

Dynamiques spatio-temporelles des carabidés au cours de la succession de culture.

Auteur : Infantino, Enza

Promoteur(s) : Boeraeve, Fanny; Péters, Julien

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : sciences et technologies de l'environnement, à finalité spécialisée

Année académique : 2024-2025

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/24314>

Avertissement à l'attention des usagers :

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

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

DYNAMIQUES SPATIO-TEMPORELLES DES CARABIDÉS AU COURS DE LA SUCCESSION DE CULTURE

ENZA INFANTINO

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRÉSENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE L'ENVIRONNEMENT**

ANNEE ACADEMIQUE 2024-2025

CO-PROMOTEURS : BOERAEVE FANNY & PETERS JULIEN

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

« Le présent document n'engage que son auteur. »

DYNAMIQUES SPATIO-TEMPORELLES DES CARABIDÉS AU COURS DE LA SUCCESSION DE CULTURE

ENZA INFANTINO

**TRAVAIL DE FIN D'ETUDES PRÉSENTE EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLOME DE
MASTER BIOINGENIEUR EN SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE L'ENVIRONNEMENT**

ANNEE ACADEMIQUE 2024-2025

CO-PROMOTEURS : BOERAEVE FANNY & PETERS JULIEN

Remerciements

À l'issue de ce travail de fin d'études, je souhaite avant tout exprimer ma profonde gratitude à Julien Péters, doctorant, pour m'avoir proposé ce sujet d'étude passionnant. Je le remercie sincèrement pour le temps qu'il m'a consacré, son accompagnement bienveillant, sa patience, ainsi que pour ses conseils et retours constructifs, sans lesquels la réalisation de ce travail n'aurait pas été aussi aboutie.

J'adresse également mes remerciements reconnaissants à ma promotrice, Fanny Boeraeve, pour la qualité de son encadrement et la pertinence de ses conseils, qui m'ont guidée tout au long de ce projet.

Je tiens aussi à remercier Armelle et Lily, mes camarades de TFE, pour l'excellente ambiance qu'elles ont su instaurer au kot, rendant ce parcours non seulement plus agréable mais aussi plus enrichissant.

Enfin, je tiens à exprimer ma reconnaissance à Loïc pour son soutien indéfectible et sa compréhension durant les périodes de travail intense. Je lui suis particulièrement reconnaissante pour le temps qu'il a consacré à m'accompagner sur le terrain et au laboratoire. Son appui quotidien m'a été d'une aide précieuse.

Résumé

La biodiversité fonctionnelle joue un rôle central dans le maintien des agroécosystèmes, en particulier à travers les auxiliaires de cultures tels que les carabes, prédateurs généralistes contribuant à la régulation naturelle des ravageurs. Pourtant, la période hivernale constitue une phase critique pour leur survie, et les dynamiques de recolonisation des parcelles au printemps restent encore mal comprises.

Ce travail de fin d'études vise à caractériser les stratégies d'hivernage des communautés de carabes en milieu cultivé et à évaluer l'importance de l'émergence intra-parcellaire dans la structuration des communautés présentes au printemps. L'étude a été conduite en Belgique sur des parcelles agricoles suivant une rotation betterave-céréale, à partir de données recueillies en 2024 et 2025. Deux méthodes de piégeage complémentaires ont été employées : les pièges Barber, pour mesurer l'activité épigée et les flux de dispersion, et les tentes à émergence, pour détecter les individus ayant complété leur cycle sur place.

Les résultats montrent une grande diversité de stratégies d'hivernage, incluant des espèces résidentes complétant leur cycle localement, des espèces émergentes uniquement, des recolonisatrices issues d'habitats adjacents, et des espèces transitoires présentes une seule année. Une corrélation positive et significative entre les abondances issues des tentes et des pièges Barber au printemps souligne l'apport de la reproduction locale à la composition des communautés en surface, bien que cette contribution soit complétée par un flux d'individus provenant de l'extérieur. En revanche, aucune relation n'a été observée entre les communautés d'automne et celles émergeant au printemps suivant, suggérant une rupture liée aux perturbations post-récolte, à la mortalité hivernale ou à des déplacements vers des milieux plus favorables à l'hivernation.

Dans l'ensemble, ces résultats montrent que la dynamique spatio-temporelle des communautés de carabes dépend à la fois des traits écologiques des espèces et des pratiques agricoles. Ils soulignent également l'intérêt de combiner plusieurs méthodes d'échantillonnage pour mieux comprendre le rôle écologique des carabes et leur contribution en tant qu'auxiliaires de culture. Mieux comprendre ces processus constitue une étape clé pour orienter les systèmes de production agricole vers des pratiques plus durables, favorables à la biodiversité et à la régulation biologique à long terme.

Abstract

Functional biodiversity plays a key role in maintaining agroecosystems, especially through beneficial insects such as ground beetles (carabids), which are generalist predators helping to control crop pests naturally. However, winter is a critical period for their survival, and the way they recolonize fields in spring is still not well understood.

This master thesis aims to describe the overwintering strategies of carabid communities in cultivated fields and to assess the importance of within-field emergence in shaping spring communities. The study was carried out in Belgium on agricultural plots under a beet-cereal crop rotation, using data collected in 2024 and 2025. Two complementary trapping methods were used: pitfall traps (Barber traps), to measure surface activity and dispersal, and emergence tents, to detect individuals that completed their life cycle on site.

The results show a wide range of overwintering strategies, including resident species completing their cycle locally, species detected only through emergence, recolonizers coming from surrounding habitats, and transient species present for just one year. A positive and significant correlation between abundances recorded with emergence tents and pitfall traps in spring highlights the contribution of local reproduction to surface communities, although this contribution is complemented by an inflow of individuals from outside. In contrast, no link was found between autumn communities and those emerging the following spring, suggesting a break caused by post-harvest disturbances, winter mortality, or movements towards habitats more suitable for overwintering.

Overall, these results show that the spatio-temporal dynamics of carabid communities depend both on species' ecological traits and on farming practices. They also underline the value of combining different sampling methods to better understand the ecological role of carabids and their contribution as natural pest control agents. Gaining deeper insight into these processes is an important step toward guiding farming systems toward more sustainable practices that support biodiversity and long-term biological control.

Table des matières

Remerciements	I
Résumé	II
Abstract	III
Table des illustrations.....	VII
État de l'art	1
1. Contexte général	1
1.1 Système agricole actuel et ses enjeux	1
1.2 Conséquences des pratiques agricoles intensives	2
1.3 Dynamiques évolutives des pratiques agricoles.....	4
2. Lutte biologique.....	5
2.1 Ravageurs des cultures et régulation naturelle.....	5
2.2 Organismes auxiliaires.....	6
3. Carabes	7
3.1 Caractéristiques morphologiques	7
3.2 Régimes alimentaires et rôle prédatif des carabes	9
3.3 Reproduction et cycle de vie	9
3.4 Habitat.....	12
3.5 Dynamique spatio-temporelle des carabes.....	12
3.6 Stratégies d'hivernage.....	17
4. Objectifs.....	18

Matériels et méthodes.....	19
1. Sélection des parcelles d'échantillonnage	19
2. Calendrier d'échantillonnage	20
3. Pièges utilisés	22
4. Analyses statistiques	25
4.1 Traitement des données et analyses descriptives	25
4.2 Comparaison de la diversité et de l'abondance entre les cultures de céréales et de betteraves	25
4.3 Comparaison de la composition spécifique entre les cultures de betteraves et de céréales, et identification des espèces indicatrices.....	26
4.4 Continuité des communautés d'une année à l'autre.....	27
4.5 Évaluation des stratégies d'hivernage.....	28
4.6 Évaluation de l'émergence intra-parcellaire	28
5. Déclaration d'éthique.....	29
Résultats	30
1. Comparaison de la diversité et de l'abondance entre les cultures de céréales et de betteraves	30
2. Comparaison de la composition spécifique entre les cultures de betteraves et de céréales, et identification des espèces indicatrices	32
3. Continuité des communautés d'une année à l'autre	35
4. Complémentarité des dispositifs : apport des tentes à émergence et comparaison avec les pièges Barber	36
5. Évaluation des stratégies d'hivernage	37

5.1 Analyse de présence/ absence des espèces	37
5.2 Comparaison des pièges Barber 2024 et des tentes à émergence 2025	40
6. Évaluation de l'émergence intra-parcellaire.....	41
Discussion	43
1. Effet des cultures sur la composition et la diversité des communautés de carabes	43
1.1 Influence du type de culture sur la composition spécifique.....	43
1.2 Identification des espèces indicatrices	44
2. Rôle des successions culturales et des stratégies d'hivernage dans l'organisation des communautés de carabes	45
2.1 Stratégie de cycle complet	45
2.2 Stratégie d'hivernation locale avec émergence.....	46
2.3 Stratégie de colonisation printanière depuis les habitats adjacents.....	46
2.4 Stratégie à présence ponctuelle liée à la phénologie de l'espèce ou aux cultures	47
2.5 Une déconnexion entre présence en surface à l'automne et émergence printanière...	48
3. Rôle de l'émergence locale dans la structuration des communautés de surface	48
3.1 Un lien entre reproduction locale et activité au printemps	49
3.2 Une relation partielle : rôle des flux immigrés	49
Contribution personnelle	50
Conclusion et perspectives	51
Bibliographie	53
Annexes	i

Table des illustrations

Figure 1 : Traits morphologiques distinctifs des Carabidae.....	8
Figure 2 : Schéma du cycle biologique des carabes.....	10
Figure 3 : Schéma des principaux types de cycles de reproduction chez les carabes (Crédit : Julien Péters, 2025).	11
Figure 4 : Facteurs influençant la dynamique spatio-temporelle des carabes en parcelle agricole.	13
Figure 5 : Localisation des 20 parcelles utilisées pour les relevés.....	20
Figure 6 : Représentation schématique du calendrier d'échantillonnage des 20 parcelles suivant une succession culturelle « betteraves-céréales d'hiver » pour les années 2024-2025.	21
Figure 7 : Schéma illustrant la disposition des pièges sur une parcelle en avril 2025.	22
Figure 8 : (A) Photographie d'un piège Barber. (B) Représentation schématique du dispositif du piège Barber.	23
Figure 9 : (A) Photographie d'une tente à émergence. (B) Photographie du récipient supplémentaire de la tente.	24
Figure 10 : Analyse en composantes principales (ACP) selon les cultures (betterave, céréale) et les périodes d'échantillonnage (avril, juillet, octobre).	31
Figure 11 : Cercle de corrélation des indices de diversité utilisé dans l'analyse en composantes principales (ACP).	31
Figure 12 : Ordination PCoA basée sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis illustrant la composition spécifique des communautés de carabes en fonction des périodes d'échantillonnage et des cultures (betterave 2024 - céréales 2025).	33
Figure 13 : Abondance (échelle logarithmique) et fréquence d'apparition des espèces capturées en avril 2025 dans les pièges Barber, exprimée en pourcentage de parcelles dans lesquelles chaque espèce a été détectée.	34

Figure 14 : Corrélation de Mantel entre les communautés de carabes en 2024 (betteraves) et 2025 (céréales).	35
Figure 15 : Abondance (échelle logarithmique) et fréquence d'apparition des espèces capturées en avril 2025 dans les tentes à émergence, exprimée en pourcentage de parcelles dans lesquelles chaque espèce a été détectée.	36
Figure 16 : Comparaison de la richesse spécifique des carabes entre pièges Barber et tentes à émergence en avril 2025.	37
Tableau 1 : Fréquences d'observation et abondances totales des espèces de Carabidae selon les stratégies de piégeage dans 17 parcelles (2024-2025).	39
Figure 17 : Corrélation entre l'abondance des espèces capturées dans les pièges Barber en avril 2024 et leur émergence détectée dans les tentes en avril 2025.	40
Figure 18 : Corrélation entre l'abondance des espèces capturées dans les pièges Barber et leur émergence détectée dans les tentes en avril 2025.	41
Figure 19 : Espèces présentant une corrélation statistiquement significative ($p < 0,05$) entre leur abondance dans les pièges Barber et leur émergence dans les tentes en avril 2025.	42

État de l'art

1. Contexte général

1.1 Système agricole actuel et ses enjeux

L'agriculture a considérablement évolué depuis la sédentarisation (de Saulieu et al., 2020; Tilman et al., 2002). Aujourd'hui, elle joue un rôle majeur à l'échelle mondiale, tant par son étendue que par ses fonctions alimentaires et économiques. En 2022, la surface agricole mondiale s'élevait à 4,78 milliards d'hectares, soit 38% de la surface terrestre totale (FAO, 2024). En plus d'assurer la production alimentaire sur seulement un tiers des terres cultivées, l'agriculture contribue également à la fourniture de matériaux et d'énergie (Horlings & Marsden, 2011; Smith et al., 2014).

Cependant, l'augmentation continue de la population mondiale représente un défi majeur pour les systèmes agroalimentaires, nécessitant de nouvelles solutions (FAO, 2024). Depuis les années 1960, la révolution verte a apporté des innovations technologiques afin d'augmenter les rendements et améliorer la qualité des récoltes (Evans, 2009; Tilman et al., 2002). Cette intensification agricole a permis d'augmenter la production sans expansion massive des terres cultivées : entre 1961 et 2008, la superficie arable mondiale n'a augmenté que de 9 %, alors que la population mondiale a plus que doublé (Pretty, 2007).

Aujourd'hui, l'agriculture intensive domine en Europe, s'appuyant sur une utilisation d'intrants chimiques (fertilisants, pesticides) ainsi qu'une mécanisation de plus en plus poussée (Benton et al., 2003; Donald et al., 2001; Moss, 2008; Saaristo et al., 2018). Bien que ce modèle ait permis d'augmenter les rendements, il a aussi engendré des effets écologiques préoccupants. En effet, l'agriculture est responsable d'environ 10 % des émissions mondiales de gaz à effet de serre (FAO, 2024). En Wallonie, cette tendance se confirme : en 2021, le secteur agricole y représentait 13 % des émissions, soit une part non négligeable des 34 millions de tonnes de CO₂ équivalent rejetées cette année-là, dans l'atmosphère (État de l'Environnement Wallon, 2024). De plus, l'intensification de ces pratiques favorise la monoculture et l'élimination des habitats semi-naturels, provoquant une fragmentation des écosystèmes et une réduction de la biodiversité (Dufrêne, 1992).

Par ailleurs, la dépendance aux pesticides reste une problématique environnementale majeure. À l'échelle mondiale, leur utilisation a augmenté de 70 % depuis les années 2000 (FAO, 2024), notamment pour lutter contre les ravageurs, maladies et mauvaises herbes qui causent des pertes de rendement significatives. En Wallonie, toutefois, la situation diffère quelque peu : les ventes de substances actives sont restées relativement stables depuis 2010 en raison de la mise en œuvre d'une politique de réduction des risques liés aux produits phytosanitaires. Le Code wallon de l'Agriculture encourage une transition vers une agriculture écologiquement intensive, visant à limiter les intrants chimiques en valorisant les fonctions naturelles des écosystèmes (SPW, 2022). Malgré cette stabilité apparente des quantités vendues, les pesticides continuent de poser problème en Wallonie. Leur persistance dans l'environnement se traduit notamment par une dégradation progressive de la qualité des masses d'eau souterraine, conséquence de l'accumulation des résidus au fil du temps (État de l'Environnement Wallon, 2024). Cela soulève ainsi des interrogations quant à la durabilité environnementale du modèle agricole actuel (Beddington, 2010).

1.2 Conséquences des pratiques agricoles intensives

L'intensification des pratiques agricoles a un impact considérable sur l'environnement, en grande partie à cause des substances chimiques qu'elle libère dans les écosystèmes (Smith et al., 2014). L'utilisation massive d'intrants comme les pesticides, herbicides et engrains perturbe les cycles naturels et contribue à la contamination des sols, de l'air et des ressources en eau (Bernardes et al., 2015; État de l'Environnement Wallon, 2024; Moss, 2008). Ces substances subissent divers processus de transfert (lessivage, volatilisation, dérive de pulvérisation et ruissellement), ce qui favorise leur dispersion (Tudi et al., 2021). Cette pollution a un impact direct sur la fertilité des sols et peut, à long terme, compromettre la productivité agricole (État de l'Environnement Wallon, 2024; Gomiero, 2013).

L'usage intensif de pesticides représente également un risque sanitaire majeur. Les agriculteurs sont les premiers à être exposés aux pesticides lors de l'application des produits phytosanitaires. Cependant, les consommateurs sont aussi concernés par l'ingestion de résidus chimiques présents dans les aliments. De nombreuses études ont révélé les effets toxiques de ces substances, dont certaines sont suspectées d'agir comme perturbateurs endocriniens ou d'être cancérogènes (Carvalho, 2017; Gomiero, 2013).

Face à des préoccupations environnementales et sanitaires de plus en plus pressantes, l'Union européenne a lancé une réduction progressive de l'usage des pesticides grâce à des réglementations plus strictes, notamment via le Pacte vert pour l'Europe et la directive sur l'utilisation des pesticides compatible avec le développement durable en 2009 (Parlement européen, 2024). Cette tendance se retrouve également à l'échelle régionale, où le Programme Wallon de réduction des pesticides (PWRP) cherche à diminuer leur impact écologique (Natagora, 2022; SPW, 2022). Toutefois, ces restrictions ont parfois conduit à une utilisation répétée des mêmes produits, favorisant ainsi l'émergence de résistances chez les ravageurs et compromettant à terme l'efficacité des traitements disponibles (Onstad & Knolhoff, 2023; Tilman et al., 2002).

Parmi les cultures particulièrement concernées par ces problématiques, la betterave sucrière occupe une place importante en Wallonie. Il s'agit de la deuxième culture la plus consommatrice de produits phytopharmaceutiques (PPP), après la pomme de terre (SPW, 2022). Toutefois, depuis 2018, plusieurs lois ont conduit à l'interdiction de l'utilisation des pesticides contenant des néonicotinoïdes (Gouvernement wallon, 2018). Le secteur betteravier est depuis confronté à une forte pression exercée par les pucerons, vecteurs de la jaunisse virale, un problème phytosanitaire majeur depuis ce retrait (Fabarez et al., 2023; Lagneau et al., 2023). Cette sensibilité accrue et la forte dépendance aux traitements phytosanitaires soulèvent des interrogations sur la durabilité du modèle agricole actuel. Sans protection efficace, jusqu'à un cinquième du rendement peut être perdu en cas d'infection. En 2020, la France a enregistré une chute de rendement de 29 % liée à une pression virale mal maîtrisée (Lagneau et al., 2023).

Pour pallier le retrait des néonicotinoïdes, plusieurs stratégies alternatives sont aujourd'hui envisagées : l'usage d'aphicides ciblés, la sélection de variétés tolérantes ou résistantes à la jaunisse ou à ses vecteurs, ou encore le développement de solutions agroécologiques comme la lutte biologique (Fabarez et al., 2023 ; Lagneau et al., 2023). Dans un avenir où l'utilisation des insecticides pourrait être fortement limitée, il devient essentiel de développer des stratégies alternatives pour assurer une protection efficace des cultures.

En parallèle, l'agriculture intensive entraîne une transformation des paysages, marquée par la suppression des haies, bosquets et bandes enherbées, conduisant à une uniformisation des milieux (Ameixa & Kindlmann, 2008). Cette simplification résulte de l'agrandissement des parcelles agricoles et de la diminution de la diversité des cultures, deux tendances majeures

observées dans les systèmes agricoles modernes (Sirami et al., 2019). Elle a un impact direct sur la biodiversité, car elle fragmente les habitats, limite les refuges et appauvrit les ressources alimentaires disponibles (Benton et al., 2003; Dufrêne, 1992). De plus, elle affecte des services écosystémiques cruciaux, comme la régulation naturelle des ravageurs. D'après Rusch et al. (2013), la réduction de la complexité des paysages entraîne une baisse de la diversité des ennemis naturels, ce qui compromet la résilience des agroécosystèmes et met en péril la stabilité des rendements agricoles.

