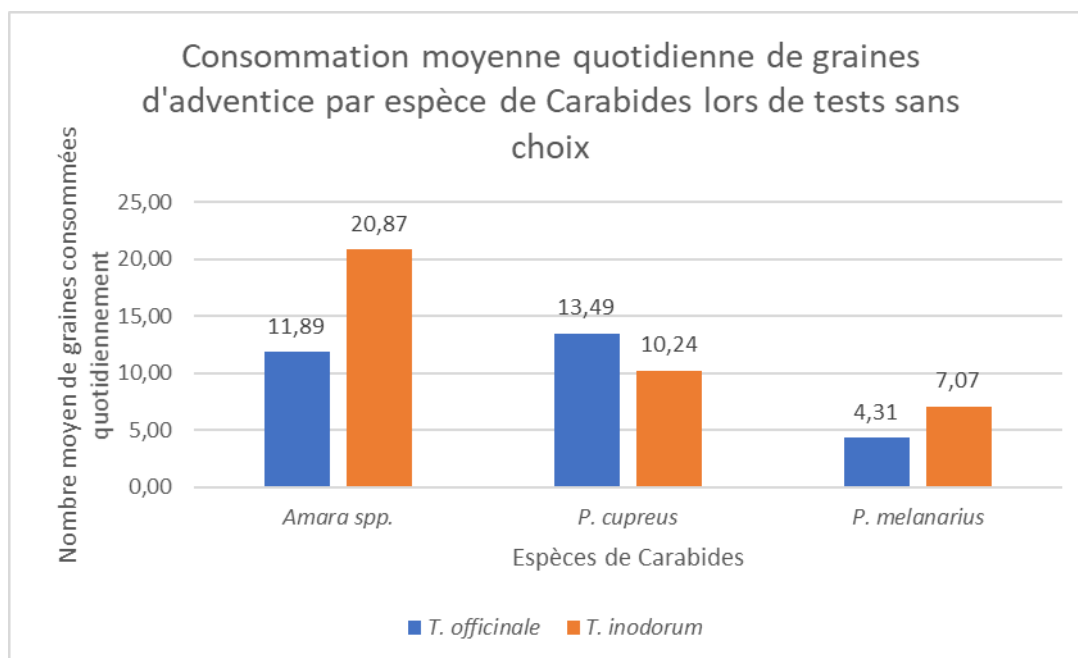


Figure 29 - Graphique de la consommation moyenne quotidienne de graines d'adventice par espèce de Carabides lors des tests sans choix.

▪ Choice test

Il y a ici, des différences très hautement significatives entre les adventices mais pas entre les espèces de Carabides comme dans le type de test précédent. L'interaction est quant à elle hautement significative : il faut être prudent dans l'interprétation de ces résultats. Si le seuil de significativité de la p-valeur est fixé à 0,1, on peut aussi dire qu'il y a des différences entre les espèces de Carabides (Tab. 6).

Tableau 6 - Valeurs de Khi carré générées par le modèle linéaire généralisé. Df sont les degrés de liberté des différents facteurs. Probabilité est la valeur de la p-valeur.

	Chisq	Df	Probabilité
Insecte	4.32	2	0.12
Adventice	95.34	1	< 0.001
Insecte:Adventice	110.83	2	< 0.001

La prédation du pissenlit est ici plus grande : cette adventice est préférée par deux espèces sur trois (Fig. 30). Toutefois, les nombres de graines consommées sont bien plus faibles que ceux observés dans les « no choice » tests. *Amara spp.* et *P. cupreus* semblent consommer plus de graines que *P. melanarius* comme auparavant.

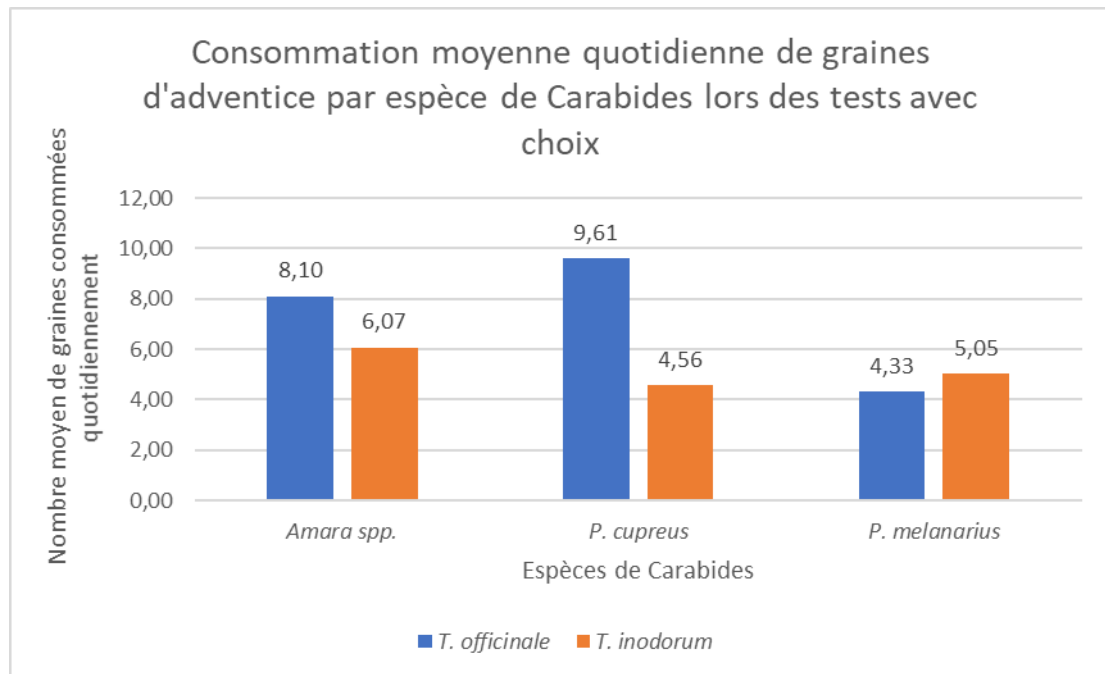


Figure 30 - Graphique de la consommation moyenne quotidienne de graines d'adventice par espèce de Carabides lors des tests avec choix.

Voici ce que l'on peut en conclure :

- Consommation des deux adventices par toutes les espèces de Carabides ;
- Dans le cas des tests sans choix, différences très hautement significatives entre les taux de prédation absolus des espèces de Carabidae ;
- Pour les tests avec choix, c'est l'inverse : différences très hautement significatives entre les deux espèces d'adventices avec une interaction très hautement significative elle aussi.
- Préférence marquée pour *T. officinale* par deux espèces sur les trois ;
- *Amara spp.* est l'espèce qui régule le mieux les adventices ;
- Différence de taux de prédation lorsque l'on présente un type de graines ou les deux simultanément ;

Discussion

1. Caractérisation des communautés de Carabides

Pour rappel, les analyses ne montrent aucune réelle différence entre les communautés de Carabides soumises aux différentes pratiques agricoles. Cependant, plusieurs tendances apparaissent comme une richesse et une abondance en Carabides plus élevée dans les parcelles CST et ABC. Certaines parcelles BIO s'isolent des autres car elles présentent une faible richesse spécifique et une faible abondance en coléoptères.

1.1. Diversité alpha et bêta

Dans la littérature, de nombreux scientifiques s'attachent à dire que les pratiques CST, BIO et ABC garantissent une diversité en Carabides plus élevée que les pratiques utilisées dans l'agriculture CVL. Pour l'abondance, les résultats sont plus contrastés : certains auteurs prônent que l'abondance en Carabides est plus élevée en CVL, d'autres contredisent cette affirmation en disant que c'est en BIO, etc.

Bon nombre d'études se sont intéressées à l'impact des pesticides sur les arthropodes et plus particulièrement les Carabidae comparant ainsi les systèmes agraires BIO aux systèmes agraires CVL. Pfiffner *et al.*^{17,118} (1996 ; 2003) démontre dans plusieurs études que la richesse spécifique et l'abondance en Carabides sont plus élevées dans des systèmes agricoles BIO que CVL. Döring *et al.*¹¹⁹ (2003) soulèvent également la plus grande diversité des parcelles BIO (34 % de plus que les CVL) s'expliquant par le fait que les pesticides ont des impacts directs et indirects sur les Carabides. Ils peuvent par exemple diminuer leur taux de survie en diminuant la quantité de ressources alimentaires disponibles ou en supprimant des zones de refuge ou de reproduction^{66,120}.

