

Synthèse bibliographique sur l'écologie des *Carabidae*

Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures » : diversité, service-rendu et potentialités des habitats.

Auteurs : Mickaël Tenailleau, Charlotte Dor, Julie Maillet-Mezeray (ARVALIS-Institut du Végétal),

Relecteurs : Jean-David Chapelin-Viscardi (Laboratoire d'éco-entomologie) Nina Rabourdin (ACTA)

Août 2011



Synthèse bibliographique sur l'écologie des <i>Carabidae</i>	1
Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures » : diversité, service-rendu et potentialités des habitats.....	1
Août 2011	1
I - INTRODUCTION	2
II - BIOLOGIE GENERALE ET MORPHO – ECOLOGIE DES <i>CARABIDAE</i>	4
1 - Systématique	4
2 - Morphologie.....	10
2 - 1 Morphologie des adultes	10
2 - 2 Morphologie des larves	15
2 - Cycle biologique : reproduction, développement et rythme circadien	16
2 - 1 Œufs : ponte et soins	22
2 - 2 Larves : stades larvaires et durée de développement	22
2 - 3 Le stade nymphal	23
2 - 4 Le stade imago ou stade adulte.....	23
2 - 4 - 1 Emergence	23
2 - 4 - 2 Reproduction	23
2 - 4 - 3 Hivernation ou diapause hivernale	24
2 - 4 - 4 Mode de déplacement	24
2 - 5 Conclusion.....	24
3 – Habitat et facteurs abiotiques	25
3 - 1 La température.....	25
3 - 2 Humidité, éclairage/ensoleillement et facteurs édaphiques	26
3 - 3 Microclimat	27
4 - Régime alimentaire	28
4 - 1 Classification.....	28
4 - 2 Taille des proies	29
4 - 3 Variation des régimes	29
4 - 4 Service agro-écologique rendu.....	30
4 - 5 Conclusion sur les régimes alimentaires	37
5 - Conclusion	38
III – INFLUENCE DES PRATIQUES CULTURALES ET DES AMENAGEMENTS SUR LA COMPOSITION ET LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS DE <i>CARABIDAE</i>	39
1 – Bio-indicateurs ou Indicateurs agro-environnementaux	39
2 - Influence des pratiques culturales	40
2 - 1 Travail du sol.....	41
2 - 2 Applications phytosanitaires	43
2 - 3 Influence de la culture	45
2 - 3 - 1 Couvert végétal et densité de végétation	45
2 - 3 - 2 Le couvert permanent	46
2 - 3 - 3 La rotation culturale.....	47
2 - 3 - 4 Conclusion	47
2 - 4 Les systèmes d'exploitation	47
2 - 4 - 1 Agriculture biologique.....	47
2 - 4 - 2 Agriculture intégrée	48
2 - 4 - 3 Agriculture conventionnelle.....	49
2 - 5 Conclusion sur les pratiques culturales	50
3 - Les aménagements agro-parcellaires	51
3 - 1 Les bandes enherbées	52
3 - 2 Les haies	54

3 - 3	Les bosquets	54
3 - 4	Conclusion.....	55
4 -	Analyse du paysage.....	56
4 - 1	Contexte et unité paysagère.....	57
4 - 2	Concept de métapopulation	58
4 - 3	Analyse multi-échelles	59
4 - 4	Conclusion.....	60
IV –	CONCLUSION GENERALE.....	60
	Références bibliographiques	64

Tableaux

<i>Tableau 1: Classification des Coléoptères Carabidae. Toutes les informations sont apportées par la base de données européenne, Fauna Europea</i>	5
<i>Tableau 2 : Taille, morphologie alaire et locomotion chez certaines espèces de Carabidae retrouvées en milieu agricole.</i>	12
<i>Tableau 3: Morpho-écologie des larves</i>	16
<i>Tableau 4: Cycle biologique, reproduction, période d'activité et rythme circadien de divers Carabidae.</i>	17
<i>Tableau 5: Durée moyenne de développement en fonction de la température pour chaque stade chez <i>Notiophilus biguttatus</i></i>	25
<i>Tableau 6: Recensement des espèces ayant une activité de prédation avérée sur divers ravageurs de cultures.</i>	36
<i>Tableau 7 : Tableau récapitulatif des effets du travail du sol recensés dans la bibliographie.</i>	43
<i>Tableau 8: Tableau récapitulatif des effets des produits phytosanitaires recensés dans la bibliographie.</i>	45

Illustrations

<i>Figure 1: <i>Pseudoophonus</i> en vue ventrale postérieure</i>	4
<i>Figure 2: <i>Abax ater</i> en vue ventrale</i>	10
<i>Figure 3: Les principaux types de morphologies chez les Carabidae et les espèces types</i>	15
<i>Figure 4: Larve carnassière de <i>Pterostichinae</i> avec ses mandibules nettes arquées</i>	15
<i>Figure 5: Cycle biologique des Carabes</i>	16

I - INTRODUCTION

L'ordre des Coléoptères est le plus riche du monde animal, comptant plus de 350 000 espèces décrites (Delfosse, 2009). Le sous-ordre des *Adephaga* (signifiant « qui mange beaucoup » en grec) fait référence au régime carnivore de nombreuses espèces. A l'intérieur de ce sous-ordre, la famille des *Carabidae* compte de nombreuses sous-familles représentant plus de 1800 genres et 40 000 espèces dans le monde dont plus de 1000 en France (Dajoz, 2002). Ces dernières présentent des différences morphologiques notables et ont été longtemps classées en de nombreuses petites familles. Un grand nombre de traits morphologiques et écologiques en commun les réunit en une seule et grande famille : les *Carabidae*. Une majorité d'entre eux est inapte au vol. Généralement nocturnes et très véloces, ils sont pour la plupart (larves et/ou adultes) carnassiers et prédateurs opportunistes d'insectes, de vers, de mollusques... Cependant, ces caractéristiques ne se déclinent pas pour l'ensemble de cette famille, des particularités apparaissent selon les espèces. Le détail en sera présenté ici.

Les espèces de régions cultivées ont déjà fait l'objet de nombreuses études, souvent liées au régime alimentaire de certaines espèces prédatrices et donc au rôle qu'elles pourraient jouer dans le contrôle des ravageurs. En effet, les *Carabidae* sont des auxiliaires considérés comme très importants en agriculture, et parmi les invertébrés du sol ils font partie des prédateurs les plus voraces. Dans de nombreuses régions, les ravageurs occasionnent d'importants dégâts en grandes cultures et ce groupe d'insectes possédant un fort potentiel de prédation participe à leur régulation. Les *Carabidae* constituent le groupe dominant d'arthropodes épigés dans les agro-écosystèmes de l'Europe tempérée, et leur abondance peut largement dépasser 10 000 individus par hectare (Dajoz, 2002). Ils ne sont évidemment pas les seuls régulateurs de populations de ravageurs, d'autres familles de coléoptères (par exemple les *Staphylinidae*), ainsi que toute une faune arthropodienne (les araignées, les myriapodes, ...) vont jouer ce rôle. L'ensemble de ces organismes va interagir afin de maintenir un équilibre au sein de l'agro-écosystème.

La répartition géographique des *Carabidae* est fonction des exigences écologiques propres à chaque espèce, guidée par leur valence écologique et d'autres paramètres comme leurs caractères morphologiques. L'aptérisme en est un bon exemple, dans la mesure où l'inaptitude au vol favorise l'isolation, limitant ainsi l'extension des populations et la dissémination des espèces. Cependant, ces insectes sont aussi et surtout tributaires des activités humaines qui le plus souvent induisent un morcellement préjudiciable des habitats propices aux *Carabidae*. La définition d'indicateurs biologiques (espèces bio-indicatrices) pertinents dans l'évaluation de la biodiversité des milieux de cultures pouvant être appliqués à différents types d'agriculture est un des enjeux actuels en agro-environnement. Afin d'aboutir à ce résultat, des évaluations à l'échelle régionale, pour l'élaboration de politiques de gestion pertinentes, sont nécessaires. L'étude de ces populations dans un but de détermination de ces indicateurs, permet d'envisager la caractérisation des agro-écosystèmes, et ainsi la mise en évidence, voire la prévention, de modifications naturelles ou anthropiques. Plusieurs études ont montré l'importance des éléments paysagers (haies, bosquets, bandes enherbées), mais aussi l'impact des pratiques culturales sur ces populations de *Carabidae*. Les hypothèses qui y sont testées et les résultats obtenus seront présentés par la suite.

Un des objectifs de ce travail bibliographique est la réalisation d'un inventaire des espèces rencontrées typiquement dans le milieu agricole. Cette analyse nécessite au préalable une étude de leur biologie générale, ainsi que de leurs préférences en termes d'alimentation et d'habitats, afin de préciser l'intérêt écologique de certaines espèces. Il est alors nécessaire d'étudier en détail celles qui pourraient potentiellement jouer un rôle dans la régulation des nuisibles (limaces, pucerons, larves de coléoptères...). L'évaluation du rôle des aménagements pour certaines espèces d'intérêt agronomique entre dans le cadre de la lutte biologique de conservation et gestion des habitats (LBCGH). Déterminer les habitats propices, apportant potentiellement une protection face aux différentes perturbations anthropiques générées par les pratiques culturales devient nécessaire. Pour obtenir un résultat pertinent, ceci est à associer à une compréhension des mécanismes régissant leur dynamique dans le milieu afin de mettre en place des mesures pertinentes. Celles-ci devront s'appliquer au niveau local dit « parcellaire »), mais également s'insérer dans une réflexion plus globale, celle du paysage dans lequel s'inscrit l'exploitation.

II - BIOLOGIE GENERALE ET MORPHO – ECOLOGIE DES CARABIDAE

1 - Systématique

L'ordre des Coléoptères est caractérisé par :

- leur morphologie typique divisée en tête, thorax et abdomen,
- des pièces buccales de type broyeur,
- la présence d'élytres protégeant les ailes postérieures.

Le sous-ordre des *Adephaga* (Schellenberg, 1806) possède deux caractéristiques à souligner : la présence d'un oblongum (petite cellule fermée sur l'aile) et d'une suture notopleurale visible extérieurement. De manière générale, ce sous-ordre est caractérisé par la présence d'un trochanter (cf. **Figure 1**), petite pièce placée à la base du fémur postérieur. Parmi les *Adephaga*, on distingue les Coléoptères aquatiques (*Dytiscidae*, *Gyrinidae*,...) et les Coléoptères terrestres (*Carabidae*). La famille des *Carabidae* est représentée par les Carabes, Carabiques, Calosomes et Cicindèles.

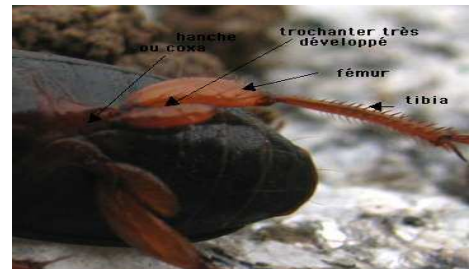


Figure 1: *Pseudoophonus* en vue ventrale postérieure, photo P. Pinson

Cette grande famille est divisée en de nombreuses sous-familles, parmi lesquelles les *Pterostichinae*, *Harpalinae*, *Trechinae*, *Brachininae*, *Carabinae*, etc...

Pour situer chaque espèce de milieu agricole dans cette immense famille, une description plus précise des caractéristiques de chaque espèce a été réalisée. La sous-famille, le genre, le sous genre, l'espèce, le descripteur de l'espèce et l'année de description ainsi que les synonymes que l'on peut rencontrer dans la littérature sont présentés dans le **tableau 1**.

Tableau 1: Classification des Coléoptères *Carabidae*. Toutes les informations sont apportées par la base de données européenne, Fauna Europea (<http://www.faunaeur.org/>)

Famille	Sous Famille	Genre	Espèce	Descripteur et année de description	Sous genre	Synonymes
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Abax</i>	<i>Abax parallelepipedus</i>	(Piller & Mitterpacher 1783)	<i>Abax</i>	<i>Abax ater</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Abax</i>	<i>Abax parallelus</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Abax</i>	<i>Feronia quadricollis</i> ou <i>Carabus rectangulus</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Harpalinae</i>	<i>Acupalpus</i>	<i>Acupalpus meridianus</i>	(Linnaeus 1761)	<i>Acupalpus</i>	
<i>Carabidae</i>	<i>Platyninae</i>	<i>Agonum</i>	<i>Agonum duftschmidi</i>	J. Schmidt 1994		<i>Melanogonum duftschmidi</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Platyninae</i>	<i>Agonum</i>	<i>Agonum fuliginosum</i>	(Panzer 1809)	<i>Europhilus</i>	<i>Carabus fuliginosum</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Platyninae</i>	<i>Agonum</i>	<i>Agonum muelleri</i>	(Herbst 1784)	<i>Agonum</i>	
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara aenea</i>	(De Geer 1774)	<i>Amara</i>	<i>Amara atra</i> ou <i>Harpalus trivialis</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara anthobia</i>	A. Villa & G.B. Villa 1833		<i>Amara krekichi</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara apricaria</i>	(Paykull 1790)		<i>Bradytus apricaria</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara aulica</i>	(Panzer 1797)		<i>Curtunotus aulica</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara bifrons</i>	(Gyllenhal 1810)	<i>Celia</i>	<i>Harpalus/Celia bifrons</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara communis</i>	(Panzer 1797)	<i>Amara</i>	<i>Carabus communis</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara consularis</i>	(Duftschmid 1812)		<i>Bradytus consularis</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara eurynota</i>	(Panzer 1797)		<i>Amara acuminatus</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara familiaris</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Amara</i>	
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara lucida</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Amara</i>	<i>Amara erythropus</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara lunicollis</i>	Schiodte 1837	<i>Amara</i>	<i>Carabus vulgaris</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara montivaga</i>	Sturm 1825		
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara ovata</i>	(Fabricius 1792)	<i>Amara</i>	<i>Carabus trivialis</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara plebeja</i>	(Gyllenhal 1810)	<i>Zezea</i>	<i>Zezea plebeja</i> ou <i>Harpalus plebeja</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara similata</i>	(Gyllenhal 1810)	<i>Amara</i>	<i>Carabus obsoleta</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara strenua</i>	Zimmermann 1832	<i>Zezea</i>	<i>Amara vectensis</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Amara</i>	<i>Amara tibialis</i>	(Paykull 1798)	<i>Amara</i>	<i>Carabus viridis</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Platyninae</i>	<i>Anchomenus</i>	<i>Anchomenus dorsalis</i>	(Pontoppidan 1763)	<i>Anchomenus</i>	<i>Carabus dorsalis</i> ou <i>Agonum dorsale</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Harpalinae</i>	<i>Anisodactylus</i>	<i>Anisodactylus signatus</i>	(Panzer 1796)	<i>Pseudanisodactylus</i>	<i>Pseudanisodactylus signatus</i> ou <i>Carabus signatus</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Trechinae</i>	<i>Asaphidion</i>	<i>Asaphidion flavipes</i>	(Linnaeus 1761)		<i>Cicendela flavipes</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Trechinae</i>	<i>Asaphidion</i>	<i>Asaphidion stierlini</i>	(Heyden 1880)		<i>Tachypus angullicole</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Licininae</i>	<i>Badister</i>	<i>Badister bullatus</i>	(Schrank 1798)	<i>Badister</i>	<i>Carabus/Badister bipustulatus</i>

Carabidae	Licininae	Badister	<i>Badister sodalis</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Trimorphus</i>	<i>Badister humeralis</i> ou <i>Trimorphus sodalis</i>
Carabidae	Trechinae	Bembidion	<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	(Linnaeus 1761)		<i>Carabus quadriguttatus</i>
Carabidae	Brachininae	Brachinus	<i>Brachinus crepitans</i>	(Linnaeus 1758)	<i>Brachinus</i>	<i>Brachinus crepitans</i>
Carabidae	Brachininae	Brachinus	<i>Brachinus explodens</i>	Duftschmid 1812	<i>Brachynidius</i>	<i>Brachinus fulviventris</i>
Carabidae	Brachininae	Brachinus	<i>Brachinus sclopeta</i>	(Fabricius 1792)	<i>Brachynidius</i>	<i>Brachinus pseudoexplodens/naevulus</i>
Carabidae	Harpalinae	Bradycellus	<i>Bradycellus harpalinus</i>	(Audinet - Serville 1821)	<i>Bradycellus</i>	<i>Trechus harpalinus</i>
Carabidae	Harpalinae	Bradycellus	<i>Bradycellus ruficollis</i>	(Stephens 1828)	<i>Bradycellus</i>	<i>Trechus ruficollis</i>
Carabidae	Harpalinae	Bradycellus	<i>Bradycellus verbasci</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Bradycellus</i>	<i>Carabus verbasci</i>
Carabidae	Platyninae	Calathus	<i>Calathus cinctus</i>	Motschulsky 1850	<i>Neocalathus</i>	<i>Calathus/Harpalus ruficollis</i>
Carabidae	Platyninae	Calathus	<i>Calathus erratus</i>	(C.R. Sahlberg 1827)	<i>Neocalathus</i>	<i>Harpalus fulvipes</i>
Carabidae	Platyninae	Calathus	<i>Calathus fuscipes</i>	(Goeze 1777)	<i>Calathus</i>	<i>Carabus fuscipes</i>
Carabidae	Platyninae	Calathus	<i>Calathus melanocephalus</i>	(Linnaeus 1758)		
Carabidae	Platyninae	Calathus	<i>Calathus micropterus</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Neocalathus</i>	<i>Carabus micropterus / Calathus microcephalus</i>
Carabidae	Platyninae	Calathus	<i>Calathus rotundicollis</i>	Dejean 1828	<i>Amphiginus</i>	<i>Calathus angustatus</i> ou <i>Carabus/Calathus piceus</i>
Carabidae	Chlaeniinae	Callistus	<i>Callistus lunatus</i>	(Fabricius 1775)		
Carabidae	Carabinae	Calosoma	<i>Calosoma inquisitor</i>	(Linnaeus 1758)	<i>Calosoma</i>	<i>Carabus inquisitor</i>
Carabidae	Carabinae	Carabus	<i>Carabus arcensis</i>	Herbst 1784	<i>Eucarabus</i>	<i>Carabus sylvaticus</i>
Carabidae	Carabinae	Carabus	<i>Carabus glabratus</i>	Paykull 1790	<i>Oreocarabus</i>	<i>Oreocarabus glabratus</i>
Carabidae	Carabinae	Carabus	<i>Carabus nemoralis</i>	O.F. Muller 1764	<i>Archicarabus</i>	<i>Archicarabus nemoralis</i>
Carabidae	Carabinae	Carabus	<i>Carabus problematicus</i>	Herbst 1786	<i>Mesocarabus</i>	<i>Mesocarabus problematicus</i>
Carabidae	Carabinae	Carabus	<i>Carabus violaceus purpurascens</i>	Fabricius 1787	<i>Megodontus</i>	<i>Carabus fulgens</i>
Carabidae	Cicindelinae	Cicindela	<i>Cicindela campestris</i>	Linnaeus 1758	<i>Cicindela</i>	<i>Cicindela carabrica</i>
Carabidae	Scaritinae	Clivina	<i>Clivina fossor</i>	(Linnaeus 1758)	<i>Clivina</i>	<i>Tenebrio fossor</i>
Carabidae	Carabinae	Cychrus	<i>Cychrus caraboides</i>	(Linnaeus 1758)		<i>Tenebrio caraboides</i>
Carabidae	Labiinae	Cymindis	<i>Cymindis vaporariorum</i>	(Linnaeus 1758)	<i>Tarulus</i>	<i>Carabus vaporariorum</i>
Carabidae	Scaritinae	Dyschirius	<i>Dyschiriodes globosus</i>	(Herbst 1783)		
Carabidae	Labiinae	Demetrias	<i>Demetrias atricapillus</i>	(Linnaeus 1758)	<i>Demetrias</i>	<i>Demetrias sagitta</i> ou <i>Carabus atricapillus</i>
Carabidae	Elaphrinae	Elaphrus	<i>Elaphrus cupreus</i>	Duftschmid 1812	<i>Neoelaphrus</i>	
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus affinis</i>	(Schrank 1781)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus aeneus</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus anxius</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus anxius</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus atratus</i>	Latreille 1804	<i>Harpalus</i>	
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus attenuatus</i>	Stephens 1828	<i>Harpalus</i>	<i>Harpalus consentaneus/hespericus</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus dimidiatus</i>	(P. Rossi 1790)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus dimidiatus</i>

Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus distinguendus</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus distinguendus</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus honestus</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus honestus</i> ou <i>Harpalus creticus</i> / <i>fabichi</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus latus</i>	(Linnaeus 1758)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus surinamensis/latus</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus luteicornis</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus luteicornis</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus oblitus</i>	Dejean 1829	<i>Harpalus</i>	
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus rubripes</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus rubripes</i> ou <i>Harpalus sobrinus/serdicanus</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus serripes</i>	(Quensel in Schonherr 1806)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus serripes</i>
Carabidae	Harpalinae	Harpalus	<i>Harpalus smaragdinus</i>	(Duftschmid 1812)	<i>Harpalus</i>	<i>Carabus smaragdinus</i> ou <i>Harpalus discoideus</i>
Carabidae	Nebriinae	Leistus	<i>Leistus ferrugineus</i>	(Linnaeus 1758)	<i>Leistus</i>	<i>Carabus spinilabris/ferrugineus</i> ou <i>Leistus testaceus</i>
Carabidae	Nebriinae	Leistus	<i>Leistus fulvibarbis</i>	Dejean 1826	<i>Leistus</i>	<i>Leistus femoratus/janus</i>
Carabidae	Nebriinae	Leistus	<i>Leistus spinibarbis</i>	(Fabricius 1775)	<i>Pogonophorus</i>	<i>Pogonophorus spinibarbis</i> ou <i>Carabus spinibarbis</i>
Carabidae	Nebriinae	Leistus	<i>Leistus terminatus</i>	(Panzer 1793)	<i>Leistus</i>	<i>Carabus terminatus</i> / <i>rufescens</i>
Carabidae	Platyninae	Limodromus	<i>Limodromus assimilis</i>	(Paykull 1790)		
Carabidae	Loricerinae	Loricera	<i>Loricera pilicornis</i>	(Fabricius 1775)		<i>Carabus pilicornis</i> ou <i>Loricera apennina/coerulescens</i>
Carabidae	Trechinae	Metallina	<i>Metallina lampros</i>	(Herbst 1784)	<i>Metallina</i>	<i>Carabus/Bembidion lampros</i>
Carabidae	Trechinae	Metallina	<i>Metallina properans</i>	(Stephens 1828)	<i>Metallina</i>	<i>Tachypus/Bembidion properans</i>
Carabidae	Lebiinae	Microlestes	<i>Microlestes minutulus</i>	(Goeze 1777)		<i>Carabus minutulus</i>
Carabidae	Nebriinae	Nebria	<i>Nebria brevicollis</i>	(Fabricius 1792)	<i>Nebria</i>	<i>Carabus brevicollis</i>
Carabidae	Nebriinae	Nebria	<i>Nebria salina</i>	Fairmaire & Laboulbene 1854	<i>Nebria</i>	<i>Nebria iberica/degenerata</i>
Carabidae	Nebrinae	Notiophilus	<i>Notiophilus aestuans</i>	Dejean 1826		<i>Notiophilus pusillus</i>
Carabidae	Nebrinae	Notiophilus	<i>Notiophilus aquaticus</i>	(Linnaeus 1758)		<i>Cicindela aquaticus</i> ou <i>Notiophilus strigifrons</i>
Carabidae	Nebrinae	Notiophilus	<i>Notiophilus biguttatus</i>	(Fabricius 1779)		<i>Elaphrus biguttatus</i>
Carabidae	Nebrinae	Notiophilus	<i>Notiophilus palustris</i>	(Duftschmid 1812)		<i>Elaphrus palustris</i>
Carabidae	Nebrinae	Notiophilus	<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	Dejean 1826		
Carabidae	Nebrinae	Notiophilus	<i>Notiophilus rufipes</i>	Curtis 1829		
Carabidae	Nebrinae	Notiophilus	<i>Notiophilus substriatus</i>	C.R. Waterhouse 1833		
Carabidae	Trechinae	Ocydromus	<i>Ocydromus bruxellensis</i>	(Wesmael 1835)		
Carabidae	Trechinae	Ocydromus	<i>Ocydromus tetracolum</i>	(Say, 1884)		
Carabidae	Platyninae	Olisthopus	<i>Olisthopus rotundatus</i>	(Paykull 1798)		<i>Carabus rotundatus</i>
Carabidae	Harpalinae	Ophonus	<i>Ophonus azureus</i>	(Fabricius 1775)	<i>Hesperophonus</i>	<i>Carabus/Harpalus azureus</i>
Carabidae	Harpalinae	Ophonus	<i>Ophonus melleti</i>	(Heer, 1837)	<i>Metophonus</i>	<i>Ophonus/Parophonus parallelus</i>
Carabidae	Harpalinae	Ophonus	<i>Ophonus puncticeps</i>	Stephens 1828	<i>Metophonus</i>	<i>Harpalus orientis/angusticollis</i>