Enfin, ce modèle agricole s'appuie en partie sur des énergies fossiles, qui sont cruciales pour produire des engrains azotés et faire fonctionner les machines agricoles (Gomiero, 2013). Avec la diminution des ressources énergétiques et la nécessité de lutter contre le changement climatique, il est devenu urgent de repenser nos pratiques agricoles en intégrant des solutions plus durables (Roux et al., 2008).

Ainsi, la dépendance aux intrants chimiques, la simplification des paysages et l'exploitation intensive des ressources naturelles soulignent le besoin d'un nouveau modèle agricole plus respectueux de l'environnement. Celui-ci doit s'appuyer sur la mobilisation des services écosystémiques et la réduction des intrants chimiques pour garantir une production alimentaire viable à long terme (Gomiero, 2013).

1.3 Dynamiques évolutives des pratiques agricoles

Face aux limites et aux conséquences négatives de l'agriculture intensive, de nouvelles approches ont vu le jour pour allier productivité et durabilité. Plusieurs auteurs parlent d'une deuxième révolution verte, centrée sur l'écologie et l'utilisation des connaissances scientifiques pour développer des systèmes agricoles plus respectueux de l'environnement (Beddington, 2010; Horlings & Marsden, 2011). Cette transition a donné naissance à l'agroécologie, qui intègre les processus écologiques dans la production agricole pour réduire l'usage des intrants chimiques tout en maintenant la productivité (Wezel et al., 2009).

L'agroécologie est à la fois une discipline scientifique, un ensemble de pratiques agricoles et un mouvement social. Apparue dans les années 1920 avec Basil Bensin, elle s'est développée dans les années 60-70, puis a pris de l'ampleur dans les années 80 pour répondre aux conséquences environnementales de l'agriculture intensive (Wezel et al., 2009). Les

pratiques agroécologiques visent à appliquer les principes de l'écologie à l'agronomie afin de rendre les systèmes alimentaires plus durables (Stassart et al., 2012). Pour ce faire, elles cherchent à se détacher des fertilisants de synthèse, des pesticides et de la mécanisation intensive, en les remplaçant par des processus écologiques (Chappell & LaValle, 2011; Hatt et al., 2018).

Des pratiques telles que la rotation des cultures, la mise en jachère ou l'association culturale sont notamment utilisées pour renforcer la résilience des systèmes agricoles face aux aléas climatiques et biologiques (Hatt et al., 2018; Rey Benayas & Bullock, 2012). Ces processus s'appuient sur les services écosystémiques comme la régulation biologique, la pollinisation, la gestion des nutriments et la régulation des cycles de l'eau (De Groot et al., 2010). L'objectif est de créer des agroécosystèmes diversifiés qui peuvent maintenir une productivité élevée tout en préservant l'environnement. Pour cela, la réduction des pratiques conventionnelles, comme l'usage intensif de pesticides, est essentielle car elle permet le retour et le maintien des auxiliaires, favorisant ainsi une régulation naturelle des ravageurs.

2. Lutte biologique

2.1 Ravageurs des cultures et régulation naturelle

Les ennemis de cultures, responsables de pertes agricoles significatives, se divisent en trois grandes catégories : les ravageurs animaux, les adventices et les pathogènes. Les ravageurs animaux, incluant des insectes, nématodes, limaces, rongeurs, et même des oiseaux, affectent les cultures à différents stades de leur développement en les consommant directement, ce qui peut entraîner des pertes potentielles de rendement allant jusqu'à 18 %. Les adventices, en entrant en compétition avec les plantes cultivées pour des ressources essentielles telles que les nutriments du sol ou la lumière, peuvent provoquer des pertes pouvant atteindre 34 % des cultures. Enfin, les pathogènes (champignons, virus, bactéries) menacent les cultures en provoquant des infections et en transmettant des vecteurs infectieux, avec des pertes maximales estimées à 16 % (Oerke, 2006).

Pour réguler ces différents ravageurs, plusieurs méthodes peuvent être employées : des approches mécaniques (travail du sol), des procédés chimiques (par l'épandage de pesticides), et des techniques biologiques (CTA (Centre technique de coopération agricole et rurale), 2008).

La lutte biologique consiste à utiliser des organismes vivants pour limiter l'impact écologique ou économique d'espèces envahissantes ou nuisibles aux cultures. Contrairement aux pesticides, qui cherchent souvent une éradication totale, la lutte biologique s'efforce de maintenir les populations de ravageurs à un niveau acceptable, tant sur le plan écologique qu'économique (Meyer, 2002). Cependant, la réussite de la lutte biologique repose sur une bonne compréhension des interactions écologiques entre les espèces impliquées, afin d'assurer son efficacité à long terme.

2.2 Organismes auxiliaires

Les organismes auxiliaires jouent un rôle essentiel dans la régulation naturelle des ravageurs agricoles en freinant leur croissance. La présence d'une grande diversité d'auxiliaires dans un système agricole favorise un équilibre à long terme, réduisant ainsi les risques de surpopulation des ravageurs et la nécessité d'utiliser des produits phytosanitaires (Agridae, 2012). Selon Stiling et Cornelissen (2005), les organismes régulateurs, en particulier les prédateurs comme les acariens et les coléoptères, ont un effet significatif sur la réduction des populations de ravageurs en diminuant leur taux de survie et de reproduction.

Les groupes d'auxiliaires peuvent être classés en trois catégories principales : les prédateurs, les parasitoïdes et les micro-organismes pathogènes. Les prédateurs comprennent des espèces telles que les coccinelles, les carabidés, les araignées et les acariens prédateurs, qui se nourrissent de leurs proies ou les vident de leur contenu (Beaudelot & Henrotte, 2017; CTA (Centre technique de coopération agricole et rurale), 2008). Ces prédateurs sont souvent généralistes et nécessitent de plusieurs types de ressources pour compléter leur cycle de vie (Pétremand et al., 2022). Les parasitoïdes, tels que les hyménoptères et certaines mouches parasitoïdes, se développent à l'intérieur ou sur leurs hôtes, qu'ils finissent par tuer (Lagneau et al., 2023). Quant aux agents pathogènes, comprenant des bactéries, champignons, virus et protozoaires, ils infectent leurs hôtes et peuvent rapidement décimer des populations entières de ravageurs (Beaudelot & Henrotte, 2017).

Les pratiques agricoles ont un impact direct sur l'efficacité des espèces auxiliaires. L'augmentation de l'hétérogénéité du paysage, notamment par l'introduction d'éléments semi-naturels comme les haies ou les bandes enherbées, associée à la réduction de l'usage des produits phytosanitaires, favorise la présence et l'abondance des auxiliaires en leur offrant des

habitats propices (Agridae, 2012 ; Créquy, 2022). À l'inverse, la simplification des paysages et l'usage intensif de pesticides réduisent la diversité des ennemis naturels, compromettant ainsi la lutte contre les ravageurs (Karp et al., 2018 ; Tscharntke et al., 2016).

Ainsi, préserver et améliorer les conditions environnementales apparaît comme une nécessité pour renforcer la résilience des systèmes agricoles face aux ravageurs (Altieri & Nicholls, 2018). Parmi ces auxiliaires, les carabes suscitent un intérêt particulier en raison de leur diversité, de leur abondance dans les milieux agricoles et de leur rôle important de prédateurs généralistes contribuant à la régulation des ravageurs.

3. Carabes

Les carabes (Carabidae) constituent une famille diversifiée de coléoptères, comprenant plus de 60 000 espèces dans le monde, dont environ 400 recensées en Wallonie (Dufrêne & Desender, 2006). Présents dans divers habitats, y compris les terres agricoles, ils jouent un rôle clé dans la régulation biologique en tant que prédateurs de nombreux ravageurs (Dufrêne & Desender, 2006). Une gestion agroécologique adaptée pourrait donc renforcer leur rôle en tant qu'auxiliaires de cultures (Kosewska et al., 2020). En effet, leur présence en milieu agricole ne se limite pas à la prédation : ils utilisent également ces espaces comme habitat tout au long de leur cycle de vie, soulignant ainsi l'importance de pratiques favorisant leur maintien (Pétremand et al., 2022).

3.1 Caractéristiques morphologiques

Les carabes présentent plusieurs traits distinctifs permettant leur identification (Figure 1). Parmi les critères les plus caractéristiques se trouvent des antennes filiformes composées de onze articles, des pièces buccales proéminentes, et des tarses composés de cinq articles. De plus, leurs pattes sont non natatoires et celles postérieures possèdent un trochanter particulièrement développé, situé sur le bord ventral du fémur (Roger et al., 2013).

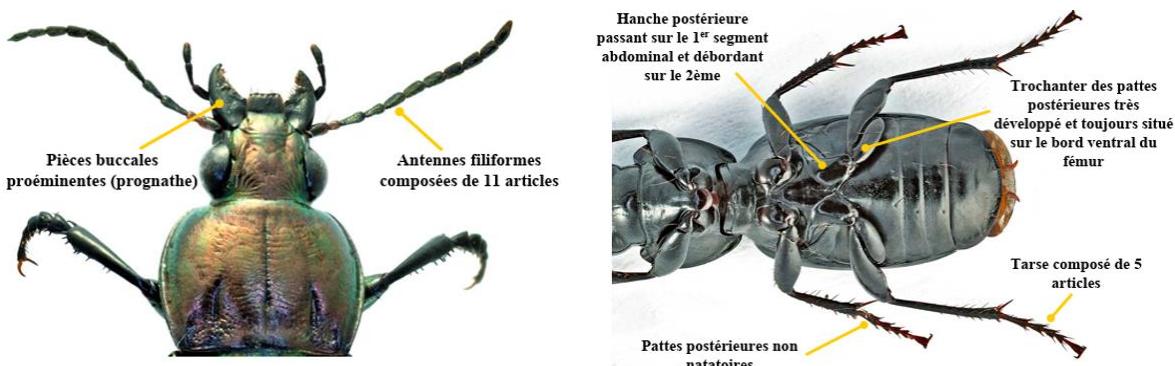


Figure 1 : Traits morphologiques distinctifs des Carabidae.

Vue dorsale (gauche) et ventrale (droite) illustrant les principales caractéristiques morphologiques.

Malgré leurs caractéristiques communes, les carabes présentent une grande diversité morphologique, notamment en termes de taille, qui varie considérablement selon les espèces. Par exemple, *Phyla obtusa* mesure entre 2 et 3 mm, tandis que *Pterostichus melanarius* peut presque atteindre 20 mm, et certaines espèces du genre *Carabus* dépassent même les 30 mm (Roger et al., 2013).

Leur morphologie influence directement leur écologie (Kotze et al., 2011), en particulier leur régime alimentaire et leur capacité de dispersion. En effet, la taille des individus détermine le type de proies qu'ils peuvent capturer, tandis que leur structure alaire influence leur mobilité et leur aptitude à coloniser de nouveaux habitats (Baulechner et al., 2020; Dufrêne & Desender, 2006). En fonction de leur capacité de vol, les carabes se divisent en trois groupes :

- Brachyptères : ailes réduites et corps plus massif, limitant leur dispersion ;
- Macroptères : ailes bien développées, facilitant leur mobilité ;
- Dimorphiques et polymorphiques : leur système alaire s'adapte en fonction de leur environnement (Dufrêne & Desender, 2006).

En Belgique, les espèces macroptères sont majoritaires (74 %), tandis que les brachyptères et les dimorphiques/polymorphiques représentent respectivement 12 % et 14 % de la diversité des carabes (Dufrêne, 1992).

3.2 Régimes alimentaires et rôle prédatif des carabes

Les carabes sont des prédateurs polyvalents qui jouent un rôle important dans la régulation des populations de ravageurs (Kromp, 1999; Lövei & Sunderland, 1996; Talarico et al., 2016). Leur régime alimentaire varie considérablement d'une espèce à l'autre et au cours de leur cycle de vie : les larves sont principalement carnivores, tandis que les adultes peuvent adopter une alimentation plus variée, combinant proies animales et ressources végétales (Baulechner et al., 2020; Lövei & Sunderland, 1996).

La taille joue un rôle crucial dans le choix des proies. Les espèces plus grandes, comme *Carabus problematicus* et *Abax parallelepipedus*, qui mesurent plus de 15 mm, s'attaquent à des insectes, mollusques et vers de terre. En revanche, les espèces plus petites, comme *Notiophilus biguttatus*, qui font moins de 6 mm, se concentrent sur des proies plus modestes, comme les acariens et collemboles (Tenailleau et al., 2011). Cette diversité alimentaire permet d'adapter leur stratégie de chasse aux conditions environnementales. De plus, en milieu agricole, certains carabes complètent leur régime avec des graines, ce qui leur donne un rôle important dans la gestion des adventices (Baulechner et al., 2020).

Enfin, leur alimentation varie aussi en fonction des saisons et de leurs besoins physiologiques. Chez certaines espèces, le rapport entre nourriture animale et végétale fluctue selon le cycle reproductif, influençant leur efficacité en lutte biologique (Cornic, 1973). En période de pénurie, certaines espèces opportunistes adoptent temporairement un régime plus carnivore ou phytopophage en fonction des ressources disponibles (Baulechner et al., 2020; Talarico et al., 2016). Ainsi, grâce à leur diversité trophique et leur capacité d'adaptation, les carabes constituent des auxiliaires précieux pour la régulation des ravageurs et des adventices en milieu agricole.

3.3 Reproduction et cycle de vie

Les carabes sont des insectes ovipares. Les femelles pondent leurs œufs à même le sol ou dans de petites cavités qu'elles creusent. Le nombre d'œufs pondus varie selon l'espèce : entre 5 et 10 chez celles apportant des soins parentaux, jusqu'à une centaine chez celles qui n'en apportent pas. En d'autres termes, l'existence de soins parentaux s'accompagne d'une

baisse de fécondité. L'alimentation des femelles influence également le nombre d'œufs pondus (Tenailleau et al., 2011).

À l'éclosion, les larves ont une morphologie campodéiforme, c'est-à-dire qu'elles sont dépourvues d'ailes et grandissent sans modification de leur forme au fil des mues (Tenailleau et al., 2011). Ces larves vivent dans le sol, où elles subissent généralement trois mues avant d'atteindre le stade nymphal (Figure 2). La nymphose, qui dure de 15 à 45 jours, se déroule dans une chambre pupale creusée par la larve (Kromp, 1999; Tenailleau et al., 2011). Durant cette phase, la nympha, initialement blanche, se pigmente progressivement. Le stade adulte survient 1 à 2 jours après la fin de la pigmentation (Tenailleau et al., 2011). Les adultes émergent du sol 3 à 6 mois après la ponte et cherchent à coloniser des habitats riches en ressources alimentaires et en abris (couverts végétaux, bandes enherbées, les haies, etc.) (Tenailleau et al., 2011).

Cycle biologique des carabes

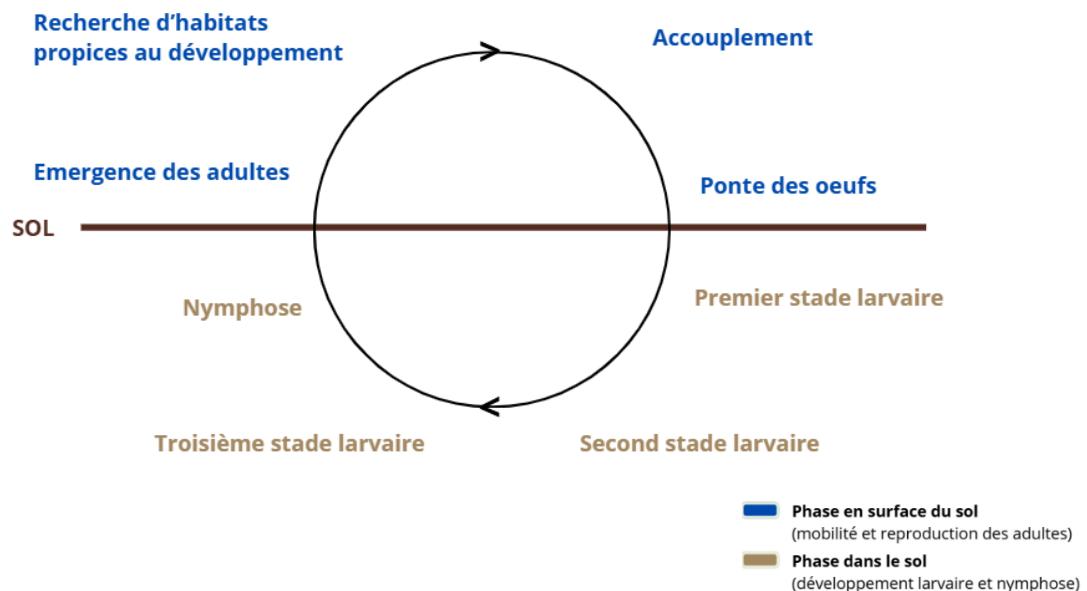


Figure 2 : Schéma du cycle biologique des carabes.

Représentation des différentes phases du développement des carabes, distinguant les étapes se déroulant dans le sol (développement larvaire et nymphose) de celles ayant lieu en surface (mobilité et reproduction des adultes).

Le cycle de reproduction est influencé par la température et la photopériode, entraînant des variations saisonnières selon les espèces. Dans les cultures, la plupart des carabes sont univoltins, c'est-à-dire qu'ils réalisent une seule génération par an, mais certaines espèces peuvent être bivoltines (deux générations) (Gailis et al., 2017a; Holland, 2002; Thiele, 1977).

Trois principaux types de cycles de reproduction se distinguent chez les carabes univoltins :

1. La reproduction printanière avec des larves qui se développent en été et hivernent sous forme adulte pour émerger et se reproduire au printemps (Figure 3A) (Dufrêne, 1992; Tenailleau et al., 2011) ;
2. Une reproduction automnale durant laquelle les œufs éclosent en fin de saison, les larves hivernent et les adultes se reproduisent à l'automne suivant (Figure 3B) ;
3. Un second type de reproduction automnale avec des larves hivernales et des adultes qui émergent au printemps et entrent en dormance estivale avant la reproduction (Figure 3C) (Thiele, 1977).

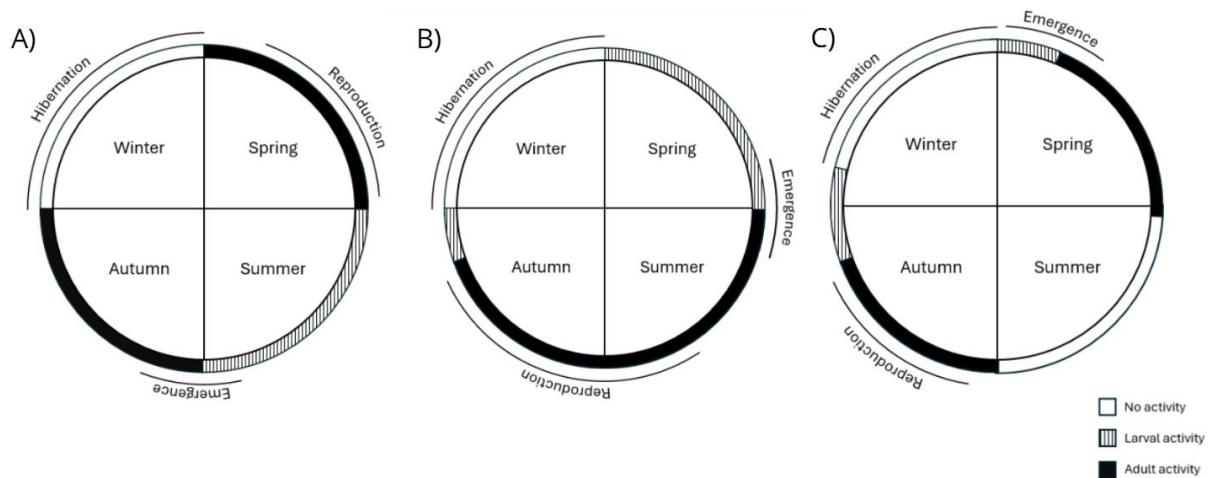


Figure 3 : Schéma des principaux types de cycles de reproduction chez les carabes (Crédit : Julien Péters, 2025).