Concernant l'effet du travail du sol sur la diversité, selon Holland *et al.*¹²⁰, les résultats sont plus mitigés : certains clament qu'elle est plus grande dans des parcelles CST ou ABC, d'autres l'inversent ou encore qu'il n'existe pas de différences. Dans l'étude de Kosewska *et al.*¹²¹, les auteurs montrent la plus faible abondance et diversité en coléoptères carabiques dans les parcelles CVL. Beaucoup d'autres études vont en ce

sens concernant la diversité spécifique : quand le sol est perturbé mécaniquement, la communauté de Carabides en place devient moins diversifiées^{66,122–124}. Menalled *et al.*¹²⁵ (2007) aborde les différences entre CST, BIO et CVL : la diversité des communautés de Carabidae des systèmes agraires BIO et CST est près de deux fois supérieure à celle du CVL tandis qu'il s'agit de l'inverse pour l'abondance en insectes.

Les résultats de ce travail rejoignent la littérature quant à la richesse spécifique, plus élevée dans les cultures CST et ABC. Pour l'abondance globale en Carabides, il est plus difficile de corroborer avec d'autres études puisque l'effet des pratiques agricoles sur l'abondance en carabes est encore mal documenté et que les auteurs ne sont pas tous d'accord. Dans notre cas, celle-ci est plus élevée dans les parcelles ABC et CST que les CVL. Baguette *et al.*¹²⁶ (1997) arrive à la conclusion inverse : il y a une plus grande abondance dans les parcelles CVL dû notamment à l'espèce *P. melanarius* qui se reproduit en automne et est présent dans les cultures sous sa forme d'œuf ou de larve au moment du labour. Elle est ainsi moins impactée par cette pratique agricole que les autres espèces. Nos résultats le montrent également puisque cette espèce est beaucoup plus abondant dans les parcelles CVL que les ABC et CST.

Pour expliquer pourquoi certains de nos résultats divergent de la littérature, plusieurs explications sont possibles mais l'élément principal est la météo particulière de ce printemps et du début de cet été. Elle a engendré un retard considérable de près d'un mois dans le cycle de développement des végétaux (céréales et adventices) et des Carabidae. Ils sont particulièrement sensibles à certains facteurs abiotiques. La vitesse de développement des œufs et larves ainsi que leur viabilité dépend d'une combinaison de la température et de l'humidité. La température influence aussi la taille des individus et leurs rythmes d'activité (et leur service de régulation des adventices) tandis que l'humidité impacte aussi la répartition des individus dans le milieu car elle fait varier la couverture végétale à échelle locale. Enfin, l'ensoleillement modifie la dynamique de population en jouant sur les cycles circadiens et la maturité sexuelle des femelles^{66,87,88,127,128}. En bref, le temps humide, relativement froid et peu ensoleillé a ralenti l'émergence de certaines espèces de Carabidae et diminué les différences en termes de structure de communauté entre les différentes modalités agricoles.

Enfin, le fait de ne considérer que 21 espèces de Carabides limite aussi les résultats et les conclusions que l'on peut en tirer. Si le but est d'étudier, comme dans ce cas, l'impact des pratiques agricoles sur les SE et fonctions remplies par les communautés de Carabides dans les cultures, il est normal de s'intéresser aux espèces y contribuant le plus, à savoir les espèces les plus présentes et abondantes^{129,130}. Ceci n'est pas totalement vrai : selon Lyons *et al.*¹³¹ (2005), les espèces plus rares peuvent aussi contribuer significativement aux fonctions remplies par les écosystèmes. À noter que 21 espèces restent tout de même un nombre relativement faible par rapport aux autres études du même type. Si en revanche, on cherche à étudier l'impact des pratiques agricoles sur la structure et composition des communautés animales, il est préférable de travailler avec un maximum d'espèces, communes comme rares. Dans les écosystèmes, les espèces rares sont nombreuses. La rareté d'une espèce peut être décrite de plusieurs manières : son aire de répartition est petite ou très fragmentée, elle a des besoins très spécifiques en habitats ou elle compte peu d'individus¹³². Ce deuxième trait font que ces espèces sont plus sensibles aux perturbations naturelles et anthropiques du milieu¹³³⁻¹³⁵. C'est pourquoi celles-ci constituent la plus grande partie des différences de composition qu'il existe entre différentes communautés étudiées. Rappelons donc que si seules 21 espèces ont été sélectionnées c'est d'une part, car ce qui est étudié est la production de SE par les communautés de Carabides et non leur structure ou composition propre et d'autre part pour des raisons logistiques et de gain de temps.

1.2. Parcelles « outsiders »

Certaines parcelles BIO (26, 30, 46) diffèrent des autres et se retrouvent isolées du nuage de points lors d'analyses multivariées. Il est donc bon de les comparer aux autres afin de voir où se situent ces différences et comment elles peuvent être expliquées. La comparaison se fait avec toutes les autres parcelles BIO au niveau de la diversité alpha et bêta, des itinéraires techniques poursuivis sur celles-ci et enfin par une brève analyse paysagère.

▪ Diversité alpha

Tableau 7 - Indice de diversité des différentes stations BIO.

Parcelles	Indice de Shannon	Indice de Simpson	Indice de Berger-Parker	Richesse spécifique	Logarithme de l'abondance totale
BIO19	1,558	0,696	0,498	14	6,645
BIO22	1,835	0,746	0,461	13	5,231
BIO25	1,956	0,786	0,396	16	5,520
BIO26	1,475	0,701	0,407	10	5,162
BIO30	2,034	0,851	0,251	9	3,263
BIO31	1,878	0,776	0,346	15	7,185
BIO45	1,486	0,621	0,589	15	6,545
BIO46	1,438	0,674	0,466	9	4,506
BIO53	2,063	0,825	0,263	18	6,418
BIO54	1,208	0,507	0,682	18	7,186
BIO55	1,661	0,761	0,353	11	5,251

On voit que les trois stations intéressantes possèdent une richesse spécifique et une abondance en Carabides bien plus faible que les autres (Tab. 7).

▪ Diversité bêta

Des auteurs ont déterminé que certaines espèces de Carabidae peuvent être considérées comme des bioindicateurs de pratiques agricoles BIO et d'autres de pratiques plus CVL^{119,136} (Tab. 8). Les espèces en gras sont déterminées comme bioindicateur BIO et celles qui ne le sont pas comme bioindicateur CVL. Les parcelles « outsiders » sont représentées en bleu.

Tableau 8 – Cartes de chaleur de la composition en espèces indicatrices d'agriculture BIO ou CVL des stations BIO. Les chiffres sont ici les abondances moyennes des espèces pour tous les relevés confondus. Les cases aux valeurs les plus faibles sont représentées en rouges, les valeurs intermédiaires sont en blanc/jaune et les valeurs les plus élevées en vert.