Carabidae	Harpalinae	Ophonus	Ophonus schaubergerianus	(Puel 1937)	Metophonus	Metophonus schaubergerianus ou Harpalus brevicollis
Carabidae	Panagaeinae	Panagaeus	Panagaeus bipustulatus	(Fabricius 1775)	Panagaeus	Carabus bipustulatus ou Panagaeus quadripustulatus
Carabidae	Labiinae	Paradromius	Paradromius linearis	(Olivier 1795)	Manodromius	Manodromius linearis ou Carabus linearis
Carabidae	Harpalinae	Parophonus	Parophonus maculicornis	(Duftschmid 1812)	Parophonus	Carabus/Ophonus malucicornis ou Ophonus picicornis
Carabidae	Harpalinae	Parophonus	Parophonus mendax	(P. Rossi 1790)		Carabus mendax ou Harpalus fulvipennis
Carabidae	Patrobinae	Patrobus	Patrobus assimilis	Chaudoir 1844		Patrobus clavipes
Carabidae	Patrobinae	Patrobus	Patrobus atrorufus	(Stroem 1768)		Carabus atrorufus
Carabidae	Pterostichinae	Pedius	Pedius longicollis	(Duftschmid 1812)		Platysma ochraceus ou Carabus inaequalis/longicollis
Carabidae	Trechinae	Philochthus	Philochthus aeneus	(German, 1824)		Bembidion aeneus / athalassicum
Carabidae	Trechinae	Philochthus	Philochthus guttula	(Fabricius 1792)		Carabus guttula
Carabidae	Trechinae	Phyla	Phyla obtusa	(Audinet-Serville 1821)		Bembidium obtusa
Carabidae	Pterostichinae	Poecilus	Poecilus cupreus	(Linnaeus 1758)	Poecilus	Poecilus calabus/graecus ou Carabus coerulescens
Carabidae	Pterostichinae	Poecilus	Poecilus versicolor	(Sturm 1824)	Poecilus	Pterostichus/Platysma versicolor
Carabidae	Harpalinae	Pseudoophonus	Pseudoophonus calceatus	(Duftschmid 1812)	Platus	Carabus/Ophonus calceatus
Carabidae	Harpalinae	Pseudoophonus	Pseudoophonus rufipes	(De Geer 1774)	Pseudoophonus	Harpalus rufipes/pubescens
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus adstrictus	Eschscholtz 1823	Bothriopterus	Bothriopterus adstrictus
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus cristatus	(L. Dufour 1820)	Pterostichus	Harpalus cristatus
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus diligens	(Sturm 1824)	Phonias	Phonias/Platysma diligens
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus madidus	(Fabricius 1775)	Steropus	Steropus madidus / Carabus madidus
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus melanarius	(Illiger 1798)	Morphnosoma	Platysma vulgare ou Carabus melanarius
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus niger	(Schaller 1783)	Platysma	Platysma niger
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus nigrita	(Paykull 1790)	Pseudomaseus	Pseudomaseus nigrita ou Carabus nigrita
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus rhaeticus	Heer 1837	Pseudomaseus	Pseudomaseus rhaeticus
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus strenuus	(Panzer 1797)	Phonias	Carabus erythropus/exaratus/strenuus
Carabidae	Pterostichinae	Pterostichus	Pterostichus vernalis	(Panzer 1796)	Argutor	Argutor/Carabus vernalis
Carabidae	Harpalinae	Scybalicus	Scybalicus oblongiusculus	(Dejean 1829)		Carabus oblongiusculus
Carabidae	Harpalinae	Semiophonus	Semiophonus signaticornis	(Duftschmid 1812)		Carabus signaticornis ou Ophonus debrunieri
Carabidae	Pterostichinae	Stomis	Stomis pumicatus	(Panzer 1796)	Stomis	
Carabidae	Labiinae	Syntomus	Syntomus obscuroguttatus	(Duftschmid 1812)		Lebia obscuroguttatus ou Dromius atratus/spilotus
Carabidae	Platyninae	Synuchus	Synuchus vivalis	(Illiger 1798)		Carabus nivalis
Carabidae	Trechinae	Trechoblemus	Trechoblemus micros	(Herbst 1784)		

<i>Carabidae</i>	<i>Trechinae</i>	<i>Trechus</i>	<i>Trechus obtusus</i>	Erichson 1837	<i>Trechus</i>	<i>Trechus renati/tristis/laevis</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Trechinae</i>	<i>Trechus</i>	<i>Trechus quadristriatus</i>	(Schrank 1781)	<i>Trechus</i>	<i>Carabus minutus/quadristriatus</i>
<i>Carabidae</i>	<i>Pterostichinae</i>	<i>Zabrus</i>	<i>Zabrus tenebrioides</i>	(Goeze 1777)	<i>Zabrus</i>	<i>Carabus tenebrioides ou Zabrus cyprensis/hispanus</i>

2 - Morphologie

Ce sont des insectes holométaboles, c'est-à-dire réalisant une métamorphose complète. Il existe ainsi des différences morphologiques, alimentaires et écologiques entre la forme larvaire et la forme imago.

2 - 1 Morphologie des adultes

Les sous-familles de *Carabidae* diffèrent mais ont en commun un grand nombre de traits morphologiques et écologiques (**Figure 2**):

- L'abdomen possède 6 sternites (sauf *Brachinus* qui en possède 8), dont les trois premiers sont soudés
- Les pattes sont fonctionnelles pour la course mais certaines présentent des variations morphologiques (longueur des articles liée à certaines adaptations, à la vie fouisseuse par exemple).
- Les tarsi sont toujours composés de 5 articles, et ceux des pattes antérieures et médianes sont souvent élargis chez le mâle et peuvent être munis de phanères adhésifs, qui aident celui-ci à se cramponner au dos de la femelle lors de l'accouplement.
- Les antennes sont toujours filiformes ou moniliformes, composées de 11 articles.

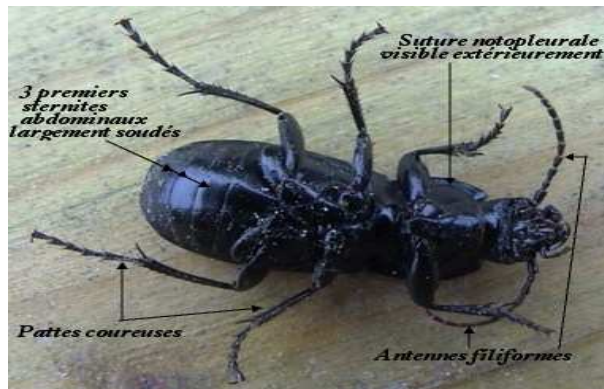


Figure 2: *Abax ater* en vue ventrale (photo P. Pinson)

Les adultes sont généralement de forme allongée et aplatis dorso-ventralement. Les *Carabidae* ont un corps modérément convexe et ogival vers l'arrière. Ils ont une tête bien dégagée, sont prognathes et possèdent des mandibules puissantes. Les élytres présentent des couleurs et des structures variables (striation, ponctuation, costulation...), et les ailes, protégées sous les élytres, ont des caractéristiques variables selon les individus : ailes absentes (aptères), vestiges alaires (brachyptères) ou encore ailes bien développées (macroptères). Chez certaines espèces les deux types alaires sont retrouvés, on parle alors d'espèces dimorphiques (ou dipolymorphiques).

La couleur et la taille sont variables selon les espèces : les *Carabidae* sont habituellement bruns foncés ou noirs, mais de nombreuses espèces présentent des couleurs allant de jaunâtre à brun rougeâtre ou encore des reflets métalliques bleus, verts ou cuivrés.

Au sein de la famille, les différences de tailles sont très importantes, en France la gamme de taille s'étend de 2 à 50 mm. Il existe des variations entre les individus d'une même espèce.

Les caractères sexuels secondaires sont souvent peu marqués, excepté parfois une légère différence de taille (souvent les femelles sont plus grandes), une modification des tarsi antérieurs chez les mâles pour la reproduction ou encore des différences nettes de couleurs ou de brillance (ex : *Harpalus* spp.). Le **Tableau 2** indique pour chaque espèce la classe de taille, la morphologie alaire et le type de locomotion.

Tableau 2 : Taille, morphologie alaire et locomotion chez certaines espèces de *Carabidae* retrouvées en milieu agricole.

Les informations proviennent de *Cole et al.*, (2002) en grande majorité et pour certaines espèces, complétées par *Anderson et al.* (2000).

Espèce	Classe de taille	Morphologie des ailes	Locomotion
<i>Abax parallelepipedus</i>]15 ; +]	Aptères / brachyptères	
<i>Abax parallelus</i>		Aptères / brachyptères	
<i>Acupalpus meridianus</i>]0 ; 5]	Aptères / brachyptères	
<i>Agonum duftschmidi</i>]5 ; 10]	?	
<i>Agonum fuliginosum</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Agonum muelleri</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Amara aenea</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Amara anthobia</i>]5 ; 10]	?	
<i>Amara apricaria</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Amara aulica</i>]10 ; 15]	?	
<i>Amara bifrons</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Amara communis</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Amara consularis</i>]5 ; 10]	?	
<i>Amara eurynota</i>]5 ; 10]	?	Pusher
<i>Amara familiaris</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Amara lucida</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Amara lunicollis</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Amara montivaga</i>]5 ; 10]	?	
<i>Amara ovata</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Amara plebeja</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Amara similata</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Amara strenua</i>		?	
<i>Amara tibialis</i>]0 ; 5]	Macroptères	
<i>Anchomenus dorsalis</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Anisodactylus signatus</i>]10 ; 15]	Macroptères	
<i>Asaphidion flavipes</i>]0 ; 5]	Macroptères	Pusher
<i>Asaphidion stierlini</i>]0 ; 5]	Macroptères	
<i>Badister bullatus</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Badister sodalis</i>]0 ; 5]	Macroptères	
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>]0 ; 5]	Dimorphiques	Digger
<i>Brachinus crepitans</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Brachinus explodens</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Brachinus sclopeta</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Bradycellus harpalinus</i>]0 ; 5]	Macroptères	Pusher
<i>Bradycellus ruficollis</i>]0 ; 5]	Macroptères	Pusher
<i>Bradycellus verbasci</i>]0 ; 5]	?	Pusher
<i>Calathus cinctus</i>]5 ; 10]	?	
<i>Calathus erratus</i>]10 ; 15]	Dimorphiques	
<i>Calathus fuscipes</i>]10 ; 15]	Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Calathus melanocephalus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Calathus micropterus</i>]5 ; 10]	Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Calathus rotundicollis</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Callistus lunatus</i>]5 ; 10]	Macroptères	

<i>Calosoma inquisitor</i>]15 ; +]	Macroptères	
<i>Carabus arcensis</i>]15 ; +]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Carabus glabratus</i>]15 ; +]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Carabus nemoralis</i>]15 ; +]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Carabus problematicus</i>]15 ; +]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Carabus violaceus purpurascens</i>]15 ; +]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Cicindela campestris</i>]10 ; 15]	Macroptères	
<i>Clivina fossor</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Digger
<i>Cychrus caraboides</i>]10 ; 15]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Cymindis vaporariorum</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Dyschiriodes globosus</i>]0 ; 5]	Aptères / brachyptères	Digger
<i>Demetrias atricapillus</i>]0 ; 5]	Macroptères	
<i>Elaphrus cupreus</i>]5 ; 10]	Macroptères	Runner
<i>Harpalus affinis</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Harpalus anxius</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Harpalus atratus</i>]10 ; 15]	Dimorphiques	
<i>Harpalus attenuatus</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Harpalus dimidiatus</i>]10 ; 15]	Macroptères	
<i>Harpalus distinguendus</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Harpalus honestus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	
<i>Harpalus latus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Harpalus luteicornis</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Harpalus oblitus</i>]5 ; 10]	?	
<i>Harpalus rubripes</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Harpalus serripes</i>]10 ; 15]	Macroptères	
<i>Harpalus smaragdinus</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Leistus ferrugineus</i>]5 ; 10]	?	
<i>Leistus fulvibarbis</i>]5 ; 10]	?	
<i>Leistus spinibarbis</i>		?	
<i>Leistus terminatus</i>]5 ; 10]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Limodromus assimilis</i>]5 ; 10]	Macroptères	Pusher
<i>Loricera pilicornis</i>]5 ; 10]	Macroptères	Runner
<i>Metallina lampros</i>]0 ; 5]	Dimorphiques	Pusher
<i>Metallina properans</i>]0 ; 5]	?	
<i>Microlestes minutulus</i>]0 ; 5]	Macroptères	
<i>Nebria brevicollis</i>]10 ; 15]	Macroptères	Runner
<i>Nebria salina</i>]10 ; 15]	Macroptères	Runner
<i>Notiophilus aestuans</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Notiophilus aquaticus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Runner
<i>Notiophilus biguttatus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Runner
<i>Notiophilus palustris</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Runner
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	
<i>Notiophilus rufipes</i>]5 ; 10]	Macroptères	Runner
<i>Notiophilus substriatus</i>]5 ; 10]	Aptères / brachyptères	Runner
<i>Ocydromus bruxellensis</i>]0 ; 5]	Macroptères	Pusher
<i>Ocydromus tetracolus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Olisthopus rotundatus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Ophonus azureus</i>]5 ; 10]	Aptères / brachyptères	
<i>Ophonus melleti</i>		?	
<i>Ophonus puncticeps</i>]5 ; 10]	?	
<i>Ophonus schaubergerianus</i>		?	
<i>Panagaeus bipustulatus</i>		Macroptères	

<i>Paradromius linearis</i>]0 ; 5]	?	
<i>Parophonus maculicornis</i>]5 ; 10]	Macroptères	
<i>Parophonus mendax</i>]5 ; 10]	?	
<i>Patrobus assimilis</i>]5 ; 10]	Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Patrobus atrorufus</i>]5 ; 10]	Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Pedius longicollis</i>]5 ; 10]	?	
<i>Philochthus aeneus</i>]0 ; 5]	Dimorphiques	Pusher
<i>Philochthus guttula</i>]0 ; 5]	Dimorphiques	Pusher
<i>Phyla obtusa</i>]0 ; 5]	Dimorphiques	Pusher
<i>Poecilus cupreus</i>]10 ; 15]	Macroptères	
<i>Poecilus versicolor</i>]10 ; 15]	Dimorphiques	Pusher
<i>Pseudoophonus calceatus</i>		?	
<i>Pseudoophonus rufipes</i>]10 ; 15]	Macroptères	Pusher
<i>Pterostichus adstrictus</i>]10 ; 15]	Macroptères	Pusher
<i>Pterostichus cristatus</i>]10 ; 15]	Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Pterostichus diligens</i>]0 ; 5]	Dimorphiques	Pusher
<i>Pterostichus madidus</i>]10 ; 15]	Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Pterostichus melanarius</i>]15 ; +]	Dimorphiques	Runner
<i>Pterostichus niger</i>]15 ; +]	Macroptères	Pusher
<i>Pterostichus nigrita</i>]10 ; 15]	Dimorphiques	Pusher
<i>Pterostichus rhaeticus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Pterostichus strenuus</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Pterostichus vernalis</i>]5 ; 10]	Dimorphiques	Pusher
<i>Scybalicus oblongiusculus</i>]10 ; 15]	Macroptères	
<i>Semiophonus signaticornis</i>]5 ; 10]	?	
<i>Stomis pumicatus</i>]5;10]	Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>]0 ; 5]	?	
<i>Synuchus vivalis</i>		Dimorphiques	Pusher
<i>Trechoblemus micros</i>]0 ; 5]	Macroptères	Pusher
<i>Trechus obtusus</i>		Aptères / brachyptères	Pusher
<i>Trechus quadristriatus</i>]0 ; 5]	Macroptères	Pusher
<i>Zabrus tenebrioides</i>]15 ; +]	Macroptères	

D'après Dajoz (2002), Krunbiegel (1936) distinguait trois principales tendances évolutives, les *Carabidae* étant divisés en 3 grandes catégories morphologiques, qui ont évolué en relation avec leurs habitudes alimentaires (**Figure 3**) :

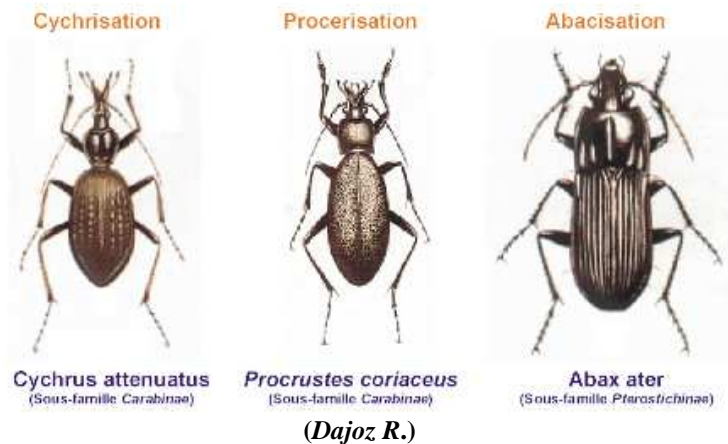
- La cychrisation, qui se rencontre principalement chez les mangeurs de gastéropodes comme les *Cychrus*, les *Scaphinotus*... Ces individus présentent une tête et un prothorax étroits ainsi qu'une constriction entre le thorax et l'abdomen assure une bonne mobilité de l'animal permettant une meilleure pénétration dans les coquilles.

- La procérisation, qui se rencontre chez les espèces qui brisent la coquille des gastéropodes ou le tégument des autres arthropodes prédatés. Leur corps tend donc à être relativement massif avec une large tête et possède des mandibules puissantes. Le pronotum est transverse et on observe toujours une constriction de l'abdomen ((*Procerus gigas* et le genre *Manticora* chez les Cicindèles par exemple).

- L'abacisation, qui comme chez *Abax parallelepipedus* au corps large et déprimé, et chez les *Carabus*, se caractérise par la forme et le poids du corps permettant à ces espèces de maîtriser

leurs proies. Le pronotum est transverse et la constriction avec l'abdomen a disparu. D'un type à l'autre, la largeur de la tête et du pronotum augmentent plus ou moins proportionnellement avec celle des élytres.

Figure 3: Les principaux types de morphologies chez les *Carabidae* et les espèces types.



Bien sûr d'autres types évolutifs sont remarquables, fondés sur le mode de vie, comme dans le cas des espèces souterraines ou arboricoles. Plusieurs études ont aussi tenté de mettre en évidence une correspondance entre morphologie et traits de vie des espèces. Ainsi, des relations claires ont été observées entre les principales tendances écologiques et deux variables individuelles, à savoir le régime alimentaire et le rythme circadien, qui seraient les deux variables influençant le plus la morphologie (Ribera et al., 1999). Par exemple, une des variables individuelles la plus significative pour distinguer les espèces diurnes des nocturnes est la longueur des antennes : elles sont plus courtes pour les individus à activité principalement diurne et plus longues pour les espèces nocturnes. Concernant la taille du corps, les observations ne révèlent pas de différences entre diurnes et nocturnes, mais des différences de coloration, existent avec une tendance pour les individus métalliques à être plutôt diurnes, les nocturnes étant généralement plus pâles ou noirs.

2 - 2 Morphologie des larves

Les larves de *Carabidae* ont une morphologie typique dite campodéiforme, c'est-à-dire dépourvue d'ailes et grandissant sans changements de forme au cours des différentes mues (**Figure 4**).

Il existe généralement 2 mues, donc 3 stades larvaires. Ces larves ont des téguments chitinisés, un corps allongé et grêle, une grosse tête généralement horizontale, des mandibules développées et des pattes relativement longues formées de 6 segments (Du Châtenet, 2005).



Figure 4: Larve carnassière de *Pterostichinae* avec ses mandibules nettes arquées (photo A. Vidal).

Concernant la morpho-écologie des larves, l'une des rares informations disponibles est une classification des formes larvaires énoncée par *Sharova* (1960), présentée ci-dessous (**Tableau 3**).

	Régime alimentaire	Habitat	Couleur	Morphologie/ Adaptation	Espèces
Type I	Prédatrices	Interstices du sol/litière	Clares	Adaptées à la course	<i>Poecilus, Bembidion</i>
Type II	Prédatrices polyphages	Chassent en surfaces		Présence d'un « cou »	<i>Nebria, Loricera</i>
Type III	Prédatrices	Chassent en surfaces	Noires		<i>Carabus, Calosoma</i>
Type IV	Prédatrices	Fouisseuses	Pâles, rougeâtres	Cylindriques	<i>Elaphrus, Broscus</i>
Type V	Polyphages / granivores	Galeries dans le sol	Pâles, rougeâtres		<i>Amara, Zabrus, Harpalus</i>
Type VI	Granivores	Fouisseuses (pattes épineuses)	Pâles	Forme de C, yeux absents.	<i>Carterus</i>
Type VII	Ectoparasites	Hôte	Pâles	Physogastres	<i>Brachinus, Lebia</i>
Type VIII	Prédatrices polyphages	Terriers/Tunnels			<i>Cicindela</i>
Type IX	Myrmécophiles/ termitophiles -			Physogastres ~	<i>Paussini</i>

Tableau 3: Morpho-écologie des larves proposé par *Sharova* (1960)

La connaissance de ces larves est très limitée, c'est pourquoi peu de détails morphologiques ressortent dans la littérature. Les causes sont principalement des lacunes taxonomiques et le manque de spécialistes dans ce domaine, ainsi que le mode d'observation (le piégeage par piège à fosse est inadapté à la capture des stades larvaires).

2 - Cycle biologique : reproduction, développement et rythme circadien

Les périodes d'hivernation, d'émergence et de reproduction, ainsi que la durée du cycle de développement, la période d'activité maximale dans la saison et dans la journée sont répertoriés dans la **Figure 5** et le **Tableau 4** ci-après.

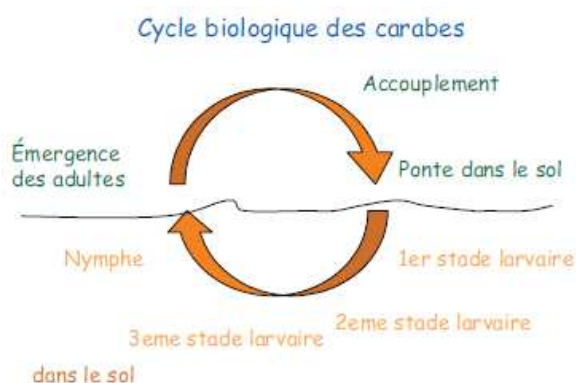


Figure 5: Cycle biologique des Carabes

Source : brochure *Critt-Innophyt*

Tableau 4: Cycle biologique, reproduction, période d'activité et rythme circadien de divers *Carabidae*.