(A) reproduction printanière, (B) reproduction automnale avec hibernation larvaire, (C) reproduction automnale avec dormance estivale des adultes. Les codes de couleur indiquent : absence d'activité (blanc), activité larvaire (hachuré) et activité adulte (noir).

3.4 Habitat

Les carabes ont la capacité d'occuper une grande diversité d'habitats et de répondre aux dynamiques paysagères grâce à leur capacité d'adaptation aux milieux variés (Cameron & Leather, 2012; Koivula, 2011; Lövei & Sunderland, 1996). Leur répartition est conditionnée par plusieurs facteurs écologiques et varie selon leur stade de développement : les larves évoluent dans le sol, tandis que les adultes, plus mobiles, occupent divers biotopes terrestres (Kromp, 1999; Tenailleau et al., 2011). L'humidité du sol, modulée par la végétation, est un facteur clé qui influence leur présence, tout comme la température et l'éclairement, qui conditionnent leur activité et leur cycle biologique (Dufrêne, 1992; Tenailleau et al., 2011).

Le choix de l'habitat dépend aussi des ressources alimentaires et du mode de vie des espèces. Les carabes carnivores s'établissent dans des zones riches en proies, tandis que les granivores sont plus abondants dans les milieux offrant une diversité de graines (Lövei & Sunderland, 1996). La structure du sol joue également un rôle clé : les espèces fouisseuses nécessitent des sols meubles pour s'enfoncer et pondre, tandis que d'autres privilégient des sols plus compacts offrant davantage de stabilité (Kromp, 1999). Enfin, le choix de l'habitat est également influencé par sa disponibilité, qui elle dépend de la structure du paysage agricole. La présence d'éléments semi-naturels, comme les haies et bandes enherbées, permet de créer des refuges et un réseau favorisant leur diversité, leur dispersion et leur rôle fonctionnel dans l'écosystème agricole (Tenailleau et al., 2011; Therond & Duru, 2019).

3.5 Dynamique spatio-temporelle des carabes

La dynamique spatio-temporelle des carabes repose sur trois mécanismes principaux : l'émergence, l'immigration et l'émigration (Figure 4). Ces mécanismes sont influencés par de nombreux facteurs, qu'ils soient liés aux conditions locales, à la structure du paysage ou encore aux pratiques agricoles. Chacun de ces processus contribue à façonner les communautés observées au printemps suivant une succession culturelle.

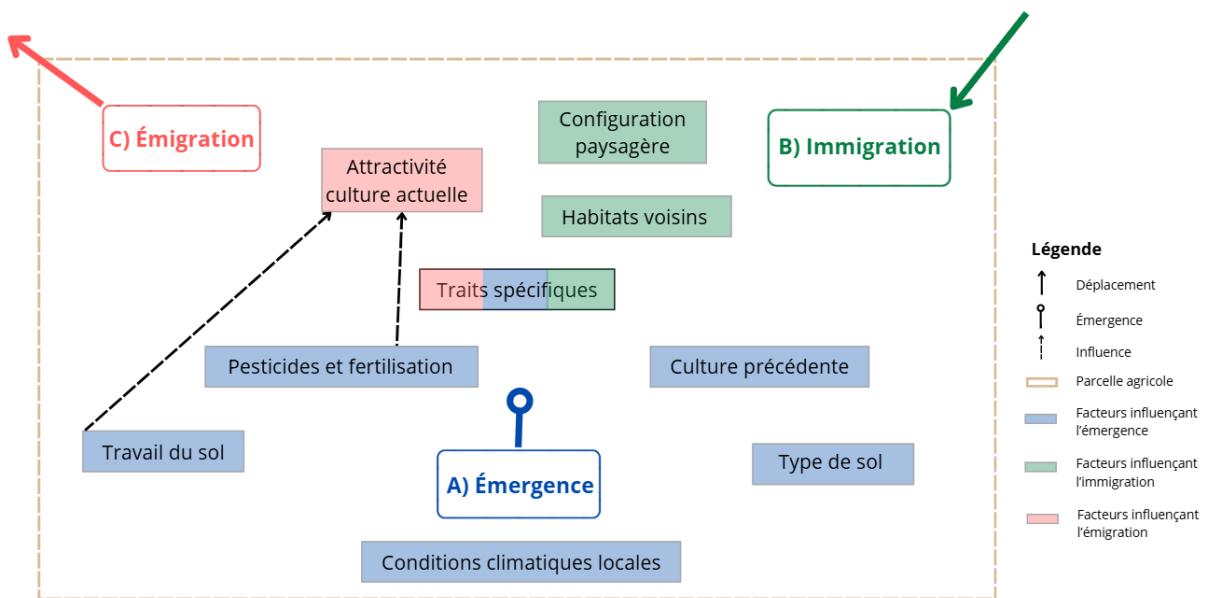


Figure 4 : Facteurs influençant la dynamique spatio-temporelle des carabes en parcelle agricole.

A) Émergence intra-parcellaire

L'émergence correspond à la sortie des carabes du sol après leur hivernage. Ce processus dépend de plusieurs facteurs liés à la parcelle elle-même.

Parmi les principaux déterminants figurent :

- Le **type de sol** (texture, porosité, pH, matière organique) influence son aptitude à l'enfouissement, à la ponte et à la survie hivernale (Holland & Luff, 2000).
- La **culture précédente** peut avoir un effet bénéfique sur la reproduction et la survie des individus (Gailis et al., 2017b; Marrec et al., 2015). Par exemple, contrairement aux cultures sarclées, les cultures non-sarclées sont généralement associées à une gestion plus douce des adventices et à une utilisation réduite de produits chimiques, ce qui les rend plus favorables aux auxiliaires (Lalonde et al., 2012; Yvoz et al., 2021). Certaines cultures comme le colza offrent également des conditions particulièrement favorables aux carabes, grâce à une structure végétale dense, une forte humidité du sol et une abondance de proies, favorisant ainsi leur reproduction et leur survie (Marrec et al., 2015). Ainsi, les paysages ayant accueilli une diversité de cultures l'année précédente,

bénéficient des effets positifs des cultures spécifique avec une plus grande abondance de carabes l'année suivante liée à la réussite du développement d'un plus grand nombre d'individus (Raderschall et al., 2022).

- Le **travail du sol**, notamment le labour, peut perturber les stades immatures et réduire drastiquement l'émergence des individus. Il détruit les refuges, tue les larves du sol et déséquilibre la communauté des coléoptères (Gailis et al., 2017b; Holland & Luff, 2000).
- L'application de **produits phytosanitaires**, notamment des insecticides et herbicides, peut entraîner une mortalité directe chez ces insectes et perturber indirectement leur survie en réduisant les ressources trophiques disponibles (Carbone, 2020).
- Les **conditions climatiques locales**, notamment la température et l'humidité, modulent le succès de l'émergence des carabes. Tout au long de leur cycle de vie, la température, en particulier celle du sol, influence leur dynamique en régulant leur rythme d'activité (Tenailleau et al., 2011). L'humidité, quant à elle, joue un rôle déterminant dans la répartition et l'abondance de ces coléoptères à l'échelle locale, notamment en influençant le choix des sites de ponte (O'Rourke et al., 2008). Il a d'ailleurs été démontré que, chez certaines espèces, le taux d'émergence augmentait avec l'humidité du sol (Kober et al., 2024).
- Les **traits spécifiques** des espèces, comme le type de reproduction (printanier ou automnal), influencent le moment d'émergence (Thiele, 1977).

Les espèces ayant hiverné directement dans la parcelle sont généralement les premières à recoloniser l'espace, ce qui leur confère un avantage compétitif (Marrec et al., 2015).

B) Immigration depuis les habitats périphériques

En parallèle de l'émergence locale, certaines espèces de carabes pénètrent dans les parcelles depuis les habitats voisins (haies, bandes enherbées, prairies), selon leur capacité de dispersion et la configuration paysagère (Dufrêne & Desender, 2006).

Les facteurs influençant l'immigration sont :

- La **connectivité du paysage** : les corridors écologiques, comme les talus ou haies, facilitent les mouvements et favorisent la recolonisation des parcelles après des

perturbations telles que le travail du sol ou l'application de pesticides (Gallé et al., 2019).

- L'**hétérogénéité paysagère**, en augmentant la diversité des habitats disponibles ou en diversifiant les cultures, stimule la diversité spécifique des carabes (Knapp et al., 2019; Marrec et al., 2015; Raderschall et al., 2022). En particulier, la proximité d'habitats refuges offre des conditions d'hivernage stables, favorisant une recolonisation rapide au printemps et renforçant ainsi leur capacité à réguler les populations de ravageurs (Hance, 2002). Par ailleurs, l'augmentation de la diversité des plantes cultivées au sein de la parcelle, via les intercultures, les cultures de couverture ou la complexification des rotations, contribue à créer un environnement plus stable et favorable aux carabes (Carbonne, 2020).
- Le **type de culture en bordure** influence l'attractivité de la parcelle cible. Par exemple, le colza et les cultures intermédiaires sont plus attractifs que les cultures de printemps laissées à nu (Bannwart et al., 2025; Busch et al., 2021; Tenailleau et al., 2011).
- La **morphologie des espèces**, notamment de la taille et du développement de leurs ailes. Certaines espèces, dotées de bonnes capacités de vol, peuvent coloniser rapidement de nouveaux habitats, tandis que d'autres, plus sédentaires, sont limitées dans leurs déplacements et restent dans les zones périphériques où les ressources sont suffisantes (Dufrêne & Desender, 2006; Lövei & Sunderland, 1996; Tenailleau et al., 2011)..
- La **phénologie des espèces** détermine les pics d'activité et donc le moment de l'immigration. Par exemple, certaines sont synchronisées avec des périodes de reproduction précises et recherchent des habitats propices à la ponte (Kosewska et al., 2020).

Toutefois, l'immigration est un processus plus lent : elle nécessite que les individus franchissent des distances variables retardant leur installation par rapport aux individus émergents du sol.

C) Émigration hors des parcelles

À l'inverse, certaines espèces quittent les parcelles lorsque les conditions y deviennent défavorables ou qu'elles trouvent ailleurs des conditions plus favorables, par exemple, dans des cultures particulièrement attractives comme le colza (Marrec et al., 2015). Ce processus d'émigration est déclenché par une baisse de l'attractivité de la culture, notamment lorsque :

- La **couverture végétale** est **insuffisante** en automne laissant le sol nu pendant l'hiver, ce qui crée un habitat d'hivernage inadapté aux prédateurs et à leur proies (Bannwart et al., 2025).
- Les **ressources alimentaires** (graines, proies) deviennent **rares**, notamment après des **traitements phytosanitaires** ou un **travail du sol intensif** (Carbone, 2020). En effet, les produits phytosanitaires réduisent fortement la disponibilité en proies en éliminant une grande partie de l'entomofaune présente à la surface du sol. Par ailleurs, le labour contribue également à la raréfaction des ressources en retournant les résidus de culture et les graines de mauvaises herbes dans le sol, ce qui limite leur accessibilité pour les carabes (Müller et al., 2022). De plus, les précipitations influencent également la disponibilité des proies, impactant ainsi la diversité et l'abondance des communautés de carabes (Gailis et al., 2017b).
- Les **pesticides** provoquent une fuite active ou la mort des individus (Busch et al., 2021). Les **périodes de récolte** constituent également une perturbation majeure pour l'entomofaune, en déclenchant souvent une émigration vers des habitats plus stables. Cette fuite est principalement liée à la modification brutale du microhabitat causée par la disparition soudaine du couvert végétal et les vibrations mécaniques associées aux opérations agricoles (Burel et al., 2013). Certaines espèces peuvent temporairement quitter la parcelle, mais beaucoup ne reviennent pas après migration (Meijer, 1974).

De plus, en fin de saison, lorsque les températures et la photopériode baissent, cela entraîne des migrations vers des habitats plus stables, tels que les haies et lisières forestières (Thiele, 1977)

Ces prédateurs et granivores peuvent fortement réduire leur activité lorsque leurs ressources trophiques sont en faible quantité, en raison d'un traitement mécanique ou chimique, par exemple. Ainsi, l'émigration est souvent plus marquée dans les systèmes intensifs, pauvres en proies et soumis à de fortes perturbations.

3.6 Stratégies d'hivernage

Dans un contexte où la réduction des intrants chimiques devient un enjeu majeur, les carabes, en tant qu'auxiliaires généralistes, offrent un potentiel intéressant pour la régulation biologique des ravageurs (Kromp, 1999). Si les effets des facteurs locaux (travail du sol, structure du paysage, type de culture) sur leur abondance ont été largement étudiés (Holland & Luff, 2000), les dynamiques temporelles, en particulier celles liées à la période hivernale, demeurent encore peu explorées (Bannwart et al., 2025). Or, l'hiver constitue une phase cruciale du cycle biologique des carabes : la baisse des températures, la disparition de la couverture végétale, la raréfaction des ressources trophiques ou encore les changements d'occupations des sols peuvent fortement compromettre leur survie.

Une méta-analyse récente de Bannwart et al. (2025) souligne que cette période d'activité réduite, bien que peu visible, conditionne fortement la capacité des populations à se maintenir localement d'une année à l'autre. Les habitats semi-naturels (haies, bandes enherbées), du fait de leur structure permanente et de leur relative stabilité, se révèlent plus propices à l'hivernage que les cultures adjacentes, en particulier lorsque celles-ci sont semées au printemps. Ces cultures de printemps, souvent dépourvues de végétation pendant l'hiver, n'offrent ni abri ni ressource suffisante pour permettre la survie des carabes hivernants. En revanche, les cultures semées à l'automne, grâce à leur couverture végétale continue, peuvent parfois offrir un habitat plus favorable au maintien des populations de carabes pendant l'hiver.

En intégrant cette dimension hivernale, souvent négligée, il devient possible de mieux expliquer les dynamiques observées au printemps. C'est dans cette logique que s'inscrivent les objectifs de ce travail, qui visent à éclairer les mécanismes permettant aux carabes de persister et d'assurer leur fonction régulatrice au fil des saisons.

4. Objectifs

De nombreux facteurs influencent la composition des communautés de carabes après l'hiver, tels que la culture précédente, les pratiques agricoles ou encore la structure du paysage. Cependant, ces dynamiques restent encore peu documentées, en particulier sur la façon dont elles se manifestent à l'échelle d'une succession culturale complète. Cette étude s'inscrit dans cette perspective en analysant la dynamique spatio-temporelle des communautés de carabes au sein de parcelles agricoles suivant une rotation betterave-céréale. Elle a pour objectifs :

1. De caractériser les différentes stratégies d'hivernage des espèces de carabes présentes en milieu cultivé ;
2. D'évaluer la contribution de l'émergence intra-parcellaire à la composition et à la structure des communautés observées au printemps.

Matériels et méthodes

1. Sélection des parcelles d'échantillonnage

Pour étudier les dynamiques des espèces de carabes émergeant du sol et celles provenant des bordures de parcelles, l'étude s'est focalisée sur une succession culturale typique en Wallonie, passant des betteraves aux céréales. Cette transition engendre une rupture environnementale pour les carabes, car la structure de ces deux types de cultures diffère fortement : l'une est sarclée, avec un couvert végétal clairsemé en début de saison, tandis que l'autre présente un couvert dense et homogène. Ce passage modifie fortement les habitats disponibles, permettant d'analyser l'adaptation des carabes à un changement brusque de leur environnement. De plus, la betterave étant une culture particulièrement sensible aux insectes ravageurs tels que les pucerons (vecteur du virus de la jaunisse), la lutte biologique y joue un rôle essentiel (Francis et al., 2022; Lagneau et al., 2023). Mieux comprendre la dynamique des carabes dans ce contexte permet d'évaluer leur contribution potentielle à la régulation des ravageurs et leur résilience face aux transformations du milieu. Par ailleurs, la récolte des betteraves perturbe fortement le sol (Martin et al., 2023), constituant un facteur supplémentaire influençant la survie et la recolonisation des carabes avant l'implantation de la culture suivante.

Vingt parcelles en agriculture conventionnelle, situées dans les provinces du Brabant Wallon, de Liège et de Namur ont été analysées en 2024, alors cultivées en betterave sucrière (Figure 5). En 2025, suite à la rotation culturale, 17 de ces 20 parcelles ont été reconvertis en céréale d'hiver. Les trois parcelles restantes (n° 23, 35 et 38) ayant été consacrées à d'autres cultures, seules les 17 parcelles communes aux deux années ont été retenues pour les analyses comparatives interannuelles.

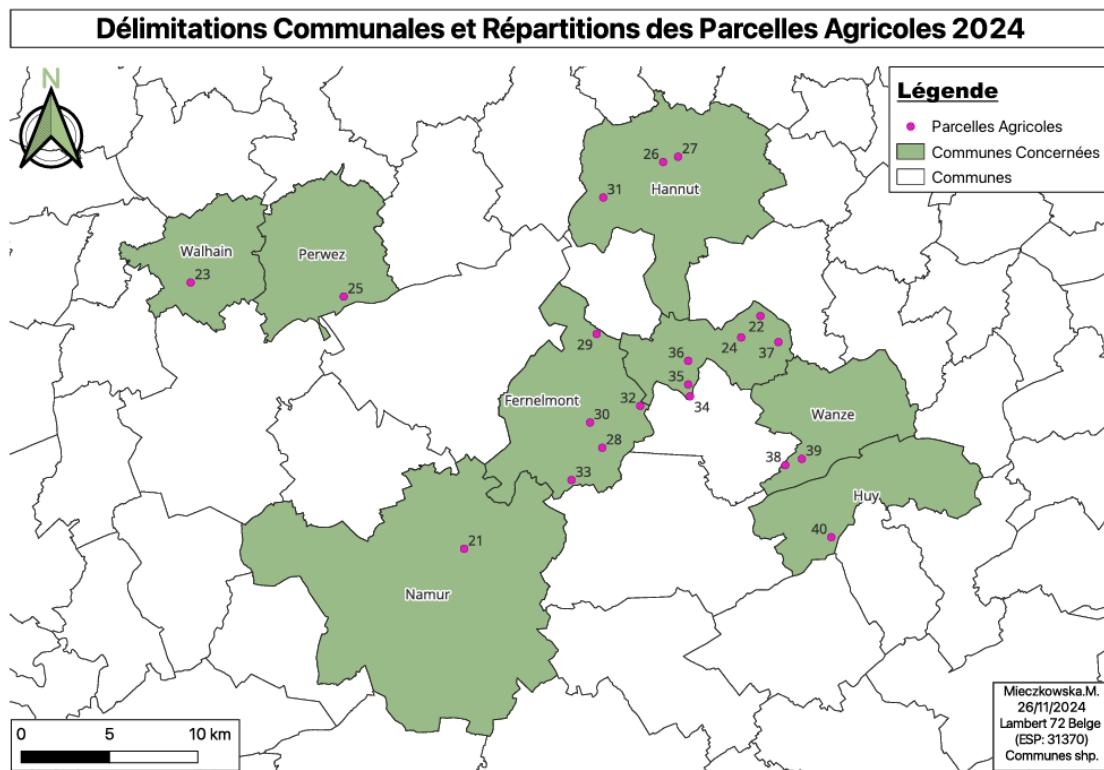


Figure 5 : Localisation des 20 parcelles utilisées pour les relevés.