Parcelles	<i>Agonum muelleri</i>	<i>Amara aenea</i>	<i>Amara plebeja</i>	<i>Anchomenus dorsalis</i>	<i>Asaphidion gr. flavipes</i>
BIO19	0,00	0,92	0,00	0,00	0,81
BIO22	0,02	0,02	0,00	0,00	0,08
BIO25	0,01	0,02	0,01	0,10	0,11
BIO26	0,00	0,01	0,00	0,02	0,18
BIO30	0,00	0,05	0,00	0,03	0,00
BIO31	0,03	3,80	0,00	0,53	1,49
BIO45	0,02	0,86	0,00	0,78	0,08
BIO46	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00
BIO53	0,03	1,30	0,07	0,45	0,36
BIO54	0,03	2,05	0,04	0,52	0,22
BIO55	0,01	0,00	0,01	0,04	0,00

Parcelles	<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	<i>Carabus granulatus</i>	<i>Clivina fossor</i>	<i>Harpalus affinis</i>	<i>Harpalus rufipes</i>
BIO19	0,01	0,00	0,02	1,26	3,82
BIO22	0,00	0,00	0,01	0,04	0,00
BIO25	0,04	0,00	0,06	0,01	0,01
BIO26	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
BIO30	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01
BIO31	0,05	0,00	0,15	0,12	0,00
BIO45	0,05	0,00	0,26	0,10	0,00
BIO46	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01
BIO53	0,01	0,00	0,13	1,34	0,08
BIO54	0,03	0,01	0,07	0,15	0,00
BIO55	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00

Parcelles	<i>Loricera pilicornis</i>	<i>Nebria salina</i>	<i>Notiophilus biguttatus</i>	<i>Pterostichus cupreus</i>	<i>Pterostichus melanarius</i>
BIO19	0,00	0,02	0,05	0,09	0,01
BIO22	0,00	0,17	0,10	0,86	0,01
BIO25	0,00	0,11	0,00	0,22	0,36
BIO26	0,00	0,00	0,00	0,59	0,71
BIO30	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00
BIO31	0,20	0,00	0,10	4,56	0,21
BIO45	0,03	0,02	0,00	4,09	0,31
BIO46	0,00	0,01	0,00	0,06	0,00
BIO53	0,03	0,04	0,00	1,61	0,08
BIO54	0,01	0,01	0,02	9,00	0,39
BIO55	0,00	0,02	0,00	0,67	0,00

La composition en espèces des parcelles est relativement semblable. A souligner tout de même que l'abondance en *A. muelleri*, *C. fossor* et *P. cupreus* sont moins abondants dans les trois parcelles « outsiders ».

- **Itinéraires techniques et passé cultural**

Lorsque l'on se penche sur le passé cultural des champs étudiés, des divergences apparaissent notamment au niveau de la culture mise en place l'année précédente (Tab. 9).

Tableau 9 - Cultures de l'année précédente mise en place dans les stations BIO.

Parcelles	Cultures de l'année précédente
BIO19	Mélange de protéagineux de printemps
BIO22	Pois protéagineux de printemps
BIO25	Céréales d'hiver
BIO26	Chicorée
BIO30	Prairie temporaire
BIO31	Fèves et féveroles d'hiver
BIO45	Pois protéagineux de printemps
BIO46	Choux
BIO53	Amidonniér et caméline
BIO54	Mélange de protéagineux de printemps
BIO55	Céréales d'hiver

Toutes les parcelles sauf les trois « outsiders » ont été des cultures protéagineuses ou des céréales d'hiver durant l'année précédente. Selon certaines études¹³⁷⁻¹³⁹, cela pourrait affecter la structure des communautés de Carabidae. La date de semis de cette culture de même que la date du dernier travail du sol peuvent également avoir un impact significatif. N'ayant pu récolter ces informations, cela reste une hypothèse bien que la littérature la justifie^{66,120}.

- **Contexte paysager local**

Comme expliqué précédemment, les Carabides sont particulièrement sensibles aux conditions paysagères. Pour analyser ce facteur, le pourcentage de recouvrement d'éléments semi-naturels dans un rayon de 50 m autour des parcelles a été déterminé grâce à des ortho-photos de 2020 sur le logiciel QGIS (version 3.6.1-Noosa) (Tab. 10). De plus, des visites de terrain ont permis de confirmer cette description paysagère. Les prairies permanentes ou temporaires, les haies et talus, les tâches ou corridors boisés et les zones herbeuses non traitées ou labourées sont considérés ici comme des espaces semi-naturels (ESN). Les parcelles 26, 30 et 46 sont comparées à deux parcelles BIO choisies aléatoirement (25 et 55).

Tableau 10 - Comparaison de l'aire des parcelles et de l'aire d'ESN dans un rayon de 50 m autour de celles-ci.

Parcelles	Aire du tampon (m ²)	Aire ESN (m ²)	Aire de la parcelle (m ²)	% de recouvrement ESN
BIO30	47601	18202	30371	38,24 %
BIO46	63379	16654	58765	26,28 %
BIO55	20581	7443	3949	36,16 %
BIO26	70471	10955	86950	15,54 %
BIO25	91295	35583	137860	38,98 %

Les parcelles 46 et 26 sont à priori entourés par peu d'ESN comparée à la parcelle 30 et aux parcelles choisies aléatoirement. Dans diverses études, une tendance reliant la richesse spécifique à la proportion d'ESN à proximité de la parcelle apparaît : plus une culture est entourée par des ESN, plus sa richesse spécifique est élevée^{136,140,141}. Ceci constitue une hypothèse quant à l'explication des différences en richesse spécifique avec les autres stations BIO mais ne peut expliquer ces différences à elle toute seule. Pour bien faire, il aurait fallu réaliser cette analyse sur toutes les parcelles mais hélas par manque de temps, cela n'a pu se faire.

1.3. Limites de l'étude

Une première limite de l'étude est l'échantillonnage qui aurait pu être plus important, en particulier pour la modalité « BIO ». L'explication est simple : près de 160 pièges ont dû être annulés, et ce, souvent dans les mêmes parcelles. D'ailleurs, deux parcelles initialement sélectionnées ont dû également être retirées de l'étude (expliquant le nombre plus faible de stations BIO). La principale cause est la météo particulièrement humide et venteuse des mois de mars à juin. Elle a causé une inondation massive des pitfalls ainsi que l'envol de bon nombre de tentes à émergence.

Une deuxième limite est la focalisation de l'étude sur 21 espèces de Carabidae considérées comme communes. Cela s'explique par le fait que l'accent a été mis sur l'analyse des fonctions remplies par les communautés de Carabides et non leur structure et/ou composition. Les espèces les plus abondantes contribuant à une plus grande partie de ces fonctions, c'est bien elles qui sont étudiées. Cette limite a déjà fait l'objet d'une discussion dans les points précédents.

Une troisième limite est que l'impact paysagé n'est pas pris en compte. Seul l'impact des pratiques agricoles est considéré. En réalité, à échelle locale, les Carabides sont aussi sensibles aux contextes paysagers et à la présence d'éléments semi-naturels^{136,142-144}. Par exemple, le service de régulation de différents ravageurs de culture comme les limaces et les adventices peut en être affecté¹⁴⁵⁻¹⁴⁷.

Une dernière limite est le fait que cette étude utilise une approche système et non factorielle. On parle d'approche système lorsque l'écosystème est étudié dans son contexte réel comprenant de nombreux paramètres non contrôlés. Lors d'approche factorielle, l'idée est d'isoler les causes à effets en contrôlant l'environnement d'expérimentation.

2. Caractérisation de la prédation des adventices par les coléoptères Carabiques

Les trois espèces de Carabides testées (*P. melanarius*, *P. cupreus*, *Amara spp.*) consomment les deux types de graines d'adventices (*T. officinale* et *T. inodorum*) et ce lors des deux types de tests. Les résultats des tests cafétéria sans choix montrent que *Amara spp* prédate le plus de graines quotidiennement, suivi de près par *P. cupreus*. Il n'y a pas de différences significatives entre les adventices même si la matricaire semble être plus fortement dévorée. Les tests avec choix eux montrent une nette différence entre les deux adventices : c'est le pissenlit qui est préféré. Aucune différence entre les espèces de carabes n'apparaît.

2.1. Test cafétéria

T. inodorum et *T. officinale* sont consommées toutes deux par les Carabides lors des tests en laboratoire. Honek *et al.*⁸⁶ (2007) le démontre déjà voici des années. Les taux de prédation changent en fonction de l'adventice testée, de l'espèce de Carabides testée et même du type de test prouvant que ces insectes possèdent bien des préférences alimentaires^{80,105}.

Les caractéristiques propres des espèces de Carabides modulent leur capacité à réguler certaines adventices. On parle entre autres de leur taille et celle de leurs mandibules, leur masse corporelle et du sexe^{148,149}. Cependant, une autre composante explique aussi que c'est l'espèce *Amara spp.* qui consomme le plus de graines : il s'agit de la guilda trophique ou traits taxonomiques. Cette espèce est granivore et appartient au groupe des *Zabrini* tandis que les deux autres sont omnivores et appartiennent au groupe des *Pterostichin*⁸⁵: elle est donc plus spécialisée dans la prédation des graines et la régule plus efficacement.