La quasi-totalité des données sont issues de *Cole et al.* (2002). Cette publication compile les informations écologiques obtenues par *Ribera et al.* (1999b et 2001) et *Forsythe* (1983a, b).

Espèce	Période d'activité	Saison de reproduction	Emergence	Pic d'activité	Hivernation	Durée du cycle de vie (années)
<i>Abax parallelepipedus</i>		Automne	Printemps	Printemps / été		
<i>Abax parallelus</i>	nocturne	Printemps		Printemps / été		
<i>Acupalpus meridianus</i>		Printemps				
<i>Agonum duftschmidi</i>						
<i>Agonum fuliginosum</i>	diurne et nocturne	Printemps	Automne	Printemps / été	Adulte	1
<i>Agonum muelleri</i>	diurne et nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Amara aenea</i>			Printemps			
<i>Amara anthobia</i>						
<i>Amara apricaria</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Amara aulica</i>						
<i>Amara bifrons</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Amara communis</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Amara consularis</i>						
<i>Amara eurynota</i>	diurne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Amara familiaris</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Amara lucida</i>		Printemps				
<i>Amara lunicollis</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Amara montivaga</i>						
<i>Amara ovata</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Amara plebeja</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Amara similata</i>		Printemps	Printemps			
<i>Amara strenua</i>						
<i>Amara tibialis</i>		Printemps				
<i>Anchomenus dorsalis</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1

<i>Anisodactylus signatus</i>		Printemps				
<i>Asaphidion flavipes</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Asaphidion stierlini</i>						
<i>Badister bullatus</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Badister sodalis</i>		Printemps	Printemps			
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	diurne	Printemps				
<i>Brachinus crepitans</i>		Printemps				
<i>Brachinus explodens</i>		Printemps				
<i>Brachinus sclopeta</i>		Printemps				
<i>Bradycellus harpalinus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Bradycellus ruficollis</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Automne		
<i>Bradycellus verbasci</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Calathus cinctus</i>						
<i>Calathus erratus</i>		Automne				
<i>Calathus fuscipes</i>	nocturne	Automne	Eté	Automne	Adulte et larve	2
<i>Calathus melanocephalus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Automne	Adulte et larve	1
<i>Calathus micropterus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Calathus rotundicollis</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Callistus lunatus</i>		Printemps				
<i>Calosoma inquisitor</i>		Printemps	Printemps			
<i>Carabus arcensis</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Carabus glabratus</i>	diurne et nocturne	Printemps	Automne	Printemps / été	Adulte et larve	2
<i>Carabus nemoralis</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Carabus problematicus</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	2
<i>Carabus violaceus purpurascens</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Cicindela campestris</i>	diurne	Printemps				
<i>Clivina fossor</i>	diurne et nocturne	Printemps	Automne	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Cychrus caraboides</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	2
<i>Cymindis vaporariorum</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Dyschiriodes globosus</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Automne	Adulte	1
<i>Demetrias atricapillus</i>		Printemps				
<i>Elaphrus cupreus</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Harpalus affinis</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1

<i>Harpalus anxius</i>		Printemps				
<i>Harpalus atratus</i>		Printemps				
<i>Harpalus attenuatus</i>		Printemps				
<i>Harpalus dimidiatus</i>		Printemps				
<i>Harpalus distinguendus</i>		Printemps				
<i>Harpalus honestus</i>		Automne				
<i>Harpalus latus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Automne	Adulte	1
<i>Harpalus luteicornis</i>		Printemps		Printemps / été		
<i>Harpalus oblitus</i>						
<i>Harpalus rubripes</i>		Automne				
<i>Harpalus serripes</i>		Printemps				
<i>Harpalus smaragdinus</i>		Automne				
<i>Leistus ferrugineus</i>	nocturne	Automne				
<i>Leistus fulvibarbis</i>	nocturne	Automne				
<i>Leistus spinibarbis</i>						
<i>Leistus terminatus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Limodromus assimilis</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Loricera pilicornis</i>	diurne et nocturne	Complexe	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Metallina lampros</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Metallina properans</i>						
<i>Microlestes minutulus</i>		Printemps				
<i>Nebria brevicollis</i>	nocturne	Automne	Printemps	Automne	Adulte et larve	1
<i>Nebria salina</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Notiophilus aestuans</i>		Automne				
<i>Notiophilus aquaticus</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Automne	Adulte et larve	1
<i>Notiophilus biguttatus</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Notiophilus palustris</i>	diurne	Automne	Printemps	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>		Printemps				
<i>Notiophilus rufipes</i>	diurne	Printemps	Printemps	Printemps / été		
<i>Notiophilus substriatus</i>	diurne	Printemps	Automne	Printemps / été	Adulte	1
<i>Ocydromus bruxellensis</i>	diurne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Ocydromus tetracolus</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Olithopus rotundatus</i>	diurne et nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Ophonus azureus</i>			Été			

<i>Ophonus melleti</i>						
<i>Ophonus puncticeps</i>			Eté			
<i>Ophonus schaubergerianus</i>						
<i>Panagaeus bipustulatus</i>		Printemps				
<i>Paradromius linearis</i>						
<i>Parophonus maculicornis</i>		Printemps				
<i>Parophonus mendax</i>						
<i>Patrobus assimilis</i>	diurne et nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	2
<i>Patrobus atrorufus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Pedius longicollis</i>			Printemps / été			
<i>Philochthus aeneus</i>	diurne et nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Philochthus guttula</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Phyla obtusa</i>	diurne et nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Poecilus cupreus</i>		Printemps		Printemps / été		
<i>Poecilus versicolor</i>	diurne	Printemps	Automne	Printemps / été	Adulte	1
<i>Pseudoophonus calceatus</i>		Automne	Eté			
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	2
<i>Pterostichus adstrictus</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Pterostichus cristatus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Pterostichus diligens</i>	nocturne	Printemps	Automne	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Pterostichus madidus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	2
<i>Pterostichus melanarius</i>	diurne et nocturne	Automne	Printemps	Eté	Adulte et larve	2
<i>Pterostichus niger</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Pterostichus nigrita</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Pterostichus rhaeticus</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Pterostichus strenuus</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Pterostichus vernalis</i>	nocturne	Printemps	Automne	Printemps / été	Adulte	1
<i>Scybalicus oblongiusculus</i>		Automne				
<i>Semiophonus signaticornis</i>						
<i>Stomis pumicatus</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Printemps / été	Adulte	1
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>						
<i>Synuchus vivalis</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1
<i>Trechoblemus micros</i>	nocturne	Printemps	Printemps / été	Automne	Adulte et larve	1
<i>Trechus obtusus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Printemps / été	Adulte et larve	1

<i>Trechus quadristriatus</i>	nocturne	Automne	Printemps / été	Automne	Adulte et larve	1
<i>Zabrus tenebrioides</i>		Automne				

2 - 1 Œufs : ponte et soins

Les *Carabidae* sont ovipares et les femelles possèdent un organe de ponte appelé ovipositeur. La plupart d'entre elles vont simplement pondre sur le sol, ou bien creuser de petites cavités dans lesquelles elles placent en général un seul œuf. Chez certaines espèces, les œufs sont placés dans des cellules de boue, attachées à divers éléments de la litière. Cette cellule a un rôle de protection contre les attaques fongiques. Un comportement plus complexe peut être observé chez d'autres individus où les femelles restent près des œufs jusqu'à éclosion et même jusqu'au début de la pigmentation des jeunes imagos. Elles nettoient alors les œufs durant tout le développement, limitant le développement de champignons.

Le nombre d'œufs pondus sera fonction de l'apport ou non de soins, allant de 5 à 10 pour les femelles apportant des soins et jusqu'à plusieurs centaines chez les autres. En d'autres termes, l'existence de « soins parentaux » s'accompagne d'une baisse de fécondité. Le nombre d'œufs augmenterait aussi en fonction de la quantité de nourriture ingérée par les femelles. On note une augmentation du nombre d'œufs de *Poecilus cupreus* quand l'état nutritionnel est meilleur (Barone et Frank, 2003).

Contrairement au volume qui peut varier en fonction des espèces, la forme de l'œuf sera relativement la même chez toutes. En général, les œufs, du moins lors de la ponte, sont très légèrement arqués, un peu à la manière d'un haricot. L'incubation est en moyenne de 10 à 15 jours. La durée du développement est fonction des paramètres abiotiques comme la température et la quantité de nourriture disponible. Van Dijk (1994) a montré que *Calathus melanocephalus* et *Poecilus versicolor*, élevés à basse température et recevant peu de nourriture, sont plus petits et se développent plus lentement.

2 - 2 Larves : stades larvaires et durée de développement

A l'éclosion les larves sont très voraces, et après trois stades (les exceptions sont rares) elles vont entamer leur métamorphose, se transformer en nymphe puis devenir adulte. La durée du cycle est variable selon l'espèce et aussi fonction des facteurs abiotiques tels que l'humidité et la température. En général, la durée du cycle de développement larvaire est de 1 an mais elle peut atteindre jusqu'à 4 ans chez certaines espèces quand les conditions climatiques sont défavorables.

Les larves hivernent, elles réalisent une diapause qui correspond à un arrêt de l'activité métabolique. Ce changement repose sur le déclenchement de réactions endocriniennes liées à des facteurs physiques du milieu ambiant (température, humidité, luminosité...). L'insecte est alors plus sensible et doit se protéger lors de cette phase, d'où l'intérêt de la présence d'abris (dans le sol, sous les pierres, les haies, les bosquets, les bandes enherbées, ...) dans son milieu de vie. C'est au terme du dernier stade que la larve va s'enfoncer plus ou moins profondément en terre (selon la nature du sol), pour s'y confectionner une spacieuse loge dite « loge nymphale ». Le futur imago devra être contenu dans cet espace. La larve entrera alors dans une phase de « pré-nymphose », durant laquelle s'opèrent des remaniements internes très importants, suivi de la mue qui donnera une nymphe.

2 - 3 Le stade nymphal

Parvenue au terme de sa croissance au troisième et dernier stade larvaire, la larve s'immobilise, c'est le stade préparatoire de la métamorphose. Après avoir passé 10 à 15 jours dans le sol, la larve se nymphose. Le tégument dorsal va alors s'ouvrir de façon longitudinale au niveau du thorax laissant ainsi libre la nymphe qui sera dans un premier temps étirée et très peu rigide. En général, la phase d'émergence est rapide, de l'ordre de quelques minutes, et grâce à des contractions successives la nymphe va pouvoir se défaire de son enveloppe protectrice. La phase de raffermissement débute alors pour permettre à l'insecte d'acquérir une forme définitive en partie semblable à l'insecte adulte, dans la mesure où il est possible de distinguer déjà certains organes et appendices (yeux, pattes,...) La durée de cette nymphose est assez courte, de l'ordre de 15 à 45 jours, durant cette période la nymphe va changer de couleur. A l'origine complètement blanche, elle va se pigmenter progressivement (yeux, mandibules, appendices thoraciques). La fin de la pigmentation (apparition de la coloration) est suivie de l'émergence de l'adulte dans un délai d'1 à 2 jour(s).

2 - 4 Le stade imago ou stade adulte

2 - 4 - 1 Emergence

Les adultes émergent 3 à 6 mois après la ponte et affectionnent particulièrement les couverts végétaux, les bandes enherbées, les haies, les bosquets et autres mulchs, zones où la nourriture est suffisamment abondante et où les abris sont nombreux.

2 - 4 - 2 Reproduction

La phase de reproduction se divise généralement en deux périodes chez les *Carabidae* :

- une période dite « printanière », propre à la majorité des espèces, les adultes émergeant au printemps et les trois stades larvaires se développant pendant la période estivale (*Harpalus affinis*, *Anchomenus dorsalis*, *Metallina lampros*, *Poecilus cupreus*,...),
- une période dite « automnale », les stades larvaires apparaissant au printemps suivant (*Calathus melanocephalus*, *Pterostichus melanarius*, *Pseudoophonus rufipes*, *Trechus quadristriatus*...).

Par ailleurs, certaines espèces utilisent une reproduction dite « bimodale », présentant deux périodes de ponte plus ou moins séparées, et une hibernation à l'état larvaire comme à l'état imaginal (Dajoz, 1989).

La phénologie des *Carabidae* est cependant assez méconnue et souvent variable en fonction de la latitude et des conditions climatiques locales. D'une manière générale, les adultes se rencontrent du printemps à l'automne mais toutes les espèces ne sont pas présentes au même moment. Elles vont se reproduire au moment où elles sont les plus actives, amenant à distinguer deux vagues de reproduction, une au printemps-début d'été et une autre en automne. Un des objectifs actuels serait de préciser ces périodes d'activité et de reproduction pour connaître leur période de sensibilité ou encore l'occurrence dans les cultures des espèces dites auxiliaires.

2 - 4 - 3 Hivernation ou diapause hivernale

Les adultes aussi réalisent une diapause, ils recherchent alors des refuges d'hivernation « stables » pour hiverner puis attendent que les conditions soient favorables pour coloniser les cultures. L'intérêt des bordures de champs non cultivées en tant que réservoirs de faune utile prend ici tout son sens.

2 - 4 - 4 Mode de déplacement

L'étude de la capacité de dispersion des adultes permet de s'intéresser à l'influence de la morphologie alaire sur l'aptitude à coloniser de nouveaux milieux. Plusieurs catégories se dessinent alors, à savoir les espèces brachyptères et aptères, les macroptères ou encore les dipolymorphiques (dimorphiques) (*Lindroth*, 1949). Les premiers ont des ailes atrophiées ou inexistantes, tandis que les macroptères, aux ailes bien développées et fonctionnelles, possèdent un grand pouvoir de dispersion potentiel (« bons voiliers »). On distingue plusieurs cas particuliers : certaines espèces qualifiées de macroptères, mais possédant des muscles alaires plus ou moins atrophiés (incapables de se déplacer sur de grandes distances). L'aptitude au vol définit en grande partie la stratégie de colonisation des milieux (recherche de nourriture notamment), la sensibilité et l'échelle de perception du paysage. Ainsi, les brachyptères et les macroptères diffèrent de par leur sensibilité aux pratiques agricoles : les macroptères ont un déplacement plus rapide que les brachyptères et ainsi une aptitude de colonisation et d'adaptation plus grande en cas de perturbation (*Niemela*, 2001).

2 - 5 Conclusion

Le manque de données sur le stade larvaire limite la connaissance des cycles de développement (*Traugott*, 1998). La capture des larves permettrait d'enrichir les connaissances phénologiques et biologiques des espèces. L'enregistrement des étapes pré-adultes semble être nécessaire pour obtenir une image complète d'un peuplement de *Carabidae* et pour comprendre son impact dans l'agrosystème. Les connaissances des phénologies et des changements d'habitats permettraient de mieux cerner le cycle de vie des espèces intéressantes.

Par ailleurs, l'activité épigée des larves s'avère être supérieure à celle des adultes en automne, hiver et début de printemps, les larves concernées étant principalement de troisième stade. Les données larvaires confirment aussi l'existence de deux phases de reproduction. En effet, on retrouve le même stade larvaire à deux périodes différentes (printemps / automne) qui indiquerait une deuxième reproduction correspondant à une deuxième ponte. En raison d'une phénologie et d'un mode de vie différents de ceux des adultes, les larves pourraient jouer un rôle important dans la régulation de certains ravageurs, notamment complémentaire à celui des adultes.

Cependant, nous sommes une fois de plus confronté à la rareté des études concernant la phénologie et l'écologie des larves.

3 – Habitat et facteurs abiotiques

Le choix du type d'habitat ou de microhabitat est en partie lié au stade biologique de l'insecte. Les larves nichent principalement dans le sol. A l'émergence les adultes ont principalement une activité épigée et vont se retrouver dans divers habitats. Cette activité est liée à la recherche de ressources ou de partenaires sexuels. Lorsqu'ils ne chassent pas, les adultes restent à l'abri parmi les végétaux comme les haies, les bosquets, les bandes enherbées, les débris végétaux, mais aussi sous les pierres ou tout autre élément représentant un abri fournissant des conditions favorables. On peut qualifier les *Carabidae* d'insectes terricoles, trouvant refuge dans une large gamme d'habitats, la distribution des communautés étant fonction des différents facteurs écologiques intrinsèques. Ce sont généralement les conditions abiotiques comme la température, la luminosité ou l'humidité qui vont principalement affecter cette répartition. Il va falloir alors étudier les préférences de cette famille vis-à-vis de divers facteurs abiotiques, dans un objectif de caractérisation de leur répartition et de leur abondance au sein d'environnements variés (*Greenslade, 1965* et *Thiele, 1964* et *1977*). Par la suite seront évoqués les habitats refuges particuliers que sont les milieux semi-naturels, la notion de paysage étant intégrée à cette notion d'habitat.

3 - 1 La température

Chaque espèce aura son préférendum de température, cette dernière influençant directement la vitesse de développement de l'œuf et des différents stades larvaires.

Stades	Températures en °C	Durée de développement En jours
Œuf	19	10.9
	14	20.7
	9	39.3
Larve I	21	4.7
	16	7.1
	12	9
	7	23.1
Larve II	21	4.2
	16	5.5
	12	8.2
	7	23.9
Larves III	21	4.3
	16	5.9
	12	8
	7	27.1
Nymphe	21	13.3
	16	22.1
	12	33.3

Tableau 5: Durée moyenne de développement en fonction de la température pour chaque stade chez *Notiophilus biguttatus* (Dajoz, 2002).

La durée du développement pour les différents stades augmente lorsque la température diminue. Pour un écart de 10° C, il faudra 4 fois plus de temps à la larve pour se développer

correctement. Pour les trois stades larvaires on observe la même tendance : si la température passe de 21 à 7 °C, il faudra à la larve environ 6 fois plus de temps pour se développer.

Chaque espèce a des températures optimales de développement, et cela pour chaque stade du cycle de vie. La taille des adultes est fonction de la vitesse de croissance des larves : si elles se développent trop vite ou si elles se trouvent confrontées à des conditions pouvant être un frein à leur croissance, la taille « normale » ne sera pas atteinte. Chez les espèces de grande taille, les larves présentent globalement une vitesse de croissance assez lente et sont donc sensibles aux perturbations sur un laps de temps plus long (Ex : *Carabus* spp.).

De même, la température influence la dynamique des organismes durant tout leur cycle de vie en régulant leur rythme d'activité, l'activité de prédation nous intéressant en particulier. Certaines températures sont dites optimales, elles correspondent au pic d'activité de l'individu dans le milieu. Les variations de température impacteront bien sûr différemment les individus selon leur espèce, des seuils inférieur et supérieur étant établis, jusqu'à des valeurs létales. Dajoz (2002) nous donne les données concernant *Calathus melanocephalus* : à 0,5 °C, l'insecte est immobile, entre 20,2 et 35 °C, il est actif et au-dessus de 39,7 °C c'est la mort thermique.

Le rythme quotidien d'activité de nombreuses espèces de *Carabidae* est lié à la température du sol. Kegel (1990). *Harpalus affinis*, *Amara plebeja*, *Poecilus lepidus* et *Anchomenus dorsalis*, étudiés par Kegel (1990), réagissent différemment aux variations de température en fonction de leur activité diurne ou nocturne. Par exemple pour *Anchomenus dorsalis*, surtout nocturne, l'augmentation de la température réduit son activité. C'est l'inverse pour *Amara plebeja*, espèce essentiellement diurne.

3 - 2 Humidité, éclaircissement/ensoleillement et facteurs édaphiques

Chaque espèce va évoluer dans une gamme d'humidité spécifique, le facteur humidité étant souvent à l'origine de la répartition de certaines espèces dans le milieu. L'humidité du sol, fortement influencée par la couverture végétale, va jouer un rôle prépondérant dans la répartition et l'abondance des *Carabidae* à l'échelle locale. Les résultats d'Eyre *et al.* (1990) nous indiquent par exemple que *Calathus melanocephalus* affectionne les sites plutôt secs (41,8% d'humidité), *Pterostichus nigrita* les sites très humides (74,6%) et *Agonum muelleri* les sites d'humidité intermédiaire (62,5%).

L'humidité du milieu va jouer un rôle déterminant sur le choix des sites de pontes. Trefas et Van Lenteren (2004) ont montré que *Pterostichus melanarius* affectionne les sites humides pour la ponte. L'influence positive de l'humidité du sol sur *Poecilus versicolor* et *Calathus melanocephalus* a aussi été mise en évidence, par Van Dijk et Den Bar (1992). Aukema (1991) le soupçonnait déjà. L'humidité du sol, outre éviter la dessiccation des œufs et des jeunes larves, indiquerait un environnement propice à l'abondance de proies.

Un autre facteur qui va influencer leur répartition est l'éclaircissement, il sera d'ailleurs souvent à l'origine des rythmes circadiens (influence de la photopériode sur les insectes). Il peut déterminer la maturité sexuelle des femelles (Ferenz, 1977), chaque espèce ayant un préférence de luminosité, en relation avec le microclimat auquel chaque espèce est adaptée. Par exemple, le préférence de l'obscurité semble une adaptation des espèces cherchant une humidité élevée, actives la nuit ou vivant dans des biotopes abrités.

En général beaucoup d'espèces de *Carabidae* ont une activité nocturne ou ne sont actives que sous de faibles éclairagements.

Les facteurs édaphiques comme le type, la structure ou la composition du sol vont également jouer sur la dynamique des individus. Certains sols sont plus ou moins favorables à l'enfouissement des insectes, d'autres, plus riches en éléments minéraux, sont favorables à l'entomofaune. La présence d'une litière, son degré de compaction, va influencer la mobilité et donc la distribution des insectes. Les espèces diurnes aiment peu être exposées directement à la lumière et préfèrent circuler à l'abri du tapis de feuilles mortes, qui, de plus, les protège de leurs prédateurs (oiseaux, mammifères,...).

Les *Carabidae* sont en règle générale de bons indicateurs des caractéristiques du sol (Müller et Motzfeld, 1989). Ainsi, la composition des communautés varie en répondant aux facteurs tels que le pH ou encore la granulométrie, déterminant dans un premier temps le type de végétation, cette dernière, induisant un microclimat propice à certaines espèces, aura donc un impact sur leur répartition. Quelques données peuvent être mentionnées : les sols limoneux renferment plus d'espèces que les sols sableux (Heydemann, 1964). Les espèces du genre *Amara* sont plus abondantes en sols sableux, alors que l'on trouve plus d'individus du genre *Pterostichus* dans les sols faits d'argiles et de limons (Baker et Dunning, 1975). En termes de granulométrie, on observe une grande variabilité dans le choix des différentes espèces d'un même genre. Lindroth (1949) a ainsi réalisé une expérience sur trois espèces voisines du genre *Harpalus*, aboutissant à des résultats très différents : *Harpalus rufitarsis* s'avère être adapté à un substrat à granulométrie très fine, *Harpalus serripes* et *Harpalus tardus* étant moins inféodés à une granulométrie particulière.