Celles-ci sont localisées en Wallonie (Belgique) dans les provinces du Brabant Wallon, de Liège et de Namur.

2. Calendrier d'échantillonnage

L'échantillonnage des parcelles a eu lieu en 2024 (culture de betteraves) et en 2025 (céréales d'hiver). En 2024, les relevés ont été effectués en trois phases : « après-semis » (6 au 31 mai), « mi-culture » (24 juin au 19 juillet) et « avant récolte » (17 septembre au 4 octobre). En 2025, un relevé supplémentaire a été réalisé du 31 mars au 24 avril (Figure 6).

Pour cette étude, l'ensemble des données collectées sur les deux années a été pris en compte. Toutefois, seules les données d'avril 2025, en culture de céréales, ont été récoltées par mes soins. L'échantillonnage a débuté à la 14^{ème} semaine avec la mise en place des pièges, suivie de deux semaines de collecte et de repositionnement, réalisés deux jours par semaine. Les dernières collectes, ainsi que la récupération définitive des pièges ont eu lieu en semaine 17. Les données 2024 en betteraves, fournies par ailleurs, ont été intégrées pour évaluer l'évolution des populations de carabes lors du changement de culture.

Saisons	Printemps 2024						Été 2024										Automne 2024					...	Printemps 2025													
Mois	Mai		juin		Juillet		Août			Septembre			Octobre			Novembre			Décembre			Avril		Mai		Juin										
Cultures	Bettraves																		Céréales d'hiver																	
Semaines	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51		
Périodes																																				
Abréviations	BetA			BetJ			BetG															CerA														

Figure 6 : Représentation schématique du calendrier d'échantillonnage des 20 parcelles suivant une succession culturelle « betteraves-céréales d'hiver » pour les années 2024-2025.

Les périodes colorées en vert correspondent aux semaines d'échantillonnages dans les différentes parcelles. Les abréviations utilisées sont : Bet = betterave, Cer = céréale, A = avril, G = octobre et J = juillet.

L'abréviation utilisée pour désigner la période d'échantillonnage des betteraves « après-semis » (BetA) pourrait laisser penser que les captures ont été réalisées en avril, alors qu'elles ont en réalité eu lieu en mai. Afin de conserver une certaine cohérence terminologique dans l'ensemble du travail, les données de betteraves seront néanmoins présentées comme « avril », de manière à permettre leur comparaison directe avec celles des céréales d'avril. Ce choix se justifie par une correspondance phénologique entre les cultures : les betteraves étant semées plus tardivement que les céréales, leur stade post-semis en mai est équivalent au stade d'avril observé pour les céréales.

3. Pièges utilisés

Le suivi des populations de carabes est réalisé à l'aide de différentes méthodes de piégeage : (1) les tentes à émergence permettent d'identifier les individus ayant émergé du sol après l'hiver ; (2) les pièges Barber capturent les carabes présents sur l'ensemble de la parcelle, qu'ils proviennent du sol ou des bordures. Les pièges sont disposés en 5 lignes, définies à partir du centre de la parcelle, afin de minimiser les effets de bordures. Chaque ligne comprend, en quinconce, une tente à émergence et un piège Barber (Figure 7). Ainsi, cinq tentes à émergence sont installées, tandis qu'un 6ème piège Barber est ajouté à la ligne centrale. Au total, sur les quatre périodes cumulées, environ 1 400 pièges Barber et 250 tentes à émergence ont été utilisés au cours des campagnes d'échantillonnage des années 2024 et 2025, les tentes à émergences n'ayant été employées que pour la période de 2025.

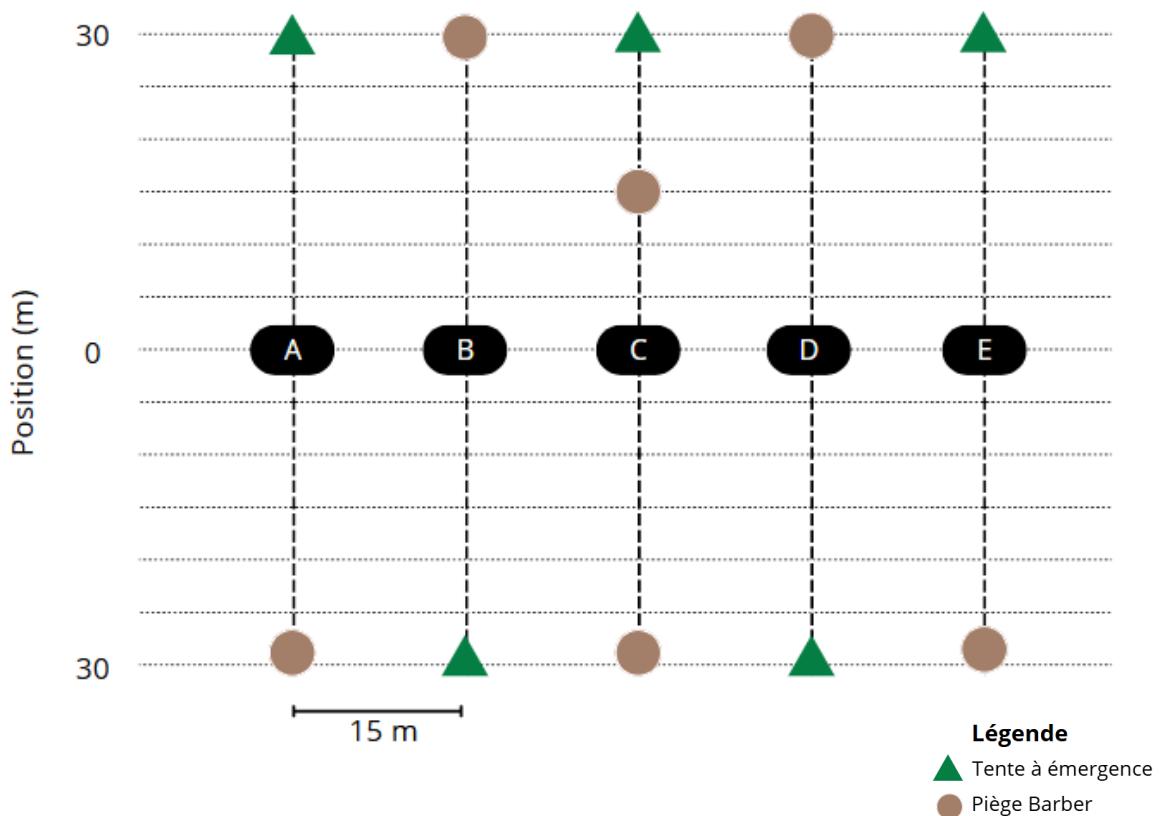


Figure 7 : Schéma illustrant la disposition des pièges sur une parcelle en avril 2025.

Les tentes à émergence, au nombre de cinq, et les pièges Barber, au nombre de six, sont respectivement représentés par des triangles verts et par des ronds bruns. Les pièges sont disposés sur 5 lignes, énumérées de A à E, espacées de 15 m chacune. Les pièges sont situés à 15 et 30 m du centre de la ligne.

Chaque piège Barber est inséré dans le sol, à hauteur du sol (Figure 8A), et est constitué de deux récipients en plastique emboîtés. Le récipient interne, rempli d'un liquide de piégeage (vinaigre et détergent), permet de capturer l'entomofaune terrestre ainsi que d'autres invertébrés. Le récipient externe sert à stabiliser celui interne et est perforé pour empêcher l'accumulation d'eau de pluie dans le piège. Chaque récipient a un diamètre de 85 mm et une hauteur de 100 mm. Un filtre sélectif, réalisé à partir de la partie supérieure d'une bouteille en plastique, a été intégrée pour éviter la capture accidentelle de petits vertébrés non ciblés, tels que les *Muridae*. Un toit en plastique recouvre chaque piège afin de le protéger des inondations (Figure 8B). Cette conception respecte les protocoles standardisés utilisés dans des études antérieures (Brown & Matthews, 2016; Hohbein & Conway, 2018).

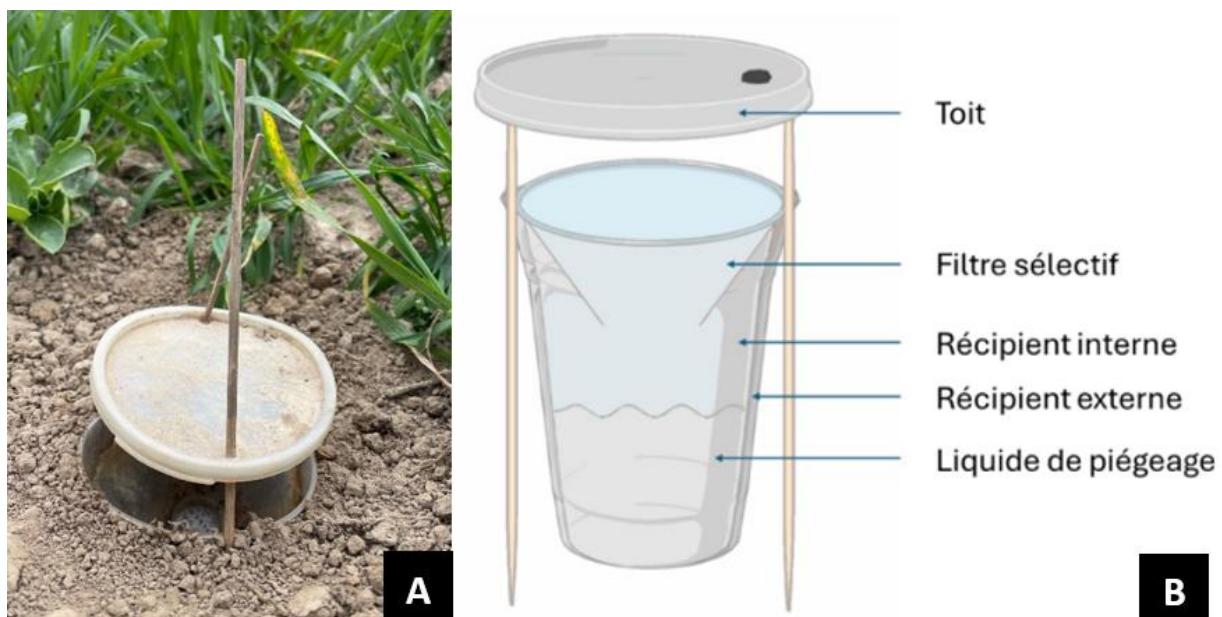


Figure 8 : (A) Photographie d'un piège Barber. (B) Représentation schématique du dispositif du piège Barber.

Les tentes à émergence (Figure 9A), d'une superficie de 0,36 m², fonctionnent selon un principe similaire à celui des pièges Barber. Toutefois, elles ne disposent pas de filtre sélectif, car la tente elle-même limite la capture aux insectes ayant émergé du sol sous laquelle elle est installée. Elles disposent également d'un récipient supplémentaire (Figure 9B) permettant la capture d'insectes volant au sein de la tente.



Figure 9 : (A) Photographie d'une tente à émergence. (B) Photographie du récipient supplémentaire de la tente.

Ces deux types de pièges sont complémentaires et rendent possible une évaluation plus complète car ils permettent de mieux comprendre l'origine des carabes présents dans les parcelles. Les tentes à émergence sont spécifiquement conçues pour capturer les individus ayant émergé du sol, tandis que les pièges Barber, plus généralistes, interceptent les carabes actifs à la surface, qu'ils proviennent des bordures ou qu'ils aient émergé localement. En comparant les données issues des deux types de pièges, il est alors possible de distinguer les sources de recolonisation et affiner l'analyse des dynamiques spatio-temporelles des populations de carabes. Les carabidés piégés ont été déterminés jusqu'à l'espèce à l'aide de la clé de détermination des carabidés (Roger et al., 2013). Quant aux autres individus capturés, seul leur ordre a été déterminé.

4. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été conçues pour répondre aux deux grandes questions écologiques qui structurent cette étude : (1) comment les espèces de carabes hivernent-elles dans les parcelles agricoles ; (2) dans quelle mesure l'émergence locale façonne-t-elle les communautés observées au printemps. Pour y répondre, la méthodologie s'est organisée en plusieurs étapes. Dans un premier temps, l'effet du type de culture sur la structure des communautés a été examiné. Dans un second temps, les éventuels changements associés à la succession culturelle ont été analysés, afin d'identifier les stratégies d'hivernage adoptées par les carabes. Enfin, l'influence de l'émergence intra-parcellaire sur la composition des communautés printanières a été évaluée.

4.1 Traitement des données et analyses descriptives

Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel RStudio, en utilisant principalement les packages vegan, indic species, ggplot2, dplyr et tidyverse. Les données issues des deux dispositifs de piégeage (pièges Barber et tentes à émergence) ont été traitées séparément, puis croisées en fonction des objectifs analytiques. Cette séparation a permis de comparer les différents pièges Barber installés à différentes périodes (avril, juillet et octobre 2024, ainsi qu'avril 2025). Les données provenant des tentes à émergence ont été analysées indépendamment, puis comparées aux données des pièges Barber d'octobre 2024 et d'avril 2025 afin de répondre aux objectifs de cette étude. Quant aux données d'abondance, elles ont été regroupées par culture, parcelle, période et année, puis standardisées en fonction du nombre de pièges récupérés.

4.2 Comparaison de la diversité et de l'abondance entre les cultures de céréales et de betteraves

Afin d'évaluer la diversité alpha et l'abondance, cinq indices ont été testés à partir des données issues exclusivement des pièges Barber :

- le nombre d'espèces (présence/absence),
- le nombre total d'individus (abondance),
- les indices de Berger-Parker, Shannon et Simpson (diversité alpha).

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée afin d'identifier les corrélations entre ces indices. Les indices de Berger-Parker, Shannon et Simpson étant fortement corrélés, seul l'indice de Shannon a été retenu pour les analyses suivantes.

La diversité spécifique a alors été mesurée à l'aide du nombre d'espèces par parcelle, de leur abondance, et de l'indice de Shannon (H'), calculé via la fonction diversity du package vegan.

Cet indice, utilisé pour mesurer la diversité d'un écosystème, prend en compte à la fois le nombre d'espèces et l'équilibre de leurs abondances (Dufrêne, 1992). Il varie entre 0 (lorsqu'une seule espèce domine entièrement) et le logarithme du nombre total d'espèces (lorsque toutes ont la même abondance) et est défini par la formule suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \log \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

où n_i est le nombre d'individus d'une espèce i , N le nombre total d'individus, et S le nombre total d'espèces.

Des analyses inférentielles ont ensuite été réalisées afin de comparer la richesse spécifique, l'abondance et l'indice de Shannon entre pièges Barber sur les mêmes parcelles, selon les périodes et cultures. En fonction de la distribution des données (normalité, égalité des variances et nombre de modalités), différents tests ont été utilisés : test de Student, ANOVA, test de Wilcoxon et test de Kruskal-Wallis.

4.3 Comparaison de la composition spécifique entre les cultures de betteraves et de céréales, et identification des espèces indicatrices

Analyse en coordonnées principales (PCoA)

La composition des communautés a été explorée par une analyse en coordonnées principales (PCoA), basée sur l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis. Cette méthode non contrainte projette les échantillons dans un espace multidimensionnel, où la proximité entre points reflète la similarité des assemblages. Elle permet de visualiser les variations de composition selon les gradients temporels et de culture.

La matrice de Bray-Curtis (BC_{UV}) est calculée à partir des abondances spécifiques des carabes selon la formule suivante :

$$BC_{UV} = \frac{\sum_{j=1}^S |x_{Uj} - x_{Vj}|}{\sum_{j=1}^S (x_{Uj} + x_{Vj})}$$

où x_{Uj} et x_{Vj} représentent les abondances de l'espèce j dans les parcelles U et V , respectivement, et S désigne le nombre total d'espèces considérées (Ricotta & Podani, 2017).

Les valeurs obtenues varient de 0 (communautés identiques, tant au niveau des espèces, qu'au niveau de leur abondance) à 1 (aucune espèce en commun). La matrice a été calculée avec la fonction vegdist (vegan), puis utilisée dans cmdscale pour réaliser la PCoA.

Analyse IndVal

Les espèces indicatrices associées à un type de culture (betterave ou céréale) ou à une période (avril, juillet, octobre) ont été identifiées à l'aide de l'indice de valeur indicatrice (IndVal), calculé avec la fonction multipatt du package indicspecies. Un seuil de significativité de $p < 0,05$ a été fixé avec 9999 permutations.

4.4 Continuité des communautés d'une année à l'autre

Test de Mantel

La stabilité des communautés au sein des parcelles d'une année à l'autre, a été évaluée à l'aide d'un test de Mantel, appliqué aux matrices de dissimilarité de Bray-Curtis calculées sur un ensemble commun de 17 parcelles. Cette analyse a permis de comparer les deux périodes d'avril afin de ne prendre en compte que l'effet de la culture et non la phénologie des espèces. Les analyses ont été réalisées avec vegdist et mantel.

Analyse de redondance (RDA)

Une analyse de redondance (RDA) a également été menée sur ces deux périodes afin d'évaluer dans quelle mesure la composition spécifique en 2024 pouvait expliquer celle de 2025. L'analyse a été restreinte aux 15 espèces les plus abondantes et présentes sur les deux années. Les données ont été transformées selon la méthode de Hellinger, puis analysées à l'aide

de rda (vegan). La significativité du modèle a été testée globalement (anova.cc), ainsi que pour chaque axe (anova.cca(by = "axis")).

4.5 Évaluation des stratégies d'hivernage

Pour mieux comprendre les dynamiques d'hivernation, les espèces ont été classées selon leur profil de présence/absence entre trois jeux de données : B24 (Barber octobre 2024), T25 (tentes 2025) et B25 (Barber 2025). Cela a permis de distinguer les stratégies suivantes :

- Cycle complet : présentes dans B24, T25 et B25.
- Tente seulement : uniquement détectées à l'émergence.
- Barber continu : présentes en 2024 et 2025, mais absentes des tentes.
- Présence ponctuelle : détectées seulement une des deux années.

Des corrélations ont ensuite été calculées entre les abondances en fin de saison (B24) et celles relevées dans les tentes à émergence (T25), afin d'évaluer le succès d'hivernage local.

Les corrélations ont été évaluées à l'aide du coefficient de Pearson (r), qui mesure l'intensité et la direction de la relation linéaire entre deux variables, avec des valeurs comprises entre -1 (corrélation négative parfaite) et 1 (corrélation positive parfaite). Une valeur proche de zéro indique l'absence de relation. La significativité statistique a été testée à l'aide d'une p -valeur : un résultat est considéré comme significatif lorsque $p < 0,05$.

4.6 Évaluation de l'émergence intra-parcellaire

Afin d'évaluer la contribution des individus émergents localement à la communauté observée en surface, les abondances spécifiques capturées en avril 2025 dans les tentes (T25) ont été corrélées à celles des pièges Barber de la même période (B25), à deux échelles :

- Globale (toute espèce confondue),
- Spécifique (par espèce) afin d'identifier les espèces montrant une forte concordance entre émergence et activité en surface.