Tout comme les espèces de Carabides, les caractéristiques propres des graines sont un facteur expliquant ces différences. Les traits morphologiques de la graine ainsi que sa taille et sa masse impactent sa consommation par les Carabides. Généralement, les graines les plus grandes et lourdes sont la proie des espèces de Carabidae plus grandes^{78,85}. Dans cette étude, il y a une nette préférence pour le par les espèces *Amara spp.* et *P. cupreus*. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène. Tout d'abord, les mécanismes de défenses des deux graines comme la dureté et l'épaisseur des téguments sont sans doute différents et font varier cette prédation : il est probable que les graines de *T. inodorum* sont plus résistantes¹⁵⁰ ou qu'un composé chimique repoussant les insectes soit présent sur leurs téguments¹⁵¹. Seconde hypothèse, la composition chimique de la graine de matricaire et sa valeur énergétique la rendent moins attractive^{152,153}.

Saska *et al.*¹⁴⁹ (2019) a réalisé des tests cafétérias afin d'étudier la préférence des Carabidae pour plusieurs espèces végétales. Elle obtient des taux de prédation et des préférences qui sont semblables aux nôtres pour *Amara spp.*, soit un nombre moyen de graines consommées de 14,2 par jour et une préférence pour le pissenlit. Toutefois, pour *P. melanarius*, les résultats ne concordent pas. La quantité de graines prédatée chez Saska *et al.* est beaucoup plus faible : 1,8 contre 9,35 dans le cas de ce travail. En termes de préférence aussi, il y a opposition. Nos tests indiquent une préférence pour *T. inodorum* alors que dans les siens, *T. officinale* est plus appréciée.

Le contrôle biologique des adventices par les Carabides est largement étudié et pour de multiples espèces. Certaines d'entre elles posent problème dans les cultures wallonnes¹⁵⁴ (Fig. 31).

Adventices	Nuisibilité directe Pieds/m ² pour baisse de rendement de 5% (froment)	Nuisibilité indirecte Nombre de graines / pied
Gaillet	2-3	50 à 3000
Folle avoine	4-8	500 à 2000
Coquelicot	22	50 000 à 200 000
Matricaire	22	30 000 à 100 000
Ray-grass	25	3000 à 20 000
Vulpin	26	1500 à 10 000
Véronique de perse	26	1500 à 8000
Véronique à f. de lierre	45	200 à 2000
Lamier	45	2000 à 6000
Myosotis	65-70	500 à 5000
Pensée	130-135	7000 à 20 000
Alchémille	130-135	5000 à +++

Figure 31 - Liste des espèces adventices les plus nuisibles présentes dans les cultures en Région Wallonne.

Navntoft *et al.*⁷⁹ (2009) utilise des semences de chénopode blanc (*Chenopodium album*) et de véronique de Perse (*Veronica persica*) placées dans des boîtes de Petri afin d'étudier leurs régulations par les invertébrés dans des cultures biologiques et conventionnelles en Nouvelle-Zélande. Près de 17 % des graines sont consommées en BIO et 10 % en CVL. Les auteurs soulignent cependant que ces taux de prédation sont sans doute supérieurs aux taux de prédation « naturels » puisque en mettant les graines dans des boîtes de Petri, on les expose plus aux prédateurs. Fischer *et al.*¹⁵⁵ (2020) se penche sur la régulation des graines de gaillet gratteron (*Galium aparine*) dans les cultures de froment en Angleterre. Le protocole utilisé est relativement semblable à celui utilisé par Navntoft *et al.* Le taux de prédation enregistré (28,4 %) est plus élevé que dans d'autres études. Alignier *et al.*¹⁵⁶ (2008) obtient un taux de prédation de 19 % pour *G. aparine*. Elle utilise aussi d'autres espèces comme la

pensée des champs (*Viola arvensis*) et le vulpin des champs (*Alopecurus myosuroides*) et obtient des taux de prédation de 84 % pour la pensée et de près de 55 % pour le vulpin. *T. officinale* a été étudiée par Honek *et al.*¹⁵⁷ et le taux de prédation obtenu varie énormément en fonction de la saison. Il atteint des pics à 60 % mais se situe le plus souvent aux alentours de 25-30 %. Dans la littérature, peu voir aucune expérience ne semble avoir été menée pour déterminer le taux de prédation de *T. inodorum* sur le terrain : il est donc impossible de certifier le contrôle biologique de cette adventice. Selon Petit *et al.*¹⁵⁸, pour qu'une population d'adventices soit régulée efficacement, le taux de consommation de ses graines doit se situer entre 25 à 50 %. Certains des taux de prédation cités précédemment se retrouve dans cette tranche : le contrôle biologique sur les espèces adventices *T. officinale*, *A. myosuroides* et *V. arvensis* serait donc efficace.

2.2. Limites de l'étude

Une première limite de cette expérience concerne la description de la qualité du lot de graines. Malgré différents tests réalisés à de multiples reprises, la proportion de graines viables n'a pu être déterminée. Aucune graine n'a germé lors des tests de germination poursuivis en étuve donnant l'information qu'a priori aucune graine n'est viable. À côté de cela, les Crush tests montrent que les embryons contenus dans 95 % des graines sont viables et des découpes de graines le prouvent également (Fig. 32).



Figure 32 - Vue au binoculaire d'une coupe de graine de *T. officinale*. L'embryon est toute la partie interne de la graine. Celui-ci est luisant, indiquant sa viabilité.

La viabilité des graines modifie son appétence et donc potentiellement les résultats. Les tests visant à voir la contamination du lot n'ont également pas été concluants. Il est donc impossible d'être sûr que seules des graines des espèces visées ont été utilisées. Ceci constitue encore un potentiel biais, les Carabides ayant des préférences pour certaines graines en fonction de leurs caractéristiques morphologiques, l'épaisseur de leurs téguments, leur valeur énergétique, etc^{78,103,150,152,159}.

Une autre limite concerne l'environnement de test. L'étude s'est réalisée dans un laboratoire où ni la température ni l'humidité n'étaient contrôlées de façon précise. Saska *et al.*¹⁰⁶ (2010) a démontré qu'une température plus haute cause une augmentation de la prédation des graines par les Carabides. Il faut donc être prudent si l'on souhaite comparer les résultats de ce mémoire à d'autres publications scientifiques ayant pratiqué ces tests à température, humidité et luminosité contrôlées.

Une troisième limite est relative à l'anatomie des individus carabiques testés et des graines utilisées. Les insectes sont considérés comme tous identiques puisqu'ils appartiennent à la même espèce. Cependant, ils possèdent des différences morphologiques significatives susceptibles d'impacter leur prédation des graines d'adventice. Il en est de même pour les graines de matricaire et de pissenlit qui peuvent avoir différentes tailles et masses¹⁶⁰. Une autre limite est aussi le fait que les individus du genre *Amara* n'aient pu être identifiés plus précisément. Dans ce genre, il y a aussi une radiation de taille et masse qui peut être assez grande et impacter le taux de prédation.

Conclusions et perspectives

L'analyse des communautés de Carabidae ne montre aucune différence significative entre les différents assemblages même s'ils sont soumis à des pratiques agricoles très contrastées. Il faut cependant rappeler que ces résultats sont le fruit de conditions météorologiques particulières ayant affecté le cycle de développement de la végétation et celui des Carabides. Il faut donc les considérer avec précaution. La littérature n'est pas d'accord avec ceux-ci : les pratiques agricoles ont un impact important sur les carabes, directement car le travail du sol peut causer une forte mortalité dans les stades de vie les plus critiques, à savoir le stade œuf et larvaire, et indirectement en modifiant le milieu de vie et les ressources disponibles pour les coléoptères Carabiques.