3 - 3 Microclimat

Selon Loreau (1978), chaque biotope tend à avoir un peuplement de *Carabidae* caractéristique associé. L'exemple développé par Loreau témoigne des différences entre faune carabique des forêts et faune des prairies, dues principalement à l'influence du microclimat. En effet, en forêt, le microclimat est plutôt de type humide et froid, et donc attractif pour certaines espèces tandis qu'en prairie le microclimat est de type chaud et sec, et donc favorable à d'autres espèces. Par ailleurs, des différences de cycle annuel sont observées avec une tendance : en forêt les espèces hivernantes au stade larvaire sont plus présentes, ces espèces ayant une activité annuelle plus tardive (été / automne), la prairie étant plus adaptée aux espèces hivernerant au stade adulte et dont l'activité annuelle serait précoce (au printemps). On retrouve ainsi en milieu agricole une grande proportion d'espèces ayant une activité printanière. On distinguera les espèces sylvatiques, qui préfèrent les sites humides et ombragés, des espèces prairiales, ciblant des zones plus sèches et ouvertes. Les études des microclimats de biotope confirment l'influence prépondérante de ces facteurs sur la distribution des *Carabidae*.

L'étude des cycles annuels dans une perspective d'analyse de la distribution des espèces permet de constater l'existence d'une première succession de pics d'activités, correspondant aux différentes espèces prairiales au printemps, suivi d'une seconde plus tardive, associée aux espèces de forêts. Cette différenciation trouve son origine dans les microclimats des deux milieux : sachant que la forêt se réchauffe et se refroidit plus tard que la prairie au cours de l'année, les pics d'activités sont en conséquence décalés dans le temps. En prairie, il fait plus froid en automne et en hiver, les larves étant ainsi plus sensibles que les adultes, les conditions étant moins propices à leur développement. Pour un grand nombre

d'espèces, les périodes d'activité sont donc précoces, la reproduction et les pics d'activité étant maximum au printemps pour permettre un développement larvaire plus propice en été. Une autre hypothèse suggère que les cycles annuels sont adaptés à la quantité de nourriture disponible. Ainsi l'abondance des insectes phytophages en prairie est maximale en été (augmentation de la biomasse), les cycles ayant alors tendance à la faire coïncider avec les besoins des larves qui sont nettement supérieurs à ceux de l'adulte (accumulation des réserves).

L'activité-densité au champ est principalement fonction des microclimats, qui intègrent les différents facteurs abiotiques cités précédemment. Cette influence, généralement très marquée pour toutes les espèces d'insectes, est à nuancer selon le type d'espèce (sténoèce* ou euryèce*) choisi. En effet, les espèces euryèces ont une valence écologique élevée, c'est-à-dire sont peu spécialisées dans un type d'habitat et ont donc une niche écologique étendue, ce qui n'est pas le cas des espèces sténoèces.

4 - Régime alimentaire

Le mode d'alimentation des *Carabidae* est également en partie lié au stade du cycle biologique de l'insecte. Pour certaines espèces, les adultes autant que les larves sont essentiellement entomophages, ce qui leur vaut une réputation de prédateurs très voraces. Ils vont pour la plupart réaliser une digestion extracorporelle (extra-orale) à l'aide de sucs digestifs qui vont liquéfier les proies, on parle d'alimentation semi liquide, comme c'est le cas pour les larves de Cicindèles (*Wigglesworth*, 1930). Certains auteurs affirment par ailleurs que les *Carabidae* consommeraient quotidiennement leur propre poids et que la majorité aurait plus d'un type de proie.

Les adultes sont carnivores chez 80% des espèces, certaines espèces sont cependant phytophages ou même granivores, et donc potentiellement ravageurs des cultures, à hauteur d'environ 5% des espèces. Sur la base d'une étude comptant 1054 espèces échantillonnées, Laroche (1990) précise qu'approximativement 70% sont carnivores, 19% omnivores et 8% phytophages. Certains groupes sont, à l'état adulte, exclusivement phytophages comme les *Zabrinae* ou de des espèces du genre *Amara*, mais l'impact des *Carabidae* reste globalement positif en termes de régulation des populations de ravageurs. Le régime alimentaire des différents individus au stade adulte est répertorié dans le **Tableau 6**.

Les larves se nourrissent d'œufs, de jeunes limaces et d'escargots, ainsi que de larves et adultes d'autres insectes tels les taupins, les cicadelles. A l'état larvaire seules les espèces du genre *Zabrus* sont strictement phytophages.

Le mode de vie principalement épigé des *Carabidae* laisse penser que l'action prédatrice sur les ravageurs est surtout dirigée vers les espèces ayant un stade de développement au sol comme les chenilles avant nymphose ou la pupaison des Diptères au sol. Cependant, certaines espèces comme *Anchomenus dorsalis* ou *Demetrius atricapillus* grimpent aussi aux plantes, et sont donc considérées comme des prédateurs majeurs des pucerons des céréales. Note : Cette affirmation reste controversée par certains auteurs.

4 - 1 Classification

Selon *Kromp* (1999), les *Carabidae* pourraient être regroupés en trois catégories principales :

Les vrais prédateurs,

Les omnivores (végétaux dans le régime alimentaire)

Les phytophages stricts (très peu nombreux), pouvant être considérés comme des espèces nuisibles aux cultures comme *Zabrus tenebrioides* sur le blé.

Trois ans plus tard une classification des régimes alimentaires plus poussée (6 catégories principales) est proposée par *Toft* (2002) :

- les carnivores généralistes,
- les insectivores généralistes,
- les spécialistes des mollusques,
- les spécialistes des microarthropodes,
- les spécialistes des chenilles,
- les granivores.

Cette classification, bien que précise, se révèle peu applicable dans la pratique.

4 - 2 Taille des proies

La taille des proies est généralement corrélée à celle de l'individu prédateur, ce que confirme *Wheater* (1998) en étudiant 4 espèces de *Pterostichinae*, qui présentent des comportements alimentaires différents en termes de taille de proie : ainsi, *Pterostichus nigrita* (10,8 mm) consomme trois fois plus de proies de taille inférieure à 2,5 mm que *Pterostichus melanarius* (16,5 mm) ou *Pterostichus niger* (18,7 mm). Ces deux dernières espèces peuvent consommer des proies dépassant le centimètre. Par ailleurs, les Calosomes, généralement de grande taille, vont pouvoir consommer de grandes proies comme les chenilles. *Calathus fuscipes* peut lui aussi se nourrir de chenilles, de pucerons et de fourmis (*Skuhravy*, 1905). *Notiophilus biguttatus*, plus petit, aurait un régime alimentaire composé à 67% d'acariens, 18% de collemboles et 10% de Diptères (*Anderson*, 1972).

De même, *Loreau* (1983) définit quatre catégories de *Carabidae* prédateurs en fonction du rapport de leur taille avec celle de leurs proies :

- **Taille > 15 mm** : comme *Abax parallelepipedus* ou *Carabus problematicus*, ils peuvent consommer toutes sortes de proies (insectes, mollusques, vers de terre...) mais ne mangent pas de collemboles.
- **Taille comprise entre 10 et 15 mm** : comme *Nebria brevicollis*, ils consomment aussi des proies variées et négligent souvent les mollusques (*Penney*, 1966).
- **Taille comprise entre 6 et 10 mm** : comme *Leistus* spp. ou *Loricera pilicornis*, ils sont spécialisés dans la capture de collemboles, bien que se nourrissant également de pucerons et de certains diptères
- **Taille < 6mm** : comme *Notiophilus biguttatus* ou *Asaphidion flavipes*, ils consomment des proies de petite taille telles que les collemboles, les acariens ou de petits insectes.

4 - 3 Variation des régimes

Les régimes alimentaires des *Carabidae* peuvent varier selon les stades considérés. Ainsi, pendant une partie de leur cycle, *Harpalus affinis* et *Amara aenea* ont un régime un peu plus phytophage : à l'état larvaire pour *Amara* et à l'état adulte pour *Harpalus*.

De plus, au stade adulte, les carnivores peuvent consommer lorsqu'il est nécessaire des ressources végétales. Par exemple, on note qu'*Anchomenus dorsalis* consommerait 20% de

ARVALIS Institut du Végétal. Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures : diversité, service rendu et potentialités des habitats »

végétaux pour compléter son régime alimentaire (Thiele, 1977). *Poecilus cupreus* consommerait lui aussi des ressources végétales, à un taux variable selon la saison. Les variations saisonnières du régime alimentaire, notamment le passage à un régime phytophage, sont parfois plus fréquentes pendant une partie de l'année. Ainsi, en période de reproduction, il n'est pas rare que les individus femelles adoptent ce régime. Le régime alimentaire peut être décomposé en plusieurs phases (pour *Pseudoophonus rufipes*) : une phase printanière au cours de laquelle l'individu consomme seulement 10 à 30 % de nourriture d'origine animale, une phase estivale où ce taux peut atteindre 80 % et enfin une phase de fin d'été-automne où les proportions sont autant animales que végétales (Cornic, 1973). Dans le même registre, les phytophages peuvent passer à un régime carnivore en cas de manque de ressources végétales dans leur milieu de vie.

4 - 4 Service agro-écologique rendu

Pour mieux appréhender la place de l'espèce dans les agrosystèmes en tant qu'auxiliaire de culture, il faut certes s'intéresser au régime carnivore des espèces rencontrées mais surtout à leur capacité de prédation sur des espèces phytophages cibles : les ravageurs de cultures. Le **Tableau 6** ci-après recense les espèces ayant une activité de prédation avérée sur divers ravageurs de cultures : Lépidoptères (chenilles), Coléoptères (charançons, taupins, chrysomèles), Mollusques (limaces et escargots), Diptères (mouches et tipules), Hyménoptères (tenthrèdes). Il détaille leur capacité de prédation sur les principales espèces de limaces et de pucerons en grandes cultures. Ces résultats sont issus de la publication de Sunderland (2002) qui réunit 110 études concernant les régimes alimentaires et le rôle effectif de prédation de 214 espèces. Il s'avère que la plupart des prédateurs généralistes ont une activité de prédation sur un ou plusieurs ravageurs. De plus, les organismes omnivores et même les organismes omnivores/phytophages (+) ont un rôle à jouer dans la régulation des nuisibles dans la mesure où ils ont également une activité de prédation sur certains nuisibles.

Espèce	Régime alimentaire des adultes	Prédations sur ravageurs diptère, homoptère, coléoptère...	Contrôle biologique sur limaces et/ou pucerons	Ravageur cible en grandes cultures
<i>Abax parallelepipedus</i>	Prédateurs généralistes	X	X	Limaces en particulier comme <i>Arion hortensis</i> et <i>Deroceras reticulatum</i> + pucerons
<i>Abax parallelus</i>	Prédateurs généralistes	X	X	
<i>Acupalpus meridianus</i>	Collemboles spé	X		
<i>Agonum duftschmidi</i>				
<i>Agonum fuliginosum</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Agonum muelleri</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Amara aenea</i>	Omnivores	X	X	<i>S.avenae</i>
<i>Amara anthobia</i>				
<i>Amara apricaria</i>	Omnivores / Phytophages +	X	X	<i>R.padi</i>
<i>Amara aulica</i>		X		
<i>Amara bifrons</i>	Omnivores / Phytophages +			
<i>Amara communis</i>	Omnivores			
<i>Amara consularis</i>				
<i>Amara eurynota</i>	Omnivores / Phytophages +	X		
<i>Amara familiaris</i>	Omnivores	X	X	<i>S.avenae</i>
<i>Amara lucida</i>	Phytophages			
<i>Amara lunicollis</i>	Phytophages			
<i>Amara montivaga</i>		X		
<i>Amara ovata</i>	Omnivores / Phytophages +	X		
<i>Amara plebeja</i>	Omnivores / Phytophages +	X	X	<i>S.avenae</i> et <i>R.padi</i>
<i>Amara similata</i>	Phytophages	X		
<i>Amara strenua</i>				

<i>Amara tibialis</i>	Phytophages			
<i>Anchomenus dorsalis</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>S.avenae</i> , <i>R.padi</i> , <i>M.dirhodum</i> + œufs de limaces
<i>Anisodactylus signatus</i>	Phytophages	X		
<i>Asaphidion flavipes</i>	Zoophages / Collemboles +	X	X	<i>S.avenae</i>
<i>Asaphidion stierlini</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Badister bullatus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Badister sodalis</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	Omnivores	X	X	<i>S.avenae</i>
<i>Brachinus crepitans</i>				
<i>Brachinus explodens</i>	Omnivores	X		
<i>Brachinus sclopeta</i>				
<i>Bradycellus harpalinus</i>	Omnivores / Phytophages +			
<i>Bradycellus ruficollis</i>	Omnivores / Phytophages +			
<i>Bradycellus verbasci</i>	Omnivores / Phytophages +	X		
<i>Calathus cinctus</i>				
<i>Calathus erratus</i>				
<i>Calathus fuscipes</i>	Omnivores	X	X	<i>M.dirhodum</i> et <i>R.padi</i>
<i>Calathus melanocephalus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Calathus micropterus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Calathus rotundicollis</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Callistus lunatus</i>				
<i>Calosoma inquisitor</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Carabus arcensis</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Carabus glabratus</i>	Prédateurs généralistes			

<i>Carabus nemoralis</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Carabus problematicus</i>	Prédateurs généralistes	X	X	
<i>Carabus violaceus purpurascens</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>Arion, Deroceras; M.dirhodum, R.padi et S.avenae</i>
<i>Cicindela campestris</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Clivina fossor</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>R.padi</i>
<i>Cychnus caraboides</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>Arion fasciatus et Deroceras reticulatum</i>
<i>Cymindis vaporariorum</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Dyschiriodes globosus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Demetrias atricapillus</i>		X	X	<i>S.avenae et R.padi</i>
<i>Elaphrus cupreus</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Harpalus affinis</i>	Omnivores / Phytophages +	X	X	<i>S.avenae et R.padi</i>
<i>Harpalus anxius</i>	Phytophages			
<i>Harpalus atratus</i>				
<i>Harpalus attenuatus</i>				
<i>Harpalus dimidiatus</i>	Phytophages			
<i>Harpalus distinguendus</i>	Omnivores/Phytophages +			
<i>Harpalus honestus</i>	Phytophages			
<i>Harpalus latus</i>	Omnivores / Phytophages +			
<i>Harpalus luteicornis</i>				
<i>Harpalus oblitus</i>				
<i>Harpalus rubripes</i>	Omnivores			
<i>Harpalus serripes</i>				
<i>Harpalus smaragdinus</i>				
<i>Leistus ferrugineus</i>	Zoophages / Collemboles +			

<i>Leistus fulvibarbis</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Leistus spinibarbis</i>				
<i>Leistus terminatus</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Limodromus assimilis</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Loricera pilicornis</i>	Zoophages / Collemboles +	X	X	<i>S.avenae</i> et <i>R.padi</i>
<i>Metallina lampros</i>	Zoophages / Collemboles +	X	X	<i>S.avenae</i> , <i>R.padi</i> et <i>M.dirhodum</i>
<i>Metallina properans</i>				
<i>Microlestes minutulus</i>				
<i>Nebria brevicollis</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>S.avenae</i> , <i>R.padi</i> et <i>M.dirhodum</i>
<i>Nebria salina</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Notiophilus aestuans</i>				
<i>Notiophilus aquaticus</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Notiophilus biguttatus</i>	Zoophages / Collemboles +	X	X	<i>S.avenae</i> , <i>R.padi</i> et <i>M.dirhodum</i>
<i>Notiophilus palustris</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Notiophilus rufipes</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Notiophilus substriatus</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Ocydromus bruxellensis</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Ocydromus tetracolus</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>R.padi</i>
<i>Olisthopus rotundatus</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Ophonus azureus</i>	Phytophages			

<i>Ophonus melleti</i>				
<i>Ophonus puncticeps</i>	Phytophages			
<i>Ophonus schaubergerianus</i>				
<i>Panagaeus bipustulatus</i>				
<i>Paradromius linearis</i>				
<i>Parophonus maculicornis</i>	Omnivores/Phytophages +			
<i>Parophonus mendax</i>	Omnivores/Phytophages +			
<i>Patrobus assimilis</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Patrobus atrorufus</i>	Prédateurs généralistes	X	X	
<i>Pedius longicollis</i>				
<i>Philochthus aeneus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Philochthus guttula</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Phyla obtusa</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Poecilus cupreus</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>S.avenae, R.padi et M.dirhodum</i>
<i>Poecilus versicolor</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Pseudoophonus calceatus</i>				
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	Omnivores			
<i>Pterostichus adstrictus</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Pterostichus cristatus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Pterostichus diligens</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Pterostichus madidus</i>	Omnivores	X	X	<i>S.avenae, R.padi et M.dirhodum</i>
<i>Pterostichus melanarius</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>Deroceras + pucerons des céréales</i>
<i>Pterostichus niger</i>	Prédateurs généralistes	X	X	<i>Arion fasciatus, Deroceras reticulatum</i>
<i>Pterostichus nigrita</i>	Prédateurs généralistes	X		

<i>Pterostichus rhaeticus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Pterostichus strenuus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Pterostichus vernalis</i>	Prédateurs généralistes	X		
<i>Scybalicus oblongiusculus</i>	Phytophages			
<i>Semiophonus signaticornis</i>				
<i>Stomis pumicatus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	Prédateurs généralistes			
<i>Synuchus vivalis</i>	Omnivores / Phytophages +	X		
<i>Trechoblemus micros</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Trechus obtusus</i>	Zoophages / Collemboles +			
<i>Trechus quadristriatus</i>	Zoophages / Collemboles +	X	X	<i>S.avenae, R.padi et M.dirhodum</i>
<i>Zabrus tenebrioides</i>	Phytophages			

Tableau 6: Recensement des espèces ayant une activité de prédation avérée sur divers ravageurs des cultures

A l'heure actuelle, leur efficacité sur les limaces a été démontrée par plusieurs études menées par l'ACTA ou encore le Critt-Innophyt. De 1997 à 2000, le Critt-Innophyt a montré le rôle de cette famille dans la lutte contre les limaces. La plupart des *Carabidae* ont une période d'émergence située au printemps / été qui coïnciderait avec l'éclosion des limaces grise, *Deroceras reticulatum*, et noire *Arion hortensis*. La régulation des limaces adultes est principalement assurée par les grandes espèces de *Carabidae* et les espèces forestières, qui auraient un rôle important à jouer. Les œufs de limaces peuvent cependant être consommés par de petites espèces. Des observations en laboratoire ont révélé une consommation d'œuf de limaces par *Anchomenus dorsalis* (Rougon, 2001).

L'efficacité des *Carabidae* sur les pucerons des céréales reste plus controversée, même si Schmidt et al. (2003) notent un effet bénéfique de ces prédateurs épigés dans le contrôle biologique des pucerons. A titre d'exemple, *Demetrias atricapillus* est semblable être un carabe efficace contre les pucerons. Cette caractéristique, peut-être attribuée à sa stratégie de recherche des proies, consistant à grimper régulièrement sur les tiges des plantes. Cependant, sa petite taille limite son impact dans le contrôle des ravageurs.

Pour Dajoz (2002), l'influence des *Carabidae* sur les populations de pucerons est importante. Divers auteurs ont montré le rôle des prédateurs polyphages comme *Metallina lampros*, *Anchomenus dorsalis* ou encore *Notiophilus biguttatus*. Plusieurs autres espèces pourraient également avoir ce rôle de prédateur des pucerons des céréales, par exemple *Trechus quadristriatus* et *Amara apricaria*, qui suite à une étude de laboratoire ont consommé individuellement chaque jour respectivement 4.6 et 17.5 pucerons *Rhopalosiphum padi*.

Il convient de s'intéresser particulièrement aux espèces ayant une dominance récurrente dans les différents milieux agricoles. En effet, les espèces à forte densité d'individus, associées à une grande capacité de prédation sur les ravageurs, font d'elles des espèces d'intérêt agronomique. Les *Pterostichinae* comme les espèces du genre *Poecilus* et *Pterostichus* semblent très bien représentées en milieu agricole, cette dernière sous-famille étant l'une des plus voraces. De même, *Anchomenus dorsalis* est un prédateur commun dans les champs cultivés en Europe (Jensen et al., 1989).

Anchomenus dorsalis, *Pterostichus melanarius* et *Poecilus cupreus* peuvent être qualifiés d'auxiliaires polyphages. En effet, la capacité de prédation est avérée chez *A. dorsalis* pour 9 ravageurs répartis sur 4 ordres, pour *P. melanarius*, 16 ravageurs répartis en 5 ordres et enfin pour *P. cupreus*, 18 ravageurs répartis sur 5 ordres également. Ces 3 espèces ont une activité de prédation sur les 3 principales espèces de pucerons (*Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum padi* et *Metopolophium dirhodum*), mais aussi sur les limaces, principalement la limace grise *Deroceras reticulatum*, espèce nuisible commune en grandes cultures.

4 - 5 Conclusion sur les régimes alimentaires

Les *Carabidae* peuvent être qualifiés de manière générale d'organismes polyphages et opportunistes, ayant des préférences alimentaires mais présentant des changements de régime au cours de l'année selon la disponibilité en proies (Garcin et al., 2004). Globalement, de très nombreuses espèces de milieu agricole peuvent prétendre au rôle d'auxiliaire, mais il est

nécessaire de quantifier ce rôle de façon précise pour identifier les espèces à favoriser en priorité.

De nombreuses études ont été menées sur la pression exercée par les *Carabidae* sur les ravageurs de cultures, comme par exemple : *Sunderland* et *Vickerman* (1980), *Pollet* et *Descender* (1988), *Hance* (1990), *Thomas et al.* (1992) et *Guillemain et al.* (1997). Cependant, bon nombre d'entre elles ont été menées en laboratoire et ne peuvent donc pas refléter fidèlement ce qui se passe en conditions réelles en parcelle agricole. Il est alors nécessaire de mettre en place des expérimentations innovantes *in situ* pour évaluer le service écologique rendu par ces espèces, dans un objectif de quantification du rôle des *Carabidae* dans le contrôle des populations de ravageurs.

Depuis le milieu des années 90, une recrudescence des populations et des dégâts dus aux limaces a été observée (*Ryckmans*, 2008), parallèlement à la régression depuis une quarantaine d'années de deux gros carabes, *Carabus auratus* et *Carabus monilis*, tout deux ayant un impact positif dans la régulation de ces ravageurs. Il devient donc nécessaire de trouver des solutions permettant de rétablir l'équilibre proie/prédateur et de favoriser le retour des prédateurs naturels. Le rôle de ces derniers est renforcé par l'importance du nombre d'espèces de *Carabidae*. Cette richesse spécifique leur confère un grand potentiel pour le contrôle des populations de ravageurs. Collectivement, ils pourraient prévenir les dommages aux cultures à hauteur de 40 %, par rapport aux zones où ils sont conservés expérimentalement à de faibles densités (*Clarck et al.*, 1994).

La consommation végétale par les *Carabidae* peut également être perçue comme positive dans le milieu agricole. En effet, il a été suggéré que l'alimentation des plantes (par les phytophages) et la prédation des graines de mauvaises herbes (granivores) est largement sous-estimée pour cette famille (*Tooley et Brust*, 2002). En effet, ils jouent un rôle non négligeable dans la régulation des adventices (*Bohan et al.*, 2011).

5 - Conclusion

La diversité, la répartition et les associations des *Carabidae* varient dans le temps et l'espace car chaque espèce présente des traits biologiques propres et une valence écologique différente. Ils vont ainsi se situer dans des préférences propices à leur mode de vie (préférences alimentaires, de sites de ponte, d'abris...). Cependant, certains résultats ont été obtenus dans des contextes climatiques et pédologiques particuliers, on peut donc s'attendre à obtenir des résultats différents selon les régions. C'est là que réside la principale des difficultés jalonnant l'obtention d'indicateurs biologiques crédibles pour différents biotopes dans différentes régions.

Sauvage et *Milou* (2008) décrivent ainsi les *Carabidae* comme de redoutables prédateurs, munis d'impressionnantes mandibules, dont larves et adultes dévorent au gré de leurs pérégrinations, limaces, escargots ou pucerons. Ils peuvent donc s'avérer très utiles, à condition d'utiliser des techniques agronomiques adaptées permettant de préserver, ces auxiliaires majeurs en grandes cultures.