5. Déclaration d'éthique

Aucune espèce protégée ou menacée n'a été concernée par cette étude de terrain (SPW, s. d.). Les prélèvements ont été effectués exclusivement sur des propriétés privées, avec l'accord préalable des propriétaires. Une approbation éthique n'était pas nécessaire, l'étude portant uniquement sur des arthropodes.

Résultats

1. Comparaison de la diversité et de l'abondance entre les cultures de céréales et de betteraves

L'analyse des communautés de carabes capturés à l'aide de pièges Barber permet d'évaluer la richesse spécifique ainsi que l'abondance de ces coléoptères dans les deux cultures étudiées. En 2024, les pièges ont permis de capturer 14 430 individus appartenant à 41 espèces en avril, 26 478 individus pour 33 espèces en juillet, et 2 207 individus répartis en 24 espèces en octobre. En avril 2025, 7 367 individus répartis en 39 espèces ont été collectés.

La diversité des communautés de carabes varie selon le type de culture et la période d'échantillonnage. L'analyse en composantes principales (ACP), réalisée à partir du nombre d'espèces, de l'abondance totale et de l'indice de Shannon, met en évidence une séparation partielle entre les différents groupes (Figures 10 et 11). L'axe 1, qui explique à lui seul 69,45 % de la variance, distingue principalement les parcelles de céréales en avril (CerA, en jaune) des différentes périodes en betterave (BetA-G-J). Avec l'axe 2 (22,8 %), les deux premiers axes expliquent ensemble plus de 92 % de la variance, ce qui rend la projection particulièrement représentative de la structure des données.

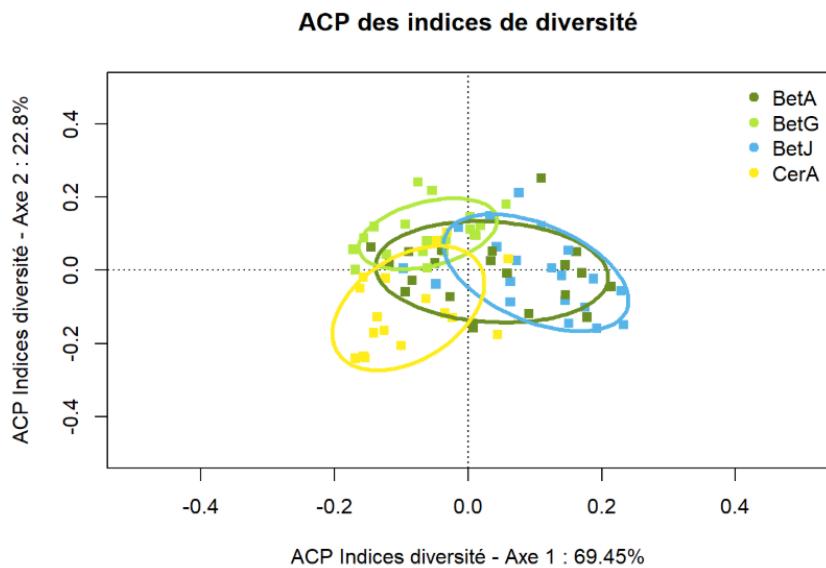


Figure 10 : Analyse en composantes principales (ACP) selon les cultures (betterave, céréale) et les périodes d'échantillonnage (avril, juillet, octobre).

L'ACP est basée sur les indices de diversité (richesse spécifique, abondance totale, indice de Shannon) des communautés de carabes. Les abréviations utilisées sont : Bet = betterave, Cer = céréale, A = avril, G = octobre et J = juillet.

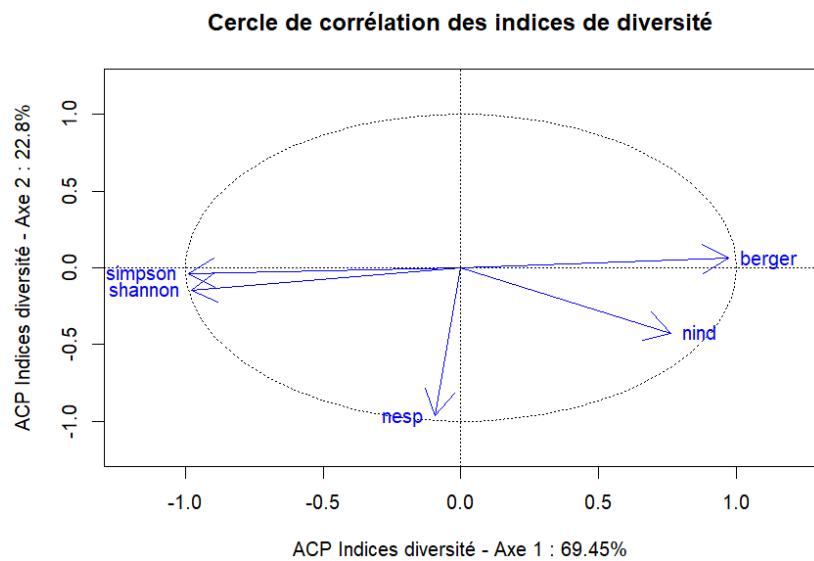


Figure 11 : Cercle de corrélation des indices de diversité utilisé dans l'analyse en composantes principales (ACP).

Les flèches représentent les contributions des cinq indices mesurés : nombre d'espèces (nesp), nombre total d'individus (nind), indices de Shannon, Simpson et Berger-Parker étant fortement corrélés entre eux, seul l'indice de Shannon a été retenu pour la suite des analyses.

Les parcelles en céréales présentent une richesse spécifique plus élevée (moyenne = 16,2 espèces) que celles en betteraves (moyenne = 11,4), ce que confirment les tests statistiques (test t , $p < 0,001$ et ANOVA, $F = 17,79$, $p < 0,001$). Les différences les plus marquées concernent les betteraves d'octobre (BetG), significativement distinctes des céréales d'avril (CerA).

En revanche, l'abondance totale ne diffère pas significativement entre les deux cultures principales (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, $p = 0,89$), mais varie significativement selon les périodes (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,001$), avec des différences significatives entre plusieurs combinaisons de périodes, notamment entre les betteraves d'octobre (BetG) et de juillet (BetJ), et entre octobre (BetG) et les céréales d'avril (CerA).

D'un point de vue qualitatif, les communautés de céréales sont à la fois plus riches et plus équilibrées (indice de Shannon plus élevé), tandis que les périodes en betteraves, notamment en avril (BetA) et juillet (BetJ), présentent une forte abondance dominée par quelques espèces généralistes. Cela conduit à une diversité spécifique globalement plus faible, malgré un grand nombre d'individus capturés.

Ces différences entre cultures et périodes se traduisent visuellement par un regroupement des parcelles dans l'espace de l'ACP, confirmant l'effet combiné du type de culture et du stade phénologique sur la structure des communautés de carabes.

2. Comparaison de la composition spécifique entre les cultures de betteraves et de céréales, et identification des espèces indicatrices

La composition spécifique des communautés de carabes diffère significativement selon les cultures (betterave ou céréale) et les périodes d'échantillonnage (avril, juillet, octobre), comme le révèle l'analyse en coordonnées principales (PCoA) basée sur la distance de Bray-Curtis (Figure 12). Les deux premiers axes de l'ordination expliquent 56 % de la variabilité totale (axe 1 : 41,2 % ; axe 2 : 14,8 %), témoignant d'une structuration nette des données. Cette séparation claire est observable entre les groupes, notamment sous l'effet combiné de la culture et de la période, avec l'axe principal capturant la majorité de cette variation.

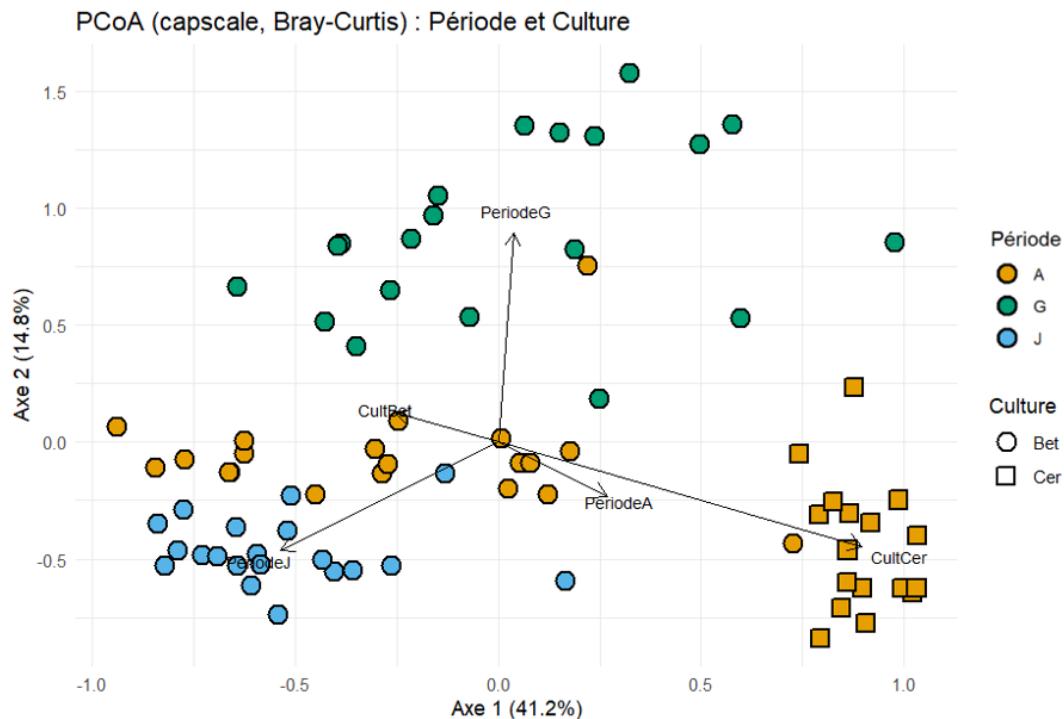


Figure 12 : Ordination PCoA basée sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis illustrant la composition spécifique des communautés de carabes en fonction des périodes d'échantillonnage et des cultures (betterave 2024 - céréales 2025).

Les abréviations utilisées sont : Bet = betterave, Cer = céréale, A = avril, G = octobre et J = juillet.

L'analyse IndVal identifie plusieurs espèces indicatrices significativement associées à un type de culture. Trois espèces sont caractéristiques des parcelles de betteraves : *Pterostichus melanarius* (IndVal = 0,99 ; p < 0,001), *Trechus quadristriatus* (IndVal = 0,84 ; p = 0,003) et *Calathus fuscipes* (IndVal = 0,67 ; p = 0,004). À l'inverse, neuf espèces montrent une affinité significative pour les parcelles en céréales, parmi lesquelles *Loricera pilicornis* (IndVal = 0,96), *Anchomenus dorsalis* (0,93), *Agonum muelleri* (0,90) et *Ocydromus tetricolus* (0,87), toutes avec des p-values inférieures à 0,01.

En ce qui concerne les périodes, l'analyse met en évidence des groupements temporels spécifiques. Six espèces sont fortement associées au mois d'avril, dont *Notiophilus quadripunctatus* (IndVal = 0,93), *Bembidion quadrimaculatum* (0,89) et *Philochthus lunulatus* (0,64). D'autres espèces se répartissent entre juillet (*Badister sodalis*, *Ocydromus femoratus*)

et octobre (*Nebria brevicollis*, *Nebria salina*). Certaines espèces présentent une affinité partagée entre deux périodes, comme *Trechus quadristriatus* (avril + octobre), ou *Loricera pilicornis*, *Phyla obtusa* et *Agonum muelleri* (avril + juillet).

Ces résultats confirment que la composition des communautés de carabes est structurée à la fois par la succession culturelle et la saisonnalité. Certaines espèces généralistes peuvent apparaître dans plusieurs contextes, mais plusieurs taxons montrent une fidélité marquée à des combinaisons culture-période spécifiques.

En complément de ces résultats, certaines espèces généralistes, telles que *Poecilus cupreus* et *Metallina lampros*, sont régulièrement détectées dans un grand nombre de parcelles, et ce à travers l'ensemble des cultures et des périodes d'échantillonnage. Bien qu'elles ne soient pas identifiées comme espèces indicatrices selon l'analyse IndVal, leur fréquence élevée et leur abondance constante soulignent leur tolérance dans les agroécosystèmes étudiés. Les données correspondant à avril 2025 sont illustrées à la figure 13, tandis que les résultats des trois périodes d'échantillonnages de 2024 (avril, juillet et octobre) sont présentés en annexe (Annexe 1).

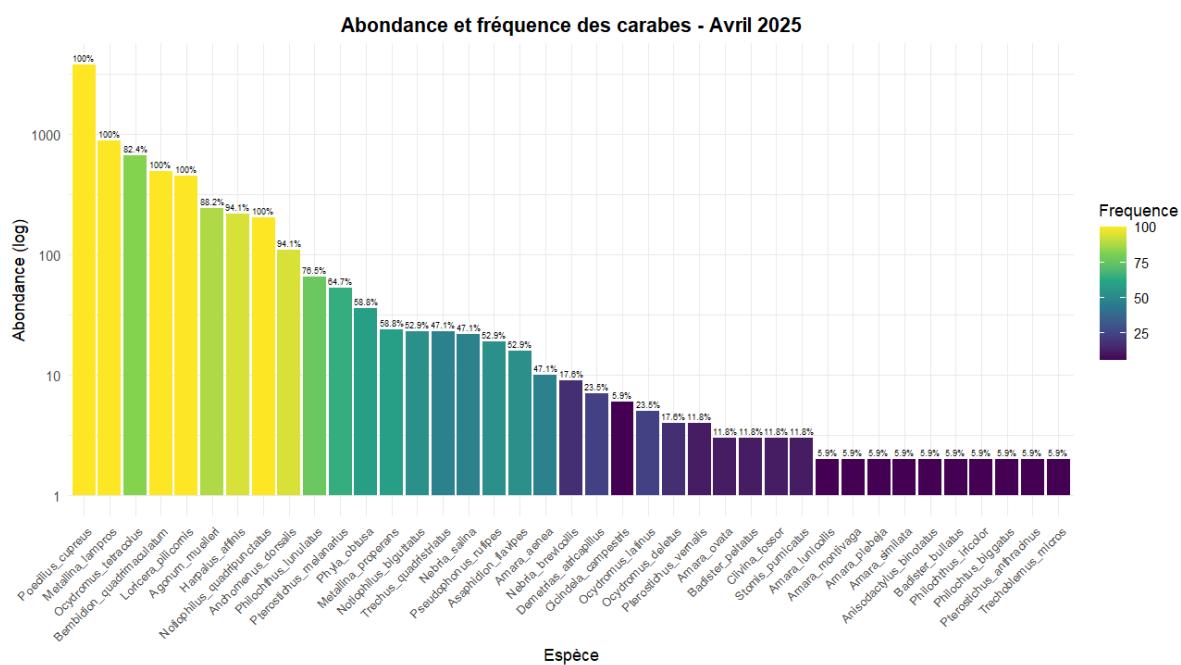


Figure 13 : Abondance (échelle logarithmique) et fréquence d'apparition des espèces capturées en avril 2025 dans les pièges Barber, exprimée en pourcentage de parcelles dans lesquelles chaque espèce a été détectée.

3. Continuité des communautés d'une année à l'autre

L'analyse du lien temporel des communautés de carabes au sein des parcelles révèle une absence de continuité entre les deux années d'étude. Le test de Mantel (Figure 14) ne met en évidence aucune corrélation significative entre les matrices de dissimilarité d'avril 2024 et 2025 ($r = -0,03$, $p = 0,59$), indiquant que les parcelles présentant des communautés similaires en culture de betteraves ne conservent pas cette similarité lors du passage en céréales.

L'analyse de redondance confirme cette observation : la composition spécifique de 2024 n'explique pas significativement celle de 2025 ($p = 0,76$).

Ces résultats suggèrent que la composition spécifique d'une parcelle en début de saison 2024 ne prédit pas la composition en 2025.

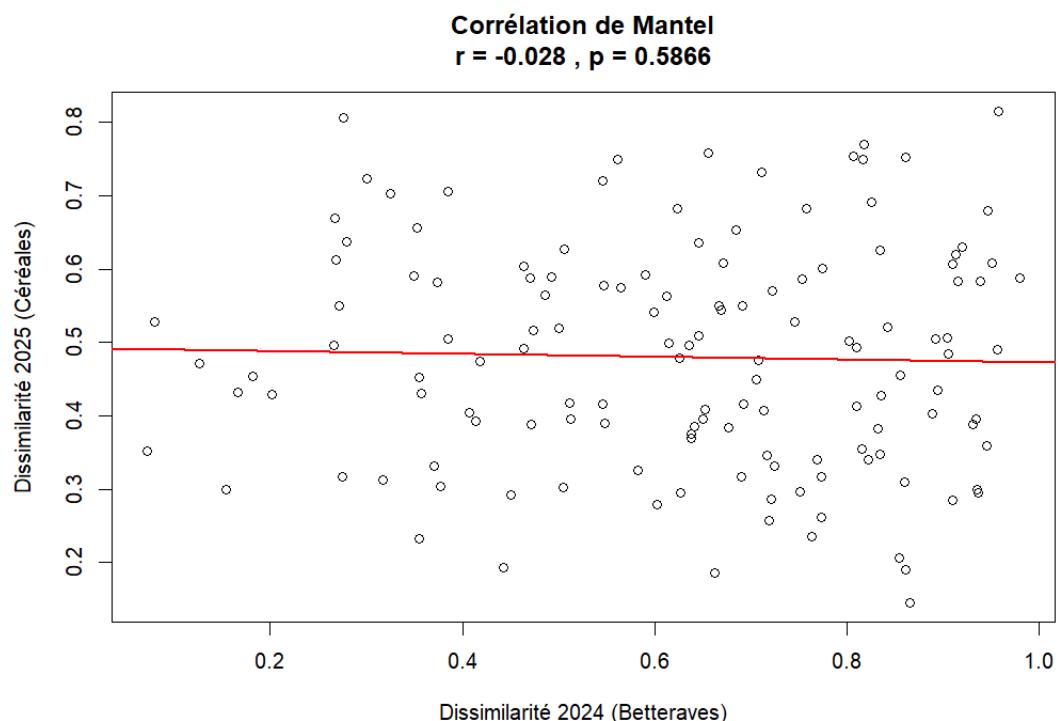


Figure 14 : Corrélation de Mantel entre les communautés de carabes en 2024 (betteraves) et 2025 (céréales).

Aucune corrélation significative ($r = -0,03$; $p = 0,59$) n'est observée entre les matrices de dissimilarité de Bray-Curtis, suggérant une restructuration marquée des communautés après la rotation culturelle.

4. Complémentarité des dispositifs : apport des tentes à émergence et comparaison avec les pièges Barber

Par rapport aux échantillonnages de 2024 réalisés uniquement à l'aide de pièges Barber, ceux d'avril 2025 ont été complétés par des tentes à émergence. Ces dernières ont capturé 468 individus, répartis en 23 espèces.

Dans les tentes à émergence, la communauté est dominée par trois espèces fortement représentées, à la fois en fréquence et en abondance. *Bembidion quadrimaculatum* et *Metallina lampros* ont été retrouvées dans 94,1 % des parcelles, tandis que *Ocydromus tetracolus* a été détectée dans 70,6 % d'entre elles, avec une abondance marquée (Figure 15).