Ce mémoire a aussi mis en évidence que ces insectes assurent la régulation de certaines espèces adventice en consommant leurs graines, plus particulièrement *T. officinale* et *T. inodorum*, deux adventices posant des problèmes dans les cultures wallonnes. Les tests cafétéria ont démontré que les espèces étudiées consomment les deux espèces d'adventices. Il faut noter la préférence pour les graines du pissenlit. En termes de taux de prédation absolu cependant, c'est la matricaire qui est la plus consommée et potentiellement régulé. Il faut cependant être prudent car ces résultats ont été obtenus en conditions contrôlées et non sur le terrain. On peut tout de même supposer que promouvoir la diversité des Carabides dans les cultures est un moyen efficace de lutter biologiquement contre les ravageurs de cultures, spécialement les adventices.

Listes des annexes

Annexe 1 : Liste des espèces recensées et nombre total d'individus capturés pour chacune d'elles.

Taxons	Nombre total d'individus capturés
<i>Acupalpus meridianus</i>	10
<i>Agonum muelleri</i>	168
<i>Amara aenea</i>	2061
<i>Amara plebeja</i>	130
<i>Anchomenus dorsalis</i>	924
<i>Asaphidion gr. flavipes</i>	1216
<i>Bembidion obtusum</i>	449
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	72
<i>Carabus granulatus</i>	72
<i>Clivina fossor</i>	184
<i>Harpalus affinis</i>	1228
<i>Harpalus rufipes</i>	765
<i>Loricera pilicornis</i>	177
<i>Nebria brevicollis</i>	2559
<i>Nebria salina</i>	583
<i>Notiophilus biguttatus</i>	173
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	1439
<i>Pterostichus cupreus</i>	15233
<i>Pterostichus melanarius</i>	1045
<i>Pterostichus versicolor</i>	73
<i>Trechus quadristriatus</i>	569

Annexe 2 : Listes des espèces de Carabides les plus fréquemment étudiées par tests caféteria dans la littérature. Pour chacune d'elles, la guildes trophique, la taille et la masse corporelle a été déterminé dans la littérature (Sources : Boursault et al, 2012; Honek et al, 2003).

Taxon	Guilde trophique	Taille (mm)	Masse corporelle (mg)
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	Granivore	10 – 16.7	22.9
<i>Harpalus affinis</i>	Granivore	9 - 12	13.4
<i>Amara spp.</i>	Granivore	7 - 10	4 – 7.8
<i>Poecilus cupreus</i>	Omnivore	9 – 13	21
<i>Pterostichus melanarius</i>	Omnivore	12 – 18	41.5
<i>Anchomenus dorsalis</i>	Carnivore	5.8 – 7.5	4.6
<i>Harpalus dimidiatus</i>	Granivore	13	...

Annexe 3 : Listes des espèces d'adventices les plus fréquemment étudiées par tests caféteria dans la littérature. Pour chacune d'elles, le nom latin, le nom vernaculaire, les intérêts et désavantages de l'étudier, des références d'études s'en servant dans des tests caféteria et sa masse sont repris (Sources pour la masse : Bretagnolle *et al.*, 2015 ; Boursault *et al.*, 2012 ; Deroulers, 2017 ; Saska *et al.*, 2019).

Nom latin	Nom vernaculaire	Intérêts	Désavantages	Références	Masse (mg)
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Matricaire inodore	Adventice nuisible, disponible, peu étudiée, graines de bonne taille	Peu étudiée	Foffova <i>et al.</i> , 2020 ¹⁶¹ Saska <i>et al.</i> , 2019 ¹⁴⁹	0.32
<i>Alopecurus myosuroides</i>	Vulpin des champs	Adventice très nuisible	Graines trop grosses, graines difficilement disponibles	/	2.20 - 2.40
<i>Veronica persica</i>	Véronique de Perse	Adventice très nuisible, graines de bonne taille	/	Navntoft <i>et al.</i> , 2009 ⁷⁹	0.96
<i>Apera spica-venti</i>	Agrostide des champs	/	Plantes non adventice, graines trop petites	/	0.10-0.20
<i>Chenopodium album</i>	Chénopode blanc	Graines de bonne taille, étudiée	Plante non adventice	Navntoft <i>et al.</i> , 2009 ⁷⁹ Menalled <i>et al.</i> , 2007 ¹²⁵	0.72
<i>Galium aparine</i>	Gaillet gratteron	Adventice très nuisible, graines facilement disponibles	Graines trop grosses	Fischer <i>et al.</i> , 2020 ¹⁵⁵	6.60 - 8.34
<i>Stellaria media</i>	Stellaire intermédiaire	Facilement disponible, graines de bonne taille	Plante non adventice	Jonason <i>et al.</i> , 2013 ¹⁶²	0.40
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Ambrosie à feuilles d'armoise	Graines disponibles	Graines un peu grosses, plante non adventice	Cromar <i>et al.</i> , 1999 ¹⁶³	3.99
<i>Viola arvensis</i>	Pensée des champs	Graines de bonne	Adventice peu nuisible	Petit <i>et al.</i> , 2017 ¹⁶⁴	0.40 - 0.60

		taille, largement étudiée		Trichard <i>et al.</i> , 2014 ¹⁶⁵	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Capselle bourse à pasteur	Largement étudiée	Plante non adventice, graines très petites	Petit <i>et al.</i> , 2011 ¹⁶⁶	0.10 - 0.20
<i>Poa annua</i>	Pâturin annuel	Graines de bonne taille, largement étudiée	Plante non adventice	Petit <i>et al.</i> , 2011 ¹⁶⁶	0.30
<i>Taraxacum officinale</i>	Pissenlit	Graines de bonne taille, largement étudiée	Plante non adventice	Petit <i>et al.</i> , 2011 ¹⁶⁶	0.40 - 0.70

Références bibliographiques

1. Evans, A. *The feeding of the nine billion: global food security for the 21st century : a Chatham House report*. (Chatham House, 2009).
2. *World Food and Agriculture - Statistical Yearbook 2020*. (FAO, 2020).
doi:10.4060/cb1329en.
3. Horlings, L. G. & Marsden, T. K. Towards the real green revolution? Exploring the conceptual dimensions of a new ecological modernisation of agriculture that could 'feed the world'. *Glob. Environ. Change* **21**, 441–452 (2011).
4. Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R. & Polasky, S. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* **418**, 671–677 (2002).
5. Genevois, L. La révolution verte. *Cah. O.-m.* **25**, 347–356 (1972).
6. *La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 2016: changement climatique, agriculture et sécurité alimentaire*. (FAO, 2017).
7. United Nations. World Population Prospects 2019 Highlights. 46 (2019).
8. Odegard, I. Y. R. & van der Voet, E. The future of food — Scenarios and the effect on natural resource use in agriculture in 2050. *Ecol. Econ.* **97**, 51–59 (2014).
9. Wallace, J. S. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production. *Agric. Ecosyst. Environ.* **82**, 105–119 (2000).
10. Calzadilla, A., Rehdanz, K. & Tol, R. S. J. The economic impact of more sustainable water use in agriculture: A computable general equilibrium analysis. *J. Hydrol.* **384**, 292–305 (2010).
11. Qadir, M., Sharma, B. R., Bruggeman, A., Choukr-Allah, R. & Karajeh, F. Non-conventional water resources and opportunities for water augmentation to achieve food security in water scarce countries. *Agric. Water Manag.* **87**, 2–22 (2007).
12. *Climate change 2014: synthesis report*. (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2015).

13. Khanal, R. C. Climate Change and Organic Agriculture. *J. Agric. Environ.* **10**, 116–127 (2009).
14. Beddington, J. *et al.* *Achieving food security in the face of climate change: Final report from the Commission on Sustainable Agriculture and Climate Change.* 64 (2012).
15. Kang, M. S. & Banga, S. S. Global Agriculture and Climate Change. *J. Crop Improv.* **27**, 667–692 (2013).
16. Reid, W. V. *et al.* *Rapport de synthèse de l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire.* (2005).
17. IPBES. *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.* (2019).
18. Lambertini, M. *Living Planet Report 2020: Bending the Curve of Biodiversity Loss.* (WWF, 2020).
19. Norris, K. Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks: Agriculture and biodiversity. *Conserv. Lett.* **1**, 2–11 (2008).
20. Petit, L. J. & Petit, D. R. Evaluating the Importance of Human-Modified Lands for Neotropical Bird Conservation. *Conserv. Biol.* **17**, 687–694 (2003).
21. Aratrakorn, S., Thunhikorn, S. & Donald, P. F. Changes in bird communities following conversion of lowland forest to oil palm and rubber plantations in southern Thailand. *Bird Conserv. Int.* **16**, 71 (2006).
22. Sirami, C. *et al.* Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **116**, 16442–16447 (2019).
23. Burel, F., Aviron, S., Baudry, J., Le Féon, V. & Vasseur, C. The structure and dynamics of agricultural landscapes as drivers of biodiversity. in *Landscape ecology for sustainable environment and culture* 285–308 (Springer, 2013).
24. Petit, S. & Lescourret, F. La biodiversité au cœur des agroécosystèmes : où en sommes-nous aujourd'hui ? *Innov. Agron.* **75**, 15–27 (2019).