Enfin, en plus de l'influence du microclimat, on retrouve celle des pratiques agronomiques, les différents itinéraires techniques utilisés ayant un impact variable et conditionnant ainsi la présence d'une espèce plutôt qu'une autre. C'est cet aspect qui sera évoqué dans la suite de l'analyse. Il est important de considérer l'ensemble de ces facteurs pour comprendre comment l'impact de l'Homme en agriculture influence profondément la composition, l'abondance et la distribution spatiale des populations d'arthropodes, que ce soit par l'utilisation de produits phytosanitaires, par la modification de la structure des habitats, par l'utilisation de méthodes culturales spécifiques ou par le choix du type de culture. Les *Carabidae* sont notamment sensibles aux gradients environnementaux et anthropiques.

III – INFLUENCE DES PRATIQUES CULTURALES ET DES AMENAGEMENTS SUR LA COMPOSITION ET LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS DE CARABIDAE.

1 – Bio-indicateurs ou Indicateurs agro-environnementaux

L'utilisation d'indicateurs constitue une des techniques permettant de caractériser l'état des écosystèmes et de mettre en évidence aussi précocement que possible leurs modifications naturelles ou anthropiques (*Blandin, 1986*). Le défi est de trouver des indicateurs applicables à une agriculture durable, mais cela exige des évaluations à l'échelle régionale pour aboutir à l'élaboration de politiques de gestion pertinentes. Certains auteurs comme *Georges (2004)*, considèrent que les *Carabidae* répondent bien au rôle d'indicateur biologique et de descripteur de fonctionnement des agro-écosystèmes. En effet, les changements intervenant au niveau des proies préférentielles se traduisent par des changements dans la faune des *Carabidae* (*Heijerman et Turin, 1994*) et leur réponse est représentative de l'ensemble des arthropodes concernés par les perturbations (*Bulan et Barret, 1971*). Les assemblages d'espèces en *Carabidae* présentent des variations notables selon les perturbations agricoles.

Partant du principe que les travaux d'aménagement parcellaire et les pratiques agricoles vont fortement influencer les biocénoses, il est intéressant de définir quelles espèces ou assemblages d'espèces sont caractéristiques d'un aménagement, ou d'une parcelle. Il est également nécessaire d'identifier les espèces témoignant d'une gestion spécifique. On peut ainsi considérer les espèces dites sténoèces, présentant des préférences marquées, ou localisées dans des zones restreintes, comme de bons indicateurs. Ainsi d'après *Vala et al. (2004)*, *Carabus auratus* témoigne d'un milieu équilibré. Souvent, c'est le manque de certains taxons, généralement présents dans l'habitat retenu, qui va compléter et appuyer le diagnostic agro-écologique.

On peut mentionner ainsi le Zabre des céréales (*Zabrus tenebrionides*), espèce phytophage et granivore, éradiquée d'une grande partie du paysage agricole. Sa présence dans un champ signifie que l'agriculteur n'a recours qu'à peu ou pas de traitement phytosanitaire. De même, les espèces du genre *Brachinus* sont sensibles aux pesticides. Ces espèces de « bombardiers » vivent en groupe et sont des ectoparasites d'insectes à l'état larvaire et des prédateurs à l'état adulte. Il s'avère que les grandes colonies de *Brachinus* ne se retrouvent plus que dans les zones traitées de manière superficielle ou non traitées (*Coulon et al., 2000*).

Un des objectifs est donc d'approfondir l'étude des populations de *Carabidae* pour aboutir à la détermination d'indicateurs biologiques permettant de caractériser l'état des agro-écosystèmes et de mettre en évidence aussi précocement que possible les modifications naturelles ou anthropiques. Il serait en effet utile de disposer « d'espèces repères » permettant de caractériser un milieu tout en s'affranchissant d'une analyse exhaustive des populations d'arthropodes. Les observations de ces dernières années montrent que les *Araneae* (*Lycosidae* et *Linyphiidae* par exemple) semblent être également de bons indicateurs. Cependant, la littérature et les observations d'arthropodes terrestres sont en majorité axés sur les *Carabidae*, les *Araneae* étant encore trop méconnues et plus difficiles à identifier à l'espèce. On choisit donc souvent les groupes d'étude pour des raisons pratiques. Concernant les *Carabidae*, les connaissances taxonomiques sont déjà bien établies, la systématique est pratiquée par un plus grand nombre d'entomologistes compétents et la technique d'échantillonnage standardisée permettent d'acquérir facilement une information de qualité (Fournier, 1998). En plus de ces avantages, en milieu agricole, et plus généralement dans les écosystèmes tempérés, la biomasse en *Carabidae* est suffisante pour effectuer des tests statistiques robustes.

2 - Influence des pratiques culturales

Les champs cultivés représentent une superficie très importante du paysage français, avec près de 60% du territoire consacré à l'agriculture. L'écosystème agricole abriterait donc une large part de la diversité spécifique du fait de la superficie importante qu'il occupe (Pimentel et al., 1992). Au cours des 60 dernières années, dans un objectif d'autosuffisance alimentaire, l'agriculture a connu des modifications très importantes qui ont conduit à une transformation et une fragmentation des paysages agricoles (Burel et Baudry, 1999). Cela conduit à des paysages simplifiés qui, selon les régions, ne contiennent généralement plus que des mosaïques d'habitats naturels dans la matrice agricole (Robinson et Sutherland, 2002). Ces changements à l'échelle du paysage et la gestion intensive des exploitations sont les facteurs principaux responsables de l'« érosion » de la biodiversité observée dans ces milieux (Bianchi et al., 2006 ; Benton et al., 2002).

Certains *Carabidae*, caractéristiques des milieux ouverts, qui auraient pu coloniser ces milieux, sont défavorisés par des pratiques telles que le travail du sol ou les traitements phytosanitaires. Ces pratiques ont conduit à l'appauvrissement général de la biodiversité de ces milieux, au profit d'espèces pionnières à faible exigence écologique et de ravageurs trouvant là une niche écologique favorable à leur développement.

Concernant la dynamique temporelle des communautés, ce ne sont pas vraiment les différences d'utilisation des terres qui vont avoir une influence mais surtout des facteurs comme la température, l'humidité ou la physiologie, qui seront responsables de l'activité saisonnière des *Carabidae*. Cependant, la distribution spatiale sera elle fortement affectée par les variations de qualité des habitats et par les différentes pratiques agricoles.

Ces arthropodes, de par leur vie terricole, sont directement exposés aux pratiques agricoles en particulier relatives au travail du sol, mais aussi aux produits phytosanitaires appliqués. Ainsi, plusieurs espèces sont en régression. Il s'agit en particulier de grandes espèces comme les *Carabus* spp., qui ont un impact significatif sur les limaces en grandes cultures. De petites espèces sont aussi concernées. Les espèces du genre *Brachinus* (espèces grégaires, parasites à l'état larvaire et prédateur à l'état adulte) semblent sensibles aux

traitements phytosanitaires. Les entomologistes observent une régression constante de la taille des colonies dans les zones subissant des traitements pesticides (Coulon et al., 2000).

En protégeant les cultures des divers ravageurs et parasites, les pesticides ont largement contribué à l'indépendance alimentaire, et ont permis une augmentation considérable des rendements et une régularité accrue de la production. Néanmoins, l'utilisation élevée de ces produits dans le cadre d'une agriculture intensive est désormais profondément remise en question. D'une part, l'apparition de résistances chez les bio-agresseurs, et d'autre part, la diminution des populations d'auxiliaires sensibles à ces pratiques, entraînent une augmentation de celle des herbivores ravageurs, le « top down control¹ » n'étant plus efficace (Bianchi et al., 2006). Le développement de pratiques moins intensives, économiquement viables et productives et dont les systèmes d'exploitation présentent un moindre impact environnemental devient une des priorités en recherche agricole. Il est donc nécessaire d'évaluer le service rendu par la biodiversité en termes d'efficacité et de durabilité, mais aussi d'être capable d'optimiser la lutte biologique par conservation pour la rendre utilisable comme méthode de lutte à part entière.

2 - 1 Travail du sol

Le travail du sol est une étape incontournable dans la conduite des cultures. Il est à de rares exceptions toujours pratiqué avant l'implantation d'une culture, car il permet de préparer correctement le substrat sur lequel la culture va s'établir. Ce type de procédé présente évidemment des avantages agronomiques, mais également des inconvénients majeurs pour la faune du sol, perturbée de façon importante par chacune des différentes étapes de l'itinéraire technique utilisé (travail du sol en profondeur, préparation du lit de semences et semis) (Fournier, 1998).

Différents travaux du sol sont utilisés et chaque pratique aura des impacts variables. Cependant, en règle générale, un bouleversement est observé sur l'ensemble de la faune. L'impact touche tous les stades biologiques, mais principalement les larves et les nymphes, qui possèdent une faculté de dispersion moins importante que les adultes. Les données concernant l'effet de ces pratiques (labour, déchaumage, décompactage...) sur les populations de carabes sont peu nombreuses. Les effets du travail du sol sur l'abondance et la diversité de la faune peuvent être reliés à :

- des effets directs sur les organismes, lors des passages d'engins agricoles (déchaumeur, décompacteur..), le nombre de passages étant un élément important à analyser),
- des effets indirects dus aux modifications infligées aux habitats (teneur en eau, porosité, température...) et aux modifications spatiales des éléments nutritifs. De plus, le retournement de la terre peut mettre au jour larves et nymphes, qui seront des proies de choix pour les oisieux insectivores.

La réponse des *Carabidae* face à ces perturbations est variable selon l'espèce considérée. Vala et al. (2004) a montré que *Carabus auratus* est présent uniquement sur les stations qui ne subissent jamais de labour, il est donc apparemment très sensible aux modifications du milieu causées par cette intervention. En effet, le labour est très défavorable car il va remanier le sol en profondeur et déstabiliser ainsi une à plusieurs fois par an cet habitat en détruisant les pontes, les larves, les nymphes et/ou adultes.

¹ régulation par action des populations auxiliaires, situées en haut de la chaîne alimentaire plante-ravageur-auxiliaire. Ce terme est utilisé en opposition au « bottom-up control » basé sur le contrôle des ravageurs via la maîtrise de la ressource végétale
ARVALIS Institut du Végétal. Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures : diversité, service rendu et potentialités des habitats »

Les travaux de *Holland et Reynolds* (2003) montrent une relation négative entre l'activité-densité des *Carabidae* et la pratique du labour d'hiver. Mais *Purvis et Fadl* (1996) supposent que le labour d'hiver est effectué pendant la période où les larves sont au premier stade larvaire (considéré comme le moins sensible) et que c'est le labour de printemps qui causerait le plus de dommages en réduisant de 80% l'émergence des larves (dernier stade). Les impacts ne sont donc pas les mêmes dans le temps selon les espèces : le labour et le semis de printemps vont affecter le développement larvaire des *Carabidae* reproducteurs d'automne dont les larves sont au dernier stade à cette période (*Foster et al.*, 1997).

Certaines espèces vont pouvoir échapper aux conséquences néfastes du labour grâce à leur capacité de dispersion. Ainsi, *Luff et Sanderson* (1992) considèrent que *Poecilus cupreus* présente une bonne capacité de dispersion lui permettant de s'échapper du champ labouré. Une autre hypothèse serait que les espèces de petite taille seraient moins sensibles au retournement du sol (*Kendal et al.*, 1995).

-Les techniques culturales simplifiées (TCS) - telles que le non-labour (T.C. Sans Labour) - caractérisées par l'absence de retournement du sol, vont favoriser la distribution de la matière organique et donc la faune et la flore. Ces pratiques qui ont tendance à limiter l'érosion du sol vont accroître les populations d'arthropodes microscopiques. La biologie du sol ainsi favorisée va profiter aux taxons des échelons supérieurs de la chaîne alimentaire. Un effet de préservation des espèces de *Carabidae* par le travail superficiel du sol semble exister (*Fournier*, 1998). Le semis direct et le travail superficiel du sol permettent un maintien des peuplements qui sont plus abondants et présentent une meilleure équitabilité. Cependant, différents auteurs : *El Titi et Ipach* (1989), *McLaughlin et Mineau* (1995) ou encore *Kladivko* (2001) ont signalé certains effets directs négatifs du travail du sol sur la faune (faune piégée dans le sol ou présentant des dommages corporels). Ainsi, même avec l'emploi de techniques simplifiées, les communautés du sol sont susceptibles d'être affectées négativement.

	Bibliographie	Taxon
Labour défavorable	<i>Vala et al.</i> , 2004)	<i>Carabus Auratus</i>
Labour d'hiver défavorable	<i>Holland et Reynolds</i> (2003)	<i>Carabidae</i>
Labour de printemps défavorable Labour d'hiver moins impactant parce qu'à une période où les larves sont moins sensibles (premier stade larvaire)	<i>Purvis et Fadl</i> (1996)	<i>Carabidae</i>
Labour de printemps affectant le développement larvaire aux derniers stades à cette période	<i>Foster et al.</i> , (1997)	<i>Carabidae</i> reproducteurs d'automne
Labour peu impactant : bonne capacité de dispersion permettant de s'échapper du champ labouré.	<i>Luff et Sanderson</i> (1992)	<i>Poecilus cupreus</i>
Espèces de petite taille moins vulnérables face au retournement du sol	<i>Kendal et al.</i> (1995)	<i>Carabidae</i> de petites tailles
Effet de préservation par le travail plus superficiel du sol	<i>Fournier</i> (1998)	<i>Carabidae</i>
Le semis direct et le travail superficiel du sol permettent un maintien des peuplements qui sont plus abondants et présentent une meilleure équitabilité	<i>Arvalis</i> (2003)	<i>Carabidae</i>

Effets directs du travail du sol (labour ou techniques simplifiées) sur la faune piégée dans le sol ou présentant des dommages corporels	<i>El Titi et Ipach</i> (1989) ; <i>McLaughlin et Mineau</i> (1995) ; <i>Kladivko</i> (2001)	Faune épigée
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------	--------------

Tableau 7 : Tableau récapitulatif des effets du travail du sol recensés dans la bibliographie.

2 - 2 Applications phytosanitaires

Il apparaît nécessaire de mettre en place des programmes de lutte intégrée qui obéissent à un double impératif : lutter contre les espèces nuisibles tout en assurant la survie des insectes utiles qui sont leurs prédateurs naturels. La diversité des *Carabidae* permettrait de stabiliser les populations de ravageurs à des niveaux économiquement tolérables sans utiliser d'insecticides. Il est donc essentiel de considérer les effets des pesticides. D'après *Navntoft et al.* (2006), il suffirait de réduire l'utilisation de pesticides d'un quart comparé aux applications habituelles pour conduire à une augmentation de l'abondance de *Carabidae*.

Les degrés de variation de densité des communautés dépendent de la sensibilité de l'espèce mais aussi de la période d'application (*Leslie et al.*, 2009). Ainsi, lorsque l'espèce est plus active, les populations sont susceptibles d'être plus affectées. Une étude a également montré que l'application d'insecticides est responsable de 81% de la mortalité parmi les espèces adulte de petite taille (*Navntoft et al.*, 2006).

Les cultures à bas niveau d'intrant présenteraient des différences en termes de diversité et d'abondance. Cependant, la diminution de l'utilisation des pesticides n'est pas le seul élément à prendre en compte, comme nous le verrons par la suite, les infrastructures agro-écologiques ont également un réel impact. En effet, bien que les insecticides altèrent les communautés, la présence de zones refuges aurait tendance à tamponner leur effet, à tel point que les communautés des champs traités ressemblent peu à peu à celles des zones non perturbées (*Frank*, 1997 ; *Lee et al.*, 2001). De même, *Pfiffner et Luka* (2003) confirment que les pesticides sont une menace potentielle pour les prédateurs polyphages puisqu'ils éliminent directement ou indirectement la majorité de leurs proies (autres que les ravageurs) et perturbent les niches. Ils concluent en particulier qu'une reprise rapide des populations locales après les applications peut se produire si les habitats favorables à proximité ne sont pas traités.

Taupin et al. (1987) ont mis en évidence que la multiplication des interventions phytosanitaires pendant la période printanière peut entraîner des perturbations du potentiel de régulation naturelle des populations de pucerons et plus généralement de l'entomofaune des céréales. Cependant, très peu de *Carabidae* fréquentent la partie la plus élevée de la végétation. Or, on estime qu'une faible part seulement de l'insecticide appliqué au sommet de la végétation atteint le sol. Ainsi, l'impact sera moindre et ceci est d'autant plus vrai pour de fortes densités de végétation. Dans tous les cas, les perturbations observées ne dépassent pas une durée de trois semaines et vraisemblablement les produits affecteraient peu les larves, qui ont une activité sous-terrainne principalement.

Les études de *Chambon et al.* (1983) sur le blé d'hiver montrent une incidence des traitements insecticides sur les populations de *Carabidae*. En effet, il s'avère que le traitement à la deltaméthrine entraîne une chute sensible des captures, tandis que la phosalone a une action moins marquée. Cette dernière présente une plus faible agression vis-à-vis des populations que la deltaméthrine qui est un insecticide à large spectre d'action. A l'échelle ARVALIS Institut du Végétal. *Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures : diversité, service rendu et potentialités des habitats »*

spécifique, on constate que *Poecilus cupreus*, *Anchomenus dorsalis* et *Asaphidion stierlini* présentent des baisses de leur activité-densité pour le traitement à la deltaméthrine mais pas de variations avec le phosalone. Par ailleurs, on observe que l'action dépressive des produits est fugace (2 à 3 semaines). *Pterostichus melanarius* et *Trechus quadristriatus*, quant à eux, sont restés peu sensibles aux applications insecticides en raison probablement de leur faible activité lors du traitement, ces 2 espèces étant à reproduction automnale. De plus, *Pterostichus* semble être une espèce connue comme étant peu sensible aux insecticides (Emile, 1981) bien que certains auteurs comme Navntoft et al. (2006) notent un déclin de l'espèce en cas d'utilisation d'insecticides.

Ces données confirment les conclusions de Basedow et al. (1985) sur l'incidence de la deltaméthrine sur diverses espèces de *Carabidae*.

Ainsi, à l'échelle d'une saison, il apparaît que les traitements d'insecticides génèrent des perturbations réduisant l'activité-densité et altèrent la composition des communautés. L'effet de l'application des pesticides peut être sévère mais les effets sont considérés comme relativement fugaces, fonction du contexte dans lequel la parcelle s'inscrit, c'est-à-dire de la proximité ou non de zones peu perturbées, comme les habitats semi-naturels ou les champs non traités, à partir desquels les populations se rétablissent (Booij et Noorlander, 1998). Cependant, en considérant une échelle temporelle plus large, les effets semblent plus marqués. Dajoz (1983) observe ainsi sur deux périodes différentes une décroissance de la richesse spécifique en *Carabidae*, qui passe de 71 espèces (1942-1943) à 25 espèces seulement (1980-1981). Il attribue cet appauvrissement à l'emploi généralisé des pesticides à large spectre pendant ces 40 années. Cet emploi est également une des potentielles causes de la décroissance dans le milieu agricole des grandes espèces de *Carabus spp.*, acteurs majeurs de la régulation des organismes nuisibles.

Plusieurs scientifiques se sont intéressés à ce groupe d'insectes pour évaluer l'impact des pollutions par les pesticides : Sotherton et Moreby (1988) avec des traitements fongicides sur le blé, Chiverton et Sotherton (1991) avec des traitements herbicides sur les céréales, et Hawthorne et Hassal (1994) avec différents traitements en cultures céréalières également.

	Bibliographie	Taxons /espèce
Réduction de l'utilisation de pesticides d'un quart comparée aux applications habituelles pour conduire à une augmentation de l'abondance totale en <i>Carabidae</i> Lorsque l'espèce est plus active, les populations sont susceptibles d'être plus affectées. Une étude a également montré que l'application d'insecticides ont contribué à 81% les taux de mortalité parmi les espèces adulte de petite taille.	Navntoft et al. (2006)	<i>Carabidae</i>
Les degrés de variation de densité des communautés dépendent de la sensibilité de l'espèce mais aussi de la période d'application.	Leslie et al., (2009)	<i>Carabidae</i>
Les insecticides altèrent les communautés mais la présence de zones refuges aurait tendance à tamponner leur effet, à tel point que les communautés des champs traités ressemblent peu à peu à celles des zones non perturbées.	Frank, 1997 ; Lee et al., 2001	<i>Carabidae</i>

Les pesticides sont une menace potentielle pour les prédateurs polyphages puisqu'ils éliminent directement ou indirectement la majorité de leurs proies (autres que les ravageurs) et perturbent les niches. Une reprise rapide des populations locales après les applications peut se produire si les habitats favorables à proximité ne sont pas traités	<i>Pfiffner et Luka</i> (2003)	prédateurs polyphages
La multiplication des interventions phytosanitaires pendant la période printanière peut entraîner des perturbations du potentiel de régulation naturelle des populations de pucerons et plus généralement de l'entomofaune des céréales. Dans tous les cas, les perturbations observées ne dépassent pas une durée de trois semaines et vraisemblablement les produits affecteraient peu les larves, qui ont une activité sous-terrainne principalement.	<i>Taupin et al.</i> (1987)	populations de pucerons et entomofaune des céréales
En blé d'hiver incidence des traitements insecticides : deltaméthrine entraîne une chute sensible des captures, phosalone a une action moins marquée.	<i>Chambon et al.</i> (1983)	<i>Carabidae</i>
En blé d'hiver. Peu sensibles aux applications insecticides en raison probablement de leur faible activité lors du traitement, ces 2 espèces étant à reproduction automnale.	<i>Chambon et al.</i> (1983)	<i>Pterostichus melanarius</i> et <i>Trechus quadristriatus</i>
En blé d'hiver. Baisse de leur activité-densité pour le traitement à la deltaméthrine mais pas de variations avec le phosalone. Action dépressive des produits est fugace (2 à 3 semaines).	<i>Chambon et al.</i> (1983)	<i>Poecilus cupreus</i> , <i>Anchomenus dorsalis</i> et <i>Asaphidion stierlini</i>
espèce connue comme étant peu sensible aux insecticides	(<i>Emile</i> , 1981)	<i>Pterostichus</i>
déclin de l'espèce en cas d'utilisation d'insecticides	<i>Navntoft et al.</i> (2006)	<i>Pterostichus</i>
Incidence de la deltaméthrine	<i>Basedow et al.</i> (1985)	<i>Carabidae</i>

Tableau 8: Tableau récapitulatif des effets des produits phytosanitaires recensés dans la bibliographie.

2 - 3 Influence de la culture

2 - 3 -1 Couvert végétal et densité de végétation

Les différences de peuplement selon la nature des cultures sont à relier aux variations microclimatiques au niveau du sol pour chacune des cultures (*Dajoz*, 1989), qui, associées aux différences de densité, vont influencer sur l'activité-densité des *Carabidae*. On peut, par ailleurs, émettre l'hypothèse que la pauvreté du couvert végétal augmente l'exposition face aux aléas climatiques. La présence d'un couvert végétal va atténuer et/ou retarder ces

ARVALIS Institut du Végétal. Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures : diversité, service rendu et potentialités des habitats »

fluctuations climatiques aussi bien sur une petite échelle de temps (quotidienne) que sur une échelle plus grande (annuelle).

Des échanges de population à l'intérieur d'une culture mais aussi entre les différentes cultures sont observées, ces mouvements étant clairement influencés par la densité de la végétation (Thomas et al., 2006). L'activité-densité des *Carabidae* est fortement corrélée avec la densité de végétation mais aussi avec le type de culture, des variations sont notamment observées entre le blé et le pois. En fait, la densité de population diffère peu entre les cultures mais c'est l'activité qui est nettement supérieure en culture de pois. On observe ainsi un taux de recapture plus important (pour les mâles en particulier) et des distances de dispersion plus grandes pour le pois ceci étant a priori dû au caractère nu du sol. Cette tendance n'est pas aussi marquée pour toutes les populations, et les différences observées selon le sexe peuvent aussi évoluer au cours du temps.