Du côté des pièges Barber, les espèces les plus représentées sont également très fréquentes (Figure 13). *Poecilus cupreus*, *Metallina lampros* et *Bembidion quadrimaculatum* figurent parmi les plus abondantes et les plus fréquentes, toutes détectées dans 100 % des parcelles. D'autres espèces comme *Ocydromus tetracolus*, *Loricera pilicornis* ou *Agonum muelleri* montrent également des abondances élevées, bien que leur fréquence d'occurrence varie d'une parcelle à l'autre. Les pièges Barber capturent ainsi un éventail plus large d'espèces actives à la surface du sol.

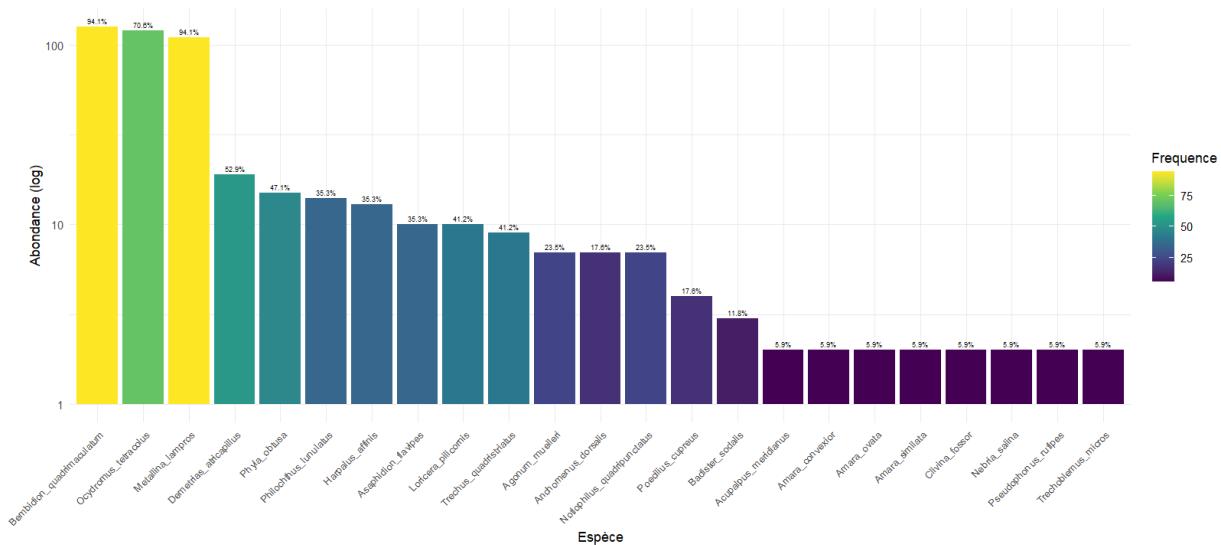


Figure 15 : Abondance (échelle logarithmique) et fréquence d'apparition des espèces capturées en avril 2025 dans les tentes à émergence, exprimée en pourcentage de parcelles dans lesquelles chaque espèce a été détectée.

La diversité spécifique est significativement plus élevée dans les pièges Barber que dans les tentes à émergence ($p < 0,001$), avec en moyenne 17 espèces capturées par parcelle contre 7 pour les tentes. Cette différence nette est également visible par l'absence de chevauchement des boîtes à moustaches de la figure 16.

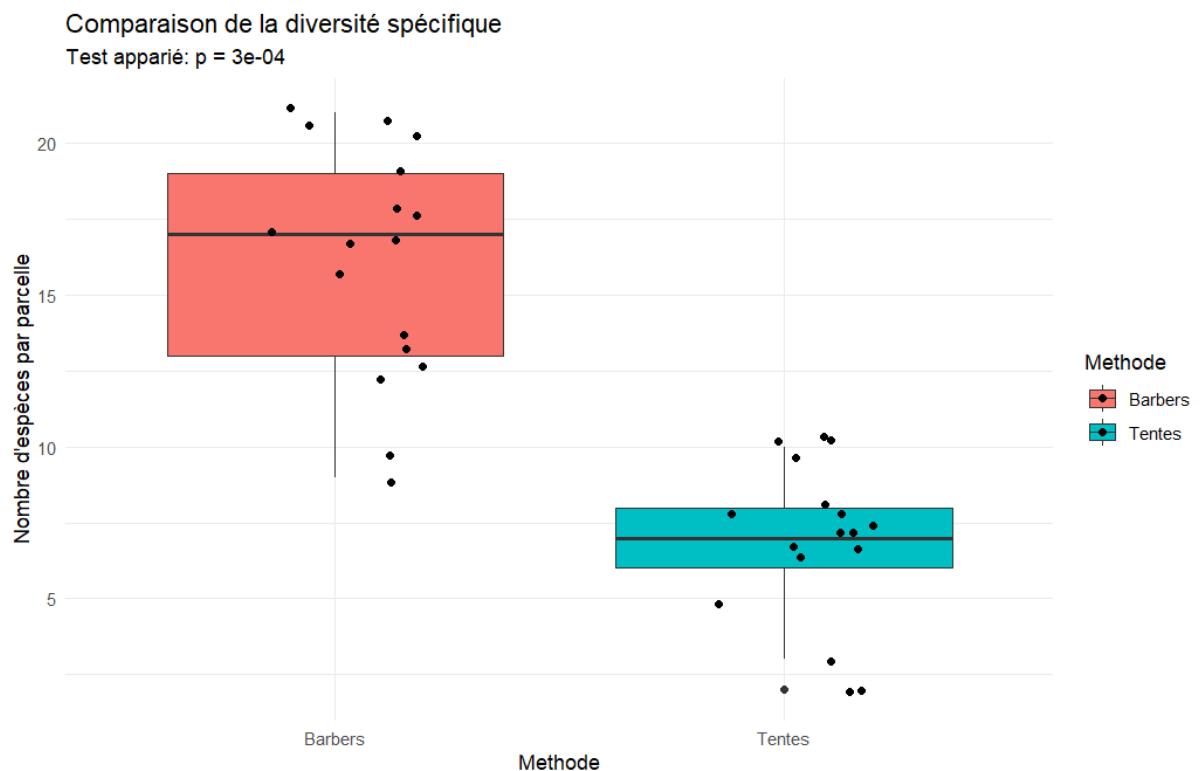


Figure 16 : Comparaison de la richesse spécifique des carabes entre pièges Barber et tentes à émergence en avril 2025.

5. Évaluation des stratégies d'hivernage

5.1 Analyse de présence/ absence des espèces

L'analyse de la présence ou absence des espèces de carabes dans les parcelles entre 2024 (pièges Barber) et 2025 (pièges Barber et tentes à émergence) permet d'explorer les stratégies d'hivernage des différentes espèces. Certaines semblent compléter leur cycle directement sur place, d'autres n'émergent qu'au printemps suivant, tandis que certaines ne sont observées qu'en surface ou montrent un comportement transitoire (Tableau 1).

Quatre espèces (*Bembidion quadrimaculatum*, *Loricera pilicornis*, *Metallina lampros* et *Ocydromus tetricolus*) ont été détectées de manière répétée dans les Barber en 2024 et en 2025 ainsi que dans les tentes à émergence en 2025. Leur fréquence d'apparition, dans les parcelles où elles ont été capturées dans les trois types de pièges, varie de 41,2 % à 94,1 % (Tableau 1 - Cycle complet). Par exemple, *Metallina lampros* a été retrouvée dans chaque type de piège pour la grande majorité des parcelles (16 sur 17), tandis que *Loricera pilicornis* n'a été piégée dans les trois dispositifs que dans 7 parcelles, soit 41,2 % des cas.

Demetrias atricapillus a été rarement capturée dans les Barber, mais détectée dans 41,2 % des parcelles uniquement via les tentes (Tableau 1 - Tente seulement). Cela suggère un hivernage local (stade adulte ou immature), avec émergence sur place au printemps. À l'inverse, d'autres espèces, bien représentées dans les Barber sur deux années, sont rarement détectées dans les tentes, ce qui pourrait indiquer un hivernage en dehors des zones d'échantillonnage (Tableau 1 - Barber continu). Leur fréquence d'apparition dans ces cas varie entre 41,2 % et 82,4 %.

Certaines espèces ne sont présentes qu'une seule année, comme *Calathus fuscipes*, *Nebria brevicollis* et *Pseudophonus rufipes* en 2024. Notamment, *Nebria brevicollis* a été capturée exclusivement en 2024 dans 76 % des parcelles (Tableau 1 - Barber 2024 seul). Une analyse ciblée des données « d'après-semis » en 2024 révèle que seules *C. fuscipes* et *N. brevicollis* étaient présentes ce mois-là sous betterave, mais absentes à cette période en 2025 sous culture céréalière.

En 2025, seule l'espèce *Notiophilus biguttatus*, a été détectée sur la moitié des parcelles, uniquement dans les pièges Barber (Tableau 1 - Barber 2025 seul). Toutefois, cette espèce a été capturée en très faible nombre, ce qui limite la robustesse des conclusions que l'on peut tirer quant à leur stratégie d'hivernation.

Tableau 1 : Fréquences d'observation et abondances totales des espèces de Carabidae selon les stratégies de piégeage dans 17 parcelles (2024-2025).

Sont présentées uniquement les espèces atteignant au moins 40% de fréquence dans une stratégie. Les fréquences sont exprimées en nombre de parcelles (pourcentage).

	Espèce	Abondance totale	Cycle complet	Tentes seulement	Barber continu	Barber 2024 seul	Barber 2025 seul
1	<i>Agonum_muelleri</i>	480	4 (23.5%)	0 (0%)	10 (58.8%)	1 (5.9%)	1 (5.9%)
2	<i>Anchomenus_dorsalis</i>	201	2 (11.8%)	0 (0%)	12 (70.6%)	1 (5.9%)	1 (5.9%)
3	<i>Bembidion_quadrivittatum</i>	799	14 (82.4%)	0 (0%)	1 (5.9%)	0 (0%)	0 (0%)
4	<i>Calathus_fuscipes</i>	182	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	12 (70.6%)	0 (0%)
5	<i>Demetrias_atricapillus</i>	26	1 (5.9%)	7 (41.2%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (11.8%)
6	<i>Harpalus_affinis</i>	357	6 (35.3%)	0 (0%)	8 (47.1%)	0 (0%)	2 (11.8%)
7	<i>Loricera_pilicornis</i>	1461	7 (41.2%)	0 (0%)	10 (58.8%)	0 (0%)	0 (0%)
8	<i>Metallina_lampros</i>	1997	16 (94.1%)	0 (0%)	1 (5.9%)	0 (0%)	0 (0%)
9	<i>Nebria_brevicollis</i>	126	0 (0%)	0 (0%)	3 (17.6%)	13 (76.5%)	0 (0%)
10	<i>Notiophilus_biguttatus</i>	23	0 (0%)	0 (0%)	1 (5.9%)	0 (0%)	8 (47.1%)
11	<i>Notiophilus_quadripunctatus</i>	305	4 (23.5%)	0 (0%)	13 (76.5%)	0 (0%)	0 (0%)
12	<i>Ocydromus_tetracolus</i>	1070	11 (64.7%)	0 (0%)	1 (5.9%)	2 (11.8%)	2 (11.8%)
13	<i>Poecilius_cupreus</i>	5611	3 (17.6%)	0 (0%)	14 (82.4%)	0 (0%)	0 (0%)
14	<i>Pseudophonus_rufipes</i>	433	1 (5.9%)	0 (0%)	7 (41.2%)	7 (41.2%)	1 (5.9%)
15	<i>Pterostichus_melanarius</i>	36800	0 (0%)	0 (0%)	11 (64.7%)	6 (35.3%)	0 (0%)

5.2 Comparaison des pièges Barber 2024 et des tentes à émergence 2025

Une comparaison entre les tentes à émergence d'avril 2025 (T25) et les pièges Barber d'octobre 2024 (B24) a été réalisée afin d'évaluer si la présence et l'abondance des espèces sur une parcelle l'année précédente influencent leur émergence l'année suivante. Une telle influence indiquerait que les espèces ont potentiellement pondu ou hiverné localement, suggérant un cycle de vie complet réalisé sur place.

Cependant, la corrélation de Pearson entre les abondances mesurées en B24 et en T25 donne un coefficient $r = 0,01$ avec une valeur de $p = 0,92$ (Figure 17). Cette absence de corrélation significative suggère qu'il n'y a pas de relation directe entre la présence d'une espèce en 2024 et son émergence en 2025.



Figure 17 : Corrélation entre l'abondance des espèces capturées dans les pièges Barber en avril 2024 et leur émergence détectée dans les tentes en avril 2025.

6. Évaluation de l'émergence intra-parcellaire

Dans le but d'évaluer l'importance de l'émergence locale sur la composition et la structure des communautés présentes au printemps, une comparaison a été réalisée entre les captures issues des pièges Barber et celles des tentes à émergence, tous deux installés en avril 2025 sur les mêmes parcelles. Cette analyse vise à déterminer dans quelle mesure les individus émergeants localement (T25) contribuent à la composition des communautés détectées en surface (B25).

La corrélation de Pearson entre les abondances mesurées en B25 et en T25 donne un coefficient $r = 0,33$ avec une valeur de $p = 1,28 \times 10^{-4}$ (Figure 18). La valeur positive de r indique qu'il existe une relation linéaire : plus une espèce est abondante à l'émergence, plus elle a tendance à être capturée en surface. La p-valeur très faible ($< 0,001$) confirme que cette relation est hautement significative sur le plan statistique. Cette corrélation suggère que l'émergence locale joue un rôle non négligeable dans la structuration des communautés observées à la surface des parcelles au printemps.

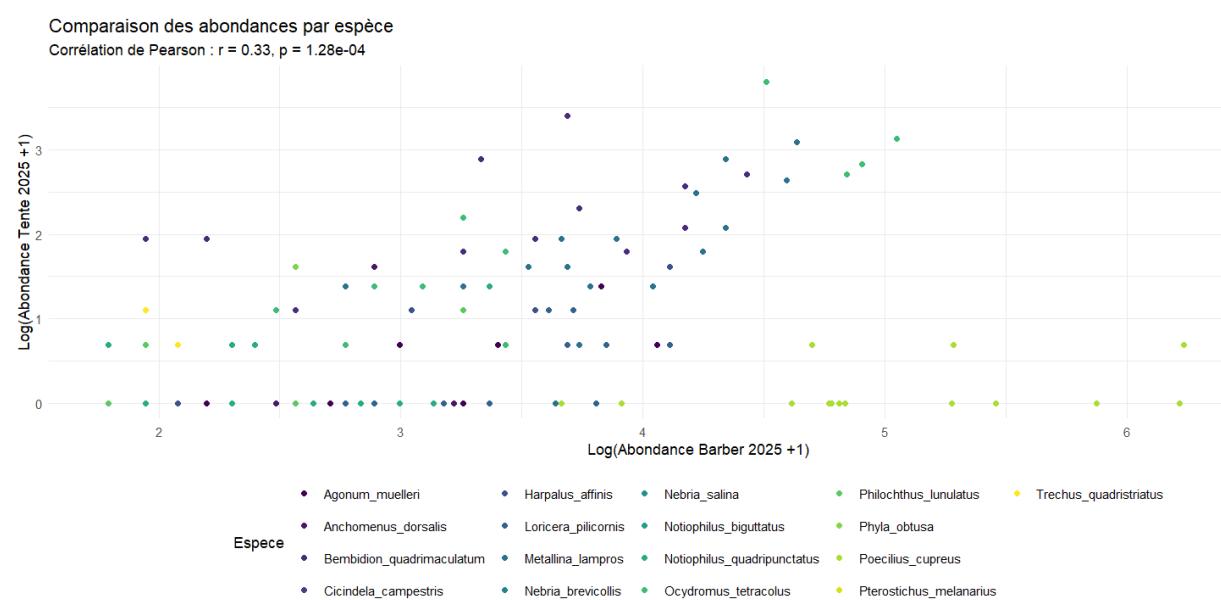


Figure 18 : Corrélation entre l'abondance des espèces capturées dans les pièges Barber et leur émergence détectée dans les tentes en avril 2025.

L'analyse a ensuite été affinée à l'échelle de chaque espèce afin de distinguer les espèces dont l'émergence locale contribue significativement à leur présence en surface. Les espèces illustrées dans la figure 19 (*Agonum muelleri*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Harpalus affinis*, *Loricera pilicornis*, *Metallina lampros* et *Ocydromus tetricolus*), présentent toutes des coefficients de corrélation élevés, avec des valeurs de r comprises entre 0,60 et 0,83.

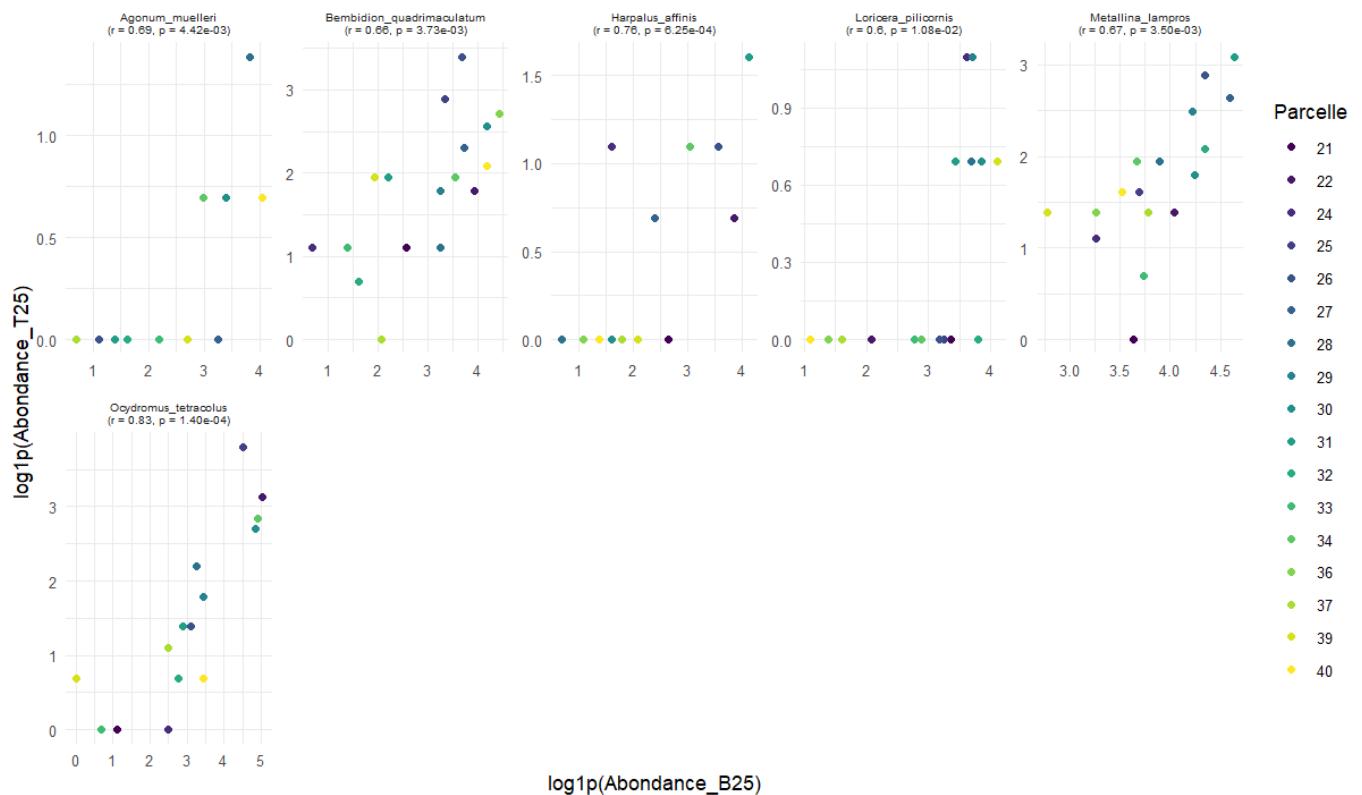


Figure 19 : Espèces présentant une corrélation statistiquement significative ($p < 0,05$) entre leur abondance dans les pièges Barber et leur émergence dans les tentes en avril 2025.