25. Kremen, C., Iles, A. & Bacon, C. Diversified Farming Systems: An Agroecological, Systems-based Alternative to Modern Industrial Agriculture. *Ecol. Soc.* **17**, 44 (2012).
26. Swinton, S. M., Lupi, F., Robertson, P. G. & Hamilton, S. K. Ecosystem services and agriculture: Cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits. *Ecol. Econ.* **64**, 245–252 (2007).
27. Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K. & Swinton, S. M. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ.* **64**, 253–260 (2007).
28. de Groot, R. S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L. & Willemen, L. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecol. Complex.* **7**, 260–272 (2010).
29. Dale, V. H. & Polasky, S. Measures of the effects of agricultural practices on ecosystem services. *Ecol. Econ.* **64**, 286–296 (2007).
30. Robertson, P. G. *et al.* Farming for Ecosystem Services: An Ecological Approach to Production Agriculture. *BioScience* **64**, 404–415 (2014).
31. Meehan, T. D., Werling, B. P., Landis, D. A. & Gratton, C. Agricultural landscape simplification and insecticide use in the Midwestern United States. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **108**, 11500–11505 (2011).
32. Aktar, W., Sengupta, D. & Chowdhury, A. Impact of pesticides use in agriculture: their benefits and hazards. *Interdiscip. Toxicol.* **2**, 1–12 (2009).
33. Ghananand, T. & Vermaan Durgesh, SGK. Pesticidal effects on Environment : An overview. *J. Rural Agric. Res.* **10**, 22–25 (2010).
34. Mishra, R., Lone, R., Manzoor, J. & Shuab, R. Imbalance due to Pesticide Contamination in Different Ecosystems. *Int. J. Theor. Appl. Sci.* **10**, 239–246 (2018).
35. Geiger, F. *et al.* Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.* **11**, 97–105 (2010).
36. Connelly, H., Poveda, K. & Loeb, G. Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agric. Ecosyst. Environ.* **211**, 51–56 (2015).

37. Kremen, C. & Miles, A. Ecosystem Services in Biologically Diversified versus Conventional Farming Systems: Benefits, Externalities, and Trade-Offs. *Ecol. Soc.* **17**, art40 (2012).
38. Herder, G. D., Van Isterdael, G., Beeckman, T. & De Smet, I. The roots of a new green revolution. *Trends Plant Sci.* **15**, 600–607 (2010).
39. Hatt, S. *et al.* Towards sustainable food systems: the concept of agroecology and how it questions current research practices. A review. *Biotechnol Agron Soc Env.* **20**, 215–224 (2016).
40. Lynch, J. P. Roots of the Second Green Revolution. *Aust. J. Bot.* **55**, 493–512 (2007).
41. Gliessman, S. *Agroecology of sustainable food systems.* (2006).
42. Tomich, T. P. *et al.* Agroecology: A Review from a Global-Change Perspective. *Annu. Rev. Environ. Resour.* **36**, 193–222 (2011).
43. Francis, C. *et al.* Agroecology: The Ecology of Food Systems. *J. Sustain. Agric.* **22**, 99–118 (2003).
44. Wezel, A. *et al.* Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **29**, 503–515 (2009).
45. Bellamy, A. S. & Ioris, A. A. R. Addressing the Knowledge Gaps in Agroecology and Identifying Guiding Principles for Transforming Conventional Agri-Food Systems. 17 (2017).
46. Tsonkova, P., Böhm, C. & Quinkestein, A. Ecological benefits provided by alley cropping systems for production of woody biomass in the temperate region: a review. *Agroforest Syst.* **85**, 133–152 (2012).
47. Lake, P. S., Bond, N. & Reich, P. Linking ecological theory with stream restoration. *Freshw. Biol.* **52**, 597–615 (2007).
48. FAO. Committee on Agriculture. (1999).
49. European Commission. Frequently asked questions on organic rules. (2019).

50. Crinnion, W. J. Organic Foods Contain Higher Levels of Certain Nutrients, Lower Levels of Pesticides, and May Provide Health Benefits for the Consumer. *Altern. Med. Rev.* **15**, 4–12 (2010).
51. Letourneau, D. K. & Bothwell, S. G. Comparison of organic and conventional farms: challenging ecologists to make biodiversity functional. *Front. Ecol. Environ.* **6**, 430–438 (2008).
52. Reganold, J. P. & Wachter, J. M. Organic agriculture in the twenty-first century. *Nat. Plants* **2**, 15221 (2016).
53. Rigby, D. & Cáceres, D. Organic farming and the sustainability of agricultural systems. *Agric. Syst.* **68**, 21–40 (2001).
54. Darnhofer, I., Lindenthal, T., Bartel-Kratochvil, R. & Zollitsch, W. Conventionalisation of organic farming practices: from structural criteria towards an assessment based on organic principles. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **30**, 67–81 (2010).
55. Badgley, C. *et al.* Organic agriculture and the global food supply. *Renew. Agric. Food Syst.* **22**, 86–108 (2007).
56. de Ponti, T., Rijk, B. & van Ittersum, M. K. The crop yield gap between organic and conventional agriculture. *Agric. Syst.* **108**, 1–9 (2012).
57. Nemes, N. COMPARATIVE ANALYSIS OF ORGANIC AND NON-ORGANIC FARMING SYSTEMS: A CRITICAL ASSESSMENT OF FARM PROFITABILITY. 39 (2009).
58. Sgroi, F. *et al.* Economic and Financial Comparison between Organic and Conventional Farming in Sicilian Lemon Orchards. *Sustainability* **7**, 947–961 (2015).
59. Ferdinand, M. *Agriculture de Conservation et glyphosate - Diversité, stratégies et verrouillages en Région wallonne.*
<https://mail.ulg.ac.be/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=95645&part=3> (2019).
60. Braibant, J. & Morelle, M. *L'Agriculture de Conservation enWallonie Diversité et verrouillages.* <https://mail.ulg.ac.be/service/home/~/?auth=co&loc=fr&id=95645&part=4> (2018).

61. *Conservation Agriculture*. (Springer International Publishing, 2015). doi:10.1007/978-3-319-11620-4.
62. Thomas, F. AC et AB : des approches complémentaires et convergentes. *Tech. Cult. Simpl.* **55**, 3 (2009).
63. Fleury, P., Chazoule, C. & Peigné, J. Ruptures et transversalités entre agriculture biologique et agriculture de conservation. *Économie Rurale* 95–112 (2014) doi:10.4000/economierurale.4247.
64. Casagrande, M. *et al.* Organic farmers' motivations and challenges for adopting conservation agriculture in Europe. *Org. Agric.* **6**, 281–295 (2016).
65. Peigné, J. *et al.* How organic farmers practice conservation agriculture in Europe. *Renew. Agric. Food Syst.* **31**, 72–85 (2016).
66. Kromp, B. Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agric. Ecosyst. Environ.* **74**, 187–228 (1999).
67. Hatt, S., Boeraeve, F., Artru, S., Dufrêne, M. & Francis, F. Spatial diversification of agroecosystems to enhance biological control and other regulating services: An agroecological perspective. *Sci. Total Environ.* **621**, 600–611 (2018).
68. Oerke, E.-C. Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.* **144**, 31–43 (2006).
69. Howarth, F. G. Environmental Impacts of Classical Biological Control. *Annu. Rev. Entomol.* **36**, 485–509 (1991).
70. Vacante, V. & Bonsignore, C. P. Natural enemies and pest control. in *Handbook of pest management in organic farming* (eds. Vacante, V. & Kreiter, S.) 60–77 (CABI, 2018). doi:10.1079/9781780644998.0060.
71. Murdoch, W. W., Chesson, J. & Chesson, P. L. Biological Control in Theory and Practice. *Am. Nat.* **125**, 344–366 (1985).
72. Sunderland, K. D. & Vickerman, G. P. Aphid Feeding by Some Polyphagous Predators in Relation to Aphid Density in Cereal Fields. *J. Appl. Ecol.* **17**, 389 (1980).