L'effet du choix de culture (le blé, le pois, la betterave, l'oignon, la patate et la carotte) peut aussi influencer sur la diversité spécifique, l'abondance et la structure des différentes guildes de *Carabidae* (Booij et Noorlander, 1991). Il s'avère ainsi que la diversité et l'abondance des prédateurs sont principalement affectées par le type de culture. Les cultures présentant un large couvert tôt dans la saison sont plus favorables, la culture abritant le plus d'espèces est le blé d'hiver, opposé à la culture de l'oignons et de la carotte. Par ailleurs, certaines espèces comme *Anchomenus dorsalis* ou *Metallina lampros* privilégient les cultures d'hiver comme le blé.

2 - 3 - 2 Le couvert permanent

La mise à nu partielle du sol lors de la période de récolte limite l'activité des individus au champ au profit des lisières (Pietraszko et De Clercq, 1982). Cependant, la mise en place d'un couvert végétal permanent favoriserait la vie biologique du sol, en permettant d'améliorer la biodiversité carabique tout en augmentant l'abondance et la richesse spécifique. Une étude portant sur 12 parcelles en grandes cultures a permis d'observer que la mise en place d'un couvert permanent contribuait à l'augmentation de la richesse spécifique, passant de 30 espèces en 2001 à 71 espèces en 2004. On observe par ailleurs une complexification de la chaîne trophique et ainsi l'amélioration de l'équilibre du système. Il en résulte un recul notable des espèces pionnières au profit d'espèces réputées plus sensibles en l'espace de 3 ans (Diwo-Allain et Bout, 2004).

Cette amélioration de la richesse spécifique permet d'avoir dans et aux abords de la parcelle, tout au long de la saison, un cortège diversifié de prédateurs capables potentiellement de prévenir l'apparition de pics de populations de ravageurs. Le couvert permettrait d'améliorer l'habitat des *Carabidae* en favorisant l'hétérogénéité du milieu, ce qui profiterait en particulier aux grandes espèces (Magagula, 2003) et donc optimiserait le contrôle biologique de ravageurs tels que les limaces (Ayre, 2001). En effet, le maintien d'un couvert végétal notamment via l'implantation d'une interculture permet d'améliorer la continuité entre zones de compensations écologiques. Les mouvements de populations d'une zone à une autre sont alors favorisés et le potentiel de recolonisation des milieux est amélioré.

2 - 3 - 3 La rotation culturale

La rotation culturale semble être un élément important à prendre en compte pour la compréhension de la structuration des communautés. La comparaison de 2 parcelles aux contextes pédo-climatiques proches montre que dans celle où la rotation des cultures est de type blé > luzerne > maïs, on compte plus de 34 individus par espèce, contre seulement 20 individus par espèce pour la rotation blé > betterave > blé (*Clavreul, 1984*). Comme précisé précédemment, il s'avère que la présence d'un couvert intermédiaire, comme la luzerne, peut être bénéfique à la diversité des *Carabidae*, tandis que les rotations simplifiées pourraient être à l'origine d'une plus faible richesse spécifique.

2 - 3 - 4 Conclusion

Les caractéristiques de l'utilisation des sols vont influencer la richesse spécifique et l'activité-densité des *Carabidae*. Ainsi, on retrouvera des différences majeures entre cultures, en fonction de la densité ou de la période de croissance (printemps/hiver) de chacune d'elle. Les populations sont également influencées par l'existence de microclimats spécifiques à chaque culture, mais vont être aussi influencées par le choix des rotations et la gestion des intercultures (sol nu ou couvert permanent). La diversité des cultures dans un paysage agricole contribue ainsi à l'augmentation de la richesse spécifique. Cependant, c'est le pourcentage de cultures favorables à l'activité-densité (comme le blé) qui va déterminer la densité en individus dans le système.

D'une manière générale, les cultures apportant au sol un couvert durant l'hiver sont plus riches en espèces que celles semées tardivement ou offrant un moindre couvert (*Booij et Noorlander, 1991 ; Booij, 1994*). On note par ailleurs que la densité de la végétation joue un rôle significatif.

2 - 4 Les systèmes d'exploitation

Observer différents systèmes d'exploitation permet d'envisager l'utilisation de certaines espèces comme indicateurs biologiques, traduisant la sensibilité aux pratiques agricoles (traitements phytosanitaires, au travail du sol, etc...).

C'est d'abord le type de culture qui va influencer les communautés, au second plan interviennent les différences entre les systèmes d'exploitation. Pour comparer ces systèmes on s'intéresse en particulier aux variations des différents descripteurs des communautés comme la richesse spécifique ou l'activité-densité, ainsi qu'aux différences d'assemblages d'espèces.

Les espèces diffèrent de par leur besoin écologique, leur taille et leur phénologie. Ainsi, l'impact des pratiques associées aux différents systèmes n'aura pas le même effet selon l'espèce considérée. Il est également important de préciser ici que les influences répertoriées sont à nuancer dans la mesure où l'influence du paysage est aussi un paramètre majeur, et que celui-ci varie d'une étude à l'autre.

2 - 4 - 1 Agriculture biologique

Le système biologique est reconnu comme favorable aux communautés de *Carabidae*, notamment à leur diversité spécifique, à leur équitabilité. Cette observation est corroborée par ARVALIS Institut du Végétal. *Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures : diversité, service rendu et potentialités des habitats »*

Pfiffner et *Niggli* (1996) et par *Kromp* (1989), qui ont mis en évidence des effectifs 2 fois plus importants pour l'ensemble des arthropodes en système biologique, révélant que les *Carabidae* sont toujours plus abondants en agriculture biologique dans le cas des cultures de blé d'hiver.

La richesse spécifique s'avère être supérieure en agriculture biologique (*Doring* et *Kromp*, 2003) : en moyenne, il y aurait 34% d'espèces en plus dans les cultures céréalières d'hiver. A l'échelle spécifique, c'est *Carabus auratus* qui semble tirer le plus de bénéfice de l'agriculture biologique. *Zabrus tenebrioides* et les espèces du genre *Amara* (comme *A. familiaris*, *A. similata*, *A. aenea*, *A. plebeja*) sont également favorisées. Le genre *Amara* est représenté par des individus généralement phytophages, il n'est ainsi pas étonnant d'observer leur augmentation en système biologique, à relier avec la non-utilisation d'herbicides. On constate également ce phénomène chez *Harpalus affinis* et *Pseudoophonus rufipes*, carabes qui complètent également leur régime alimentaire avec des ressources végétales. En système biologique, la présence d'une plus grande densité d'espèces dans la strate herbacée, associée à de cultures moins denses, conduirait à une plus grande hétérogénéité de micro-habitats, favorable à l'amélioration des assemblages de populations.

Concernant les espèces les plus prédatrices, *Poecilus versicolor*, *Poecilus cupreus*, *Nebria brevicollis*, *Calathus fuscipes*, *Agonum muelleri*, et *Metallina lampros* sont citées comme tirant bénéfice d'une agriculture biologique. *Anchomenus dorsalis* et *Pterostichus melanarius*, deux espèces abondantes dans le milieu agricole, semblent également favorisées par les itinéraires techniques propres à l'agriculture biologique, dans une moindre mesure cependant.

Carabus spp. (*C. granulatus*, *C. cancellatus*, *C. auratus* et *C. monilis*), en déclin suite à l'intensification des pratiques agricoles, est plus abondant dans les parcelles conduites en agriculture biologique. Un élément d'explication pourrait être l'importance des vers de terre en agriculture biologique, très appétents pour le genre *Carabus*. On observe également une forte abondance de *Pterostichus melanarius*, *Anchomenus dorsalis* et *Nebria brevicollis*, les petits vers étant pour eux des proies alternatives.

2 – 4 - 2 Agriculture intégrée

La transition d'un système conventionnel à un système intégré ne se limite pas à une diminution des intrants, mais correspond également à un changement de système de culture et de pratiques culturales. L'un des objectifs du système intégré est d'augmenter la résilience des agro-écosystèmes face aux maladies et aux ravageurs, il est donc important d'étudier des changements opérés sur la dynamique des ennemis naturels (*Edwards* et *Stinner*, 1990). Dans la pratique, ce système apparaît comme un système intermédiaire entre le « biologique » et le « conventionnel », mais les variations au sein des peuplements sont moins marquées entre système intégré et conventionnel qu'entre « intégré » et « biologique ».

Une étude menée de 1981 à 1987, par *Booij* et *Noorlander* (1991) révèle que *Pterostichus melanarius* et *Poecilus cupreus* sont, chaque année, favorisés par le système intégré. *Pseudoophonus rufipes* et *Harpalus affinis*, caractérisés par leur régime omnivore, semblent également favorisés par le système intégré. En effet, les exploitations dites « intégrées » abritent une flore herbacée plus abondante que les exploitations

« conventionnelles ». Ainsi, pour une même culture, on constate que l'abondance des prédateurs et leur diversité sont augmentées dans les systèmes intégrés.

Une étude effectuée en région Centre, dans une exploitation en production intégrée depuis 15 ans, révèle que l'on y trouve un « milieu entomologique remarquable ». Plusieurs espèces patrimoniales de Coléoptères nouvelles et/ou uniques pour le département du Loiret, absentes en culture conventionnelle, ont ainsi été recensées dans ce système (Pineau et al., 2004). Ces espèces témoignent du caractère préservé de ce milieu, et peuvent donc être envisagées comme bio-indicatrices potentielles de la bonne gestion d'un milieu rural.

Une étude réalisée dans le Loiret indique que les parcelles prospectées en système intégré abritent un total de 74 espèces. Rougon (2001), précise qu'aucun molluscicide ou insecticide n'a été appliqué dans ces parcelles. Ces 74 espèces de *Carabidae* seraient ainsi un cortège assurant la régulation naturelle des limaces, *Chrysomelidae*, *Curculionidae* et pucerons. De plus, lors de cette étude, d'autres espèces d'intérêt patrimonial ont été relevées (Rougon, 2000).

2 – 4 - 3 Agriculture conventionnelle

Les différentes pratiques mises en œuvre dans les systèmes conventionnels semblent non favorables au développement et au maintien de certaines espèces. Les pesticides d'origine synthétique et les fertilisants d'origine minérale (N, K, P..) y sont utilisés de façon systématique et préventive. Ces fertilisants minéraux, tels qu'ils sont administrés en culture conventionnelle, provoquent une augmentation de la densité des cultures, entraînant une perturbation du microclimat présent et donc de l'activité des *Carabidae* (Barbier et Ythier, 2001).

L'apport d'intrants régule les populations de ravageurs mais dans le même temps, est néfaste pour les populations d'auxiliaires. De plus, l'ouverture du paysage (agrandissement des parcelles) conduit à la disparition des abris (comme les haies, les bosquets, les chemins et les fossés) qui offrent habituellement aux auxiliaires une zone d'alimentation, mais surtout de refuge. Les populations risquent alors d'être fragmentées au sein de parcelles trop vastes. Ainsi, on constate que les méthodes intensives entretiennent un réel déséquilibre du milieu cultural et la prédation naturelle qui officie habituellement en faveur d'une autolimitation des espèces nuisibles s'en trouve diminuée.

Les exploitations en agriculture conventionnelle présentent une diversité inférieure (Bommarco, 1998 ; Ostman et al., 2001a et b).

Un élément à considérer est la diversité en espèces zoophages, car il s'avère que ces espèces auxiliaires sont moins actives et moins efficaces dans les exploitations en agriculture conventionnelle. Par exemple, les différentes espèces du genre *Carabus* sont affectées par l'agriculture intensive (Cole et al., 2002). Une des raisons de cette sensibilité pourrait être leur grande taille (sensibilité vis-à-vis du labour notamment) ou le changement soudain de structure des habitats (faible capacité de dispersion). Ces espèces sont plus sensibles aux fluctuations des ressources présentes dans les systèmes intensifs (Began et al., 1996).

Cependant, certaines espèces ne sont pas influencées négativement par l'agriculture conventionnelle. Les espèces mises en avant sont notamment *Bembidion tetracolum*, *Harpalus rubripes*, *Loricera pilicornis*, *Synuchus vivalis* ou encore *Asaphidion flavipes* (Döring et Kromp, 2003). *Pterostichus melanarius* peut également être considéré comme une espèce peu sensible aux pratiques culturales. De plus, une étude révèle que certaines espèces ont une activité-densité supérieure en conventionnelle : ce sont *Loricera pilicornis*, *Clivina fossor*, *Nebria salina*, *Asaphidion flavipes*, *Notiophilus biguttatus*, *Amara eurynota*, *Pterostichus strenuus* et *Bembidion tetracolum* (Purtauf et al., 2005). On note alors que 3 espèces sont communes à ces 2 études : *A. flavipes*, *L. pilicornis* et *B. tetracolum*.

2 - 5 Conclusion sur les pratiques culturales

L'impact anthropique est un élément prépondérant pour les *Carabidae* en particulier pour ce qui concerne l'utilisation des terres agricoles et leur mode de gestion. Les principales causes des bouleversements des communautés observés sont principalement l'évolution du couvert végétal ou encore l'apparition de pollutions qui vont agir sur la biodiversité du sol et entraîner un dysfonctionnement. Cette « érosion » de la biodiversité est aujourd'hui un sujet de préoccupation majeur. Il est donc impératif d'identifier clairement les moyens à mettre en œuvre pour enrayer la raréfaction de cette ressource naturelle.

La sensibilité des arthropodes aux systèmes de production agricoles actuels a été très étudiée jusqu'ici mais les différences demeurent subtiles et difficiles à expliquer. Ainsi, même si l'on constate de façon assez marquée que le système biologique est généralement plus favorable aux populations de *Carabidae*, connaître les facteurs permettant de mesurer ces différences reste complexe. A titre d'exemple, mesurer précisément l'effet de la réduction de l'utilisation des pesticides entre système intégré et système intensif confronte à d'importantes difficultés. Ceci s'explique notamment par la quasi impossibilité d'isoler l'effet des applications phytosanitaires de celui des autres pratiques agricoles, l'ensemble étant fonction des modes de gestion des cultures (Brown et Stephensen, 1996). Par ailleurs, il semble essentiel d'étudier les différences de peuplement sur des parcelles présentant le même type de sol, la même culture et situées dans un même paysage, afin de limiter l'imbrication de facteurs, c'est-à-dire d'identifier aussi précisément que possible les conséquences spécifiques de chaque système de gestion.

Enfin, on constate qu'en optimisant la disposition spatiale de la végétation, c'est-à-dire en modifiant le type et la densité des cultures, on influence la distribution des populations ainsi que leurs mouvements. Cette observation oriente vers une prise en compte nécessaire de cet aspect au sein des politiques de gestion, afin de rétablir ou de conserver cette biodiversité agricole régie par l'ensemble des pratiques culturales. La diversité des peuplements permettrait ainsi de pallier aux perturbations temporaires de l'« équilibre biologique ». Le maintien de la diversité peut également être assuré par la conservation ou la mise en place d'habitats refuges non cultivés. Effectivement, il est possible de pallier aux effets négatifs de certaines pratiques par une gestion optimale des habitats semi-naturels situés à proximité des champs cultivés. De nombreux *Carabidae* peuvent ainsi être disponible pour se rendre « utiles » aux agrosystèmes en jouant tout d'abord le rôle de prédateur face aux ravageurs, mais également de phytophage assurant un rôle potentiellement important dans la régulation des adventices (Liebman et Gallandt, 1997, Bohan et al., 2001).

3 - Les aménagements agro-parcellaires

Les bordures de champs, en plus de fournir un abri, une réserve de nourriture et un site d'hivernation, vont permettre de protéger les populations des conséquences de l'utilisation de pesticides, de l'effet des pratiques culturales à des périodes cruciales de leur développement ou encore de perturbations aléatoires. Cependant, ces éléments linéaires doivent être suffisamment perméables pour permettre la recolonisation de nouveaux habitats.

Pour certaines espèces, la présence de sites peu perturbés à proximité des cultures peut être déterminante pour la « consolidation » des populations. Les *Carabidae* seraient ainsi deux fois plus abondants dans les champs adjacents bordés par des aménagements agro-parcellaires, que dans des champs sans aménagements périphériques (Hance, 2002). Ces sites auront une fonction de réservoir en hiver et de point de départ de recolonisation des champs au printemps. Il y a ainsi des échanges d'individus entre les zones cultivées et les zones non cultivées (Pffiffer et Luka, 2003). On a pu observer que les *Carabidae* se dispersaient entre habitats de stabilités diverses et que les champs présentant des zones refuges abritant le maximum d'individus. Le suivi par radar indique un net déplacement journalier. De même pour la technique du marquage-recapture qui fait état d'un mouvement allant jusqu'à 58m par jour.

Le type de gestion de bords de champs utilisé va en partie expliquer la composition des communautés (Aviron et al., 2003). En règle générale, les bords de champs sans entretien sont caractérisés par une plus forte abondance en espèces forestières, de grande taille et peu mobiles, alors que les bordures soumises à des pulvérisations répétées d'herbicides abritent plutôt des espèces dites « agricoles ». La réponse des communautés aux perturbations de ces aménagements va également être fonction du contexte paysager. Ainsi, les populations les plus sensibles comme les espèces forestières, pourraient se maintenir dans un contexte paysager boisé. Les haies et les bosquets y joueraient un rôle refuge facilitant la recolonisation des milieux perturbés. Les communautés de milieu ouvert, composées de nombreuses espèces ubiquistes, seraient elles moins sensibles aux perturbations. Il est donc important d'appréhender l'intérêt des aménagements agro-parcellaires dans une vision plus globale en s'attardant sur les notions de corridor écologique et de connectivité des éléments fixes.

L'impact des bordures de champs serait lui plus important que l'impact des pratiques culturales. La présence d'aménagements de bordure permet une diversification des habitats et favorise une plus grande diversité en *Carabidae* (Diwo et Bout, 2004). Les habitats semi-naturels que sont les aménagements de bordure sont favorables aux insectes auxiliaires zoophages. En effet, 90 % de ces derniers en ont besoin à une ou plusieurs périodes de l'année, alors que c'est le cas pour seulement 50 % des ravageurs (Keller et Hani, 2000). Fournier (1998) et Rougon (2001) révèlent une importance des haies et des bandes enherbées sur la diversité de ces auxiliaires (dans le sud du bassin parisien). Ces aménagements auraient un rôle de réservoirs d'auxiliaires, dans lesquels ils trouveraient un « abri » pendant les périodes difficiles.

La caractérisation des espèces caractéristiques d'un aménagement, d'une culture ou ubiquistes de ces deux milieux, abordée par Pineau et al. (2004), montre l'évolution de différentes espèces dans trois composantes du système, à savoir la haie, la bande et la culture. Il apparaît ainsi qu'*Anchomenus dorsalis* serait très présent dans la haie et la culture avec

respectivement 40 % et 42 % tandis que *Poecilus cupreus* est très faiblement représenté dans la haie (3,6 %) et ne cesse d'augmenter en passant de la bande (21,4 %) à la parcelle où il atteint 75 %. Cette espèce s'est très bien adaptée aux champs cultivés, on peut à présent admettre qu'elle est caractéristique des milieux ouverts cultureux. *Derron* et *Blandenier* (2002) vont dans ce sens et montrent qu'en milieu ouvert cette espèce domine largement en culture, pour décroître dans la prairie et atteindre son niveau le plus bas dans la jachère. Enfin, *Harpalus affinis*, espèce reconnue comme inféodée aux milieux ouverts, est une espèce représentative de la haie et de la bande enherbée (40% pour les deux milieux). Cette même espèce est aussi considérée comme une espèce indifférente, qui peut être présente en plein champ, comme dans les bordures (*Rougon*, 2001).

3 - 1 Les bandes enherbées

La diversité et les assemblages de populations qui y sont présents sont probablement plus liés à la nature du couvert végétal de ces bandes et au mode d'entretien (fauchage, broyage...) qu'au système d'exploitation lui-même. Il est en effet reconnu que les communautés sont nettement influencées par la composition végétale, l'action de la végétation étant un élément majeur en termes de microclimats et de ressources alimentaires (*Garcin et al.*, 2004).

En maintenant le niveau de population des auxiliaires, la bande enherbée joue un rôle de « réservoir » à auxiliaires lors de l'arrivée des ravageurs. L'étude des migrations tout au long du printemps montre dans un premier temps une arrivée des *Carabidae* à l'intérieur des parcelles et un retour en fin de saison. La bande permet ainsi de préserver des équilibres naturels fondamentaux, qui n'existent plus à l'intérieur du champ cultivé. Après la récolte, une forte augmentation de l'abondance d'auxiliaires est constatée dans la bande, elle constitue donc effectivement une zone de refuge face aux perturbations (*Cultivar*, 2008).

Une expérience de capture-recapture a permis d'évaluer l'effet d'une culture d'orge et de la largeur de différentes bordures sur le déplacement d'un champ à l'autre (*Frampton et al.* 1995). Le mouvement de *Harpalus rufipes*, *Pterostichus melanarius* et *Pterostichus niger* (trois espèces polyphages abondantes en culture et de grande taille, donc facilement manipulables et marquables) est moins important à travers la bande enherbée qu'à travers le champ d'orge, nous indiquant que la bande présente une plus faible perméabilité pour ces espèces que la culture. Bien sûr, d'autres variables influent sur leur déplacement comme la présence de nourriture, l'encombrement du sol, son « relief » plus ou moins accidenté ou la largeur de la bande. Ces résultats sont donc à analyser à la lumière de la dynamique des populations de *Carabidae* sur une exploitation agricole, car leur efficacité en tant qu'ennemis naturels des ravageurs ne dépend pas uniquement de leur aptitude à pénétrer dans le champ depuis leur site d'hivernation mais aussi de leur mobilité sur une plus large échelle, d'un champ à un autre.

Frank et al. (2007) ont travaillé sur l'état nutritionnel, paramètre pouvant influencer la perméabilité de la bande enherbée. Il s'agit d'une mesure « sensible », qui reflète le potentiel reproducteur des insectes en intégrant les facteurs abiotiques et biotiques. En effet, le calcul de l'état nutritionnel est à relier aux paramètres décrivant l'habitat et au sexe. Ainsi, la mesure

de cet état, associé au recensement de populations, seraient de bons indicateurs permettant d'évaluer la qualité du milieu du point de vue des ressources. Il semble intéressant de s'y attarder dans la mesure où la quantité et la qualité des ressources peuvent potentiellement affecter la « valeur adaptative » et la dynamique de population des communautés (Wallin et al., 1992 ; Bommarco, 1999 et Ostman, 2005).

- *L'activité-densité est affectée par l'âge des bandes enherbées?*

Agonum muelleri, *Anchomenus dorsalis*, *Anisodactylus binotatus*, *Pterostichus vernalis* et *Poecilus cupreus* ont été piégés dans 16 bandes âgées de 1 à 4 ans. On observe qu'*Anisodactylus binotatus* est influencé positivement par le « vieillissement » de la bande contrairement à *Agonum muelleri*. Il n'y a pas d'effet sur l'activité-densité observé sur les 3 autres espèces. Le comportement d'*Anisodactylus* s'explique par le fait qu'outre son régime carnivore, il se nourrit aussi de végétaux, et est donc potentiellement favorisé par l'augmentation de la végétation, à l'inverse d'*Agonum muelleri* qui préfère les végétations éparses (Marggi, 1992). L'étude illustre le fait que la présence d'un impact sur l'activité-densité qui diffère selon les espèces.