Seules les espèces ayant été capturées avec au moins 20 individus dans une parcelle sont représentées.

Discussion

Avant d’aborder la discussion, il convient de rappeler les objectifs principaux de cette étude. Celle-ci visait à mieux comprendre la dynamique des communautés de carabes dans les agroécosystèmes, à travers deux axes principaux :

1. Évaluer les différentes stratégies d’hivernage des espèces de carabes dans des parcelles agricoles soumises à une rotation culturelle entre betterave et céréales ;
2. Mesurer l’influence de l’émergence locale sur la composition des communautés présentes en surface au printemps.

1. Effet des cultures sur la composition et la diversité des communautés de carabes

1.1 Influence du type de culture sur la composition spécifique

Les résultats montrent que la composition des communautés de carabes varie significativement en fonction du type de culture et de la période d’échantillonnage. Cette tendance est confirmée par des analyses statistiques (tests t, ANOVA) et méthodes d’ordination (ACP, PCoA) qui montrent une structuration claire des communautés selon les types de culture et les phénologies associées. Ces résultats corroborent plusieurs travaux antérieurs qui rapportent une diversité plus élevée dans les cultures d’hiver comme les céréales, comparées aux cultures de printemps telles que la betterave (Booij & Noorlander, 1992; Carbonne, 2020; J. M. Holland & Luff, 2000).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette tendance. D’une part, les céréales d’hiver, semées en fin de saison, développent une couverture végétale plus précoce, qui offre rapidement des conditions microclimatiques stables (température, humidité) ainsi qu’une protection physique due au couvert végétale dense (Baars, 1979; Carbonne, 2020; Holland & Luff, 2000). Cela favorise l’installation des communautés de carabes en leur fournissant abri, ressources trophiques et micro-habitats favorables à la reproduction et à la survie (Toivonen et al., 2022). À l’inverse, les betteraves, semées plus tardivement, laissent le sol nu plus longtemps, exposant

les carabes aux variations thermiques et à une disponibilité moindre en ressources (Boetzl et al., 2024; Booij, 1994).

D'autre part, la gestion phytosanitaire diffère également entre ces systèmes. Les céréales, en raison de leur couverture dense, limitent le développement des adventices, réduisant ainsi le recours aux herbicides dans certains cas (Toivonen et al., 2022). À l'inverse, les betteraves sont souvent associées à un usage plus intensif de produits phytosanitaires, pouvant affecter directement les carabes ou indirectement via la raréfaction de leurs proies (Boetzl et al., 2024; Bourassa et al., 2008).

1.2 Identification des espèces indicatrices

L'analyse des espèces indicatrices (IndVal) met en évidence des associations marquées entre certaines espèces et un type de culture ou une période donnée. Par exemple, *Pterostichus melanarius*, *Trechus quadristriatus* et *Calathus fuscipes* sont fortement associés aux betteraves, tandis que *Loricera pilicornis*, *Anchomenus dorsalis*, *Agonum muelleri* ou *Ocydromus tetracolus* sont caractéristiques des parcelles de céréales. Ces associations reflètent des préférences écologiques liées aux conditions microclimatiques, à la phénologie des cultures et aux stratégies reproductive des espèces.

Certaines espèces à reproduction automnale comme *P. melanarius* semblent privilégier les cultures de racines de printemps, qui offrent en été un environnement plus humide et ombragé (Holland & Luff, 2000; Purvis & Fadl, 2002). À l'inverse, les espèces à reproduction printanière comme *A. dorsalis*, actives en début de saison (Roger et al., 2013), profitent d'une couverture précoce offerte par les céréales. Cependant, au-delà de ces préférences, une certaine plasticité phénologique peut permettre aux carabes d'ajuster leur cycle de vie à la temporalité des cultures, en retardant par exemple leur période d'activité dans l'année afin de s'adapter aux cultures de printemps (Holland & Luff, 2000).

Toutefois, la présence dominante d'espèces généralistes, comme *Poecilus cupreus* ou *P. melanarius*, implique un déséquilibre au sein des parcelles. Les parcelles de betteraves montrent une abondance élevée mais une richesse plus faible. Ces espèces sont capables d'exploiter une grande variété d'habitats, y compris ceux perturbés par les pratiques agricoles (Chapelin-Viscardi et al., 2014; Labruyere, 2016). Leur présence prédominante peut également

s'expliquer par des phénomènes de prédation intra-guilde, limitant la diversité locale, comme suggéré pour *P. melanarius* vis-à-vis d'autres carabes prédateurs (Hanson et al., 2016; Robinson et al., 2021).

2. Rôle des successions culturelles et des stratégies d'hivernage dans l'organisation des communautés de carabes

Les analyses comparant les parcelles cultivées en betterave en 2024 et en céréales en 2025 montrent que la composition des communautés de carabes varie fortement selon le type de culture et la période d'échantillonnage. Cette observation est appuyée par une absence de prédictibilité entre les communautés d'une année à l'autre, ce qui indique un renouvellement important de la composition des espèces chaque année. Cela suggère que le type de culture annuel constitue un facteur plus structurant que les caractéristiques fixes du paysage.

Pour comprendre si certaines espèces parviennent néanmoins à maintenir leur présence en passant l'hiver dans la parcelle, les données issues des pièges Barber (2024 et 2025) et des tentes à émergence (2025) ont été confrontées. Cette analyse croisée révèle une diversité de stratégies d'hivernage, modulées par les traits des espèces (stade d'hivernation, capacité de dispersion, plasticité écologique) et les conditions locales liées aux pratiques agricoles. Tandis que les tentes à émergence permettent d'identifier les espèces ayant complété leur cycle sur place et survécu à l'hiver, les pièges Barber reflètent l'activité épigée et les dynamiques de recolonisation. Cette approche combinée met en évidence différents profils écologiques (espèces résidentes, transitoires ou recolonisatrices). Elle souligne également que des rotations intégrant des cultures moins perturbatrices, associées à des infrastructures semi-naturelles jouant un rôle de refuge, pourraient stabiliser la biodiversité fonctionnelle des agroécosystèmes.

2.1 Stratégie de cycle complet

Certaines espèces ont été détectées dans l'ensemble des dispositifs d'échantillonnage (Barber 2024 et 2025, tentes 2025), indiquant une présence continue sur deux années consécutives. Cette récurrence suggère qu'elles ont pu compléter leur cycle sur place en hivernant localement, avant de recoloniser les parcelles au printemps suivant. Un tel profil reflète une stratégie de cycle complet sur place, compatible avec des conditions locales suffisamment stables.

Toutefois, la fréquence de détection varie : *Loricera pilicornis*, bien que capturée dans les trois dispositifs, a été observée dans moins de parcelles que *Metallina lampros*. Cette différence peut résulter de périodes d'activité distinctes. *L. pilicornis* présente une activité principalement printanière, tandis que *M. lampros* reste active plus longtemps, avec un pic en septembre, ce qui favorise sa détection en octobre (Roger et al., 2013).

Par ailleurs, *L. pilicornis* est un prédateur spécialisé des collemboles, avec des adaptations morphologiques caractéristiques, telles que des soies sensorielles bien développées (Graux et al., 2024; Tenailleau et al., 2011). La disponibilité locale de ses proies peut conditionner son abondance. Des travaux antérieurs montrent que son abondance varie positivement avec celle des collemboles (Baulechner et al., 2022). Ainsi, une faible densité de collemboles pourrait alors limiter sa fréquence face à des prédateurs plus généralistes comme *Bembidion quadrimaculatum*, *M. lampros* ou *Ocydromus tetracolus*.

2.2 Stratégie d'hivernation locale avec émergence

Un autre cas concerne *Demetrias atricapillus*, détectée uniquement dans les tentes à émergence. Son absence quasi-totale des Barber suggère un développement larvaire local, potentiellement suivi d'une faible activité post-émergence. Il est également possible que cette espèce utilise les parcelles uniquement comme sites d'hibernation ou de ponte, sans y rester durablement. Ce comportement a déjà été observé par Chapelin (2014), où elle était strictement associée à l'émergence printanière.

2.3 Stratégie de colonisation printanière depuis les habitats adjacents

À l'inverse des espèces émergentes localement, certains carabes, comme *Poecilus cupreus* ou *Pterostichus melanarius*, ont été détectés uniquement dans les pièges Barber en 2024 et 2025, sans être observés dans les tentes à émergence. Cette absence suggère une stratégie basée sur la dispersion printanière depuis des habitats périphériques (bordures, haies, intercultures), sans développement complet dans les parcelles. Une telle stratégie, caractérisée par une activité épigée sans émergence locale, a été décrite par Holland & Luff (2000), qui montrent que certaines espèces hibernent en périphérie des champs et recolonisent les parcelles cultivées dès le retour des conditions favorables. Ces espèces, souvent dotées d'une forte capacité de dispersion (macroptère ou dimorphisme) (Roger et al., 2013) et d'une bonne

tolérance aux perturbations, recolonisent rapidement les milieux cultivés dès le retour de conditions favorables (Chapelin-Viscardi et al., 2014; Labruyere, 2016). Leur rôle fonctionnel est majeur : présentes dès le début de la saison, elles participent à la régulation biologique, notamment contre les limaces et pucerons (Tenailleau et al., 2011).

2.4 Stratégie à présence ponctuelle liée à la phénologie de l'espèce ou aux cultures

Certaines espèces détectées uniquement en 2024 n'ont pas été observées en 2025, malgré la continuité spatiale des parcelles. Cette absence peut refléter une sensibilité aux rotations culturales, des préférences écologiques incompatibles avec les conditions offertes par la culture de céréale, ou des biais liés à la période d'échantillonnage.

L'absence de *Calathus fuscipes* au printemps 2025 dans les parcelles de céréales peut sembler contradictoire, dans la mesure où cette espèce est associée aux paysages denses (Roger et al., 2013). Toutefois, sa phénologie tardive (Graux et al., 2024; Roger et al., 2013) coïncide davantage avec la période d'échantillonnage des betteraves (mai) qu'avec celle des céréales, réalisée plus tôt, en avril. L'absence de cette espèce en culture céréalière relève alors d'un décalage temporel dans son cycle d'activité, plutôt que d'une réelle incompatibilité écologique. De même, l'absence en avril 2025 de *Nebria brevicollis*, espèce mobile typique des milieux ouverts et humides, peut s'expliquer par son pic d'activité en mai mais aussi ses préférences écologiques (Purvis & Fadl, 2002; Roger et al., 2013). Sa grande capacité de dispersion lui permet généralement de recoloniser rapidement les parcelles après perturbation.

Ainsi, l'absence de ces espèces en 2025 peut résulter d'un effet combiné des changements cultureaux, des variations interannuelles, et de leur phénologie. Leur détection exclusive en 2024 pourrait aussi refléter un échec de reproduction local, une mortalité hivernale ou une dynamique de population instable.

A l'inverse, certaines espèces comme *Notiophilus biguttatus* n'ont été détectées qu'en 2025. Toutefois, cette espèce a été capturée en très faible nombre, ce qui limite la robustesse des conclusions sur sa stratégie d'hivernation. Sa présence ponctuelle pourrait tout aussi bien résulter d'une présence occasionnelle ou transitoire, plutôt qu'un véritable établissement local.

2.5 Une déconnexion entre présence en surface à l'automne et émergence printanière

Une analyse complémentaire a visé à tester l'hypothèse selon laquelle les espèces présentes à l'automne dans les pièges Barber (octobre 2024) pourraient être retrouvées en émergence au printemps suivant (avril 2025), traduisant ainsi une reproduction ou un hivernage local réussi. En théorie, un tel lien indiquerait une continuité directe des communautés à l'échelle d'une parcelle, du cycle de reproduction jusqu'à l'émergence post-hivernale.

Cependant, l'analyse de corrélation menée sur les abondances spécifiques n'a révélé aucun lien significatif, indiquant une forte déconnexion entre les deux séries temporelles. Cette absence de relation suggère que les communautés émergentes ne constituent pas une simple prolongation des communautés observées à l'automne précédent. Plusieurs facteurs pourraient expliquer ce décalage.

D'une part, les perturbations mécaniques post-récolte, notamment le retournement profond du sol, le tassement et les passages répétés d'engins agricoles, peuvent compromettre la survie des stades immatures ou adultes hivernants (Müller et al., 2022). Ces pratiques, fréquentes après la culture de betterave, réduisent fortement les chances d'un cycle de vie complet au sein de la même parcelle. D'autre part, une forte mobilité des espèces généralistes peut expliquer l'absence de lien entre les pièges d'automne et les tentes à émergence, suggérant des déplacements vers d'autres sites d'hivernation. De plus, malgré des conditions météorologiques favorables, l'échantillonnage limité au début du printemps ne permet pas de couvrir pleinement les espèces à phénologie décalée. Enfin, les tentes à émergence, bien qu'utiles pour détecter les émergences locales, couvrent une surface limitée, ce qui peut sous-représenter les espèces dispersées, et masquer des continuités.

3. Rôle de l'émergence locale dans la structuration des communautés de surface

En 2025, l'analyse croisée des données issues des tentes à émergence et des pièges Barber met en évidence une corrélation positive entre l'émergence locale des carabes et leur activité en surface. Les tentes ciblent les espèces résidentes ayant complété leur cycle sur place,

tandis que les pièges Barber capturent aussi des individus mobiles issus d'habitats adjacents, comme les bordures utilisées pour l'hibernation ou la reproduction (Holland & Luff, 2000).

3.1 Un lien entre reproduction locale et activité au printemps

Cette relation est particulièrement marquée pour plusieurs espèces comme *Metallina lampros*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Agonum muelleri*, ou encore *Harpalus affinis*. Elles sont non seulement fréquemment retrouvées en surface mais également dans les tentes à émergence. Leur mobilité, régime alimentaire généraliste et plasticité écologique favorisent leur maintien et reproduction dans des parcelles soumises à des successions culturales (Roger et al., 2013). Ce sont des espèces typiquement associées aux milieux agricoles, décrites comme inféodées à ces habitats cultivés, ce qui renforce l'hypothèse de leur adaptation aux dynamiques agricoles (Chapelin-Viscardi et al., 2014; Müller et al., 2022; Thiele, 1977). Par ailleurs, leur émergence précoce leur confère un avantage dans l'occupation de l'espace en début de saison (Marrec et al., 2015). Ainsi, leur reproduction sur place constitue un facteur structurant non négligeable des communautés actives au printemps.

3.2 Une relation partielle : rôle des flux immigrés

La corrélation à l'échelle globale reste modérée, indiquant qu'une partie de l'activité printanière provient d'individus arrivant des habitats périphériques (J. M. Holland & Luff, 2000). L'absence de certaines espèces dans les tentes, malgré leur capture en surface, illustre cette dissociation entre émergence et activité en surface. La composition printanière résulte donc de l'émergence locale mais également de flux d'individus immigrés, d'où l'intérêt de combiner pièges Barber et tentes à émergence pour évaluer à la fois le succès de reproduction et les mouvements post-émergence.

Contribution personnelle

J'ai entamé ce travail de fin d'études par une recherche bibliographique approfondie, visant à établir le contexte scientifique de cette étude. J'ai ensuite participé à l'organisation et à la réalisation des échantillonnages sur le terrain, en collaboration avec mon promoteur, Julien Peeters. Pour cela, nous avons revisité les parcelles échantillonnées l'année précédente et retenu uniquement celles cultivées en céréales, où l'ensemble des pièges a été installé. Le relevé des pièges a été effectué chaque semaine, suivi du transfert des insectes capturés dans de l'alcool afin d'assurer leur conservation. J'ai ensuite procédé à l'identification et au recensement des carabes, avant de saisir les données dans un tableur Excel pour leur traitement statistique. À ce traitement statistique s'est également ajoutée les données de l'année 2024, qui m'ont été fournie par Julien. Enfin, j'ai interprété les résultats obtenus et rédigé l'intégralité de ce rapport.

Conclusion et perspectives

Cette étude avait pour objectif (1) de caractériser les différentes stratégies d'hivernage des espèces de carabes en milieu cultivé, et (2) d'évaluer l'importance de l'émergence intra-parcellaire dans la composition et la structure des communautés au printemps.

L'approche combinant pièges Barber et tentes à émergence a permis de distinguer plusieurs profils écologiques : des espèces résidentes complétant leur cycle sur place, des espèces émergentes uniquement, des espèces recolonisatrices provenant d'habitats adjacents et des espèces transitoires n'apparaissant qu'une année donnée. Ces résultats montrent que des caractéristiques telles que la capacité de dispersion, le régime alimentaire ou la plasticité écologique interagissent fortement avec les contraintes imposées par les rotations culturales et les pratiques agricoles.

Concernant l'émergence intra-parcellaire, la corrélation positive entre les abondances issues des tentes et des Barber au printemps indique que la reproduction locale contribue effectivement à la composition observée en surface. Toutefois, cette relation n'exclut pas l'existence d'un flux d'individus provenant d'habitats adjacents, venant compléter les communautés locales par dispersion printanière. En revanche, l'absence de lien entre les communautés observées à l'automne et celles émergeant au printemps suivant suggère une rupture liée aux perturbations mécaniques post-récolte, à la mortalité hivernale, ou à des déplacements vers des milieux offrant de meilleures conditions d'hivernation.

Ce travail met également en lumière certaines limites : plusieurs facteurs agricoles potentiellement déterminants n'ont pas été pris en compte dans les analyses, tels que l'intensité et le calendrier du travail du sol, l'utilisation d'intrants, ou encore la présence et la gestion des infrastructures agroécologiques (haies, bandes enherbées). Leur intégration future permettrait de mieux comprendre les mécanismes précis conditionnant la survie hivernale et la recolonisation printanière.

Au-delà de leur intérêt scientifique, les résultats principaux de cette étude apportent des éléments utiles pour orienter les pratiques agricoles. La mise en évidence de profils écologiques distincts souligne qu'aucune stratégie de gestion unique ne permettra de préserver l'ensemble des espèces. Favoriser la continuité des habitats, réduire les perturbations du sol en période

sensible, ou maintenir des zones refuges diversifiées pourrait contribuer à soutenir à la fois les espèces résidentes et celles recolonisatrices. En valorisant cette diversité de réponses écologiques, il devient possible d'optimiser les services de régulation biologique rendus par les carabes dans les agroécosystèmes.

Dans l'ensemble, cette étude souligne que les communautés de carabes en milieu agricole sont façonnées par un équilibre subtil entre reproduction locale, recolonisation depuis des habitats adjacents, et contraintes liées aux pratiques culturelles. La prise en compte de ces processus est essentielle pour concevoir des systèmes de production plus favorables à la biodiversité et aux services de régulation biologique qu'elle assure.