73. Toft, S. The quality of aphids as food for generalist predators: implications for natural control of aphids. *Eur J Entomol* **102**, 371–383 (2005).
74. Edwards, C. A., Sunderland, K. D. & George, K. S. Studies on Polyphagous Predators of Cereal Aphids. *J. Appl. Ecol.* **16**, 811 (1979).
75. Prasad, R. P. & Snyder, W. E. Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. *Biol. Control* **31**, 428–437 (2004).
76. Bohan, D. A. *et al.* Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. *J. Anim. Ecol.* **69**, 367–379 (2000).
77. Symondson, C., Glen, D. M., Ives, A. R., Langdon, C. J. & Wiltshire, C. W. Dynamics of the Relationship between a Generalist Predator and Slugs over Five Years. *Ecology* **83**, 137–147 (2002).
78. Lundgren, J. G. & Rosentrater, K. A. The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interact.* **1**, 93–99 (2007).
79. Navntoft, S., Wratten, S. D., Kristensen, K. & Esbjerg, P. Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biol. Control* **49**, 11–16 (2009).
80. Kulkarni, S. S., Dossdall, L. M. & Willenborg, C. J. The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Sci.* **63**, 355–376 (2015).
81. Bohan, D. A., Boursault, A., Brooks, D. R. & Petit, S. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *J. Appl. Ecol.* **11** (2011).
82. Carbonne, B. *et al.* The resilience of weed seedbank regulation by carabid beetles, at continental scales, to alternative prey. *Sci. Rep.* **10**, 19315 (2020).
83. Pannwitt, H., Westerman, P. R., De Mol, F. & Gerowitt, B. Demographic Processes Allow *Echinochloa crus-galli* to Compensate Seed Losses by Seed Predation. *Agronomy* **11**, 565 (2021).
84. Blubaugh, C. K. & Kaplan, I. Invertebrate Seed Predators Reduce Weed Emergence Following Seed Rain. *Weed Sci.* **64**, 80–86 (2016).

85. Honek, A., Martinkova, Z. & Jarosik, V. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *Eur. J. Entomol.* **100**, 531–544 (2003).
86. Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P. & Pekar, S. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic Appl. Ecol.* **8**, 343–353 (2007).
87. Lövei, G. L. & Sunderland, K. D. Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annu. Rev. Entomol.* **41**, 231–256 (1996).
88. Tenailleau, M., Dor, C. & Maillet-Mezeray, J. Projet CASDAR 'les entomophages en grandes cultures': diversité, service-rendu et potentialités des habitats. (2011).
89. Dufrêne, M. & Descender, K. L'érosion de la biodiversité : les carabides. (2006).
90. Jambon, O., Roger, J.-L. & Bouger, G. Clé de détermination des carabides.
91. Dekoninck, W. *et al.* Records of new and rare carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) for Belgium collected or identified during the period 2008 - 2018. 45 (2019).
92. Dufrêne, M. Biogéographie et Écologie des Communautés de Carabidae en Wallonie. (Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique, 1992).
93. Talarico, F., Giglio, A., Pizzolotto, R. & Brandmayr, P. A synthesis of feeding habits and reproduction rhythm in Italian seed-feeding ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Eur. J. Entomol.* **113**, 325–336 (2016).
94. Harwood, J. D. *et al.* Invertebrate biodiversity affects predator fitness and hence potential to control pests in crops. *Biol. Control* **51**, 499–506 (2009).
95. Fawki, S. & Toft, S. Food preferences and the value of animal food for the carabid beetle *Amara similata* (Gyll.) (Col., Carabidae). *J. Appl. Entomol.* **129**, 551–556 (2005).
96. Bock, L., Colinet, G., Demarcin, P. & Legrain, X. Cartographie des sols en Belgique : aperçu historique et présentation des travaux actuels de valorisation et de révision de la Carte Numérique des Sols de Wallonie. <https://popups.uliege.be/1780-4507>
<https://popups.uliege.be/1780-4507/index.php?id=8078&format=print> (2011).
97. Dufrêne, M. Description d'un piège à fosse original, efficace et polyvalent. *Bull. Ann. Société R. Belge Entomol.* **124**, 282–285 (1988).

98. Westerman, P. R., Hofman, A., Vet, L. E. M. & van der Werf, W. Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeaic weed seed predation in organic cereal fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* **95**, 417–425 (2003).
99. Meiss, H., Le Lagadec, L., Munier-Jolain, N., Waldhardt, R. & Petit, S. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* **138**, 10–16 (2010).
100. Pocock, M. J. O., Schmucki, R. & Bohan, D. A. *Inferring species interactions from ecological survey data: a mechanistic approach to predict quantitative food webs of seed-feeding by carabid beetles*. <http://biorxiv.org/lookup/doi/10.1101/2020.11.09.375402> (2020) doi:10.1101/2020.11.09.375402.
101. Karrer, G. Soil seedbank analysis of *Ambrosia artemisiifolia*. 4.
102. Boursault, A. Caractérisation des relations trophiques entre composantes d'un agroécosystème : le cas de la prédation des graines d'adventices par les Carabidæ. (Université de Bourgogne, 2012).
103. Deroulers, P. Étude des interactions trophiques entre les communautés de carabes et de graines adventices sous l'angle d'un système proie-prédateur. (La Rochelle, 2017).
104. Carbonne, Benjamin. 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. (INRAE Dijon, 2020).
105. Petit, S., Boursault, A. & Bohan, D. A. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *Eur. J. Entomol.* **111**, 615–620 (2014).
106. Saska, P., Martinkova, Z. & Honek, A. Temperature and rate of seed consumption by ground beetles (Carabidae). *Biol. Control* **52**, 91–95 (2010).
107. Charalabidis, A. Effect of inter-individual variabilities and intraguild interferences on the foraging strategies of seed-eating carabid species. 203 (2017).

108. Crist, T. O. & Veech, J. A. Additive partitioning of rarefaction curves and species–area relationships: unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecol. Lett.* **9**, 923–932 (2006).
109. Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* **4**, 379–391 (2001).
110. Francour, P. Comment mesurer la biodiversité ? (2016).
111. Jost, L. Independence of alpha and beta diversities. *Ecology* **91**, 1969–1974 (2010).
112. Willis, A. D. Rarefaction, Alpha Diversity, and Statistics. *Front. Microbiol.* **10**, 2407 (2019).
113. Marcon, E. Mesures de la Biodiversité. (2015).
114. Baselga, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **19**, 134–143 (2010).
115. Dufrêne, M. & Legendre, P. Species assemblages and indicator species : The need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecol. Monogr.* **67**, 345–366 (1997).
116. Nelder, J. A. & Wedderburn, R. W. M. Generalized Linear Models. *J. R. Stat. Soc. Ser. Gen.* **135**, 370 (1972).
117. Pfiffner, L. & Niggli, U. Effects of Bio-dynamic, Organic and Conventional Farming on Ground Beetles (Col. Carabidae) and Other Epigaeic Arthropods in Winter Wheat. *Biol. Agric. Hortic.* **12**, 353–364 (1996).
118. Pfiffner, L. & Luka, H. Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders—a paired farm approach. *Basic Appl. Ecol.* **4**, 117–127 (2003).
119. Döring, T. F. & Kromp, B. Which carabid species benefit from organic agriculture?—a review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. *Agric. Ecosyst. Environ.* **98**, 153–161 (2003).
120. Holland, J. M. & Luff, M. L. The effects of agricultural practices on carabidae in temperate agroecosystems. *Integr. Pest Manag. Rev.* **5**, 109–129 (2000).