- *Les conditions nutritionnelles sont affectées par l'âge des bandes enherbées?*

Pour ces 5 espèces de *Carabidae*, l'état nutritionnel augmente avec l'âge des bandes. On note une augmentation nette à partir de la deuxième année. Les bandes âgées de 2 ans et plus offrent des conditions plus optimales qui conduisent à des changements dans les assemblages d'espèces. Ceci est en partie expliqué par le fait que la première année d'implantation les bandes sont plus soumises aux variations des amplitudes diurnes. Elles ont donc une complexité structurale plus faible, c'est-à-dire présentent moins de refuges et de proies. Le rapport proies-prédateurs est ainsi souvent plus faible la première année mais tend à augmenter avec l'augmentation de la complexité structurale. Les résultats confirment que la qualité des conditions nutritionnelles augmente avec l'âge des bandes enherbées, susceptible d'améliorer le potentiel de reproduction.

- *Y'a-t-il des signes de compétitions intra ou inter-spécifiques ?*

L'étude de l'activité-densité et de l'état nutritionnel permet d'explorer ces compétitions intra-guildes qui pourraient avoir un impact sur le contrôle des ravageurs. Les données ont mis en évidence une compétition intra et inter-spécifique. On constate ainsi l'existence d'une relation négative entre état nutritionnel et activité-densité chez *Pterostichus vernalis*. Pour *Agonum muelleri*, l'état nutritionnel diminue considérablement avec l'augmentation de *Poecilus cupreus*. L'effet inverse reste marginal, la compétition interspécifique est donc asymétrique (Thiele, 1977). Ceci peut s'expliquer par le fait que pour des ressources similaires, *Poecilus cupreus* est de plus grande taille. C'est une des premières découvertes en habitats naturels d'une interférence entre prédateurs.

Toutes ces observations soulignent l'importance de l'âge des habitats semi-naturels et leur rôle potentiel dans le contrôle biologique au sein des agrosystèmes. Il est recommandé de maintenir sur plusieurs années ces bandes enherbées. Plusieurs *Carabidae* auraient une descendance plus nombreuse dans les bandes plus vieilles, ce qui conduirait à une plus grande densité dans les parcelles adjacentes et ainsi favoriserait l'élimination des nuisibles. Les

facteurs caractérisant l'habitat comme le couvert végétal, la teneur en eau du sol, la taille de cet habitat et le contexte paysager sont également à prendre en compte car ils ont une influence forte sur la distribution des prédateurs.

3 - 2 Les haies

Les haies fournissent potentiellement abris et ressources tandis que les réseaux de haies ont un rôle de « corridor écologique » pouvant permettre la colonisation d'espèces sylvatiques là où elles avaient disparues. Ce type d'aménagement modifie les caractéristiques physiques du milieu comme la présence de microclimat(s), la circulation de l'eau ou le régime des vents (Dajoz, 2002).

Une étude réalisée dans une zone intensément cultivée de la Beauce a révélé que la mise en place d'une haie à côté d'un champ de blé entraîne une réorganisation spatiale des peuplements de *Carabidae*. Ainsi, Fournier (1998) a montré que l'implantation de haies en système intensif permet une augmentation de la richesse spécifique des *Carabidae*, passant de 30 à 44 espèces sur une échelle de temps relativement courte de trois ans. A mesure que l'on s'éloigne de la haie, la richesse spécifique diminue, et la dominance de certaines espèces s'accroît. L'importance relative des espèces les plus abondantes augmente quand on entre dans la culture. Fournier s'est alors intéressé aux 2 espèces majoritaires échantillonnées sur l'ensemble de l'expérimentation (*Pterostichus melanarius* et *Poecilus cupreus*) et constate qu'elles présentent des distributions spatiales différentes : la première aurait une préférence pour la culture et la deuxième une préférence nette pour la haie.

La haie semble avoir un rôle attractif pour certaines espèces, comme *Pseudoophonus rufipes* ou *Harpalus affinis*. L'introduction de haies en système intensif a permis également une augmentation de la richesse spécifique. L'apparition de nouvelles espèces amène à penser que la haie est un élément favorable à la biodiversité et que l'agro-écosystème est un environnement évolutif (Lövei et al., 2003). Il est à noter également que les espèces forestières sont plus abondantes dans les réseaux de haies denses et interconnectées (Millan de la Pena et al., 2003). Ainsi, *Nebria brevicollis* et *Steropus madidus*, qualifiées d'espèces forestières ubiquistes, ont une préférence marquée pour la haie (Pineau et al., 2004).

Les haies peuvent avoir une action très rapide sur les communautés, une haie de 2 ans seulement aurait ainsi une meilleure richesse spécifique que les champs environnants (Fournier et Loreau, 1999). En plus de l'âge et la taille, la composition des haies a son importance. De même, on note que les haies situées autour de petites parcelles (2,5 à 9 ha) en grandes cultures sont capitales, car elles permettent potentiellement d'obtenir et/ou de favoriser une biodiversité spécifique, bénéfique agronomiquement. Ainsi les haies constituent une des bases de la lutte biologique intégrée, que l'on peut qualifier de naturelle et peu onéreuse. Cette manipulation des auxiliaires est en quelque sorte une « assurance biologique à long terme pour l'agriculteur » (Rougon, 2001).

3 - 3 Les bosquets

Le morcellement des habitats forestiers en milieu agricole est préjudiciable en particulier pour les espèces forestières qui peuvent alors difficilement assurer le maintien de leurs populations et par là même remplir leur fonction d'auxiliaire des cultures. Conserver les larges « patchs » et maintenir les connections entre les patchs est selon Niemela (2001) nécessaire pour pallier à cet effet de morcellement. Fournier (1998) avance ainsi que les reliques boisées n'hébergent que très peu d'espèces de *Carabidae* typiquement forestières. *Abax parallelepipedus*, *Abax parallelus*, *Pterostichus madidus*, de nombreuses espèces de *Carabus* et dans une moindre mesure *Nebria brevicollis* semblent inféodées à ce type de milieu. Il paraît intéressant de conserver ces espèces dans les parcelles agricoles en plus du cortège d'espèces typique des milieux ouverts dans un objectif d'optimisation de la lutte contre les ravageurs.

Le bois demeure, selon Dajoz (1993), le milieu le plus pauvre en *Carabidae*. Ce constat est également observé par Thiele (1977) avec 1.03 à 11.90 individus échantillonnés par jour en moyenne selon la culture contre 0.43 en chênaie-hêtraie et 0.13 à 0.73 en chênaie-charmaie.

L'étude des bosquets révèle que la superficie serait un facteur important à considérer. Cependant, le facteur « isolation » est aussi un élément majeur à prendre en compte, en plus du facteur « taille ». En effet, les petits patchs isolés sont caractérisés par une faible richesse spécifique tandis que les petits patchs moins isolés ont une richesse spécifique comparable aux grands patchs. Ceci s'explique par le fait que plusieurs espèces forestières sont absentes des petits patchs, car ces espèces, strictement forestières, se situent seulement dans les forêts continues. Ces « spécialistes » sont généralement aptères ou brachyptères, ce qui entrave probablement leur mouvement à travers les champs, entre patchs forestiers. Ces bosquets permettent souvent la conservation de petites populations d'espèces du genre *Carabus* comme *C. problematicus*, *C. violaceus purpurascens* et *C. auronitens*. Ces espèces, bien que forestières, peuvent se déplacer dans les parcelles sur des distances de plusieurs mètres.

L'étude de la capacité de dispersion des espèces montrent que les bosquets, probablement du fait de leur petite taille, de leur forme, et de leur isolement, ne semblent pas favorables à l'établissement de populations à faible pouvoir de dispersion. Ces « reliques » ne peuvent pour les *Carabidae* faire office de forêts anciennes, qui elles se situent à des stades avancés dans la dynamique de végétation. Il est donc nécessaire de favoriser l'interconnection entre ces milieux « non anthropisés » pour assurer le maintien des populations plus forestières, à capacité de dispersion réduite.

Les bosquets situés à proximité des cultures abritent une faune forestière originale. Malgré leur isolement et leur superficie réduite, ils renferment une faune forestière assez diversifiée, bénéfique agronomiquement, ce qui justifie leur conservation. Il existe une relation entre surface des bosquets et richesse spécifique (Dajoz, 1993). Néanmoins, il semble nécessaire de recenser les populations d'insectes selon une gamme d'éléments boisés de superficie variable et de « degré d'isolement » variables.

3 - 4 Conclusion

En conclusion, il semble que les bandes enherbées, les haies et les bosquets, de par leur présence à proximité de chaque parcelle, contribuent activement à la diversité de *Carabidae* observée en parcelle et auraient une forte influence sur la structuration des communautés. Les principaux bénéfiques observés sont un rôle de protection face aux perturbations du milieu, de zone dite « de stabilité » pour l'hivernation et de réservoir naturel de proies potentielles. De nombreuses espèces nichent dans ces formations de lisière, et à maturité, les *Carabidae* entrent dans les parcelles, à la recherche de ressources ou de partenaires sexuels (Rougon, 2001). Ce sont d'ailleurs ces aménagements (haies, bandes et bosquets) qui ont une influence hautement significative sur les assemblages, en comparaison avec d'autres habitats tels que les prairies ou les jachères.

En termes de contrôle biologique, l'impact des « refuges » sur les champs adjacents est majeur. A partir de ces habitats de bordures, les individus vont pouvoir coloniser des sites transitoires comme les cultures annuelles durant les périodes favorables. Par ailleurs, dès que la qualité de ces habitats temporaires diminue, les *Carabidae* ont la possibilité de retourner nicher dans ces habitats permanents, ainsi on peut observer des colonisations dites cycliques entre habitats temporaires et habitats permanents.

L'âge des aménagements est un élément non négligeable, on va notamment observer un remplacement progressif des espèces pionnières par des espèces pérennes. La dynamique étant alors plus stable, les aménagements hébergeront potentiellement une faune plus riche en auxiliaires zoophages (Thomas et al., 1992). Frank (1997) trouve ainsi que les zones refuges deux ans après l'implantation présentent une richesse spécifique augmentée.

Une des perspectives semble être l'acquisition d'informations sur la perméabilité des éléments linéaires et de leur effet sur la dispersion, qui semble non négligeable. Ces analyses permettraient idéalement d'affiner les modèles de dynamique spatiale des différentes populations et donc de fournir une aide à la conservation des espèces de *Carabidae* de façon ciblée. Enfin, la notion de corridor biologique, visant à relier dans un milieu différents habitats fonctionnels, paraît capitale pour l'entomofaune utile. La lutte biologique par conservation des habitats doit ainsi passer par une connaissance plus poussées de l'écologie de chaque espèce spécifique afin de pouvoir apporter des éléments de gestion concrets.

4 - Analyse du paysage

Des changements dramatiques sont observés dans les paysages agricoles depuis les années 1950. Les terres agricoles ont été de plus en plus exploitées dans une perspective d'intensification, encouragée par le progrès de la mécanisation et les campagnes de remembrement. Cette intensification des pratiques a conduit à un agrandissement des champs, au retrait des haies et des bosquets, ayant pour conséquence une drastique « simplification » des paysages, laissant place à de nouveaux milieux ouverts, caractérisés par la rareté de leurs éléments fixes. Souvent, l'altération de la diversité observée dans les agrosystèmes est documentée à petite échelle, c'est-à-dire en termes de pratiques agricoles ou de gestion des éléments non cultivés, mais peu à l'échelle du paysage. Ceci s'explique par le fait qu'à grande échelle, l'étude de la biodiversité est complexe, et ce principalement pour deux raisons :

- *D'une part, à quelle échelle se place-t-on pour être le plus représentatif possible?*

Chaque individu possède une capacité de dispersion propre et perçoit son environnement à une échelle spécifique. En général, les espèces peu mobiles le perçoivent à petite échelle tandis que les plus mobiles le perçoivent à une plus large échelle. Ainsi, *Anchomenus dorsalis*, *Poecilus cupreus* et *Pterostichus melanarius* seraient capables de se déplacer sur des distances de 100 à 300 mètres pour une période courte de 2 semaines (Welling, 1990). Il apparaît même que *Pterostichus melanarius* pourrait parcourir plus de 100 mètres en 48h (Thomas et al., 1998). Ces 3 individus perçoivent donc leur environnement selon une échelle plus grande. La recherche de proies potentielles s'effectue ainsi sur une plus grande superficie dans les exploitations. Enfin, certaines espèces sont de bons voiliers. Ainsi, *Pseudoophonus rufipes* peut être fréquemment observé se déplaçant de champ en champ en fin de journée durant l'été. Pour ces espèces, l'échelle à considérer est bien évidemment encore plus large.

- D'autre part, il faut également intégrer la complexité structurale du paysage, caractériser les contrastes, et multiplier les observations dans plusieurs systèmes d'exploitation.

En effet, il existe une relation entre les systèmes d'exploitation et les différents schémas paysagers dans un objectif de conservation des *Carabidae* en milieu agricole (Millan de la Pena et al., 2003 et Aviron et al., 2005). L'étude des pratiques agricoles est surtout réalisée à l'échelle parcellaire (Pervanchon et al., 2005), ce niveau d'observation étant le plus aisé et le plus incontournable, dans la bibliographie. Cependant, la biodiversité ne se limite pas qu'à cette unique échelle. La zone d'étude la plus adaptée à une compréhension aussi précise que possible de la structure des communautés de *Carabidae* en grandes cultures, est celle qui couvrirait un maximum de paysages différents et une large gamme d'habitats à l'intérieur de ceux-ci.

Les *Carabidae* présentent des exigences différentes concernant les ressources, l'hivernation et la reproduction durant leur cycle de vie, ils vont donc dépendre de la disponibilité et de la diversité des habitats présents dans un paysage donné. Dans les paysages agricoles, composés de cultures et de zones dites « non cultivées », le déplacement de la faune entre les différents biotopes semble facilité par la présence de corridors linéaires comme les haies, les bandes enherbées, et autres bordures de champ. La capacité de dispersion à l'échelle paysagère est considérée comme un élément permettant de discriminer les espèces sensibles aux pesticides, aux pratiques agricoles en général, mais aussi pour dégager sur le long terme des tendances biogéographiques. L'étude des *Carabidae* à une échelle plus globale se profile donc comme étant une étape nécessaire à une meilleure compréhension, des mouvements de l'entomofaune, et, en perspective, comme un préalable à la prédiction de ceux-ci.

4 - 1 Contexte et unité paysagère

Les assemblages d'espèces sont fortement déterminés par le contexte paysager (Aviron et al., 2003). Ce résultat coïncide avec les conclusions de précédents travaux, qui avaient présenté le paysage comme étant le facteur dominant pour les assemblages spécifiques (Weibull et al., 2003). L'hétérogénéité paysagère va ainsi influencer la diversité des assemblages d'espèces au sein des communautés dans les différents éléments du paysage. Par exemple, 2 haies similaires en termes de composition et de positionnement par rapport aux champs adjacents, situées dans un contexte paysager différent, diffèreront au niveau de la structure de leurs communautés d'insectes (Aviron, 2005).

Il s'avère que les unités paysagères sont les variables les plus importantes, qui ont une influence prépondérante sur les assemblages des communautés. Les habitats semblent intervenir de façon secondaire. Le principal effet des unités paysagères est en réalité la combinaison de l'impact du contraste du paysage et de l'intensité des systèmes d'exploitation agricole. Cependant, l'effet « site » reste le premier facteur influençant les organismes, les différences de communautés entre les unités paysagères reflétant ainsi en grande partie les variations causées par des différences pédoclimatiques à l'échelle locale (Pfiffner et Luka, 2003).

L'effet du paysage semble donc pouvoir masquer les potentiels effets locaux des modes de gestion parcellaire et peut ainsi parfois occulter les effets positifs ou négatifs de certains systèmes d'exploitation, selon le contexte paysager dans lequel ils s'inscrivent. Les paysages complexes amélioreraient localement la diversité au sein des agrosystèmes et pourrait contrebalancer l'impact négatif des systèmes intensifs. C'est une des raisons pour lesquelles les programmes agro-environnementaux doivent inclure dans leurs analyses l'influence marquée du paysage sur la diversité locale. La régulation exercée par les prédateurs est donc fonction des caractéristiques du paysage. L'évaluation des services écosystémiques doit donc être envisagée à une échelle plus large.

La description du paysage apparaît comme essentielle pour chaque site où les études visant à un recensement des *Carabidae* sont menées. Les variables à prendre en considération pour étudier la distribution des individus peuvent être : la longueur des haies, la superficie des éléments forestiers, le pourcentage de prairies permanentes et le pourcentage des différentes cultures présentes (Millan de la Pena et al., 2003). Par la suite, afin d'optimiser l'interprétation des résultats, il est souhaitable d'utiliser des variables synthétiques telles que l'ouverture du paysage, sa connectivité et son hétérogénéité. Il est également préférable de s'intéresser aussi à l'importance de l'isolation des divers éléments paysagers, à leur taille, à leur positionnement relatif mais aussi à la composition de ces habitats rémanents.

4 - 2 Concept de métapopulation

Le recensement des insectes qui peuplent les milieux agricoles correspond à l'échantillonnage d'une population régionale plus complexe, dite métapopulation, au sein de laquelle interviennent des processus de colonisation et d'extinction (Hanski et Gilpin, 1991 ; Hansson, 1991). Chaque espèce, surtout lorsqu'elle est peu abondante, peut disparaître temporairement puis réapparaître suite à l'émigration d'individus issus de populations voisines présentes dans des zones proches. Cependant, il est nécessaire d'insister sur le fait que les changements de composition spécifique ne touchent que les espèces rares et que le peuplement global demeure stable au cours de l'année (Dajoz, 1993). Dans son étude, Dajoz constate que les 10 espèces les plus abondantes sont les mêmes cinq ans plus tard. Il semble que des structures de communautés dites en métapopulations ont potentiellement une action tampon sur les effets de la fragmentation, évitant ainsi les extinctions locales de populations.

Les *Carabidae* forestiers occupant les haies et les bosquets se structureraient de cette façon dans les paysages agricoles, ceci expliquant le fait que les espèces ayant des capacités de dispersion limitées sont dépendantes de la connectivité de ces habitats et de la distance entre les « patchs » présents dans le paysage (Burel et Baudry, 1995). Ce résultat indique que

les bons « disperseurs » seraient aptes à maintenir leurs populations dans les petits habitats isolés en faisant usage de leur capacité à recoloniser les patchs vides.

La dispersion des espèces dites spécialistes peut donc être améliorée en favorisant la présence de corridors comme les haies ou d'autres habitats linéaires appartenant à la strate arborée, ceci étant en particulier destiné aux populations d'espèces forestières. Le l'attraction, le maintien et la survie des espèces de *Carabidae* forestières dans les paysages à prédominance agricole semble être un enjeu majeur puisque ces dernières sont caractérisées par des individus généralement de grandes taille et possédant une capacité de prédation importante vis à vis des ravageurs de cultures.

Les connaissances dont l'on dispose pour chaque espèce concernant leur capacité de dispersion et leurs préférences d'habitat feraient de ce taxon un indicateur utile pour estimer la sévérité de la fragmentation du paysage. Cependant, la dynamique des métapopulations au niveau spécifique incluant l'extinction de certaines populations et la recolonisation de certains milieux sont un élément majeur à considérer, mettant en perspective l'intérêt d'une étude à long terme.

4 - 3 Analyse multi-échelles

La richesse spécifique est influencée par des facteurs agissant à différentes échelles (*Dauber et Purtauf, 2007*). Une analyse se limitant à une échelle unique présente le risque de conduire à une mauvaise interprétation des données obtenues et accorder importance relative à un facteur donné selon l'échelle d'observation considéré. En conséquence, l'analyse multi-échelles, de plus en plus commune en écologie du paysage, revêt une importance particulière.

Ce type d'analyse a pour but l'identification la plus précise possible de l'importance relative de caractères locaux comme l'habitat (pratiques agricoles, sol, végétation, etc...) et globaux comme la composition du paysage (pourcentage de zones non cultivées, etc...). Cependant, opter pour l'analyse multi-échelles nécessite d'avoir des éléments valides, et suffisamment précis, à l'échelle à laquelle les processus écologiques opèrent. Les insectes trouvent leurs ressources dans divers habitats spatialement distincts et l'occurrence d'une espèce dans un site donné est fonction d'une multitude de facteurs agissant à différentes échelles spatiales. En écologie, le contraste observé au niveau de la richesse spécifique locale est expliqué localement par la nature des conditions abiotiques qui varient spatialement et temporellement mais également à une plus large échelle, intégrant alors les processus de colonisation et d'extinction (*Niemela, 2001*).

Les principales limites de cette analyse multi-échelles sont au nombre de 4 :

- définir la ou les bonnes échelles, les plus pertinentes étant déterminées en prenant en compte les perceptions environnementales des *Carabidae*.
- pallier au manque de compréhension quant à la variation de l'hétérogénéité spatiale et aux contrastes observés dans le paysage, liés avec les changements d'échelle.
- Intégrer l'influence du choix de l'échelle qui infère sur les relations entre les organismes et l'habitat mais aussi entre les organismes et le paysage, ce qui est susceptible de changer les résultats et de modifier les modèles statistiques générés suite à l'analyse des données.

4 - 4 Conclusion

L'élément majeur à considérer est le fait qu'il n'existe pas d'échelle correcte ou optimale, mais que plusieurs échelles sont potentiellement pertinentes pour effectuer une comparaison des contrastes paysagers rencontrés.

L'avancée actuelle de l'écologie du paysage met à notre disposition des concepts et des méthodes qui favorisent une prise en compte explicite et potentiellement optimale de la dimension spatiale des processus (Burel et Baudry, 1999). L'approche territorialisée des activités agricoles, tenant compte de la dynamique des espèces, et particulièrement de leur pouvoir de dispersion à grande échelle, est une étape qui apparaît comme de plus en plus indispensable. L'intégration des dimensions temporelles et spatiales à l'échelle du paysage met en perspective de nouveaux éléments en matière de gestion de la biodiversité et d'évaluation agri-environnementale. L'écologie du paysage semble être un outil à même d'optimiser la reconnaissance des « unités de fonctionnement » au-delà de la parcelle, qui doivent devenir des « unités d'action ».

Les résultats obtenus jusqu'ici soulèvent la nécessité dans le cadre de programmes agro-environnementaux de la promotion d'un réseau connectant des éléments du paysage permanents, à grande échelle, pour assurer la préservation de la biodiversité des *Carabidae* en système intensif. Un exemple concret serait la plantation de haies ou la conservation de terres arables à proximité de prairies permanentes. L'agriculture a conduit à l'apparition de toute une typologie de paysages, chacun d'eux ayant sa propre « histoire paysagère » et/ou sa dynamique, les communautés de *Carabidae* actuelles demeurent le reflet des changements qui ont été observés dans chaque paysage.

IV – CONCLUSION GENERALE

Les *Carabidae* peuvent être envisagés comme de réels outils permettant la caractérisation des milieux et l'aide à la gestion agricole. Cependant, afin d'aboutir à l'optimisation la plus fidèle à la réalité possible de cet outil, il semble nécessaire que les entomologistes effectuent un certain nombre d'études sur les points restant à élucider. Une

des perspectives considérées est le développement d'études autoécologiques, destinées à « combler » le manque apparent d'informations sur les dynamiques de populations, mais aussi à améliorer la connaissance des cycles de développement et des régimes alimentaires. Tout ceci a pour but d'affiner les méthodes d'analyses en y intégrant les variations de caractères spécifiques, qui permettent d'envisager une réponse aux perturbations favorable à l'espèce. Par ailleurs, il devient ainsi possible d'établir des référentiels donnant une répartition potentielle des espèces, que l'on pourra comparer à la répartition réelle. On pourra ainsi développer et rendre « opérationnelle » la notion de rareté et d'espèce vulnérable. Ces référentiels permettraient alors une caractérisation rapide des différents milieux, basée sur l'observation de la distribution de ces espèces clés et de la faune qui y est associée, *Carabidae* et ou autres insectes...