Bibliographie

- Agridae. (2012). *Auxiliaires en grandes cultures*.
- Altieri, M., & Nicholls, C. (2018). *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. ResearchGate. https://www.researchgate.net/publication/310510539_
- Ameixa, O., & Kindlmann, P. (2008). Agricultural policy-induced landscape changes : Effects on carabid abundance and their biocontrol potential. *European Journal of Entomology*, 105(3), 467-476. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.060>
- Baars, M. A. (1979). Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia*, 41(1), 25-46. <https://doi.org/10.1007/BF00344835>
- Bannwart, P., Gardarin, A., & Petit, S. (2025). Do semi-natural habitats enhance overwintering of generalist predators in arable cropping systems? A meta-analysis. *Biological Control*, 201, 105700. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2025.105700>
- Baulechner, D., Jauker, F., Neubauer, T. A., & Wolters, V. (2020). Convergent evolution of specialized generalists : Implications for phylogenetic and functional diversity of carabid feeding groups. *Ecology and Evolution*, 10(20), 11100-11110. <https://doi.org/10.1002/ece3.6746>
- Baulechner, D., Jauker, F., & Wolters, V. (2022). Carabid adaptation to a collembolan diet : Hunting efficiency and nutritional value. *Ecological Entomology*, 47(2), 242-248. <https://doi.org/10.1111/een.13106>
- Beaudelot, A., & Henrotte, B. (2017). Les méthodes de protection des plantes en agriculture biologique. Biowallonie.
- Beddington, J. (2010). Food security : Contributions from science to a new and greener revolution. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0201>
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity : Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 182-188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Bernardes, M. F. F., Pazin, M., Pereira, L. C., & Dorta, D. J. (2015). *Impact of Pesticides on Environmental and Human Health* (A. C. Andreazza & G. Scola, Éds.). InTech. <https://doi.org/10.5772/59710>
- Boetzl, F. A., Sponsler, D., Albrecht, M., Batáry, P., Birkhofer, K., Knapp, M., Krauss, J., Maas, B., Martin, E. A., Sirami, C., Sutter, L., Bertrand, C., Baillod, A. B., Bota, G., Bretagnolle, V., Brotons, L., Frank, T., Fusser, M., Giralt, D., ... Schirmel, J. (2024). Distance functions of carabids in crop fields depend on functional traits, crop type and adjacent habitat : A synthesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 291(2014), 20232383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2383>

- Booij, C. J. H., & Noorlander, J. (1992). Farming systems and insect predators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40(1), 125-135. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90088-S](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90088-S)
- Booij, K. (1994). Diversity patterns in carabid assemblages in relation to crops and farming systems. In K. Desender, M. Dufrêne, M. Loreau, M. L. Luff, & J.-P. Maelfait (Éds.), *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (p. 425-431). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0968-2_64
- Bourassa, S., Rcamo, H. A. C., Larney, F. J., & Spence, J. R. (2008). Carabid Assemblages (Coleoptera : Carabidae) in a Rotation of Three Different Crops in Southern Alberta, Canada : A Comparison of Sustainable and Conventional Farming. *ENVIRONMENTAL ENTOMOLOGY*, 37(5).
- Brown, G. R., & Matthews, I. M. (2016). A review of extensive variation in the design of pitfall traps and a proposal for a standard pitfall trap design for monitoring ground-active arthropod biodiversity. <https://www.researchgate.net/publication/302972695>
- Burel, F., Le Féon, V., & Vasseur, C. (2013). The Structure and Dynamics of Agricultural Landscapes as Drivers of Biodiversity. In *Landscape Ecology for Sustainable Environment and Culture* (p. 285-308). https://doi.org/10.1007/978-94-007-6530-6_14
- Busch, A. K., Wham, B. E., & Tooker, J. F. (2021). Life History, Biology, and Distribution of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera : Carabidae) in North America. *Environmental Entomology*, 50(6), 1257-1266. <https://doi.org/10.1093/ee/nvab090>
- Cameron, K. H., & Leather, S. R. (2012). How good are carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of invertebrate abundance and order richness? *Biodiversity and Conservation*, 21(3), 763-779. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0215-9>
- Carbone, B. (2020). Le rôle des interactions biotiques dans un système proie-prédateur : Le cas de la prédation et de la régulation des graines d'aventices par les carabes. [These de doctorat, Bourgogne Franche-Comté]. <https://theses.fr/2020UBFCK047>
- Carvalho, F. P. (2017). Pesticides, environment, and food safety. *Food and Energy Security*, 6(2), 48-60. <https://doi.org/10.1002/fes3.108>
- Chapelin-Viscardi, J.-D., Maillet-mézeray, J., Tosser, V., & Wartelle, R. (2014). Émergences de Carabidés en milieux agricoles : Intérêt des habitats, diversité et exigences spécifiques (Coleoptera Carabidae). <https://doi.org/10.3406/linly.2014.13911>
- Chappell, M. J., & LaValle, L. A. (2011). Food security and biodiversity : Can we have both? An agroecological analysis. *Agriculture and Human Values*, 28(1), 3-26. <https://doi.org/10.1007/s10460-009-9251-4>
- Cornic, J. F. (1973). Étude du Régime Alimentaire de Trois Espèces de Carabiques et de ses Variations en Verger de Pommiers. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 9(1), 69-89. <https://doi.org/10.1080/21686351.1973.12278128>

Créquy, N. (2022). Effet des pratiques agricoles et des infrastructures agroécologiques sur les communautés de carabes et d'araignées en lien avec le service de régulation des bioagresseurs en culture de blé.

CTA (Centre technique de coopération agricole et rurale). (2008). *Lutte intégrée contre les ravageurs*.

De Groot, R. S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., & Willemen, L. (2010). Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity*, 7(3), 260-272. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.10.006>

de Saulieu, G., Sebag, D., & Guillaud, D. (2020). L'émergence de l'agriculture : Révolution ou grande transition de l'Anthropocène ? *Les Nouvelles de l'archéologie*, 161, 41-47. <https://doi.org/10.4000/nda.10496>

Donald, P. F., Green, R. E., & Heath, M. F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1462), 25-29. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1325>

Dufrêne, M. (1992). Biogéographie et Écologie des communautés de Carabidae en Wallonie. Dissertation doctorale.

Dufrêne, M., & Desender, K. (2006). L'érosion de la biodiversité : Les carabides.

État de l'Environnement Wallon. (2024). *Diagnostic environnemental de la Wallonie*. <https://etat.environnement.wallonie.be/home/diagnostic.html>

Evans, A. (2009). *The Feeding of the Nine Billion : Global Food Security for the 21st Century*. The Royal Institute of International Affairs Chatham House.

Fabarez, A., Favrot, A., Tauvel, P., Makowski, D., & Maupas, F. (2023). Reducing sugar beet yellows symptoms with companion speciesRéduire les symptômes de la jaunisse de la betterave sucrière grâce à des plantes compagnes. <https://doi.org/10.17180/CIAG-2023-VOL89-ART03>

FAO. (2024). World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2024. FAO. <https://doi.org/10.4060/cd2971en>

Francis, F., Then, C., Francis, A., Gbangbo, Y. A. C., Iannello, L., & Ben Fekih, I. (2022). Complementary Strategies for Biological Control of Aphids and Related Virus Transmission in Sugar Beet to Replace Neonicotinoids. *Agriculture*, 12(10), Article 10. <https://doi.org/10.3390/agriculture12101663>

Gailis, J., Turka, I., & Ausmane, M. (2017a). Soil tillage and crop rotation differently affect biodiversity and species assemblage of ground beetles inhabiting winter wheat fields. *Agronomy Research*, 15(1), 94-111. Scopus.

Gailis, J., Turka, I., & Ausmane, M. (2017b). Soil tillage and crop rotation differently affect biodiversity and species assemblage of ground beetles inhabiting winter wheat fields.

- Gallé, R., Happe, A.-K., Baillod, A. B., Tscharntke, T., & Batáry, P. (2019). Landscape configuration, organic management, and within-field position drive functional diversity of spiders and carabids. *Journal of Applied Ecology*, 56(1), 63-72. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13257>
- Gomiero, T. (2013). Alternative Land Management Strategies and Their Impact on Soil Conservation. *Agriculture*, 3(3), 464-483. <https://doi.org/10.3390/agriculture3030464>
- Gouvernement wallon. (2018). Arrêté du Gouvernement wallon interdisant l'utilisation de pesticides contenant des néonicotinoïdes.
- Graux, Y., Querejeta, M., Gaba, S., Bretagnolle, V., & Boyer, S. (2024). A comparison of live versus kill pitfall traps to assess the diet of carabids through a metabarcoding approach. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 172(3), 249-260. <https://doi.org/10.1111/eea.13396>
- Hance, T. (2002). *Impact of cultivation and crop husbandry practices*. https://www.researchgate.net/publication/313052634_Impact_of_cultivation_and_crop_husbandry_practices
- Hanson, H. I., Palmu, E., Birkhofer, K., Smith, H. G., & Hedlund, K. (2016). Agricultural Land Use Determines the Trait Composition of Ground Beetle Communities. *PLOS ONE*, 11(1), e0146329. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146329>
- Hatt, S., Boeraeve, F., Artru, S., Dufrêne, M., & Francis, F. (2018). Spatial diversification of agroecosystems to enhance biological control and other regulating services : An agroecological perspective. *Science of The Total Environment*, 621, 600-611. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.11.296>
- Hohbein, R. R., & Conway, C. J. (2018). Pitfall traps : A review of methods for estimating arthropod abundance. *Wildlife Society Bulletin*, 42(4), 597-606. <https://doi.org/10.1002/wsb.928>
- Holland, J. (2002). History of Carabid research.
- Holland, J. M., & Luff, M. L. (2000). The Effects of Agricultural Practices on Carabidae in Temperate Agroecosystems. *Integrated Pest Management Reviews*, 5(2), 109-129. <https://doi.org/10.1023/A:1009619309424>
- Horlings, L. G., & Marsden, T. K. (2011). Towards the real green revolution? Exploring the conceptual dimensions of a new ecological modernisation of agriculture that could 'feed the world'. *Global Environmental Change*, 21(2), 441-452. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2011.01.004>
- Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T. D., Martin, E. A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A. E., Martínez-Salinas, A., O'Rourke, M. E., Rusch, A., Poveda, K., Jonsson, M., Rosenheim, J. A., Schellhorn, N. A., Tscharntke, T., Wratten, S. D., Zhang, W., ... Zou, Y. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(33). <https://doi.org/10.1073/pnas.1800042115>

- Knapp, M., Seidl, M., Knappová, J., Macek, M., & Saska, P. (2019). Temporal changes in the spatial distribution of carabid beetles around arable field-woodlot boundaries. *Scientific Reports*, 9(1), 8967. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45378-7>
- Kober, K., Birkhofer, K., & Glemnitz, M. (2024). High soil moisture promotes the emergence of ground beetles and spiders from soils in wheat fields. *Basic and Applied Ecology*, 80, 72-80. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2024.09.001>
- Koivula, M. (2011). Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. *ZooKeys*, 100, 287-317. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533>
- Kosewska, A., Nijak, K., Nietupski, M., Kędzior, R., & Ludwiczak, E. (2020). Effect of plant protection on assemblages of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in sugar beet crops in four-year rotation. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 66(Suppl.), 49-68. <https://doi.org/10.17109/AZH.66.Suppl.49.2020>
- Kotze, D. J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M., Lövei, G., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzoloto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada Palomares, A., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R., & Zetto Brandmayr, T. (2011). Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 100, 55-148. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1523>
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture : A review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement.
- Labruyere, S. D. (2016). Déterminants multi-échelles de la dynamique spatio-temporelle des coléoptères carabiques prédateurs de graines d'adventices.
- Lagneau, L., Le Lann, C., Tougeron, K., Canard, E., Marrec, R., Plantegenest, M., Le Ralec, A., van Baaren, J., & Tricault, Y. (2023). Intérêt des bandes fleuries pour le contrôle biologique des pucerons vecteurs des jaunisses de la betterave sucrière. *Innovations Agronomiques*, 89. <https://orbi.umons.ac.be/handle/20.500.12907/46681>
- Lalonde, O., Légère, A., Stevenson, F. C., Roy, M., & Vanasse, A. (2012). Carabid beetle communities after 18 years of conservation tillage and crop rotation in a cool humid climate. *The Canadian Entomologist*, 144(5), 645-657. <https://doi.org/10.4039/tce.2012.55>
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera : Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41(1), 231-256. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311>
- Marrec, R., Badenhausser, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N., & Gauffre, B. (2015). Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 199, 282-289. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.005>

- Martin, D., Leborgne, T., Dul, P., Duval, R., Duparque, A., Tomis, V., Blondin, C., Andrieu, D., & Brisset, G. (2023). *PRÉVIBEST : PRÉVENIR LES RISQUES DE TASSEMENT EN SYSTÈMES BETTERAVIERS*.
- Meijer, J. (1974). A comparative study of the immigration of carabids (Coleoptera, Carabidae) into a New Polder.
- Meyer, J.-Y. (2002). La lutte biologique contre les espèces introduites envahissantes : Solution miracle ou méthode risquée ?
- Moss, B. (2008). Water pollution by agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1491), 659-666. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2176>
- Müller, P., Neuhoff, D., Nabel, M., Schiffers, K., & Döring, T. F. (2022). Tillage effects on ground beetles in temperate climates : A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 42(4), 65. <https://doi.org/10.1007/s13593-022-00803-6>
- Natagora. (2022). L'utilisation des pesticides sur le territoire wallon.
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(1), 31-43. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Onstad, D. W., & Knolhoff, L. M. (2023). Major issues in insect resistance management. In *Insect Resistance Management* (p. 1-29). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823787-8.00008-8>
- O'Rourke, M., Liebman, M., & Rice, M. E. (2008). Ground Beetle (Coleoptera : Carabidae) Assemblages in Conventional and Diversified Crop Rotation Systems | Environmental Entomology | Oxford Academic. <https://academic.oup.com/ee/article/37/1/121/551070>
- Parlement européen. (2024, mars 31). *Les substances chimiques et les pesticides / Fiches thématiques sur l'Union européenne | Parlement européen*. <https://www.europarl.europa.eu/factsheets/fr/sheet/78/les-substances-chimiques-et-les-pesticides>
- Pétremand, G., Ali, M., Attias, D., Badano, D., Bessat, M., Cabezas, V., Carvalho, A.-G. D., Delabays, N., Faye, J.-D., Ferrillo, T., Fleury, D., Gonzato, E., Monod, V., Nicolas, K., Seemann-Ricard, J., & Castella, E. (2022). Les insectes auxiliaires dans les paysages agricoles : Apports faunistiques, écologiques et fonctionnels de récentes études dans le canton de Genève (Suisse). *BASE*, 224-240. <https://doi.org/10.25518/1780-4507.20006>
- Pretty, J. (2007, juillet 25). *Agricultural sustainability : Concepts, principles and evidence*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2163>
- Purvis, G., & Fadl, A. (2002). The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera : Carabidae) in arable land. *Pedobiologia*, 46(5), 452-474. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00152>
- Raderschall, C. A., Lundin, O., Aguilera, G., Lindström, S. A. M., & Bommarco, R. (2022). Legacy of landscape crop diversity enhances carabid beetle species richness and

promotes granivores. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 340, 108191. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108191>

Rey Benayas, J. M., & Bullock, J. M. (2012). Restoration of Biodiversity and Ecosystem Services on Agricultural Land. *Ecosystems*, 15(6), 883-899. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9552-0>

Ricotta, C., & Podani, J. (2017). On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning. *Ecological Complexity*, 31, 201-205. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.07.003>

Robinson, S. V. J., Edwards, D., Vickruck, J. L., Best, L. R., & Galpern, P. (2021). Non-crop sources of beneficial arthropods vary within-season across a prairie agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 320, 107581. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107581>

Roger, J.-L., Jambon, O., & de Beaulieu, C. (2013). CLE DE DETERMINATION DES CARABIDES : Paysages agricoles du Nord Ouest de la France.

Roux, X. L., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, É., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., Roger-Estrade, J., Sarthou, J.-P., & Trommetter, M. (2008). *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies*.

Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2013). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, 50(2), 345-354. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12055>

Saaristo, M., Brodin, T., Balshine, S., Bertram, M. G., Brooks, B. W., Ehlman, S. M., McCallum, E. S., Sih, A., Sundin, J., Wong, B. B. M., & Arnold, K. E. (2018). Direct and indirect effects of chemical contaminants on the behaviour, ecology and evolution of wildlife. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1885), 20181297. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1297>

Sirami, C., Gross, N., Bensem Baillod, A., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batary, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhausser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., & Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 201906419. <https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116>

Smith, P., Bustamante, M., Ahammad, H., Clark, H., Haberl, H., Harper, R., House, J., Jafari, M., Masera, O., Mbow, C., Ravindranath, N. H., Rice, W., Abad, C. R., Romanovskaya, A., Sperling, F., Tubiello, F. N., Berndes, G., Bolwig, S., Böttcher, H., ... Molodovskaya, M. (2014). *11 Agriculture, Forestry and Other Land Use (AFOLU)*.

SPW. (s. d.). *Arrêté de l'Exécutif régional wallon relatif à la protection de l'entomofaune*. Wallex. Consulté 3 août 2025, à l'adresse <https://wallex.wallonie.be/contents/acts/1/1272/1.html>

SPW. (2022). *Programme wallon de réduction des pesticides—PWRP - Portail de l'agriculture wallonne.* Agriculture en Wallonie. <https://agriculture.wallonie.be/home/environnement/pwrp1.html>

Stassart, P. M., Ph, B., J-Cl, G., & Th, H. (2012). L'agroécologie : Trajectoire et potentiel Pour une transition vers des systèmes alimentaires durables.

Stiling, P., & Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control*, 34(3), 236-246. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.02.017>

Talarico, F., Giglio, A., Pizzolotto, R., & Brandmayr, P. (2016). A synthesis of feeding habits and reproduction rhythm in Italian seed-feeding ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 113, 325-336. <https://doi.org/10.14411/eje.2016.042>

Tenailleau, M., Dor, C., & Maillet-Mezeray, J. (2011). *Synthèse bibliographique sur l'écologie des Carabidae.*

Therond, O., & Duru, M. (2019). Agriculture et biodiversité : Les services écosystémiques, une voie de réconciliation ? *Innovations Agronomiques* 75, 29-47. <https://doi.org/10.15454/GLDZ6I>

Thiele, H. U. (avec Internet Archive). (1977). *Carabid beetles in their environments : A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour.* Berlin ; New York : Springer-Verlag. <http://archive.org/details/carabidbeetlesin0010thie>

Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898), 671-677. <https://doi.org/10.1038/nature01014>

Toivonen, M., Huusela, E., Hyvönen, T., Marjamäki, P., Järvinen, A., & Kuussaari, M. (2022). Effects of crop type and production method on arable biodiversity in boreal farmland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 337, 108061. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108061>

Tscharntke, T., Karp, D. S., Chaplin-Kramer, R., Batáry, P., DeClerck, F., Gratton, C., Hunt, L., Ives, A., Jonsson, M., Larsen, A., Martin, E. A., Martínez-Salinas, A., Meehan, T. D., O'Rourke, M., Poveda, K., Rosenheim, J. A., Rusch, A., Schellhorn, N., Wanger, T. C., ... Zhang, W. (2016). When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses. *Biological Conservation*, 204, 449-458. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001>

Tudi, M., Daniel Ruan, H., Wang, L., Lyu, J., Sadler, R., Connell, D., Chu, C., & Phung, D. T. (2021). Agriculture Development, Pesticide Application and Its Impact on the Environment. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 18(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/ijerph18031112>

Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., & David, C. (2009). Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(4), 503-515. <https://doi.org/10.1051/agro/2009004>

Yvoz, S., Petit, S., Cadet, E., Dessaint, F., & Cordeau, S. (2021). Taxonomic and functional characteristics of field edge weed communities along a gradient of crop management intensity. *Basic and Applied Ecology*, 57, 14-27. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.10.001>

Annexes

Annexe 1 : Abondance (échelle logarithmique) et fréquence d'apparition des espèces capturées en avril, juillet et octobre 2024 dans les pièges Barber, exprimée en pourcentage de parcelles dans lesquelles chaque espèce a été détectée.