121. Kosewska, A., Skalski, T. & Nietupski, M. Effect of conventional and non-inversion tillage systems on the abundance and some life history traits of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in winter triticale fields. *Eur. J. Entomol.* **111**, 669–676 (2014).
122. Holland, J. M. The agroecology of carabid beetles. *Agroecol. Carabid Beetles* (2002).
123. Brévault, T., Bikay, S., Maldès, J. M. & Naudin, K. Impact of a no-till with mulch soil management strategy on soil macrofauna communities in a cotton cropping system. *Soil Tillage Res.* **97**, 140–149 (2007).
124. Hatten, T. D., Rez, N. A. B.-P., Labonte, J. R., Guy, S. O. & Eigenbrode, S. D. Effects of Tillage on the Activity Density and Biological Diversity of Carabid Beetles in Spring and Winter Crops. *Environ. Entomol.* **36**, 13 (2007).
125. Menalled, F. D., Smith, R. G., Dauer, J. T. & Fox, T. B. Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agric. Ecosyst. Environ.* **118**, 49–54 (2007).
126. Baguette, M. & Hance, Th. Carabid Beetles and Agricultural Practices: Influence of Soil Ploughing. *Biol. Agric. Hort.* **15**, 185–190 (1997).
127. Kotze, D. J. *et al.* 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 (2011).
128. Rainio, J. & Niemela, J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodivers. Conserv.* **12**, 487–506 (2003).
129. Jain, M. *et al.* The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecol. Evol.* **4**, 104–112 (2014).
130. Gaston, K. J. Common Ecology. *BioScience* **61**, 354–362 (2011).
131. Lyons, K. G., Brigham, C. A., Traut, B. H. & Schwartz, M. W. Rare Species and Ecosystem Functioning. *Conserv. Biol.* **19**, 1019–1024 (2005).
132. Rabinowitz, D., Cairns, S. & Dillon, T. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. (1986).

133. Davies, K. F., Margules, C. R. & Lawrence, J. F. A SYNERGISTIC EFFECT PUTS RARE, SPECIALIZED SPECIES AT GREATER RISK OF EXTINCTION. *Ecology* **85**, 265–271 (2004).
134. Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P. & Loarie, S. R. Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions: *Elevation, Climate Change, and Bird Extinctions*. *Conserv. Biol.* **22**, 140–150 (2008).
135. Leitão, R. P. *et al.* Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **283**, 20160084 (2016).
136. Purtauf, T. *et al.* Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* **108**, 165–174 (2005).
137. Eyre, M. D., Luff, M. L., Atlihan, R. & Leifert, C. Ground beetle species (Carabidae, Coleoptera) activity and richness in relation to crop type, fertility management and crop protection in a farm management comparison trial: Crop, fertility and crop protection effects on ground beetle activity. *Ann. Appl. Biol.* **161**, 169–179 (2012).
138. Marrec, R. *et al.* Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* **199**, 282–289 (2015).
139. Baranová, B., Fazekašová, D., Jászay, T. & Manko, P. Ground beetle (Coleoptera Carabidae) community of arable land with different crops. *Folia Faun. Slovaca* **18**, 21–29 (2013).
140. Diekötter, T., Billeter, R. & Crist, T. O. Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Basic Appl. Ecol.* **9**, 298–307 (2008).
141. Fusser, M. S. *et al.* Interactive effects of local and landscape factors on farmland carabids: Local and landscape effects on farmland carabids. *Agric. For. Entomol.* **20**, 549–557 (2018).

142. Fusser, M. S., Pfister, S. C., Entling, M. H. & Schirmel, J. Effects of landscape composition on carabids and slugs in herbaceous and woody field margins. *Agric. Ecosyst. Environ.* **226**, 79–87 (2016).
143. Weibull, A.-C. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodivers. Conserv.* **12**, 1335–1355 (2003).
144. Maisonhaute, J.-É., Peres-Neto, P. & Lucas, É. Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agric. Ecosyst. Environ.* **139**, 500–507 (2010).
145. Fusser, M. S., Pfister, S. C., Entling, M. H. & Schirmel, J. Effects of field margin type and landscape composition on predatory carabids and slugs in wheat fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* **247**, 182–188 (2017).
146. Tschardtke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecol. Lett.* **8**, 857–874 (2005).
147. Labruyere, S., Ricci, B., Lubac, A. & Petit, S. Crop type, crop management and grass margins affect the abundance and the nutritional state of seed-eating carabid species in arable landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* **231**, 183–192 (2016).
148. Kulkarni, S. S., Dossall, L. M., Spence, J. R. & Willenborg, C. J. Brassicaceous Weed Seed Predation by Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Weed Sci.* **64**, 294–302 (2016).
149. Saska, P., Honěk, A. & Martinková, Z. Preferences of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) for herbaceous seeds. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* **65**, 57–76 (2019).
150. Davis, A. S., Schutte, B. J., Iannuzzi, J. & Renner, K. A. Chemical and Physical Defense of Weed Seeds in Relation to Soil Seedbank Persistence. *Weed Sci.* **56**, 676–684 (2008).
151. Martinková, Z., Saska, P. & Honěk, A. Consumption of fresh and buried seed by ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Eur. J. Entomol.* **103**, 361–364 (2006).

152. Gaba, S., Deroulers, P., Bretagnolle, F. & Bretagnolle, V. Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*) within the smallest seeds. *Weed Res.* **59**, 170–179 (2019).
153. Bretagnolle, F., Matejicek, A., Gregoire, S., Reboud, X. & Gaba, S. Determination of fatty acids content, global antioxidant activity and energy value of weed seeds from agricultural fields in France. *Weed Res.* **56**, 78–95 (2016).
154. Protect'eau - dossier gestion intégrée des adventices.
155. Fischer, C., Riesch, F., Tschardtke, T. & Batáry, P. Large carabids enhance weed seed removal in organic fields and in large-scale, but not small-scale agriculture. *Landsc. Ecol.* (2020) doi:10.1007/s10980-020-01157-8.
156. Alignier, A., Meiss, H., Petit, S. & Reboud, X. Variation of post-dispersal weed seed predation according to weed species, space and time. *J. Plant Dis. Prot.* 221–226 (2008).
157. Honek, A., Martinkova, Z. & Saska, P. Post-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *J. Ecol.* **93**, 345–352 (2005).
158. Petit, S. *et al.* Biodiversity-based options for arable weed management. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **38**, 48 (2018).
159. Brousseau, P., Gravel, D. & Handa, I. T. Trait matching and phylogeny as predictors of predator–prey interactions involving ground beetles. *Funct. Ecol.* **32**, 192–202 (2018).
160. Honek, A., Martinkova, Z. & Saska, P. Effect of size, taxonomic affiliation and geographic origin of dandelion (*Taraxacum agg.*) seeds on predation by ground beetles (*Carabidae*, *Coleoptera*). *Basic Appl. Ecol.* **12**, 89–96 (2011).
161. Foffová, H. *et al.* Which Seed Properties Determine the Preferences of Carabid Beetle Seed Predators? *Insects* **11**, 757 (2020).
162. Jonason, D., Smith, H. G., Bengtsson, J. & Birkhofer, K. Landscape simplification promotes weed seed predation by carabid beetles (*Coleoptera*: *Carabidae*). *Landsc. Ecol.* **28**, 487–494 (2013).
163. Cromar, H. E., Murphy, S. D. & Swanton, C. J. Influence of tillage and crop residue on postdispersal predation of weed seeds. *Weed Sci.* 184–194 (1999).

164. Petit, S., Trichard, A., Biju-Duval, L., McLaughlin, Ó. B. & Bohan, D. A. Interactions between conservation agricultural practice and landscape composition promote weed seed predation by invertebrates. *Agric. Ecosyst. Environ.* **240**, 45–53 (2017).
165. Trichard, A., Ricci, B., Ducourtieux, C. & Petit, S. The spatio-temporal distribution of weed seed predation differs between conservation agriculture and conventional tillage. *Agric. Ecosyst. Environ.* **188**, 40–47 (2014).
166. Petit, S., Boursault, A., Guilloux, M., Munier-Jolain, N. & Reboud, X. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **31**, 309–317 (2011).