Quelques espèces communes en milieu agricole, faisant l'objet de nombreuses études peuvent être citées. Ainsi, *Pterostichus melanarius*, *Pseudoophonus rufipes*, *Metallina lampros*, *Poecilus cupreus*, *Anchomenus dorsalis*, *Agonum muelleri*, *Harpalus affinis*, et *Trechus quadristriatus* seraient des espèces en majorité inféodées au milieu agricole, comme en témoigne leur recensement dans plus de 67 % des zones agricoles étudiées en Europe du Nord (Thiele, 1977). Ces espèces, en plus d'être constantes dans le milieu, ont généralement une activité-densité relativement importante, des variations selon les exploitations pouvant être observées. Il semble évident que de grands prédateurs polyphages tels que *A. dorsalis*, *P. cupreus* et *P. melanarius*, peuvent être considérés comme des auxiliaires de culture. Ces espèces sont généralement accompagnées de tout un cortège d'autres auxiliaires, et vont ainsi pouvoir « écrêter » les pics d'infestation des principaux ravageurs de grandes cultures, à savoir principalement les limaces et les pucerons. On peut notamment citer les espèces forestières capables de subsister dans les agrosystèmes grâce aux différents aménagements agro-parcellaires présents, ces espèces possédant un important potentiel de régulation des nuisibles.

Cette synthèse bibliographique a permis de donner un aperçu de l'influence des pratiques agricoles sur l'activité-densité et/ou la distribution de différentes espèces de *Carabidae* y compris celles présentant un intérêt agronomique. D'un point de vue global, les impacts sur la diversité ou la composition des peuplements ont été évoqués, qu'ils soient liés à la modification de la structure des habitats, aux méthodes culturales ou aux types de cultures. Le caractère généralement annuel des grandes cultures fait d'elles des écosystèmes temporaires et perturbés. Ainsi, les auxiliaires de cultures ne trouvant ni refuge, ni les ressources indispensables à leur survie, vont voir leurs populations diminuer voire s'éteindre temporairement. Ces disparitions sont la conséquence d'interventions culturales défavorables aux *Carabidae*, comme les labours profonds, ou l'ensemble des pratiques liées à une conduite intensive des parcelles, notamment l'utilisation de produits phytosanitaires. En l'absence de régulateurs naturels ou en cas d'arrivée trop tardive de ceux-ci, les populations de ravageurs vont alors pouvoir se multiplier et envahir la nouvelle culture. C'est pourquoi il est nécessaire de favoriser l'environnement immédiat des parcelles et de mettre en place des méthodes de cultures qui permettraient le maintien d'un « équilibre biocénétique » durant toute l'évolution de l'agro-écosystème. Les éléments les plus à même de soutenir ces populations d'auxiliaires sont les aménagements agro-parcellaires. En effet, ces derniers, en garantissant une certaine stabilité du milieu à proximité des cultures, s'avèreront être utiles à de nombreuses espèces, notamment en étant le point de départ de recolonisations spontanées.

Lemesle (2004), insiste sur la nécessité des aménagements à l'échelle de la parcelle et du paysage, en prônant la réhabilitation d'une approche globale des milieux, basée sur l'optimisation des surfaces de compensation écologiques (SCE) tels que les bandes enherbées, les inter-cultures, les chemins, les jachères temporaires, les haies, les bosquets, les mares, etc ... L'importance des zones refuges comme réservoirs d'ennemis naturels, permettant d'assurer un contrôle efficace en lutte biologique en grandes cultures est avéré. La diversification des agrosystèmes via la promotion de ces habitats refuges semble être une stratégie intéressante dans un objectif de maintien des populations de *Carabidae* dans les paysages agricoles perturbés, ceci afin de limiter la présence de ravageurs à des seuils raisonnables. Il semble également intéressant de préciser qu'outre leur rôle d'auxiliaires, les peuplements de *Carabidae* ont une place importante dans le réseau trophique, car ils représentent une part considérable de la biomasse.

Le véritable challenge se situe dans l'identification des paramètres qui régissent la diversité à l'échelle du paysage. Ainsi, l'agencement actuel des différents habitats constituant le paysage, et ce pour les différents types de systèmes d'exploitation existants, laisse entrevoir la nécessité de leur intégration dans les politiques agro-environnementales, dans un objectif de conservation de la biodiversité dans les paysages agricoles. De plus, il apparaît nécessaire d'agir sur les paysages agricoles de façon à pérenniser une certaine diversité de *Carabidae* en favorisant en particulier ceux dont l'action de régulation des ravageurs est reconnue. En effet, intégrer la connaissance du/des rôle(s) de ces aménagements, à différentes échelles, faciliterait l'élaboration de lignes directrice orientant la gestion de la conservation des insectes auxiliaires. Cependant, selon le contexte paysager, certaines mesures de gestion peuvent s'avérer inefficaces. En conséquence, il semble nécessaire que les plans de gestion et d'aménagement pour la conservation des espèces auxiliaires dans les paysages agricoles intègrent les pratiques agricoles conduites localement, ainsi que les facteurs dits « paysagers ».

L'agriculture actuelle se trouve face à un défi complexe, devant d'une part assurer le maintien d'une productivité optimale, et d'autre part garantir l'absence d'effet préjudiciable des pratiques sur la biodiversité présente en milieu agricole, les produits phytosanitaires étant la cible principale. Un des moyens de réduire leur utilisation peut être la lutte par conservation, basée sur un aménagement des agrosystèmes destiné à favoriser les espèces prédatrices d'intérêt. Ce dernier consiste principalement en un développement des zones d'intérêt à proximité des cultures, éléments largement susceptibles de fournir les habitats et les ressources nécessaires à la survie des auxiliaires. La lutte par conservation et gestion des habitats est une méthode de lutte biologique développée récemment, les recherches au niveau mondial ayant débuté dans les années 1980. Bien que les phénomènes mis en jeu demeurent très complexes, l'amélioration des connaissances sur la bio-écologie des espèces, et la prise en compte et l'intégration de la dimension spatiale des phénomènes observés mettent en perspective une gestion globalisée et bien comprise des agro-écosystèmes.

Références bibliographiques

Anderson J.M., 1972. Food and feeding of *Notiophilus biguttatus* (Coleoptera, Carabidae). Rev. Biol. Ecol. Sol, 9 : 177 – 184.

Arvalis., 2003. Impact des pratiques culturales sur les populations d'arthropodes.

Aviron S., et al., 2003. Impacts à long terme des pratiques agricoles sur les communautés de Coléoptères Carabiques dans différents contextes paysagers : Colloque "Evaluation des risques environnementaux pour une gestion durable des espaces ", p 91 – 97.

Aviron S., et al. 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity: Agriculture Ecosystems and Environment.

Ayre K., 2001. Effect of predator size and temperature on the predation of *Deroceras reticulatum* (Muller) (*Mollusca*) by carabid beetles. Journal of Applied Entomology, 125 : 389-395.

Baker A.N. et Dunning R.A., 1975. Some effects of soil type and crop density on the activity and abundance of the epigeic fauna, particularly *Carabidae*, in sugar-beet fields. Journal of Applied Ecology, 12 : 809 – 818.

Barbier T et Ythier E., 2001. Les arthropodes : des indicateurs biologiques dans les agroécosystèmes, ICTF, 26pp.

Barone M, et Frank T., 2003. Habitat age increases reproduction and nutritional condition in a generalist arthropod predator: *Oecologia.*, vol. 135, n°1, pp. 78-83 [6 page(s) (article)] (49 ref.).

Basedow T., Rzehak M. et Voss K., 1985. Studies on the effect of deltamethrin sprays on the numbers of epigeal predatory arthropods occurring in arable fields. *Pesticides science*, 16 : 325-331.

Blandin P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'écologie. Société d'écologie*, 17 (4), 307 pp.

Bohan D.A., Boursault A., Brooks D.R. et Petit S., 2011. National-scale regulation of the weed seedbank by carabid predators. *Journal of Applied Ecology*, 48 : 888-898.

Booij C.J.H. et Noorlander J., 1991. The impact of integrated farming on carabid beetles: *Proc. Exper. & Appl. Entomol.* N°2, p 16 - 21

Booij K., 1994. Diversity attens in carabid assemblages in relation to crops and farming systems. In: *K.Descender et al.* Carabid beetles: ecology and evolution. Kluwer Academic Publishers, p 425-431.

ARVALIS Institut du Végétal. *Projet CASDAR « les entomophages en grandes cultures : diversité, service rendu et potentialités des habitats »*

Bulan C.A., et Barret G.W., 1971. The effects of two acute stresses on the arthropod component of an experimental grassland ecosystem. *Ecology*, 52 (4): 597-605.

Burel F., et Baudry J., 1995. Social, aesthetic et ecological aspect of hedgerows in rural landscape as framework for greenways, *Landscape and urban planning*, 33, pp 327-340.

Burel F., et Baudry J., 1999. *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*, Paris, Lavoisier.

Chambon et al., 1983. Incidences d'un traitement insecticide précoce sur les arthropodes présents en blé tendre d'hiver.

Chatenet (du) G., 2005. Coléoptères d'Europe. Carabes, Carabiques et Dytiques : Volume 1 Adephaga. NAP Editions.

Chiverton P.A., et Sotherton N.M., 1991. The effects of beneficial arthropods of the exclusion of herbicides from cereal crop edges. *J. Appl. Ecol.* 28(3): 1027 – 1039.

Clark M. S., J. M. Luna., N. D. Stone., et R. R. Youngman., 1994. Generalist predator consumption of armyworm (*Lepidoptera: Noctuidae*) and effect of predator removal on damage in no-till corn. *Environmental Entomology* 23: 617-622.

Clavreul D., 1984. Contribution à l'étude des interrelations paysage/peuplements faunistiques en région de grandes cultures : les conséquences de l'intensification agricole sur les peuplements de coléoptères carabiques et d'oiseaux dans le Noyonnais (Oise). Thèse université de Rennes 1.

Cole L.J., et al., 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) on Scottish farmland: *Agriculture Ecosystems and Environment*. N° 93, p 323 – 336.

Cornic J.F., 1973. Etude du régime alimentaire de trois espèces de carabiques et de ses variations en verger de pommiers. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 9 : 69 – 87.

Coulon J., Marchal P., Pupier R., Richoux P., Allemand R., Genest L.-C. et Clary J., 2000. Coléoptères de Rhône-Alpes. Carabiques et Cicindèles, Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, 193 p. + 184 pl.

Critt-Innophyt., 2009. Les ennemis naturels de la limace : Techniques Culturelles Simplifiées, N°53, p 26.

Critt-Innophyt. Carabes : auxiliaires des cultures, indicateur de la Biodiversité d'un milieu. Plaquette de communication.

Dajoz R., 1983. Diminution des populations de Coléoptères *Carabidae* en région parisienne. Causes et conséquences probables. *Cahier des naturalistes, Bulletin des naturalistes parisiens*, n.s., 39 : 61-65.

Dajoz R., 1989. Les coléoptères *Carabidae* d'une région cultivée : Cahier des naturalistes. Fasc 2, p 25-37.

Dajoz R., 1993. Les coléoptères *Carabidae* d'une région cultivée : comparaison de la faune des cultures, des lisières et d'un bosquet. Cahier des naturalistes, Bull.N.P., n.s 48, p67-80.

Dajoz R., 2002. Les Coléoptères Carabidés et Ténébrionidés : Ecologie et Biologie. Edition Tec & Doc.

Dauber J., et Purtauf T., 2007. A multi-scale analysis of the relative importance of habitat features and landscape context on species richness of carabids: Justus-Liebig-University.

Delfosse E., 2009. – Le nombre d'espèces d'Insectes connus en France et dans le monde (Arthropoda : Insectes). *Le bulletin d'Arthropoda*, 42 : 4-37.

Derron J.O., et Blandenier G., 2002. Typologie des carabes et des araignées du domaine de Changins : Revue suisse d'agriculture, vol. 34, n°4, pp. 177-186.

Diwo-Allain S. et Bout A., 2004. Impact des aménagements paysagers et des techniques culturales sur les carabes, auxiliaires de culture.

Döring T.F et Kromp B., 2003. Which carabid species benefit from organic agriculture? A review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland: Agric. Ecosyst. Environ., N° 98, p153 -161.

Edwards C.A., et Stinner B.R., 1990. The use of innovative agricultural practices in a farm systems – Context for pest control in the 1990's. Proc. Brighton Crop Protection Conference, 679-684.

Emile J.C., 1981. La faune carabiques des terres agricoles de Lorraine. Cas particulier d'*Amara ovata* F. et *Amara similata* G. Thèse Institut national polytechnique de Lorraine, 158 pages.

Ferenz H.J., 1977. Two-step photoperiodic and hormonal control of reproduction in the female beetle *Pterostichus nigrata*. J. Insect Physiol., 23: 671 – 676.

Forsythe T.G., 1983a. Locomotion in ground beetles (*Coleoptera Carabidae*): an interpretation of leg structure in functional terms. J. Zool. Soc. Lond. 200, 493-507.

Forsythe T.G., 1983b. Mouthparts and feeding of certain ground beetles (*Coleoptera : Carabidae*). Zool. J. Linn. Soc. Lond. 79, 319-376.

Fournier E., 1998. Impact de la replantation de haies et de l'utilisation d'un travail simplifié du sol sur la diversité des Carabidés (*Coleoptera, Carabidae*) dans un agro-écosystème intensif : Thèse.

Frampton G.K., et al., 1995. Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) on farmland: Biological Conservation., N°71, p347 – 355.

Frank T., et al., 2007. Density and nutritional condition of carabid beetles in wild flower areas of different age: Agriculture Ecosystems and Environment.

Garcin A., et al., 2004. Les carabes, indicateurs de biodiversité et auxiliaires généralistes : Infos-CTIFL. N° 299, p42- 47.

Georges A., 2004. Les Coléoptères Carabidés comme indicateurs dans le diagnostic écologique et la gestion des prairies humides : Symbioses, N°11, p9 -14

Greenslade P.J.M., 1965. On the ecology of some British carabid beetle with special reference to life stories. Trans. Soc. Brit. Ent., 16: 149 – 179.

Hance T., 2002. Impact of cultivation and crop husbandry practices. In *The Agroecology of Carabid Beetles*, edited by J.M. Holland, 231-249. Andover: Intercept Ltd.

Hanski I., et Gilpin M., 1991. Metapopulations dynamics: brief history and conceptual domain. Biol.J.linn. Soc., 42: 3-16.

Hansson L., 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. Biol.J.linn.Soc., 42:89-103.

Hawthorne A., et Hassal M., 1994. Effects of management treatments on carabids communities of cereal field headlands. BCPC Monograph 58: 313 – 318.

Heijerman T.H., et Turin H., 1994. Toward a method for biological assessment of habitat quality using carabid sample (*Coleoptera, Carabidae*). In Descender K. et al., *Carabid Beetle: Ecology and Evolution*. Kluwer Academic Publishers, 305-315.

Heydemann B., 1964. Die Carabiden der Kulturbiotope von Binnenland und Nordseeküste. Ein Okologischer Vergleich (Col. *Carabidae*). Zool. Anz., 172: 49 – 86.

Jensen T.S., Dyring L., Kristensen B., Nielsen B.O., et Rasmussen E.R., 1989. Spring dispersal and summer habitat distribution of *Agonum dorsale* (*Coleoptera, Carabidae*). Pedobiologia 33: 155-165.

Kegel B., 1990. Diurnal activity of carabid beetles living on arable land. In: N.E. Stork. The role of ground beetle in ecological and environmental studies. Intercept, p 65 – 76.

Kromp B., 1989. Carabid beetle communities (*Carabidae, Coleoptera*) in biologically and conventionally farmed agroecosystems: Agriculture, ecosystems and environment, 27: 241-251.

Larochelle, A., 1990. The Food of Carabid Beetles (*Coleoptera: Carabidae*, including *Cicindelidae*). Faberies Supplement 5.

Lee J.C., Menalled F.D., et Landis D.A., 2001. Refuge habitats modify impact of insecticide disturbance on carabid beetle communities: Journal of Applied Ecology. N°38, p472-483.

Lemesle B., 2004. Carabes et Carabiques des sols cultivés et populations entomologiques couramment associées en Touraine. Symbioses, 11 :3-8.

Leslie, T. W., D. J. Biddinger, C. A. Mullin, and S. J. Fleischer. 2009. Carabid population dynamics and temporal partitioning: Response to coupled neonicotinoid-transgenic technologies in maize. *Environmental Entomology* 38(3): 935-943.

Liebman, M. and Gallandt, E. R. 1997. Many little hammers: Ecological approaches for management of crop-weed interactions. In *Ecology in Agriculture*, edited by L.E. Jackson. San Diego: Academic Press.

Lindroth C.H., 1949. Die Fennoskandischen *Carabidae*. 3. Allgemeiner Teil. Göteborgs K. Vetensk. Vitterh. Samh. Handl., Ser. B4, p & - 709.

Loreau M., 1978. Etude de la distribution des *Carabidae* dans la vallée du Viroin (Belgique) : Annales Soc. r. Zool. Belg. T.107 fasc.3-4, p129-146.

Loreau M., 1983. Trophic role of Carabid beetles in a forest. In: Ph.Lebrun et al. New trends in soil biology. Louvain-la-Neuve, p.281 – 285.

Lövei G.L., et al., 2003. Composition and diversity of spring-active carabid beetle assemblages in relation to soil management in organic wheat fields in Denmark: Rapport DIAS. N°114, p 173-182.

Lövei G.L., et Sunderland K.D., 1996. Ecology and behaviour of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*). -Annual Review of Entomology 41: 231-256

Magalula C.N., 2003. Résultats d'un essai de culture sans labour depuis plus de 20 ans à Changins : I. Rendement des cultures, maladies et ravageurs. Revue suisse Agricole, 25 (6) : 327-336.

Millan de la Pena N. et al., 2003. Landscape context and carabid beetles (*Coleoptera : Carabidae*) communities of hedgerows in western France: Agriculture Ecosystems and Environment.

Milou C., 2007. Des prédateurs polyphages efficaces. Auxiliaires Les Carabes : Relations Culture, N°67, p 42.

Müller-Motzfeld G., 1989. Laufkäter (*Coleoptera Carabidae*) als pedobiologische Indikatoren. Pedobiologia, 33: 145 – 153.

Navntoft, S., P. Esberg and W. Riedel., 2006. Effects of reduced pesticide dosages on Carabids (*Coleoptera: Carabidae*) in winter wheat. *Agricultural and Forest Entomology* 8: 57-62.

Niemela J., 1992. Spatial distribution of Carabid beetles in the southern Finnish taiga: the question of scale: The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Andover (Intercept): 143-155

Niemela J., 2001. Carabid beetles (*Coleoptera Carabidae*) and habitat fragmentation: a review.

Penney M.M., 1966. Studies on certain aspects of the ecology of *Nebria brevicollis* (F.) (*Coleoptera Carabidae*) J.anim.Ecol., 35: 505 – 512.

Pfiffner L., et Luka H., 2003. Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders - a paired farm approach: Basic and Applied Ecology.

Pfiffner L., et Niggli U., 1996. Effects of biodynamic, organic and conventional farming on ground beetles (*Col.Carabidae*) and other epigeic arthropods in winter wheat: Biological Agriculture and Horticulture, 12: 353-364.

Pineau X., Altemayer V., Rougon C., Drouet J., Moreau G., et Rougon D., 2004. Recherches entomologiques rurales : diversité, diffusion, dissémination, durabilité (RER 4D). Les Coléoptères : Symbioses, N°11, p15-19.

Ribera I., Foster G.N., Downie I.S., Mc Cracken D.I., Abernethy V.J., 1999a. A comparative study of the morphology and life traits of scottish ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*).

Ribera I., Mc Cracken D.I., Foster G.N., Downie., Abernethy V.J., 1999b. Morphological diversity of ground beetles (*Coleoptera Carabidae*) in Scottish agricultural land: Journal of the Zoological Society of London., N°247, p 1 – 18.

Ribera I., Dolédec S., Downie I.S., Foster G.N., 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. Ecology 82. 1112-1129.

Rougon D., 2001. Biodiversité des *Carabidae* des grandes cultures en région Centre : Symbioses, 4 : 27-31.

Rougon D. et Rougon C., 2000. Milieu entomologique remarquable : grande culture en production intégrée dans le Loiret (première note). Symbioses, 3 : 51-52.

Sauvage H., et Milou C., 2008. Le carabe contre les limaces, un allié de choix : Cultivar N° 621, p 14 - 15.

Sharova I.K., 1960. Morphoecological types of carabid larvae (en russe).Zool. Zh., 39: 691 – 708.

Skuhrahy V., 1905. Contribuzione alla conoscenza della metamorphosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourcr. Redia, 2: 67 – 84.

Sotherton N.W., et Moreby S.J., 1988. The effects of foliar fungicides on beneficial arthropods in wheat fields. Entomophaga 33: 87 – 99.

Sunderland, K.D., 2002. Invertebrate pest control by carabids. In J.M Holland (ed). The agroecology of carabid beetles. Intercept, Hampshire, United Kingdom, pp 165-215.

Taupin P., Fourgeroux A., Duvernet L., 1987. Effets de quelques insecticides sur les ravageurs et la faune utile du blé au printemps : ANPP. Tome 2, p 149 – 167.

Thiele H.U., 1964. Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. *Z. Morph. U. Ökol. Tiere*, 53: 387 – 452.

Thiele, H.U., 1977. Carabid beetles in their environments. Springer Verlag, Berlin.

Thomas C.F.G., Parkinson L., Marshall E.J.P., 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116, 103-112.

Thomas C.F.G., et Marshall E.J.P., 1999. Arthropod abundance and diversity in differently vegetated margins of arable field: *Agriculture Ecosystems and Environment*, N° 72, p 131 – 144.

Thomas C.F.G., Brown N.J., Kendall D.A., 2006. Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials: *Agriculture Ecosystems and Environment.*, N°113, p 51 - 61.

Tooley J., et G. E. Brust., 2002. Weed seed predation by Carabid beetles. In *The Agroecology of Carabid Beetles*, edited by J.M. Holland, 215-230. Andover: Intercept Ltd.

Traugott M., 1998. Larval and adult species composition, phenology and life cycles of carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in an organic potato field: *Eur. J. Soil. Biol.* N°34 (4), p 18 – 197.

Trefas H., et Van Lenteren J.C., 2004. Egg laying site preferences in *Pterostichus melanarius* Illiger (*Coleoptera, Carabidae*): *Proc. Neth. Entomo. Soc.*, N°15, p 105 – 109.

Vala et al., 2004. Discrimination entomologique des types de jachères. *Bulletin des muséums d'histoire naturelle de la région Centre.* N° 17.

Van Dijk TH. S., 1994. On the relationship between food, reproduction and survival of two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* and *Pterostichus versicolor*: *Ecological Entomology* Volume 19 Issue 3, Pages 263 – 270.

Weibull A.C., Östman Ö., Granqvist A., 2003. Species richness in agroecosystems: the effects of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation.*

Welling M., 1990. Dispersal of ground beetle (*Col.Carabidae*) in arable land. *Med. Fac . Landbouww. Rijksuniv. Gent.* 55, 483-491.

Wheater C.P., 1989. Prey detection by some predatory Coleoptera (*Carabidae* and *Staphilinidae*). *Proc. Zool. Society London*, 218: 171 – 185.

Wigglesworth V.B., 1930. Observations on the “Furau” (*Cicindelidae*) of Northern Nigeria. *Bull. ent .Res.*, 20: 403 – 406.